

Egyetemi doktori (PhD) értekezés tézisei

**Abiotikus és biotikus tényezők hatása sekély
állóvizek belső tápanyagterhelésére**

**Impact of abiotic and biotic factors on the
regulation of internal nutrient loading in shallow
still waters**

Boros Gergely

Témavezetők:

Dr. Tátrai István és Dr. Nagy Sándor Alex
tudományos főmunkatárs egyetemi docens



DEBRECENI EGYETEM
Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
Debrecen, 2010

1. Bevezetés és célkitűzések

Mérsékelt övi vizeinkben gyakran erős pozitív korreláció tapasztalható az elsődleges termelés intenzitása és a rendszerben jelen levő különböző foszforformák koncentrációja között (Vollenweider és Kerekes, 1982; Prairie et al., 1989; Lau és Lane, 2002; Håkanson et al., 2005; Özkan et al., 2010). Ennek oka, hogy az élőlények anyagcsere folyamatainak foszfor (P) igénye viszonylag magas, ugyanakkor optimális esetben a hozzáférhető foszfor mennyisége lényegesen alacsonyabb, mint a többi biológiai makroelemé, ezáltal képes limitáló, szabályozó elemként fellépni vízi ökoszisztémákban. Ezt a felismerést alapul véve, a tápanyagokkal foglalkozó szakemberek figyelme nagyrészt az állóvizekben lejátszódó foszforforgalommal kapcsolatos kutatásokra irányult (Herodek és Istvánovics, 1986; Istvánovics et al., 1997; 2004; Jensen et al., 2006; Lund et al., 2010).

A 20. századtól kezdődő fokozott iparosodás, a városi szennyvizek nem megfelelő kezelése és a mezőgazdasági tevékenység jelentősen hozzájárult felszíni vizeink foszfor készletének gyarapodásához (Oláh és Tóth, 1987; Jeppesen et al., 2003). Napjainkban jelentősen visszaszorult a vizeinket érő külső tápanyagterhelés, ugyanakkor a korábban felhalmozódott tápanyagok továbbra is folyamatos utánpótlást (belső terhelést) biztosíthatnak a vízínövények számára. A belső tápanyagterhelést számos abiotikus és biotikus tényező szabályozza, többek között a morfológiai sajátosságok (vízmélység, vízfelület nagysága), a redoxi potenciál viszonyok, kémhatás, hőmérséklet, az üledék felkeveredése, a mikrobiális tevékenység, a hínárállomány és a halállományok (Wetzel, 2001; Vanni, 2002; Søndergaard, 2007). Ebből következően a fent felsorolt paraméterek szabályozásával irányíthatjuk, esetenként visszafoghatjuk a tavakban végbemenő belső terhelési folyamatokat. Az ilyen célú beavatkozásokat összefoglaló néven rehabilitációs módszereknek nevezzük, melyen belül a legfontosabb csoportot a biomanipulációs beavatkozások jelentik. A biomanipuláció célja a fitoplanktonra ható „bottom-up” és „top-down” reguláció egyidejű fokozása, melyet leggyakrabban a halállomány szabályozásán keresztül valósítanak meg (Mehner et al., 1998; Kasprzak et al., 2003; Søndergaard et al., 2008).

A vizeinket érő jelentős külső és belső tápanyagterhelés hatására számos, korábban oligo-mezotróf, makrovegetáció által dominált állóvizünk állapota változott oly módon, hogy a fitoplankton vált a domináns elsődleges termelővé (Boers et al., 1991; Scheffer, 1993; Blindow et al., 2006; Carpenter és Lathrop, 2008). Ezt a folyamatot planktonikus eutrofizációnak nevezzük, melynek hatása van a tápláléklánc magasabb szintjein elhelyezkedő élőlénycsoportokra és az azok közötti kölcsönhatásokra is (Jeppesen, 1998). Scheffer és munkatársai (1993) kidolgoztak egy sekély, édesvízi ökológiai rendszerekre alkalmazható modellt, melyben két alternatív stabil állapot válthatja egymást: az egyik az ún. tiszta vízű állapot (clear water state), amikor a tóban a hínár a meghatározó elsődleges termelő, a másik az ún. zavaros vízű állapot (turbid water

state), amikor a fitoplankton válik a domináns elsődleges termelővé és a hínár állomány visszaszorul vagy teljesen eltűnik. A modell olyan tápanyagban gazdag vizek jellemzésére alkalmas, ahol a szubmerz makrovegetációnak kulcs szerepe van az anyagforgalom és a fitoplankton szabályozásában. Az alternatív stabil állapotok váltását a kritikus zavarossági szint átlépése idézheti elő. Ugyanakkor nem szabható meg olyan egységes turbiditás érték, amely alatt/felett bizonyosan bekövetkezik az állapotváltás, hiszen ez vízterenként egészen eltérő érték lehet. A két alternatív stabil állapotot sokkal inkább a rájuk jellemző élőlényközösség összetételével jellemezhetjük (Scheffer, 1998).

Az eutrofizálódás féken tartása és a tiszta vízű állapot stabilitásának fenntartása fontos ökológiai és vízgazdálkodási feladat, hiszen a túlzott mértékű algásodás számos kedvezőtlen következménnyel járhat vizeinkben. A tavak zavaros vízű állapotában a fitoplanktont gyakran a kékalgák dominálják (Scheffer és van Nes, 2007; Tátrai et al., 2009), melyek toxintermelésre lehetnek képesek (Codd et al., 1989; Reisner et al., 2004). Emellett, a jelentős foszforterhelés és az eutrofizálódás hatására átalakul a tápláléklánc (alga-zooplankton-zoobentosz-hal) szerkezete és működése. Tápanyaggal terhelt, zavaros vízű rendszerekben a halállományokat a mindenevő pontyfélék dominanciája jellemzi, és számos értékes és érzékeny halfaj eltűnhet az ökoszisztémából (Horppila és Kairesalo, 1992; Jeppesen et al., 2000; Moran et al., 2010). Az eutrofizáció emellett általában véve is jelentős biodiverzitás csökkenést (Jeppesen et al., 2000; Sayer et al., 2010; Søndergaard et al., 2010), illetve tömeges halpusztulásokat okozhat (Carpenter és Lathrop, 2008; Moran et al., 2010). A fent említett jelenségek nagymértékben megnehezítik a hasznosítást és csökkentik a víz természeti, turisztikai és gazdasági értékét (Moss et al., 1996; Carpenter és Lathrop, 2008).

A vizeinket érintő antropogén hatások és a globális klíma változása folyamatosan új kihívások elé állítják a természetet és a kutatókat egyaránt. A felmerülő problémákra megfelelő választ csak a részfolyamatok tökéletes megismerésével adhatunk. A fentiekből kiindulva, munkám során a sekély állóvizek tápanyagforgalmát kutattam, és az alábbi főbb célokat tűztem ki magam elé:

1. Vizsgálni a biomanipulált Major-tóban az eutrofizációs folyamatok alakulását, a belső tápanyagterhelést, a különböző foszforformák dinamikáját és a tó élőlényközösségének változásait; hozzájárulni a biomanipulációs beavatkozások hatékonyabbá tételéhez;
2. Limnokorall kísérletek segítségével jellemezni a pontyfélék belső foszforterhelésben betöltött szerepét, különös tekintettel a sekély, eutróf tavakban jellemző tápanyag felszabadító képességre;
3. Akváriumos kísérletekkel vizsgálni a mindenevő és bentoszfogyasztó pontyfélék foszfor-asszimilációs hatékonyságát és az ürített anyagban jellemző foszforformákat;

4. Meghatározni a természetes közegükből kiemelt mindenevő pontyfélék foszforforgalmazási jellemzőit és összevetni az eredményeket *in vitro* (akváriumos) kísérletek során kapott eredményekkel;
5. Megbízható és egyszerű módszert kidolgozni a vízi élőlények (zooplankton, makrogerinctelenek, halak) foszfortartalmának meghatározására;
6. Vizsgálni a globális klímaváltozás és az alternatív stabil állapotok hatását a vízi foszforforgalmat meghatározó egyik legfontosabb abiotikus paraméterre, a redoxi potenciálra.

2. Mintavételi területek és módszerek

2.1. Major-tó, Kis Balaton Vízvédelmi Rendszer

A Major-tavat 1985-ben alakították ki kísérleti célokra a Kis-Balaton Vízvédelmi Rendszer I-es ütemének üzembe helyezésekor. Átlagos mélysége 1,2 m, felülete 11 hektár. A tó zsilipjei folyamatosan zárt állapotban vannak, tehát nem rendelkezik sem direkt befolyó, sem pedig kifolyó vízzel, így a tavat érő külső tápanyagterhelés valószínűleg elhanyagolható. A hipertróf Major-tóban szelektív lehalászáson és ragadozó hal telepítésen alapuló biomanipulációt hajtottak végre 2000-2001 között. A beavatkozás hatásainak nyomon követése a különböző trofikus szintekre és a víz/üledék tápanyag dinamikájára tíz éven át tartott. A biomanipuláció következtében folyamatos javulás mutatkozott a vízminőségben és tiszta vizű állapot alakult ki 2000 és 2006 között (Tátrai et al., 2003; 2005; 2008). Ezután azonban jelentős tápanyag kiáramlást tapasztaltunk az üledékből, emellett 2007-ben a fitoplanktont kéalgák dominálták és a halállomány (főleg mindenevő pontyfélék) is jelentősen gyarapodott.

2.2. A bodorka foszforforgalomban betöltött szerepe – tó a tóban (limnokorall) kísérletek

A bentoszfogyasztó halak tápanyagforgalomban betöltött szerepét vizsgáló, 15 napon át tartó limnokorall kísérletek a Kis-Balaton Tározó Major-taván folytak 2006 júliusában. Ennek során 6 fólia hengert (átmérő = 1 m; magasság = 2 m) állítottunk be a tó partközeli régiójában egy dereglyéhez rögzítve. Három, véletlenszerűen kiválasztott limnokorallba a Major-tóból kifogott bodorkákat (TL: $10,0 \pm 1,5$ cm; W: $11,1 \pm 2,0$ g) telepítettünk, 7 egyedat limnokorallonként. A maradék három limnokorall nem tartalmazott halat és kontroll rendszerként szerepelt a kísérletben. Vízmintákat 1, 4, 8, 11 és 15 nap elteltével vettünk csőmintavevővel, majd laboratóriumban mértük a különböző foszforformák (oldható reaktív foszfor - SRP, összes foszfor - TP) koncentrációját.

