



Abiotikus és biotikus tényezők hatása sekély állóvizek belső tápanyagterhelésére

Doktori (Ph.D.) értekezés

BOROS GERGELY

Témavezetők:

Dr. Tátrai István, tudományos főmunkatárs

Dr. Nagy Sándor Alex, egyetemi docens

Debreceni Egyetem
Természettudományi Doktori Tanács
Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
Debrecen, 2010

Ezen értekezést a Debreceni Egyetem Természettudományi Doktori Tanács *Juhász-Nagy Pál* Doktori Iskola *Hidrobiológia* programja keretében készítettem a Debreceni Egyetem természettudományi doktori (Ph.D.) fokozatának elnyerése céljából.

Debrecen, 2010-09-01

.....
Boros Gergely

Tanúsítom, hogy Boros Gergely doktorjelölt 2007 - 2010 között a fent megnevezett Doktori Iskola *Hidrobiológia* programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javaslom.

Tihany, 2010-09-01

.....
Dr. Tátrai István

Tanúsítom, hogy Boros Gergely doktorjelölt 2007 - 2010 között a fent megnevezett Doktori Iskola *Hidrobiológia* programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javaslom.

Debrecen, 2010-09-01

.....
Dr. Nagy Sándor Alex

Abiotikus és biotikus tényezők hatása sekély állóvizek belső
tápanyag terhelésére

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

Írta: *Boros Gergely* okleveles biológus/ökológus
Készült a Debreceni Egyetem Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
Hidrobiológia programjának keretében.

Témavezetők: *Dr. Tátrai István* és *Dr. Nagy Sándor Alex*

A doktori szigorlati bizottság:

elnök: *Dr. Dévai György*
tagok: *Teszárné Dr. Nagy Mariann*
Dr. Vasas Gábor

A doktori szigorlat időpontja: 2010. március 22.

Az értekezés bírálói:

Dr.
Dr.
Dr.

A bírálóbizottság:

elnök: *Dr.*
Dr.
tagok: *Dr.*
Dr.
Dr.
Dr.
Dr.

Az értekezés védésének időpontja: 2010.

Tartalom

1.	BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉS	1
2.	IRODALMI ÁTTEKINTÉS	4
2.1.	TÁPANYAGOK SZEREPE A VÍZI ÖKOLÓGIAI RENDSZEREK MŰKÖDÉSÉBEN, ALTERNATÍV STABIL ÁLLAPOTOK KIALAKULÁSA SEKÉLY ÁLLÓVIZEINKBEN	4
2.2.	ÁLLÓVIZEINK FOSZFOR KÉSZLETE, JELLEMZŐ FOSZFORFORMÁK	9
2.3.	TÁPANYAGFORGALOMRA HATÓ ABIOTIKUS ÉS BIOTIKUS TÉNYEZŐK	11
2.3.1.	Állóvizek morfológiai sajátosságai	11
2.3.2.	Redoxi potenciál viszonyok	12
2.3.3.	A kémhatás szerepe	14
2.3.4.	Hőmérséklet hatása	14
2.3.5.	Kémiai diffúzió, üledék felkeveredés, bioturbáció	15
2.3.6.	Mikrobiális folyamatok szerepe	16
2.3.7.	Hínárállomány hatása	17
2.3.8.	Halak szerepe a tápanyagforgalomban	20
2.4.	BIOMANIPULÁCIÓS ÉS REHABILITÁCIÓS MÓDSZEREK ÁTTEKINTÉSE ÉS KAPCSOLATUK A FOSZFORFORGALOMMAL	24
3.	ANYAG ÉS MÓDSZER	29
3.1.	VIZSGÁLATI TERÜLETEK ÉS MÉRÉSI MÓDSZEREK	29
3.1.1.	Major-tó, Kis Balaton Vízvédelmi Rendszer	29
3.1.2.	A bodorka foszforforgalomban betöltött szerepe – tó a tóban (limnokorall) kísérletek	32
3.1.3.	A ponty foszforforgalomban betöltött szerepének vizsgálata – akváriumos kísérletek	33
3.1.4.	A bodorka szerepe a foszforforgalomban – balatoni minták	36
3.1.5.	Nagy nyomású teflon bombás feltárás és foszformérés - saját fejlesztésű módszer	36
3.1.6.	Redoxi potenciál és a ható tényezők vizsgálata a globális klímaváltozást és hatásait modellező kísérleti létesítményben, NERI, Dánia	37
3.2.	ALKALMAZOTT STATISZTIKAI MÓDSZEREK	40

4.	EREDMÉNYEK ÉS ÉRTÉKELÉSÜK.....	42
4.1.	A BIOMANIPULÁCIÓ ÉS A BELSŐ TÁPANYAG TERHELÉS HATÁSA A MAJOR-TÓ ALTERNATÍV STABIL ÁLLAPOTVÁLTÁSÁRA.....	42
4.2.	HALAK HATÁSA A BELSŐ FOSZFORTERHELÉSRE – TÓ A TÓBAN (LIMNOKORALL) KÍSÉRLET EREDMÉNYEI.....	55
4.3.	HALAK FOSZFOR KIVÁLASZTÁSA – AKVÁRIUMOS KÍSÉRLETEK EREDMÉNYEI.....	57
4.4.	BALATONI BODORKÁK BÉLTARTALMÁNAK FOSZFOR TARTALMA.....	61
4.5.	NAGY NYOMÁSÚ TEFLON BOMBÁS MINTAFELTÁRÁS ÉS FOSZFOR MÉRÉS EREDMÉNYEI.....	63
4.6.	REDOXI POTENCIÁLRA HATÓ KÖRNYEZETI TÉNYEZŐK – A SZIMULÁCIÓS TARTÁLYOKBAN VÉGZETT VIZSGÁLATOK EREDMÉNYEI.....	65
5.	ÖSSZEFOGLALÁS.....	72
6.	KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	75
7.	ENGLISH SUMMARY	76
7.1.	INTRODUCTION AND MAIN OBJECTIVES.....	76
7.2.	RESULTS AND DISCUSSION.....	79
7.2.1.	Impact of biomanipulation and internal phosphorus loading on the shifts of alternative stable states in Lake Major.....	79
7.2.2.	Role of fish in internal phosphorus loading – results of the enclosure experiments.....	81
7.2.3.	Phosphorus excretion by fish – conclusions of the aquarium experiments.....	81
7.2.4.	Results of phosphorus analyses in gut content of roach from Lake Balaton.....	83
7.2.5.	Results of high-pressure teflon bomb sample digestions and phosphorus measurements.....	83
7.2.6.	Redox potential and the influencing environmental parameters – results from the outdoor enclosures.....	84
8.	FELHASZNÁLT IRODALOM	86
9.	TUDOMÁNYOS TEVÉKENYSÉG JEGYZÉKE	97

1. Bevezetés és célkitűzés

A vízi ökológiai rendszerek tápanyagforgalmának kutatása egészen az 1930-as évekig nyúlik vissza, amikor Alfred C. Redfield az óceánok vizében található partikulált részecskék szén (C), nitrogén (N) és foszfor (P) tartalmát kezdte el vizsgálni. Redfield érdekes és önmaga számára is váratlan felfedezést tett, mikor összehasonlította a Föld különböző vízterületeiről gyűjtött mintákból mért tápanyag arányokat. Azt tapasztalta, hogy az általa szesztonként definiált anyagban a C, N és a P mintavételi területtől függetlenül viszonylag állandó, 106:16:1 arányban oszlott meg (ez az úgynevezett Redfield-arány). A tudományos szempontból mérföldkőnek tekinthető felfedezését először 1934-ben publikálta, majd későbbi tanulmányai során további jelentős eredményekkel járult hozzá a mára önálló tudományággá alakult tápanyagforgalmi kutatások megalapozásához (Redfield, 1934; 1958; Redfield et al., 1963). Munkáiban rávilágított arra, hogy a legegyszerűbb vízi élőlények is meghatározott belső tápanyag homeosztázissal rendelkeznek, és élőhelytől függetlenül közel azonos arányok kialakítására törekednek. A tápanyagok sztöchiometriájával és dinamikájával kapcsolatos kutatások napjainkban is tartanak, hiszen sok kérdés továbbra is megválaszolatlan ebben a témában.

Mérsékelt övi vizeinkben gyakran erős pozitív korreláció tapasztalható az elsődleges termelés intenzitása és a rendszerben jelen levő különböző P-formák koncentrációja között (Vollenweider és Kerekes, 1982; Prairie et al., 1989; Lau és Lane, 2002; Håkanson et al., 2005; Özkan et al., 2010). Ezt a felismerést alapul véve, a témával foglalkozó szakemberek figyelme nagyrészt az állóvizekben lejátszódó P forgalommal és limitációval kapcsolatos kutatásokra irányult (Herodek és Istvánovics, 1986; Istvánovics et al., 1997; 2004; Jensen et al., 2006; Lund et al., 2010), melyeknek köszönhetően mára viszonylag pontos ismeretekkel rendelkezünk a P szabályozó szerepét illetően. Számos kérdést azonban továbbra sem sikerült kellő alaposággal tisztázni, többek között a vízi ökológiai rendszerek tápanyagforgalmának finom szabályozásával kapcsolatos ismereteink további bővítésre szorulnak. Jó példa erre a halak tápanyagforgalomban betöltött jelentőségének megítélése, a tudóstársadalom ugyanis napjainkban is megosztott ebben a kérdésben. A kutatók már régóta felismerték, hogy a halaknak lehet bizonyos szintű befolyása a tápanyagforgalomra és táplálkozási szokásaiktól, rendszertani hovatartozásuktól, valamint életkoruktól függően eltérő szerepet tölthetnek be a vízi ökológiai rendszerek belső tápanyag terhelésében (Kitchell et al., 1975; Brabrand et al., 1990; Persson, 1997; Hendrixson et al., 2007).

Számos kutató kiemelkedő jelentőséget tulajdonít a halak általi tápanyag felszabadításnak illetve a zooplankton fogyasztásnak, és úgy vélik, hogy a halak nagymértékben hozzájárulhatnak a primer produkció szabályozásához (Vanni, 2002; Matsuzaki et al., 2007; Sereda et al., 2008). Mások szerint viszont a halak szerepe elhanyagolható az abiotikus P mobilizáló mechanizmusokhoz (pl. a szél tápanyagban gazdag üledéket felkavaró hatása) vagy éppen a planktonikus P regenerációhoz képest (Gido, 2002; Griffiths, 2006). A véleménykülönbségek alapja többnyire az, hogy míg egyes kutatók a halak által előidézett kibocsátást a rendszer belső tápanyagforgalmi tényezőihez viszonyítják, addig mások a külső terheléshez vagy az összes anyagforgalmi mutatóhoz képest határozzák meg jelentőségét (Sterner és George, 2000; Sereda et al., 2008).

Említésre méltó példa a tápanyagforgalommal kapcsolatos nézetek fejlődésére az üledék P kibocsátásával kapcsolatos paradigmaváltás, amely leginkább az utóbbi évtizedben került előtérbe a kutatók körében. Ezt megelőzően közel ötven évig tartotta magát az a leegyszerűsített hipotézis, miszerint a víz-üledék közötti P forgalmat elsősorban a kémiai folyamatok, és ezen belül is az oxigén koncentráción keresztül befolyásolt redoxi potenciál viszonyok szabályozzák (Einsele, 1936; Mortimer, 1941; Boström et al., 1982). Mára azonban világossá vált, hogy a domináns kémiai folyamatok nem korlátozódnak kizárólag a redoxi potenciál által irányított rendszerre, hiszen esetenként oxigénmentes környezetben is jelentős P visszatartás tapasztalható az üledékben (Driscoll et al., 1993; Prairie et al., 2001). Ebből következik, hogy léteznek redox-független P visszatartó mechanizmusok is, úgymint a szerves törmelékek betemetődése vagy az alumínium vegyületek tartós P-kötése. Emellett az újabb P forgalmi modellben már a biológiai tevékenységnek, a bióta aktivitásának is kiemelkedő szerepet tulajdonítanak a belső terhelés dinamikájának alakításában. Legújabb ismereteink alapján kijelenthető, hogy a P kibocsátás/visszatartás egyensúlyát komplex, kémiai és biológiai kölcsönhatások határozzák meg (Hupfer és Lewandowski, 2008).

A fentiek alapján nyilvánvaló, hogy számos kérdésben nincs konszenzus a témával foglalkozó szakemberek körében, továbbá hogy az utóbbi néhány évben is sikerült olyan ismeretekkel bővíteni a tápanyagforgalommal kapcsolatos tudásanyagunkat, amelyek alapján korábban tényként kezelt elméleteket kellett újragondolni. A tápanyagforgalmi vizsgálatok folytatása és további, még részletesebb ismeretek megszerzése tehát indokolt és szükséges. 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 pedig 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 foszforforgalmat meghatározó egyik legfontosabb abiotikus paraméterre, a redoxi potenciálra.

2. Irodalmi áttekintés

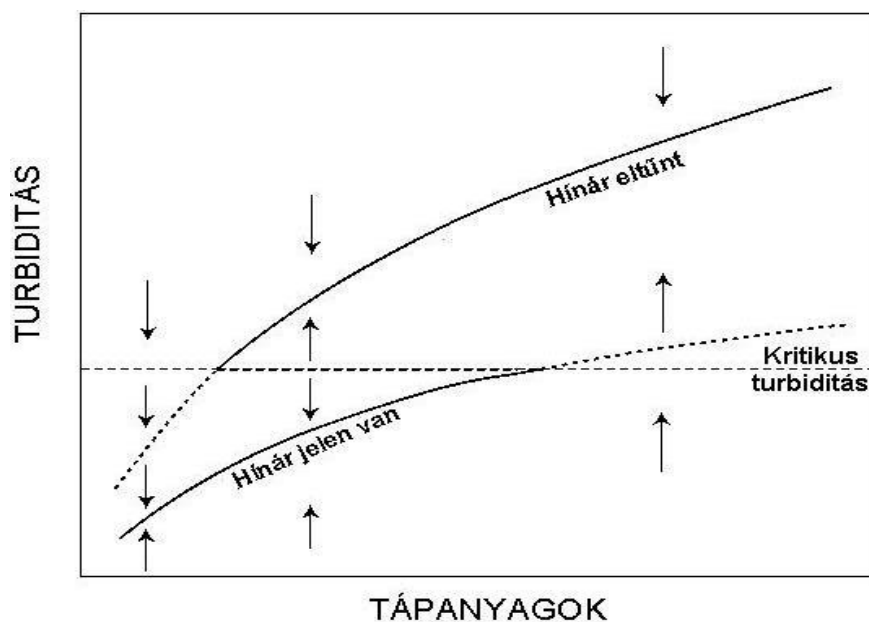
2.1. Tápanyagok szerepe a vízi ökológiai rendszerek működésében, alternatív stabil állapotok kialakulása sekély állóvizeinkben

Az élőlények felépítéséhez és működéséhez szükséges elemek közül csak néhány olyan található vizeinkben, amely az igényekhez képest olyan kis mennyiségben áll rendelkezésre, hogy ezzel képes legyen limitálni a sejtek növekedését. Az elsődleges termelők produktivitását döntő mértékben meghatározó biogén elemeket összefoglalóan tápanyagoknak nevezzük, vizeinkben ezek közül elsősorban a szénnek (C), a nitrogénnek (N) és a foszfornak (P), illetve ezek egymáshoz viszonyított arányának van kitüntetett szerepe. A tápanyagok folyamatos, dinamikus áramlása figyelhető meg az élőlények, élőhelyek és ökoszisztémák között, melynek során egyik kémiai formából a másikba alakulnak át (Vanni, 2002). Kiemelten fontos metabolikus és strukturális funkciókkal bírnak (nukleinsavak felépítése, energia transzfer a fotoszintézis során, protein szintézis, stb.), ugyanakkor bizonyos tápanyagok (főleg a P és a N) sok esetben olyan kis mennyiségben állnak rendelkezésre felvehető formában, hogy emiatt képesek lehetnek korlátozni a többi tápelem felvételét és az ökoszisztéma produktivitását. A tápanyag limitáció megértéséhez a Liebig-féle minimumtörvényt kell alapul vennünk, amely kimondja, hogy a növények a számukra szükséges anyagokat mindig a legkisebb mennyiségben rendelkezésre álló tápelem arányában veszik fel (Wetzel, 2001; Cohen, 2003). Az élőlények N igénye jóval meghaladja a P-ét, azonban mérsékelt övi vizeink hozzáférhető N tartalma általában olyan magas, hogy ritkábban képes korlátozó tényezőként fellépni (Lewis és Wurtsbaugh, 2008). Tapasztalatok szerint vízi rendszerekben általában akkor beszélhetünk N limitált állapotról, ha a vízben a TN:TP tömegarány 9 alá süllyed. Foszfor limitált állapot akkor jellemző, ha ez az arány 22 felett alakul (Guildford et al., 2000). Ugyanakkor fontos megjegyezni, hogy jelenlegi ismereteink szerint édesvizekben addig nem lép fel P limitáció, amíg az oldható reaktív P (SRP) koncentrációja meghaladja a $10 \mu\text{g L}^{-1}$ -t (Lewis és Wurtsbaugh, 2008).

A tápanyagforgalommal foglalkozó kutatások középpontjában leggyakrabban a P áll, amelyben fontos szerepe van annak, hogy a fitoplankton biomassza változásával legerősebben korreláló tényezők a víz SRP és TP tartalma (Prairie et al., 1989; Lau és Lane, 2002; Håkanson et al., 2005; Spears et al., 2007). A mérsékelt övi állóvizek trofikus

állapotának jellemzésére gyakran a klorofill-*a* értékeket és a víz TP tartalmát együtt veszik figyelembe (Søndergaard et al., 2010). Ennek oka, hogy a P-nak fontos szerepe van a planktonikus eutrofizáció előidézésében, míg a klorofill érték közvetlenül utal az algabiomasszára, amely meghatározza a víz átlátszóságát és a tavak ökológiai „minőségét” (Carvalho et al., 2008). Az élőlények anyagcsere folyamatainak P igénye viszonylag magas, ugyanakkor optimális esetben hozzáférhető mennyisége lényegesen alacsonyabb, mint a többi biológiai makroelemé, ezáltal képes limitáló elemként fellépni. A 20. századtól kezdődő fokozott iparosodás, a városi szennyvizek nem megfelelő kezelése és a mezőgazdasági tevékenység azonban jelentősen hozzájárult felszíni vizeink P készletének gyarapodásához (Oláh és Tóth, 1987; Jeppesen et al., 2003). A fokozott külső tápanyag terhelés következtében vizeink P tartalma a kritikus küszöbérték fölé emelkedhetett, és számos korábban oligo-mezotróf, hínárnövényzet 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 munkatársainak (1993) elmélete szerint a sekély, édesvízi ökológiai rendszerekben két alternatív stabil állapot válthatja egymást: az egyik az ún. tiszta vizű állapot (*clear water state*), amikor a rendszerben a hínár a meghatározó elsődleges termelő, a másik az ún. zavaros vizű állapot (*turbid water state*), amikor a fitoplankton válik a domináns elsődleges termelővé és a hínár állomány visszaszorul vagy teljesen eltűnik. Scheffer és munkatársainak modellje olyan sekély, tápanyagban gazdag vizekre lett kidolgozva, ahol a szubmerz makrovegetációnak kulcs szerepe van az anyagforgalom és a fitoplankton szabályozásában. Ugyanakkor a modell nem alkalmazható nagy felületű, magas szervesanyag tartalmú állóvizek esetében, mint amilyen például a Fertő-tó (Dokulil és Teubner, 2003). Az alternatív stabil állapotok szemléltetésére Scheffer egy folyamat ábrát állított össze (*1. ábra*), amely az állapotváltást és az azt befolyásoló főbb tényezőket mutatja be (Scheffer, 1998). Az ábrán jól látható, hogy létezik egy átmeneti tápanyag koncentráció, melynél mindkét alternatív állapot képes stabilan fennmaradni.



1. ábra: A hínárnövényzet eltűnésével/megjelenésével jellemezhető alternatív egyensúlyi állapotok változása. Az állapotváltást a kritikus turbiditási szint átlépése idézi elő. A nyilak a változások irányát mutatják abban a stádiumban, amikor a rendszer a két állapot között mozog

Scheffer modellje három főbb felvetésből indul ki:

- A turbiditás folyamatosan nő a tápanyag koncentrációk emelkedésével, a fitoplankton állományának gyarapodása miatt
- A magasabb rendű vízi növényzet (hínár) csökkenti a zavarosságot
- A magasabb rendű vízi növények eltűnnek, ha a rendszer túllépi a kritikus turbiditási szintet. Ezt a kritikus szintet a vízben lebegő anyagok koncentrációja és a vízmélység határozza meg.

A kritikus turbiditási szint felett tehát zavaros vizű állapotról, míg alatta tiszta vizű állapotról beszélhetünk. 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). Esetenként az is előfordulhat, hogy a két alternatív stabil állapot egyazon tóban egyszerre fordul elő. Ez akkor történhet meg, ha az állóvíznek vannak olyan védett öblei, ahol a makrovegetáció képes stabil állományt kialakítani,

ugyanakkor a tó nagyobb része felkeveredésnek erősen ki van téve (Dokulil és Teubner, 2003). A tiszta vizű állapot fenntartásáért döntő mértékben a szubmerz makrovegetáció felelős (Jeppesen et al., 2007; Scheffer és van Nes, 2007; Søndergaard et al., 2010), azonban a stabilizációhoz szükséges borítás mértéke ökoszisztéma függő. Bizonyos nézetek szerint (Jeppesen et al., 1994; Kosten et al., 2009) a borításnak legalább 30%-nak kell lennie a tiszta vizű állapot fenntartásához, ugyanakkor Tátrai és munkatársai (2009) 50%, míg Blindow és munkatársai (2002) 60% körüli értéket határoztak meg.

Egy több országra kiterjedő átfogó vizsgálat szerint a tiszta vizű állapot stabilitását befolyásoló, vízben jellemző tápanyag viszonyok - mindenekelőtt a TN/TP arány - jelentősen eltérnek az egyes régiók között. Az eredmények szerint a hidegebb területek sekély állóvizeiben fordulnak elő a stabil tiszta vizű állapottal párosuló legmagasabb TP értékek (Kosten et al., 2009). Az minden esetre bizonyos, hogy a hínár állomány pusztulásának és ezzel a zavaros vizű állapot kialakulásának esélye jelentősen megnő, ha a víz TN tartalma meghaladja az 1,2-2,0 mg L⁻¹-t, illetve a TP koncentráció túllépi a 0,1-0,2 mg L⁻¹-t (Gonzalez Sagrario et al., 2005; Jeppesen et al., 2007). Megfigyelések szerint a magas TN koncentráció csak akkor idézi elő a hínár állomány hanyatlását, ha azt a TP tartalom egyidejű dúsulása kíséri. Amennyiben a TP koncentráció alacsony marad (<0,05 mg L⁻¹), úgy a makrovegetációs borításban nem következik be számottevő változás (Kosten et al., 2009). Bayley és munkatársai (2007) 0,28 mg L⁻¹-re becsülik a magas (>75%) hínárborítással rendelkező sekély tavakban azt a kritikus TP szintet, amely önmagában képes kimozdítani a rendszert a stabil tiszta vizű állapotából és előidézi a hínár pusztulását.

Ha a környezeti körülmények változása miatt a makrovegetáció borítása a kritikus szint alá csökken, akkor felborulhat a rendszer egyensúlya, a hínárállomány gyors és nagymértékű pusztulása következik be, amelynek nyomán drasztikusan megnő a víz zavarossága és átalakul az ökoszisztéma teljes élőlénystruktúrája és tápanyag dinamikája (Scheffer et al., 1993; Jeppesen, 1998). A zavaros vizű állapotban rendszerint kéalgák dominálják a fitoplankton, a halállomány néhány fajból, főleg plankton-, és bentoszfogyasztó egyedekből áll (Tátrai et al., 2009). Ezzel szemben tiszta vizű állapotban a halállomány és a makrovegetáció faji diverzitása növekszik, és megszűnnek a kéalga virágzások (Scheffer, 1998; Søndergaard et al., 2010). A tartósan tiszta vizű állapotban levő állóvizekben is átmenetileg kialakulhatnak zavaros vizű időszakok, amely két főbb jelenségre vezethető vissza (van Nes et al., 2007). Egyrészt, a kiterjedt hínárállomány elősegíti a tápanyagok stabilizációját és emiatt az

üledékben folyamatos dúsulás zajlik, amely magában hordozza a hirtelen és nagymértékű tápanyag felszabadulás esélyét. Másrészt, az üledékben folyamatosan, évről évre halmozódó növényi eredetű szerves törmelék bomlása fokozza az oxigén felhasználást, amely anoxiát idézhet elő és csökkenti a redoxi potenciált. A két jelenség általában egymást kiegészítve fordul elő, és az állóvizekben egyfajta ciklusos állapotváltozást idéz elő (van Nes et al., 2007).

Megfigyelések szerint a zavaros vízü állapot kialakulása többnyire hirtelen következik be (Bayley et al., 2007; Tátrai et al., 2009), és ha ez egyszer megtörtént, nagyon nehéz kimozdítani belőle a rendszert (Meijer et al., 1989; Scheffer és van Nes, 2007). Ennek egyik oka, hogy a zavaros, alacsony hínárborítással jellemezhető állóvizek kedvező életteret nyújtanak a bentoszfogyasztó halak számára, így ezek még tovább növelhetik biomasszájukat (Jeppesen et al., 2000; Sayer et al., 2010). A megnövekedett haltömeg fokozza a tápanyag körforgás sebességét, és folyamatos zooplankton fogyasztásával csökkenti az algákra ható top-down kontrollt (Vanni, 2002). Az alacsony hínár borítású területek jelentősen ki vannak téve a szél felkavaró hatásának, amely sekély állóvizekben igen jelentős és folyamatos tápanyag felszabadulást idézhet elő (Horppila és Nurminen, 2003; Istvánovics et al., 2004). Az így kialakuló kedvezőtlen fényviszonyok, és a folyamatosan felkavart üledék nem teszik lehetővé a makrofitonok terjedését vagy re-kolonizációját. Ugyanakkor, ha egyszer (pl. a hozzáférhető tápanyagok koncentrációjának mérséklése után) sikerült mégis megtelepednie a hínárnövényzetnek, akkor jelentősen csökkenhet a víz zavarossága és lehetőség nyílhat további hínarak megtelepedésére, ezáltal stabilizálódhat a tiszta vízü állapot. A folyamat szabályozásában a tápanyag viszonyok mellett kiemelt szerepe van a vízmélységnek, a vízfelület nagyságának és a hőmérsékleti viszonyoknak is (Scheffer és van Nes, 2007).

Az állóvizek jellemzésére alkalmaznak egy másik kategóriarendszert is, amely részben átfed Scheffer és munkatársainak (1993) szemléletével, azonban egy harmadik típusal egészíti ki az állapotokat (Sayer et al., 2010). Az első kategória a zavaros vízü tavak (*turbid lakes*), ahol a makrovegetáció borítása egész évben alacsony szinten marad és a víz átlátszósága folyamatosan kedvezőtlen az alámerült vízinövények számára. A második kategória a hanyatló vagy összeomló tavak (*crashing lakes*), ahol bár a vegetációs periódus elején még elkezd fejlődni a hínárállomány, de nyár közepére-végére összeomlik az instabil tiszta vízü állapot és a makrovegetáció gyors hanyatlása következik be. A zavaros és a hanyatló tavakra jellemző, hogy tavasztól ősz felé haladva folyamatosan nő a vízben

található partikulált tápanyagok és a klorofill-*a* koncentrációja. Emellett a hanyatló tavakban gyakran előfordul, hogy a fitoplankton biomassza nyári csúcspontok jelentősen meghaladja a tartósan zavaros vizekben jellemző csúcspontokat is. A harmadik kategória a stabil tavak (*stable lakes*), amely többnyire azonos a Scheffer féle *tiszta vízű állapot* definícióval, tehát a hínárborítás a teljes vegetációs periódus alatt stabil és a víz átlátszósága nem romlik drasztikusan a nyári hónapokban (Sayer et al., 2010).

Az eutrofizáció féken tartása és a tiszta vízű állapot stabilitásának fenntartása fontos ökológiai és vízgazdálkodási feladat, hiszen a túlzott mértékű algásodás számos kedvezőtlen következménnyel járhat vizeinkben. Hatására átalakul a tápláléklánc (zooplankton-zoobentosz-hal), megváltozik annak szerkezete és működése. Eutróf 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; Leveque et al., 2008; Sayer et al., 2010; Søndergaard et al., 2010), illetve tömeges halpusztulásokat okozhat (Carpenter és Lathrop, 2008; Moran et al., 2010). A tavak zavaros vízű állapotában a fitoplankton 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). Az eutrofizáció kontrollálása fontos feladat, hiszen a jó ökológiai állapotban levő, tiszta vízű sekély tavak ivóvízként, öntözővízként vagy üdülővízként egyaránt felhasználhatóak (Dokulil és Teubner, 2003). A fent említett jelenségek pedig megnehezítik a hasznosítást és csökkentik a víz természeti, turisztikai és gazdasági értékét (Moss et al., 1996; Carpenter és Lathrop, 2008).

2.2. Állóvizeink foszfor készlete, jellemző foszforformák

A vízi ökológiai rendszerek tápanyagforgalmába kerülő P eredetét tekintve két csoportot különíthetünk el: a külső forrásból érkező (*külső terhelés*), illetve a belső raktárakból felszabaduló (*belső terhelés*) P-t. Vizeink természetes eredetű P tartalma főként a foszfát tartalmú kőzetek mállásából származhat, melyek főleg apatit ásványok, mint $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{OH}$ vagy $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{F}$. A kőzetmállás külső és belső terhelést egyaránt előidézhethet (Cohen, 2003). Emellett esetenként számolni kell a légkörből érkező vagy a talajvízzel beszivárgó P-ral is. A légkör P tartalma kis részben óceáni eredetű, nagyobb mennyiséget szolgáltatnak a szervesetlen ásványi szemcsék, szerves törmelék, növények által kibocsátott illékony

anyagok vagy a fosszilis tüzelő anyagok égetéséből származó melléktermékek (Wetzel, 2001).

