

A BALATONBAN C¹⁴-MÓDSZERREL VÉGZETT FOTOSZINTÉZIS MÉRÉS MÓDSZERTANI KÉRDÉSEIRŐL

BÖSZÖRMÉNYI ZOLTÁN, CSEH EDIT, FELFÖLDY LAJOS ÉS SZABÓ ERNŐ

Érkezett: 1962. március 5.

A természetes vizekben élő autotrófiás szervezetek fotoszintetikus tevékenységét mérő eljárások közül az úgynevezett világos-sötét palack módszer a legelterjedtebb. Ez a módszer JÖNSSON (1903) úttörő eljárásából ered, aki szárazföldi mohával végezte első méréseit az Oslo fjordban; később nagytermetű tengeri algával (GAIL 1922), végül tengeri planktonnal bádogtartályban exponálva (PÜTTER 1924, 1926) történtek ilyen irányú kísérletek. Mai módszerrel, valóban produkció mérésre a tengerbe süllyesztve először GAARDER és GRAN (1927) használták. Édesvízben LÖNNERBALD (1929) óta kutatók egész sora alkalmazta (v. ö. LUND és TALLING 1957). Érdeemes megemlítenünk, hogy MAUCHA (1923, 1924) az elsők között végzett fotoszintézis kísérleteket több természetes vizünk fitoplanktonjával, sötét kontrol nélkül, fénytérmosztátban, különböző fény mennyiségre exponált mintákkal. Az élőlények okozta változásokat a víz hidrogén ion koncentrációjának (VERDUIN 1951, 1952, 1956, 1956a, JACKSON és McFADDEN 1954, McQUATE 1956), elektromos vezetőképességének (RUTTNER 1926, 1949, VERZÁR és LUDÁNY 1929, BEILER és SCHRATZ 1937, LEACH *et al.* 1944), vagy leggyakrabban oldott oxigén-tartalmának mérésével indikálják.

A világos-sötét palack módszer legelterjedtebb módját, mely a WINKLER-féle oxigén-meghatározáson alapul, több jogos kritika érte. (LASTOCHKIN 1945, 320). A hibák forrásául a szuszpenzió keveredésének hiányát, az algapopuláció szaporodását, fontos tápanyagok, különösen a széndioxid kimerülését, a baktérium flóra légzése okozta O₂-felhasználást (az edény-felület a baktériumok szaporodását elősegíti) szokták említeni, melyek különösen hosszú expozíció alatt jelentkeznek. LUND és TALLING (1957) ezért öt óránál rövidebb kísérleti időt ajánlanak. Fitoplankton-szegény vizekben feltétlenül hosszabb expozíció szükséges, ami az eredmények torzulásával jár. Balatoni kísérleteink nem jártak sikerrel (FELFÖLDY és KALKÓ 1958), ezért 1961 nyarán kísérleteket végeztünk a STEEMANN NIELSEN (1951, 1952) által kidolgozott, izotóp szén adagolásán alapuló C¹⁴-módszer alkalmazására a Balatonon.

Ez az eljárás lényegében a világos-sötét palack módszer egyik igen érzékeny változata. A fitoplankton tartalmazó merített vízmintához ismert és a víz eredeti hidrokarbonát tartalmához viszonyítva elenyésző mennyiségű hidrokarbonát oldatot kevernek, mely C¹⁴ atomokat tartalmaz. Kellő ideig tartó expozíció után a plankton megfelelő finom pórusú szűrővel kiszűrjük, mossák és megméri radioaktivitását. Ha ismerjük a víz eredeti széndioxid, hidrokarbonát és oldott karbonát tartalmát és a hozzáadott izotóp szén aktivitását, feltételezzük,

hogy a fitoplankton csak fotoszintetikus úton vesz fel szerves szén és tudjuk, hogy a C^{14} 5%-kal lassabban asszimilálódik, mint a C^{12} , a fotoszintézis során felvett szén mennyiségét kiszámíthatjuk. A számítást és a szükséges korrekciókat a módszertani részben ismertetjük.

Az eljárás rendkívül érzékeny. Mint tudjuk az eredeti WINKLER-féle oxigén meghatározás (250 ml-es palack, 0,01 N $Na_2S_2O_3$ mérőoldat) érzékenysége 0,02 ml O_2 /liter. A „világos” és „sötét” palackok összehasonlító titrálásánál 0,05 ml O_2 /liter különbség még jól megfogható. Ez kb. 0,02 mg asszimilált szénnek felel meg literenként (= 20 μg C/liter). Ezzel szemben a C^{14} -módszer, melynek érzékenysége a mintához adott radioaktív szén mennyiségével nagy mértékben szabályozható, sokkal finomabb különbségek kimutatására alkalmas. Még 10 μ Curie aktivitású C^{14} adagolása, 250 ml-es mintához, sem növeli az eredeti széntartalmat lényegesen (kb. 0,03 mg/l). Ez a mennyiség pedig tenger-vízben, 50% mérési határfokot feltételezve még 0,02 μg C/liter fotoszintetikus aktivitást is megmér. Édesvizekben, ahol a hozzáférhető anorganikus szénforrás mennyisége gyakran kisebb, az érzékenység még fokozottabb (< 0,02 μg C/liter). Saját eljárásunk érzékenységevel a módszertani részben foglalkozunk.

Anyag és módszer

A mérésekhez, egy összehasonlító sorozatot nem számítva, a Balaton természetes planktonját használtuk. A mintákat MEYER-palackkal (LENZ 1928, 31) vettük, legtöbbször 1 m mélyről. Mintavételkor megmértük a víz hőmérsékletét és átlátszóságát (SECCHI korong, a WELCH (1948, 159) könyvében leírt szabvány szerint). Júliustól regisztráltuk a kísérleti napokon a tó felszínére jutó összes sugárzást ROBITZSH-féle aktinográffal és megmértük a víz fényáteresztő képességét vízhatlan alumínium tokba zárt szelén fényelemmel. A víz optikai állandóinak kiszámítására használt képleteket lásd FELFÖLDY és KALKÓ 1958, 304–306.

Minden mintában megmértük a jelenlévő hidrokarbonát (172–230 mg/l) és karbonát ionok mennyiségét. Tapasztalataink szerint nem lehet ennek értékét valamilyen átlaggal helyettesíteni (STEEMANN NIELSEN 1958, 42).

Az izotóp technikában nagy vonalakban az eredeti STEEMANN NIELSEN-féle előírást követtük és csupán néhány praktikus, vagy a Balaton-víz természete miatt szükséges módosítást alkalmaztunk.

A radioaktív $NaHC^{14}O_3$ oldat előállítására STEEMANN NIELSEN (1952, 121) módszerét nem tartjuk kielégítőnek s ezért a két alábbi megoldást alkalmaztuk:

Az első eljárásnál 101a G2 üvegszűrős mosópalackokat kapcsoltunk sorba, melyeken lassan N_2 gázt buborékolattunk át. Az első edénybe egy fiolában a pontosan bemért $BaC^{14}O_3$ úszott hígított tejsavon. A második palackba 100 ml karbonátmentes 0,001 N NaOH került, a harmadikban töményebb NaOH volt az esetleg átszökő radioaktív $C^{14}O_2$ gáz visszatartására. A rendszer zárása után az első edényben felszabadítottuk a $C^{14}O_2$ -ot, majd a nitrogén átbuborékolatását 2 órán keresztül folytattuk, hogy a keletkezett széndioxid gázt maradéktalanul a második mosópalackba vigyük. A reakció végén a második edényben levő oldat semleges volt, a harmadikba nem jutott radioaktív anyag.

A második eljárás során (melyet további használatra inkább ajánlunk) THUNBERG (1916) cső függőleges szárába helyeztük a fölös mennyiségű tejsav

oldatot és a $\text{BaC}^{14}\text{O}_3$ -ot tartalmazó fiolát. Az oldalcsőbe kis fölőlegben számított karbonátmentes NaOH oldat került. Evakuálás után elindítottuk a reakciót és a készüléket másnapig állni hagytuk. Az oldalcsőben keletkezett $\text{NaHC}^{14}\text{O}_3$ oldat a kívánt mértékben hígítható. A kész radioaktív oldatot ampullákba töltöttük (ca 4 μCurie /ampulla) és leforrasztás után 24 óra hosszat 100°C -on hőlégenderilizáló szekrényben csíramentesítettük őket. A radioaktív oldat sterilítése azért fontos, mert a fertőzött ampullákban levő baktériumok szénmegkötésükkel az eredményt meghamisítják (STEEMANN NIELSEN 1958, WINBERG 1961).

Dániában az Egyesült Nemzetek támogatásával nemzetközi ügynökség működik, mely standard 4 μCurie -t tartalmazó HC^{14}O_3 ampullákat hoz forgalomba (Central Agency for C^{14} — Determination, Charlottenlund Slot). A kísérletek egy részében ezeket volt alkalmunk használni. Az általunk előállított ampullák radioaktivitását is ezekhez viszonyítottuk.

Az eredeti eljárás 4 μCurie radioaktivitást alkalmaz 300 ml tengervízhez, félnapos-expozíciós idővel. Figyelembe véve azt, hogy a Balatonban több fitoplankton lény és több természetes (inaktív) hidrokarbonát van, félnapos expozícióhoz 100 ml vízmintát tartottunk helyesnek, 4 μCurie aktivitás alkalmazása mellett. Planktonban gazdagabb tavakban (pl. a tihanyi Belső-tó, halastavak) az alkalmazott radioaktivitást, az expozíciós időt vagy a minta nagyságát lehet csökkenteni (KUZNYECOV 1955) (a tihanyi Belső-tóban pl. 15 ml merített mintához adtunk 1 ampullát és 2 óra hosszat exponáltunk).

Külön problémát jelent a plankton-minta szűrése. A STEEMANN NIELSEN (1958) által ajánlott szűrőberendezés (melyhez hasonlót a nemzetközi ügynökségtől sikerült beszerezni) és membrán szűrők a mindig kissé zavaros Balatonvíz szűrésére alig alkalmasak (100 ml Balatonvíz szűrése közel 1 óra!). Ezért az esetek többségében a Membranfilter Gesellschaft, Göttingen cég szűrőinek mintájára terveink szerint készítettett jobban perforált és nagyobb szűrőfelületű alkalmasításon a cég M5 jelzésű, vízbakteriológiai célokra készült membrán-szűrőit használtuk (ezen 100 ml Balatonvizet 10 perc alatt át lehet szűrni). A szűrés befejeztével a sejteken kívüli radioaktív anyagokat el kell távolítani a szűrőlapról. Az atmoszféra híg sósvat (RYTHER and VACCARO 1954, STRICKLAND 1960, SMITH *et al.* 1960), tengeri kísérletnél izotóniás konyhasó oldatot Mc ALLISTER *et al.* 1960) is ajánlanak, de legjobbnak az előzőleg megszárt tengeri víz, vagy eredeti tápoldat bizonyult (THOMAS and SIMMONS 1960, McALLISTER 1961). Mi Macherey—Nagel 640d papíron szárt friss Balatonvizet használtunk

A szűrőlapok száradás közben zsugorodnak, ezért azokat kifeszítve kell szárítani. A nemzetközi ügynökség szárító keretei erre nagyon alkalmasak. A mi eltérő méretű szűrőink szárítására különféle módokat próbáltunk ki. Legjobban a 2 mm-es plexi lapból szabott négyzet alakú lap és az erre pontosan illő, a szűrő hasznos felületének megfelelően kivágott keret felelt meg, melyeket gumiszalaggal fogattunk össze.

A szárított lapok surlódásmentes csomagolásban exszikkátorban korlátlan ideig tarthatók. Mérés előtt a lapokat 30 percre cc. sósav-oldat gőzének kell kitenni. (Mi, hogy a Balaton-vízben mindig jelen levő lebegő karbonát csapadék kicserélő képességét megvizsgáljuk, közvetlenül is és sósav-gőz kezelés után is mértünk.)

A rádióaktivitás mérése $1,3\text{ mg/cm}^2$ véglakos GM csővel történt. Mérési módszerünk hatásfokát egy C^{14} etalonnal határoztuk meg (I. tip. 48. sz. aktivitás $0,99 \cdot 10^4$ bomlás per perc 4π térszög, pontosság $\pm 5\%$), melyet az

Orsz. Atomerő Bizottság Izotóp Intézetén keresztül szereztünk be. A C^{14} mérések hatásfoka $2,14\%$ -os volt.