2.3. A ponty foszforforgalomban betöltött szerepének vizsgálata – akváriumos kísérletek

A kísérletek során akváriumokba telepített fiatal pontyok (átlagos tömeg: 22 ± 8 g) segítségével mértem a táplálékkal (*Chironomus* lárva) felvett foszfort, a kiválasztott és oldott foszforformákat, valamint a kiválasztás dinamikáját. Két kísérletet végeztem: az elsőt 2008 augusztusában, három akváriumban (átlagos halbiomassza: $61,0 \pm 6,6$ g élő súly/akvárium), majd a másodikat ugyanezen év novemberében nyolc akváriummal ($63,4 \pm 14,9$ g élő súly/akvárium). Vízmintákat 0, 2, 6, 18 és 24 óra elteltével vettem, melyekben mértem az SRP és a TP tartalmat. A kísérlet záró időpontjában az akváriumok alján összegyűlt partikulált anyagot (ürülék) gumicsővel kiszívtam, majd az így kapott szuszpenzió TP tartalmát feltártam és meghatároztam. A második akváriumos kísérlet kivitelezése lényegében megegyezik az előző, augusztusi kísérletével, azzal a különbséggel, hogy ebben az esetben a halak P ürítésének megfigyelését 24 órától 48 órára módosítottam, illetve a vízmintákat eltérő időpontokban, 0, 4, 18, 24 és 48 óra elteltével vettem.

2.4. Bodorka szerepe a foszforforgalomban – balatoni minták

A bodorka P forgalomban betöltött szerepének vizsgálatára balatoni egyedek béltartalmát elemeztem. A 2009 augusztusában begyűjtött kilenc darab hal a Sajkodi-öböl közeléből származott, átlagos tömegük $72,5 \pm 23,4$ g, teljes hosszuk pedig $17,8 \pm 1,6$ cm volt. A mintákat laboratóriumba szállítást követően felboncoltam, béltartalmukat kipreparáltam, majd megmértem annak SRP és TP tartalmát.

2.5. Nagy nyomású teflon bombás feltárás és foszformérés

A vízkémiai analízisek során használt roncsolási módszerek sok esetben nem bizonyulnak elég hatékonynak a nehezebben bomló, összetettebb szerkezetű minták P tartalmának feltárására. A megfelelő hatékonyságú feltárás érdekében az ilyen mintákat agresszív savakkal, nagy nyomással és magas hőmérséklettel szükséges kezelni, így elérhető, hogy a bennük tárolt komplex vegyületekből kiszabaduljon és így mérhetővé váljon az összes foszfortartalom. Világszerte számos módszert alkalmaznak az ilyen jellegű vizsgálatok során, azonban nincs nemzetközileg elfogadott protokoll az állati eredetű minták P- tartalmának feltárására. Ezért dolgoztam ki a tápanyagforgalmi kutatások szempontjából új eljárásnak számító nagy nyomású teflon bombás feltárást, amely viszonylag gyors és könnyen kivitelezhető módszer. A feltárás során a szárított és homogenizált mintákhoz 96 m/m%-os kénsav és 65 m/m%-os salétromsav 3:2 arányú keverékét adtam, majd kihűlés után kolorimetriás módszerrel mértem a TP tartalmat. A módszer hatékonyságának ellenőrzésére hitelesített foszfortartalmú, állati izomszövet eredetű referencia anyagot (NCS ZC 81001) tártam fel a bombákban, és vizsgáltam a gyártó által szavatolt P% visszamérhetőségét. Annak érdekében, hogy a módszer

alkalmazhatóságát kiterjesszem és igazoljam vízi élőlények mintáinak esetében is, további elemzéseket végeztem el zooplankton (*Cladocera*), üledéklakó gerinctelen (*Chironomus* sp.) és hal (ezüst kárász /*Carassius gibelio*/ teljes test homogenizátum) mintákkal, majd a kapott eredményeket összevettem a szakirodalomban közölt korábbi értékekkel.

2.6. Redoxi potenciál és a ható tényezők vizsgálata a globális klímaváltozást és hatásait modellező kísérleti létesítményben, NERI, Dánia

A globális klímaváltozás sekély állóvizekre gyakorolt hatásait modellező kísérleti létesítményt a National Environmental Research Institute (NERI) hozta létre a Dániához tartozó Jylland félsziget középső részén, Silkeborg közelében. A területen 24 szimulációs tartályt állítottak be, melyek egy-egy önálló sekély vízi ökológiai rendszerként működnek. A klímaváltozási forgatókönyvek szerinti megváltozott körülmények modellezése céljából a tartályokat a következő szempontok alapján csoportosították: 2 tápanyag szint (normál – dúsított), 3 hőmérsékleti szint (jelenlegi hőmérséklet – jelenlegi hőm. + 3,5 ° C – jelenlegi hőm. + 5 ° C), 4 ismétlésben (Liboriussen et al., 2005).

Munkám során a folyó kutatásokhoz csatlakozva arra kerestem választ, hogy a mesterségesen megváltoztatott körülményeknek milyen közvetlen és közvetett hatásai lehetnek a sekély tavi foszforforgalmat meghatározó egyik legalapvetőbb abiotikus paraméterre, a redoxi potenciálra. A vertikális redoxi potenciál profilt intakt üledékmagokban mértem, melyhez WTW pH340i készüléket és SensoLyt – Pt elektródát használtam. A méréseket 2009 augusztusában végeztem, melynek során a tartályok 3 különböző pontján vettem mintát csőmintavevővel. A tartályok vízfázisában jellemző fontosabb abiotikus paramétereket (hőmérséklet, pH, oldott oxigén) egy rögzített mérőrendszer folyamatosan regisztrálta és tárolta.

3. Új tudományos eredmények és értékelésük

3.1. A biomanipuláció és a belső tápanyag terhelés hatása a Major-tó alternatív stabil állapotainak változására

A 2000-2001 között végrehajtott biomanipulációt követően évről évre javult a Major-tó vízminősége. A hipertróf tó mezotróffá változott, kialakult a tiszta vízü állapot, amely 2002-től egészen 2006 végéig stabilnak bizonyult (Tátrai et al., 2003; 2005; 2009). 2007-ben azonban egy hirtelen, egyik hónapról a másikra kialakuló állapotváltás következett be a nyári időszakban. A Major-tó a biomanipuláció előtti, zavaros vízü állapotba tért vissza: a tóban a kéalgák domináltak, a makrovegetáció visszaszorult és csökkent a víz átlátszósága, tehát zavaros vízü állapot alakult ki. Mérési

eredményeim szerint a belső tápanyagterhelés és az üledék P visszatartó képessége jelentős változásokon ment keresztül a 2005-2006, és a 2007 közötti időszakban, melyet a trofitásban bekövetkezett radikális változás követett (Boros et al., 2009a).

A vízben mind az oldott (oldható reaktív foszfor - SRP, összes oldott foszfor - TOP), mind pedig a formált (összes foszfor - TP) tápanyagok koncentrációinak nyári csúcserkéi jelentősen magasabbak voltak a zavaros vizű időszak alatt (1. táblázat). Ennek ellenére a két időszak közötti, április-szeptember periódusra vonatkozó átlag értékek nem különböztek szignifikánsan egymástól (ANOVA, $F_{1,15} = 1,079$, $P > 0,05$). Az algabiomassza átlagosan duplájára nőtt a zavaros vizű fázisban, a korábbi évekhez viszonyítva (1. táblázat). Ez a különbség szignifikánsnak bizonyult ($df = 19$, $t = -1,64$, $P = 0,05$).

1. táblázat: Különböző P formák (oldható reaktív P-SRP, teljes oldott P-TOP, teljes P-TP) és klorofill-*a* átlagos (\pm SE) koncentrációja a Major-tó vizében a tiszta vizű állapotban (2005-2006) és a zavaros vizű állapotban (2007)

	SRP, $\mu\text{g L}^{-1}$	TOP, $\mu\text{g L}^{-1}$	TP, $\mu\text{g L}^{-1}$	Klr- <i>a</i> , $\mu\text{g L}^{-1}$
2005-2006				
Átlag	28,2	66,9	149,0	61,3
\pm SE	5,7	11,4	15,0	10,7
Min.	22,2	21,5	93,7	17,7
Max.	51,8	150,6	248,4	122,2
2007				
Átlag	41,0	107,8	175,7	115,7
\pm SE	12,0	31,4	41,4	47,6
Min.	8,7	41,5	67,2	4,5
Max.	92,5	230,5	322,1	267,0

A TP koncentrációk és a klorofill-*a* értékek közötti lineáris regresszió alapján a tiszta vizű állapot alatt nem volt szignifikáns korreláció a két változó között ($df=10$, $F = 0,316$, $P > 0,05$), azaz a TP változásával nem magyarázható a klorofill értékek változása. Ugyanakkor a regressziós kapcsolat vizsgálata erősen szignifikáns összefüggést adott ugyanerre a két változóra a zavaros vizű állapot alatt ($df = 5$, $F = 50,286$, $P < 0,01$), a klorofill-*a* koncentráció növekedésével lineárisan emelkedett a tóvízben mérhető TP érték.

A Major-tó üledékének pórúsvizében az SRP és a TOP koncentrációja nagyságrenddel csökkent 2007-ben, a zavaros vizű időszakban. A pórúsvízből felszabadult jelentős P mennyiség valószínűleg a vízbe áramlott, amely előidézte a 2007-ben tapasztalt magasabb SRP, TOP és TP koncentrációkat. A két időszak között megváltoztak az üledék fizikai és kémiai tulajdonságai, melyet jól jelez az üledék redoxi

potenciáljában bekövetkezett nagyságrendnyi eltérés a tiszta és zavaros vizű időszakok között. Míg tiszta vizű állapotban az üledék felső, 0-5 centiméteres rétegében mért érték 250 mV körül alakult, addig a zavaros vizű időszakban a redoxi potenciál egy nagyságrenddel csökkent, 23 mV-ra. Ez a különbség erősen szignifikáns volt (t-teszt, $df = 29$, $t = 24,120$, $P < 0,001$). A két elkülönülő alternatív stabil állapot között tapasztalt radikális redoxi potenciál csökkenésért véleményem szerint az tehető felelőssé, hogy az évek alatt felhalmozódott alga és hínár eredetű szerves törmelék megváltoztatta az üledék szerkezetét és a benne zajló kémiai-biológiai folyamatokat. A növényi eredetű törmelék lebomlása jelentős redoxi potenciál csökkenést és belső P terhelést idézhetett elő (James et al., 2002, van Nes et al., 2007).