Az elmúlt néhány évtizedben a vizeket érő *külső P terhelés* legjelentősebb részéért elsősorban nem a természetes kőzetmállási folyamatok, hanem az emberi tevékenység tehető felelőssé, mivel a mezőgazdaságban használt P tartalmú műtrágyák, a fosszilis tüzelőanyagok égetése vagy a háztartásban használt foszfát-alapú tisztítószeres P tartalma nagy mennyiségben akkumulálódott felszíni vizeinkben (Cohen, 2003; Jeppesen et al., 2003). Bár az utóbbi években jelentősen csökkentették a műtrágyák és a tisztítószeres P tartalmát, a korábban bekerült P mennyiség sok esetben továbbra is olyan mértékű *belső terhelést* idéz elő, amely megnehezíti a helyreállítást (Carpenter és Lathrop, 2008). Az, hogy a bekerült P milyen mértékű *belső terhelést* idéz elő a későbbiekben, nagymértékben függ az üledék fizikai és kémiai összetételétől, a hőmérséklettől, valamint az állóvizek morfológiai paramétereitől (vízmélység, felszín/térfogat arány) (Boström et al., 1982; Wetzel, 2001; Hargeby et al., 2004; Scheffer és van Nes, 2007). A tömegegyensúly értelmében az üledék által visszatartott P mennyiséget a felvett és a kibocsátott P mennyiségének különbsége adja meg. Az üledék P visszatartó képessége pedig egyenlő a nettó kiülepedéssel, amely a bruttó kiülepedés és a bruttó kibocsátás különbségeként adható meg (Hupfer és Lewandowski, 2008). Ezen ismeretek birtokában meghatározható, hogy az adott állóvíz raktározó, egyensúlyi állapotban levő, vagy kibocsátó típusú P forgalmi szempontból.

Az üledék pórusvizének jelentős szerepe lehet a *belső tápanyagterhelés* szabályozásában, mivel ez a frakció viszonylag könnyen mobilizálódhat és a benne tárolt P mennyisége esetenként nagyságrenddel meghaladhatja az üledékekkel egyensúlyban levő vízfázis P tartalmát. A víz és az üledék pórusvizének összes P tartalma (TP) oldott és partikulált frakciókból áll (Mackereth et al., 1978; Scavia és Moll, 1980). A partikulált frakció magába foglalja az élőlényekben tárolt P formákat (nukleinsavak, fehérjék, vitaminok, nukleotid-foszfátok, kalcium-foszfát), a talajokból bekerülő ásványi formákat (P tartalmú ásványok illetve minden egyéb olyan ásvány, amelynek felszínén P adszorbeálódik) és az elhalt szerves anyagban raktározott P formákat. Az oldott frakció legfőbb összetevői az ortofoszfát (PO_4^{3-}), a polifoszfátok, szerves kolloidok és az alacsony molekulatömegű foszfátészterek. Ha a jellemző P formákat a gyakorlatban használt kémiai analízis szempontjai alapján osztályozzuk, elkülöníthetünk oldható reaktív P-t, összes oldott P-t, oldható nem reaktív P-t és összes P-t (Scavia és Moll, 1980).

2.3. Tápanyagforgalomra ható abiotikus és biotikus tényezők

2.3.1. Állóvizek morfológiai sajátosságai

Magyarország állóvizeinek túlnyomó többsége sekély rendszer. Hazánk és egyben Közép-Európa legnagyobb felületű sekély tavának, a Balatonnak átlag mélysége is mindössze 3,5 m (Bíró, 1984). Ennek a tulajdonságnak köszönhetően a vízoszlop folyamatos átkeveredésen megy keresztül, ellentétben a mélyebb és a szél felkavaró hatásának kevésbé kitett tavakkal (Wetzel, 2001). Mély és rétegzett tavakban az üledékből kibocsátott tápanyagok leginkább az oxigénben szegény alsó vízrétegben (hipolimnion) akkumulálódnak a nyár során, így nem hozzáférhetőek az eufotikus zónában zajló elsődleges termelés számára. Az üledék közeli vizekben felhalmozódott tápanyagok csak a szezonális átkeveredések alkalmával jutnak a felsőbb vízrétegekbe. Ezzel szemben sekély tavakban sokkal intenzívebb és viszonylag állandó anyagáramlás figyelhető meg az üledék és az eufotikus zóna között, így az elsődleges termelők szinte a teljes vegetációs periódus alatt képesek növekedni (Nixdorf és Deneke, 1995). Jellemző továbbá a sekély tavakra, hogy az aljzat felületéhez képest viszonylag kis víztérfogattal rendelkeznek, amelynek következtében a víz tápanyagtartalma sokkal dinamikusabban változik, mint a mélyebb tavakban (Søndergaard, 2007). Az átlagos vízmélység alapvetően befolyásolhatja a makrovegetációval való borítás mértékét is, hiszen a maximális kolonizációs mélységet (C_{max} érték) tiszta vízű állapotban levő tavaknál elsősorban nem a zavarosság, hanem a vízoszlop magassága határozza meg. A C_{max} negatívan korrelál a víz klorofill-*a* és TP tartalmával, és akár 0-15 m között is változhat, a víz zavarosságának függvényében (Søndergaard et al., 2010). Mélyebb tavakban az átlátszóság minimális csökkenése is a C_{max} érték jelentős visszaesését okozza. A sekélyebb tavak általában kevésbé reagálnak érzékenyen a tápanyagterhelésre, melynek oka, hogy ilyen vizekben a makrovegetáció jóval kisebb Secchi-átlátszóság esetén is képes stabil borítást fenntartani és ellensúlyozni a fitoplankton állományának növekedését. (Scheffer és van Nes, 2007).

A vízmélység mellett igen fontos, az anyagforgalmat meghatározó tényező lehet a vízfelület nagysága is. A kisebb felületű állóvizek (1-3 hektár) vize gyakorta szerves anyaggal terhelt (Pace et al., 2004), barnás színű lehet, melynek oka, hogy vízfelületük méretéhez viszonyítva jelentősebb a kapcsolatuk a környező szárazföldi környezettel, melyhez gyakran lassú vízcserre és viszonylag kis víztérfogat társul (Havens, 2003). A bemosódó szerves anyagok többnyire humin anyagok (V.-Balogh et al.,

1997), melyek egyrészt jelentős külső tápanyagterhelést jelenthetnek az állóvizek számára, másrészt pedig növelhetik a víz turbiditását, amely kedvezőtlenül hat a hínárállomány kiterjedésére. Egy példával illusztrálva, Pace és munkatársai (2004) két kis felületű kísérleti tavon (Paul Lake, 1,2 ha; Peter Lake, 2,4 ha; Michigan, USA) végzett vizsgálatai kimutatták, hogy a vízben található partikulált szerves szénnek és a zooplanktonban raktározott szénnek 50%-a szárazföldi eredetű volt, és nem a tavak saját szén készletéből vagy közvetlenül a légkörből származott. Mindezek ellenére mégis úgy tűnik, hogy a kisebb felületű tavakban nagyobb esélye van a makrovegetáció stabil megtelepedésének (Søndergaard et al., 2005). Van Geest és munkatársai (2003) kutatásaik során Hollandiában a Rhine folyó ártéri területein 215, közel azonos átlag mélységű sekély tavat tanulmányoztak. A tavakat érintő külső tápanyagterhelés hasonló volt, ennek ellenére egyaránt előfordultak sűrű hínárállománnyal rendelkező és teljesen hínármentes állóvizek is. Megállapították, hogy a vízfelület csökkenésével megnő a sűrű makrovegetáció kialakulásának valószínűsége. Ennek oka, hogy a kisebb felületű állóvizekben a szél felkavaró hatása kevésbé tud érvényesülni, így minél kisebb a vízfelület, annál kisebb a magas lebegőanyag tartalom kialakulásának esélye.

2.3.2. Redoxi potenciál viszonyok

A klasszikus szemlélet szerint az üledékben és a vízben uralkodó redoxi potenciál viszonyoknak meghatározó, esetenként kizárólagos szerepe van az állóvizek P forgalmának alakulásában (Mortimer, 1941; Boström et al., 1982). Ez az elmélet azon a tényen alapul, miszerint a szabad foszfát (PO_4^{3-}) ionok oxidált vassal (Fe^{3+}) de egyéb fémekkel is (pl. mangán vagy alumínium) oldhatatlan flokkulumokat képeznek, amelyek csapadék formájában kiválnak, majd kiülepsznek (Boström et al., 1982; Jensen et al., 1992). Az oxigénnel telített természetes vizek redoxi potenciálja általában 400-600 mV érték között váltakozik, amely jóval meghaladja azt a 200 mV határértéket, amely alatt megtörténik a $\text{Fe}^{3+} \leftrightarrow \text{Fe}^{2+}$ átalakulás (Mortimer, 1941; Søndergaard, 2009). Amennyiben a környezet redoxi potenciálja a kritikus érték alá csökken és megtörténik a Fe^{3+} redukciója, a keletkező Fe^{2+} elengedi a korábban kötött P-t, amely az üledékből kiáramolva felvehetővé válik az élőlények számára (Boström et al., 1982). Az üledék redoxi állapota azért is különösen fontos tényező, mivel a pórusvíz TP tartalma esetenként nagyságrenddel magasabb a tavak vizének TP tartalmánál, és kiemelt jelentősége van annak, hogy ez a hatalmas P készlet az eufotikus vízrétegbe juthat-e vagy sem (Wetzel, 2001). Miao és munkatársai (2006) részletes vizsgálatokat folytattak a

témában, melynek során a Cataouatche tóból (Louisiana, USA) származó üledék redoxi potenciálját redukált és oxidált állapotok között (-200 mV ↔ +500 mV) változtatták és figyelték ennek P forgalomra gyakorolt hatásait. Tapasztalataik szerint a kezelés jelentősen befolyásolta az üledék P kötő képességét. A redukált üledék redoxi potenciáljának emelése P stabilizációt eredményezett, mely együtt járt az oldott Fe²⁺ és Mn²⁺ ionok oxidációjával. Hasonló megállapításokat tesznek Nowlin és munkatársai (2005), valamint Li és munkatársai (2007) is, akik szerint az üledék redoxi potenciáljának emelése csökkenti a különböző P formák kiáramlását, illetve megjegyzik, hogy az üledék redoxi potenciáljának kritikus szint alá csökkenése nagyságrenddel emeli az oldható reaktív foszfor (SRP) kibocsátást.

Sekély tavakra gyakran jellemző tulajdonság, hogy még a legelső vízrétegek oldott oxigén tartalma is szinte egész évben olyan magas, hogy az üledékbe diffundálva a redoxi potenciál emelésén keresztül képes folyamatos P kötő képességet fenntartani (Penn et al., 2000). Ez alól természetesen vannak kivételek, hiszen az állóvizek eutrofizációjának mértéke, a mikrobiális aktivitás, bizonyos morfológiai sajátosságok vagy a hínár növényzet borítása és annak faji összetétele jelentősen képesek befolyásolni, esetenként csökkenteni az üledék redoxi potenciálját (Scheffer és van Nes, 2007; Søndergaard, 2009).

Az üledékben lejátszódó, redoxi potenciál viszonyokkal összefüggésbe hozható P kötés mindaddig működhet, amíg megfelelő mennyiségben van jelen szabad P kötő kapacitással rendelkező oxidált vas. Tapasztalatok szerint az Fe:P tömegarányának az üledékben legalább 10-15-nek kell lennie ahhoz, hogy a vas oxidált körülmények között érdemben képes legyen szabályozni a belső P terhelést (Jensen et al., 1992; Caraco et al., 1993). Sok esetben azonban redukált üledékekben is jelentős kémiai eredetű P kötés tapasztalható, amely Hupfer és Lewandowski (2008) szerint a redoxi potenciáltól független, P kötésre és tárolásra képes anyagok jelenlétével magyarázható, mint amilyen az Al(OH)₃ vagy a nem redukálható Fe vegyületek.

A tápanyagforgalommal foglalkozó szakemberek utóbbi évtizedekben végzett részletesebb kutatásai arra is rávilágítottak, hogy a víz és az üledék közötti P forgalmat nem kizárólagosan kémiai folyamatok szabályozzák, hanem a biológiai tevékenységnek is meghatározó szerepe van a P dinamika összetett folyamatának irányításában. A modernebb P forgalmi modell nem tulajdonít kizárólagos szerepet a redoxi potenciálnak, hanem figyelembe veszi az aerob, heterotróf lebontó baktériumok P

felszabadítását, a bioturbációt, és sok egyéb más, a biótával összefüggésbe hozható tevékenységet is (Wetzel, 2001; Hupfer és Lewandowski, 2008).

2.3.3. A kémhatás szerepe

A kémhatás szerepe és jelentősége a P forgalomban főleg azon alapul, hogy a P oxidált vashoz való kötődésének esélye a pH emelkedésével csökken, mivel a Fe^{3+} szabad vegyértékeit hidroxil ionok telíthetik (Lijklema, 1977). Így tehát, a megnövekedett fotoszintetikus aktivitás nyomán kialakuló lúgosabb körülmények előidézhetnek P kiáramlást az üledékből a melegebb időszakokban (Istvánovics és Pettersson, 1998). A kémhatás ezen kívül képes befolyásolni az ásványi formában (pl. apatit) jelen levő P vegyületek oldhatóságát is, melynek bizonyítására Burley és munkatársai (2001) három, alapvetően lúgos kémhatású kanadai tó P forgalmi jellemzőit vizsgálták. Munkájuk eredményeként megállapították, hogy ezekben a tavakban az üledék P kibocsátásáért elsősorban a kémhatás által szabályozott apatit oldékonyság és a bakteriális tevékenység volt felelős. Emellett vannak olyan alkalikus tavak is, ahol alapvetően a rendszerben levő vas, alumínium és a redoxi viszonyok szabályozzák az üledék és víz között zajló P forgalmat, de csak azokban az esetekben, amikor a fent említett két fém koncentrációja kellően magas a szabályozó funkció fenntartásához (Jensen et al., 1992; Olila és Reddy, 1997).

2.3.4. Hőmérséklet hatása

A vízhőmérsékletnek számos közvetlen és közvetett hatása lehet a sekélyvízi ökoszisztémákban végbemenő szinte összes folyamatra, így az anyagforgalomra és az eutrofizációra is (Moran et al., 2010). A melegebb területek sekély állóvizeiben jóval nagyobb az esélye a zavaros vízű állapot kialakulásának és a hínár növényzet pusztulásának, mint a hűvösebb régiókban. Kosten és munkatársai (2009) ennek igazolására 782 sekély állóvíz több éves adatsorait összesítették, melyek különböző klimatikus zónákban találhatóak (Észak-Amerika, Dél-Amerika, Európa). Megállapították, hogy azokon a területeken, ahol az átlaghőmérséklet emelkedése várható, ott a hínárnövényzet visszaszorulására és a zavaros vízű állapot kialakulásának nagyobb valószínűségére számíthatunk. Általánosan jellemző, hogy egy bizonyos tartományon belül a megemelkedett hőmérséklet növeli a diffúziós folyamatok és a kémiai reakciók sebességét. Emellett közvetlen hatása van az oldott oxigén tartalomra, mivel az oxigén vízben való oldódása erősen hőmérsékletfüggő, így befolyása van a redoxi potenciáltól függő P stabilizációs folyamatok alakulására is. A hőmérséklet legfontosabb,

közvetett hatását mégis a biológiai tevékenység befolyásolásán keresztül váltja ki. Egy példát említve, a mérsékelt éghajlati övben élő halak évente általában egyszer ívnak, azonban a vízhőmérséklet emelkedésével évente több ívársra is képesek lehetnek, mint ahogy ez szubtrópusi területeken megfigyelhető (Sommer, 1986; Dumont, 1994). Ez a fiatal, plankton fogyasztó halak magas egyedsűrűségét és ezzel együtt nagymértékű zooplankton kifalást eredményezhet. A halak általi zooplankton kifalás csökkenti a fitoplanktonra ható fogyasztói (top-down) kontrollt és elősegíti a zavaros vízü állapot kialakulását. Talán éppen ez lehet az alapvető oka annak, hogy a melegebb vízü területeken sokkal nehezebb eredményt elérni a biomanipulációs beavatkozásokkal (Jeppesen et al., 2005). A vízhőmérséklet emelkedése a teljes táplálékhálózatra befolyással van, a fitoplanktontól a halakig (Scheffer és van Nes, 2007), és stimulálja a szerves anyag mineralizációját és az ebből adódó foszfát kibocsátást (Boström et al., 1982).

2.3.5. Kémiai diffúzió, üledék felkeveredés, bioturbáció

A P áramlása az üledéken belül, illetve az üledékből a víz felé főként foszfát formájában történik, amely a szerves vagy szervetlen vegyületek lebomlása során szabadul fel. Az üledékben rendszerint nagyságrenddel magasabb a foszfát koncentrációja, mint a vele egyensúlyban lévő vízben, így folyamatos kiegyenlítődési folyamat zajlik, melynek során az üledékben levő foszfát felfelé áramlik. A tisztán kémiai eredetű diffúziót Fick első törvénye szerint a víz - üledék közötti tápanyag koncentráció különbsége, a diffúziós koeficiens és az üledék fizikai szerkezete határozza meg (Sinke et al., 1990).

Az üledékből történő P kiáramlás sok esetben olyan mértékű, amely nyilvánvalóvá teszi, hogy a diffúzió mellett egyéb folyamatok is részt vesznek a tápanyag felszabadulás mechanizmusában (Søndergaard, 1990). A hullámozgás és egyéb vízmozgások üledék felkeverő hatásának különösen nagy jelentősége lehet sekély és szélnek kitett állóvizek esetében. A folyamat hatásfokát elsősorban a szélnek kitett vízfelület nagysága (ún. fetch), a vízmélység és a szélesebesség határozza meg (Hamilton és Mitchell, 1997). Sekély tavakban a szél által előidézett vízmozgás a szervetlen lebegő anyagok koncentrációjának radikális emelkedését okozhatja, amelynek nyomán jelentősen nőhet a zavarosság (Horppila és Nurminen, 2003). Emellett a tápanyagban gazdag pórusvíz kimosódása időszakos tápanyagfelszabadulást idézhet elő, amelynek komoly hatása lehet a fitoplankton termelésére és ezáltal a vízminőségre is (Horppila és Nurminen, 2003; Istvánovics et al., 2004). Az üledék felkeveredés

tápanyagforgalomra gyakorolt hatását alapvetően befolyásolja, hogy a felkeveredő vízben milyen körülmények uralkodnak (pH, oxigén telítettség, tápanyag koncentráció, stb.). Amennyiben a víz oldott oxigén tartalma magas, és a redukált üledékből felkeveredő szemcsékben szabad P kötő kapacitás alakul ki az oxigenizált vízzel való érintkezés hatására, akkor a folyamat akár P stabilizációt és későbbi kiülepedést is eredményezhet (Søndergaard, 2007).

A kémiai diffúzió és a vízmozgások által előidézett felkeveredés mellett van egy igen fontos biotikus tényező is, amely befolyással lehet a víz-üledék közötti tápanyagforgalomra. A makrozoobentosz és az azzal táplálkozó halak ugyanis folyamatosan átmozgatják az üledék felsőbb rétegeit, lazítják annak fizikai szerkezetét. Az így generált felkeveredést *bioturbációnak* nevezzük, amelynek hatása a tápanyag dinamikára térben és időben, az adott víztér állapotától függően változó lehet (Vanni, 2002; Chakrabarty és Das, 2007). A legtöbb megfigyelés szerint a bioturbáció jelentős belső terhelést idézhet elő azáltal, hogy elősegíti a tápanyagban gazdag pórusvíz kimosódását az üledékből (Tátrai és Istvánovics, 1986; Breukelaar et al., 1994; Matsuzaki et al., 2007). Emellett a bentoszfogyasztó halak táplálkozási szokásaik velejárójaként lazítják az üledék fizikai szerkezetét és rontják annak eróziós ellenállását, így a tápanyagban gazdag pórusvíz kimosódásának és a zavarosság fokozódásának esélye jelentősen megnő (Scheffer et al., 2003). A bioturbáció ugyanakkor esetenként akár ellensúlyozhatja is a belső terhelést, mivel ez a fajta tevékenység elősegítheti az oxigénben gazdagabb víz üledékbe diffundálását. Ennek nyomán megemelkedhet az üledék P kötő képessége, és javulhat a szabad ammónia nitrifikációjának hatásfoka is (Boström et al., 1982; Vanni, 2002).

2.3.6. Mikrobiális folyamatok szerepe

A heterotróf baktériumok képesek arra, hogy regenerálják és ezzel újra a tápanyagforgalmi ciklus részévé tegyék a korábban inaktív szerves törmelék és a nehezen bomló vegyületek P tartalmát (Spears et al., 2007). A mineralizáció hatásfokát a hőmérsékleti viszonyok mellett alapvetően meghatározza a lebontásra szánt anyag mennyisége, minősége, valamint az oxidációhoz szükséges elektron donorok hozzáférhetősége (oxigén, nitrát, szulfát, stb.) (Thomsen et al., 2004). Az élénk bakteriális tevékenység rendszerint oxigén és/vagy nitrát fogyasztással jár együtt, amely jelentősen csökkentheti az üledék felső rétegének redoxi potenciálját, ezáltal fokozva a kémiai eredetű belső P-terhelést (Jensen és Andersen, 1992; Spears et al., 2007; illetve 2.3.2. fejezet). A csökkent oxigén koncentráció miatt fellépő

anoxiás stressz hatására bizonyos baktériumok képesek aktívan kibocsátani a korábban magukba épített polifoszfátokat, amely további jelentős belső P terhelést idézhet elő (Hupfer és Lewandowski, 2008).

A 20. század elején megalkotott P-forgalmi modell szinte kizárólagos jelentőséget tulajdonított a vízben és üledékben zajló kémiai folyamatoknak (Mortimer, 1941). Az utóbbi évtizedek kutatásai ugyanakkor rávilágítottak a mikrobák szerepének kiemelt jelentőségére, amely esetenként domináns tényező is lehet a belső P-terhelés alakításában. Gächter és munkatársai (1988) kutatásaik során arra a következtetésre jutottak, hogy bizonyos tavakban az üledékben raktározott P nagy része nem szerves vegyületekben (pl. vas-oxi-hidroxid formájában) kötve, hanem baktériumokba építve van jelen. Ilyen esetben a belső P terhelést szabályozó legfontosabb tényező nem feltétlenül az üledék redoxi potenciál viszonyainak változása, hanem sokkal inkább a baktérium populáció esetleges P kibocsátása lehet. Elsődlegesen baktériumok által szabályozott P forgalom valószínűleg akkor alakulhat ki, ha az üledék szegény vasban vagy más, P kötésre alkalmas fémekben. Abban az esetben, ha a rendszerben megfelelő mennyiségben állnak rendelkezésre kötésre alkalmas fémek, akkor a baktériumok és a redoxi potenciálhoz kötött folyamatok inkább kiegészítik egymást, mint ahogy ezt Jensen és Andersen (1992) vizsgálatai is kimutatták. Azt tapasztalták, hogy a hőmérséklet hatása a belső P terhelésre azokban a tavakban volt a leghangszúlyosabb, ahol az üledék P raktárai legnagyobb részben vashoz kötve voltak jelen. A mikrobák P-forgalomban betöltött fontos szerepét további vizsgálatok is igazolták, melyek során bebizonyosodott, hogy az antibiotikumokkal kezelt üledék P kibocsátása lényegesen kisebb, mint a kezeletlené (Boström et al., 1982; Gächter et al., 1988).

2.3.7. Hínárállomány hatása

A hínárállomány alapvetően képes befolyásolni az üledék és a víz közötti tápanyagforgalom mértékét és irányát (Horppila és Nurminen, 2003; Rooney et al., 2003), éppen ezért kulcsszerepe van a tiszta vízű állapot kialakításában és fenntartásában (Jeppesen et al., 2007; Søndergaard et al., 2010). A tápanyag dinamikára több tényező is hathat, többek között a borítás mértéke, az állóvíz morfológiai adottságai, fizikai-kémiai jellemzői vagy a hínárállomány faji összetétele (Boers et al., 1991; Jeppesen et al., 1998). A hínárállomány adott víztérben való jellemzésére gyakran használják a maximális kolonizációs mélységet, vagy a PVI% értéket (Part Volume Inhabited, vagyis a hínár által kitöltött víztérfogatot, a teljes vízoszlophoz képest) (Søndergaard et al., 2010). A kifejezetten

sekély és tápanyagban gazdag vizekben a hínárborítás és a PVI érték eseteként olyan mértéket érhet el, amely képes akadályozni az oxigénben dúsabb víz eljutását a víz-üledék határfázisig és meggátolni a bentikus algák fotoszintézisét (Wetzel, 2001). Ennek nyomán anoxiás állapot alakulhat ki az üledék felső, tápanyag dinamikai szempontból legjelentősebb rétegében, amely a redoxi potenciál értékek kritikus szint alá csökkenéséhez, és az addig stabilan kötött P felszabadulásához vezethet (Moss et al., 1986; Stephen et al., 1997). Tápanyagban szegényebb, alacsonyabb trofitású vizekben a hínárállományt általában kiterjedtebb gyökér rendszerrel rendelkező fajok alkotják. Az üledékbe mélyen behatoló gyökérzet elősegítheti az oxigénben gazdag víz bejutását a mélyebb rétegekbe, így fokozva az üledék P kötő képességét (Christensen et al., 1997).

A makrovegetáció P forgalomban betöltött szerepét Christensen és Andersen (1996) terepi kísérletek segítségével modellezték, és arra a következtetésre jutottak, hogy a hínármentes, „csupasz” üledék sokkal kisebb mértékben volt képes a P visszatartására, mint a partika (*Littorella uniflora*) szubmerz hínárral benépesített területek. Ezt a jelenséget a gyökérzet átlegezőtető hatásának tulajdonították, amely tapasztalataik szerint jelentősen emelte az üledék redoxi potenciálját. Emellett szerepet játszhatott a makrofitonnak az a tulajdonsága is, hogy bizonyos egyedsűrűség felett képes ellensúlyozni a szél reszuszpenziós hatását és ezáltal meggátolja a P-ban gazdag pórusvíz kimosódását az üledékből (Rooney et al., 2003). Ennek a hatásnak főleg sekély tavakban van kiemelt szerepe, mivel a szél általi üledék felkeverés itt váltja ki a legintenzívebb hatást (Dieter, 1990). Ezt támasztották alá a sekély tavakban végzett ún. üledék-csapdás kísérletek is, melyek során a makrovegetáció hatását vizsgálták az üledék felkeveredésére. Azt tapasztalták, hogy a vízben lebegő (reszuszpendált) üledékszémcsék koncentrációja szignifikánsan alacsonyabb volt a hínárnövényzettel benépesített területeken, a hínármentes területekkel összehasonlítva (Horppila és Nurminen, 2003; 2005; Li et al., 2008).

Voltak azonban olyan kutatások is, amelyek semmilyen pozitív kölcsönhatást nem tudtak kimutatni a hínár jelenléte és a P stabilizációja között. Aldridge és Ganf (2003) munkájuk során megállapították, hogy a széles körben elterjedt bodros békaszőlő (*Potamogeton crispus*) hínár fajnak semmilyen befolyása nem volt a P forgalomra. Moss és munkatársainak (1986) eredményei pedig azt igazolták, hogy a hínárállománynak bizonyos fajösszetétel és egyedsűrűség mellett kifejezetten kedvezőtlen hatása lehet a P üledékben való stabilizációjára.

Az állóvizek trofitásának változásával eltérő hínár fajok dominanciája lehet jellemző. Mérsékelt éghajlati övben, a magasabb rendű vízi növényzet megtelepedésének korai, tápanyagban szegényebb időszakában gyakran bizonyos békaszőlő fajok (*Potamogeton gramineus*, *P. filiformis*, *P. alpinus*), illetve a *Lobelia* és *Isoetes* hínárnemzetségek képviselőinek dominanciája lehet jellemző (Søndergaard et al., 2010). A szukcesszió későbbi fázisában, a tápanyag koncentrációk emelkedésével más fajok kerülhetnek előtérbe, mint például átokhínár fajok (*Elodea* spp.) vagy a fésűs békaszőlő (*Potamogeton pectinatus*), amelyek teljes egészében képesek uralni a vízteret, esetenként kitöltve a teljes vízoszlopot (Søndergaard, 2007; Søndergaard et al., 2010). Az egyes hínárfajoknak eltérő hatása lehet a tápanyag-dinamikára, amely a köztük levő morfológiai különbségekből adódhat (pl. gyökér/hajtás egymáshoz viszonyított aránya és szerkezete, a szárok és levelek elhelyezkedése) (Wigand et al., 1997).

A hínár száraz tömegre vonatkoztatott P tartalma viszonylag alacsony, mindössze 0,2-0,7% (Gerloff és Krombholz, 1966). Hatalmas biomasszájának köszönhetően mégis jelentős P raktárt jelenthet az ökoszisztémában (Blindow et al., 2002). Ennek következtében a hínárállomány pusztulása és lebomlása nagy mennyiségű hozzáférhető tápanyagot szabadíthat fel, amely jelentősen fokozhatja a planktonikus eutrofizációt és növelheti a víz P tartalmát (Landers, 1982; James et al., 2002).

A sűrű makrovegetáció anyagforgalomra gyakorolt közvetett hatása lehet, hogy vonzza a vízimadarakat, amelyek ürítésükkel jelentős belső és külső tápanyagterhelést okozhatnak (Manny et al., 1994; Søndergaard, 1997). Emellett a makrovegetáció búvóhelyet biztosít számos zooplankton faj egyedei számára a vizuális predátorok és a pelágikus szűrő fajok elől a nappali órákban, így növeli a fitoplanktonra ható top-down kontroll hatékonyságát és ezáltal is hozzájárul az eutrofizáció mértékének bizonyos szintű csökkentéséhez (Lauridsen et al., 1996; Korponai et al., 1998). Az eutrofizációs folyamatok szempontjából szintén lényeges körülmény, hogy egyes hínárfajok védekezési stratégiájuk részeként képesek olyan allelopatikus hatású kémiai vegyületek kibocsátására, amelyek negatívan befolyásolják a fitoplankton szaporodását és növekedését (Erhard és Gross, 2006). Hilt és Gross (2008) szerint ennek a jelenségnek kiemelt szerepe van a sekély tavakban kialakuló tiszta vízű állapot stabilizációjában. A legerősebb allelopatikus hatást a tócsagaz (*Ceratophyllum*), a kolokán (*Stratoides*), a csillárkamoszat (*Chara*), süllőhínár (*Myriophyllum*) és az átokhínár (*Elodea*) fajoknál mutatták ki (Van Donk, 2006; Erhard és Gross, 2006). A különböző algaörszek érzékenysége eltérő lehet ezekre az

anyagokra, a legerősebb reakciót a cianobaktériumok és a bevonat képző algák esetén mutatták ki (Erhard és Gross, 2006; Hilt, 2006).