A fotoszintézist minden esetben a tóba visszaillesztve mértük. 1958-ban készült bójánk (FELFÖLDY és KALKÓ 1958) segítségével tudtuk a 100 ml-yi mintákat 100—120 ml-es csiszolt dugós szintelen, folyadéküvegben a kellő mélységben tartani. A radioaktív oldatot eleinte orvosi fecskendővel, később PASTEUR-pipettával adagoltuk. Az ampullát a minta vizével kiöblítettük. A minták előkészítése (radioaktív oldat bepipettázása, üvegek lekötése, felerősítése stb.) általában a parton történt, de ez, az eljárás egyszerűsége miatt, ha a hullámszél nem túl heves, vizen, csónakban is könnyen elvégezhető.

Ha a 100 ml-yi Balaton-víz mintához adott 4μ Curie aktivitású izotóp szén A impulzust ad percenként, a planktonban pedig az expozíció után a impulzust mérünk és a Balaton-víz 100 ml-ében n mg jelzetlen, természetes hidrokarbonát van, akkor a fotoszintézis során megkötött HCO_3 mennyisége:

$A : a = n : x$ egyenlet alapján

$$x = \frac{an}{A}$$

Ahhoz, hogy a planktonban szervesen kötődött C^{14} a fotoszintézis abszolút mértékét adja (brutto produkció), a következő feltételeknek kell jelen lenni: (1) $C^{14}O_2$ nem inkorporálódhat másképpen, mint fotoszintézis útján, (2) a $C^{14}O_2$ asszimiláció gyorsaságának ugyanakkorának kell lennie, mint a $C^{12}O_2$ -é, (3) $C^{14}O_2$ nem mehet légzés által veszendőbe a fotoszintetikus folyamat alatt és (4) az algatömeg nem veszthet jelzett szerves anyagot exkréció útján. Miután ezek a feltételek nincsenek meg maradéktalanul, a fenti képletből nyert számokat korrigálnunk kell.

(1) A sötét fixálás (nem fotoszintetikus úton kötött szervesen szén) alga-tisztatényeszetekkel végzett kísérletek szerint $1-2\%$ lehet. A tengerben sem haladja meg ezt az értéket, ezért ott nem is határozzák meg külön, hanem -1% -ot vesznek korrekcióba. A Balatonban méréseink szerint ez az érték valamivel magasabbnak látszik (egészen 4% -ig), de hangsúlyoznunk kell, hogy szórása elég nagy, tekintve, hogy értéke a mérési lehetőség alsó határán van. Mi minden sorozatunkhoz állítottunk be „sötét” mintát, hogy a mért értékkel végezhesünk javítást.

(2) A $C^{14}O_2$ mintegy 5% -kal lassabban asszimilálódik, mint a $C^{12}O_2$ (I. STEEMANN NIELSEN 1955a, és az ott felsorolt irodalom).

(3) Ha a légzés alatti CO_2 -vesztés a fotoszintetikus felvételnek 10% -a, amit a természetben optimális megvilágítás mellett kaptak, akkor a két folyamat kölcsönhatásaként, rövid lejáratú kísérletben a bruttó fotoszintézisnél 6% -kal kisebb értéket kapunk. A légzési korrekció az eredmények kiszámításánál fontos szerepet játszik. A C^{14} -módszer a kompenzációs pont közelében éppen azért nem használható, mert minél nagyobb a légzés aránya a fotoszintézishez viszonyítva, annál nagyobb a korrekciós faktorok bizonytalanságából eredő hiba.

(4) Az algák által kiválasztott szerves-anyag mennyiség nem számottevő. Bár OHLE (1961) rövid kísérleti periódus alatt is tapasztalt C^{14} -tartalmú szerves-anyag diffúziót a közegbe, különösen stagnáló vízben, az algaélettan mai ismeretei szerint rövid lejáratú kísérletben, normális fényviszonyok mellett nem kell annyi exkrécióval számolni, amennyi korrekciót igényelne (MYERS és JOHNSTON 1949, STEEMANN NIELSEN 1958).

Mi a táblázatokban közöt adatokat nem korrigáltuk, sőt a sötétben tartott minta értékét sem vontuk le a kapott eredményből, hanem külön közöljük őket. Kivételt csak a 3. táblázat képez, ahol a sötét érték kivonását elvégeztük, mert közlése a táblázatot áttekinthetlenné tette volna, 10% korrekció jelenlegi célkitűzésünk mellett nem látszik lényegesnek, a korrekciót alkotó egyes összetevők nagysága pedig a tengerre nézve is vitatható, édesvízre pedig nincsen meghatározva (WINBERG 1961, 110). Megmérésük hazai viszonyaink közt és különféle típusú vizekben legfontosabb teendőink közé tartozik.

Amint a táblázatokban látható; eredményeinket a kísérleti idő alatt fixálódott hidrokarbonát mennyiségével fejezzük ki. Az irodalomban az elemi szén, széndioxid, sőt szénhidrát formájában szokás ezt megadni. A korrekciós tényezők bizonytalansága miatt helyesebbnek tartjuk abban az egységben közölni az eredményt, melyben valóban mértünk, mert azt bármikor, az esetleg módosult módszerrel is, átszámíthatjuk pl. elemi szénre. A Balatonban sok más módszertani nehézség mellett az a könnyebbség, hogy a fotoszintetizáló szervezetek legfontosabb szervetlen szénforrása a hidrokarbonát, hiszen a Balaton-vízben levő szabad széndioxid is és oldott karbonát is elhanyagolható a hidrokarbonát mennyiségéhez viszonyítva.

Eljárásunk érzékenysége egyrészt a mérőeszköz hatásfoka (2,14%) másrészt a Balaton-víz tetemes hidrokarbonát tartalma (172–230 mg/l) miatt jóval a bevezetésben említett ideális érték alatt van. 4 μ Curie radioaktív hidrokarbonát adagolása mellett 100 ml mintában 0,1 μ g C asszimilációja még nagy biztonsággal megmérhető.

Az eredmények ismertetése

A természetes fitoplankton, fotoszintetikus tevékenységének mérésével valamely édesvíz egészének, vagy annak többé-kevésbé elhatárolható részének szervesanyag termelését igyekszünk megmérni, eltekintve egyes különleges növényéletteni, kísérleti ekológiai, vagy éppen vízkémiai célkitűzésektől. Ez a feladat szükségszerűen olyan problémák felvetődését eredményezi, melyek a megfelelő átlagértékek nyeresésének feltételei. A megvizsgálandó kérdések másik csoportja az új módszerrel függ össze, melyet a Balaton különleges adottságival kell összehangolni. Munkánk indulásakor az első probléma-csoportból a Balaton nyíltvizének függőleges és vízszintes irányú inhomogenitása és a fotoszintézis évszakos változása, a másodikból pedig az expozíciós idő és az ezzel összefüggő napszakos változás voltak azok a kérdések, melyek megvizsgálása fontosnak látszott.

A sekély, a szél által gyakran fenéig felkevert Balatonban határozott, hosszabb ideig tartó és szabályszerű rétegzettséget eddig még nem figyeltek meg (ENTZ G., KOTTÁSZ és SEBESTYÉN 1937, 40, ENTZ G. és SEBESTYÉN 1946, 253 stb.). Csendes időben, aktív mozgásra képes élőlények vertikális vándorlásáról tudunk (SEBESTYÉN 1933, 1959, ENTZ G., KOTTÁSZ és SEBESTYÉN 1937, 23), sőt algák (NAGY 1939, TAMÁS 1954, HORTOBÁGYI 1959) és kovamoszatok rétegzett elhelyezkedését is leírták (SZEMES 1939, TAMÁS 1954), de ez a múltó, határozatlan és nem egyszer szabálytalan „rétegződés” az egész tó fitoplanktonjának munkája szempontjából nem jelentős. A kérdést kétféleképpen vizsgáltuk. Az egyik módszer az volt, hogy a víz különböző mélységeiből (0,1, 1,0, 3,0 m) merített minták mindegyikéből mindhárom mélységbe süllyesztve

exponáltunk megfelelőképpen kezelt részleteket. Az eredmények az 1. táblázat-ban láthatók.

A két sorozat megegyezik abban, hogy a fotoszintézis maximuma mindkét esetben 1 m táján van (kivétel a júl. 28-i 1 m-ről származó minta, ahol a felszíni és az 1 m mélyen tapasztalt értékek közt alig van tényleges különbség). Az 1 m mélységben mért (maximális) fotoszintézis értéke szerint az első soro-

1. táblázat : Különböző mélységből származó planktonminták fotoszintézise a víz különböző mélységeiben ($\mu\text{g HCO}_3^-/100 \text{ ml}$ Balaton-víz/6h)

Table 1. Photosynthesis in plankton-samples originating from different depth of water exposed at different distances below the water surface, in $\mu\text{g HCO}_3^-/100 \text{ ml}$ Balatonwater/6 hour units

Dátum vízhőmérséklet átlátszóság	Expozíció <i>Exposed at</i>	Minta — <i>Sample from</i>		
		Felszíni <i>Surface</i>	1 m-ről	3 m-ről
1961. VI. 29. $t^\circ = 22,4^\circ \text{ C}$ Secchi: 0,3 m hullámmás-waves	0,1 m-en	21,4	22,6	—
	1,0 m-en	29,7	31,9	30,5
	3,0 m-en	3,2	3,9	3,2
	Sötét-dark	1,3	1,1	0,7
1961. VII. 28. $t^\circ = 22,0^\circ \text{ C}$ Secchi: 0,6 m csendes víz-calm	0,1 m-en	23,8	27,7	25,7
	1,0 m-en	27,7	26,9	32,5
	2,5 m-en	21,4	17,1	27,0
	Sötét-dark	1,0	0,3	1,3

zatban nincs a három minta között lényeges eltérés (29,7, 31,9 és 30,5 $\mu\text{g HCO}_3^-/6$ óra). A második sorozatban azonban a 3 m mély fenékről származó minta 32,5 $\mu\text{g HCO}_3^-/6$ óra értéke közel 20%-kal nagyobb a másik kettőnél. Ennek okát az átlátszóság vizsgálata után tudjuk megfejtetni. Míg június 29-én jegyzőkönyvünk tanúsága szerint „erős hullámmás volt, a tó fenéig felkevertnek látszott”, a SECCHI korong már 28–30 cm-nél eltűnt, addig július 28-án csendes idő uralkodott, az átlátszóság 60–65 cm volt. Az első esetben az asszimiláló élőlényeket a hullámmás a víz tömegében egyenletesen elkeverte a másodikban az aktív mozgásra képtelen algák (elsősorban a kovamoszatok) leülepedésük miatt az alsó rétegben tömörültek. Mint a későbbiekben látni fogjuk ennek a jelenségnek döntő fontossága van a produktiót becsülő módszer kidolgozásában.

A Balaton növényi planktonjának tarka összetétele miatt (polimiktikus plankton) a helyzet természetesen nem egyszerű. A hullámmás részben egyenletes vertikális eloszlást eredményez, részben bentikus formákat juttat és tart lebegve a víztömegben. HORTOBÁGYI (1959a) megfigyelései szerint különösen homokos alzatú helyeken károsíthatja az algákat (roncsolt héjjak, fejlődésrendellenességek jelzik ezt). A víz elcsendesedésével a bentikus elemek le-

süllyednek. Ezt a folyamatot részben az áramlások okozta vízmozgás lassítja éppen a nagy testű, nagy felületű kova algák esetében (*Cymatopleura*), másrészt az aktív mozgás nélküli pelagikus fajok különféle berendezéssel (fajsúly, tüskék, nyúlványok, alak) maradnak lebegve. Megfigyelték azt is, hogy az aktív mozgású *Euglena*-k csendes vízben is időnként a fenéken tartózkodnak (NAGY 1939, SEBESTYÉN 1947, 8). A helyzet bonyolultsága miatt a fotoszintézis mérésekkel és produktivitás meghatározásokkal párhuzamosan legalább a nagyobb formák egyedszám/liter (e/l) értékét lenne érdemes meghatározni.

Az első táblázatból is nyilvánvaló és a Balatonban eddig végzett fotoszintézis kísérletek is hangsúlyozzák (FELFÖLDY és KALKÓ 1958, FELFÖLDY 1960), hogy a felszín közelében jelentkező fénytúltelítettség okozta gátlás derült időben a Balatonban mindig jelentkezik. A rétegződést tanulmányozó másik sorozatunk során ezt a kérdést részletes vizsgálat tárgyává tettük. Ezekhez a kísérletekhez nemcsak természetes plankton mintát, hanem üvegházban tenyésztett baktérium-mentes alga-tisztatenyészetet is használtunk, melynek fotoszintézisét WINKLER, MAUCHA (1945) által módosított módszerrel is megmértük.