A sekély tavakban jellemző alternatív stabil állapotok váltását számos természetes esemény elősegítheti, úgymint a vízhőmérséklet jelentős emelkedése vagy például a szokatlanul enyhe telek (Scheffer, 1998; Hargeby et al., 2004; van Nes et al., 2007). A Major-tó vizének hőmérséklete a zavaros vizű időszakban jelentősen, $\sim 5^\circ\text{C}$ -kal volt magasabb, mint a korábbi évek azonos időszakában. Az Országos Meteorológiai Szolgálat jelentése alapján 2007 az utóbbi száz év legmelegebb éve volt, és 2006/2007 téli időszaka is szokatlanul enyhe volt (Bihari et al., 2008). Feltevésem szerint ez a meteorológiai körülmény hozzájárulhatott a korábban inaktív foszfor készletek mobilizálódásához és szerepet játszhatott a zavaros vizű állapot kialakulásában.

A Major-tó élőlényközösségének összetétele is jelentős változásokon ment keresztül az évek során, amely részben következménye, részben pedig kiváltója lehetett a megváltozott belső terhelési viszonyoknak és a trofitásban végbement átalakulásnak. A tiszta vizű időszak alatt a fitoplanktonban a *Cryptomonas*, a *Chlorococcales* és a kovaalga taxonok domináltak. Ezzel szemben 2007-ben nagy arányban jelentek meg a cianobaktériumok, amelyek nyáron a fitoplankton 60-80%-át alkották (Tátrai et al., 2009). A makrovegetáció állományalkotó fajai a füzéres süllőhínár (*Myriophyllum spicatum*), az érdes tócsagaz (*Ceratophyllum demersum*) és a fésűs békaszőlő (*Potamogeton crispus*) voltak a tó tiszta vizű állapotában. A 2007-ben kialakult zavaros vizű időszak alatt a füzéres süllőhínár és a fésűs békaszőlő állománya szinte teljesen eltűnt a Major-tóból, és az érdes tócsagaz dominálta a makrovegetációt 94%-os részarányal. A hínárnövényzet borítása a tiszta vizű években elérte a 81%-ot, amely a zavaros vizű állapot bekövetkeztével nem volt képes fennmaradni és 28%-ra esett vissza. A hanyatlás kialakulásában több tényező is szerepet játszhatott, de legfontosabbnak a zavarosság fokozódása, illetve a klorofill-*a*, és a TP koncentrációk emelkedése tűnik, mint a hínárpusztulást előidéző legfőbb környezeti változók (Scheffer és van Nes, 2007; Søndergaard et al, 2010). Jeppesen és munkatársai (1994), illetve Kosten és munkatársai (2009) 30%-ban állapították meg azt a minimális makrovegetációs borítást, amely képes lehet a tiszta vizű állapot stabilizálására. A Major-tóban 2007 augusztusára a kritikus érték alá csökkent a borítás, ennek a

körülménynek és a tóban tapasztalt egyéb változásoknak a figyelembevételével megállapítható, hogy a rendszer stabil zavaros vizű állapotba jutott.

A Major-tóban tapasztalt fokozott planktonikus eutrofizáció hatással volt a tápláléklánc magasabb szintjein elhelyezkedő élőlénycsoportokra is. A szűrő ágascsapú rákok (*Cladocera*) biomasszája szignifikánsan, közel 60%-al emelkedett a zavaros vizű időszak alatt (Tátrai et al., 2009). Ugyanakkor a *Cladocera* rákok algaszűrési kapacitása a zavaros vizű időszakban 35%-al csökkent a tiszta vizű években becsült értékekhez képest. A *Cladocera*-k eltérő algaeltávolító hatása a két stabil állapot között egyrészt a rendelkezésre álló táplálékbázis összetételével (2007-ben domináltak a nehezen fogyasztható kéalgák), másrészt a kisméretű, kevésbé hatékony algaszűrő fajok (pl. *Bosmina* sp.) dominanciájával magyarázható. A halpopuláció is jelentős strukturális és mennyiségi változáson ment keresztül a 2000 – 2007 közötti időszakban. Úgy tűnik, hogy az állomány a biomanipulációt követő 5-7 év alatt képes volt regenerálódni, és a beavatkozás során beállított optimális viszonyokból (170 kg ha^{-1} halbiomassza) visszatérni az 1999-es állapotba ($> 300 \text{ kg ha}^{-1}$). Külön kiemelendő, hogy a halállományt a mindenevő pontyfélék, ezen belül is a bodorka (*Rutilus rutilus*), a dévérkeszeg (*Abramis brama*) és ez ezüstkárász (*Carassius gibelio*) dominanciája jellemezte. Figyelembe véve, hogy a bentoszfogyasztó és mindenevő pontyféléknek milyen jelentős hatása van a belső tápanyagterhelésre és ezáltal az eutrofizációs folyamatok szabályozására (bioturbáció, ürítés, tápanyag regeneráció, zooplankton kifalás), a halbiomasszában bekövetkezett változásnak kiemelt szerepe lehetett a 2007-ben tapasztalt zavaros vizű állapot kialakulásában.

Összegzésként elmondható, hogy a Major-tóban bekövetkezett állapotváltásért a biológiai, kémiai és meteorológiai tényezők kölcsönhatása és többszörös visszacsatolási mechanizmusa tehető felelőssé. Ha emelkedik az átlaghőmérséklet, csökken a vízszint, a bentoszfogyasztó halak biomasszája radikálisan emelkedik, vagy a hínárállomány pusztulásnak indul, az mind magában hordozza a zavaros vizű állapot kialakulásának esélyét. Ezek a tényezők együttesen jelentkeztek a Major-tóban 2007-ben, melynek hatása volt a tó trofikus állapotára. A zavaros vizű állapot kialakulása elkerülhető, amennyiben a rendszerben a kritikus érték alá csökken a limitáló tápanyagok koncentrációja. A hozzáférhető tápanyagok mennyiségének mérséklésére pedig a többször ismételt biomanipuláció lehet megfelelő eszköz.

3.2. Halak hatása a belső foszforterhelésre – tó a tóban (limnokorall) kísérlet eredményei

A kísérlet során a bioturbációból és kiválasztásból eredő belső foszforterhelés együttes hatását modelleztem. A bodorkával népesített limnokorallok vizében az SRP koncentrációja a kísérlet kezdetétől ($53 \pm 1 \mu\text{g L}^{-1}$) folyamatosan emelkedett, és a kísérlet végére (15 nap elteltével) a kezdeti koncentráció négyszeresére dúsult ($194 \pm 4 \mu\text{g L}^{-1}$). Ezzel szemben, a halmentes (kontroll) limnokorallok vizében az SRP

koncentráció 54%-al alacsonyabb ($105 \pm 3 \mu\text{g L}^{-1}$) volt a kísérlet végén, összehasonlítva a halas limnokorallokkal. Az eredmények alapján megállapítottam, hogy a bodorka hatására a tóvízben szignifikánsan megnőtt a növények számára közvetlenül felvehető oldható reaktív foszfortartalom ($df = 1, F = 9,83, P < 0,05$). Az összes foszfor koncentrációja ugyancsak jelentős mértékben nőtt a halak hatására ($334 \pm 45 \mu\text{g L}^{-1}$ csúcsérték). Ugyanakkor a kontroll limnokorallokban a TP koncentráció, összehasonlítva a halas rendszerekkel, 63%-al alacsonyabb ($205 \pm 21 \mu\text{g L}^{-1}$) volt a kísérlet végén. A bodorka tehát nem csak az SRP koncentrációra volt hatással, hanem szignifikánsan hozzájárult a tóvíz TP koncentrációjának dúsulásához is ($df = 1, F = 21,02, P < 0,01$).

Összegezve: a limnokorall kísérletek bizonyították, hogy a bentoszfogyasztó bodorkáknak jelentős foszfor felszabadító hatása lehet mérsékelt övi sekély tavakban. Ez azért is fontos körülmény, mivel ez a halfaj a Major-tóban, és számos más mérsékelt övi sekély, eutróf állóvízben is a halállományok anyagforgalmi szempontból is meghatározó tagja. A kísérlet során tapasztalt jelentős SRP és TP dúsulás jól jelzi a bentoszfogyasztó halak tápanyag forgalomban betöltött kiemelkedő szerepét. A bodorka foszfor forgalmazásával kapcsolatos kísérleti eredményeim alátámasztják azon feltételezésemet, miszerint a halbiomassza jelentős mértékű növekedése jelentősen hozzájárulhatott a Major-tó vizének tápanyagdúsulásához a zavaros vízü időszak alatt.

3.3. Halak foszfor kiválasztása – akváriumos kísérletek eredményei

Az első kísérlet során mértem a táplálkozó halak által egy nap alatt kibocsátott SRP és TP koncentrációját, valamint a beépített foszfor mennyiségét. Ekkor a 20 liter vízzel feltöltött, $61,0 \pm 6,6 \text{ g}$ élőszű/akvárium halbiomasszával népesített akváriumokban a ponty 24 óra alatt nettó $12,3 \pm 5,7 \mu\text{g L}^{-1}$ -el növelte a víz SRP koncentrációját, illetve $40,2 \pm 14,3 \mu\text{g L}^{-1}$ -el TP koncentrációt. Ez élőszű kilogrammonként átlagosan napi $202 \mu\text{g L}^{-1}$ SRP és $660 \mu\text{g L}^{-1}$ TP dúsulásnak felel meg. Ha a teljes ürített foszfor frakcióhoz hozzászámítjuk a leülepedett ürülék formájában kibocsátott mennyiséget is, akkor az SRP részaránya az összes ürített foszforhoz képest 23,5% körül alakul. A kontroll, halmentes akváriumokban az SRP koncentrációja ($9,2 \pm 0,9 \mu\text{g L}^{-1}$) viszonylag állandó volt a 24 órás kísérlet során, és csak minimális szórással változott.