2.3.8. Halak szerepe a tápanyagforgalomban

A halak tápanyagforgalomban betöltött szerepének fontosságát illetően megosztott a tudóstársadalom. Számos szerző szerint a halak általi tápanyagfelszabadítás jelentősen hozzájárul az anyagforgalmi folyamatokhoz és képes érdemben befolyásolni az elsődleges termelést (Persson, 1997; Vanni, 2002; Matsuzaki et al., 2007; Sereda et al., 2008). Mások szerint viszont a halak szerepe elhanyagolható a többi anyagforgalomra ható tényező között, mint az abiotikus P mobilizáló mechanizmusok vagy épp a planktonikus P regeneráció (Gido, 2002; Griffiths, 2006). A véleménykülönbségek alapja többnyire az, hogy egyes kutatók a halak általi kibocsátást a rendszer belső tápanyagforgalmi tényezőihez viszonyítják, míg mások a külső terheléshez vagy az összes anyagforgalmi mutatóhoz képest határozzák meg jelentőségét. A halak adott vízterre gyakorolt hatását alapvetően a vízmélység, a külső terhelés mértéke, a halsűrűség és az állomány-összetétel befolyásolja.

Az minden esetre bizonyos, hogy a halak jelentős, ökoszisztéma mértékű léptékben mérve is kiemelkedő P „raktárak” lehetnek (Hendrixson et al., 2007), hiszen egyes tavakban a vízoszlop teljes P készletének akár a 75%-a is a halakban raktározódhat (Sarvala és Jumppanen, 1988; Tarvainen et al., 2002). Ez a tekintélyes P mennyiség persze mindaddig hozzáférhetetlen az elsődleges termelők számára, amíg az a halak testében raktározódik (Sereda et al., 2008). Talán éppen ezért merül fel időnként az a szempont, hogy bár a halak fontos P raktárak, szerepük mégis kevésbé hangsúlyos tekintettel a bennük tárolt anyagok lassú turnover idejére. Griffiths (2006) véleménye szerint a halak tápanyagforgalomban betöltött jelentősége csökken a vízi rendszerek produktivitásának növekedésével. Ez ugyanakkor azt is jelenti, hogy a külső terhelés mérséklődésével, vagy eleve alacsony trofítás fokkal jellemezhető viszonyok között a halállomány, és főleg a bentoszfogyasztó halak tápanyagforgalomban betöltött szerepe felértékelődik (Attayde és Hansson, 2001; Hendrixson et al., 2007). Nem véletlen, hogy a rekonstrukciós beavatkozások során a külső tápanyagterhelés radikális csökkentését rendszerint a halállomány összetételének és biomasszájának szabályozásával kombinálják. Tapasztalatok szerint a két eljárás csakis együtt alkalmazva fejt ki érzékelhető hatást a vízminőségre (Mehner et al., 1998; Kaprzak et al., 2003), amely jól jelzi a halállomány szerepének fontosságát állóvizeink produktivitásának szabályozásában.

A halak által előidézett belső tápanyagterhelés egy komplex kölcsönhatás eredményeként alakul ki, melyet fiziológiai és ökológiai tényezők szabályoznak. A fiziológiai tényezők határozzák meg a kiválasztás mértékének felső határát, míg az ökológiai tényezők (stressz, testméret, táplálék minősége) befolyásolják az aktuális kiválasztást és annak dinamikáját (Glaholt és Vanni, 2005). Számos kutató jutott arra a következtetésre, hogy az egy fajhoz és korcsoporthoz tartozó halak testében jellemző P tartalom viszonylag állandó és független az elfogyasztott táplálék P tartalmától vagy az őket körül vevő víz trofikus állapotától (Mehner et al., 1998; Glaholt és Vanni, 2005; Higgins et al., 2006). A halak testük állandó P tartalmának kialakításához a rendelkezésre álló táplálék tápanyagtartalmának függvényében szabályozzák kiválasztásukat, melyből következik, hogy bizonyos populációk inkább visszatartják, míg mások inkább kibocsátják a felvett tápanyagokat. A téma érdekességét és komplexitását fokozza, hogy vannak olyan kutatási eredmények, amelyek némileg ellentmondanak a szigorúan szabályozott és állandó szervezetben belüli P tartalommal kapcsolatos egyensúlyi elméletnek. Hendrixson és munkatársai (2007) a kékkopoltyús naphal (*Lepomis macrochirus*) tápanyag-sztöchiometriai sajátosságainak vizsgálata során azt találták, hogy a halak testének P tartalmára az elfogyasztott táplálék kémiai összetételének kimutatható hatása volt. Megállapították továbbá, hogy az egy fajhoz tartozó egyedek között is eltérések tapasztalhatóak a P tartalommal illetően. Véleményük szerint ezért a jelenségért elsősorban az eltérő táplálkozási szokások és az élőhely minősége felelősek.

A korábban közölt tudományos álláspontok összegzéseként megállapítható, hogy a halállományok tápanyagforgalmi hozzájárulásának mértéke és jelentősége faji és ökoszisztéma szintű különbségeken alapul. A halak szerepe a tápanyag forgalomban bizonyos esetekben függhet az elfogyasztott táplálék minőségétől vagy az élőhely típusától (Zimmer et al., 2006). Az elfogyasztott táplálék mennyisége/minősége befolyásolja a halak kondícióját, amelynek évszakos változása is jelentős hatással lehet szervezetük P tartalmára. Ősszel és télen a táplálékforrások beszűkülése miatt a halak felélik testük zsír és fehérje tartalékait (Shimeno et al., 1997), melynek következtében megnő a P-ban gazdag csontos elemek (belső vázrendszer, pikkelyek, vértek) részaránya a többi testalkotó szövethez képest (Einen et al., 1998; Glaholt és Vanni, 2005). Ez a teljes test P tartalmának relatív értelemben vett növekedését idézi elő a kora tavaszi időszakra.

A halak nem kezelhetőek tápanyagforgalmi szempontból egységes csoportként, táplálkozási szokásaik közvetlen és közvetett hatásai alapján elkülöníthetők. A ragadozó életmódú halfajok, pl. a sügér félék inkább csak közvetett módon járulnak hozzá az eutrofizációs folyamatok szabályozásához (mindenevő halak állományának szabályozásán keresztül), közvetlen hatásuk a tápanyagforgalomra nem jelentős (Kitchell et al., 1975; Nakashima és Legett, 1980). A kifejezetten zooplankton-fogyasztó fajoknak/populációknak közvetlen és közvetett szerepe egyaránt lehet az eutrofizációs folyamatok alakulásában. Közvetett hatásukat táplálkozásuk révén fejtik ki, mivel csökkentik a fitoplanktonra ható top-down kontrollt (Moss et al., 1996; Mehner et al., 1998). Közvetlen hatásuk a kiválasztott tápanyagokon keresztül érvényesül. Szerepük jelentőségét csökkenti, hogy a ragadozó fajokhoz hasonlóan csak a vízoszlopban található P-t keringtetik, és nem adnak hozzá új forrást ehhez a készlethez, bár a hozzáférhető tápanyagok koncentrációját növelik (Tarvainen et al., 2002). Emellett tápanyagban gazdag, eutróf vizekben a zooplankton által előidézett, fitoplanktonra ható top-down kontroll gyakran elhanyagolható tényező a bottom-up regulációhoz képest (Horppila et al., 1998). Ilyen vizekben a zooplankton-fogyasztó halak által generált hatás nem tekinthető elsődleges szabályozó tényezőnek.

Mindezekkel szemben a mindenevő és bentoszfogyasztó halak az üledékben raktározott tápanyagokat is ürítenek a vízbe, ezzel egy új forrást hozzáadva a vízfázis P készletéhez és jelentősen csökkentve a tápanyag limitáció esélyét (Tarvainen et al., 2002). Egyéb kutatások eredményei is azt támasztják alá, hogy sekély, eutróf tavakban a bentoszfogyasztó és mindenevő halak szerepe tekinthető a leghangsúlyosabbnak a belső tápanyagterhelés és az eutrofizációs folyamatok szabályozásának szempontjából (Karjalainen et al., 1999; Tolonen et al., 2000; Higgins et al., 2006; Zimmer et al., 2006). A mindenevő/bentoszfogyasztó halak hatása a következő folyamatokon keresztül érvényesül:

1. Az üledékben való turkálásuk során (bioturbáció) jelentős mennyiségű tápanyagban gazdag pórusvizet és szerves/szervetlen törmelékot juttatnak a vízbe és ezzel fokozzák az algák produkcióját (Breukelaar et al., 1994; Zimmer et al., 2006; Roozen et al., 2007).
2. A bentoszfogyasztó halak a táplálékkeresés velejárójaként lazítják az üledék fizikai szerkezetét. Ennek hatására romlik az üledék eróziós ellenállása, tehát sokkal hajlamosabb a felkeveredésre, amely növeli a zavarosságot és elősegíti a tápanyagok kiáramlását a vízbe (Scheffer et al., 2003; Heerdt és Hootsmans, 2007).

3. Ürítésük jelentős belső tápanyagterhelést idézhet elő, amely szintén serkentheti az algák növekedését (Tátrai és Istvánovics, 1986; Higgins et al., 2006). Ez a tényező különösen jelentős lehet, figyelembe véve, hogy üledékből való táplálkozásuknak köszönhetően többletforrást biztosítanak az algáknak a vízszlop tápanyag készletének dúsításával (Izd. korábban). Emellett szintén lényeges, hogy egyes mindenevő halfajok, mint például a bodorka (*Rutilus rutilus*) vagy az ezüst kárász (*Carassius gibelio*) tápláléka esetenként 50-70%-ban üledékből, detritusból (főleg bomló szerves törmelék) áll (Specziár, 1999; Tolonen et al., 2000), így fontos szerepük lehet az inaktív P készletek regenerálásában. A témával foglalkozó kutatások arra is rávilágítottak, hogy a bentoszfogyasztó halak által kibocsátott P jelentős része (akár 95%) az elsődleges termelők számára közvetlenül felvehető formában ürül (Sereda et al., 2008). Nyilvánvaló tehát, hogy a halak kiválasztása közvetlenül és jelentős mértékben befolyásolhatja az eutrofizációs folyamatok alakulását (Tátrai és Istvánovics, 1986; Sterner és George, 2000). Amellett, hogy a halak által kibocsátott P jelentős része reaktív formában távozik, az ürített partikulált frakció P tartalma is gyorsan mobilizálódik kiülepedés után (Tarvainen et al., 2002).
4. Egyes tavakban a bentoszfogyasztó halak általi bioturbációs és kiválasztási hozzájárulás összeadódva azonos nagyságrendű lehet a külső tápanyagterheléssel, sőt, esetenként meg is haladhatja azt (Vanni, 2002; Glaholt és Vanni, 2005).
5. A mindenevő halak érendjében változó részarányban, de szerepelnek a nagyobb testű zooplankton egyedek. Ez főleg ivadék korban jelentős, de sok esetben a kifejlett halak esetében is a táplálék spektrum részét képezik (Specziár et al., 1997; Specziár, 1999; Specziár, 2010). A halak zooplankton fogyasztása esetenként olyan mértékű lehet, amely az algákra ható top-down kontroll csökkenését és így az eutrofizáció fokozódását eredményezheti (Zimmer et al., 2006).
6. A halpusztulások szintén jelentős belső P-terhelést idézhetnek elő, amely nem elhanyagolható tényező, ha figyelembe vesszük, hogy a pontyfélék (*Cyprinidae*) P tartalma 3% körül alakul száraz tömegre vonatkoztatva (Penczak és Tátrai, 1985; Hendrixson et al., 2007; Sereda et al., 2008). A magas produktivitással jellemezhető tavakban a halbiomassza meghaladhatja a 300 kg ha⁻¹ értéket, így könnyen belátható, hogy akár a természetes elhullás (a teljes halbiomassza 10-20%-a évente), akár egy tömeges halpusztulás jelentősen hozzájárulhat a belső P terhelés fokozódásához.

2.4. Biomanipulációs és rehabilitációs módszerek áttekintése és kapcsolatuk a foszforforgalommal

Az utóbbi évtizedekben világszerte komoly erőfeszítéseket tettek a leromlott állapotú, erősen eutrofizálódott állóvizek helyreállítására (Gulati et al., 1990; Bernardi és Giussani, 1995; Heerdt és Hootsmans, 2007; Tátrai et al., 2005; 2008; Søndergaard et al., 2008). A szakemberek felismerték, hogy a felhalmozódott tápanyag készletek mennyiségének vagy hozzáférhetőségének csökkentésével jelentős javulás érhető el vízminőségben, így ez az eljárás vált a rehabilitációs beavatkozások egyik alapvető céljává. Az akkumulálódott tápanyagok kitermelése vagy stabilizálása ugyan mérsékli a belső terhelést, de ez önmagában nem okoz értékelhető változást, amennyiben az állóvizet továbbra is jelentős külső tápanyagterhelés éri. Ahhoz tehát, hogy egy esetleges helyreállítási munkálat hosszú távon eredményes lehessen, mindenképpen szükséges a külső terhelés radikális csökkentése is, ellenkező esetben a rendszer hamar visszaáll a beavatkozás előtti kedvezőtlen állapotba (Mehner et al., 1998). Az utóbbi években némileg csökkent a vizeinket érintő külső tápanyag terhelés mértéke, amelyben fontos szerepe volt a szennyvíz tisztítási technológiák modernizációjának, a visszafogott műtrágya használatnak és az alacsonyabb P tartalmú tisztítószer alkalmazásának (Moss et al., 1996; Istvánovics et al., 2007; Tátrai et al., 2008; Carpenter és Lathrop, 2008).

Az eutrofizáció folyamata az állóvizek természetes szukcessziójának részét képezi, azonban a különböző antropogén hatások (nem megfelelő hatékonysággal tisztított szennyvíz felszíni vizekbe jutása, mezőgazdaságban használt magas tápanyag tartalmú műtrágyák beszivárgása) számos esetben felgyorsították a természetben lassan zajló folyamatot. A mesterséges eutrofizációt szélsőséges és gyors anyagforgalmi változások jellemzik, melynek során az élőlénytársulások szerkezete szegényedik, gyakran néhány faj képez óriási biomasszát (Oláh és Tóth, 1987; Jeppesen et al., 2000). Ebből következően, a témával foglalkozó szakemberek kötelessége az emberi tevékenységgel összefüggésbe hozható, kedvezőtlen folyamatok megfelelő irányba való elmozdítása és a leromlott állapotú vizek kezelése. Az ilyen célra kifejlesztett rehabilitációs eljárások több csoportra oszthatók. Léteznek fizikai, kémiai és biológiai módszerek, melyek egyéni vagy kombinált alkalmazásával kialakítható a kívánt vízminőség. A beavatkozások célja általában az, hogy a fitoplankton dominanciájú, alacsony biodiverzitással jellemezhető és oldott tápanyagokban dúsult, zavaros vizeket tiszta vizű állapotba alakítsuk át, melyben a szubmerz makrovegetáció képes stabil

állományt fenntartani, a víz letisztult és a biodiverzitás az élőhely sajátosságainak felel meg (Scheffer et al., 1993; Scheffer, 1998; Jeppesen et al., 2000; Tátrai et al., 2009).

A fizikai módszerek közül az üledék eltávolítás, vagy más néven a kotrás tekinthető a legáltalánosabbnak (Boers et al., 1991; Cooke et al., 1993; Herbich, 2000). Az eljárás lényege, hogy a felső, tápanyagban és szerves törmelékben leggazdagabb üledék réteg kitermelésével eltávolítható a rendszerből a belső tápanyagterhelés egyik legfontosabb összetevője, a különböző formákban kötött P vegyületek. A módszer hátránya, hogy a hagyományos kotrás során a meder vízzáró rétege könnyen megsérülhet, amely a tó teljes kiszáradásához is vezethet (Scheffer, 1998). Precízebb üledék kitermelési módszer az ún. lepel-kotrás, melynek során szivattyúval távolítják el a felső üledék réteget, így elkerülhető a vízzáró réteg sérülése (Jones-Lee és Lee, 2005).

A kémiai módszerek közül az üledék közeli vízrétegek oxigénnel telítése, a nitrátos kezelés és az alumínium (és/vagy vas) adagolás tekinthető a legjelentősebbnek (Eiseltová, 1994). A kezeléseket közös jellemzője, hogy mind a hozzáférhető P mennyiségét hivatott csökkenteni, a P üledékben való stabilizációján keresztül. Az alsóbb, oxigénben szegény vízrétegek levegőztetése bizonyos tavakban hatékony módszer lehet a belső P terhelés csökkentésére, ugyanakkor nem jelent végleges megoldást a problémára, hiszen a levegőztetés felfüggesztése után kis idővel újra megindul a P kiáramlás az üledékből (Liboriussen et al., 2009). Ez a beavatkozás tehát inkább tekinthető tüneti kezelésnek, mint a probléma végleges megoldásának. Sok esetben viszont még csak ideiglenes P stabilizációt sem lehet elérni a hipolimnion levegőztetésével, mint ahogy ezt Gächter és Müller (2003) tanulmányukban megállapították. Tapasztalataik szerint a Svájcban található Sempach-tó alsóbb vízrétegének 15 éven át tartó levegőztetése nem idézett elő fokozott P kötést az üledékben, és a kibocsátott P mennyiségét sem csökkentette. Ennek legvalószínűbb oka az lehet, hogy a tó üledékében döntő mértékben redoxi potenciáltól független P-kötési mechanizmusok szabályozhatták a belső terhelést (Hupfer és Lewandowski, 2008), tehát megfelelő mennyiségű redoxi potenciálra érzékeny P kötő fém hiányában (pl. megfelelő mennyiségű vas) a levegőztetés nem váltotta ki a kívánt hatást. Az üledék nitráttal való dúsítását, mint P stabilizációs módszert már az 1970-es években alkalmazták svédországi tavakban (Ripl, 1976). Az eljárás lényege, hogy a nitrát adagolás hatására gyorsul az üledékben raktározott szerves anyag mineralizációja és növekszik a redoxi potenciál, amely elősegíti a P vashoz való kötődését. A fentebb említett

levegőztetési módszerrel ellentétben a nitrát adagolás nem csak az üledék felső pár centiméteres rétegére gyakorol hatást, hanem mélyebb és hosszabb távú P stabilizációt képes elérni az oxigén fogyasztás radikális csökkentésén és a redoxi potenciál emelésén keresztül. A módszer hatásfokát jelentősen növelheti, ha az üledékhez a nitrát mellett vasat is adagolnak, így fokozva annak P kötő képességét (Ripl, 1976). Hátránya, hogy csak a redoxi potenciáltól függő P stabilizációs rendszer serkentésén keresztül képes pozitív hatást elérni, emellett a hirtelen nitrogén többlet meglehetősen radikális beavatkozást jelent a vízi rendszerek tápanyagforgalmi egyensúlyába. Talán éppen ezért, nem is számít a leggyakrabban alkalmazott rehabilitációs módszerek közé. Az üledék vassal és alumíniummal való dúsítása szintén egy lehetséges megoldási módszer a vízfázis P tartalmának csökkentésére (Boers et al., 1994; Hansen et al., 2003; Lund et al., 2010), mivel így jelentősen javítható az üledék P kötő képessége. A három vegyértékű vas és az alumínium egyaránt hatékonyan képes a P kötésére, de jelentős különbség a két fém között, hogy az alumínium kötőkapacitása független a környezet redoxi potenciáljától. Sajnos alacsony pH viszonyok között (pH 5,5 alatt) az alumínium toxikussá válhat (Cooke et al., 1993), amely jelentősen korlátozza alkalmazhatóságát és adagolása csak olyan tavakban javallott, ahol biztosan nem számíthatunk elsavanyodásra. Ahol azonban az üledék alumíniummal való dúsítása kivitelezhető megoldás, ott jelentős javulás érhető el ezzel a módszerrel a vízminőségben, mint ahogy ezt a Nordborg-tó (Dánia) példája is mutatja. Lund és munkatársai (2010) megállapították, hogy az alumínium adagolás hatására jelentősen csökkent az üledékből származó belső P terhelés és egyúttal csökkent a víz TP tartalma is (átlag 280 $\mu\text{g L}^{-1}$ -ről 37 $\mu\text{g L}^{-1}$ -re). Ennek pedig hatása volt a tó teljes élőlényközösségére, amelyet jól jelez, hogy a Secchi-átlátszóság a beavatkozást követő egy éven belül 1,1 m-ről 1,9 m-re növekedett, a nagyobb testű zooplankton fajok egyedszáma megnőtt, illetve a halállomány is rövid idő alatt teljesen átalakult. Utóbbi abban nyilvánult meg, hogy a bodorka biomasszája radikálisan visszaszorult, míg a sügér biomasszája jelentősen nőtt, emellett mindkét faj esetében az egyedek átlagos tömegének növekedését figyelték meg.

Az állóvizek rehabilitációjának szempontjából a biológiai (más néven biomanipulációs) módszerek tekinthetők a legkíméletesebbnek és egyben talán a leghatékonyabbnak is. Számos biomanipulációs eljárás létezik, de talán legáltalánosabban elterjednek a halállomány mennyiségi és strukturális szabályozásán alapuló megoldás számít. Ennek során szelektív lehalászással csökkentik a plankton,- és bentoszfogyasztó halak

biomasszáját, illetve az állomány összetétel optimalizálás keretében növelik a ragadozó halak részarányát (Mehner et al., 1998; Kasprzak et al., 2003; Søndergaard et al., 2008; Tátrai et al., 2009). Ezáltal biztosítottá válik a fitoplanktonra egyidejűleg ható bottom-up és top-down kontroll (Scheffer, 1998; Tátrai et al., 2005). Karjalainen és munkatársai (1999), illetve Matsuzaki és munkatársai (2007) munkáikban megállapították, hogy a mindenevő pontyféléknek kiemelkedő szerepe lehet a belső tápanyagterhelés alakításában, a tápanyag transzportban és a tápanyagok regenerációjában is. Biomasszájuk radikális csökkentése a víz P tartalmának folyamatos csökkenését és a planktonikus eutrofizáció visszazorulását eredményezi, amelynek következményeként kiterjedt hínárállománnyal jellemezhető tiszta vizű állapot alakulhat ki (Gulati et al., 1990; Perrow et al., 1999; Tátrai et al., 2005; Jeppesen et al., 2007).

A halas biomanipuláció eredményességét számos gyakorlati példa bizonyítja. Mehner és munkatársai (1998) a hipertróf Bautzen tározón (Drezda, Németország) végrehajtott biomanipuláció eredményeit összefoglalva arról számolnak be, hogy a beavatkozás a top-down és a bottom-up folyamatokra egyaránt jelentős hatást gyakorolt. Fontos megállapításuk, hogy a külső terhelés csökkentése önmagában nem okoz érzékelhető változást a vízminőségben. A halállomány összetételének és mennyiségi viszonyainak optimalizálása szükséges, ellenkező esetben a külső terhelés csökkentése ellenére is fennmarad a hipertróf állapot. Ezt támasztják alá Lau és Lane (2002) vizsgálatai is, melyeket a Barton Broad (Norfolk, Egyesült Királyság) nevű sekély, eutróf tavon végeztek el. A vízminőség javításának céljából 90%-al csökkentették a tavat érintő külső terhelést, azonban ezt nem kombinálták más kezeléssel. A 11 éves vizsgálati periódus alatt nem következett be számottevő változás a tó vizének TP tartalmában, mivel a belső terhelés folyamatos tápanyag utánpótlást biztosított, melyben jelentős szerepet játszott a bentoszfogyasztó halak magas biomasszája. Kasprzak és munkatársai (2003) Németország északi régiójában, a Feldberger Haussee-n végeztek biomanipulációs kísérletet, melynek célja a külső terhelés csökkentésének és a halas manipuláció alkalmazásának egyidejű vizsgálata volt. A kísérlet első lépéseként 90%-al csökkentették az eutróf tavat érő külső tápanyagterhelést. Ez a beavatkozás 6 év alatt semmilyen érzékelhető változást nem okozott a tó vizének tápanyag viszonyaiban. Második lépésként nagy mennyiségű mindenevő pontyfélét távolítottak el a tóból, illetve ragadozó halakat telepítettek. Kis késleltetés után jelentős javulást tapasztaltak a vízminőségben; a zooplankton biomassza megduplázódott, a víz TP tartalma pedig folyamatosan csökkent. Végül pedig érdemes

megemlíteni Søndergaard és munkatársainak (2008) igen átfogó munkáját, melyben 36 biomanipulált dániai állóvízzel kapcsolatos eredményeiket összesítik. Tapasztalataik szerint a plankton- és bentoszfogyasztó halak (főleg bodorka és dévérkeszeg-*Abramis brama*) biomasszájának radikális csökkentése 50-70%-os csökkenést eredményezett a vízben mérhető klorofill-*a*, TP, és a TN szintekben. Megjegyzik, hogy a biomanipulációt 6 évente ismételni szükséges a tiszta vízű állapot stabilitásának fenntartása érdekében.

3. Anyag és módszer

3.1. Vizsgálati területek és mérési módszerek

3.1.1. Major-tó, Kis Balaton Vízvédelmi Rendszer

A Major-tavat (46°37'22 É, 17°09'10 K) 1985-ben alakították ki kísérleti célokra a Kis-Balaton Vízvédelmi Rendszer I-es ütemének üzembe helyezésekor (1. kép). 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 (Boros és Tátrai, 2008; Boros et al., 2009a). A Major-tó adottságainak köszönhetően alkalmasnak bizonyult egy halas manipulációs (biomanipulációs) kísérlet kivitelezésére és ennek során a belső tápanyagterhelés hatásának vizsgálatára a trofikus állapotváltozásokra.



1. kép: A halas manipuláció (biomanipuláció) céljára használt Major tó, amely Kis-Balaton Tározó I-es ütemének izolált részét képezi (Fotó: Tátrai I.)

A hipertróf Major-tóban szelektív lehalászáson és ragadozó hal telepítésen alapuló biomanipulációt hajtottak végre 2000-2001 között (Tátrai et al., 2003; 2005). Ennek során több mint 3 tonna halat távolítottak el a tóból, melynek nagy része (92%) mindenevő pontyféle volt, a

hektáronkénti halbiomasszát 170 kg-ra csökkentették. A szelektív lehalászás és újratelepítés keretében a ragadozó halak biomassza részarányát kétnyaras süllő (*Sander lucioperca*) és csuka (*Esox lucius*) telepítésével 3-ról 7%-ra növelték (Tátrai et al., 2009).

A beavatkozás hatásainak nyomon követése a különböző trofikus szintekre és a víz/üledék tápanyag dinamikájára tíz éven át tartott a Major-tóban. Ez alatt a legfontosabb abiotikus paraméterek (oldott oxigén, zavarosság, vízmélység, hőmérséklet, redoxi potenciál) és a vízben-üledékben lejátszódó P forgalom mérésére került sor. A vizsgálat tárgyát képezte továbbá az ökoszisztéma működésében szerepet játszó bióta (fitoplankton, zooplankton, zoobentosz, hínárállomány, halállomány) szerkezetének, mennyiségi viszonyainak és ezek tér-időbeli változásainak nyomon követése. A biomanipuláció eredményeként 2002 és 2006 között folyamatos javulás volt tapasztalható a vízminőségben: csökkent az algabiomassza, a zavarosság, és a P koncentrációja a vízben, a hínárállomány borítása és a halállomány faji diverzitása pedig évről évre nőtt. A különböző abiotikus és biotikus tényezők dinamikus, egymással kölcsönhatásban történő változása és a visszacsatolási mechanizmusok (feedback) megszüntették a Major-tóban 2002 előtt rendszeresen jelentkező, halpusztulásokat előidéző kékalga virágzásokat. Ugyanakkor 2007 nyarán egy hirtelen bekövetkező trofikus állapotváltozás során a víz minősége egy hónap alatt leromlott, hipertróffá vált: ekkor az üledékben raktározott tápanyagok jelentős része a vízbe áramlott, és újra megjelentek a cianobaktériumok. Ezzel egyidejűleg a kiterjedt hínár állomány borítottsága két hónapon belül a felére csökkent. Az ezt követő 2008. és 2009. években ismét javulni kezdett a vízminőség, és a Major-tó az átmeneti kedvezőtlen állapotából ismét az ún. tiszta vizű állapotba alakult át, tehát a mezotróf és az eutróf kategória határán mozgott a vegetációs periódus alatt.

A Major-tavon 1999-től kezdődően (a 2003. és 2004. évek kivételével) a tavasztól őszi terjedő időszakban havi rendszerességgel történt víz- és üledék mintavétel, valamint a tóra jellemző abiotikus paraméterek és a bióta szerkezetének és dinamikájának vizsgálata. A major-tavi biomanipulációs kísérlettel kapcsolatos munkához 2006 szeptemberében csatlakoztam. Ekkortól veszek részt a terepi munkálatokban, illetve a korábban és az ezt követően gyűjtött adatok és minták feldolgozásában.

A víz,- és üledék mintavétel során a tó 6 különböző pontján (3 partközeli és 3 nyíltvízi) vettünk mintákat, majd integráltuk ezeket. A vízmintákat a teljes vízoszlopot reprezentáló oszlop mintavevővel (d= 5,6 cm, L= 2 m) vettük. Az integrált mintából elkülönítettünk kémiai analízisre

szánt almintát (tápanyagok, klorofill-*a*), illetve a fitoplankton taxonómiai meghatározására szánt almintákat. Előbbi mintatípust a helyszínen hűtőládába helyeztük és a későbbi kémiai elemzésig hűtött állapotban tartottuk, a fitoplankton mintákat pedig Lugol oldattal fixáltuk.

Az üledék vizsgálata során cső-mintavevőt és Hargrave-mintavevőt használtunk. Közös tulajdonságuk, hogy mindkét típus intakt üledék magot képes kiemelni. A cső-mintavevőt a kémiai analízisre szánt minták vételére és vertikális redoxi potenciál profil meghatározására alkalmaztuk, míg a Hargrave-mintavevőt inkább a makrozoobentosz vizsgálatára szánt minták kiemelésére használtuk. A kémiai analízisre szánt üledék mintákat rétegek szerint elkülönítettük (0-5 cm, illetve 5-10 cm), majd póruszvizüket laboratóriumi centrifugálással kinyertük, és meghatároztuk a tápanyag tartalmukat.

Zooplankton mintákat Schindler-Patalas mintavevő segítségével gyűjtöttünk (65 µm-es szűrőhálón keresztül, 12 L víz átszűrésével), majd a mintát a helyszínen Lugol oldattal fixáltuk. A zoobentosz vizsgálat céljából gyűjtött üledéket 0,25 mm szembőségű rostán átmostuk, majd a vizsgálat későbbi szakaszában meghatároztuk a makrogerinctelenek taxonómiai hovatartozását és biomasszáját. A halászathoz multipaneles kopoltyúhálót használtunk, mely 7 különböző szembőségű hálóból áll 11-től 50 mm-ig, a háló hossza 35 m, magassága 1,2 m. Ennek alapján számoltuk a halállományt jellemző CPUE (Catch per Unit Effort) értékeket. A hínár állomány borításának és faji összetételének meghatározása digitális infravörös légifotók alapján és csónakból történő kvadrát technikás felmérés segítségével történt.