A tiszta tenyészzettel végzett kísérlet kezelésére vonatkozóan álljanak itt a következők:

953. *Coelastrum microporum* NÄG. Balatonból izolált törzsének 42 napos tenyészetét használtuk (0,98 g/l szárazanyagot tartalmazott), melyet tíz literes gömblombikban, káliumnitrát, kálium-dihidrofoszfát, vas-citrát és nyomelemekkel dúsított tihanyi csapvízben 1,5% széndioxidot tartalmazó levegő átbuborékolatása mellett tenyésztettünk üvegházban, természetes fény mellett. Sejtszámlálás után kb. 500 sejt/ μ l-es hígítást készítettünk belőle vákuummal részben oxigén-szegényített (FELFÖLDY és KALKÓ 1958, 316) szűrt Balaton-vízzel. A sejt-számot BÜRKER-kamrában ellenőriztük (495 sejt/ μ l) és meghatároztuk a kísérleti szuszpenzió szárazanyag tartalmát is (26,7 mg/liter). A kísérletek MAUCHA-kémcsőben folytak 2–2 párhuzammal. Az oxigén meghatározáson alapuló kísérletekhez a kémcsöveket buborékmentesen töltöttük meg a kísérleti szuszpenzióval, míg a C^{14} kísérletekhez 15–15 ml-t használtunk, melybe egy ampulla (4 μ Curie) aktív hidrokarbonát oldatot adtunk. A *Coelastrum* szuszpenziót három óra hosszat exponáltuk az oxigén meghatározáshoz és a C^{14} -kísérletekhez egyaránt.

A fotoszintézis mértékének változását a vízmélység függvényében a 2. táblázat-ban és az 1. ábrán mutatjuk be.

Ezek szerint az eredmények szerint a C^{14} -módszer és az oxigén meghatározáson alapuló mérés között, a 100 cm-es mélységben tapasztalható, minden valószínűség szerint kísérleti hibából adódó (az 1. ábra görbéi alapján a WINKLER-módszer eredménye túl alacsony!) eltérést nem számítva nincs különbség. Hasonló jó megegyezést talált WINBERG (1961) három különféle típusú tó természetes planktonjával, Belorussziában. (Vö. McAllister 1961a.)

A két módszer összehasonlítása nem mondható egyszerűnek és tekintve, hogy a jövőben mind többször lehet rá szükség, részletesebben kell foglalkoznunk vele. A két módszer közös alapra történő átszámításának érdekében foglalkoznunk kell a növények által megkötött széndioxid és az eközben felszabaduló oxigén arányával, hiszen az izotóp hidrokarbonáttal az elsőt, a WINKLER-féle módszerrel a másodikat mérjük. A szénasszimiláció bruttó képlete alapján az O_2/CO_2 hányados (PQ) eggyel egyenlő. Több kutató foglalkozott ezzel a kérdéssel (lásd részletesen az irodalmat RYTHER 1956), megállapítva, hogy a foto-

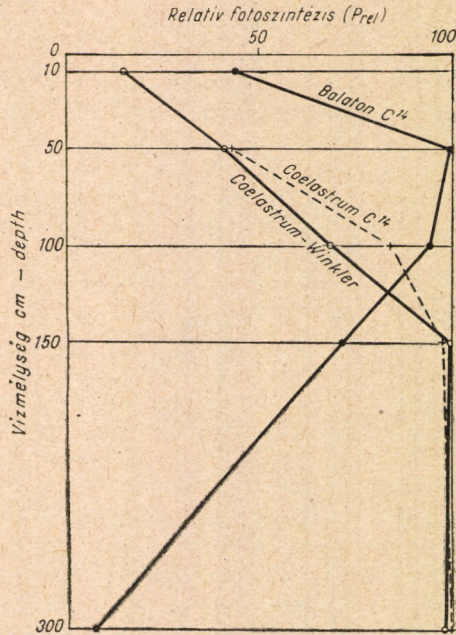
2. táblázat
Balatoni plankton-minta és *Coelastrum microporum* alga-szuszpenzió
fotoszintézisének változása a vízmélység függvényében

Table 2.
Changes in photosynthetic activity in a natural plankton sample and in
suspensions of pure cultured *Coelastrum microporum*, at different depths of
Lake Balaton

cm	Balatoni plankton 1961. május 4. 9-16 ^h $\frac{\mu\text{g HCO}_3}{100 \text{ ml}/7 \text{ óra}}$	<i>Coelastrum microporum</i> (1961 május 5. 10 ^h 30-13 ^h 30)					
		Winkler			C ¹⁴		
		$\frac{\mu\text{g O}_2}{1\text{mgSza}/1\text{óra}}$	$\frac{\text{mg O}_2}{10^6\text{sejt}/1\text{óra}}$	$\frac{\text{mg HCO}_3}{1\text{mgSza}/1 \text{ óra}}$	$\frac{\mu\text{g O}_2}{1\text{mgSza}/1 \text{ óra}}$	$\frac{\mu\text{g HCO}_3}{10^6\text{sejt}/1 \text{ óra}}$	$\frac{\text{mg O}_2}{10^6\text{sejt}/1 \text{ óra}}$
10	8,1	5,3	0,31	—	—	—	—
50	18,3	16,3	0,89	27,1	17,0	1,47	0,92
100	17,3	28,0	1,49	54,5	34,1	2,96	1,86
150	13,1	40,0	2,17	63,1	39,7	3,42	2,16
300	1,3	40,0	2,15	64,2	40,4	3,47	2,18
sötét	0,9	—	—	3,5	—	0,19	—

Notes: Sza = dry matter, sejt = cells, óra = hour, sötét = dark.

szintetikus kvociens a millió, elsősorban a rendelkezésre álló táplálék és fény, viszonyok adottságai szerint változik és rendszerint valamivel nagyobb, mint egy. RYTHER (p. 76) a két módszer átszámításához $PQ=1,25$ értéket ajánl-



1 ábra. Balatoni plankton minta és *Coelastrum* tisztatenyészet relatív fotoszintézisének változása a vízmélység függvényében.

Figure 1. Changes in relative photosynthesis (P_{rel}) in a natural plankton sample (Balaton, C¹⁴) and in suspensions of pure cultured *Coelastrum microporum* NÁG., at different depths of water.

STEEMANN NIELSEN és AABYE JENSEN (1957) $PQ=1,33$ értékkel dolgoztak (HARVEY 1955, 30). A mi kísérleteinkben, melyek nem standard laboratóriumi körülmények között folytak a PQ értéke a vízmélység szerint a következőképpen változott: 50 cm=1,15; 100 cm=0,98; 150 cm=1,21; 300 cm=1,19. Mint már említettük a 100 cm-en nyert érték biztosan valamilyen kísérleti hiba eredménye.

A második táblázatban a C^{14} -módszernél megadott oxigén értékeket az alábbi úton nyertük: először a hidrokarbonát értékét számítottuk át széndioxidra (1 mg $HCO_3=0,7213$ mg CO_2), majd a széndioxid átszámítása következett oxigénre: $PQ=1,2$, azaz $1,2 \mu M O_2=1 \mu M CO_2$, ebből $44,011 \mu g CO_2 = 1,232 \mu g O_2$; $1 \mu g CO_2 = 0,873 \mu g O_2$.

A másik igen fontos észrevétel, ami különösen az 1. ábra grafikonján látható és ami az elsődleges szervesanyag produkció becslésnél fontos tényezővé válhat az, hogy míg a *Coelastrum* tisztatenyészet fotoszintézisének maximuma a mélyebb, 150 cm alatti vízrétegben van, addig a balatoni mintáé a víz felső harmadában. A Balatonban eddig — technikai okokból — csak tisztatenyészetekkel próbálták a fotoszintézis szempontjából aktív vízréteget meghatározni (FELFÖLDY és KALKÓ 1958). A mérések eredménye azt mutatta, hogy az 1. ábra *Coelastrum* görbééhez hasonlóan, a Balatonban a felső, fénytúltelítettégi gátlás sokkal jelentősebb, mint az alsó vízrétegek fényszegény volta. Ez a kérdés még sok további mérést igényel, hiszen az egész víz-test átlagát kell meghatároznunk, amire egyedül a C^{14} -módszer alkalmas és már most érdemes ezzel kapcsolatban néhány gondolatot és feltevést rögzítenünk.

A *Coelastrum*-szuszpenzió és a balatoni plankton görbéje közti eltérés származhat abból az egyszerű tényből, hogy míg a plankton-mintát hét óra hosszat exponáltuk (9—16 óra közt), addig a sokkal töményebb *Coelastrum* szuszpenziót 3 óra hosszat és pedig a napfényes déli órákban (10^h30-tól 13^h30-ig) mikor a felső réteg megvilágítottsága maximális. Ezen kívül a balatoni sorozatot május 4-én függesztettük a tóba, mely ekkor zavarosabb volt (SECCHI=0,3—0,4 m), mint 5-én, a *Coelastrum* kísérlet idején (SECCHI=0,5—0,6 m).

A két féle görbe közti különbség az alga-sejtek különbözőségén is alapulhat. A *Coelastrum* tenyészet 0,98 g szárazanyagot tartalmazott literenként. Az ilyen sűrű szuszpenzióknak a fényelnyelése igen nagy. Az 1 cm-es réteg extinkciója vörös színre (S 61 szűrő a PULFRICH fotométeren) 2,25, ami azt jelenti, hogy a beeső fény 6%-át engedi át, vagyis fotoszintézis a 10 literes gömblombik külső 1—2 cm-es rétegében folyik csupán, ami az összes sejtek nem egészen 20%-át jelenti. A sejtek 80%-a tehát olyan milióben van, ahol nincs a fotoszintézishez elégséges fény mennyiség és csupán a buborékolás okozta turbulencia révén kerülnek időnként a lombik „aktív zónájá”-ba. Ezért a sejtek életük nagy részét fényszegény körülmények közt töltik, árnyék növények, melyeket a teljes napfény gátol fotoszintétikus tevékenységükben. Egész kapacitásukkal csak a víz mélyebb, árnyasabb rétegeiben működnek. Ez a tény figyelmeztet arra is, hogy a tisztatenyészetekkel történő munka eredményeit csak kellő óvatossággal szabad a természetes viszonyok tanulmányozására felhasználni.

Ki kell emelnünk még egy igen fontos szempontot. A 2. táblázatban és az 1. ábrán bemutatott kísérleteinket 1 m mélyről merített mintával végeztük. Nem lehetetlen, hogy a mélyebb szintekről vett minták a *Coelastrum* szuszpenzióhoz hasonlóan „árnyék-növény” típusú algákat tartalmaznak és ezeknél a *Coelastrum*-hoz hasonló görbe alakulna ki. Ilyen természetű, de időben lejárt-

szódó alkalmazkodás jelenségéről számolnak be STEEMANN NIELSEN és HANSEN (1961) tengeri viszonyok tanulmányozásakor. Saját eredményeink, különböző mélységből származó mintákkal (július 28-i sorozat az *I. táblázat*-ban) valószínűsítik ezt a feltevést, amennyiben a felszíni és az 1 m-ről származó minták

3. táblázat

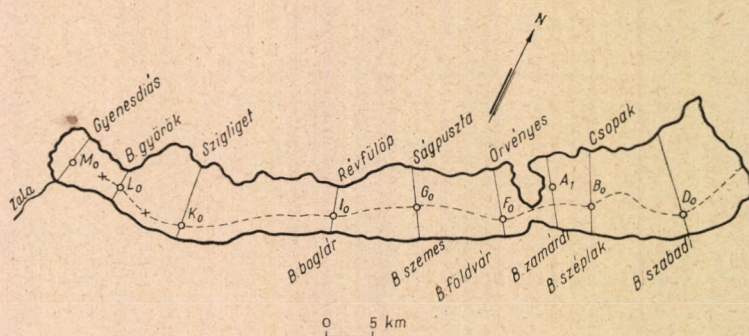
A fotoszintézis intenzitása a Balaton tíz különböző gyűjtőhelyéről 1 méter mélységből vett mintákban

Table 3.

Photosynthesis of samples taken from 1 metre depth at different localities of Lake Balaton (cf. figure 2.)

