

A VÍZALATTI FÉNYVISZONYOK ÉS A FOTOSZINTÉZIS ÖSSZEFÜGGÉSE A BALATONBAN, 1957 NYARÁN

FELFÖLDY LAJOS ÉS F. KALKÓ ZSUZSA

Érkezett : 1958. január 31.

Az édesvizek szervesanyag-termelésének első lépcsőjét az elsődleges termelés jelenti, mely nem más, mint a vízi biocenózisok autotróf tagjainak fotoszintézise: a rendelkezésre álló szervesanyag táplálék áthasonítása szerves anyagokká, miközben a Nap sugárzó energiája kémiai kötött energiaként beépül ezeknek a szervezeteknek testébe és ezáltal hozzáférhetővé válik az élővilág többi — heterotróf — tagjai számára.

Tekintettel arra, hogy a szervesanyag körforgalmának ez az első, igen jelentős lépése, mennyiségi meghatározása, az elsődleges termelés felismerése, becslése, igen sok kutatót foglalkoztatott. Az édesvizek biológiai produktójának alapvető problémáit, kialakulófélben lévő terminológiáját illetőleg MAUCHA (1953) és ENTZ B. (1954) magyar nyelvű közleményeire utalunk.

Az elsődleges termelés intenzitását elsősorban a felületre jutó sugárzó energia mennyisége és minősége, a víztömeg optikai tulajdonságai, a jelenlevő autotróf szervezetek mennyisége (pontosabban: aktív felülete) és aktivitása határozza meg. Ennek a három alapvető és egy-egy tavn belül is lényegesen változó tényezőnek eredményét befolyásolja a többi: a tápanyagok, hőmérséklet és a biocenotikai hatások faktorai. A vizek fényklímájának döntő szerepét minden szerző határozottan kiemeli (MAUCHA 1924, 1927, 1942, 1948, OBERDORFER 1928, MARSHALL és ORR 1928, ÁLVIK 1934, JUDAY és SCHOMER 1935, JENKIN 1937, TALLING 1955, 1957a, VOLLENWEIDER 1955a, EDMONDSON 1956, RYTHÉ 1956, 1956a, VERDUIN 1956 stb.) MAUCHA (1953) a fényenergia mellett a szénforrás elsőrendű fontosságára mutatott rá. Jelenlegi munkánkban ezt külön nem hangsúlyozzuk, mert a többi tápanyaggal együtt a rendelkezésre álló C is, egy tavn belül — természetes körülmények között — könnyen mérhető, illetve becsülhető.

A Balaton „termelés biológiai” problémáit, a kérdés pillanatnyi helyzetét és az elvégzendő feladatokat ENTZ B. (1954) előadása és a hozzászólások jól felvázolták. A tihanyi Biológiai Kutatóintézet növényteni osztálya az ott vázolt feladatok közül az elsődleges termelés részletkutatását vállalta. Mint a Balaton-kutatás minden részletkérdésénél, itt is különleges balatoni problémákkal találkozunk és nem lehet a külföldi recepteket, a becslésre kidolgozott képleteket minden további nélkül felhasználni. Éppen ezért azokat a tulajdonságokat és összefüggéseket is újra fel kell derítenünk, melyek más tavak esetében már eléggé tisztázottak. Mint később látni fogjuk

a Balatonban kialakuló „aktív vízréteg” (ahol nincs fotoszintézist gátló tényező) egészen más természetű, mint az eddig vizsgált tavak, vagy éppen a tenger „aktív vízrétege”, meghatározása pedig sokkal bonyolultabb azokénál és szoros összefüggésben van a Balaton vizének optikai tulajdonságaival.

A Balatonban még rendszeres fényméréseket nem végeztek, de az a néhány szerző, aki ezzel a problémával foglalkozott (CHOLNOKY 1900, GÄRTNER 1929, LUDÁNY és PÁTER 1929, SEBESTYÉN 1933, ULLYOTT és KNIGHT 1938, ENTZ B. 1950) már helyesen rámutatott a balatoni fényklíma lényegére. Ez, mint a tó annyi más tulajdonsága, a nagy felület, aránylag sekély víz és az élénk hullámozás eredménye és így fogalmazható meg: Bár a hullámozás által okozott felkeveredés és a balatonvízben állandóan lebegő finom csapadék (zömmel CaCO_3) a víz fény-áteresztő képességét igen nagy mértékben csökkenti, a sekély vízmedencét a Nap sugarai mégis annyira átvilágítják, hogy a növényi életnek fényhiány, a tihanyi kút 11 m mély vizét nem számítva sehol sem vet határt. Ugyanakkor viszont a víz zavarossága miatt kis mélységben is olyan optikai viszonyok uralkodnak, mint a tisztább vizű tavak nagyobb mélységeiben. A fénytani tulajdonságok a tó hullámjárta vizében nem állandóak, hanem igen rövid idő alatt lényegesen megváltozhatnak (ENTZ G. és SEBESTYÉN 1946, 240).

Akkor azonban, mikor a tóban folyó elsődleges termelés becsléséről van szó, nem elégedhetünk meg a fényviszonyok eddigi ismeretével.