Horiba U-10 (Horiba Co., Japán) terepi mérőműszer segítségével mértük a tóban a legfontosabb abiotikus paramétereket. Az üledék vertikális redoxi potenciál profilját *in situ* határoztuk meg csőmintavevővel kiemelt üledék magokban. Ehhez WTW pH340i készüléket (WTW Wissenschaftlich- Technische Werkstätten, Németország) használunk, melyhez egy SensoLyt Pt elektródát csatlakoztattunk.

A vízmintákban található különböző P formák (oldható reaktív P-SRP, összes oldott P-TOP, összes P-TP) meghatározását a nemzetközileg elfogadott protokoll szerinti kolorimetriás módszerrel végeztük (Mackereth et al., 1978). Az összes nitrogén (TN) tartalmat K-perszulfátos roncsolás után másod-derivatív UV-spektroszkópiás módszerrel mértük (Ferree et al., 2001). A vízminták klorofill-*a* tartalmát acetonos extrahálást követően spektroszkópiás módszerrel határoztuk meg (Aminot és Rey, 2000; Lau és Lane, 2002). A mérésekhez Shimadzu UV 160-A típusú spektrofotométert használtunk. Az üledékek laboratóriumi vizsgálata során első lépésben

centrifugálással elkülönítettük a pórusvizeket, majd vákuum mellett Whatman GF/C üvegszálás szűrőpapíron (1,2 μm pórus átmérő) átszűrtük azokat. Ezután a vízmintáknál használatos eljárással meghatároztuk a pórusvíz minták SRP és TOP tartalmát (Mackereth et al., 1978). A Major-tóból származó üledék felső 5 cm-es rétegéből frakcionált P meghatározást is végeztünk, melynek során elkülönítettük a semleges, savas és lúgos frakciókba kioldódó, különböző P formákat (Boström et al., 1982; Søndergaard, 2007). Az eljárás segítségével pontosabb képet kaphatunk a belső tápanyagterhelés alakulását szabályozó fontosabb tényezőkről. A többlépcsős folyamat során az üledék mintákat először NH_4Cl , majd NaOH és HCl oldatokkal kezeltük, így elkülöníthettük a különböző formákban kötött P vegyületeket. Az első frakcióban (NH_4Cl -P) a lazán kötött, könnyen mobilizálódó P szabadul fel, a második frakcióban (NaOH -P) a vashoz, alumíniumhoz és mangánhoz kötött formák találhatóak, míg az utolsó frakcióba (HCl -P) a kalciumhoz és magnéziumhoz kötött P formák oldódnak ki.

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

A limnokorall (vagy az angol terminológia szerint mesocosm) egy olyan felépítmény, amely ún. „tó a tóban” kísérletek kivitelezését teszi lehetővé. Segítségével természetes közegben modellezhetünk bizonyos folyamatokat úgy, hogy a beállított kísérleti körülmények a környezettől részben izolálva vannak. 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 (2. kép). A hengerek mindkét végükön nyitottak voltak, az üledékbe való beágyazódásukat az alsó részen elhelyezett acél perem biztosította. A fóliahenger felső nyílását egy fából készült peremhez csavaroztuk, majd ezt a faperemet a dereglyéhez rögzítettük. A vízimadarak vagy egyéb befolyásoló tényező kiküszöbölésére a hengerek felső nyílását műanyag hálóval zártuk le.

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. Belső tartalom analíziseink alapján tudjuk, hogy a hasonló méretű bodorka bentikus táplálkozású a Major-tóban, főként az üledékben élő szervezeteket fogyaszt (Tátrai et al., 2006). Miután a bodorka a

biomanipulációt követően a Major-tó egyik domináns halfaja lett, így ideális alany volt a bentosz-fogyasztó pontyfélék tápanyagforgalomban betöltött szerepének modellezésére. Limnokorall kísérletünk során 1, 4, 8, 11 és 15 nap elteltével vettünk vízmintákat a Major-tónál alkalmazott oszlop mintavevő segítségével. A begyűjtött vízminták P analízisét a nemzetközileg elfogadott vízkémiai protokoll szerint végeztük (Mackereth et al., 1978).



2. kép: A bodorka foszforforgalomban betöltött szerepének vizsgálatára épített limnokorallok kísérleti elrendezése a Major-tóban (Fotó: Tátrai I.). Három véletlenszerűen kiválasztott limnokorallba halat telepítettünk, míg a másik három kontrollként funkcionált

3.1.3. A ponty foszforforgalomban betöltött szerepének vizsgálata – akváriumos kísérletek

A vizsgálatokat kezdetben fiatal (1+) bodorkákkal terveztem elvégezni, azonban ezek az egyedek nem bizonyultak alkalmasnak az általam megtervezett kísérlet kivitelezésére. A fokozott kíméletesség és az akklimatizációs idő meghagyása ellenére sem voltak képesek alkalmazkodni a laboratóriumi körülményekhez; láthatóan nyugtalanul viselkedtek, táplálékot alig fogadtak el és magas volt a mortalitásuk is. Miután a bodorkákkal nem sikerült értékelhető eredményt elérni, így ezeket a próbálkozásokat egyfajta elő-kísérletként kezeltem, az itt szerzett tapasztalataimat figyelembe vettem a későbbi munka során. Mivel a rendszertanilag egy családba tartozó fajok tápanyag forgalmazási jellemzői

igen hasonlóak (Hendrixson et al., 2007), így a további vizsgálatokat egy, szintén a pontyfélék családjába tartozó bentoszfogyasztó halfajjal, ponttyal (*Cyprinus carpio*) végeztem. A vizsgálatba bevont fiatal, 20-25 grammos pontyok sokkal jobban viselték az akváiumi tartást és elfogyasztották a felkínált táplálékot. Ha elfogadjuk Hendrixson és munkatársainak eredményét, akkor az általunk kapott P kiválasztási és beépítési jellemzők érvényesnek tekinthetők a pontyfélék családjába tartozó valamennyi fajra, így a bodorkára is.

A P-forgalmi kísérletek során mértem a halak által táplálékkal felvett P-t, valamint a kiválasztott és oldott P formákat és a kiválasztás dinamikáját. A kísérletekhez 40 L hasznos térfogatú üveg akváriumokat használtam, amelyeket az MTA Balatoni Limnológiai Kutatóintézetének akvárium szobájában állítottam be. A helységben viszonylag kiegyensúlyozott hőmérsékleti viszonyok uralkodtak, az évszagnak megfelelő természetes fényviszonyokkal párosulva. A kísérlet megkezdése előtt 48 óráig megvontam a táplálékot a pontyoktól, mivel irodalmi adatok alapján, hasonló hőmérsékleti viszonyok mellett a halak 18-24 óra alatt ürítik ki tápcsatornájuk teljes tartalmát (Specziár, 2002). Az akváriumokat 20 L csapvízzel töltöttem fel, majd az állandó 22 °C hőmérséklet beállása után megkezdtem a halak behelyezését. Mivel előzetes tapasztalataim szerint a halak igen érzékenyen reagáltak a zavarásra, és közvetlenül a behelyezés után bizonyosan nem fogadtak volna el táplálékot, így megszokott környezetükben kezdtem meg etetésüket, majd rögtön ezután helyeztem át őket a kísérleti rendszerekbe. A kísérlet kezdetén a fiatal pontyok annyi *Chironomus* sp. lárvát kaptak táplálékként, amennyit az etetés pillanatában maximálisan képesek voltak elfogyasztani. Ez testtömegük 2-3%-ával megegyező tömegű (nedves tömegben kifejezve) szúnyoglárvát jelentett, amely megfelel a természetes környezetükben elfogyasztott napi táplálék igénynek és a hasonló jellegű kísérletek során adagolt táplálék mennyiségnek (Glaholt és Vanni, 2005).

Az előkísérletet követően két etetési kísérletet végeztem: az elsőt 2008 augusztusában, majd a másodikat ugyanezen év novemberében. Az első kísérlet során 3 akváriumba telepítettem fiatal pontyokat, minden akváriumba 3 egyedet (átlagos halbiomassza: $61,0 \pm 6,6$ g élősúly/akvárium). Beállítottam egy kontroll akváriumot is, amely halmentes volt és csak csapvizet tartalmazott. Az egyetlen kontroll rendszer alkalmazását a korábbi, hasonló jellegű vizsgálataim során tapasztalt alacsony akváriumok közötti szórás, valamint Glaholt és Vanni (2005) tapasztalatai alapján láttam indokoltnak. A kísérlet kezdetét jelentő etetés során $1,34 \pm 0,1$ g *Chironomus* lárvát adtam a halaknak, amely $1,67$

$\pm 0,12$ mg P-t tartalmazott. A vízmintákat 0, 2, 6, 18 és 24 óra elteltével vettem, 3-3 almintát az egyes akváriumok különböző pontjain, majd ezeket később integráltam. Külön mintavevő edényeket használtam minden egyes akváriumnál, elkerülve a rendszerek közötti anyagátvitelt. Az akváriumok vizének SRP koncentrációját közvetlenül a mintavétel után lemértem, míg a víz TP tartalmának vizsgálatára szánt mintákat a mintavételt követően lefagyasztottam, és a kísérlet végén az összes mintában egyszerre tártam fel és mértem meg az összes foszfort. A kísérlet záró időpontjában az akváriumok alján összegyűlt partikulált anyagot (*ürülék*) gumicsővel kiszívtam, majd az így kapott szuszpenziót Whatman GF/C szűrőpapíron ($1,2 \mu\text{m}$ pórus átmérő) vákuum mellett átszűrtem. A szűrőpapírokat szárítószekrényben tömegállandóságig szárítottam, majd nagy nyomású feltárás (Boros et al., 2009b) után meghatároztam az átszűrt anyag TP tartalmát.

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. A kísérlet során összesen 8 akváriumot állítottam be, amelyből hetet halasítottam, 3 egyed/ akváriummal ($63,4 \pm 14,9$ g élősúly/akvárium), egy pedig kontrollként funkcionált. Táplálékként $1,8 \pm 0,7$ g/akvárium tömegű *Chironomus* lárvát kaptak a kísérlet megkezdésének időpontjában.

A kísérletek során vett vízminták SRP és TP tartalmának meghatározását Mackereth és munkatársainak (1978) módszere szerint végeztem. Az etetésre felkínált szúnyoglarva és az akvárium alján összegyűlt ürülék P tartalmát nagy nyomású teflon bombás feltárási módszerrel (Boros et al., 2009b), majd ezt követően kolorimetriás méréssel határoztam meg (Mackereth et al., 1978). Az akváriumok vizében és a kiülepedett anyagban (*ürülék*) mért P koncentrációk alapján becsültem a halak által kibocsátott P mennyiségét (nettó P dúsulás), azaz a kísérlet különböző időpontjaiban vett vízminták TP értékeiből kivontam a kiindulási időpontban vett vízmintákból mért megfelelő értéket. A halak P forgalmazására vonatkozó becsléseket a következő képlet szerint végeztem:

$$\text{TP}\ddot{u} = \text{TP}\text{v} + \text{TP}\text{p}$$

Ahol TP \ddot{u} jelenti a halak által ürített összes P mennyiségét, TP v jelenti az akvárium vizében a vizsgálati időtartam alatt mért nettó TP dúsulást (mg L^{-1}), szorozva az akváriumban levő vízmennyiséggel literben, illetve

TPp jelenti az akvárium alján, partikulált anyagként összegyűlt P-t mg-ban kifejezve. Végül TPü érték figyelembevételével becsültem a halak P asszimilációs hatékonyságát, százalékosan: $(TPü / Bevitt P, mg) * 100$.

3.1.4. A bodorka szerepe a foszforforgalomban – balatoni minták

A Magyarország nyugati felén elhelyezkedő Balaton (46°42' – 47°04' É, 17°15' – 18°10' K) közép Európa legnagyobb felületű (596 km²) sekély tava. Halfaunáját 30 állandó faj alkotja (Specziár és Rezsű, 2009), melyből a leggyakoribbak a dévérkeszeg (*Abramis brama*), a garda (*Pelecus cultratus*), a küsz (*Alburnus alburnus*), a bodorka, a ponty (*Cyprinus carpio*), illetve a betelepített busa fajok (*Hypophthalmichthys molitrix* és *Aristichthys nobilis*) (Specziár, 1999; Specziár et al., 2000; Tátrai et al., 2004).

A bodorkák 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 a teljes béltartalom nedves tömegét. Kiemeltem egy almintát az utóbélből, amelynek tömegét szintén megmértem. Az elkülönített almintát szcintillációs küvetába helyeztem, 10 ml desztillált vizet pipettáztam rá, majd a hatékony diszpergálás érdekében 2-3 percig Vortex-Genetípusú rázógéppel rázattam a legmagasabb frekvencián. Az eljárás célja a lazán kötött, természetben az ürítést követően gyorsan mobilizálódó SRP oldatba juttatása volt. A felrázott minták ezután 4 °C-on ülepedtek egy órán keresztül, majd a felülúszó, letisztult oldatból pipettáztam ki almintát az SRP tartalom meghatározásához. A minta visszamaradó részét nagy nyomású teflon bombás roncsolással kezeltem (Boros et al., 2009b), majd a feltárás után kolorimetriás módszerrel meghatároztam TP tartalmukat (Mackereth et al., 1978).

3.1.5. Nagy nyomású teflon bombás feltárás és foszformérés - saját fejlesztésű módszer

A vízkémiai analízisek során használt roncsolási módszerek (pl. kálium-perszulfátos kezelés, autoklávozással kombinálva) sok esetben nem bizonyulnak elég hatékonyak a nehezebben bomló, összetettebb szerkezetű minták P tartalmának feltárására. Ilyen ellenálló mintatípusok lehetnek a különböző állati eredetű szövetek, mint a kitin, zsírok, vagy épp a pikkelyek és a csontos elemek. 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 P tartalom (Boros et al., 2009b). Világszerte számos módszert alkalmaznak az ilyen jellegű vizsgálatok során (Tanner et al., 1999; Walve és Larsson, 1999; Sterner és George, 2000; Frost et al., 2003; Sereda et al., 2008), azonban nincs nemzetközileg elfogadott protokoll az állati eredetű minták P feltárára. Ezért dolgoztam ki a tápanyagforgalmi kutatások szempontjából új eljárásnak számító nagy nyomású teflon bombás feltárást, amely viszonylag gyors és könnyen kivitelezhető módszer. A feltárást során a szárított és homogenizált mintákhoz 96 m/m%-os kénsav és 65 m/m%-os salétromsav 3:2 arányú keverékét adtam, majd a lezárt teflon bombákat 4 órán át 100 °C-on hevítettem. Az állati eredetű mintákat tartalmazó feltárással mellett kontrollként „üres” bombákat is futtattam, melyek csak tiszta feltáró sav elegyet tartalmaztak. Ennek oka, hogy a savas feltáró elegy önmagában is képes a kolorimetriás mérés során színreakciót kiváltani (Pai et al., 1990), így az „üres” mintából mért háttér értéket figyelembe vettem az eredmények értékelésénél. A feltárást követően kolorimetriás módszerrel (Shimadzu UV 160-A fotométer) meghatároztam a minták TP tartalmát.

A módszer hatékonyságának ellenőrzésére hitelesített P tartalmú (0,813 ± 0,031%), 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 kiterjesszük és igazoljuk vízi élőlények mintáinak esetében is, további elemzéseket végeztünk el zooplankton (*Cladocera*), üledéklakó gerinctelen (*Chironomus* sp.) és hal (ezüst kárász /*Carassius gibelio*/ teljes test homogenizátum) mintákkal, majd a kapott eredményeinket a szakirodalomban közölt korábbi értékekhez hasonlítottuk.

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

A globális klímaváltozás hatásait modellező kísérleti létesítményt 2003-ban hozta létre a National Environmental Research Institute (NERI) a Dániához tartozó Jylland félsziget középső részén, Silkeborg közelében (56°14' É, 9°31' K). A napjainkban is futó kísérlet elindítását az indokolta, hogy az IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) előrejelzése szerint a Föld klímája jelentős változásokon mehet keresztül az elkövetkező évtizedekben (Houghton et al., 2001; IPCC, 2007), melynek hatása lehet a vízi ökológiai rendszerekben végbemenő folyamatokra is. Az

IPCC által a mérsékelt klímájú területekre kidolgozott A2 forgatókönyv szerint 2071 és 2100 között 3 – 5 °C-os felmelegedésre számíthatunk, amely a leghangsúlyosabb az őszi és a téli hónapokban lehet, és extrém időjárási körülmények jellemezhetik ezt az időszakot.

A várható következmények szimulálására 24 darab, félig földbe süllyesztett, az üledék és a légtér felé nyitott acéltartályt állítottak be, melyek egy-egy önálló sekély vízi ökológiai rendszerként működnek (3. kép). A tartályok átmérője 1,9 m, mélysége 1,5 m, a rájuk kapcsolt átfolyó rendszer kútvíz időnkénti hozzáadásával állandó 1,0 m vízszintet és 2,8 m³ víztérfogatot állít be. A folyamatos vízáramlást keverő lapátok biztosítják, melyek a vízoszlop felső harmadában mozognak, az üledéket nem kavargatják fel. A klímaváltozási forgatókönyvek szerinti megváltozott körülmények modellezése céljából a tartályokat a következő szempontok alapján csoportosították: 2 tápanyag szint, 3 hőmérsékleti szint, 4 ismétlésben (Liboriussen et al., 2005).



3. kép: A globális klímaváltozás és az alternatív stabil állapotok sekély tavakra gyakorolt hatásait modellező kísérleti létesítmény a NERI-ben, Dánia (Forrás: Liboriussen et al., 2005)

Tápanyag szintek szerint dúsított és normál rendszereket különíthetünk el. Ebben az esetben a kezelés célja az volt, hogy a tartályokban sekély tavakra jellemző alternatív stabil állapotokat alakítsanak ki (Scheffer et al.,

1993). A tápanyaggal dúsított rendszerekbe Na_2HPO_4 és $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ oldatokat adagolnak, amely 54 mg P és 538 mg N többletterhelést idéz elő heti szinten. Ennek hatására *zavaros vízü állapot* (fitoplankton dominancia) alakult ki a dúsított tartályokban, míg a másik csoportot képező normál (alacsonyabb tápanyagtartalmú) rendszerekben *tiszta vízü állapot* stabilizálódott, melyet a makrofita, mint domináns elsődleges termelő jellemez.

A három hőmérsékleti szinten belül megkülönböztethetünk fűtetlen (normál) rendszereket, amelyek a jelenlegi klimatikus viszonyokkal vannak egyensúlyban, illetve fűtött rendszereket, melyek közül az egyik csoportban az A2 forgatókönyvet modellezik ($\sim +3,5 - 4$ °C), míg a másikban az A2+ 50% ($\sim + 5,5 - 6$ °C) hatás érvényesül. Az emelkedett hőmérsékleti viszonyok fenntartását a temperált tartályokban az aljazaton elhelyezett fűtőszálak biztosítják, melyek a normál tartályokban található referencia hőmérők által mért értékekhez képest szabályozzák a fűtött rendszerek hőmérsékletét.

A rendszer 2003-as üzembe állítása során a tartályok alját 10 cm-es átmosott homok réteggel töltötték fel, majd erre további 10 cm természetes üledéket rétegeztek, amely a közeli eutróf tóból származott. A tavi üledéket a behelyezés előtt átrostálták, hogy elkerüljék a kísérlet szempontjából nem kívánatos élőlények bevitelét a rendszerbe. Ezután a mérsékelt övi sekély tavakra jellemző élőlény közösséget telepítettek minden egyes tartályba, majd megkezdték a tápanyag adagolást és a temperálást. A kezelésekre hatására a tartályokban egymástól élesen elkülönülő viszonyok alakultak ki. A tápanyaggal dúsított rendszerekben zavaros vízü, alga dominanciájú állapot alakult ki, azokban a tartályokban, ahol képes volt megtelepedni a makrovegetáció, ott a bodros békaszőlő és az átokhínár (*Elodea canadensis*) változó arányban alkotják a hínár állományt (Liboriussen et al., 2005).

A kezelésekre hatását a tartályokba helyezett, rögzített mérőszondák folyamatosan regisztrálják, és egy központi számítógép folyamatosan tárolja a mért értékeket. Havi rendszerességgel ellenőrzik a víz tápanyagtartalmát és az egyéb vízkémiai paramétereket. A létesítményben több párhuzamos kísérlet, vizsgálat zajlik, melyek kiterjednek a fitoplankton-makrofiton interakciókra, a tápanyagok és a hőmérséklet szerepére és sok egyéb más témára is. Munkám során a folyó kutatásokhoz csatlakozva arra kerestem választ, hogy a mesterségesen megváltoztatott körülményeknek milyen közvetlen és közvetett hatásai lehetnek a sekély tavi P forgalmat meghatározó egyik legalapvetőbb abiotikus paraméterre, a redoxi potenciálra. A vertikális redoxi potenciál profil méréséhez WTW

pH340i készüléket (WTW Wissenschaftlich-Technische Werkstätten, Németország) és SensoLyt Pt elektródát használtam. A méréseket 2009 augusztusában végeztem, melynek során intakt üledék magokat vettem csőmintavevő készülékkel, a tartályok 3 különböző pontján. A minta kiemelése után gumidugóval lezártam a plexi cső alját, majd az elektródát fentről lefelé mozgatva regisztráltam az egyes rétegek közötti különbségeket. A mérések megkezdése előtt hitelesített redoxi potenciálú laboratóriumi standard oldattal ellenőriztem a műszer és az elektróda megfelelő működését. Az elektródát minden egyes mérés előtt desztillált vízzel alaposan lemostam, majd papírtörülkövel szárazra töröltem, ügyelve arra, hogy az elektróda csúcsán található pórusok átjárhatóak legyenek (Koch és Oldham, 1985). A gyakori tisztítás elengedhetetlen feltétele a pontos méréseknek, hiszen az elektróda csúcsán található platina csíkra gyakran nagy mennyiségű kénes bevonat rakódik, amely befolyásolhatja a mért értékeket (Søndergaard, 2009). A műszer által mért elektród potenciál értékeket redoxi potenciállá az elektróda használati útmutatója alapján az alábbi képlettel konvertáltam:

$$E_h = E_m + E_{ref},$$

ahol E_h a standard hidrogén elektródára vonatkoztatott redoxi potenciál mV-ban kifejezve, E_m a mért elektród potenciál érték mV-ban kifejezve, és E_{ref} a referencia rendszer értéke a standard hidrogén elektródához viszonyítva, hőmérsékletre korrigálva.

A tartályok vízfázisában jellemző fontosabb abiotikus paramétereket (hőmérséklet, pH, oldott oxigén) egy rögzített mérőrendszer folyamatosan regisztrálta és tárolta (Liboriussen et al., 2005).

3.2. Alkalmazott statisztikai módszerek

A biomanipulációs kísérlet során kapott adatsorok esetében variancia-analízissel (ANOVA) vizsgáltuk, hogy a két különböző periódus (tiszta vízű-zavaros vízű) között milyen eltérések voltak jellemzőek a víz,- és üledék minták tápanyag tartalmában. Ezt a módszert alkalmaztuk a különböző kezelések összehasonlítására a limnokorall kísérletek esetén is. Az ANOVA tesztelés előtt az adatsorokat \log_{10} alapon transzformáltuk. A különböző üledék rétegek pórusvizének tápanyag tartalmi különbségeit Tukey post-hoc analízissel hasonlítottuk össze. A redoxi potenciál adatsorok összehasonlítására t-tesztet alkalmaztunk, míg a klorofill és a TP értékek összefüggésének vizsgálatára lineáris regressziós analíziseket

végeztünk. A statisztikai elemzések SYSTAT 11.0 for Windows programmal készültek.

A klímaváltozás hatásait modellező tartályokban meghatároztuk a vertikális redoxi potenciál profilt, a különböző rétegekben mért mV értékek függését vizsgáltuk az egyes háttérváltozóktól. Első körben Spearman rang-korrelációt alkalmaztunk, egyfajta áttekintésként, hogy kiderüljön, milyen kapcsolatban állnak egymással az egyes rétegek redoxi értékei és a mért háttérváltozók. Az így kapott félmátrix eredményeit áttekintve indokoltnak láttuk egy olyan korrelációs sorozat lefuttatását is, melyben csak a fitoplankton dominanciájú rendszerekben mért mV értékeket vetettük össze a mért háttér változókkal. Ez után, hogy modellezzük a víz-üledék határfázis mV értékeinek függését a mért háttérváltozóktól, többszörös regressziós analízist alkalmaztunk. A többszörös regressziót követően „forward selection” módszerrel kiválasztottuk, hogy az analízisbe bevont összes háttérváltozó közül mely tekinthető leginkább hatékony tényezőnek a redoxi értékekre. Az elemzést SPSS for Windows 12.0.1 programmal végeztük.

4. Eredmények és értékelésük

4.1. A biomanipuláció és a belső tápanyag terhelés hatása a Major-tó alternatív stabil állapotváltására

A 2000-2001 között végrehajtott biomanipulációt követően évről évre javult a Major-tó vízminősége. A hipertróf tó mezotróffá változott, kialakult a tiszta vizű 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 vizű állapotba tért vissza: a tóban a kéalgák domináltak, a makrovegetáció visszaszorult és csökkent a víz átlátszósága. A két időszakban a mért abiotikus és biotikus paraméterek döntő többsége szignifikánsan eltért egymástól (Tátrai et al., 2009) (1. táblázat).

1. táblázat: A Major-tóra jellemző fontosabb abiotikus és biotikus paraméterek a tiszta vizű állapot (TVA) és a zavaros vizű állapot (ZVA) alatt (május-szeptember intervallum; x átl. ± 95% CI)

Háttérváltozó	TVA (2005-2006)	ZVA (2007)
Átlagos vízmélység (m)	1,21	1,09
Víz hőmérséklet, °C *	19,9 ± 6,9	25,2 ± 0,5
Secchi-átlátszóság (cm) *	44,5 ± 14,9	20,46 ± 1,8
Oldott oxigén (mg L ⁻¹)	8,7 ± 0,7	6,4 ± 1,4
Makrovegetáció borítása (augusztus) (%)	81	28
Cladocera biomassa (mg L ⁻¹) *	5,4 ± 0,5	8,5 ± 2,1
Cladocera/Copepoda arány *	0,52 ± 0,18	0,24 ± 0,12
Makrogerinctelenek biomasszája (g ns./m ²)*	9,3 ± 2,9	3,7 ± 3,2
CPUE-hal biomassa (g óra ⁻¹ st. háló ⁻¹) *	1,612 ± 373	2,960 ± 362

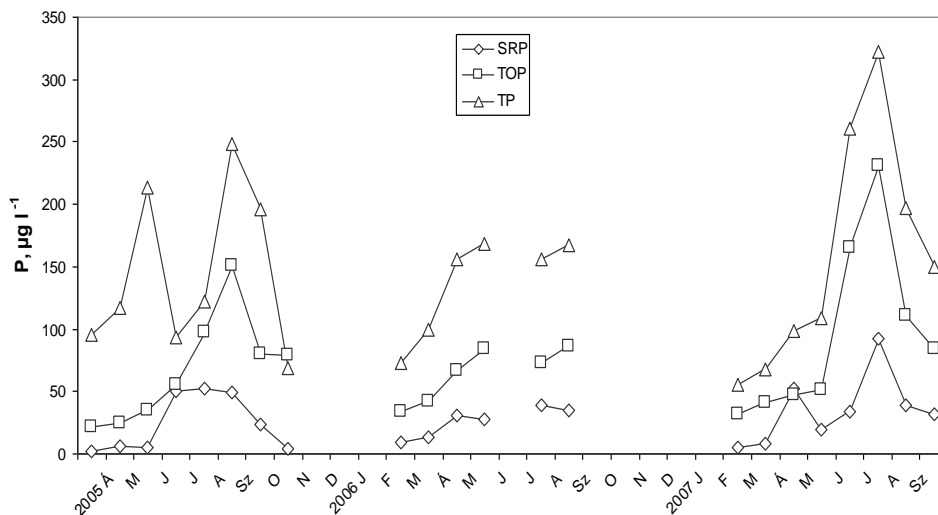
* Jelöli a 95%-os bizonyossággal szignifikánsan különböző paramétereket

A Major-tóban a halmanipulációt követően végbemenő folyamatok és az állapotváltás elemzéséhez a 2005-2007 közötti időszakot emeltem ki. A 2007-ben kialakult zavaros vizű időszakban magasabb nyári SRP (oldható reaktív P), TOP (teljes oldott P) és TP (összes P) csúcsot mértünk (2. táblázat; 2. ábra), bár a két időszak közötti, április-szeptember periódusra vonatkozó átlag értékek nem különböztek szignifikánsan egymástól

(ANOVA, $F_{1,15} = 1,079$, $P > 0,05$). Emellett mind a nyári klorofill-*a* csúcserőtekek (2. táblázat), mind pedig a vegetációs periódusra számolt átlagos algabiomassza értékek jelentősen eltértek a két időszak között ($df = 19$, $t = -1,64$, $P = 0,05$).