Gyűjtőhely Locations of sampling	1961. aug. 24.		1961. szept. 13.		1961. szept. 15.	
	$\mu\text{g HCO}_3^-$	Tihany =	$\mu\text{g HCO}_3^-$	Tihany =	$\mu\text{g HCO}_3^-$	Tihany =
	100 ml/6 óra	100	100 ml/6 óra	100	100 ml/6 óra	100
Keszthelyi-öböl közepe (M_0)	24,9	119,1	—	—	12,1	47,4
Balatonberény és Vonyar- vashegy közt (L_0 -tól 2,2 km)	—	—	—	—	14,4	56,4
Szigligeti-öböl (K_0 -tól 4 km)	18,2	87,0	—	—	23,3	91,3
Bolgár és Révfülöp közt (I_0)	26,4	126,3	—	—	34,9	136,8
Szemes és Ságpuszta közt (G_0)	41,3	197,6	—	—	34,9	136,8
Balatonföldvár előtt (F_0)	37,2	177,9	—	—	—	—
Tihany előtt (A_1)	20,9	100,0	11,7	100,0	25,5	100,0
Széplak és Csopak közt (B_0)	—	—	13,6	116,2	—	—
Balatonszabadi előtt (D_0) I.	—	—	39,6	338,4	—	—
Balatonszabadi II.	—	—	25,6	218,8	—	—

Note: óra = hour.



2. ábra. A gyűjtőhelyek vázlata. A K_0 -tól és L_0 -tól nyugatra látható kereszttel jelölt helyek kivételével a SEBASTYÉN OLGA (1960, 119) által kijelölt pontokon gyűjtöttünk.
Figure 2. Outline map of Lake Balaton, showing the localities at which samples were made. (See legenda for Table 3. on p. 62)

felső, fénytútelítettségéből eredő gátlása kisebb, mint a fenék mintáé, az alsó rétegek gátló hatása viszont a fenék minta esetében kisebb (17%), mint a felszíni (33%), vagy 1 m-ről vett populációé (38%). A kérdés további, alapos tanulmányozást igényel.

A fotoszintézis változását a Balaton egymástól távolieső részein három sorozatban tanulmányoztuk. Két ízben (aug. 24 és szept. 15) előző este utaztunk Keszthelyre a Biológiai Kutatóintézet LÓCZY LAJOS motorhajóján, ott hajnali 4-kor kezdtük a minták merítését, amit a 2. ábra térképén feltüntetett helyeken folytattunk (vö. SEBESTYÉN 1960, 119). Minden gyűjtőhelyen 1 m mélyről 5 liter vizet merítettünk MEYER palackkal. Megmértük a víz SECCHI átlátszóságát, hőmérsékletét 1 m mélyen és feljegyeztük a gyűjtés körülményeit. Tihanyba érve az alaposan felrázott mintákból háromszor 100 ml-használtunk a fotoszintézis méréshez (1 m mélyre függesztettük a mintákat és hat óra hosszát exponáltuk őket). A kísérletek természete miatt összehasonlítást csak 1—1 sorozaton belül tehetünk. Egy ízben (szept. 13) hajnalban futottunk ki Tihanyból és az északkeleti medence gyűjtőhelyein vettünk mintákat (2. ábra). Az anyag kezelése hasonló volt a dél-nyugati medencében végzett munkához. Az eredményeket a 3. táblázat tartalmazza.

A 3. táblázat-ban szereplő kísérletekhez használt minták gyűjtési adatai:

1961. augusztus 24.

- 4^h25. Keszthelyi-öböl közepe (= M₀). Szélcsend, csillapodó hullámozás. Vízmélység: 2,5 m; víz hőfoka 1 m-en 19,4, fenéken 19,0 C°; SECCHI méréshez sötét van.
- 5^h10. Szigligeti-öböl közepe (K₀-tól Ny-ra 4 km-rel). Gyenge DK-i szél. A csillapuló hullámok fodrosak. Vízmélység: 3,05 m; víz hőfoka 1 m-en 18,9, fenéken 18,8 C°; SECCHI: 0,32 m. A nap tenyérnyire a látóhatár felett.
- 6^h30. Boglár és Révfülöp közt (= I₀). Erős Ny-i szél, a hullámozás is erősödik. Vízmélység: 3,55 m; víz hőfoka 19,3 C° 1 m-től a fenéig; SECCHI: 0,37 m. Gyengén borulni kezd.
- 7^h05. Szemes és Ságpuszta közt (= G₀). Erős Ny-i szél, erős hullámozás. Vízmélység: 3,85 m; víz hőfoka 19,3 C° 1 m-től a fenéig; SECCHI: 0,34 m.
- 7^h55. Balatonföldvár előtt (= F₀). Erős ÉNy-i szél, nagy hullámok a Bozsai-öbölből. Vízmélység: 3,45 m; víz hőfoka 1 m-en 18,9, fenéken 18,8 C°; SECCHI: 0,36 m.
- 8^h30. Tihany előtt (= A₁). Közepes szél, közepes hullámozás. Vízmélység 2,70 m; víz hőfoka 1 m-en 18,6, fenéken 18,4 C°; SECCHI: 0,34 m.

1961. szeptember 13.

- 6^h00. Balatonszabadi előtt (= D₀). Mérsékelt szél, nagy lapos csillapodó hullámok. Vízmélység: 5,20 m; víz hőfoka 1 m-en 17,2 C°; SECCHI: 0,73 m. Balatonszabadi II. az első ponttól mintegy 300 m-re Ny-ra. Vízmélység: 5,10 m; hőfok 1 m-en 18,2 C°; SECCHI: 0,74 m.
- 6^h30. Széplak és Csopak közt (a B₀-ponttól kissé É-ra vízmélység: 3,40 m; hőfok 1 m-en 18,2 C°; SECCHI: 0,57 m.
- 7^h10. Tihany előtt (A₁) Vízmélység: 2,8 m; hőfok 1 m-en 18,3 C°; SECCHI: 0,65 m.

1961. szeptember 15.

- 5^h00. Keszthelyi-öböl közepe (= M_0). Csendes víz, szélcsend. Víz mélység: 2,5 m; víz hőfoka 1 m-en is, fenéken is 19,2 °C; SECCHI: 0,72—0,86 m (a szürkület miatt bizonytalan).
- 5^h15. Balatonberény és Vonyarcvashegy között (L_0 -tól 2,2 km-rel nyugatra). Erősödő szél, felszíni hullámzás. Vízmélység: 2,8 m; víz hőfoka 1 m-en 19,0, fenéken 18,6 °C; SECCHI: 1,18 m.
- 6^h05. Szigligeti-öböl közepén (K_0 -tól nyugatra 4 km-rel). Viharos szél, igen erős hullámzás (80 cm—1 m magas hullámok. SECCHI-t mérni nem lehet (0,5—0,8 m közt!). Vízmélység: kb. 3 m; víz hőfoka 1 m-en 18,9 °C.
- 7^h20. Boglár és Révfülöp közt (= I_0). Erős szél, kb. 20 cm magas hullámok; beborult. Vízmélység 3,20 m; víz hőfoka 19,4 °C 1 m-től a fenéig; SECCHI: 0,65 m.
- 8^h00. Szemes és Ságpuszta között (= G_0). Igen élénk hullámzás, (kb. 80 cm magas hullámok) erős szél. Vízmélység kb. 3,70 m; víz hőfoka 19,4 °C; SECCHI kb. 0,70 m (a hullámzás miatt alig mérhető).
- 9^h10. Tihany előtt (A_1). Vízmélység: 2,20 m; hőfok 0—2,2 m közt egyöntetűen 19,0 °C; SECCHI: 0,62 m.

Bár a különböző területekről származó méréseink (3. táblázat), mint a későbbiekben látni fogjuk, elég nagy hibával, a mintavétel módjának tökéletlenségével terhelték, mégis érdemes szemügyre vennünk ezeket a számokat. Az egyes gyűjtőhelyeken tapasztalt értékek közötti eltérés olyan nagy, hogy az egész tóra vonatkozó becslésnek semmiképpen sem hanyagolható el. Ha a Keszthelyi-öbölből származó minták fotoszintézisét vesszük például, azt látjuk, hogy ez, a Balatonnak igen sok szempontból különleges területe egyik sorozatban sem különült el egyértelműen a többi résztől. Augusztusban az átlagnál alig nagyobb, szeptemberben viszont jóval kisebb értékeket kaptunk benne.

A magyarázat egyszerű. Augusztus 23-án heves ÉNy-i szél a tavat alaposan felkeverte. 24-én, mintavételkor az egész tóban 0,32—0,37 m mélyen tűnt el a SECCHI korong; a Keszthelyi-öböl is alaposan felkeveredett. Szeptember 15-én viszont a víz tiszta, a SECCHI-átlátszóság a Keszthelyi öbölben 1,18 m volt (a reggeli 5 órai mérés a szürkület miatt nem megbízható). A fotoszintetikus tevékenység tehát ebben az esetben is a minta felkeveredett voltával párhuzamos. Világos, hogy a szeptember 15-i tisztára ülepedett víz 1 m mély rétegéből származó minta nem ad jellemző adatot a Keszthelyi-öböl egészében folyó fotoszintézisre vonatkozóan. Talán hasonló oka van annak a ténynek is, hogy Szemes és Ságpuszta közt mindkét esetben maximális érték adódott és, hogy a Balatonszabadi előtti minta is élénk fotoszintézisével tűnt ki. Ezek a mintavételi helyek a Balaton legszélesebb keresztmetszeteiben vannak, ahol elegendő hely van nagyméretű hullámzás, tehát alapos felkeverés kialakulására (vö. PATALAS 1961).

A Balaton különböző helyeinek összehasonlítására az 1 m mélységből vett minták vizsgálata nem alkalmas, mert vele inkább a Balaton víztömegeinek oly sokszor és sok szerző által hangsúlyozott szabálytalan inhomogenitását érzékeltük. A későbbi eszme-futtatások érdekében már most jegyezzük meg, hogy ez az inhomogenitás a víz felkeveredésének és ülepedésének függvénye.

Ha a 4. táblázat-ot vesszük szemügyre, melyben a havonként azonos módszerrel (1 m mélyről származó minta 1 m mélyre függesztve) végzett mérései

eredményeinket foglaltuk össze, semmiféle „évszakos” változást nem találunk, az adatok összevetése a víz zavarosságával azonban ismét igen figyelemreméltó.

Az élénk fotoszintézist eláruló értékek rendszeren kis átlátszóságú, felkevert vízzel esnek egybe. Érdekes kivétel ez alól a szeptember 14-i minta, mely

4. táblázat

Különböző időpontokban, 1 m mélyről merített balatoni plankton-minták fotoszintétikus tevékenysége ($\mu\text{g HCO}_3^-/100$ ml Balaton-víz)

Table 4.

Photosynthesis ($\mu\text{g HCO}_3^-/100$ ml Balaton-water) in plankton samples taken from depth of 1 m under the surface

	Délelőtt Forenoon		Délután Afternoon		Egész nap Whole day $\mu\text{g HCO}_3^-$
	$\mu\text{g HCO}_3^-$	Secchi cm	$\mu\text{g HCO}_3^-$	Secchi cm	
Május 4. sötét-dark	24,7 0,5	33	16,2 0,7	42	40,9 1,2
Május 5. sötét-dark	19,2 0,3	48	7,4 0,2	52	26,6 0,5
Június 29. sötét-dark	31,9 1,1	28	5,5 1,1	34	37,4 2,2
Június 30. sötét-dark	27,6 1,2	37	26,0 1,2	44	53,6 2,4
Július 27. sötét-dark	12,8 1,0	59	20,3 1,0	64	33,1 2,0
Július 28. sötét-dark	26,9 0,3	60	6,6 1,1	61	33,5 1,4
Augusztus 25. sötét-dark	19,9 0,4	40	31,9 0,6	43	51,8 1,0
Szeptember 14. sötét-dark	19,5 0,5	78	24,6 0,5	78	44,1 1,0

azonban egy nyárvégi, vízvirágzásra vezető *Microcystis* invázió kezdetével esett egybe. TAMÁS (1954) számolásai szerint a *Microcystis* maximális e/l értéke legtöbbször 1 m körül van. A 60 cm körüli, vagy ennél nagyobb átlátszósághoz $30 \mu\text{g HCO}_3^-/100$ ml Balaton-víznap fotoszintétikus fixálás tartozik, míg az $50 \mu\text{g HCO}_3^-/100$ ml/nap fotoszintézis értékeket mindig 30–40 cm átlátszóságú vízmintában mértük. A június 29-i, legzavarosabb (SECCHI: 28–34 cm) vízben találjuk a legintenzívebb délelőtti fixálást: $31,9 \mu\text{g HCO}_3^-$. Az egész napi értéket a túl alacsony délutáni eredmény rontja le. Ebből a táblázatból világlik ki legkézzelfoghatóbban az a tény, hogy a Balatonban a fenékről felkevert autotrófiás szervezetek milyen nagy szerepet játszanak a nyíltvíz termelési folyamataiban. A Balatonnal szemben, a mély tavakban a hullámok által felkevert vízben, annak megnövekedett fényelnyelése miatt a plankton termelése a zava-

rossággal párhuzamosan csökken. Jellegzetes sekély-tavi, sőt Balatoni probléma ez. Taglalására még visszatérünk.