A második etetési kísérletben a ponty foszfor kiválasztásának dinamikáját megduplázott időtartamban, 48 óra alatt mértem. A második kísérletben, az elsőhöz hasonlóan, jelentős dúsulást tapasztaltam mind az SRP, mind pedig az TP koncentrációk tekintetében. Az akváriumok vizének SRP koncentrációja átlagosan $38,9 \pm 4,8 \mu\text{g L}^{-1}$ -el, a TP hasonló mértékben ($40,8 \pm 15,5 \mu\text{g L}^{-1}$ -el) nőtt a 48 órás kísérlet alatt. Az SRP részaránya a teljes foszfor frakcióhoz (víz TP + ürülék TP) képest 80% volt. A kontroll akváriumban a második etetési kísérletben nagyobb mértékű koncentrációingadozást mértem, mint az előző kísérletben ($34,0 \pm 4,3 \mu\text{g L}^{-1}$). Ugyanakkor az ingadozás mértéke mérési hibahatáron belülnek tekinthető.

Összegezve: az akváriumi kísérleteim során igazoltam, hogy a bentoszfogyasztó pontynak jelentős P regenerációs/recirkulációs képessége van. Eredményeim szerint a pontyok a táplálékkal felvett foszfor 40%-át képesek visszatartani, az ürített foszfor (az összes elfogyasztott mennyiség 60%-a) pedig naponta 15-17 mg TP haltömeg kg^{-1} terhelést jelenthet hasonló korú ponttyal népesített vizeinkben. A halak által ürített foszfor nagy része oldott vagy diszpergált formában oszlik szét a vízben. Az oldott és diszpergált foszfor frakció több mint háromszorosa a partikulált formában leülepedő frakció (ürülék) foszfor tartalmának. A leülepedő frakció foszfor tartalma is gyorsan mineralizálódik és hozzáférhetővé válik a növények számára, tehát a halak általi kiválasztás és ürítés jelentősen hozzájárulhat a víz tápanyag tartalmának növekedéséhez és a zavaros vizű állapot kialakulásához. Véleményem szerint a valós SRP részarány a teljes ürített foszforhoz képest 23,5% körül alakul. A kísérletek egyik fontos tanulsága, hogy a vizsgálat időtartamát 24 órában érdemes maximalizálni, ellenkező esetben számolni kell a mineralizációs folyamatok hatásával és a foszforformák átrendeződésével.

3.4. Balatoni bodorkák béltartalmának foszfor tartalma

A béltartalom foszfor tartalmának analízise alapján megállapítottam, hogy a Balaton keleti medencéjéből (Sajkodi-öböl) származó, 16-20 centiméteres bodorka tápcsatornájának utolsó szakaszában a pillanatnyi tápláléknak átlagosan $0,180 \pm 0,071\%$ -át foszfor alkotta (TP, nedves tömegben). Ezzel szemben az SRP részaránya nagyságrenddel alacsonyabb, átlagosan $0,035 \pm 0,009\%$ volt (nedves tömeghez viszonyítva). Az egy egyed teljes béltartalmára ($740,12 \pm 251,7$ mg, nedves tömeg) vonatkoztatott TP tömege átlagosan $1,37 \pm 0,49$ mg, az SRP tömege $0,24 \pm 0,10$ mg volt. A balatoni bodorka béltartalmában az SRP részaránya átlagosan $20,0 \pm 8,3\%$ volt, a tápcsatorna TP tartalmához viszonyítva.

A vizsgálat eredményei jelentős átfedést mutattak a pontyokkal végzett akváriumi kísérletek eredményeivel: a természetes, vegyes táplálékot fogyasztó balatoni bodorka foszforforgalmazása csaknem azonos volt a laboratóriumi kísérlet során, árvaszúnyog lárvát fogyasztó ponty foszforforgalmazásával. A balatoni bodorkák béltartalmában az SRP részaránya $\sim 20\%$, a ponty esetében ez az érték 23,5% volt. A bodorka teljes béltartalmának ürítése alapján becsült napi foszfor kibocsátása (19 mg élősúly kg^{-1}) mindössze 15%-al haladta meg a ponty becsült foszfor kibocsátását (16 mg élősúly kg^{-1}).

3.5. Nagy nyomású teflon bombás mintafeltárás eredményei

A nagy nyomású teflon bombás feltárás megfelelő módszernek bizonyult az állati eredetű szövetekben tárolt foszfortartalom hatékony kinyerésére. A hitelesített referencia anyag feltárása során $94 \pm 15\%$ -os (X átl. ± 1 SD) visszamérhetőséget sikerült produkálni, amely jelzi a módszer megbízhatóságát és alkalmazhatóságát állati

eredetű szövetek foszfor analizisében. A különböző egyéb mintatípusokból (zooplankton, szúnyoglarva, teljes haltest homogenizátum) mért értékek összevetése az irodalmi adatokkal rávilágított, hogy a teflon bombás feltárást követően mért P tartalom igen hasonló eredményt adott, esetenként pontosan megegyezett a más módszerekkel, de hasonló mintákból mért P tartalommal (Boros et al., 2009b) (2. táblázat). A módszer előnye, hogy kis mintatömeg esetén is megbízhatóan alkalmazható, jó hatásfokú mintafeltárás érhető el vele, és bizonyítottan képes a fontosabb vízi élőlénycsoportok P tartalmának meghatározására.

2. táblázat: A nagy nyomású teflon bombás feltárás eredményeinek összehasonlítása a szakirodalomban közölt, hasonló mintatípusokban mért P tartalmakkal

	Teflon bombás feltárás (saját eredmény) X átl. ± SD (száraz tömeg ⁻¹ ,%) (min–max; n)	Más feltárási módszer X átl. ± SD (sz. t. ⁻¹ ,%) / vagy tartomány
Pontyfélék cs. tartozó hal	2,70 ± 0,32 (2,30–3,30; 7)	2,71 ± 0,26 † (Penczak és Tátrai, 1985) 0,80–3,20* (Sternér és George, 2000) 2,40–3,60* (Hendrixson et al., 2007) 2,10–4,20* (Sereda et al., 2008)
<i>Chironomus</i> lárva	1,04 ± 0,10 (0,90–1,15; 7)	0,85 ± 0,17** (Frost <i>et al.</i> , 2003)
<i>Cladocera</i> zooplankton	1,30 ± 0,19 (0,99–1,54; 7)	1,4 ± 0,2** (Andersen és Hessen, 1991) 1,2 – 1,4** (Walve és Larsson, 1999)

Feltárási módszer: *hamvasztás és savas hidrolízis; **kálium-perszulfátos roncsolás; † nincs megadott módszer

3.6. Redoxi potenciálra ható környezeti tényezők – a szimulációs tartályokban végzett vizsgálatok eredményei

A legmagasabb redoxi potenciál értékeket ($227,2 \pm 32,3$ mV) a víz-üledék határfázison azokban a tartályokban mértem, melyekben a jelenlegi klímának megfelelő hőmérsékleti viszonyok tápanyagdúsítással párosulnak, azaz mesterségesen előidézett zavaros vízü állapot volt jellemző rájuk. Ezzel szemben a legalacsonyabb redoxi potenciál értékeket ($138,3 \pm 44,9$ mV) szintén a jelenlegi klimatikus viszonyoknak megfelelő, de tápanyagban szegényebb tartályokban mértem, melyekben összefüggő hínárállomány alakult ki.

Ahhoz, hogy igazolhatóan meghatározzam a redoxi potenciálra leginkább ható tényezőt/tényezőket, megvizsgáltam az összefüggéseket az egyes tartályok különböző pontjain jellemző redoxi potenciál értékek és az összes mért háttérváltozó (oldott oxigén, pH, hőmérséklet, víz klorofill-a tartalma, víz SRP és TP tartalma, makrovegetáció magassága és borítása) között. Az elvégzett Spearman rang-korreláció eredményei szerint a tápanyagforgalmi szempontból leglényegesebb víz-üledék határfázis mV értékeivel legerősebben a növényzet borítása korrelált, negatívan és

szignifikánsan ($R = -0,81$, $P < 0,001$). A hatóképes tényezők sorában a következő, igen erős összefüggést mutató háttérváltozó az alámerülő makrovegetáció magassága volt, amely szintén negatív, szignifikáns korrelációs kapcsolatban állt a víz-üledék határfázis redoxi értékeivel ($R = -0,76$; $P < 0,001$). Az adatok feldolgozásának következő fázisában modelleztem a víz-üledék határfázison jellemző redoxi értékek függését a mért háttérváltozóktól. Az alkalmazott többszörös regressziós analízis, illetve az ezt követő „forward selection” eljárás első helyen emelte ki a borítást, amely önmagában 80,9%-ban meghatározta a víz-üledék határfázison mért redoxi potenciál értékeket.

Összegzésként megállapítottam, hogy a sűrű hínárnövényzet kedvezőtlenül hathat a foszfor stabilizációjára, mivel csökkentheti az üledék felső rétegének redoxi potenciálját. Ennek akkor lehet kiemelt szerepe, ha az üledék gazdag vasban, vagy más, redoxi potenciálra érzékeny, foszforkötésre alkalmas fémekben és a letisztult víz miatt összefüggő hínárgyep alakul ki. Ebből kiindulva, a tiszta vizű állapot stabilizációjában kulcsfontosságú tényezőként számon tartott makrovegetáció terjedése esetén figyelembe kell venni azt a körülményt, hogy nem csak a hínár hiánya, de bizonyos esetekben annak magas biomasszája (80-100 % borítás és a vízoszlop kitöltése) is képes lehet az eutrofizációs folyamatok beindítására és a zavaros vizű állapot előidézésére.