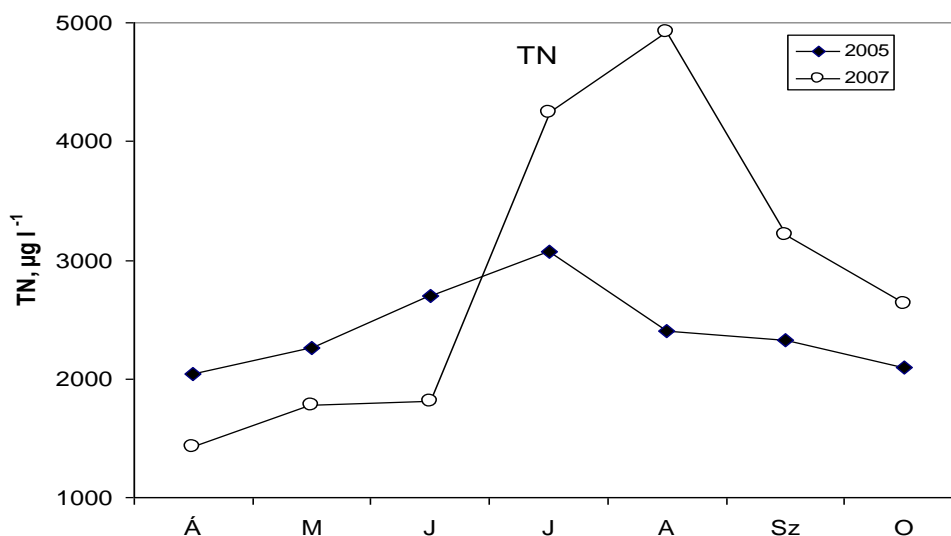
2. táblázat: Különböző P formák (oldható reaktív P-SRP, teljes oldott P-TOP, teljes P-TP) és klorofill-*a* átlagos ($\pm SE$) koncentrációja a Major-tó vizében a tiszta vizű állapotban (2005-2006) és a zavaros vizű állapotban (2007)

	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



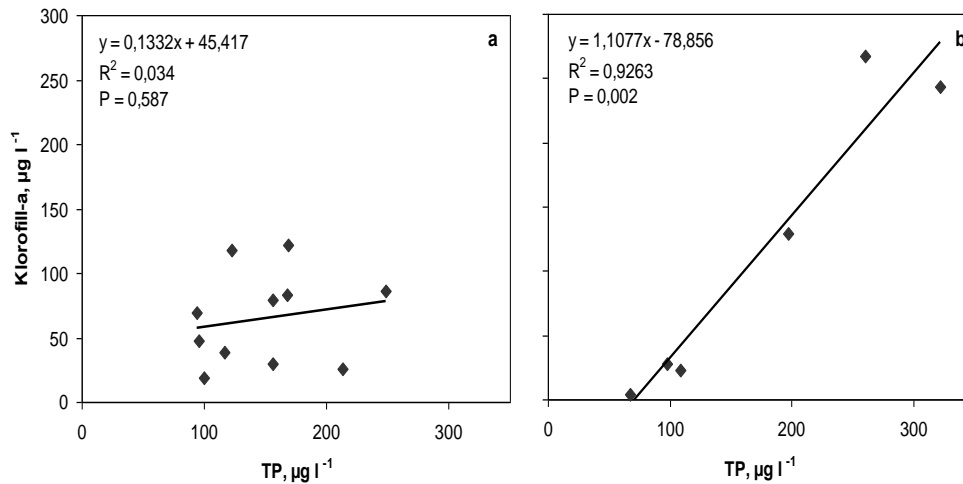
2. ábra: A Major-tó vizében mért SRP, TOP és TP értékek változása a tiszta vizű állapot (2005-2006) és a zavaros vizű állapot (2007) során

A tó vizében mért TN koncentráció vegetációs periódusra számolt átlaga 36%-al volt magasabb a zavaros vizű időszak alatt (3. ábra). Annak ellenére, hogy az átlagos TN koncentráció a zavaros vizű időszakban jelentősen meghaladta a tiszta vizű időszakban mért értékeket, az összes nitrogén koncentráció vegetációs periódusaira vonatkozó átlag értékeiben nem volt statisztikailag kimutatható eltérés a két időszak között (ANOVA, $F_{1,15} = 0,078$, $P > 0,05$).



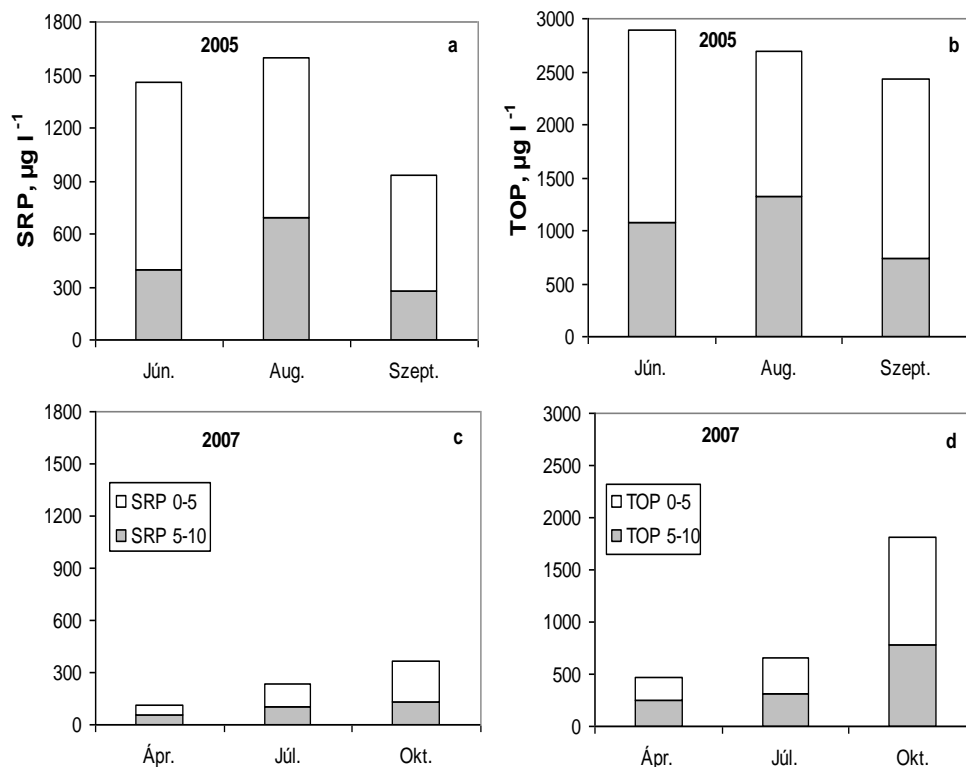
3. ábra: A Major-tó vizében mért TN koncentráció éves dinamikájának alakulása 2005 (tiszta vizű időszak) és 2007 (zavaros vizű időszak) években

A TP koncentrációk és a klorofill-*a* értékek közötti lineáris regresszió szerint a tiszta vizű állapot alatt nem volt szignifikáns korreláció a két változó között ($df=10$, $F = 0,316$, $P > 0,05$) (4a. ábra), 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 ($df=5$, $F = 50,286$, $P < 0,01$) (4b. ábra), a klorofill-*a* koncentráció növekedésével lineárisan emelkedett a tóvízben mérhető TP érték.



4. ábra: A klorofill-a értékek és a TP koncentrációk közötti regressziós kapcsolatok a tiszta vizű állapot (a), illetve a zavaros vizű állapot alatt (b)

A major-tavi üledék pórusvizében 2005-ben (tiszta vizű állapot) és 2007-ben (zavaros vizű állapot) mértük a különböző P formák koncentrációját. A zavaros vizű időszakban folyamatosan nőtt az SRP és a TOP koncentrációja az egymást követő évszakokban, és a felső üledék rétegben (0-5 cm) fokozottabb tápanyagdúsulás volt megfigyelhető. A legalacsonyabb SRP és TOP értékeket 2007 áprilisában mértem (5c, d. ábra). Ezzel szemben 2005. június-augusztus időszakában nagyságrenddel magasabb volt a különböző P formák koncentrációja ugyanitt ($F_{1,10} = 33,358$, $P < 0,001$), ami igen jelentős eltérésnek mondható (5a, b. ábra). A csoportátlagok összehasonlításából látszik, hogy mind a felső (0-5 cm), mind pedig az alsó (5-10 cm) üledék rétegek SRP tartalma szignifikánsan magasabb volt a tiszta vizű állapot alatt (*post-hoc* Tukey-teszt, $P < 0,005$). Az üledék pórusvizének TOP tartalma ugyancsak szignifikánsan magasabb volt a TVA alatt ($F_{1,10} = 15,246$, $P < 0,001$), jóllehet a *post-hoc* teszt szerint az egyes rétegek TOP tartalma között nem volt szignifikáns eltérés egyik évben sem ($P > 0,05$) (Boros et al., 2009a).



5. ábra: Az oldható reaktív P (SRP) (a, c) és a teljes oldott P (TOP) (b, d) koncentrációk szezonális változásai a major-tavi üledék felső (0-5 cm) és alsó (5-10 cm) rétegeinek pórusvizében

A Major-tó üledékének pórusvizében az SRP és a TOP koncentrációja nagyságrenddel csökkent 2007-ben, a zavaros vizű időszakban. A pórusvízből felszabadult jelentős P mennyiség valószínűleg a vízbe áramlott, amely előidézte a 2007-ben tapasztalt magasabb SRP, TOP és TP koncentrációkat (2. ábra). A tóvíz tápanyag dúsulása végül a zavaros vizű állapot kialakulását okozhatta.

A két időszak között megváltoztak az üledék fizikai és kémiai tulajdonságai is, 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 (3. táblázat). A két időszak közötti redoxi potenciál különbség erősen szignifikáns volt (t-teszt, $df = 29$, $t = 24,120$, $P < 0,001$). Az üledék felső

rétegében redoxi potenciál maximumot 2005 őszén, a tiszta vizű időszakban mértük (x átl. ± 1 SD, 272 ± 8 mV), míg a minimumot 2007 tavaszi időszakában tapasztaltuk (3. táblázat) (Boros et al., 2009a).

3. táblázat: A redoxi potenciál értékek rétegenkénti (0-5 és 5-10 cm) évszakos átlagai (x átl. ± 1 SD) a Major-tó üledékében a tiszta (2005) és a zavaros (2007) vizű időszakban

	Redoxi potenciál, mV	
	0-5 cm	5-10 cm
2005		
Tavaszi	243 ± 7	244 ± 21
Nyári	250 ± 9	239 ± 9
Őszi	272 ± 8	261 ± 5
2007		
Tavaszi	10 ± 7	-16 ± 30
Nyári	23 ± 18	-6 ± 15
Őszi	40 ± 36	-97 ± 107

A major-tavi üledék felső (0-5 cm) rétegének TP frakcionálása a következő megoszlást mutatta: a semleges frakcióba ($\text{NH}_4\text{Cl-P}$) a TP-nek mindössze $0,75 \pm 0,22\%$ oldódott ki, ezzel szemben lúgos közegben (NaOH-P) a P két nagyságrenddel nagyobb mennyiségben szabadult fel ($20,76 \pm 0,88\%$). Megállapítottam, hogy a savas frakció (HCl-P) alkotta az üledék TP készletének döntő részét, $78,5 \pm 1,1\%$ -ot (Boros et al., 2008).

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. A vízben mind az oldott (SRP, TOP), mind pedig a formált (TP és TN) tápanyagok koncentrációinak nyári csúcserkéi jelentősen magasabbak voltak a zavaros vizű időszak alatt. Az oldott tápanyagok bőségének hatására az alga biomassza átlagosan duplájára nőtt a zavaros vizű fázisban, a korábbi évekhez viszonyítva. 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 Major-tó zavaros vizű időszakában erős pozitív regressziós kapcsolat volt a víz TP tartalma és a klorofill-*a* értékek között. Ebben az időszakban a TP koncentráció több mint 90%-ban határozta meg a klorofill-*a* értéket. Ezzel szemben az összefüggés nem volt szignifikáns a tiszta vizű állapotban, amikor a TP mindössze 3 %-ban határozta meg az algabiomasszáját. A két változó közötti regressziós kapcsolatot már számos tanulmányban leírták (Vollenweider és Kerekes, 1982; Prairie et al., 1989; Lau és Lane, 2002; Håkanson et al., 2005; Spears et al., 2007; Sayer et al., 2010). Ugyanakkor az összefüggés erősségét és annak előjelét a makrovegetációval való borítottság mértéke jelentősen képes befolyásolni. Bayley és munkatársai (2007) szerint ugyanis minél magasabb a hínárborítás, annál gyengébb az összefüggés a TP és a klorofill-*a* között. Tapasztalataik szerint az alacsony (<5%) hínárborítású állóvizekben a két változó (TP–klorofill) közötti regresszió igen erős ($r^2=0,81$), ugyanakkor magas hínárborítás (> 75%) esetén ugyanez a regresszió gyenge összefüggést eredményez ($r^2=0,12$). A jelenség azzal magyarázható, hogy a magas hínárborítással rendelkező állóvizek „toleranciája” jóval magasabb a TP koncentrációra nézve: míg egy hínárban szegény rendszerben már 50 $\mu\text{g TP L}^{-1}$ értéknél bekövetkezik a zavaros vizű állapot kialakulása, addig a magas borítással (> 75%) rendelkező vizekben ez a kritikus TP érték akár 275 $\mu\text{g TP L}^{-1}$ is lehet (Bayley et al., 2007). A Major-tóban 81%-os borítás volt jellemző a tiszta vizű időszakban, ugyanez az érték 28%-ra esett vissza a tó zavaros vizű állapotában. Így Bayley és munkatársainak (2007) tapasztalatait figyelembe véve a major-tavi hínár borításának átalakulása előidézhette a gyenge regressziós kapcsolatot a tiszta vizű időszakban. A zavaros vizű időszak során tapasztalt erős pozitív korreláció ellenére is úgy tűnik, hogy a Major-tó fitoplankton állományának gyarapodását nem a P koncentráció limitálta, hiszen a víz SRP tartalma szinte folyamatosan 10 $\mu\text{g L}^{-1}$ felett volt, ilyen körülmények között pedig feltételezhetően nem a P hozzáférhető mennyisége határozza meg az eutrofizációs folyamatok alakulását (Lewis és Wurtsbaugh, 2008). Ez részben ellentmond a regresszió eredményeinek, így az is elképzelhető, hogy a Major-tóban nem 10 $\mu\text{g L}^{-1}$ a SRP limitáció küszöbértéke, hanem valamivel magasabb.

Az üledék P tartalmának frakcionált feltárása során kapott eredményeim arra engednek következtetni, hogy a redoxi potenciálhoz kötött, kémiai eredetű P kibocsátás / kötés nem tekinthető elsődleges tényezőnek a Major-tó belső terhelésének szabályozásában, mivel az üledék TP készletének mindössze ötöde (21%) lehetett vashoz kötve. A TP döntő hányada (79%) a kalciumhoz kötött formában volt jelen a tó üledékében, így feltételezhető, hogy ennek a frakciónak meghatározóbb

szerepe lehetett a kémiai eredetű belső P terhelés alakításában. Ez a jelenség nem egyedülálló, Kasprzak és munkatársai (2003) munkájukban kiemelik, hogy a kalciumhoz kötött P vegyületeknek esetenként domináns szerepe lehet vizeink P forgalmának szabályozásában. Emellett létezik számos egyéb, redoxi potenciáltól független P kötési mechanizmus vizeinkben (nehezen bomló szerves törmelék kiülepedése, $\text{Al}(\text{OH})_3$ rendszer, bakteriális raktározás) (Hupfer és Lewandowski, 2008), melyek jelenléte szintén valószínűsíthető a Major-tóban.

Mindezek mellett persze nem szabad elfelejtkezni a vashoz kötött P frakcióról sem, mert bár kisebb részaránya miatt szerepe kevésbé tűnik hangsúlyosnak, eredményeim alapján mégis volt befolyása a Major-tó P dinamikájára. Ez akkor válik nyilvánvalóvá, ha figyelembe vesszük, hogy a tiszta vízü állapot alatt jellemző viszonylag magas redoxi értékek (+239 – +272 mV) csökkenésével párhuzamosan a vízfázis P tartalma nagymértékben megemelkedett. Hupfer és Lewandowski (2008) belső P terheléssel foglalkozó összefoglaló tanulmánya kiemeli, hogy bár a redoxi potenciáltól függő folyamatok szerepe leginkább csak a felső 1-2 centiméteres üledék rétegre korlátozódik, és így ez a tényező összességében alulmarad a többi, redoxi potenciáltól független P kötési mechanizmussal szemben, mégis sok esetben ennek a felső pár centiméteres rétegnek is meghatározó szerepe lehet a belső terhelés alakításában. Úgy tűnik, hogy a Major-tó üledékében a redoxi potenciáltól függő és a tőle független mechanizmusok egymást kiegészítve szabályozzák a tó belső P terhelését. Az egyes tényezők szerepe pedig térben és időben folyamatosan változik.

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. James és munkatársai (2002), illetve van Nes és munkatársai (2007) megfigyelése szerint a növényi eredetű törmelék lebomlása jelentős redoxi potenciál csökkenést és belső P terhelést idézhet elő. Ennek okát abban kereshetjük, hogy az évek alatt akkumulálódott szerves törmelék lebomlása önmagában is nagy mennyiségű hozzáférhető tápanyag felszabadulását eredményezi, emellett a mineralizációs folyamat elektron donorokat (pl. oxigént vagy nitrátot) vonhat el az üledéktől, amely redoxi potenciál csökkenést és ezáltal további P kibocsátást eredményezhet (Scheffer és van Nes, 2007; Spears et al., 2007). Ez a két hatás összeadódva komoly belső P terhelést idézhet elő sekély tavakban (Hupfer és Lewandowski, 2008).

Az alternatív stabil állapotok váltását számos természetes esemény előidézheti, többek között a vízszint csökkenése, erős viharok, tömeges halpusztulás, a víz hőmérséklet 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, ~ 5 °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 P készletek mobilizálódásához és szerepet játszhatott a zavaros vizű állapot kialakulásában. A megemelkedett hőmérséklet ugyanis fokozza a kémiai és a biológiai eredetű mineralizációt (Boström et al., 1982), és képes lehet kimotozni a rendszert a stabil tiszta vizű állapotából (Scheffer és van Nes, 2007). Feltételezhetően a magas átlaghőmérséklet hatására, 2007-ben jelentősen, mintegy 10%-al csökkent a Major-tó vízszintje; a korábbi években jellemző átlag 121 centiméterről 109 centiméterre. A vízszint csökkenés a hőmérséklet emelkedésével párosulva jelentősen növelheti a belső tápanyag terhelés mértékét és fokozott planktonikus eutrofizációt idézhet elő sekély tavakban (Dokulil és Teubner, 2003; Hargeby et al., 2004; Beklioglu és Tan, 2008; Jeppesen et al., 2009).

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 makrovegetáció állományalkotó fajai a füzéres süllőhínár (*Myriophyllum spicatum*), az érdes tócsagaz (*Ceratophyllum demersum*) és a fésűs békaszőlő 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 (Tátrai et al., 2009). A Major-tóban megfigyelt szukcesszió kifejezetten érdekes annak tükrében, hogy Søndergaard és munkatársai (2010), valamint Sayer és munkatársai (2010) szerint a fésűs békaszőlő és a füzéres süllőhínár inkább a zavaros vizű időszakban terjed el és válik tömegessé, míg az érdes tócsagaz a tiszta vizű állapotot részesíti előnyben. A Major-tóban tehát a korábbi megfigyelésekkel ellentétes módon zajlott le az állapotváltást kísérő makrovegetációs szukcesszió.

A hínárnövényzet borítása a tiszta vizű években elérte a 81%-ot, amely a zavaros vizű állapot bekövetkeztével nem volt képes fennmaradni. 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). A major-tavi fitoplankton és a hínárnövényzet állományának egyidejű intenzív növekedése indulhatott meg a 2007-es vegetációs periódus elején, melyet bizonyít, hogy a májusban elvégzett vegetáció térképezés során még 53,5%-os hínárborítást regisztráltunk és tavasztól kezdődően a klorofill érték is folyamatosan növekedett (Tátrai et al., 2009). A vízben jellemző, limitációs küszöbértékek feletti tápanyag koncentrációk arra utalnak, hogy az elsődleges termelést nem korlátozta a hozzáférhető tápanyagok mennyisége ebben az időszakban. A májusban tapasztalt, viszonylag magas borítási érték augusztusra 28%-ra esett vissza, az algabiomassza pedig jelentősen megemelkedett. A Major-tóban tehát a hanyatló tavakra jellemző folyamat ment végbe. A fitoplankton dominanciájának kialakulásával a hínár állomány visszaszorult, mivel a fényért folytatott versenyben a makrovegetáció alulmaradt (Hargeby et al., 2004; Jeppesen et al., 2007; Tátrai et al., 2009). 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 hínárállomány pusztulásának és így a zavaros vizű állapot kialakulásának esélye jelentősen megnő, ha a víz TN tartalma meghaladja az 1,2-2,0 mg L⁻¹-t, illetve ha a TP koncentrációja meghaladja a 0,1-0,2 mg L⁻¹-t (Gonzalez Sagrario et al., 2005; Jeppesen et al., 2007). Bayley és munkatársai (2007) szerint magas hínárborítással (>75%) rendelkező állóvizeknél 275 µg TP L⁻¹ az a kritikus érték, ami felett nem képes fennmaradni a stabil tiszta vizű állapot. A Major-tó vizét a 2005-2006. közötti időszak vegetációs periódusaiban is a korábban említett határértékek feletti tápanyag koncentrációk jellemezték, azonban 2007 júniusában a TP koncentráció átlépte a kritikus 275 µg TP L⁻¹ értéket, és megkezdődött a zavaros vizű állapot kialakulása. A hőmérséklet emelkedésével egyébként is csökken a sekély vízi ökológiai rendszerek stabil tiszta vizű állapotának tápanyag „toleranciája” (Kosten et al., 2009), 2007-ben pedig jelentősen emelkedett a víz hőmérséklet a korábbi évekhez viszonyítva. A hínárállomány augusztusra bekövetkező hanyatlásának további hatásai lehetnek a tápanyag dinamikára, hiszen a borítás mértéke jelentősen képes befolyásolni az üledék és a víz közötti tápanyagforgalmat (Rooney et al., 2003; Horppila és Nurminen, 2003; 2005), emellett a

zavaros, makrovegetációban szegény körülmények a bentoszfogyasztó halak (bodorka, dévérkeszeg) dominanciájának kedveznek (Jeppesen et al., 2000; Sayer et al., 2010).

A hínárnövényzet által kifejtett allelopatikus hatásnak is fontos szerepe lehet a tiszta vizű állapot stabilizálásában, hiszen a kibocsátott gátló vegyületek képesek lehetnek korlátozni bizonyos algataxonok szaporodását (Hilt és Gross, 2008). A Major-tó tiszta vizű állapotában meghatározó részarányt és magas borítást képviselt a füzéres süllőhínár és az érdes tócsagaz, melyeknek bizonyítottan erős kémiai gátló hatása van a fitoplankton szaporodására (Van Donk, 2006; Erhard és Gross, 2006). A fentiek alapján megállapíthatjuk, hogy a Major-tóban 2007-ben kialakult zavaros vizű állapot fokozódásában kiemelkedő szerepet tölthetett be az allelopatikus hatást kifejteni képes hínárfajok jelentős visszaszorulása.

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. Feltételezhető, hogy a bottom-up hatásoknak sokkal meghatározóbb szerepe van a rendszer állapotváltásainak szabályozásában, mint a zooplankton által kifejtett szűrő tevékenységnek. Egyébként az alacsonyabb nyári *Cladocera* biomassza a makrovegetáció dominálta tavakban nem rendkívüli. Gyakran tapasztaltak hasonló jelenséget más, eltérő kiterjedésű tavakban (Meijer és Hosper, 1997; Blindow et al., 2000), de erre a jelenségre, amely ellentmond a biomanipuláció elméletének, hitelt érdemlő válasz nem született. A zavaros vizű időszak alatt nem csak a *Cladocera* biomassza nőtt meg a Major-tóban, hanem a teljes rákplanktonállomány biomasszájának gyarapodását is tapasztaltuk. A hipertróf körülmények és a planktonfogyasztó halak jelenlétét jól jelző körülmény, hogy a *Cladocera/Copepoda* arány a tiszta vizű állapot alatt jellemző 0,52-ről 0,24-re esett vissza a zavaros vizű állapot idején (1. táblázat).

A halpopuláció is jelentős strukturális és mennyiségi változáson ment keresztül a 2000 – 2007 közötti időszakban (Tátrai et al., 2005; 2009). Úgy tűnik, hogy az állomány a biomanipulációt követő 5-7 év alatt képes volt

regenerálódni, és a beavatkozás során beállított optimális viszonyokból visszatérni az 1999-es állapotba. 2000-ben, közvetlenül a beavatkozás után a major-tavi hal biomassa 170 kg volt hektáronként, ez a mennyiség 200 kg ha⁻¹-ra növekedett a 2005-2006-os tiszta vizű állapot idejére. Ez viszonylag visszafogott emelkedésnek tekinthető, azonban ezután radikális változás történt, melynek során egy év alatt 50%-al gyarapodott a halbiomassa, és 2007-ben meghaladta a 300 kg ha⁻¹ értéket. Külön kiemelendő, hogy a halállományt a mindenevő pontyfélék, ezen belül is a bodorka, a dévérkeszeg és ez ezüstkárász dominanciája jellemezte (György et al., 2008). Horppila és Kairesalo (1990) szerint, ha a bentoszfogyasztó pontyfélék hektáronkénti biomasszája meghaladja a 300 kg-ot, az szinte bizonyosan a zavaros vizű állapot kialakulását idézi elő, amely jelentkezett is a Major-tóban. A halbiomassa jelentős gyarapodása várható volt, ugyanis a tó magas eltartó képessége lehetővé tette ezt. Más megfigyelések szerint is jellemző, hogy ez a faj megfelelő körülmények között 3 évvel az intenzív lehalászás után képes megduplázni biomasszáját (Horppila és Peltonen, 1994). Hasonlóan figyelemre méltó állománynövekedésről számoltak be Leppä és munkatársai (2003) is. Biomanipulációjuk során 80%-al csökkentették a bentoszfogyasztó pontyfélék (bodorka és dévérkeszeg) biomasszáját a finnországi Pohjalampi tóban, azonban 3 éven belül az állomány visszaállt a beavatkozás előtti szintre, azaz ez idő alatt megötszörözte biomasszáját. Ez igen figyelemre méltó produkció, és ennek tükrében a Major-tóban tapasztalt ugrásszerű növekedés sem tekinthető egyedülálló jelenségnek.

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 hirtelen és drasztikus változásnak (György et al., 2008) kiemelt szerepe lehetett a 2007-ben tapasztalt zavaros vizű állapot kialakulásában. Feltételezhető, hogy a pontyfélék megnövekedett biomasszája olyan mértékű tápanyag felszabadítást idézett elő a tavaszi hónapok során, amely kiválthatta az ún. kaszkád-hatást. Ennek eredményeként többszörös visszacsatolás („feedback”) révén nyáron újra kialakult a kékalga dominancia, csökkent a víz átlátszósága, illetve csökkent a makrovegetáció borítása. A major-tavi biomanipulációs kísérlet egyik fontos megállapítása, hogy a halállományok mennyiségi viszonyait legalább ötévente szükséges optimalizálni mindaddig, amíg a tó üledékében feleslegben vannak jelen a tápanyagok. Ellenkező esetben nagy a valószínűsége, hogy a rendszer visszaáll a biomanipuláció előtti zavaros

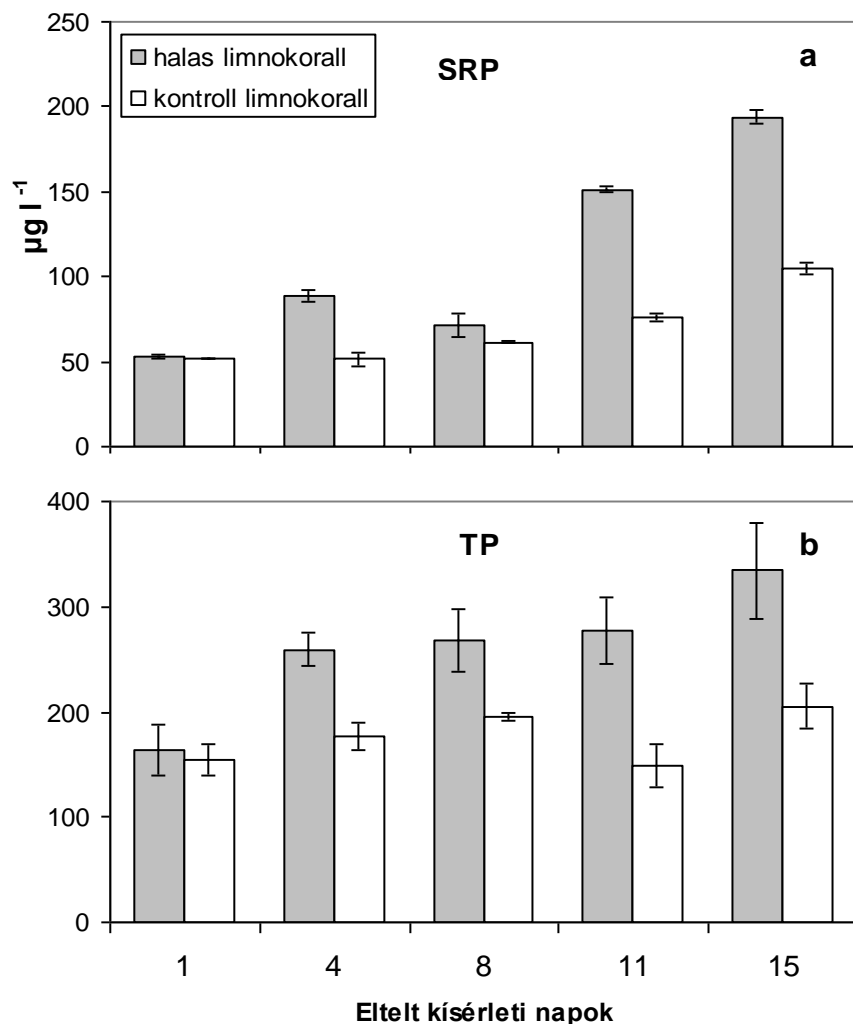
vizű állapotba (Boros et al., 2009a). Az évek során akkumulálódott tápanyagok a környezeti tényezők kedvezőtlené válása (pl. felmelegedés) esetén bármikor aktiválódhatnak és újra a tápanyag körforgásba léphetnek. Hasonló konklúzióval zárult egy Dániában készült átfogó tanulmány is, melyben a szerzők 36 tó biomanipulációs kísérleti tapasztalatait foglalják össze (Søndergaard et al., 2008). A szerzők megállapították, hogy a biomanipulációt 6 évente szükséges megismételni a tiszta vizű állapot stabilitásának hosszú távú fenntartása érdekében. Ha figyelembe vesszük, hogy a pontyfélék testének P tartalma száraz tömegre vonatkoztatva 3% körüli (Penczak és Tátrai, 1985; Hendrixson et al., 2007; Boros et al., 2009b), amely élősúlyban ~1%-os P tartalmat jelent, akkor kiszámítható, hogy adott tömegű halbiomassza eltávolításával mennyi P-t vonunk ki a rendszerből. A Major-tóban 2000-2001-ben elvégzett lehalászás során 3 tonna halat távolítottunk el a tóból, amely ~3 kg P eltávolításnak felel meg. Ez a P mennyiség felszabadulása esetén 300 µg L⁻¹-el emelte volna meg a Major tó vizének TP tartalmát. Feltételezhető, hogy a többször ismételt biomanipuláció egy idő után képes lehet olyan szintre redukálni a vizek teljes P készletét, hogy visszaállhat a tápanyag limitáció természetes egyensúlya. A hozzáférhető tápanyagok szintjének radikális csökkentése némileg képes lehet ellensúlyozni a víz felmelegedésének kedvezőtlen hatásait sekélyvízi ökoszisztémákban (Kosten et al., 2009; Moran et al., 2010). Vizeink tápanyagkészleteinek csökkentése akkor lehet igazán eredményes, ha a biomanipulációt egyéb beavatkozásokkal, például a külső terhelés visszafogásával kombináljuk (Mehner et al., 1998; Lau és Lane, 2002; Kasprzak et al., 2003). A tapasztalatok szerint, ha megszűnik a külső terhelés, akkor elfolyással és a hozzáférhető P készletek folyamatos inaktiválódásával (pl. üledékbe temetődés), illetve az inaktív készletek regenerációjának megakadályozásával egy idő után a kritikus szint alá csökkenhet a hozzáférhető P mennyisége.