Végül az expozíciós idő kérdését kell tárgyalnunk, mely természetes megvilágítással folyó kísérletnél elválaszthatatlan a napszakos változásokból adódó periódusosságtól, és mely körül élénk vita alakult ki a C^{14} -módszerrel kapcsolatban, mert a túl hosszú (12–24 óra hosszát tartó) expozíció alatt valószínűleg a légzés miatt lényeges radioaktivitás veszteség lép fel (RYTHER 1956, STEEMANN NIELSEN 1958, VOLLENWEIDER és NAUWERCK 1961).

5. táblázat

Különböző expozíciós idők hatása a fotoszintézis-mérés eredményére

Table 5.

Effect of lengths of exposure on the results of photosynthetic measurements

	A kísérlet ideje Time of exposition	A kísérlet hossza (óra) Duration of experiment (hours)	$\mu\text{g HCO}_3^-/100 \text{ ml}$ minta	cal/cm^2 1 méter mélyen cal/cm^2 at 1 metre depth
a)	4h30—8h00	3,5	6,4	22,5
	4h30—11h30	7,0	13,4	145,3
	4h30—15h00	10,5	17,4	285,6
b)	4h30—8h00	3,5	6,4	22,5
	8h00—11h30	3,5	11,5	122,8
	11h30—15h00	3,5	10,6	140,3
	15h00—18h30	3,5	9,7	64,7
c)	4h30—11h30	7,0	12,8	145,3
	11h30—18h30	7,0	20,3	205,0

Note = minta = sample

Saját méréseink (5. táblázat) is ezt mutatják. A kapott értékek az idő hosszával és az expozíció alatt az 1 m-es vízmélységbe jutó sugárzó energia mennyiségével is párhuzamosak. Pontos matematikai összefüggést azonban természetes milióban végzett kísérletnél nem is várhatunk elsősorban azért, mert a sekély Balatonban a matematikailag pontosan ki nem fejezhető felszíni gátlás (LEVRING és FISH 1956, VOLLENWEIDER 1956, FELFÖLDY és KALKÓ 1958, RODHE 1961) igen fontos szerepet játszik. A mérési technika okozta szórás nagyságrendjére következtethetünk, ha mindhárom sorozatból kiszámítjuk a fél négytől tizenegyig tartó időszak alatti hidrokarbonát fixálást. Ez a. — sorozatban 13,4 μg , b.-ben 17,9 μg , c.-ben 12,8 μg . A két osztatlan lefutású kísérlet jó párhuzamot adott (13,4 és 12,8), a két részletben nyert eredmény (b.-sorozat: 6,4 + 11,5 = 17,9 $\mu\text{g HCO}_3^-$) kissé magas. Még feltűnőbb az eltérés a leghosszabb, tíz és fél órás expozíciónál. Az egyfolytában kitett minta 17,4 μg hidrokarbonátot fixált, míg a b. sorozat három részletperiódusa alatt 28,5 $\mu\text{g HCO}_3^-$ fixálódását mértük.

Ez a jelenség részben a fitoplankton természetében keresendő. Tengeri planktonnal végzett kísérletekkel a fotoszintézis napszakos ritmusát (maximum

reggel és délelőtt, minimum délben és délután) jól bizonyították (DOTY és OGURI 1957) sőt a plankton klorofill tartalmának teljesen hasonló természetű változását is kimutatták (YENTSCH és RYTHER 1957). A mienkhez teljesen hasonló eredményről számolnak be VOLLENWEIDER és NAUWERCK (1961) ill. OHLE (1961) édesvízi kísérletek alapján. OHLE az algasejtek jóllakottságával magyarázza ezt a periodicitást és rámutat, hogy a vízmozgás milyen fontos szerepet játszik a fotoszintézis normális lefolyásában.

A mi kísérleteink egy kora hajnalban merített minta aliquot részeivel történtek, tehát a populáció megváltozását ki kell kapcsolnunk a lehetőségek közül. A hosszú expozíció — a felsorolt szerzők tapasztalatai szerint — hamis lehet valamely tápláló anyag elfogyása, a fotoszintétikus apparátus gátlása, a sejtek asszimilátumokkal történő telítődése vagy a fixált C^{14} újra kilégzése folytán. A rövid expozíciók hibája a mi kísérlet sorozatunkban az lehet, hogy a plankton tartalmú vízminta a kísérletek beállításáig a laboratóriumban elégtelen fényen állt, így a benne lévő autotrofiás lények tartaléktáplálékaik egy részét ellelegezheték és az így kiéhezett sejtek fotoszintétikus kapacitása megnőhetett. Alga tömegtenyészetben is gyakran tapasztaltuk, hogy a reggeli, fehérjedús éhező sejtekből álló szuszpenzió délig sokszorosos több anyagot asszimilál, mint a déli, szénhidrát tartalmában feldúsult „jóllakott” sejtek tömege (az asszimilációt itt a szuszpenzió száraz-anyag tartalmának változásával mértük).

A 4. táblázat-ban is megfigyelhető, hogy három eset kivételével a délutáni fixálás értékei kisebbek.

A kérdés pontos eldöntése további laboratóriumi élettani kísérleteket kíván természetes plankton populációval is és alga tisztatenyészetekkel is. VOLLENWEIDER és NAUWERCK technikailag a nap első felére terjedő expozíció alatt fixált szerveszén kétszeresét tartják helyesnek, mert feltételezésük szerint a délutáni gátlás egy része csak az üvegben levő, a környezettől izolált mintában lép fel.

Szóljunk néhány szót végül a produkció kiszámításának problémájáról. A tő sekélysege miatt az irodalomban talált szellemesebb szellemesebb matematikai formulák (TALLING 1957, VOLLENWEIDER 1956, STEEMANN NIELSEN 1958, RYTHER 1956a stb.) a Balatonban nem használhatók, mert ezek mindegyike a víztömeg fényelnyelésének törvényszerűségén alapul. A mély tavakban a fénytúltelítettség okozta gátlás rétege a fény-szegényedés rétegéhez képest elhanyagolható, míg a Balatonban az egész vízréteg $1/6$ — $1/3$ része eshet bele. Részben az a tény, hogy ennek matematikai kifejezése nem lehetséges (RODHE 1961, 309), részben, hogy a Balaton fényklímája roppant labilis, néha órák alatt megváltozik, és végül, hogy az optikai megváltozás a víztömegben levő autotróf szervezetek függőleges eloszlásának megváltozásával párhuzamos, a produkció kiszámítására más utat kell keresni. Az 1958-ban közölt grafikus módszerhez (FELFÖLDY és KALKÓ 1958) legalább 8 mélységben kell mérést végezni, ami — különösen a szűrés elhúzódása miatt — fenyeget hibával.

Az 1. táblázat-ban közölt júniusi és júliusi méréseink adataiból a napi produkciót a következőképpen közelíthetjük meg. Minden mélységre azt a fotoszintézis értéket használjuk, amit az eredeti mélységben mértünk (jún. 29: felszín = 21,4, 1 m = 31,9, 3 m = 3,2 $\mu\text{gHCO}_3^-/100$ ml Balaton-víz/6^h). A korrekció nélküli számokból levonjuk a sötét értéket és mindegyikhez hozzáadjuk az így nyert érték 11%-át (vö. 42. o.). Ez a bruttó fotoszintézis értéke $\mu\text{g HCO}_3^-/100$ ml Balatonvíz/6 óra egységben, melyet elemi szénre számítunk

át ($\times 0,197$) majd $\text{mg C/m}^3/\text{nap}$ ($\times 20$) egységben fejezünk ki. Ezután felbecsüljük, hogy a három mélységben mért szén fixálás 3 m mély, 1 m^2 alapú vízoszlopnak milyen vastag rétegeiben érvényes? A jún. 29-i esetben a felszíni adatot a felső 50 cm-ben ($= 0,5 \text{ m}^3$), az 1 m mélyen mértet 50 cm-től 2 m mélységig ($= 1,5 \text{ m}^3$), a fenéken mértet 2 és 3 között ($= 1 \text{ m}^3$) tartjuk érvényesnek. A három mélységre számított $\text{mg C/m}^3/\text{nap}$ értékeket megszorozzuk az így nyert m^3 -ekkel, a szorzatokat pedig összeadjuk. Így kapjuk meg a Balaton 1 m^2 -én történő termelést a kérdéses napra mg C/m^2 egységben. Ha csak az 1 m-es értéket vesszük alapul, az ott nyert m^3/nap adatot hárommal szorozzuk (3 m-es vízoszlop) (6. táblázat).

Ez a táblázat amellet, hogy megközelítőleg tájékoztat a Balaton nyári produktivitásának nagyságrendjéről, jól illusztrálja az inhomogenitásból adódó nehézségeket, pontatlanságot is. Az első ábrán alapuló és a rétegzettséget figyelembe vevő júniusi és júliusi számok elárulják, hogy a rétegzettség szerinti munka közel azonos (258, 280 $\text{mg C/m}^2/\text{nap}$) adatokat ad. Ha a júniusban az 1 m mélyről vett minta 1 m mélyen nyert értékét hárommal szorozzuk, túl nagy értéket (408) kapunk, mert az 1 m mélységben a hullámozás miatt sok autotróf szervezet volt és ott még elég sok fény állt rendelkezésükre. A júliusi 1 m-es adat háromszorosa nagyságrendileg nem üt el a teljes profilból számítottól. Az 1. táblázat-ból látható, hogy a három mélység adata közel áll egymáshoz (23,8, 26,9, 27,0); az alul elhelyezkedő réteg alga-gazdagságát a csökkentett fény mennyiség egyenlíti ki.

6. táblázat : A napi produkció (mg C/m²/nap) kiszámítása néhány mérésünk alapján (vö. 1. és 4. táblázat)

Table 6. Daily production rates (mg C/l m²/day) calculated from some photosynthetic measurements (cf. table 1 and 4)

	mg C/m ² /nap	Secchi m
1. Június 29 (3 szint)	258	0,3
2. Július 28 (3 szint)	280	0,6
3. Június 29 (az 1 m-en kapott érték $\times 3$)	408	0,3
4. Július 28 (az 1 m-en kapott érték $\times 2,5$)	290	0,6
5. Május 4 (az 1 m-en kapott érték $\times 3$)	261	0,4
6. Május 5 (az 1 m-en kapott érték $\times 3$)	171	0,5
7. Június 29 (az 1 m-en kapott érték $\times 3$)	232	0,3
8. Június 30 (az 1 m-en kapott érték $\times 3$)	336	0,4
9. Július 27 (az 1 m-en kapott érték $\times 3$)	204	0,6
10. Július 28 (az 1 m-en kapott érték $\times 3$)	210	0,6
11. Augusztus 25 (az 1 m-en kapott érték $\times 3$)	333	0,4
12. Szeptember 14 (az 1 m-en kapott érték $\times 3$)	282	0,8

A 6. táblázat alsó részén látható, a 4. táblázat adatain alapuló eredményekről ugyanazt mondhatjuk itt is: a 250 mg C/m^2 feletti értékeket mindig felkevert vízből vett mintákban kaptuk, míg a tisztavízűek, a július 28-i példához hasonlóan 200 mg körüli értékeket adtak (a szeptemberi magas érték a *Microcystis* invázió miatt).

Az eredmények megvitatása

Az eddigi kísérletek alapján megállapítható, hogy a radioaktív izotop szénnel jelzett hidrokarbonát segítségével (C^{14} -módszer) a Balaton természetes algapopulációinak fotoszintetikus tevékenysége jól megmérhető. Tekintve, hogy a sötétben történő széndioxid, illetőleg hidrokarbonát fixálás valamivel nagyobb, mint a tengerben, sötét kontrollt minden sorozathoz kell beállítani, nem tanácsos azt valamiféle átlagértékkel helyettesíteni. Ami a kihelyezés idejének kérdését illeti, a módszer érzékenysége annak egy órára való csökkentését is lehetővé teszi. Az egész napi fotoszintézis mérésekor ugyanannak a mintának több periódusban történő expozíciója természetes körülmények között jóval magasabb értéket nyújtott, mint az egyhuzamban tartó kihelyezés. Ennek okát és a két módszer közül a helyesebb kiválasztását további kísérleteknek kell eldönteni. Minden esetre meg kell jegyeznünk, hogy a rövid expozíció percre pontos lerakást és felszedést igényel, ami a szabadföldi kísérleteknél alig vihető keresztül. Produkció-biológiai vizsgálatokra a félnapos (6 órás) expozíciót tartjuk egyelőre legjobbnak (vö. VOLLENWEIDER és NAUWERCK 1961, HOOPER *et al.* 1961).