Impact of abiotic and biotic factors on the regulation of internal nutrient loading in shallow still waters

1. Introduction and main objectives

The strong positive correlation between the intensity of primary production and the concentration of different forms of phosphorus (P) in water is a commonly observed condition in temperate lakes (Vollenweider and Kerekes, 1982; Prairie et al., 1989; Lau and Lane, 2002; Håkanson et al., 2005; Özkan et al., 2010). The reason of this strong linkage is that the metabolism of biota has relatively high requirements for phosphorus, however, the available amount is often considerably lower than of other macronutrients, and thus phosphorus can act as a limiting or regulator agent in freshwater ecosystems. Based on this finding, most of the studies dealing with nutrient stoichiometry tend to focus on phosphorus dynamics of standing waters (Herodek and Istvánovics, 1986; Istvánovics et al., 1997; 2004; Jensen et al., 2006; Lund et al., 2010).

Increased industrial activity, inefficient treatment of communal wastewaters and agriculture had all contributed significantly to the increment of phosphorus pools in our surface waters (Oláh and Tóth, 1987; Jeppesen et al., 2003). The external nutrient loading is appreciably reduced nowadays; however, the previously accumulated nutrients still act as a potential source for aquatic plants (internal loading) and are able to maintain high primary production. Internal nutrient loading is regulated by several abiotic and biotic factors, such as lake morphology (size and depth), redox potential, alkalinity and acidity, temperature, sediment resuspension, microbial activity, macrophytes and fish stock (Wetzel, 2001; Vanni, 2002; Søndergaard, 2007). Hence, with the regulation of the parameters mentioned above we can control the internal nutrient loading in lakes. Reduction of internal loading is a way of lake restoration, and an important part herein are biomanipulation methods. The primary aim of biomanipulation is the simultaneous enhancement of bottom-up and top-down control mechanisms on phytoplankton. This is mainly achieved by restructuring (optimization) the fish stock in the lake (Mehner et al., 1998; Kasprzak et al., 2003; Søndergaard et al., 2008).

Due to heavy external and internal nutrient loading, several, previously oligomesotrophic and macrophyte dominated lakes have shifted to a state where phytoplankton became the dominant primary producer (Boers et al., 1991; Scheffer, 1993; Blindow et al., 2006; Carpenter and Lathrop, 2008). This process is the so-called planktonic eutrophication, which has cascading effects on the higher trophic levels and the interactions between these (Jeppesen, 1998). Scheffer et al. (1993) have constructed a model for shallow, freshwater ecosystems, with two alternative stable states which can shift from one to the other. One of them is the clear water state, where macrophytes are

the dominant primary producers. The other one is the turbid water state, where phytoplankton dominates the primary production and this state is characterised by decaying macrovegetation. Scheffer's model is applicable only for nutrient enriched, shallow surface waters, where submersed macrophytes play a significant role in the regulation of nutrient dynamics and phytoplankton. Exceeding a critical turbidity value can trigger a shift from one alternative stable state to another, although we cannot define a general turbidity level where the shift occurs, because this value can vary extremely between ecosystems. Alternative states are rather characterised by their typical species compositions (Scheffer, 1998).

Regulation of eutrophication processes and maintenance of a stable clear water state are important objectives from an ecological and water resource management point of view, because enhanced growth of algae could have several unfavourable consequences in our waters. Turbid water state is generally characterised by cyanobacterial blooms (Scheffer and van Nes, 2007; Tátrai et al., 2009), and several cyanobacteria are able to produce toxins (Codd et al., 1989; Reisner et al., 2004). Furthermore, heavy phosphorus loading and concomitant eutrophication can alter the structure and functioning of the whole food-chain (algae-zooplankton-zoobenthos-fish). In nutrient enriched, turbid waters fish community is usually dominated by cyprinids, and several valuable and more sensitive fish species may disappear from the ecosystem (Horppila and Kairesalo, 1992; Jeppesen et al., 2000; Moran et al., 2010). Moreover, eutrophication causes a general loss of biodiversity (Jeppesen et al., 2000; Sayer et al., 2010; Søndergaard et al., 2010) and serious fish kills (Carpenter and Lathrop, 2008; Moran et al., 2010). The conditions mentioned above are considerably making the water exploitation more complicated and reduce the natural, touristic and economical value of lakes (Moss et al., 1996; Carpenter and Lathrop, 2008).

Impacts of human activity and global climate change are providing new challenges for nature and for researchers. An appropriate response to the emerging problems can be given only with comprehensive exploration of all regulatory processes. Based on these, I focused my research on the nutrient dynamics of shallow still waters, and assigned the following main objectives:

1. Studying the process of eutrophication, internal phosphorus loading, dynamics of different phosphorus forms and changes in the community structure of biota in the biomanipulated Lake Major; to contribute to the improvement of biomanipulation measures;
2. Describing the role of cyprinid fishes in internal phosphorus loading, with emphasis on their potential nutrient releasing capacity in shallow, eutrophic lakes – enclosure experiments;

3. Studying the phosphorus assimilation efficiency of omnivorous cyprinids and quantify the different forms of phosphorus in the excreted/egested material – in vitro aquarium experiments;
4. Measuring the phosphorus release of omnivorous cyprinids derived from their natural habitats; compare the obtained values with those of the *in vitro* (aquarium) experiments;
5. Developing a reliable and simple method for determining the phosphorus content of aquatic animals (zooplankton, macroinvertebrates, fish);
6. Exploring the effects of global climate change and alternative stable states on redox potential, an abiotic parameter which basically determines the aquatic phosphorus dynamics, in an experimental approach;

2. Study sites and methods

2.1. Lake Major, Kis-Balaton Water Protecting Reservoir

Lake Major, as a part of the Kis-Balaton Water Protecting Reservoir, was constructed in 1985 for shallow lake experiments. Its mean depth is 1.2 m with a surface area of 11 hectares. Closed dams isolate the lake from other parts of the reservoir, consequently there is no direct inflow or outflow of water and the external nutrient loading is presumably negligible. In 2000-2001, a food-web manipulation experiment was carried out in the hypertrophic Lake Major with subsequent monitoring. As a consequence of the biomanipulation, continuous water quality improvement and clearwater conditions were observed between 2000 and 2006 (Tátrai et al., 2003; 2005; 2008). Following 2006, nutrient concentrations were highly elevated in the lake water and depleted in the sediment. Phytoplankton was dominated by blue-green algae in 2007 and fish stock (dominated by omnivorous cyprinids) had moderately increased.

2.2. Effect of roach on the internal phosphorus loading of lakes – „lake in lake” (enclosure) experiments

An enclosure experiment was performed in Lake Major to study the contribution of benthivorous cyprinids to the nutrient cycling of lakes. The experiment started in July 2006 and was running for 15 days. We used six plastic foil enclosures (diameter = 1 m, height = 2 m), which were evenly placed around a fixed longboat in the lake. Three randomly selected enclosures were stocked with roach (*Rutilus rutilus*), 7 mature roach in each (TL: 10.0 ± 1.5 cm; W: 11.1 ± 2.0 g). The remaining three enclosures functioned as controls and were free of fish. Water samples were taken with a tube sampler 1, 4, 8, 11 and 15 days following starting. Soluble reactive phosphorus (SRP) and total phosphorus (TP) contents of samples were determined subsequently in the laboratory.

2.3. Studies on the role of common carp in phosphorus cycling – *in vitro* experiments in aquaria

Aim of the experiment was to evaluate the capacity of young common carp (*Cyprinus carpio*) (mean wet mass: 22 ± 8 g) feeding on *Chironomus* larvae to ingest, assimilate and excrete phosphorus and to quantify the proportion of dissolved and particulate forms of phosphorus in water. Two experiments were run: the first one in August 2008 with three aquarium (mean fish biomass: 61.0 ± 6.6 g / aquarium), and a second in November 2008 with eight aquarium (mean fish biomass: 63.4 ± 14.9 g / aquarium). In the first experiment, which lasted for 24 hours, water samples for determination of SRP and TP concentrations were taken at 0, 2, 6, 18 and 24 hours. At the end of the experiment, the particulate matter (mainly faeces) sedimented in the bottom was suctioned off and filtered through a glass-fibre filter. Thereafter samples were digested and their TP content was determined. The procedure of the second experiment in November was similar, except for the timing, which was modified to 48 hours and water samples were taken at 0, 4, 18, 24 and 48 hours of its duration.

2.4. Role of roach in phosphorus cycling – gut content analyses of fish from Lake Balaton

To study the contribution of roach to the phosphorus cycling of lakes, ingested and digested matter of nine specimens was analysed by measuring phosphorus in gut contents. Roach were caught from Sajkod bay, Lake Balaton in August 2009. Their mean wet mass was 72.5 ± 23.4 g, with a total length of 17.8 ± 1.6 cm. Fish were dissected in the laboratory, their gut contents were removed and SRP and TP contents were determined.

2.5. High-pressure teflon bomb digestion and phosphorus content determination of animal tissues

Standard digestion methods used in water and sediment phosphorus analyses are not effective enough in the processing of more recalcitrant, complex materials. For the complete digestion, recalcitrant samples must be digested with concentrated acids at high pressure and temperature. This way we can yield and measure all the phosphorus stored in complex materials. Scientists use various digestion protocols for the same sample types, however there is no international standardization for animal tissue digestion prior to colorimetric phosphorus content determination. Therefore, I developed high pressure teflon bomb digestion for phosphorus analysis of animal tissues; this method is relatively rapid and easily manageable.

For digestion, a 3:2 mixture of 96 m/m% sulphuric acid and 65m/m% nitric acid was added to dried, homogenized samples and then bombs were closed and heated. After cooling, total phosphorus content was measured with the conventional colorimetric

(ammonium molybdate) method. To confirm the validity of teflon bomb digestion technique in phosphorus content analyses, digestibility and recovery rate of a certified standard material (NCS ZC 81001) was tested, and the results were compared to the certified values. In order to confirm the validity of teflon bomb digestion in phosphorus analysis of different aquatic animal groups, there were further digestion runs with zooplankton (*Cladocera*), benthic invertebrate (*Chironomus*) and fish (*Carassius gibelio*) samples. The obtained results were compared to those available in the literature on the same taxonomic groups being digested by other methods.