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.

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

A limnokorall kísérletekben vizsgáltam a kifejlett, bentikus táplálkozású bodorka belső P terhelésre gyakorolt hatását. Mivel a Major-tóban egyedszámban és biomasszában is dominál a bodorka (György et al., 2008), így a limnokorallokban kapott eredmények hozzájárulnak a biomanipulációs kísérletünk során tapasztalt állapotváltások okainak pontosabb megértéshez. A kísérlet során a bioturbációból és kiválasztásból eredő belső P terhelés együttes hatását modelleztem. A hallal népesített limnokorallok vizében az SRP koncentrációja a kísérlet kezdetétől ($53,0 \pm 1,4 \mu\text{g L}^{-1}$) 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 (6a. ábra). Az eredmények alapján megállapítottam, hogy a bodorka hatására a tóvízben szignifikánsan megnőtt a növények számára közvetlenül felvehető oldható reaktív P tartalom ($df = 1, F = 9,83, P < 0,05$). Az összes foszfor koncentrációja ugyancsak jelentős mértékben nőtt a halak hatására ($334 \pm 45 \mu\text{g L}^{-1}$ csúcserték). 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 (6b. ábra). A bodorka tehát nem csak az SRP koncentrációra volt hatással, hanem szignifikánsan hozzájárult a tóvíz TP koncentrációjának dúsulásához is ($df = 1, F = 21,02, P < 0,01$).



6. ábra: Az oldható reaktív P (a) és az összes P (b) koncentrációjának változása a bodorkával ($100 \text{ g élősúly/m}^2$) népesített és a kontroll (halmentes) limnokorallok vizében 2006 nyarán (\bar{x} átl. ± 1 SE)

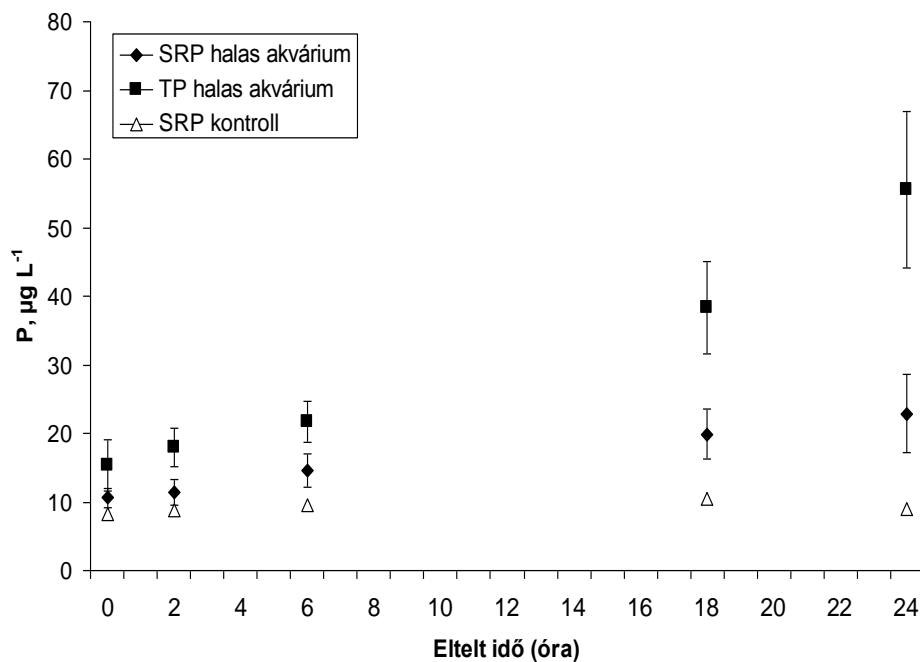
A limnokorall kísérletek tapasztalatai szerint a halas rendszerekben mind az oldott (SRP) mind pedig a formált foszfor (TP) koncentrációk jelentősen meghaladták a kontroll limnokorallokban mért P koncentrációkat. A tapasztalt tápanyagdúsulást a bodorkák kiválasztása és bioturbációja együtt idézhette elő, mivel közvetlen kapcsolatuk volt az üledékkal. Eredményeim, valamint irodalmi adatok alapján (Tarvainen et al., 2002; Søndergaard et al., 2008) megállapítottam, hogy a sikeres halas

manipuláció egyik legfőbb feltétele a bentoszfogyasztó halfajok (dévérkeszeg, ponty, ezüstkárász, bodorka) biomasszájának radikális csökkentése. Ezek a bentoszfogyasztó pontyfélek ugyanis nagy mennyiségű tápanyagot szabadítanak fel az üledékből (Horppila és Kairesalo, 1990; Tolonen et al., 2000; Roozner et al., 2007), így növelik a vízoszlop tápanyagtartalmát és hatással vannak a vízminőségre. Állományaik visszaszorításával elérhető a tápanyagok üledékben való hatékonyabb stabilizációja és megnő a tiszta vizű állapot kialakulásának és stabil fennmaradásának esélye. A bentoszfogyasztó halak P forgalomban betöltött fontos szerepét figyelembe véve feltételezhető, hogy állományuk gyarapodása jelentősen hozzájárult a Major-tóban 2007-ben tapasztalt fokozott belső P terheléshez és a zavaros vizű állapot kialakulásához.

4.3. Halak foszfor kiválasztása – akváriumos kísérletek eredményei

Akváriumi körülmények között mértem az árvaszúnyog lárvával etetett fiatal pontyok P kiválasztását és annak napi dinamikáját. Az első kísérlet során mértem a táplálkozó halak által egy nap alatt kibocsátott SRP és TP koncentrációját. Ekkor a $61,0 \pm 6,6$ g élőszűly/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 (7. ábra). Ez élőszűly kilogrammonként átlagosan napi 202 $\mu\text{g L}^{-1}$ SRP és 660 $\mu\text{g L}^{-1}$ TP dúsulásnak felel meg. A kontroll 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 táplálékkal adagolt szűnyoglárva (*Chironomus*) P tartalma, valamint a **TP_ü** (összes ürített P) = **TP_v** (víz TP tartalma) + **TP_p** (partikulált formában kiülepedett P) képlet alapján becsültem a ponty P ürítési és asszimilációs hatásfokát. Táplálékkal átlagosan $1,67 \pm 0,12$ mg P-t juttattam az egyes akváriumokba, míg az ürülék formájában kiülepedett TP $0,24 \pm 0,01$ mg-ot tett ki. A halak a táplálékkal felvett foszfornak átlagosan 62,3 %-át ürítették ki a 24 órás vizsgálati időtartam alatt, míg 37,7 %-át visszatartották. A visszatartott P egy részét anyagcsere folyamataikra fordíthatták, másik részét beépíthették testükbe. Becslésem szerint 1 kg tömegű fiatal ponty, testtömegének napi 2-3%-nak megfelelő tömegű táplálékot fogyasztva, naponta 10,4 mg P-t képes raktározni.

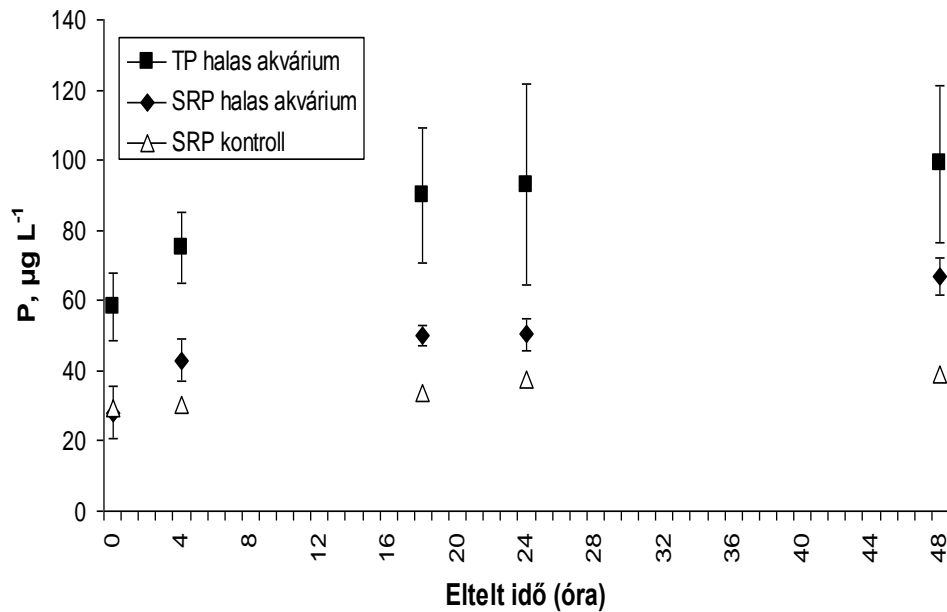


7. ábra: A halak által kiválasztott oldott reaktív foszfor (SRP) és összes foszfor (TP) koncentrációjának dinamikája a 24 órás akváriumi kísérlet során (n=3; X átl. ± 1 SD)

A vízben oldott illetve a lebegő anyagban raktározott foszfor több mint háromszor akkora frakciót alkotott, mint az ürülék formájában kiülepedett partikulált frakció. Az SRP/TP arányok megoszlására jellemző, hogy a vízfázisban mérhető teljes P frakciónak ~30-40%-át SRP alkotja. Ha a teljes P frakció számításánál figyelembe vesszük az ürülékkal kiülepedett P-t is, akkor az SRP részaránya a teljes P frakcióhoz képest 23,5%-ra módosul.

A második etetési kísérletben a ponty P kiválasztásának dinamikáját megduplázott időtartamban, 48 óra alatt mértem. A kísérletet összesen 8 akváriumban végeztem, melyből 7 volt halasítva, egy pedig kontrollként volt beállítva. Ebben a második kísérletben is, 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. A kontroll akváriumban a második etetési kísérletben nagyobb mértékű koncentráció ingadozást mértem, mint az előző kísérletben ($34,0 \pm 4,3 \mu\text{g L}^{-1}$). Ugyanakkor az ingadozás mértéke

mérési hibahatáron belülnek tekinthető. A különböző P formák koncentrációjának dinamikus változását a 8. ábra szemlélteti.



8. ábra: A halak által kiválasztott oldható reaktív foszfor (SRP) és összes foszfor (TP) koncentrációjának dinamikája a 48 órás akváriumi kísérlet során (n= 8; X átl. ± 1 SD)

A táplálékkal az akváriumokba juttatott foszfor mennyisége átlagosan $1,64 \pm 0,36$ mg volt, az ürülék formájában kiülepedő frakcióban ennek mindössze $\sim 10\%$ -át ($0,147 \pm 0,01$ mg-ot) mértem vissza. A kapott eredményeket behelyettesítve a korábban ismertetett képletbe (lsd. előző oldal) megállapítottam, hogy a halak az elfogyasztott összes foszfornak átlagosan az $58,7\%$ -át ürítették ki a 48 órás vizsgálati időtartam alatt, míg $41,3\%$ -át asszimilálták. Ez $0,68$ mg P-nak felel meg akváriumonként. Az asszimilációs hatékonyságot alapul véve, 1 kg halbiomassza naponta $10,7$ mg P-t raktároz el testében. Ez az eredmény szinte majdnem teljesen egyezik a korábbi kísérlet eredményei alapján becsült értékkel, így megállapítható, hogy az ürítésre és beépítésre vonatkozó becsléseim helytállóak. A második kísérlet során a vízfázisban mért SRP részarány meglepően magas volt, 95% -át adta a víz TP tartalmának. Ha az összes P tartalom számításánál a vízfázisban mért TP értékhez hozzáadjuk az ürüléssel kiülepedett P mennyiségét, az SRP részaránya abban az esetben 80% -ot tesz ki, amely még mindig igen tekintélyes mennyiség.

A foszfor kiválasztásával kapcsolatos kísérleteim eredményeit összegezve megállapítható, hogy a ~20 g tömegű fiatal ponty mindkét foszfor kiválasztási (24 illetve 48 órás kísérlet) kísérletben közel azonos, 38-41%-os hatékonysággal asszimilálta a táplálékból felvett a foszfort. A halak a felvett foszfornak több mint felét, mint anyagcsere végtermék bocsátották ki a vízbe. Irodalmi adatok alapján tápanyag forgalmazási sajátosságok tekintetében nincs jelentős eltérés az azonos családba tartozó fajok között (Hendrixson et al., 2007), tehát ilyen vonatkozásban a pontyfélék is egységes csoportként kezelhetőek. Emellett Mehner és munkatársai (1998) megjegyzik, hogy a test P tartalmának kialakítása genetikailag meghatározott jellemző és többnyire független a környezet vagy az elfogyasztott táplálék P tartalmától. Ebből következik, hogy az egy családba tartozó, adott P igényű egyedek a szervezet meghatározott homeosztázisának megfelelően az aktuálisan elfogyasztott táplálék P tartalma szerint alakítják visszatartási-ürítési szokásaikat. A kiürített és a beépített P aránya azokban az esetekben eltérhet az általam megadott értékektől, ha egyes egyedek szélsőségesen egyoldalú, tápanyagszegény vagy éppen tápanyagban igen feldúsult táplálék fogyasztására kényszerülnek (Sterner és George, 2000; Glaholt és Vanni, 2005). Munkám során olyan táplálékforrást igyekeztem biztosítani a halaknak, amely meghatározó részét képezi természetes étrendjüknek. A ponty nagy mennyiségben fogyaszt árvaszúnyoglárvát és hasonló felépítésű élőlényeket (*Oligochaeta*, *Mollusca*, *Amphipoda*) (Specziár, 1999; 2010), így feltételezem, hogy a megállapított P forgalmazási mutatók megegyeznek, vagy legalábbis igen közel állnak az erre a korcsoportra jellemző természetben előforduló értékekhez.

A foszfor asszimilációs hatékonyságot figyelembe véve becsültem a ponty által naponta, potenciálisan raktározható P mennyiségét. Az eredmények alapján a vizsgált korosztály 1 kg biomasszája, 20-25 °C-os hőmérsékleten naponta 10,3-10,7 mg P-t képes asszimilálni. Ez a mennyiség reálisnak tűnik, ha figyelembe vesszük, hogy a pontyfélék családjába tartozó halak P tartalma száraz tömegre vonatkoztatva 3% körül van (Hendrixson et al., 2007; Sereda et al., 2008). Nedves tömegben kifejezve a P tartalom ~ 1000 mg/testtömeg kg, azaz ~ 1%-ot jelent.

Az asszimiláció hatékonyságának becslése mellett igen fontos foglalkozni az ürítési jellemzőkkel is, hiszen a vizek eutrofizációjának szempontjából a halak által kiválasztott P mennyiségének és minőségének jelentős szabályozó szerepe van (Tátrai és Istvánovics, 1986; Sterner és George, 2000; Higgins et al., 2006; Sereda et al., 2008). Akváriumi kísérleteim során megállapítottam, hogy a halak által kibocsátott P nagy

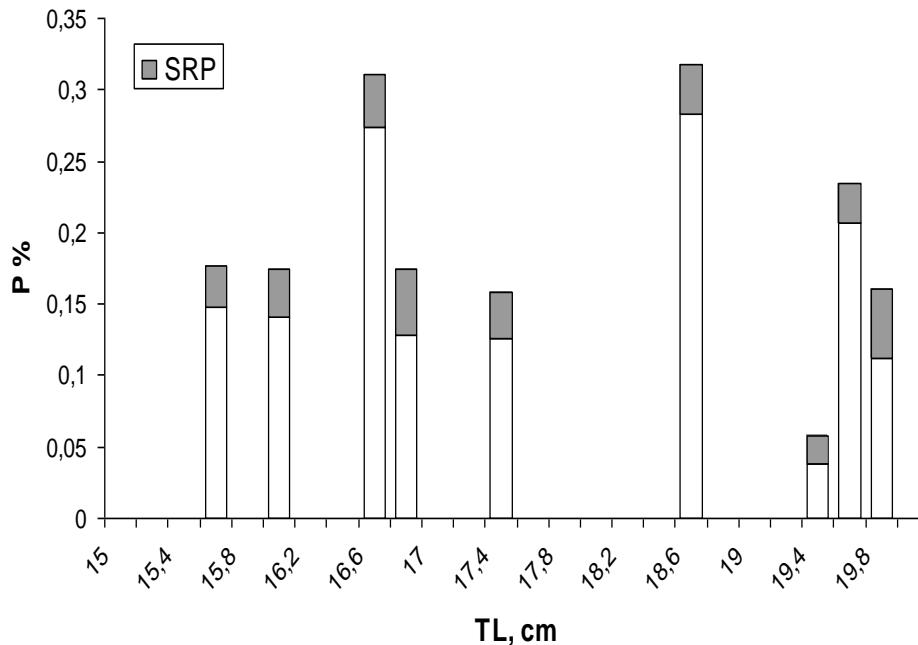
része a vízfázisban volt található, oldott vagy diszpergált formában. Ez a P mennyiség több mint háromszorosa volt a szilárdabb formában kiülepedő frakció P tartalmának. Ennek jelentősége abban van, hogy a lebontó baktériumok számára bizonyára sokkal kedvezőbb, ha a lebontandó szubsztrát nagyobb felületen oszlik el, így sokkal gyorsabb és intenzívebb lehet a mineralizáció. Az akváriumi kísérletek eredményeit alapul véve 1 kg halbiomassza 15-17 mg TP-t üríthet napi szinten, amely $\sim 0,5 \mu\text{g L}^{-1} \text{ nap}^{-1}$ kiválasztási eredetű TP terhelést idézhet elő egy 300 kg ha^{-1} halsűrűséggel jellemezhető, 1 méter átlag mélységű tóban.

Az összes ürített foszforon belül az SRP részarányát nem sikerült egyértelműen meghatározni. Ennek oka az, hogy a 24 illetve 48 órás kísérletek során ellentmondásos eredményeket kaptam. A 24 órás kísérletben az SRP részaránya a teljes ürített P mennyiséghez viszonyítva 23,5% volt, míg a 48 órás kísérletben ez az arány több mint háromszoros (80%) volt. Véleményem szerint a jelentős eltérés oka az lehet, hogy 24 órán túl, a 48 órás kísérlet második felében elszaporodhattak a lebontó baktériumok és beindultak azok a folyamatok, amelyek során a formált lebegő anyag és a kiülepedett ürülék P tartalmának SRP formájában való felszabadulása megtörténhetett. A P formák potenciális átrendeződésének elméletét támasztja az a tény, miszerint a 24 órás kísérlet során, az akvárium alján összegyűlt partikulált anyagban raktározott P mennyisége 1,6-szorosa volt a 48 órás kísérletben mért hasonló értéknek. Mivel az egynapos és a kétnapos kísérletek eredményei között lényegi különbség csak ebben a vonatkozásban tapasztalható - hiszen az összességében vett ürítési-beépítési jellemzők közel azonosak voltak -, így feltételezhető, hogy a kétnapos kísérlet során tapasztalt magas SRP koncentráció nem a valós kiválasztási jellemzőket, hanem az esetleges bakteriális transzformáció következményeként kialakuló állapotokat tükrözi. Véleményem szerint a halak kiválasztását vizsgáló, hasonló kísérletek esetén maximum 24 órás vizsgálati időtartam lehet megfelelő. Amennyiben a kísérlet tovább folytatódik, úgy számolni kell azzal, hogy a mért értékeket a lebontó folyamatok jelentősen befolyásolják.

4.4. 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 P 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 (9. ábra).



9. ábra: A Balatonból (Sajkodi-öböl) származó bodorkák béltartalmában mért SRP/TP értékek százalékos aránya, a vizsgált halak teljes hossza szerinti növekvő sorrendbe rendezve. A teljes oszlopok a nedves béltartalom tömegéhez viszonyított TP tartalmat jelölik, a felső sötétebb rész pedig az SRP részarányát mutatja a béltartalom TP tartalmához képest.

A béltartalom foszfor analízisének eredményei alapján a vizsgált méretcsoport 1 kg biomasszája, a tápcsatorna teljes tartalmának kiürítésével 3,3 mg SRP-t és 19,0 mg TP-t bocsát ki környezetébe naponta. Ezek az értékek természetes és vegyes táplálék fogyasztása esetén lehetnek valóságok. A balatoni bodorka tápláléka főként puhatestűekből, ízeltlábúakból, fonalas algákból és detritusból áll (Specziár, 1999).

A balatoni, vegyes táplálékot fogyasztó bodorkák ürítés előtti, utóbél frakciójának analízise során megállapítottam, hogy a desztillált vízben diszpergált béltartalom oldatokban átlagosan 20,0 % volt az SRP részaránya a béltartalom összes foszfor tartalmához viszonyítva. Ez az érték nagyon közel áll a 24 órás akváriumi kísérlet vizéből mért SRP értékhez (23,5%), melyben pontyot etettem *Chironomus* lárvával. Az

eredmények igen hasonlóak annak ellenére, hogy két különböző halfajról van szó és a táplálékuk is eltért egymástól. Ugyanakkor mindkét faj a pontyfélék családjába tartozik, és eredeti környezetükben mindenevő táplálkozásúak. A ponty foszfor kiválasztásának és a bodorka utóbél frakciójának elemzése rávilágított, hogy Hendrixson és munkatársainak (2007) megállapítása, miszerint az egy családba tartozó fajok tápanyag sztöchiometriai sajátosságai közel azonosak, itt is megfigyelhető. A kísérletek eredményei alapján megállapítottam, hogy a mindenevő pontyfélék által ürített összes P-nak 20-25 %-a oldható reaktív formában van, tehát közvetlenül felvehető az elsődleges termelők számára.

4.5. Nagy nyomású teflon bombás mintafeltárás és foszfor mérés eredményei

A nagy nyomású teflon bombás feltárás megfelelő módszernek bizonyult az állati eredetű szövetekben tárolt P tartalom 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 P analízisében. A különböző egyéb mintatípusokból (zooplankton, szúnyoglárva, 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 foszfortartalommal (Boros et al., 2009b) (4. táblázat).

A tömény savak erős oxidációs hatása, a megnövelt nyomás és a magas hőmérséklet elérték a legellenállóbb szövetek, mint a zsírok vagy a kitin lebomlását is. Erre abból következtettem, hogy a feltárás után letisztult, szemmel látható partikulált szemcséktől mentes oldatokat tartalmaztak a teflon edények. A vízi élőlények P tartalmával kapcsolatos mérések esetében gyakran használt előkészítő módszer a minták $500\text{ }^{\circ}\text{C}$ -on való elhamvasztása, majd a hamu gyenge savakban való hidrolizálása (Hendrixson et al., 2007; Sereda et al., 2008). A hamvasztás hátránya azonban, hogy nagyságrenddel csökkenti a minta eredeti tömegét, amely jelentős gondot okozhat akkor, ha eleve kis mintatömeg áll rendelkezésre (pl. néhány zooplankton egyed) és a hamut vissza kell mérni a meghatározás későbbi szakaszában. A tradicionálisan használt módszerrel szemben az általam alkalmazott eljárás eredeti mintákkal működik, emellett jobb hatásfokú foszfor visszamérhetőséget produkálhatunk vele, mint a széles körben elterjedt hamvasztásos módszerrel (Tanner et al., 1999; Boros et al., 2009b).

4. 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* (Sterner 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 et al., 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

A feltárási eljárások sokfélesége jelzi, hogy nincs általánosan elfogadott módszer a vízi élőlények P tartalmának meghatározására. Ugyanakkor fontos lenne a nemzetközi standardizálás, hiszen csak így kaphatnánk valójában összehasonlítható eredményeket. A teflon bombás feltárás alkalmazása egy lehetséges megoldás lenne erre a problémára, mivel gyors, jó hatékonyságú visszamérhetőséget lehet elérni vele, és valamennyi fontosabb vízi élőlény csoport P meghatározására alkalmas (Boros et al., 2009b). Munkámmal referenciát kívántam nyújtani a témával foglalkozó kutatók számára világszerte. A hitelesített standard anyag P tartalmának 94 %-os hatékonyságú visszamérhetősége, illetve az egyes mintatípusból (teljes hal, szűnyoglárva, zooplankton) mért értékek irodalmi adatokkal való egyezése igazolja, hogy a nagy nyomású teflon bombás feltárás megfelelő módszer a vízi állatok P tartalmának meghatározására.

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

Vertikális redoxi potenciál profilt mértem 2009 augusztusában a NERI szimulációs tartályaiban, melyekben a globális klímaváltozás és az alternatív stabil állapotok sekély vízi ökoszisztémákra gyakorolt hatásait modellezik. Az adatok feldolgozásának első fázisában megvizsgáltam, hogy az egyes kezelések során kialakult környezeti körülményeknek milyen szemmel látható hatása van a tápanyagforgalmi szempontból legjelentősebb rétegre, a víz-üledék határfázisra (VÜHF), illetve hogy a különbségek valóban összefüggésbe hozhatóak-e a makrovegetáció borítottságával és/vagy a fitoplankton dominanciával (5. táblázat).

5. táblázat: A víz-üledék határfázison (VÜHF) mért átlagos redoxi potenciál értékek (mV), a különböző trofitású tartályokban, melyekre eltérő makrovegetációs borítás és algabiomassza jellemző (n= 24; x átl ± 1 SD)

	Alacsony T, alacs. tápanyag	Alacsony T, magas tápanyag	Közepes T, alacs. tápanyag	Közepes T, magas tápanyag	Magas T, alacsony tápanyag	Magas T, magas tápanyag
Redox VÜHF, mV	138± 45	227 ± 32	144± 41	215± 50	172 ± 81	202 54
Makrovegetációs borítás, %	90 ± 8	0 ± 0	88± 19	0 ± 0	40± 46	10 ± 10
Algabiomassza, Chl-a, µg L⁻¹	4 ± 4	502± 456	9 ± 6	241± 258	17± 12	578± 648

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 vízű 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. Szembetűnő volt a különbség a kezelések között: míg a tápanyagban szegényebb rendszerben

igen magas hínárborítás alakult ki és oligo-mezotróf viszonyok uralkodtak, addig a tápanyaggal dúsított rendszerben egyáltalán nem volt jelen hínár és ezekre a hínármentes tartályokra hipertrófia volt jellemző. Mérési eredményeim megerősítették azt a feltételezésemet, miszerint a redoxi potenciál értékek kialakulásában a hínárállomány jelenlétének vagy hiányának, illetve a fitoplankton biomasszájának lehet meghatározó szerepe. Ezt igazolták a többi tartályban mért redoxi potenciál értékek is, melyek ugyancsak összefüggésben voltak a hínárborítással és az algabiomasszával.

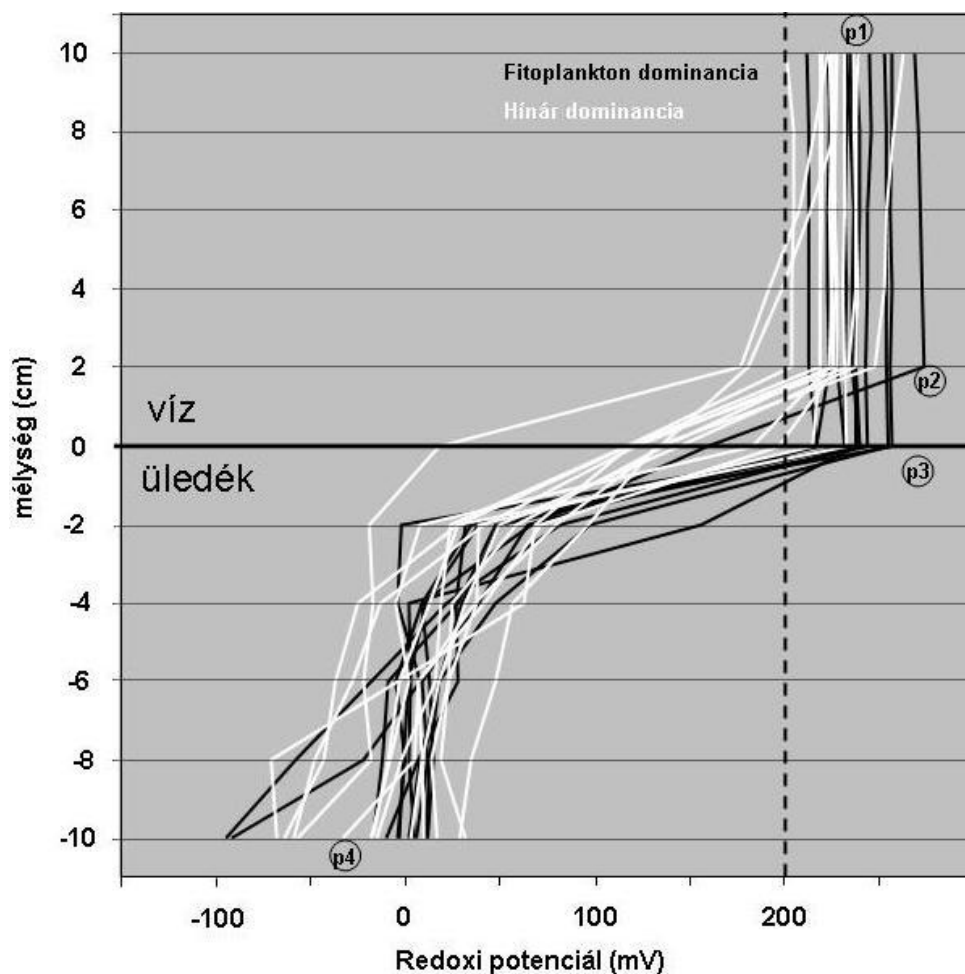
Ahhoz, hogy igazolhatóan meghatározzam a redoxi potenciálra leginkább ható tényezőt/tényezőket, a statisztikai elemzés első körében megvizsgáltam az összefüggéseket a különböző pontokon jellemző redoxi potenciál értékek és az összes mért háttérváltozó között. A Spearman rang-korreláció eredményeit összesítő félmátrixban látható (6. táblázat), hogy a tápanyagforgalmi szempontból leglényegesebb víz-üledék határfázis ($p3$) mV értékeivel a növényzet borítása negatívan és szignifikánsan korrelált ($R = -0,81$, $P < 0,01$). Azaz minél nagyobb arányú a makrovegetáció borítása, annál alacsonyabb redoxi potenciál értékekre számíthatunk a víz-üledék határfázison. A hatóképes tényezők sorában a következő, igen erős összefüggést mutató háttérváltozó az alámerülő makrovegetáció magassága volt, amely szintén negatív, szignifikáns korrelációs kapcsolatban állt a VÜHF redoxi értékeivel ($R = -0,76$; $P < 0,001$). Az egyes hínár fajok hatását tekintve úgy tűnik, hogy az *Elodea canadensis* jelenléte erősebb negatív hatást fejtett ki a VÜHF redoxi értékeire ($R = -0,72$; $P < 0,001$), mint a *Potamogeton crispus* ($R = -0,63$; $P < 0,001$). Ennek lehetséges oka abban keresendő, hogy a hínár dominanciájú rendszerekben az *Elodea* dominált, a teljes borítás ~ 90%-át tette ki. A hínárállomány jelenléte a teljes vertikális redoxi potenciál profilt is befolyásolta, mint ahogy ez a 10. ábrán is jól látható. A lefutási görbékhez hozzárendelt pontok ($p1-p4$) csak jelzés értékűek, az egyes tartályokra jellemző profilokhoz egészen más helyen illeszthetőek hozzá. A Spearman rang-korreláció kimutatta, hogy a maximális redoxi potenciál ($p1$) és a makrovegetáció borításának mértéke ($R = -0,65$; $P < 0,001$), valamint a $p1$ és a hínár növényzet magassága ($R = -0,64$; $P < 0,001$) között egyaránt szignifikáns negatív korreláció volt. A makrofita dominanciájának előretörésével a $p1$ pont helyzete negatív irányba (balra) tolódott el. A $p1$ és a $p3$ pontokban mért redoxi potenciál értékek közötti pozitív és szignifikáns korreláció ($R = 0,5$; $P = 0,01$) bizonyítja, hogy az üledékkel egyensúlyban levő vízréteg redoxi potenciáljának hatása van az üledék redoxi potenciáljára is.