Ujból megerősítettük azt a tényt, hogy a Balatonban törvényszerű és hosszantartó rétegzettség nincs és nem is lehet, mert a fotoszintetizáló mikroorganizmusok elhelyezkedését a szeszélyes szél-, illetve hullámjárás döntően befolyásolja. Ugyanígy nem találunk semmiféle határozott irányú évszakos (nyár—ősz) változást sem, sőt a Balaton mélységi hossz-tengelyében végzett gyűjtéseink sem nyújtottak egyöntetű és egyértelmű képet. A sikertelenség oka elsősorban a mintavétel módszertani nehézségeire vezethető vissza.

A Balaton nyíltvizének elsődleges szerves anyag-termelését végző algapopuláció esetében különleges, más jól átkutatott tavak hasonló élőlénycsoportjától (fitoplankton) merőben eltérő viszonyokat találunk. Ez a kérdés mondhatni egykorú a Balaton tudományos tanulmányozásával és először ENTZ G. jun. (1904) fogalmazta meg, mikor hangsúlyozta, hogy „a Balaton planktonjáról csak akkor beszélhetünk, ha a plankton fogalmát egészen tág értelemben vesszük. A tónak csekély mélysége következtében nagy kiterjedésű felszínre ellenéresinc olyan tipikus planktonja, mint amilyen a tetemesen mélyebb külföldi tanulmányozott tavaknak, mert a gyakori szelek és viharok fenekestől felforgatják a vizet* és így a tó ún. planktonjába pelágikus szervezeteken kívül fenéklakók is állandóan belekerülnek. Független rétegzettség csak napokig tartó szélcsend után, vagy a jég alatt található.” Az első nagyobb szabású „plankton” tanulmány (ENTZ G., KOTTÁSZ és SEBESTYÉN 1937) következetesen bioszesztont használ a plankton kifejezés helyett, a fitoplankton helyett pedig fitoszesztont. Méréseink ennek az elnevezésnek szigorúan

*PATALAS (1961) hatvankilenc lengyelországi tavon végzett morfometrikus mérés alapján megkísérelte a sekély tavak elméleti felkeveredés-mélységét kiszámítani. $E = 4,4 \sqrt{D}$, ahol E az epilimnion mélysége m-ben, D = a tó közepes tegelyhosszúsága km-ben (a maximális hosszúság és maximális szélesség összegének a fele), $4,4$ = tapasztalati faktor. Ha a Balaton két medencéjét külön vesszük (hiszen a tihanyi szűkület a hullámzást csökkenteti), akkor az északkeleti medencében ($h = 23,3$ km, $sz = 12,5$ km) $E = 18,6$ m, a déliben ($h = 53,0$ km, $sz = 10,4$ km) $E = 24,8$ m. Ezek szerint az értékek szerint a tó nagy felülete miatt az epilimnion alsó határa 18—24 m mélységben lenne. Az értékek, ha az uralkodó szélirány és a meder alkata miatt helyesebbnek látszó tószélességgel számolunk $E = 15,5$, ill. $14,0$ m.

helyes voltát, talán minden eddigi munkánál kézzelfoghatóbban bizonyítják.* Ugyanebben a munkában találjuk azt a megállapítást is (p. 31), hogy a nem pelágikus kovamoszatok nagy tömegű megjelenése a szesztomban nemcsak a hűvös vízzel, hanem az ugyanakkor uralkodó szeles időjárással is kapcsolatba hozható. A felkeveredés és leülepedés fontosságát és a víztömegben lebegő nem pelágikus fajok gyakoriságát azóta több szerző, mennyiségi vizsgálatok alapján is hangsúlyozta (NAGY 1939, 251, SZEMES 1939, 307, ENTZ G. és SEBESTYÉN 1946, 257, 261, SEBESTYÉN, TÖRÖK és VARGA 1951, 111, SEBESTYÉN 1953, 175, TAMÁS 1954, ENTZ B. 1954 stb.). Tekintve, hogy a tó sekély medencéjét még zavaros víz esetében is annyira átvilágítja a napsugár, hogy a növényi életnek fényhiány — a tihanyi kút 11 m mély vizét nem számítva — sehol sem vet gátat (ULLYOTT és KNIGHT 1938, ENTZ G. és SEBESTYÉN 1946, FELFÖLDY és KALKÓ 1958, FELFÖLDY 1960), a fenéken élő fitobentosz (elsősorban könnyen ülepedő kovamoszatok) nemcsak a víz tömegében felkavarva, hanem állandóan és a Balaton egész fenekén képes működni (SEBESTYÉN 1953, 175).

A Balaton mikrofitobentoszának kvantitatív felbecsülését TAMÁS GIZELLÁVAL közösen ENTZ B. (1954, 441) kísérte meg, de ennek a fontos szerepet játszó csoportnak tényleges szerepéről szóló igazolt ismereteink, a vizsgálatok rendkívül nagy módszertani nehézségei miatt, jóformán semmivel egyenlők. Becslésük eredményeként a mikrofitobentosz nyári biomasszáját az igazi plankton mintegy 300-szorosának veszik, rámutatva arra a tényre, hogy a két csoportot élesen elválasztani a Balatonban lehetetlenség.

A fenéküledék algái tulajdonképpen csak a jégtakaró alatti nyugodt vízben élnek tartósan a fenéken, egyébként a szél okozta hullámzás hatására hosszabb-rövidebb ideig a víztömegben tartózkodnak és a víz különböző mélységű rétegében SEBESTYÉN O. szavaival szólva, mintegy szemipelágikus életmódot folytatnak. Ezek a formák a víz-dinamika változásaival aztán szeszélyes és ki nem számítható egyenlőtlenégeket okoznak a víz tömegében fotoszintetizáló szervezetek vertikális eloszlásában. Mintáink ennek pillanatnyi helyzeteit rögzítik csupán. (Lásd még PROWSE 1955, RODHE 1958.)

A dolgozatunkban tárgyalt kísérleti eredmények megnyugtatóan afelől, hogy még a lebegő moszatokban szegényes Balatonban is nagy pontossággal meg tudjuk mérni a fotoszintézis intenzitását. A fitobentosz itt részletesen kifejtett idő és hely szerint szeszélyesen változó térbeli eloszlása okozta hiba áthidalása maradt jóformán az egyetlen megoldásra váró módszertani feladat.

Két út kínálkozik az egész víztömegben működő fotoszintézis pontos meghatározására. Az egyik a különböző mélységből merített, majd ugyanoda visszafüggesztett minták segítségével ennek a rétegzettségnek pillanatnyi állapotát igyekeznék rögzíteni, a másik a nagy vihar alatti, vagy azt közvetlenül követő mintavétellel a természet által mintegy homogenizált vízből vett mintában határozhatná meg a fotoszintézis „átlagos” értékét. Az első nehézkes, mert a nagyszámú 5—6 mélységből 2—3 párhuzam) fotoszintézis-mérés a munka, különösen a szűrés elhuzódásával okoz hibát, a felkavart Balatonban pedig a nagymennyiségű szerves törmelék árnyékoló, hidrokár-

* Sebestyén Olga véleménye szerint a plankton és bioszesztomban elnevezés használata felfogás és terminológia dolga. A Balaton víztömegében előforduló szervezetek összességét nyugodtan illethetjük a plankton névvel, annak hangsúlyozásával, hogy abban az euplanktonikus tagok mellett mindig, ritka kivételes eseteket nem tekintve, planktofil és planktoxén elemek is találhatók.

bonátot adszorbeáló és a szűrést nehezítő tulajdonsága miatt nehéz a mérés. Kísérleteket folytattunk a víz egységnyi térfogatában található klorofill meghatározására és felhasználására a produkció-beclsésben, hiszen a C^{14} -módszerrel az úgynevezett asszimiláció számot könnyűszerrel meghatározhatjuk, de ezt a kérdést másutt kívánjuk tárgyalni.

Összefoglalás

Annak megállapítása után, hogy a Balaton autotróf szervezetekben aránylag szegény nyíltvizében más módszer nem ad megbízható eredményt, 1961 nyarán módszertani kísérleteket végeztünk a Balatonban élő fitoszteszton fotoszintetikus tevékenységnek megmérésére radioaktív szén izotóppal jelzett hidrokarbonát asszimiláltatásával. Megállapításaink közül fontosabbak:

1. 100 ml merített Balaton-vízben található asszimiláló szervezetek fotoszintézisét a C^{14} -módszerrel jól megmérhetjük már egy óra expozíció után is. A fotoszintézis rutin mérésére, a produktivitás kiszámítására fél napos, reggeltől délig és déltől estig tartó méréseket tartunk célszerűnek, $4 \mu\text{Curie}$ aktivitás alkalmazásával. A Balatonnál több planktonot tartalmazó vizekben (pl. a tihanyi Belső-tó) a radioaktivitás csökkenthető és elég a 100 ml-nyi exponált vízminta alikvot részeinek szűrése is.

2. A Balaton-víz egységnyi térfogatának fotoszintetikus kapacitása nagyon labilis érték, mert a mintában található fotoszintetizáló szervezetek minőségét és mennyiségét a sekély víz dinamikai viszonyai döntően befolyásolják, vagyis az, a szél és hullámozás kavará hatásának és az algák ülepedő képességének függvénye. Határozott vertikális rétegződésre nem találtunk bizonyítékot és nem tapasztaltunk a vizsgált időszakban jellegzetes évszakos változást sem. A tájékozódó és elsősorban módszertani jellegű mérés sorozatokból nem állapítható meg, hogy a talált regionális különbségek mennyire állandóak? A víz zavarossága és a benne mért fotoszintézis érték közt pozitív kapcsolat van, ami fenéklakó bentikus algák felkeveredésével magyarázható.

3. A nyert adatok lehetővé teszik az első beclséseket a Balaton elsődleges termelésének meghatározására (171—408 mg C/m²/nap, a nyár végén és ősszel), de pontos érték megállapítására több féle módszerrel folytatott igen részletes további vizsgálatok szükségesek. Folytatni kell az in situ méréseket változatos időjárási viszonyok közt, különböző mélységből vett és ugyanoda visszafüggesztett minták expozíciójával. Ki kell dolgoznunk, egy, a fényteltési görbék felvételére alkalmas laboratóriumi módszert és megmérünk azt különböző mélységből vett minták esetében. Vizsgálni kell a kapcsolatot a klorofill tartalom és a telítési fotoszintézis értékek között.

4. Jó megegyezést tapasztaltunk a WINKLER szerint mért O_2 és a C^{14} -módszer eredményei közt *Coelastrum microporum* tisztatenyésszettel végzett kísérletekben. Az O_2/CO_2 hányados (PQ) értéke a vizsgált esetekben 1,15—1,21 közt változott. További fontos feladat a PQ alakulásának tanulmányozása természetes körülmények közt, természetes alga-populációkkal, valamint a C^{14} -módszer korrekciójához szükséges adatok (sötét széndioxid fixálás, a légzés és fotoszintézis aránya, az expozíció során képződött jelzett fotoszintézis termékek légzés alatti felhasználódásának mértéke, stb.) meghatározása.

Hálás köszönetünket fejezzük ki Dr. SEBESTYÉN OLGA tudományos osztályvezetőnek sokoldalú segítségével és a kézirat szakszerű átnézése során nyújtott tanácsaiért. F. KALKÓ ZSUZSA és BALOGH ESZTER a kísérletek során fejtettek ki hasznos tevékenységet. DOBOS GYULA a Biológiai Kutatóintézet motorhajó vezetője nemcsak a szokatlan időpontokban végzett utak zavar-talan lefutását biztosította, de nagy hozzáértéssel segített a gyűjtések során is. Fogadják mindnyájan e helyen is őszinte köszönetünket.