2.6. Studying the redox potential and factors influencing redox potential in outdoor enclosures, NERI, Denmark

A mesocosm experiment of the National Environmental Research Institute (NERI) was installed in Jylland, Denmark to study the effects of global climate change on shallow still waters. There are 24 experimental enclosures in the field, each functioning as an individual shallow lake ecosystem. To model the predicted global climate changes, mesocosms were grouped by the following treatments: 2 nutrient levels (normal – enriched), 3 temperature levels (present temperature, present temp. + 3.5 °C and present temp. + 5 °C), each with 4 replicates (Liboriussen et al., 2005).

Aim of my research in this experiment was to study the effects of altered environmental variables on redox potential, an abiotic parameter which basically determines the aquatic phosphorus dynamics. Vertical redox potential profile was measured in intact sediment cores in August 2009, using a WTW pH340i device coupled to a SensoLyt-Pt electrode. Three sediment cores from different sites of the enclosures were taken with a tube sampler. The most important abiotic parameters (temperature, pH, dissolved oxygen) in the water phase were registered by a fixed monitoring system.

3. Results and discussion

3.1. Impact of biomanipulation and internal phosphorus loading on the shifts of alternative stable states in Lake Major

Due to the biomanipulation in 2000-2001, water quality of Lake Major improved year by year. The previously hypertrophic lake changed to a mesotrophic state, and a stable clear water state evolved between 2002 and 2006 (Tátrai et al., 2003; 2005; 2009). In the summer of 2007, an abrupt shift occurred, water quality deteriorated and Lake Major reverted to turbid water state. This period was characterised by hypertrophic, turbid water conditions: cyanobacteria dominated the phytoplankton, coverage of macrophytes decayed and water clarity was significantly reduced. Based on my estimations, there were remarkable differences in the rate of internal nutrient

loading and phosphorus retention capacity of sediment between the period 2005-2006 and 2007, coupled to a radical change in the trophic state of the lake (Boros et al., 2009a).

Although summer peaks of both dissolved (soluble reactive phosphorus – SRP, total dissolved phosphorus – TDP) and particulate (total phosphorus – TP) forms of phosphorus were highly elevated in lake water during the turbid water state (*Table 1.*), mean concentrations (for the interval April-September) of SRP, TDP and TP did not differ significantly between the two periods (ANOVA, $F_{1,15} = 1.079$, $P > 0.05$). However, phytoplankton biomass increased significantly in turbid water state ($df = 19$, $t = -1.64$, $P=0.05$), as compared to the previous years.

Table 1. Mean (\pm SE) concentrations of different phosphorus forms (soluble reactive phosphorus-SRP, total dissolved phosphorus-TDP, total phosphorus-TP) and chlorophyll-*a* in the clear (2005-2006) and turbid water phase (2007) of Lake Major

	SRP, $\mu\text{g L}^{-1}$	TDP, $\mu\text{g L}^{-1}$	TP, $\mu\text{g L}^{-1}$	Chl- <i>a</i> , $\mu\text{g L}^{-1}$
2005-2006				
Mean	28.2	66.9	149.0	61.3
\pm SE	5.7	11.4	15.0	10.7
Min.	22.2	21.5	93.7	17.7
Max.	51.8	150.6	248.4	122.2
2007				
Mean	41.0	107.8	175.7	115.7
\pm SE	12.0	31.4	41.4	47.6
Min.	8.7	41.5	67.2	4.5
Max.	92.5	230.5	322.1	267.0

Linear regression between TP and chlorophyll-*a* showed that there was no significant correlation between variables during clear water state ($df=10$, $F = 0.316$, $P > 0.05$), consequently changes in TP concentration cannot explain the variability in chlorophyll-*a*. However, the same regression was highly significant during turbid water state ($df = 5$, $F = 50.286$, $P < 0.01$), when changes in chlorophyll were followed linearly by TP.

SRP and TP contents of sediment's pore water decreased and it was by an order of magnitude lower in the turbid water state in 2007. High amount of phosphorus could be released from the sediment during this time, causing elevated concentrations of SRP, TDP and TP in the overlying water. Physical-chemical properties and structure of sediment changed between 2005 and 2007, which was indicated by the significant (*t*-test, $df = 29$, $t = 24.120$, $P < 0.001$) variation in redox potential. During the clear water period, redox potential of the upper sediment layer (0-5 cm) was around 250 mV, while

the same value was by an order of magnitude lower, around 23 mV during the turbid water period. The cause of this radical decline could be the continuous sedimentation of organic matter, derived from decaying algae and macrophytes. The accumulating organic detritus altered the texture of sediment and the biological-chemical reactions within the sediment. This is owing to the high oxygen demand of decomposing organic material, which triggers decline in redox potential and release of phosphate from the sediment (James et al., 2002, van Nes et al., 2007).

Several natural events can facilitate the shifts between alternative stable states, such as an abrupt increase in water temperature or unusually mild winters (Scheffer, 1998; Hargeby et al., 2004; van Nes et al., 2007). Water temperature in Lake Major was ~ 5°C higher during the turbid water period, as compared to the previous years. Based on the report of the National Meteorological Service, 2007 was the warmest year in the last hundred years, furthermore, the winter period of 2006/2007 was extraordinary mild (Bihari et al., 2008). I presume that this meteorological condition could contribute to the mobilization of previously inactive phosphorus pools and could play a significant role in the development of a turbid water state.

Structure and assemblage of biota have changed considerably in Lake Major during the years, which can be a cause or even the consequence of the changes in internal loading and trophic state. Phytoplankton was dominated by *Cryptomonas* and *Chlorococcales* species during the clear water state. Contrarily, cyanobacteria dominated the phytoplankton in 2007, contributing up to 60-80% of the total algal biomass (Tátrai et al., 2009). Dominant species of macrovegetation were Eurasian water milfoil (*Myriophyllum spicatum*), common hornwort (*Ceratophyllum demersum*) and curly leaf pondweed (*Potamogeton crispus*) in the clear water state of the lake. For the turbid water state appeared in 2007, standing stocks of both water milfoil and curly leaf pondweed almost disappeared from the ecosystem and common hornwort prevailed with a 94% relative proportion in biomass. Covering of macrophytes was 81% in the clear water state, which declined to 28% for the turbid period. Several factors could contribute to radical macrophyte decay, but the most important of them could be the reduced water clarity and the elevated chlorophyll and TP concentrations in lake water (Scheffer and van Nes, 2007; Søndergaard et al, 2010). Jeppesen et al. (1994) and Kosten et al. (2009) appointed a minimally 30% coverage of macrophytes to stabilize the clear water state of shallow lakes. However, coverage of macrophytes in Lake Major was lower (28%) than the critical threshold by August 2007. Considering this circumstance and the other changes in the ecosystem we can assume that Lake Major had shifted to turbid water state.

The increased planktonic eutrophication, occurred in Lake Major, had a remarkable impact on higher trophic levels. Biomass of filter-feeding crustaceans (*Cladocera*) was augmenting and it was about 60% higher during the turbid water state of the lake (Tátrai et al., 2009). Nevertheless, calculated crustacean grazing rate decreased by 35% in

turbid water state as compared to clear water state. The difference between periods in grazing pressure is owing to the altered composition of algae (increase in hardly consumable algae fraction, e.g. blue-greens) and to the presence of smaller sized, less effective filter-feeder zooplankton species (e.g. *Bosmina* sp.). There were also radical structural and quantitative alterations in fish population during 2000-2007. It seems that fish population was able to recover 5-7 years following biomanipulation, and return from the optimal 170 kg ha⁻¹ biomass to the pre-biomanipulation conditions (> 300 kg ha⁻¹). In addition, fish stock was dominated by omnivorous cyprinids, such as roach, bream (*Abramis brama*) and crucian carp (*Carassius gibelio*) in 2007. This is of great importance as bottom-feeding and omnivorous cyprinids have a significant impact on internal phosphorus loading and eutrophication (by bioturbation, excretion, nutrient regeneration and grazing on zooplankton). Thus, a considerable increment in fish biomass and changes in fish stock assemblage could have a significant contribution to the development of turbid water state occurred in 2007.

In summary, the shift from clear to turbid water state in Lake Major could be triggered by the interaction and multiple feedback mechanisms of biological, chemical and meteorological processes. Increased temperature, declining water level, radical growth in fish biomass and decaying macrophytes are all creating a considerable risk for eutrophication and turbid water state to develop. These conditions occurred simultaneously in Lake Major in 2007, having a serious impact on the trophic state of the lake. Development of a turbid water state can be avoided by a significant reduction in the available amount of nutrients in the ecosystem. For this aim, biomanipulation can be an effective management measure, as it controls nutrient levels in both water and sediment.

3.2. Role of fish in internal phosphorus loading – results of the enclosure experiments

This experiment was modelling the combined effect of bioturbation and fish excretion on internal phosphorus loading. In enclosures stocked with roach, concentration of SRP increased continuously from the beginning of the experiment ($53 \pm 1 \mu\text{g L}^{-1}$), and peaked at $194 \pm 4 \mu\text{g L}^{-1}$ by the end of the study. On the contrary to that, in the water phase of control enclosures (free of fish), SRP concentration was by 54% lower at the end of the experiment. It has been found that roach had a significant ($df = 1$, $F = 9.83$, $P < 0.05$) impact on the enrichment of dissolved forms of phosphorus in the water. Concentration of TP in the water phase of fish-enclosures also increased remarkably and peaked at $334 \pm 45 \mu\text{g L}^{-1}$ at the end of the experiment. At the same time the concentration of TP was by 63% lower ($205 \pm 21 \mu\text{g L}^{-1}$) in the control enclosures. Accordingly, roach significantly contributed to the enrichment of TP concentrations in the enclosures ($df = 1$, $F = 21.02$, $P < 0.01$).

In summary, enclosure experiments have revealed the potential of benthic feeding roach to increase the internal phosphorus loading in temperate shallow lakes. This is of great importance, as roach is one of the dominant fish species in Lake Major, and in several other temperate lakes. The capability of benthic-feeder fishes to stimulate internal phosphorus loading was manifested in increased SRP and TP concentrations. The results on the effect of roach on internal phosphorus loading pointed out that a radical growth in the biomass of benthivorous fish is able to generate increased levels of phosphorus and thus eutrophication as it was observed in Lake Major.