6. táblázat: Spearman rang-korreláció a tartályokban jellemző fontosabb abiotikus (különböző rétegek redoxi potenciálja, inflexiós pont helyzete, oldott oxigén, pH, hőmérséklet, SRP, TP) és biotikus (klorofill, makrovegetációs borítás, *Potamogeton* borítás, *Elodea* borítás) paraméterek között - összefoglaló félmátrix

		p1 (mV)	p2 (cm)	p3 (mV)	p4 (mV)	DO (mg/L)	pH	Temp	Klorofill (µg/L)	TP µg/L	SRP µg/L	Borítás %	Potam. bor %	Elodea bor %
p1 (mV)	R													
	Sig.													
p2 (cm)	R	-0,38												
	Sig.	0,06												
p3 fázishatár (mV)	R	0,50	-0,78											
	Sig.	0,01	0,00											
p4 (mV)	R	-0,60	0,33	-0,21										
	Sig.	0,00	0,11	0,33										
DO (mg/L)	R	-0,32	0,24	-0,23	0,00									
	Sig.	0,13	0,25	0,27	0,99									
pH	R	-0,25	-0,25	0,15	-0,22	0,54								
	Sig.	0,25	0,24	0,50	0,29	0,01								
Temp (°C)	R	0,07	-0,05	0,18	-0,01	-0,48	-0,31							
	Sig.	0,74	0,80	0,41	0,95	0,02	0,14							
Klorofill (µg/L)	R	0,40	-0,66	0,64	-0,23	-0,27	0,04	0,17						
	Sig.	0,05	0,00	0,00	0,27	0,20	0,84	0,42						
TP µg/L	R	0,37	-0,65	0,67	-0,11	-0,25	0,03	0,11	0,96					
	Sig.	0,07	0,00	0,00	0,61	0,24	0,89	0,59	0,00					
SRP µg/L	R	0,36	-0,65	0,71	-0,13	-0,16	0,08	-0,07	0,75	0,82				
	Sig.	0,08	0,00	0,00	0,55	0,44	0,72	0,75	0,00	0,00				
Borítás %	R	-0,65	0,62	-0,81	0,25	0,46	0,17	-0,25	-0,78	-0,82	-0,69			
	Sig.	0,00	0,00	0,00	0,25	0,02	0,42	0,24	0,00	0,00	0,00			
Potamogeton bor%	R	-0,50	0,59	-0,63	0,27	0,32	-0,10	-0,26	-0,62	-0,59	-0,53	0,68		
	Sig.	0,01	0,00	0,00	0,21	0,13	0,64	0,22	0,00	0,00	0,01	0,00		
Elodea bor%	R	-0,48	0,44	-0,72	0,11	0,22	0,03	-0,05	-0,62	-0,71	-0,60	0,82	0,33	
	Sig.	0,02	0,03	0,00	0,60	0,30	0,87	0,83	0,00	0,00	0,00	0,00	0,12	
Növ. mag. (cm)	R	-0,64	0,60	-0,76	0,26	0,53	0,21	-0,28	-0,78	-0,79	-0,68	0,98	0,70	0,77
	Sig.	0,00	0,00	0,00	0,23	0,01	0,32	0,19	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

* **p1**: maximális redoxi potenciál (mV) az üledék fölött 10 cm-rel; **p2**: inflexiós pont helyzete az üledék felszínhez képest (cm); **p3**: víz-üledék határfázison mért redoxi potenciál (mV); **p4**: üledék felszín alatt 10 cm-rel mért redoxi potenciál (mV)

A *p2* (inflexiós pont üledék felszínétől számított magassága, cm) és *p3* (mV) pontok között negatív szignifikáns összefüggés volt tapasztalható ($R = -0,78$; $P < 0,001$). Ennek alapján minél lejjebb kerül az inflexiós pont (*p2*), a VÜHF-ban annál magasabb redoxi potenciál érték várható. Az inflexiós pont helyzetét pedig a borítás mértéke ($R = 0,62$; $P < 0,001$), illetve a klorofill-*a* koncentráció ($R = -0,66$; $P < 0,001$) határozta meg legjelentősebb mértékben. Ahogy a 10. ábrán is jól látható, a hínár dominanciájú rendszerekben jóval nagyobb az esélye annak, hogy a lefutási görbe a kritikus 200 mV érték alatt keresztezi a víz-üledék határfázist (*p3*), míg az algás tartályokban általában a határérték feletti redoxi potenciál jellemző ugyanezen a ponton.



* **p1**: maximális redoxi potenciál (mV) az üledék fölött 10 cm-rel; **p2**: inflexiós pont helyzete az üledék felszínhez képest (cm); **p3**: víz-üledék határfázison mért redoxi potenciál (mV); **p4**: üledék felszín alatt 10 cm-rel mért redoxi potenciál (mV)

10. ábra: Vertikális redoxi potenciál profilok a NERI 24 kísérleti tartályában – összesítő ábra. A 200 mV-nál látható függőleges, szaggatott vonal jelöli azt a kritikus redoxi potenciál értéket, amely alatt megtörténhet a vas redukciója és a P felszabadulása az üledékből

Elkülönítve elemeztem azoknak a tartályoknak a redoxi potenciálra vonatkozó adatait, melyekben fitoplankton dominancia volt jellemző, hogy megtudjam, vajon a vízfázisban mérhető klorofill-*a* koncentráció változása önmagában hatékony tényezőnek minősíthető-e a redoxi potenciálra. Az így elvégzett Spearman rang-korreláció eredményeit áttekintve azonban kiderült, hogy a klorofill-*a* értékek variabilitása és az VÜHF-on mérhető

redoxi potenciál értékek között nem volt kimutatható szignifikáns összefüggés ($R = -0,19$; $P > 0,05$). A VÜHF redoxi értékeit befolyásoló ellentétes előjelű korrelációs összefüggések együttes értelmezésével arra a következtetésre jutottam, hogy a fitoplankton valójában nem hat közvetlenül a redoxi potenciálra, a teszt által produkált szignifikáns negatív korreláció inkább a hínár növényzet és a fitoplankton közötti kompetícióra utal. A kompetíció tényét igazolja az is, hogy a klorofill-*a* koncentráció és a borítás ($R = -0,78$; $P < 0,001$), valamint a klorofill és a növényzet magassága ($R = -0,78$; $P < 0,001$) között erős negatív, szignifikáns kapcsolat volt.

Megfigyeltem, hogy a zavaros vizű állapotban levő tartályokból kiemelt üledékmagok némelyikében zöldes színű (feltételezhetően bentikus alga eredetű) bevonat volt látható az üledék felszínén. A bentikus algák jelenléte azonban nem mutatkozik meg a vízben mérhető klorofill értékekben, ezért esetleges hatásuk sem jelenik meg a korrelációban. Ugyanakkor irodalmi adatok arra utalnak (Scheffer, 1998; Søndergaard, 2007), hogy az üledék felszínén megtelepedő algabevonat szerepet játszhat a felső 1-2 centiméteres üledék réteg oxigénellátásában és ezzel együtt a redoxi potenciál emelésében. A makrovegetáció különböző allelopikus anyagok kiválasztása révén meggátolhatja a bevonat képző alga fajok szaporodását, így a hínár dominanciájú rendszerekben nem alakulhat ki ehhez hasonló biofilm az üledék felszínén (Erhard és Gross, 2006; Hilt, 2006), amely némileg kompenzálhatta volna a hínár redoxi potenciált csökkentő hatását. Elképzelhető, hogy a hínármentes rendszerekben előforduló bentikus algák is hozzájárulhattak a két, alternatív stabil állapottal jellemezhető csoport közötti jelentős redoxi potenciál különbségek kialakulásához.

Az SRP és a TP értékek ugyan erős pozitív és szignifikáns összefüggést mutattak a $p3$ pontban mért értékekkel és szignifikáns negatív korrelációt a $p2$ pont helyzetével, de véleményem szerint ez nem közvetlen kapcsolatra utal, hanem arra, hogy a magas tápanyag koncentráció hatására kialakuló hipertróf körülmények miatt csökken a hínárborítás és a hínár által kitöltött víztérfogat (Sayer et al., 2010), ami befolyásolja a redoxi viszonyokat. A tápanyagoknak a zavaros vizű állapot előidézésén keresztül feltehetően közvetett a hatása a redoxi potenciál változására. A korrelációs analízisekből következik, hogy a hőmérsékleti viszonyoknak sem közvetlen, sem közvetett módon nincs bizonyítható hatása a redoxi potenciálra. Ez azonban nem jelenti azt, hogy a megemelkedett hőmérséklet nem befolyásolhatja a sekély vízi ökológiai rendszerek működését: Moran és munkatársai (2010) a NERI kutatási programjához

hasonlóan 24 kültéri tartályban modellezték az IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) által előre jelzett felmelegedés és a tápanyagterhelés hatásait sekély, édesvízi ökológiai rendszerekre. A kísérletsorozat végén megállapították, hogy a jelenlegi átlaghőmérséklet 4 °C-os emelkedése a tápanyagban gazdag rendszerekbe telepített tüskés pikó (*Gasterosteus aculeatus*) állomány teljes kipusztulását idézte elő. Véleményük szerint az elkövetkező száz évben várható felmelegedés a legtöbb halfaj kihalását okozhatja a mérsékelt övi sekély, eutróf ökoszisztémákban, és csak néhány tágtűrűsű faj (pl. ezüstkárász vagy a ponty) maradhat meg ezekben a vizekben. A biodiverzitásban bekövetkező jelentős veszteség mellett nyilvánvalóan komoly, hosszú távú anyagforgalmi következményei is lehetnek egy ilyen változásnak.

Az adatok feldolgozásának utolsó fázisában modelleztem a víz-üledék határfázison jellemző redoxi értékek függését a mért háttérváltozóktól. Az alkalmazott többszörös regressziós analízis során kiderült, hogy a redoxi potenciál értékek eloszlásmintázata 87%-ban magyarázható az összes mért háttérváltozóval. A többszörös regresszió eredményeiből a „forward selection” eljárás első helyen emelte ki a borítást, amely önmagában 80,9%-ban meghatározta a víz-üledék határfázison mért redoxi potenciál értékeket.

Mérési eredményeimet és tapasztalataimat összegezve megállapítható, hogy sekély vizű rendszerekben az összefüggő hínárállomány szignifikánsan csökkentheti az üledék redoxi potenciálját. Ennek oka az lehet, hogy a nagyon magas (80-100%) makrovegetációs borítás és a vízoszlop kitöltése meggátolja a teljes átkeveredést és az oldott oxigénben gazdag felsőbb vízrétegek lejutását az üledék felszínéig. Így az üledék felszín közvetlen közelében pangó víz alakul ki, amely anoxiássá válhat (Moss et al., 1996; Stephen et al., 1997). Az anoxiás környezet bizonyos feltételek mellett (pl. redox-függő rendszer irányítja a belső terhelést) jelentős P felszabadulást idézhet elő az üledékből. Eutróf vizekben szerepe lehet annak is, hogy az üledék felső pár centiméterét alkotó, hínártörmelékből álló réteg folyamatos lebomlása szintén csökkenti a redoxi potenciált és elősegíti a P felszabadulást, illetve hogy a dús hínárnövényzet leárnyékolja az alsóbb vízrétegeket, meggátolva ezzel a bentikus algák fotoszintézisét és elősegítve a respirációs folyamatok dominanciáját (Wetzel, 2001; Søndergaard, 2009). Bizonyos vélemények szerint (Moss et al., 1986; 1996; Søndergaard, 2007) a túl magas hínárborítás tápanyag kiáramlást idéz elő az üledékből, míg mások szerint a hínár állománynak kifejezetten kedvező hatása van a P üledékben való stabilizációjára, optimális borításra vonatkozó kikötés nélkül (Christensen

és Andersen, 1996; Rooney et al., 2003; Horppila és Nurminen, 2003; 2005). A vélemények sokszínűsége alapján nyilvánvalóvá válik, hogy a makrovegetáció nem kezelhető egységes csoportként, hiszen faji, kvantitatív és üledék-kémiai különbségek határozhatják meg, hogy adott hínárfajnak adott környezetben éppen milyen hatása van a belső terhelésre. Becslések szerint 30-50% az a minimális hínárborítási érték, amely képes lehet a tiszta vizű állapot stabilizálására eutrofizációra hajlamos sekély vízi ökológiai rendszerekben (Canfield és Jones, 1984; Jeppesen et al., 1994, Kosten et al., 2009, Tátrai et al., 2009). Az viszont nagyon lényeges, hogy ez a 30-50% egyenletesen oszlik-e el a tóban, vagy esetleg a litorális régióban koncentrálódik, a tó közepén pedig egyáltalán nincs jelen a makrovegetáció. Ha az utóbbi eset áll fenn, akkor a parti régióban jelentős esélye van annak, hogy az üledék redoxi potenciáljának kritikus érték alá csökkenése miatt nem képes visszatartani a mineralizáció során felszabaduló P-t és az kiáramlik az üledékből, így fokozva a zavaros vizű állapot kialakulásának esélyét.

Eredményeim alapján az átokhínár és a bodros békaszőlő magas (90-100 %) borítás és szinte 100%-os PVI értékek mellett jelentősen csökkenthetik az üledék redoxi potenciálját és emiatt kedvezőtlen hatással lehetnek a P üledékben való stabilizációjára. Elképzelhető, hogy ugyanezek a fajok egy másik rendszerben, más faji arányokkal és más borítási értékek mellett egészen eltérő hatást gyakoroltak volna a redoxi potenciálra. Kutatási eredményeim és a korábbi kutatási tapasztalatok sokszínűsége felhívják a figyelmet arra, hogy a makrovegetáció tápanyagforgalomra gyakorolt hatásának becslése során mindenképpen figyelembe kell venni a borítás mértékét, eloszlását, a hínár állomány faji összetételét és a hínár által benépesített víztérfogatot.

A biomanipulációs beavatkozások célja rendszerint a tiszta vizű állapot kialakítása, és hosszú távú fenntartása. A biomanipuláció hatására rendszerint visszaszorul a fitoplankton állomány és a hínár veszi át a domináns elsődleges termelő szerepét. A hínár számára túlzottan is kedvező körülmények kialakulása esetén előfordulhat, hogy főleg a litorális régióban, de kellően sekély tavak esetén az egész víztérben összefüggő, teljes vízoszlopot kitöltő hínárszőnyeg alakulhat ki. Ugyanakkor a túlzottan kiterjedt hínárállomány, *in situ* kísérleti eredményeimet figyelembe véve, jelentősen megnövelheti a zavaros vizű állapot visszatérésének esélyét, ha a tiszta vizű fázist redox-függő mechanizmusok stabilizálják.

5. Összefoglalás

Az állóvizeinkben lejátszódó tápanyag körforgás szabályozásában olyan abiotikus és biotikus tényezők vesznek részt, mint a redoxi potenciál viszonyok, a hőmérséklet és a mikrobiális folyamatok, a hínár- és a halállomány. Munkám során számos olyan kutatásban vettem részt, melyek mélyebb betekintést engedtek az egyes részfolyamatok szabályozó mechanizmusainak megismerésébe.

1. A biomanipulált Major-tóban 2005-2007 között vizsgáltam azt a folyamatot, melynek során a rendszer tiszta vizű, makrovegetációs dominanciával jellemezhető állapotából hirtelen zavaros vizű, fitoplankton dominanciájú állapotba alakult át. Mértem a tóban jellemző legfontosabb abiotikus paramétereket (oldott oxigén, zavarosság, vízmélység, hőmérséklet, redoxi potenciál), illetve a vízben és az üledékben lejátszódó P forgalmat. Megállapítottam, hogy a megemelkedett hőmérsékletnek közvetlen és közvetett módon is meghatározó szerepe lehetett a hirtelen kialakuló zavaros vizű állapot előidézésében. Ez a szempont különösen előtérbe kerülhet a közeljövőben, hiszen a jelenlegi klímaváltozási forgatókönyvek szerint a mérsékelt övi régió átlaghőmérsékletében 3-5 ° C-os felmelegedésre számíthatunk az elkövetkező száz évben. A megemelkedett hőmérséklet csökkenti a vízszintet, elősegíti a tápanyagok kiáramlását az üledékből, beindíthatja az inaktív P készletek regenerációját, a hínár állomány hanyatlását idézheti elő, és a tágtúrású, bentoszfogyasztó pontyfélék dominanciájának kedvez, amelyek mind a planktonikus eutrofizáció fokozódását és így a zavaros vizű állapot kialakulását segítik elő. Eredményeim alapján valószínűsíthető, hogy a bentoszfogyasztó halak szerepe kiemelkedő volt a zavaros vizű állapot kialakulásban. Véleményem szerint a sekély tavakban kialakuló zavaros vizű állapot kialakulása elkerülhető, ha a rendszerben a hozzáférhető limitáló tápanyagok koncentrációja kritikus érték alá csökken. A major-tavi biomanipulációs kísérlet eredményeinek feldolgozásával olyan új információkkal gyarapítottam a témával kapcsolatos ismereteinket, melyek hozzájárulnak a tápanyagforgalom és a trofitás összefüggéseinek jobb megértéséhez.
2. A Major-tóban lefolytatott limnokorall kísérletekkel bizonyítottam, hogy a bentoszfogyasztó bodorkáknak jelentős P

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 a halállományok anyagforgalmi szempontból is meghatározó tagja. A bodorkával népesített limnokorallók vizében az oldható reaktív foszfor (SRP) több mint 50%-al, az összes foszfor (TP) több mint 60%-al dúsult a kontroll limnokorallokhoz képest a kísérlet során. Ez jól jelzi a bentoszfogyasztó halak tápanyag forgalomban betöltött kiemelkedő szerepét. A bodorka P forgalmazásával kapcsolatos kísérleti eredményeim alátámasztják azon feltételezésemet, miszerint a halbiomassza jelentős mértékű növekedése jelentősen hozzájárulhatott a Major-tó vizének tápanyagdúsulásához a zavaros vízű időszak alatt.

3. Az akváriumi kísérleteim során igazoltam, hogy a bentoszfogyasztó pontynak jelentős P regenerációs/recirkulációs képessége van. Eredményeim szerint a pontyok a táplálékkal felvett P 40%-át képesek asszimilálni, az ürített P mennyiség pedig naponta 15-17 mg TP haltömeg kg^{-1} terhelést jelenthet ponttyal népesített vizeinkben. A halak által ürített P nagy része oldott vagy diszpergált formában oszlik szét a vízben. Az oldott és diszpergált P frakció több mint háromszorosa a partikulált formában leülepedő frakció (ürülék) P tartalmának. A leülepedő frakció P tartalma is gyorsan mineralizálódik és hozzáférhetővé válik a növények számára, tehát a halak általi kiválasztás és ürítés jelentősen hozzájárulhat a zavaros vízű állapot kialakulásához. A kísérletek egyik fontos tanulsága, hogy a vizsgálat időtartamát 24 órában érdemes maximalizálni, ellenkező esetben számolni kell a mineralizációs folyamatok hatásával és a P formák átrendeződésével.
4. A balatoni bodorkák béltartalom analíziseinek eredményei jelentős átfedést mutattak a pontyokkal végzett akváriumi kísérletek eredményeivel: a természetes, vegyes táplálékot fogyasztó balatoni bodorka P forgalmazása csaknem azonos volt a laboratóriumi kísérlet során, árvaszúnyog lárvát fogyasztó ponty P forgalmazásával. A balatoni bodorkák béltartalmában az SRP részaránya ~20%, a ponty esetében ez az érték 23,5% volt. A bodorka teljes béltartalmának ürítése alapján becsült napi P kibocsátása (19 mg élő súly kg^{-1}) mindössze 15%-al haladta meg a ponty becsült P kibocsátását (16 mg élő súly kg^{-1}).

5. A halak és táplálékszervezeteik P tartalmának megbízható és könnyen kivitelezhető meghatározása céljából nagy nyomású teflon bombás feltárási módszert fejlesztettem ki. Ezzel az eljárással 94%-os hatékonysággal tártam fel a hitelesített referencia anyag P tartalmát. A zooplankton, árvaszúnyoglárva és a teljes hal P tartalmának nagy nyomású teflon bombás feltárása csaknem azonos eredményeket adott a hasonló mintákból, de más módszerekkel megállapított P értékekkel. 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.

6. A sekély, édesvízi ökoszisztémák P forgalmának szabályozásában döntő szerepe lehet az üledék felső 1-2 centiméterében jellemző redoxi potenciálnak. Szimulációs tartályokban végzett vizsgálatok alapján megállapítottam, hogy a sűrű hínárnövényzet jelenléte kedvezőtlenül hathat a P stabilizációjára, mivel csökkentheti az üledék redoxi potenciálját. Ennek akkor lehet kiemelt szerepe, ha az üledék gazdag vasban, vagy más, redoxi potenciálra érzékeny P-kötő 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.

6. Köszönetnyilvánítás

Köszönetemet szeretném kifejezni témavezetőimnek, **Dr. Tátrai Istvánnak** és **Dr. Nagy Sándor Alexnek**, akik több éven át segítettek, irányították munkámat, és akiknek mind szakmailag, mind pedig emberileg nagyon sokat köszönhetek.

Köszönettel tartozom *Prof. Dr. Bíró Péternek*, amiért munkámat az MTA Balatoni Limnológiai Kutatóintézetében végezhettem, emellett köszönöm a segítséget munkatársaimnak, *Dr. Erős Tibornak*, *Felpécziné Dr. Farkas Annának*, *György Ágnesnek*, *Dr. Herodek Sándornak*, *Horváth Hajnalkának*, *Dr. Présing Mátyásnak*, *Dr. Specziár Andrásnak*, *Dr. Takács Péternek*, *Dr. Tóth Viktornak*, *Vári Ágnesnek*, és természetesen az MTA BLKI valamennyi dolgozójának.

Külföldi munkáim során sok segítséget nyújtott nekem *Prof. Roger Jones*, *Prof. Jiří Santruček*, *Prof. Martin Søndergaard* és *Prof. Erik Jeppesen*, amiért köszönettel tartozom nekik. Finnországban, Dániában, Csehországban és Németországban végzett kutatásimat az European Science Foundation FUNCDYN programja, valamint az MTA fiatal kutatók számára nyújtott támogatása segítette, amiért szintén köszönettel tartozom.

Köszönök minden segítséget az alábbiakban felsorolt tanárainknak, kollegáimnak, barátaimnak, akik hozzájárultak ahhoz, hogy ez a munka létrejöhesse: *Prof. Dr. Dévai György*, *Prof. Dr. Istvánovics Vera*, *Dr. Mátyás Kálmán*, *Dr. Korponai János*, *Kiss Rózsa*, *Németh Balázs*, *Balog Gábor*, *Poller Zoltán*, *Poór Gábor*, *Nemes Ildikó*, *Kovács Judit*, *Mozsár Attila*, *Antal László*, *Havasi Máté*, *Kucserka Tamás*, *Kotroczó Zsolt*.

7. English summary

7.1. Introduction and main objectives

The strong positive correlation between the intensity of primary production and the concentration of different forms of phosphorus 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 high requirements for phosphorus, however, the available amount is often considerably lower than of other macro-nutrients, 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 shallow still 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 capable to maintain high productivity. 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 the 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.

Due to heavy external and internal nutrient loading, several, previously oligo-mesotrophic and macrophyte dominated lake 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

them (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 of 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). These 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 in 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; comparing 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.

7.2. Results and discussion

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

Due to a 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 in the phytoplankton, coverage of macrophytes decayed and water clarity was reduced significantly. 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 an essential change in the trophic state of the lake (Boros et al., 2009a).

SRP and TP content of sediment's pore water decreased and it was 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. During the clear water period, redox potential of the upper sediment layer (0-5 cm) was around 250 mV, while the same value was an order of magnitude lower, around 23 mV in the turbid water period.

Water temperature in Lake Major was ~ 5°C higher during the turbid water period, as compared to the previous years. I presume that this meteorological condition could contribute to the mobilization of previously inactive phosphorus pools and play a significant role in the development of turbid water state. Structure and assemblage of biota have changed considerably in Lake Major during 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. Macrophyte cover 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-*a* and TP concentrations in lake water (Scheffer and van Nes, 2007; Søndergaard et al, 2010).

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. There were also drastic 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).

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.

7.2.2. 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 $194 \pm 4 \mu\text{g L}^{-1}$ following 15 days of exposure. On the contrary to that, SRP concentration was by 54% lower in the water phase of control enclosures (free of fish) by the end of the experiment. Consequently, roach had a significant ($df = 1$, $F = 9.83$, $P < 0.05$) impact on the increment of directly available form of phosphorus in the water. Concentration of TP in the water phase of fish-enclosures increased remarkably alike and peaked at $334 \pm 45 \mu\text{g L}^{-1}$ at the end of the experiment. The amount of TP was by 63% lower ($205 \pm 21 \mu\text{g L}^{-1}$) in the control enclosures at the same time. Therefore, roach significantly contributed to TP enrichment as well ($df = 1$, $F = 21.02$, $P < 0.01$).

In summary, enclosure experiments have revealed the potential influence of benthic feeding roach on 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 elevated SRP and TP concentrations. The results on the effect of roach on phosphorus dynamics pointed out that a radical growth in the biomass of benthivorous fishes could contribute to phosphorus enrichment and thus to eutrophication, as it was observed in Lake Major.

7.2.3. Phosphorus excretion by fish – conclusions from the aquarium experiments

During the first aquarium experiment, I measured the amount of excreted/egested SRP and TP along phosphorus assimilation in a 24 hour period. Common carp ($61.0 \pm 6.6 \text{ g wet mass} / 20 \text{ L water}$) raised water SRP concentration by a net of $12.3 \pm 5.7 \mu\text{g L}^{-1}$, and TP by $40.2 \pm 14.3 \mu\text{g L}^{-1}$, respectively. This is equivalent to a daily $202 \mu\text{g L}^{-1}$ SRP and $660 \mu\text{g L}^{-1}$ 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 ($9.2 \pm 0.9 \mu\text{g L}^{-1}$).

The second aquarium experiment was running for 48 hours, thus phosphorus excretion/egestion of carps was measured in a double duration. Similarly to the first experiment, SRP and TP were highly enriched in the aquarium with fish. Concentration of SRP increased by $38.9 \pm 4.8 \mu\text{g L}^{-1}$ and TP almost the same rate ($40.8 \pm 15.5 \mu\text{g L}^{-1}$) 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 ($34.0 \pm 4.3 \mu\text{g L}^{-1}$); however, this deviation was within the measurement's error range.

In summary, aquarium experiments have demonstrated that benthic feeding common carp could have a strong capability to regenerate/recirculate phosphorus. I estimated that carps are able to retain 40% of the total phosphorus ingested, and they excreted/egested (60% of the total phosphorus ingested) 15-17 mg TP fish wet mass kg^{-1} to the water. 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 as faeces. The sedimented matter is also easily degradable and its phosphorus content can be mineralized rapidly. Consequently, fish excretion/egestion can lead to higher phosphorus concentration in the water and to the potential development of turbid water state. I assume that the reasonable relative proportion of SRP in the released TP was 23.5%. One of the important conclusions was that the duration must be limited to 24 hours in this kind of experiments; otherwise, bacterial mineralization processes may induce the transformation of different phosphorus forms, leading to false results.

7.2.4. Results of phosphorus analyses in gut content of roach 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 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 show 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 lasted for 24 hours. Namely, the relative proportion of SRP in the total phosphorus fraction was $\sim 20\%$ in roach from Balaton, while the SRP excretion rate was 23.5% for carps in aquarium. Estimated daily phosphorus release of roach (19 mg biomass kg^{-1}) was only by 15% higher than the phosphorus release of carp (16 mg biomass kg^{-1}).

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

High-pressure teflon bomb digestion procedure proved to be an efficient method to yield and characterise 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 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

Group of animals	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 et al., 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

7.2.6. Redox potential and the influencing environmental parameters – results from the outdoor enclosures

Highest redox potential on the sediment-water interface (227.2 \pm 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 \pm 44.9 mV) occurred in those enclosures, where present climatic conditions were installed, without 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 at different sediment layers and the background variables potentially 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 the retention of phosphorus unfavourably 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.