IRODALOM

- BEILER, A. und E. SCHRATZ (1937): Zur Methodik der CO₂-Bestimmung auf konduktometrischem Wege. — *Jb. wiss. Bot.* **85**, 355—367.
- DOTY, M. S. and M. OGURI (1957): Evidence for a photosynthetic daily periodicity. — *Limnol. and Oceanogr.* **2**, 37—40.
- ENTZ, B. (1954): A Balaton termelésbiológiai problémái. — *MTA. Biol. Orr. Tud. Oszt. Közl.* **5**, 433—448.
- ENTZ, G. jun. (1904): Beiträge zur Kenntnis des Planktons des Balaton-Sees. — *Res. Wiss. Erforsch. Balatonses*, II, 1, Anh. 1—36.
- ENTZ G., KOTTÁSZ J. és SEBESTYÉN O. (1937): Quantitatív tanulmányok a Balaton bioestonján. — *Quantitative Untersuchungen am Bioeston des Balatons.* — *Magy. Biol. Kut. Munk.* **9**, 1—152.
- ENTZ, G. † und O. SEBESTYÉN (1946): Das Leben des Balaton-Sees. — *Arb. Ung. Biol. Forschungsinst.* **16**, 179—411.
- FELFÖLDY, L. J. M. (1960): Apparent photosynthesis of *Potamogeton perfoliatus* L. in different depths of Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **27**, 201—208.
- FELFÖLDY L. és F. KALKÓ Zs. (1958): A vízalatti fényviszonyok és a fotoszintézis összefüggése a Balatonban, 1957 nyarán. — *Annal. Biol. Tihany* **25**, 303—329.
- GAARDER, T. and H. H. GRAN (1927): Production of plankton in the Oslo Fjord. — *Rapp. Cons. Explor. Mer* **42**, 1—48.
- GAIL, F. W. (1922): Photosynthesis in some red and brown algae, as related to depth and light. — *Publ. Puget Sound Mar. (Biol.) Sta.* **3**, 177—193.
- HARVEY, H. W. (1955): The chemistry and fertility of sea waters. — Univ. Press, Cambridge, 1—224.
- HOOPER, E. F., H. A. PODOLIAK and S. F. SNIESZKO (1961): Use of radioisotopes in hydrobiology and fish culture. — *Trans. Amer. Fish. Soc.* **90**, 49—57.
- HORTOBÁGYI T. (1959): Algák a Balatonból. — *Annal. Biol. Tihany* **26**, 329—342.
- HORTOBÁGYI T. (1959a): Nyári phytosestón és teratológiai vizsgálatok Balatonbogláron. — *Az Egri Ped. Főisk. Évk.* **5**, 507—530.
- JACKSON, D. F. and J. MCFADDEN (1954): Phytoplankton photosynthesis in Sanctuary Lake, Pymatuning Reservoir. — *Ecology* **35**, 1—4.
- JÖNSSON, B. (1903): Assimilationsversuche bei verschiedener Meerestiefen. — *Nyt. Mag. Nat.* **41**, 1—22.
- KUZNYECOV, S. I. (1955): Izspozovanie radioaktivnoj uglekiszlotü C¹⁴ dlja opredelenija szravnitejnoj velicsinü fotoszintezä i hemoszintezä rjädë ozer razlicsnüh tipov. Izotopii v mikrobiologii. Tr. Konf. po primen. mecsenüh atomov v mikrobiologii, Moszkva 126—135.
- LASTOCHKIN, D. (1945): Achievement in Soviet hydrobiology of continental waters. — *Ecology* **26**, 320—331.
- LEACH, W., D. R. MOIR and H. F. BATHO (1944): An improved arrangement for the measurement of carbon dioxide output of respiring plant material by the electrical conductivity method. — *Canad. J. Res.* **22**, 133—142. (*Exper. Sta. Rec.* **92**, 30, 1945.)
- LENZ, F. (1928): Einführung in die Biologie der Süßwasserseen. — Springer, Berlin, 1—221.
- LEVRING, T. and G. R. FISCH (1956): The penetration of light in some tropical East African waters. — *Oikos* **7**, 98—109.
- LÖNNERBALD, G. (1929): Biologische Untersuchungen in einigen Seen im Anebodagebiet. — *Bot. Not.* **1929**, 405—426.

- LUND, J. W. G. and J. F. TALLING (1957): Botanical limnological methods with special reference to the algae. — *Bot. Rev.* **23**, 489—583.
- MAUCHA R. (1923): A fényintenzitás és hőmérséklet befolyása a phytoplankton fotoszintetikus folyamatának reakciósebességére. — *Magy. Chem. Folyóirat* **29**, 36—49.
- MAUCHA, R. (1924): Upon the influence of temperature and intensity of light on the photosynthetic production of nannoplankton. — *Verh. int. Ver. Limnol.* **2**, 381—401.
- MAUCHA, R. (1945): Hydrochemische Halbmikro-Feldmethoden. — *Arch. f. Hydrobiol.* **41**, 352—391.
- MCALLISTER, C. D. (1961): Decontamination of filters in the C^{14} method of measuring marine photosynthesis. — *Limnol. and Oceanogr.* **6**, 447—450.
- MCALLISTER, C. D. (1961a): Observations on the variation of planktonic photosynthesis with light intensity, using both the O_2 and C^{14} methods. — *Limnol. and Oceanogr.* **6**, 483—484.
- MCALLISTER, C. D., T. R. PARSONS and J. D. H. STRICKLAND (1960): Primary productivity at Station „P” in the Northeast Pacific Ocean. — *J. Cons. Int. Expl. Mer.* **25**, 240—259.
- MCQUATE, A. G. (1956): Photosynthesis and respiration of the phytoplankton in Sandusky Bay. — *Ecology* **37**, 834—839.
- MYERS, J. and J. A. JOHNSTON (1949): Carbon and nitrogen balance of Chlorella during growth. — *Plant Physiol.* **24**, 111—119.
- NAGY I. (1939): A Balaton phytoplanktonjának quantitív vizsgálata. I. A Balaton phytoplanktonja verticalis eloszlása Tihanyban 1938. VIII. 16—20-ig. — *Magy. Biol. Kut. Munk.* **11**, 251—257.
- NYGAARD, G. (1955): On the productivity of five Danish waters. — *Verh. int. Ver. Limnol.* **12**, 123—133.
- OHLE, W. (1958): Diurnal production and destruction rates of phytoplankton in lakes. — *Rapp. Cons. Explor. Mer* **144**, 129—131.
- OHLE, W. (1961): Tagesrhythmen der Photosynthese von Planktonbiocoenosen. — *Verh. int. Ver. Limnol.* **14**, 113—119.
- PATALAS, K. (1961): Wind- und morphologiebedingte Wasserbewegungstypen als bestimmender Faktor für die Intensität des Stoffkreislaufes in nordpolnischen Seen. — *Verh. int. Ver. Limnol.* **14**, 59—64.
- PROWSE, G. A. (1955): The role of phytoplankton in studies of productivity. — *Verh. int. Ver. Limnol.* **12**, 159—163.
- PÜTTER, A. (1924): Der Umfang der Kohlensäurereduktion durch die Planktonalgen. — *Pflüg. Arch. Ges. Physiol.* **205**, 293—312.
- PÜTTER, A. (1926): Atmung und Assimilation in Canarenstrom. — *Arch. f. Hydrobiol.* **17**, 597—627.
- RODHE, W. (1958): Primärproduktion und Seetypen. — *Verh. int. Ver. Limnol.* **13**, 121—141.
- RODHE, W. (1961): Die Dynamik des limnischen Stoff- und Energiehaushaltes. — *Verh. int. Ver. Limnol.* **14**, 300—315.
- RUTNER, F. (1926): Über die Kohlensäureassimilation einiger Wasserpflanzen in verschiedenen Tiefen des Lunzer Untersees. — *Int. Rev. Hydrobiol.* **15**, 1—30.
- RUTNER, F. (1949): Die Veränderung des Äquivalentleitvermögens als Mass der Karbonatassimilation der Wasserpflanzen. — *Schweiz. Z. Hydrol.* **11**, 72—89.
- RYTHER, J. H. (1956): The measurement of primary production. — *Limnol. and Oceanogr.* **1**, 72—84.
- RYTHER, J. H. (1956a): Photosynthesis in the Ocean as a function of light intensity. — *Limnol. and Oceanogr.* **1**, 61—70.
- RYTHER, J. H. and R. F. VACCARO (1954): A comparison of the O_2 and C^{14} methods of measuring marine photosynthesis. — *J. Cons. Int. Expl. Mer.* **20**, 25—34.
- SEBESTYÉN O. (1933): A Leptodora Kindtii Focke (Crustacea, Cladocera) napi vertikális vándorlása és az azt befolyásoló tényezők a Balatonban. — *Magy. Biol. Kut. Munk.* **6**, 104—118.
- SEBESTYÉN, O. (1947): Cladocera studies in Lake Balaton. I. Mud-living Cladocera and muddy bottom as environment. — *Arch. Biol. Hung.* **17**, 1—16.
- SEBESTYÉN O. (1953): A Balaton táplálékforgalmáról. — *Hydrol. Köz.* **33**; 172—176.
- SEBESTYÉN O. (1959): A Ceratium hirundinella (O. F. Müller) Schrank ökológiai helye a plankton-társulásban és a tavi életben. — *Annal. Biol. Tihany* **27**, 265—275.

- SEBESTYÉN O. (1960): Horizontális planktonvizsgálatok a Balatonon. I. Tájékozódás a planktonrákok horizontális elterjedéséről. — *Annal. Biol. Tihany* **27**, 115—130.
- SEBESTYÉN O., TÖRÖK P. és VARGA L. (1951): Mennyiségi planktontanulmányok a Balatonon. — *Annal. Biol. Tihany* **20**, 69—125.
- SMITH, J. B., M. TATSUMOTU and D. W. HOOD (1960): Carbamino carboxylic acids in photosynthesis. — *Limnol. and Oceanogr.* **5**, 425—431.
- STEEMANN NIELSEN, E. (1951): Measurement of the production of organic matter in the sea by means of carbon-14. — *Nature* **167**, 684—685.
- STEEMANN NIELSEN, E. (1952): The use of radio-active carbon (C^{14}) for measuring organic production in the sea. — *J. Cons. Int. Explor. Mer* **18**, 117—140.
- STEEMANN NIELSEN, E. (1955): The interaction of photosynthesis and respiration and its importance for the determination of ^{14}C discrimination in photosynthesis. — *Physiol. Plant.* **8**, 945—953.
- STEEMANN NIELSEN, E. (1958): Experimental methods for measuring organic production in the sea. — *Rapp. Cons. Explor. Mer* **144**, 38—46.
- STEEMANN NIELSEN, E. (1959): Untersuchungen über die Primärproduktion des Planktons in einigen Alpensees Österreichs. — *Oikos* **10**, 24—37.
- STEEMANN NIELSEN, E. (1960): Productivity of the oceans. — *Ann. Rev. Plant Physiol.* **11**, 341—362.
- STEEMANN NIELSEN, E. and V. K. HANSEN (1961): Influence of surface illumination on plankton photosynthesis in Danish waters ($56^{\circ}N$) throughout the year. — *Physiol. Plant.* **14**, 595—613.
- STEEMANN NIELSEN, E. and A. JENSEN (1957): Primary oceanic production. The autotrophic production of organic matter in the oceans. — *Galathea Repts., Sci. Res. of the Danish Deep-Sea Exped. Around the World, 1950—52*, **2**, 49—136.
- STRICKLAND, J. D. H. (1960): Measuring the production of marine phytoplankton. — *Bull. Fish. Res. Bd. Canada* **122**, 1—172.
- SZEMES G. (1939): A Balaton Tihany-félsziget környéki Bacillariaceae planktonjának kvantitatív vizsgálata. — *Magy. Biol. Kut. Munk.* **11**, 299—315.
- TALLING, J. F. (1957): The phytoplankton population as a compound photosynthetic system. — *New Phytol.* **56**, 133—149.
- TAMÁS G. (1954): Mennyiségi planktontanulmányok a Balatonon. IV. A negyvenes évek fitoplanktonjáról. — *Annal. Biol. Tihany* **22**, 199—225.
- THOMAS, W. H. and E. G. SIMMONS (1960): Phytoplankton production in the Mississippi delta. — In: *Recent sediments, Northwest Gulf of Mexico, 1951*. Amer. Assoc. Petrol. Geol. Tulsa, Oklahoma, 103—381.
- THUNBERG, T. (1916): Über die vitale Dehydrierung der Bernsteinsäure bei Abwesenheit von Sauerstoff. — *Zbl. Physiol.* **31**, 91—104.
- ULLYOTT, P. and F. C. E. KNIGHT (1938): Light penetration into Lake Balaton. — *Magy. Biol. Kut. Munk.* **10**, 254—268.
- VERDUIN, J. (1951): Photosynthesis in naturally reared aquatic communities. — *Plant Physiol.* **26**, 45—49.
- VERDUIN, J. (1952): The volume-based photosynthetic rates of aquatic plants. — *Amer. J. Bot.* **39**, 157—159.
- VERDUIN, J. (1956): Energy fixation and utilization by natural communities in western Lake Erie. — *Ecology* **37**, 40—50.
- VERDUIN, J. (1956a): Primary production in lakes. — *Limnol. and Oceanogr.* **2**, 85—91.
- VERZÁR F. és LUDÁNY G. (1929): A Balaton vizének vezetőképessége. II. Vizinövények hatása a Balaton vizének vezetőképességére. — *Magy. Biol. Kut. Munk.* **2**, 165—171.
- VOLLENWEIDER, R. A. (1956): Das Strahlungsklima des Lago Maggiore und seine Bedeutung für die Photosynthese des Phytoplanktons. — *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* **9**, 293—362.
- VOLLENWEIDER, R. A. and A. NAUWERCK (1961): Some observations on the C^{14} -method for measuring primary production. — *Verh. int. Ver. Limnol.* **14**, 134—139.
- WELCH, P. S. (1948): Limnological methods. — Blakiston Comp., Philadelphia, 1—381.
- WINBERG, G. G. (1961): Production primaire du planton lacustre, étudié à l'aide de trois méthodes: d'oxygène, du carbone radioactif et de la chlorophylle. — *Verh. int. Ver. Limnol.* **14**, 109—112.
- YENTSCH, C. S. and J. H. RYTHER (1957): Short-term variations in phytoplankton chlorophyll and their significance. — *Limnol. and Oceanogr.* **2**, 140—142.