3.3. Phosphorus excretion by fish – conclusions of the aquarium experiments

In the first aquarium experiment, I measured the concentration of excreted/egested SRP and TP and the assimilated phosphorus in a 24 hour period. Common carp (61.0 ± 6.6 g wet mass / 20 L water) raised water SRP concentration by a net of 12.3 ± 5.7 µg L⁻¹, and TP by 40.2 ± 14.3 µg L⁻¹, respectively. This is equivalent to a daily 202 µg L⁻¹ SRP and 660 µg L⁻¹ TP increment, emitted per one kilogram of wet fish biomass. Relative proportion of SRP (related to the total released phosphorus; TP water and TP faeces) was 23.5%. In the control aquaria (free of fish), concentration of SRP remained at a relatively constant level (9.2 ± 0.9 µg L⁻¹).

The second experiment was running for 48 hours, thus phosphorus excretion/egestion of carps was measured in a double duration. Similarly to the first experiment, both SRP and TP were highly enriched in the aquariums with fish. Concentration of SRP increased by 38.9 ± 4.8 µg L⁻¹ and TP almost the same rate (40.8 ± 15.5 µg L⁻¹) during the 48 hour period. Proportion of SRP, related to the total phosphorus released (TP water + TP faeces) was around 80% in this experiment. Standard deviation was slightly higher in the control of the second experiment (34.0 ± 4.3 µg L⁻¹); however, this deviation was within the measurement's error range.

In summary, these experiments have proven that benthic feeding common carp have a strong potential to regenerate/recirculate phosphorus. According to my estimations, carps are able to retain 40% of the total phosphorus ingested, and they excreted/egested 15-17 mg TP fish wet mass kg⁻¹ to the water (60% of the total phosphorus ingested). The major proportion of the released phosphorus was in dissolved or in dispersed form in the water. Phosphorus content of dissolved and dispersed fractions was more than triple compared to the phosphorus content of the particulate matter sedimented in the bottom (faeces). The sedimented matter is also easily degradable and its phosphorus content is mineralized rapidly. Consequently, fish excretion/egestion can increase phosphorus concentrations in the water and lead to the potential development of turbid water state. I assume that relative proportion of SRP in the released TP was 23.5%. One of the main conclusions was that the duration of such experiments must be limited to 24

hours; otherwise, bacterial mineralization processes may induce the transformation of different phosphorus forms, leading to false results.

3.4. Results of phosphorus analyses in gut content of roach sampled from Lake Balaton

Based on the phosphorus analyses of gut contents I assessed that the ingested matter in the alimentary tract of 16-20 cm roach from the eastern basin of Lake Balaton contained $0.180 \pm 0.071\%$ phosphorus (TP, in wet mass). In contrast, proportion of SRP was by an order of magnitude lower, $0.035 \pm 0.009\%$ (in wet mass of gut content). Mean TP in the gut content of one specimen (740.12 ± 251.7 mg total gut content, wet mass) was 1.37 ± 0.49 mg, and the amount of SRP was 0.24 ± 0.10 mg. Relative proportion of SRP/TP in the gut contents was on average $20.0 \pm 8.3\%$.

Results of the gut content analyses showed a clear overlap with the conclusions of the aquarium experiments: phosphorus excretion traits of roach feeding on natural mixed food are almost equal to the phosphorus excretion rate of carps in the first aquarium experiment. Namely, the relative proportion of the excreted SRP in the total phosphorus fraction was $\sim 20\%$ in roach from Balaton, while the SRP excretion rate was 23.5% in carps in the aquarium. Estimated daily phosphorus release by roach (19 mg biomass kg^{-1}) was only 15% higher than the phosphorus release of carp (16 mg biomass kg^{-1}).

3.5. Results of high-pressure teflon bomb sample digestions and phosphorus measurements

High-pressure teflon bomb digestion proved to be an efficient method to yield the total phosphorus content of animal tissues. Digestion of a certified reference material resulted in a $94 \pm 15\%$ (X mean ± 1 SD) effectiveness in phosphorus retrieval, which confirm the reliability and applicability of this method in phosphorus analyses. Measurements on other sample types (zooplankton, *Chironomus* larvae, and homogenized whole fish) revealed that the results produced by teflon bomb digestion are comparable to those obtained by other digestion protocols but on the same sample types (Boros et al., 2009b) (Table 2.). As an advantage of this method, it can be used even if sample sizes are small, it produces good recoveries, and it is proven to be an effective tool to digest and determine the phosphorus content of the major aquatic taxonomic groups.

Table 2. Comparison of the results of high-pressure teflon bomb digestion with those available in the literature and obtained by different methods on the same sample types

	Teflon bomb digestion (own results) X mean. \pm SD (dry mass ⁻¹ ,%) (min–max; n)	Other methods X mean \pm SD (d. m. ⁻¹ ,%) / or range
<i>Cyprinid</i> fish	2.70 \pm 0.32 (2.30–3.30; 7)	2.71 \pm 0.26 † (Penczak & Tátrai, 1985) 0.80–3.20* (Sterner & George, 2000) 2.40–3.60* (Hendrixson et al., 2007) 2.10–4.20* (Sereda et al., 2008)
<i>Chironomus</i> larvae	1.04 \pm 0.10 (0.90–1.15; 7)	0.85 \pm 0.17** (Frost <i>et al.</i> , 2003)
<i>Cladocera</i> zooplankton	1.30 \pm 0.19 (0.99–1.54; 7)	1.4 \pm 0.2** (Andersen & Hessen, 1991) 1.2 – 1.4** (Walve & Larsson, 1999)

Applied digestion: *ashing and acid hydrolysis; **potassium-persulphate digestion; † no reference for applied digestion

3.6. Redox potential and the affecting environmental parameters – results from the outdoor enclosures

Highest redox potential in the sediment-water interface (227.2 ± 32.3 mV) occurred in those enclosures, wherein the present climatic conditions were coupled to nutrient addition, and thus turbid water state developed and stabilized. In contrast, the lowest redox potential values (138.3 ± 44.9 mV) occurred in those enclosures, where present climatic conditions were installed, and there was no extra nutrient addition (clear water conditions with dense submersed macrophytes).

To define the most important factors affecting redox potential, I tested the relationships between the redox values measured in different sediment layers and the background variables potentially being able to influence redox potential (dissolved oxygen, pH, temperature, SRP, TP and chlorophyll-a content of water, height and dominance of macrophytes). The applied Spearman rank correlation revealed that the relationship was the strongest and negative between the redox values of the sediment-water interface and the coverage of macrophytes ($R = -0.81$, $P < 0.001$). The second most influential and significant factor was the height of submersed macrophytes ($R = -0.76$, $P < 0.001$). In the next phase of data analyses, I modelled the relationship between the redox values at the sediment-water interface and all measured background variables. The applied multiple regression and subsequent forward selection method emphasized the primary importance of macrophyte covering, which determined the redox potential of the sediment-water interface to 80.9%.

In summary, dense submersed macrovegetation can affect unfavourably the retention of phosphorus, as it may reduce the redox potential of the upper sediment

layers. This is of great importance when the sediment is rich in iron, or other redox-sensitive metals, and macrophyte beds are dense and extensive due to the improved water clarity. Based on this, the impact of macrophyte colonization - usually considered as a key factor for the development and stabilization of a clear water state - should be discussed with some assumptions. We must consider that not only the lack of macrophytes, but also their high density (80-100% coverage and total dominance in the water column) is able to trigger internal phosphorus loading and thus eutrophication and turbid water conditions.

Irodalom / References

- Bihari, Z., Lakatos, M., Szalai, S., Szentimrey, T. (2008): Magyarország néhány éghajlati jellemzője a 2005-2007-es időszakban. Országos Meteorológiai Szolgálat Éghajlati Osztályának elektronikus kiadványa, <http://www.met.hu/eghajlat/Magyarorszag/>
- Blindow, I., Hargeby, A., Meyercordt, J., Schubert, H. (2006): Primary production in two shallow lakes with contrasting plant form dominance: a paradox of enrichment? *Limnol. Oceanogr.* 51: 2711-2721.
- Boers, P., Ballegooijen, L., Uunk, J. (1991): Changes in phosphorus cycling in a shallow lake due to food web manipulations. *Freshwater Biol.* 25: 9-20.
- Boros, G., Tátrai, I., György, Á. I., Vári, Á., Nagy, S. A. (2009a): Changes in internal phosphorus loading and fish population as possible causes of water quality decline in a shallow, biomanipulated lake. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 94: 326-337.
- Boros, G., Tátrai, I., Nagy, S. A. (2009b): Using high-pressure teflon bomb digestion in phosphorus determination of aquatic animals. *Ann. Limnol – Int. J. Lim.* 45: 55-58.
- Carpenter, S. R., Lathrop, R. C. (2008): Probabilistic estimate of a threshold for eutrophication. *Ecosystems* 11: 601-613.
- Codd, G. A., Bell, S. G., Brooks, W. P. (1989): Cyanobacterial toxins in water. *Wat. Sci. Tech.* 21: 1-13.
- Håkanson, L., Blenckner, T., Bryhn A. C., Hellström, S-S. (2005): The influence of calcium on the chlorophyll-phosphorus relationship and lake Secchi depths. *Hydrobiologia* 537: 111–123.
- Hargeby, A., Blindow, I., Hansson, L.- A. (2004): Shifts between clear and turbid states in a shallow lake: Multi-casual stress from climate, nutrients and biotic interactions. *Arch. Hydrobiol.* 161: 433-454.
- Herodek, S., Istvánovics, V. (1986): Mobility of phosphorus fractions in the sediments of Lake Balaton. *Hydrobiologia* 135: 149-154.
- Horppila, J., Kairesalo, T. (1992): Impacts of bleak (*Alburnus alburnus*) and roach (*Rutilus rutilus*) on water quality, sedimentation and internal nutrient loading. *Hydrobiologia* 243/244: 323-331.
- Istvánovics, V., Kovács, A., Vörös, L., Herodek, S., Pomogyi, P. (1997): Phosphorus cycling in a large, reconstructed wetland, the Lower Kis-Balaton Reservoir (Hungary). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 26: 323-329.
- Istvánovics, V., Osztóics, A., Honti, M. (2004): Dynamics and ecological significance of daily internal load of phosphorus in shallow Lake Balaton, Hungary. *Freshwater Biol.* 49: 232-252.
- James, W. F., Barko, J. W., Eakin, H. L., Sorge, P. W. (2002): Phosphorus budget and management strategies for an urban Wisconsin lake. *Lake Reserv. Manage.* 18: 149-163.
- Jensen, J. P., Pedersen, A. R., Jeppesen, E., Søndergaard, M. (2006): An empirical model describing the seasonal dynamics of phosphorus in 16 shallow eutrophic lakes after external loading reduction. *Limnol. Oceanogr.* 51: 791-800.