8. Felhasznált irodalom

- Aldridge, K. T., Ganf, G. G. (2003): Influence of sediment redox potential by three contrasting macrophytes; implications for phosphorus adsorption/desorption. *Mar. Freshwater Res.* 54(1): 87-94.
- Aminot, A., Rey, F. (2000): Standard procedure for the determination of chlorophyll-a by spectroscopic methods. International Council for the Exploration of Sea, Denmark, pp. 1-11.
- Andersen, T., Hessen, D. O. (1991): Carbon, nitrogen and phosphorus content of freshwater zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 36: 807-814.
- Attayde, J. L., Hansson, L. A. (2000): Fish-mediated nutrient recycling and the trophic cascade in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58: 1924-1931.
- Bayley, S. E., Creed, I. F., Sass, G. Z., Wong, A. S. (2007): Frequent regime shifts in trophic states in shallow lakes on the Boreal Plain: Alternative "unstable" states? *Limnol. Oceanogr.* 52(5): 2002-2012.
- Beklioglu, M., Tan, C. O. (2008): Restoration of shallow Mediterranean lake by biomanipulation complicated by drought. *Fund. Appl. Limnol.* 171: 105-118.
- Bernardi, D. E., Giussani, G. (1995): Guidelines of Lake Management – Biomanipulation in lakes and reservoirs management, vol.7. International Lake Environment Committee, Japan, p. 205.
- 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/>
- Biró, P. (1984): Lake Balaton: a shallow Pannonian water in the Carpathian Basin. In: Taub, F. B. (ed.) - *Lakes and Reservoirs*: 231-245. Elsevier, Amsterdam.
- Biró, P. (2000): Long-term changes in Lake Balaton and its fish populations. *Adv. Ecol. Res.* 31: 599-613.
- Blindow, I., Hargeby, A., Wagner, B. M. A., Andersson, G. (2000): How important is the crustacean plankton for the maintenance of water clarity in shallow lakes with abundant submerged vegetation? *Freshwater Biol.* 44: 185-197.
- Blindow, I., Hargeby, A., Andersson, G. (2002): Seasonal changes of mechanisms maintaining clear water in a shallow lake with abundant *Chara* vegetation. *Aquat. Bot.* 72: 315-334.
- 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.
- Boers, P., Vanderdoes, J., Quaak, M., Vandervlugt, J. (1994): Phosphorus fixation with iron (III) chloride – a new method to combat internal phosphorus loading in shallow lakes. *Arch. Hydrobiol.* 129: 339-351.
- Boros, G., Tátrai, I. (2008): A bodorka tápanyag regenerációja a Kis-Balaton Tározó I-es ütemén. *Hidrol. Közl.* 88(6): 70-73
- 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.

- Boström, B., Jansson, M., Forsberg, C. (1982): Phosphorus release from lake sediments. Arch. Hydrobiol. Beih. – Ergebn. Limnol. 18: 5-59.
- Brabrand, A., Faafeng, B. A., Nilssen, J. P. M. (1990): Relative importance of phosphorus supply to phytoplankton production: fish excretion versus external loading. Can. J. Aquat. Sci. 47: 364-372.
- Breukelaar, A. W., Lammens, E. H. H. R., Klein Breteler, J. G. P., Tátrai, I. (1994): Effects of benthivorous bream (*Abramis brama*) and carp (*Cyprinus carpio*) on sediment resuspension and concentrations of nutrients and chlorophyll-a. Freshwater Biol. 32: 113-121.
- Burley, K. L., Prepas, E. E., Chambers, P. A. (2001): Phosphorus release from sediments in hardwater eutrophic lakes: the effects of redox-sensitive and-insensitive chemical treatments. Freshwater Biol. 46: 1061-1074.
- Canfield, D. E., Jones, R. J. (1984): Assessing the trophic status of lakes with aquatic macrophytes. Proceedings of the Third Annual Conference: Lake and Reservoir Management, Knoxville, TN, EPA 440/5-84-001.
- Caraco, N. F., Cole, J. J., Likens, G. E. (1993): Sulfate control of phosphorus availability in lakes – a test and reevaluation of Hasler and Einsele model. Hydrobiologia 253: 275–280.
- Carpenter, S. R., Lathrop, R. C. (2008): Probabilistic estimate of a threshold for eutrophication. Ecosystems 11: 601-613.
- Carvalho, L., Solimini, A., Phillips, G., van den Berg, M., Pietilainen, O. P., Lyche, S. A., Poikane, S., Mischke, U. (2008): Chlorophyll reference conditions for European lake types used for intercalibration of ecological status. Aquat. Ecol. 42: 213-226.
- Chakrabarty, D., Das, S. K. (2007): Bioturbation-induced phosphorus release from an insoluble phosphate source. BioSystems 90: 309–313.
- Christensen, K. K., Andersen, F. Ø. (1996): Influence of *Littorella uniflora* on phosphorus retention in sediment supplied with artificial porewater. Aquat. Bot. 55: 183-197.
- Christensen, K. K., Andersen, F. Ø., Jensen, H. S. (1997): Comparison of iron, manganese and phosphorus retention in freshwater littoral sediment with growth of *Littorella uniflora* and benthic microalga. Biogeochemistry 38: 149-171.
- Codd, G. A., Bell, S. G., Brooks, W. P. (1989): Cyanobacterial toxins in water. Wat. Sci. Tech. 21: 1-13.
- Cohen, A. S. (2003): Paleolimnology: The history and evolution of lake systems. Oxford University Press, New York, pp. 80-84.
- Cooke, G. D., Welch, E. B., Newroth, P. R. (1993): Restoration and Management of Lakes and Reservoirs, 2. kiadás. Lewis Publishers, Boca Raton.
- Dieter, C. D. (1990): The importance of emergent vegetation in reducing sediment resuspension in wetlands. J. Fresh. Ecol. 5: 467-473.
- Dokulil, M. T., Teubner, K. (2003): Eutrophication and restoration of shallow lakes—the concept of stable equilibria revisited. Hydrobiologia 506-509: 29-35.
- Driscoll, C. T., Effler, S. W., Auer, M. T., Doerr, S. M., Penn, M. R. (1993): Supply of phosphorus to the water column of a productive hardwater lake: controlling mechanisms and management considerations. Hydrobiologia 253: 61-72.
- Dumont, H. J. (1994): On the diversity of the cladocera in the tropics. Hydrobiologia 272: 27-38.
- Einen, O., Waagan, B., Thomassen, M. S. (1998): Starvation prior to slaughter in Atlantic salmon (*Salmo salar*). – I. Effect of weight loss, body shape, slaughter-and fillet-yield, proximate and fatty acid composition. Aquaculture 166: 85-104.

- Einsele, W. (1936): Über die Beziehungen des Eisenkreislaufs zum Phosphatkreislauf im eutrophen See. Arch. Hydrobiol. 29: 664-686.
- Eiseltová, M. (1994): Restoration of Lake Ecosystems. IWRB Publication 32, UK.
- Erhard, D., Gross, E. M. (2006): Allelopathic activity of *Elodea canadensis* and *Elodea nuttallii* against epiphytes and phytoplankton. Aquat. Bot. 85: 203-211.
- Ferree, M. A., Shannon, R. D. (2001): Evaluation of a second derivative UV/visible spectroscopy technique for nitrate and total nitrogen analysis of wastewater samples. Wat. Res. 35: 327-332.
- Frost, P. C., Tank, S. E., Turner, M. A., Elser, J. J. (2003): Elemental composition of littoral invertebrates from oligotrophic and eutrophic Canadian lakes. J. N. Am. Benthol. Soc. 22: 51-62.
- Gächter, R., Meyer, J. S., Mares, A. (1988): Contribution of bacteria to release and fixation of phosphorus in lake-sediments. Limnol. Oceanogr. 33: 1542-1558.
- Gächter, R., Müller, B. (2003): Why the phosphorus retention of lakes does not necessarily depend on the oxygen supply to their sediment surface. Limnol. Oceanogr. 48: 929-933.
- Gerhoff, G. C., Krombholz, P. H. (1966): Tissue analysis as a measure of nutrient availability for growth of angiosperm aquatic plants. Limnol. Oceanogr. 11: 529-537.
- Gido, K. B. (2002): Interspecific comparisons and the potential importance of nutrient excretion by benthic fishes in a large reservoir. Trans. Am. Fish Soc. 131: 260-270.
- Glaholt, S. P., Vanni, M. J. (2005): Ecological responses to simulated benthic-derived nutrient subsidies mediated by omnivorous fish. Freshwater Biol. 50: 1864-1881.
- Gonzalez Sagrario, M. A., Jeppesen, E., Gomá, J., Søndergaard, M., Jensen, J. P., Lauridsen, T., Landkildehus, F. (2005): Does high nitrogen loading prevent clear-water conditions in shallow lakes at moderately high phosphorus conditions? Freshwater Biol. 50: 27-41.
- Griffiths, D. (2006): The direct contribution of fish to lake phosphorus cycles. Ecol. Freshwater Fish 15: 86-95.
- Guildford, S. J., Bootsma, H. A., Fee, E. J., Hecky, R. E., Patterson, G. (2000): Phytoplankton nutrient status and mean water column irradiance in Lakes Malawi and Superior. Aquat. Ecosyst. Health Manag. 3: 35-45.
- Gulati, R. D., Lammens, E. H. R. R., Meijer, M.-L., van Donk, E. (1990): Biomanipulation-Tool for water management. Kluwer Academic Publishers, Hollandia, p. 618.
- György, Á. I., Havasi, M., Boros, G. (2008): A halállomány összetételének változása 2005-2007 során a Kis-Balaton Tározó Major-taván. Hidrol. Közl. 88(6): 64-65.
- 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.
- Hamilton, D.P., Mitchell, S. (1997): Wave-induced shear stresses, plant nutrients and chlorophyll in seven shallow lakes. Freshwater Biol. 38: 159-168.
- Hansen, J., Reitzel, K., Jensen, H. S., Andersen, F. Ø. (2003): Effects of aluminum, iron, oxygen and nitrate additions on phosphorus release from the sediment of a Danish softwater lake. Hydrobiologia 492: 139-149.
- 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.

- Havens, K. E. (2003): Submerged aquatic vegetation correlations with depth and light attenuating materials in a shallow subtropical lake, South Florida Water Management District. *Hydrobiologia* 493:173-186.
- Heerd, G., Hootsmans, M. (2007): Why biomanipulation can be effective in peaty lakes. *Hydrobiologia* 584: 305–316.
- Hendrixson, H. A., Sterner R. W., Kay, A. D. (2007): Elemental stoichiometry of freshwater fishes in relation to phylogeny, allometry and ecology. *J. Fish Biol.* 70: 121–140.
- Henriksen, K. (2000): Presence and colonization of amphibians in newly established ponds in Århus kommune. *Flora og Fauna* 106: 41-44.
- Herbich, J. B. (2000): Handbook of dredging engineering. 2nd edition, McGraw Hill, NY, pp. 15-25.
- Herodek, S., Istvánovics, V. (1986): Mobility of phosphorus fractions in the sediments of Lake Balaton. *Hydrobiologia* 135: 149-154.
- Higgins, K. A., Vanni, M. J., González, M. J. (2006): Detritivory and the stoichiometry of nutrient cycling by a dominant fish species in lakes of varying productivity. *Oikos* 114: 419-430.
- Hilt, S. (2006): Allelopathic inhibition of epiphytes by submerged macrophytes. *Aquat. Bot.* 85: 252-256.
- Hilt, S., Gross, E. M. (2008): Can allelopathically active submerged macrophytes stabilise clear-water states in shallow lakes? *Basic Appl. Ecol.* 9: 422-432.
- Horppila, J., Kairesalo, T. (1990): A fading recovery: the role of roach (*Rutilus rutilus* L.) in maintaining high phytoplankton productivity and biomass in Lake Vesijärvi, southern Finland. *Hydrobiologia* 200/201: 153–165.
- 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.
- Horppila, J., Peltonen, H. (1994): The fate of a roach *Rutilus rutilus* stock under an extremely strong fishing pressure and its predicted development after the cessation of mass removal. *J. Fish Biol.* 45: 777-786.
- Horppila, J., Peltonen, H., Malinen, T., Luokkanen, E., Kairesalo T. (1998): Top-down or bottom-up effects by fish: issues of concern in biomanipulation of lakes. *Restor. Ecol.* 6: 20-28.
- Horppila, J., Nurminen, L. (2003): Effects of submerged macrophytes on sediment resuspension and internal phosphorus loading in Lake Hiidenvesi (southern Finland). *Water Res.* 37: 4468-4474.
- Horppila, J., Nurminen, L. (2005): Effects of different macrophyte growth forms on sediment and P resuspension in a shallow lake. *Hydrobiologia* 545: 167-175.
- Houghton, J. T., Ding, Y., Griggs, D. J., Noguer, M., Van der Linden, P. J., Dai, X., Maskell, K., Johnson, C. A. (2001): *Climate Change 2001: The scientific basis.* Cambridge University Press.
- Hupfer, M., Lewandowski, J. (2008): Oxygen Controls the Phosphorus Release from Lake Sediments – a Long-Lasting Paradigm in Limnology. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 93: 415-432.
- IPCC (2007): Summary for policymakers 1. In: Solomon, S. Q. D., Manning, M., Chen, Z., Manning, M., Averyt, K. B., Tignor, M., Miller, H. L. (eds.): *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Cambridge University Press, pp. 12-14.

- Istvánovics, V., Petterson, K. (1998): Phosphorus release in relation to composition and isotopic exchangeability of sediment phosphorus. *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 51: 91-104.
- 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.
- Istvánovics, V., Clement, A., Somlyódy, L., Specziár, A., G.-Tóth, L., Padisák, J. (2007): Updating water quality targets for shallow Lake Balaton (Hungary), recovering from eutrophication. *Hydrobiologia* 581: 305-318.
- 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, H. S., Andersen, F. Ø. (1992): Importance of temperature, nitrate, and pH for phosphate release from aerobic sediments of 4 shallow, eutrophic lakes. *Limnol. Oceanogr.* 37: 577-589.
- Jensen, H. S., Kristensen, P., Jeppesen, E., Skytthe, A. (1992): Iron:phosphorus ratio in surface sediment as an indicator of phosphate release from aerobic sediments in shallow lakes. *Hydrobiologia* 235/236: 731-743.
- 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, pp. 13-35.
- Jeppesen, E., Søndergaard, M., Søndergaard, M., Christoffersen, K. (1998): The structuring role of submerged macrophytes in lakes. *Ecological Studies* 131, Springer, NY.
- 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.
- Jeppesen, E., Søndergaard, M., Mazzeo, N., Meerhoff, M., Branco, C., Huszar, V., Scasso, F. (2005): Lake restoration and biomanipulation in temperate lakes: relevance for subtropical and tropical lakes. In: Reddy, M. V. (ed.): *Restoration and Management of Tropical Eutrophic Lakes*. Science Publishers, USA.
- Jeppesen, E., Søndergaard, M., Meerhoff, M., Lauridsen, T. L., Jensen, J. P. (2007): Shallow lake restoration by nutrient loading reduction-some recent findings and challenges ahead. *Hydrobiologia* 584: 239-252.
- Jeppesen, E., Kronvang, B., Meerhoff, M., Søndergaard, M., Hansen, K. M., Andersen, H. E., Lauridsen T. L., Beklioglu, M., Özen, A., Olesen, J. E. (2009): Climate change

- effects on runoff, catchment phosphorus loading and lake ecological state, and potential adaptations. *J. Environ. Qual.* 38: 1030-1041.
- Jones-Lee, A., Lee, G. F. (2005): Water quality aspects of dredged sediment management. In: Lehr, J. H., Keeley, J. (eds.): *Water Encyclopedia: Water quality and resource management*. Wiley, USA, pp. 122-127.
- Karjalainen, J., Leppä, M., Rahkola, M., Tolonen, K. (1999): The role of benthivorous fish in a mesotrophic lake ecosystem. *Hydrobiologia* 408/409: 73-84.
- 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.
- Kitchell, J. F., Koonce, J. F., Tennis, P. S. (1975): Phosphorus flux through fishes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 19: 2478–2484.
- Koch, F. A., Oldham, W. K. (1985): Oxidation-Reduction Potential – A tool for monitoring, control and optimization of biological nutrient removal systems. *Wat. Sci. Tech.* 17: 259-281.
- Korponai, J., Mátyás, K., Tátrai, I., Paulovits, G. (1998): Distribution of zooplankton in vegetation microhabitat of Kis-Balaton Reservoir, Hungary. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 83: 167-170.
- 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.
- Landers, D. H. (1982): Effects of naturally senescing aquatic macrophytes on nutrient chemistry and chlorophyll-a of surrounding waters. *Limnol. Oceanogr.* 27: 428-439.
- 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.
- Lauridsen, T. L., Pedersen, L. J., Jeppesen, E., Søndergaard, M. (1996): The importance of macrophyte bed size for cladoceran composition and horizontal migration in a shallow lake. *J. Plankt. Res.* 18: 2283-2294.
- Leppä, M., Hämäläinen, H., Karjalainen, J. (2003): The response of benthic macroinvertebrates to whole-lake biomanipulation. *Hydrobiologia* 498: 97-105.
- Leveque, C., Oberdorff, T., Paugy, D., Stiassny, M. L. J., Tedesco, P. A. (2008): Global diversity of fish (Pisces) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 545-567.
- Lewis, W. M., Wurtsbaugh, W. A. (2008): Control of Lacustrine Phytoplankton by Nutrients: Erosion of the Phosphorus Paradigm. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 93: 446-465.
- Li, Q-M., Zhang, W., Wang, X-X., Zhou, Y-Y., Yang, H., Ji, G-L. (2007): Phosphorus in interstitial water induced by redox potential in sediment of Dianchi Lake, China. *Pedosphere* 17(6): 739-746.
- Li, E., Li, W., Liu, G., Yuan, L. (2008): The effect of different submerged macrophyte species and biomass on sediment resuspension in a shallow freshwater lake. *Aquat. Bot.* 88: 121–126.
- 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.
- Liboriussen, L., Søndergaard, M., Jeppesen, E., Thorsgaard, I., Grünfeld, S., Jakobsen, T. S., Hansen, K. (2009): Effects of hypolimnetic oxygenation on water quality: results from five Danish lakes. *Hydrobiologia* 625: 157-172.

- Lijklema, L. (1977): The role of iron in the exchange of phosphate between water and sediments. In: Golterman, H. L. (ed.): Interactions between sediments and Freshwater. Junk, Håga, pp. 313-317.
- 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.
- Mackereth, F. J. H., Heron, J., Talling, J. F. (1978): Water analysis: some revised methods for limnologists. Freshwater Biological Association, UK. Scientific Publication No. 36.
- Manny, B. A., Johnson, W. C., Wetzel, R. G. (1994): Nutrient additions by waterfowl to lakes and reservoirs: Predicting their effects on productivity and water quality. *Hydrobiologia* 279/280: 121-132.
- Matsuzaki, S. S., Usio, N., Takamura, N., Washitani, I. (2007): Effects of common carp on nutrient dynamics and littoral community composition: roles of excretion and bioturbation. *Fund. Appl. Limnol. – Arch. Hydrobiol.* 168: 27–38.
- 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.
- Meijer, M. L., Raat, A. J., Doef, R. W. (1989): Restoration by biomanipulation of Lake Bleiswijkse Zoom (The Netherlands): first results. *Aquat. Ecol.* 23: 49-57.
- Meijer, M. L., Hosper, H. (1997): Effects of biomanipulation in the large shallow Lake Wolderwijd, The Netherlands. *Hydrobiologia* 342/343: 335-349.
- Miao, S., DeLaune, R. D., Jugsujinda, A. (2006): Influence of sediment redox conditions on release/solubility of metals and nutrients in a Louisiana Mississippi River deltaic plain freshwater lake. *Sci. Tot. Environ.* 371: 334-343.
- 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.
- Mortimer, C. H. (1941): The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes. *J. Ecol.* 29: 280-329; 30: 147-201.
- Moss, B., Balls, H., Irvine, K., Stansfield, J. (1986): Restoration of two lowland lakes by isolation from nutrient-rich water sources with and without removal of sediment. *J. Appl. Ecol.* 23: 391-414.
- Moss, B., Madgwick, J., Phillips, G. (1996): A guide to the restoration of nutrient-enriched shallow lakes. W. W. Hawes, UK, p. 180.
- Nakashima, B. S., Legett, W. C. (1980): The role of fishes in the regulation of phosphorus availability in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 1540-1549.
- Nixdorf, B., Deneke, R. (1995): Why „very shallow” lakes are more successful opposing reduced nutrient loads. *Hydrobiologia* 342/343: 269-284.
- Nowlin, W. H., Evarts, J. L., Vanni, M. J. (2005): Release rates and potential fates of nitrogen and phosphorus from sediments in a eutrophic reservoir. *Freshwater Biol.* 50: 301-322.
- Oláh, J., Tóth, L. (1987): *Biológiai Nitrogénkötés Sekély Tavakban*. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 13-17.
- Olila, O. G., Reddy, K. R. (1997): Influence of redox potential on phosphate-uptake by sediments in two sub-tropical eutrophic lakes. *Hydrobiologia* 345: 45–57.

- 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.
- Pace, M.L., Cole, J.J., Carpenter, S.R., Kitchell, J.F., Hodgson, J.R., Van de Bogert, M.C., Bade, D.L., Kritzberg, E.S., Bastviken, D. (2004): Whole-lake carbon-13 additions reveal terrestrial support of aquatic food webs. *Nature* 427: 240-243.
- Pai, S., Yang, C. C., Riley, J. P. (1990): Effects of acidity and molybdate concentration on the kinetics of the formation of the phospho-antymonil molybdenum blue complex. *Anal. Chim. Acta* 229: 115-120.
- Penczak, T., Tátrai, I. (1985): Contribution of bream, *Abramis brama* (L.), to the nutrient dynamics of Lake Balaton. *Hydrobiologia* 126: 59-64.
- Penn, M. R., Auer, M. T., Doerr, S. M., Driscoll, C. T., Brooks, C. M., Effler, S. W. (2000): Seasonality in phosphorus release rates from the sediments of a hypereutrophic lake under a matrix of pH and redox conditions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57: 1033-1041.
- Perrow, M. R., Jowitt, A. J. D., Stansfield, J. H., Phillips, G. L. (1999): The importance of the interactions between fish, zooplankton and macrophytes in the restoration of shallow lakes. *Hydrobiologia* 395/396: 199-210.
- Persson, A. (1997): Phosphorus release by fish in relation to external and internal load in a eutrophic lake. *Limnol. Oceanogr.* 42: 577-583.
- Prairie, Y. T., Duarte, C. M., Kal, J. (1989): Unifying nutrient-chlorophyll relationships in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 1176-1182.
- Prairie, Y. T., De Montigny, C., Del Giorgio, P. A. (2001): Anaerobic phosphorus release from sediments: a paradigm revised. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 27: 4013-4020.
- Redfield, A.C. (1934): On the proportions of organic derivations in sea water and their relation to the composition of plankton. In: Daniel, R. J. (ed.) - James Johnstone Memorial Volume. University Press of Liverpool, Egyesült Királyság.
- Redfield, A. C. (1958): The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist* 46: 205-222.
- Redfield, A. C., Ketchum, B. H., Richards, F. A. (1963): The influence of organisms on the composition of seawater. *The Sea. - Ideas and observations on progress in the study of the sea.* New York, 1963.
- 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.
- Ripl, W. (1976): Biochemical oxidation of polluted lake sediment with nitrate: a new lake restoration method. *Ambio* 5: 132-135.
- Rooney, N., Kalff, J., Habel, C. (2003): The role of submerged macrophyte beds in phosphorus and sediment accumulation in Lake Memphremagog, Quebec, Canada. *Limnol. Oceanogr.* 48:1927-1937.
- Roozen, F. C. J. M., Lürling, M., Vlek, H., Van der Pouw Kraan, E. A. J., Ibelings, B. W., Scheffer, M. (2007): Resuspension of algal cells by bentivorous fish boosts phytoplankton biomass and alters community structure in shallow lakes. *Freshwater Biol.* 52: 977-987.
- Sarvala, J., Jumppanen, K. (1988): Nutrients and planktivorous fish as regulators of productivity in Lake Phyäjärvi, SW Finland. *Aqua Fennica* 18: 137-155.
- 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.

- Scavia, D., Moll, R. (1980): Nutrient Cycling in the Great Lakes: A Summarization of Factors Regulating the Cycling of Phosphorus. Great Lakes Research Division Special Report No. 83, USA
- 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, pp. 20-306.
- Scheffer, M., Portielje, R., Zambrano, L. (2003): Fish facilitate wave resuspension of sediment. *Limnol. Oceanogr.* 48: 1920-1926.
- 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.
- Sereda, J. M., Hudson, J.J., Taylor W. D., Demers, E. (2008): Fish as sources and sinks of nutrients in lakes. *Freshwater Biol.* 53: 278–289.
- Shimeno, S., Shikata, T., Hosokawa, H., Masumoto, T., Kheyyali, D. (1997): Metabolic response to feeding rates in common carp, *Cyprinus carpio*. *Aquaculture* 151: 371-377.
- Sinke, A. J. C., Cornelese, A. A., Keizer, P., Vantongeren, O. F. R., Cappenberg, T. E. (1990): Mineralization, pore water chemistry and phosphorus release from peaty sediments in the eutrophic Loosdrecht lakes, The Netherlands. *Freshwat. Biol.* 23: 587-599.
- Sommer, U. (1986): The periodicity of phytoplankton in Lake Constance (Bodensee) in comparison to other deep lakes of Central Europe. *Hydrobiologia* 138: 1-8.
- Søndergaard, M. (1990): Porewater dynamics in the sediment of a shallow and hypertrophic lake. *Hydrobiologia* 192: 247-258.
- Søndergaard, M., Lauridsen, T. L., Jeppesen, E., Bruun, L. (1997): Macrophyte-waterfowl interactions. Tracking a variable resource and the impact of herbivory on plant growth. In: Jeppesen, E., Søndergaard, M., Søndergaard, M., Christoffersen, K. (eds.): *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. Springer. *Ecological Studies* 131: 298-306.
- Søndergaard, M., Jeppesen, E., Jensen, J. P. (2005): Pond or lake: does it make difference? *Arch. Hydrobiol.* 162: 143-165.
- Søndergaard, M. (2007): Nutrient dynamics in lakes- with emphasis on phosphorus, sediment and lake restoration. *Doktori disszertáció (DSc)*, University Of Aarhus, Dánia, pp. 9-53.
- 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. (2009): Redox Potential. In: Likens, G. F. (ed.): *Encyclopedia of Inland Waters*, vol. 2: 852-859. Academic Press, New York.
- 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.
- Spears, B. M., Carvalho, L., Perkins, R., Kirika, A., Paterson, D. M. (2007): Sediment phosphorus cycling in a large shallow lake: spatio-temporal variation in phosphorus pools and release. *Hydrobiologia* 584: 37–48.
- Specziár, A., Tölg, I., Biró, P. (1997): Feeding strategy and growth of cyprinids in the littoral zone of Lake Balaton. *J. Fish Biol.* 51: 1109-1124.
- Specziár, A. (1999): Öt pontyfélé tápláléka és táplálkozási stratégiája a Balaton főbb élőhelyein. *Halászat* 92: 124-132.

- Specziár, A., Tölg, I., Bíró, P. (2000): A Balaton halfaunájának vizsgálata. *Halászatfejlesztés* 24: 115-125.
- Specziár, A. (2002): In situ estimates of gut content evacuation and its dependence on temperature in five cyprinids. *J. Fish Biol.* 60: 1222-1236.
- Specziár, A., Rezsű, E. T. (2009): Feeding guilds and food resource partitioning in a lake fish assemblage: an ontogenetic approach. *J. Fish. Biol.* 75: 247-267.
- Specziár, A. (2010): A Balaton halfaunája: a halállomány összetétele, az egyes halfajok életkörülményei és a halállomány korszerű hasznosításának feltételrendszere. *Acta Biol. Debr. Oecol. Hung.* 23, pp. 41-117.
- Stephen, D., Moss, B., Phillips, G. (1997): Do rooted macrophytes increase sediment phosphorus release? *Hydrobiologia* 342: 27-34.
- Sterner, R. W., George, N. B. (2000): Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of cyprinid fishes. *Ecology* 81: 127-140.
- Tanner, D. K., Leonard, E. N., Brazner, J. C. (1999): Microwave digestion method for phosphorus determination of fish tissue. *Limnol. Oceanogr.* 44(3): 708-709.
- Tarvainen, M., Sarvala, J., Helminen, H. (2002): The role of phosphorus release by roach (*Rutilus rutilus* L.) in the water quality changes of a biomanipulated lake. *Freshwater Biol.* 47: 2325-2336.
- Tátrai, I., Istvánovics, V. (1986): The role of fish in the regulation of nutrient cycling in Lake Balaton, Hungary. *Freshwater Biol.* 16: 417-424.
- 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., Józsa, V., Szabó, I., Paulovits, G. (2004): A busa biológiai szerepének és hatásának vizsgálata a Balatonban. In: Mahunka, S., Banczerowski, J. (eds.) - A Balaton kutatásának 2003. évi eredményei. MTA, Budapest, pp. 90-98.
- 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., Korponai, J., Mátyás, K., Pomogyi, P., Havasi, M., Kucserka, T. (2006): Importance of the phytoplankton biomass in a shallow wetland lake with abundant submerged vegetation as a part of the water quality reservoir. The 5th International Conference on Reservoir Limnology and Water Quality, Brno, pp. 238-242.
- 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.
- Thomsen, U., Thamdrup, B., Stahl, D. A., Canfield, D. E. (2004): Pathways of organic carbon oxidation in a deep lacustrine sediment, Lake Michigan. *Limnol. Oceanogr.* 49: 2046-2057.
- Tolonen, K. T., Karjalainen, J., Staff, S., Leppä, M. (2000): Individual and population-level food consumption by cyprinids and percids in a mesotrophic lake. *Ecol. Freshw. Fish* 9: 153-162.
- V.-Balogh, K., Koncz, E., Vörös, L. (1997): Huminanyagok hatása a bakterioplanktonra a Kis-Balatonban és a Balatonban. *Hidrol. Közl.* 77: 46-47
- Van Donk, E. (2006): Food-Web Interactions in Lakes. In: Dicke, M., Takken, W. (eds.): *Chemical Ecology: from gene to ecosystem*. Springer. Volume 16: 145-160.

- Van Geest, G. J., Roozen, F., Coops, H., Roijackers, R. M. M., Buijse, A. D., Peeters, E., Scheffer, M. (2003): Vegetation abundance in lowland flood plain lakes determined by surface area, age and connectivity. *Freshwater Biol.* 48: 440-454.
- 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.
- Walve, J., Larsson, U. (1990): Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of crustacean zooplankton in the Baltic Sea: implications for nutrient recycling. *J. Plankt. Res.* 21: 2309-2321.
- Wetzel, R. G. (2001): *Limnology: Lake and River Ecosystems*. Academic Press, New York, p. 985.
- Wigand, C., Stevenson, J. C., Cornwell, J. C. (1997): Effects of different submersed macrophytes on sediment biogeochemistry. *Aquat. Bot.* 56: 233-244.
- Zimmer, K. D., Herwig, B. R., Laurich, L. M. (2006): Nutrient excretion by fish in wetland ecosystems and its potential to support algal production. *Limnol. Oceanogr.* 51: 197-207.

9. Tudományos tevékenység jegyzéke

Az értekezés témakörében, impakt faktorral 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 Közlöny* 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 Közlöny* 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.*