SOME METHODOLOGICAL QUESTIONS ON PHOTOSYNTHETIC MEASUREMENTS
WITH RADIOACTIVE TRACER C^{14} -TECHNIQUE IN LAKE BALATON

Z. Böszörményi, Edit Cseh, L. J. M. Felföldy and E. Szabó

Summary

This paper deals with the first experiments in Hungary determining photosynthetic rates of natural plankton populations by the so called C^{14} -technique. Methodicals and results obtained by this method are discussed in the introduction on basis of literary data. Two minor modifications in technique are reported in this part. At first, a simple Thunberg-tube is recommended by the authors for preparing radioactive sodium hydrocarbonate solution, instead of the more complicated equipments described previously. The second modification was performed in the composition of experimental mixture: to 100 ml of natural water sample one ampoule $NaHC^{14}O_3$ solution of 4 μ Curie activity was added.

In the experimental results obtained no corrections were made for respiration loss, dark fixation of radioactive carbon or C^{14} discrimination. The value of dark fixation was subtracted only from the results summarized in *Table 3*. The correction factors proposed in marine research are not always exact and the experimental determination of such factors in limnology is still needed.

The results of photosynthetic measurements in this paper are expressed in units of fixed HCO_3^- (instead of C, CO_2 or carbohydrates used in literature). For the algae HCO_3^- is the main source of inorganic carbon in Balaton lake-water and due to the uncertainty of correction factors it is always recommended to communicate the results obtained in original unit without conversion.

The results are presented in *Tables 1—6* as follows:

The changes of photosynthetic power of water samples taken from different depths of water are summarized in *Table 1*. Maximal photosynthesis was obtained at 1 m depth in the two sets of experiments (29th June and 28th July). According to these values no differences exist between the three samples of the first series (29,7 31,9 and 30,5 $\mu g HCO_3^-/6$ hours). In the second series, however, the 32,5 $\mu g HCO_3^-/6$ hour value of the sample taken from a 3 m deep bottom is greater by approximately 20% than the other two. An explanation may be found in the changes induced by meteorological factors: the weather was windy in June, the Lake was troubled which resulted in a homogeneous vertical distribution of autotrophic plankton organisms in the water body. In July during the experiments the Lake was calm (transparency 0,6 m), the phytoplankters were partly settled, consequently a greater photosynthetic value was obtained in samples taken from greater depth. As it is seen from the data of *Table 1*, photosynthetic inhibition due to light oversaturation develops always in higher strata of Lake Balaton (see also *Table 2*).

In *Table 2* changes of photosynthesis investigated both with natural plankton sample (C^{14} -method) and with a suspension of pure cultured *Coelastrum microporum* strain are presented as a function of depth of water. In the case of the latter photosynthesis was measured both with the C^{14} -method (15 ml suspension of 500 cells/ μl density plus 4 μ Curie activity) and with the oxygen determination according to WINKLER. As the data of *Table 2* and the curves of *Figure 1* show there was no considerable difference between the carbon-14 technique and the oxygen technique (the somewhat low values obtained by the oxygen determination method at 100 cm depth are obviously due to experimental error). A photosynthetic quotient of 1,2 was chosen for comparing the two methods. In the *Coelastrum* experiments the changes in PQ values measured in different depths are: 1,15 at 50 cm, 0,98 at 100 cm (probably erroneous), 1,21 at 150 cm and 1,19 at 300 cm.

As it is seen in *Figure 1*, in the case of Balaton-plankton maximum photosynthesis was measured at a depth of 50—100 cm, whereas in *Coelastrum* suspension the maximum fell beneath 150 cm. This difference might be explained by the simple fact that whereas the plankton samples were exposed seven hours long (between 9^h and 16^h), the more concentrated *Coelastrum* suspension only for 3 hours at noon in bright sunshine (10^h30—13^h30) when the illumination of the upper layer was maximal. On the 4th May the water was more turbulent (Secchi = 0,3—0,4 m) (experiments with natural water of Lake Balaton) than on the 5th May (Secchi = 0,5—0,6 m) when the experiments with *Coelastrum* were performed.

The difference between the two curves, however, might arise from the different physiological condition of algal cells in the two samples. The extinction of a 1 cm thick layer of *Coelastrum* suspension in the preparatory culture (0,98 g dry matter/litre) in red light (at 610 m μ) was 2,25, which means that only 6% of incident light was transmitted. In algal suspensions of similar density 80% of the cells cultivated grow in lack of light („shade” cells), and they are much more inhibited by full sunlight, than the algal cells of natural phytoplankton. The results of experiments performed with pure algal culture under natural conditions should be always regarded with criticism.

In Table 3. a comparison between the photosynthetic activity of samples taken from various localities of Lake Balaton (Fig. 2) is given.

Legenda for the Table 3 are as follows:

24th August, 1961.

- 4^h25. The middle of the bay Keszthelyi-öböl (= M₀). Calm weather. Depth of water: 2,5 m; temperature of water at 1 m 19,4° C, in the bottom 19,0° C; transparency measurement by SECCHI disc was not possible in the morning twilight.
- 5^h10. The middle of bay at Szigliget (4 kms westward from K₀). South-east breeze. Depth of water : 3,05 m; temp. of water at 1 m 18,9° C, in the bottom 18,8° C; SECCHI 0,32 m.
- 6^h30. Between Boglár and Révfülöp (=I₀). Strong western wind, increasing wave action. Depth of water; 4,55 m; temperature of water 19,3° C from 1 m to the bottom; SECCHI: 0,37 m.
- 7^h05. Between Szemes and Ságpuszta (= G₀). Strong western wind and waves. Depth of water: 3,85 m; temperature of water 19,3° C from 1 m to the bottom; SECCHI: 0,34 m.
- 7^h55. Before Balatonföldvár (= F₀). Strong east-western wind, great waves from the direction of bay Bozsai-öböl. Depth of water: 3,45 m; temperature of water at 1 m 18,9, in the bottom 18,8° C; SECCHI: 0,36 m.
- 8^h30. Before Tihany (=A₁). Moderate wind and waves. Depth of water 2,70 m; temperature of water at 1 m 18,6 on the bottom 18,4° C; SECCHI: 0,34 m.

13th September, 1961.

- 6^h00. Before Balatonszabadi (= D₀). Moderate wind. Depth of water: 5,20 m; temperature of water at 1 m 17,2° C; SECCHI: 0,73 m.
Balatonszabadi II. at about 300 m westward from the previous location. Depth of water: 5,10 m; temperature of water at 1 m 18,2° C; SECCHI: 0,74 m.
- 6^h30. Between Széplak and Csopak (little eastward from B₀ location). Depth of water: 3,40 m; temperature of water at 1 m 18,2° C; SECCHI: 0,57 m.
- 7^h10. Before Tihany (A₁). Depth of water: 2,8 m; temp. of water at 1 m 18,3° C; SECCHI: 0,65 m.

15th September, 1961.

- 5^h00. Middle of bay Keszthelyi-öböl (= M₀). Calm weather and water. Depth of water 2,5 m; temp. of water both at 1 m and on the bottom 19,2° C; SECCHI 0,72—0,86 m (measurement was difficult in the twilight).
- 5^h15. Between Balatonberény and Vonyarcvashegy (2,2 km westward from L₀). Increasing wind. Depth of water: 2,8 m; temp. of water at 1 m 19,0, on the bottom 18,6° C; SECCHI: 1,18 m.
- 6^h05. In the middle of bay Szigligeti öböl (4 kms westward from K₀). Stormy wind, wery strong wave action (80 cm high waves. Measurement with SECCHI disc was impossible (ca. 0,5—0,8 m). Depth of water about 3 m; temp of water at 1 m 18,9° C.
- 7^h20 Between Boglár and Révfülöp (=I₀). Strong wind, about 20 cm high waves. Depth of water 2,30 m; temp of water from 1 m to the bottom 19,4° C; SECCHI 0,65 m.
- 8^h00. Between Szemes and Ságpuszta (= G₀). Vigorous waves (waves about 80 cm high), strong wind. Depth of water about 3,70 m; temp. of water 19,4° C; SECCHI about 0,70 (measurement was difficult due to the waves).
- 9^h10. Before Tihany (A₀). Depth of water: 2,20; temp. of water from surface to 2,2 m depth 19,0° C; SECCHI: 0,62 m.

Samples taken from 1 m depth are not suitable for comparing photosynthesis in different localities of Lake Balaton, for they only reflect the inhomogeneity of the Lake.

The same conclusion may be drawn from the data in *Table 4*. Seasonal changes are not indicated by the water samples taken from 1 m depth and suspended to the same depth. They only show, that great photosynthetic activity was always measured in water of little transparency and great turbulency.

Table 5, summarizes the photosynthesis in aliquots of a sample taken at sunrise and exposed at 1 m depth for various long intervals. The results obtained ($\mu\text{g HCO}_3/100$ ml Balaton-water) are proportional to the time of exposition and to the quantity of energy penetrating to 1 m depth during exposition. Nevertheless, there is no mathematic relation between these factors, for in Lake Balaton due to its shallowness there is a pronounced light depression of photosynthesis near the surface, which cannot be approached by mathematic formulas and further different disturbing effects may play a role in samples exposed for various duration, as the exhaustion of some nutritive elements during the long exposition, the depression of photosynthetic apparatus, accumulation of assimilates in the cells themselves, the loss of fixed C^{14} by respiration etc. The higher values obtained after shorter time of exposition may be explained by the increased photosynthetic capacity of the algal cells, for they have presumably exhausted their reserves as the collected water samples were kept in the laboratory before the start of the experiments where the illumination was not sufficient. There is a daily rhythm in photosynthesis (DOTY and OGURI 1957, YENTSCH and RYTHER 1957, VOLLENWEIDER and NAUWERCK 1961, OHLE 1961) which should also be considered. In the estimation of photosynthesis relating to a whole day, it is recommended to measure the activity in the first 6 hours of a day and to multiply the values obtained by 2.

In *Table 6*, some data referring to the productivity of Lake Balaton in $\text{C mg/m}^2/\text{day}$ unit are summarized. On basis of these data we may emphasize our previous assumption, that the vertical inhomogeneity of water due to the stirring effect of wind represents the greatest difficulty in the measurement of productivity of the Lake. In *Table 6*, the first two data were computed from the assimilation values of samples taken from the surface, from 1 m and 3 m depths and each sample being exposed to the same depth from which it originated (29th June and 28th July, cf. *Table 1*). If the values are calculated only on the basis of the sample taken from 1 m depth (3. and 4. data in *Table 6*.) the values measured in June, when the water was agitated, would be almost twice than usual (408 instead of 258). In *Table 6* the values 5.—12. (cf. *Table 4*) calculated from samples taken from 1 m depth reflect the effect of turbidity of water (SECCHI!).

The following conclusions may be drawn from these experiments:

1. The carbon-14 technique is a suitable method for measuring the photosynthesis of assimilating organisms present in 100 ml Balaton-water sample also after 1 hour long exposition. For the establishment of biological productivity, however, the double value of C-fixation measured in the first 6 hours of the day is regarded most exact.
2. The photosynthetic capacity of an aliquot volume of Balaton-water is unstable as the number of active organisms present in the samples is the function both of the stirring activity of wind and waves and of the settling capacity of algae. Besides eupelagic phytoplankters also benthic organisms take part in the primary production of the water body of Lake Balaton.
3. In order to measure exactly the productivity of the whole Lake, a method should be worked out to surmount the shortcomings due to the inhomogeneous distribution of autotrophic microorganisms.