- Jeppesen, E., Søndergaard, M., Kanstrup, E., Petersen, B., Eriksen, R. B., Hammershøj, M., Mortensen, E., Jensen, J. P., Have, A. (1994): Does the impact of nutrients on the biological structure and function of brackish and fresh water lakes differ? *Hydrobiologia* 275/276: 15-30.
- Jeppesen, E. (1998): The Ecology of Shallow Lakes- Trophic Interactions in the Pelagial. Doktori disszertáció (DSc). National Environmental Research Institute, Dánia.
- Jeppesen, E., Jensen, J. P., Søndergaard, M., Lauridsen, T. L., Landkildehus, F. (2000): Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes. Changes along a phosphorus gradient. *Freshwater Biol.* 45: 201-218.
- Jeppesen, E., Jensen, J. P., Søndergaard, M., Hansen, K. S., Møller, P. H., Rasmussen, H. U., Norby, V., Larsen, S. E. (2003): Does resuspension prevent a shift to a clear state in shallow lakes during reoligotrophication? *Limnol. Oceanogr.* 48(5): 1913-1919.
- Kasprzak, P., Koschel, R., Krienitz, L., Gonsiorczyk, T., Anwand, K., Laude, U., Wysujack, K., Brach, H., Mehner, T. (2003): Reduction of nutrient loading, planktivore removal and piscivore stocking as tools in water quality management: The Feldberger Haussee biomanipulation project. *Limnologica* 33: 190-204.
- Kosten, S., Kamarainen, A., Jeppesen, E. van Nes, E. et al. (2009): Climate-related differences in the dominance of submerged macrophytes in a shallow lake. *Glob. Change Biol.* 15: 2503-2517.
- Lau, S. S. S., Lane, S. N. (2002): Biological and chemical factors influencing shallow lake eutrophication: a long term study. *Sci. Tot. Environ.* 288: 167-181.
- Liboriussen, L., Landkildehus, F., Meerhoff, M., Bramm, M. E., Søndergaard, M., Christoffersen, K., Richardson, K., Søndergaard, M., Lauridsen, T. L., Jeppesen, E. (2005): Global warming: Design of a flow-through shallow lake mesocosm climate experiment. *Limnol. Oceanogr. Methods* 3: 1-9.
- Lund, S. S., Landkildehus, F., Søndergaard, M., Lauridsen, T. L., Egemose, S., Jensen, H. S., Andersen, F. Ø., Johansson, L. S., Ventura, M., Jeppesen, E. (2010): Rapid changes in fish community structure and habitat distribution following the precipitation of lake phosphorus with aluminium. *Freshwat. Biol.* 55(5): 1036-1049.
- Mehner, T., Mattukat, F., Bauer, D., Voigt, H., Benndorf, J. (1998): Influence of diet shifts in underyearling fish on phosphorus recycling in a hypertrophic biomanipulated reservoir. *Freshwater Biol.* 40: 759-769.
- Moran, R., Harvey, I., Moss, B., Feuchtmayr, H., Hatton, K., Heyes, T., Atkinson, D. (2010): Influence of simulated climate change and eutrophication on three-spined stickleback populations in a large scale mesocosm experiment. *Freshwater Biol.* 55: 315-325.
- Moss, B., Madgwick, J., Phillips, G. (1996): A guide to the restoration of nutrient-enriched shallow lakes. W. W. Hawes, UK
- Oláh, J., Tóth, L. (1987): *Biológiai Nitrogénkötés Sekély Tavakban.* Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Özkan, K., Jeppesen, E., Johansson, L. S., Beklioglu, M. (2010): The response of periphyton and submerged macrophytes to nitrogen and phosphorus loading in shallow warm lakes: a mesocosm experiment. *Freshwater Biol.* 55: 463-475.
- Prairie, Y. T., Duarte, C. M., Kal, J. (1989): Unifying nutrient–chlorophyll relationships in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 1176–1182.
- Reisner, M., Carmeli, S., Werman, M., Sukenik, A. (2004): The cyanobacterial toxin cylindrospermopsin inhibits pyrimidine nucleotide synthesis and alters cholesterol distribution in mice. *Tox. Sci.* 82(2): 620-627.
- Sayer, C., Davidson, T. A., Jones, J. I. (2010): Seasonal dynamics of macrophytes and phytoplankton in shallow lakes: a eutrophication-driven pathway from plants to plankton? *Freshwater Biol.* 55: 500-513.
- Scheffer, M., Hosper, S. H., Meijer, M. L., Moss, B., Jeppesen, E. (1993): Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends Ecol. Evolut.* 8: 275-279.

- Scheffer, M. (1998): Ecology of Shallow Lakes. Chapman & Hall, UK
- Scheffer, M., van Nes, E. H. (2007): Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. *Hydrobiologia* 584: 455-466.
- Søndergaard, M. (2007): Nutrient dynamics in lakes- with emphasis on phosphorus, sediment and lake restoration. Doktori disszertáció (DSc), University Of Aarhus, Dánia.
- Søndergaard, M., Liboriussen, L., Pedersen, A. R., Jeppesen, E. (2008): Lake restoration by fish removal: Short-and long-term effects in 36 Danish lakes. *Ecosystems* 11: 1291-1305.
- Søndergaard, M., Johansson, L. S., Lauridsen, T. L., Jørgensen, T. B., Liboriussen, L., Jeppesen, E. (2010): Submerged macrophytes as indicators of the ecological quality of lakes. *Freshwater Biol.* 55: 893-908.
- Tátrai, I., Mátyás, K., Korponai, J., Paulovits, G., Pekár, F. (2003): Management of fish communities and its impacts on the lower trophic levels in shallow ecosystems in Hungary. *Hydrobiologia* 506: 489–496.
- Tátrai, I., Mátyás, K., Korponai, J., Szabó, G., Pomogyi, P., Héri, J. (2005): Response of nutrients, plankton communities and macrophytes to fish manipulation in a small eutrophic wetland lake. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 90: 511–522.
- Tátrai, I., Istvánovics, V., G. Tóth, L., Kóbor, I. (2008): Management measures and long-term water quality changes in Lake Balaton (Hungary). *Fund. Appl. Limnol.* 172: 1-11.
- Tátrai, I., Boros, G., György, Á. I., Mátyás, K., Korponai, J., Pomogyi, P., Havasi, M., Kucserka, T. (2009): Abrupt shift from clear to turbid state in a shallow eutrophic, biomanipulated lake. *Hydrobiologia* 620: 149-161.
- Van Nes, E. H., Rip, W. J., Scheffer, M. (2007): A theory for cyclic shifts between alternative states in shallow lakes. *Ecosystems* 10: 17-27.
- Vanni, M. J. (2002): Nutrient cycling by animals in freshwater ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33: 341–370.
- Vollenweider, R. A., Kerekes, J. (1982): Eutrophication of waters. Monitoring, assessment and control. OECD cooperative programme on monitoring of inland waters (Eutrophication control), Environment Directorate, OECD, Paris.
- Wetzel, R. G. (2001): Limnology: Lake and River Ecosystems. Academic Press, New York

Tudományos tevékenység / Scientific activity

Az értekezés témakörében, impakt faktoral rendelkező folyóiratban megjelent publikációk jegyzéke:

- Boros, G., Tátrai, I., György, Á. I., Vári, Á., Nagy, S. A. (2009): Changes in Internal Phosphorus Loading and Fish Population as Possible Causes of Water Quality Decline in a Shallow, Biomanipulated Lake. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 94: 326-337.
- Boros, G., Tátrai, I., Nagy, S. A. (2009): Using high-pressure teflon bomb digestion in phosphorus determination of aquatic animals. *Ann. Limnol – Int. J. Lim.* 45: 55-58.
- Tátrai, I., Boros, G., György, Á. I., Mátyás, K., Korponai, J., Pomogyi, P., Havasi, M., Kucserka, T. (2009): Abrupt shift from clear to turbid state in a shallow eutrophic, biomanipulated lake. *Hydrobiologia* 620: 149-161.

Az értekezés témakörében, referált folyóiratban megjelent publikációk jegyzéke:

Boros, G., Tátrai, I. (2008): A bodorka tápanyag regenerációja a Kis-Balaton Tározó I-es ütemén. Hidrológiai Közöny 88(6): 70-73

György, Á. I., Havasi, M., Boros, G. (2008): A halállomány összetételének változása 2005-2007 során a Kis-Balaton Tározó Major-taván. Hidrológiai Közöny 88(6): 64-65.

Az értekezés témakörében elhangzott előadások jegyzéke:

György, Á. I., Tátrai, I., Boros, G., Korponai, J., Havasi, M., Kucserka, T. (2008): Changes in fish community structure in an altering shallow lake. Societas Internationalis Limnologiae (SIL) Konferencia, Konstanz (Németország), 2008 szeptember 22.-26.

Az értekezés témakörében készült poszter-előadások jegyzéke:

Boros, G., Tátrai, I., György, Á. I. (2008): Belső tápanyag terhelés és a bióta hatása a víz minőségére a Kis-Balaton tározó izolált taván. HAKI Napok, Szarvas, 2008. május 14-15.

György, Á. I., Tátrai, I., Boros, G., Korponai, J., Havasi, M., Kucserka, T. (2008): Changes in fish community structure in an altering shallow lake. Shallow Lakes Konferencia, Punta del Este (Uruguay), 2008. november 23.-28.

Pintér, B., Takács, P., Mozsár, A., Zlinszky, A., Boros, G. (2009): A tihanyi Belső-tó medermorfológiája és fiziko-kémiai paramétereinek vizsgálata. LI. Hidrobiológus Napok, Tihany, 2009. szeptember 30. – október 2.