1957 nyarán nagyszámú fényméréssel összekötött, tájékozódó jellegű asszimiláció-kísérletet végeztünk a Balatonban. Asszimiláció-méréseinkhez nem a Balaton természetes fitoplanktonját használtuk fel, hanem egysejtű algák baktériummentes tisztatenyészeit. A Balaton fitoplanktonjának populációsűrűsége alacsony (ENTZ G. és SEBESTYÉN l. c. 262) úgy, hogy a most használt módszerrel csak igen hosszú expozíció után várhatunk értékelhető eredményeket. A hosszú expozíció viszont különféle zavaró kísérőjelenségek miatt ilyenféle kísérletekre nem célszerű. Egysejtű algák tisztatenyészeivel azonban választ kereshetünk az alábbi kérdésekre.

Milyen vízmélységben van a különféle plankton algák asszimiláció optimuma és kompenzációs pontja a Balatonban? Hogyan függ ez a beeső fény erősségétől és a víz optikai tulajdonságaitól? Milyen vastag aktív vízréteggel kell számolnunk az elsődleges termelést becsló számításainknál?

Végül számszerű adatainkkal hozzájárulhatunk a Balaton optikai tulajdonságainak részletesebb megismeréséhez is.

A fényérés elméleti és módszertani kérdései

A bevezetésben felvetett problémakör megoldásához számunkra most a vízalatti fény mennyiség adatai a legfontosabbak, azaz a vízbejutó és azon áthatoló fénysugár intenzitás-gyengülését kell mérnünk és számszerűen kifejeznünk.

Ha I_0 erősségű fénysugár n vastagságú vízrétegen hatol át és abban I_n -re csökken, akkor a LAMBERT-féle törvény értelmében

$$I_n = I_0 \cdot e^{-\alpha \cdot n} \quad (1)$$

ahol α a kérdéses közegre (jelenleg a vízrétegre) jellemző, annak tulajdonsá-

gaitól és a fény hullámhosszától függő állandó, melyet PETERSSON (1934) után legcélszerűbb extinkciós koefficiensnek nevezni. A fenti képletből ez az

$$\alpha = \frac{1}{n} \cdot \ln \frac{I_0}{I_n}, \quad (2)$$

illetve

$$\alpha = \frac{2,303}{n} \log \frac{I_0}{I_n} \quad (3)$$

képlettel számítható ki.

Ez az úgynevezett LAMBERT-féle extinkciós koefficiens, mert LAMBERT e alapú logaritmusra vonatkoztatta az abszorpciós törvényt. A tízes alapú logaritmusra vonatkoztatott extinkciós koefficiens

$$\beta = \frac{1}{n} \log \frac{I_0}{I_n} \quad (4)$$

a BUNSEN-féle extinkciós koefficiens, mely egyenlő annak a rétegvastagságnak reciprok értékével, melyen áthaladva a fényintenzitás az eredeti érték 0,1 részére csökken. A két koefficiens közt a

$$\beta = 0,434 \alpha \quad (5)$$

összefüggés van. A hidrobiológiában POOLE és ATKINS (1926 „absorption coefficient”) óta a LAMBERT-féle koefficienssel dolgoznak, bár az egyszerűbb számítási mód is és a reciprok érték nyújtotta praktikus adat is a BUNSEN-féle mellett szól. Mi ezzel az utóbbival dolgozunk (vö. DVIHALLY 1957).

Könnyű belátni, hogy a fizikai kémiában a mérés iránya nem lényeges, mert a mérést küvettában, megfelelő műszerrel végezzük. A tó vizébe ferde szögben bemerített fénymérő azonban l hosszúságú út alatt nem mér ugyanannyi fényvesztést, mint az n mélységbe függőleges irányban bocsátott mérőműszer, még akkor sem, ha $l = n$. Ezért a hidrobiológiában a mérést mindig függőleges irányban végezzük, az így nyert adatokból a vertikális extinkciós koefficiens (POOLE és ATKINS 1928, VOLLENWEIDER 1955) kapjuk (α_v illetve β_v). Ennek kiszámítása (3) illetve (4) képlettel végezhető (LAMBERT, ill. BUNSEN-féle vertikális extinkciós koefficiens), azzal a megszorítással, hogy a mérést a vízben függőleges irányban végezzük, az n mértékegysége pedig méter, nem cm, mint a fizikai kémiában (LANDOLT—BÖRSTEIN 1923, 893, ERDEY-GRÚZ és PROSZT 1950, 362).

A vertikális extinkciós koefficiens segítségével többféle módon jellemezhetjük a vízréteg optikai tulajdonságait. Ha az I_0 és I_n fényintenzitást a felszíntől a fenéig mérjük (természetesen csak teljesen átvilágított, sekély tavakban), akkor egyetlen számmal jellemezhetjük a víz fényviszonyait. Sokkal célszerűbb azonban a fényerősség-méréseket egyenletes távolságokban végezni és minden két-két mérésből kiszámítani a β_v -t. Ilyen úton kimutatható, ha a víz fénytaniilag nem egynemű (vö. 2. ábra; SAUBERER és RUTTNER 1941, 120). Ha ilyen részlet adatok alapján egy számmal kívánjuk jellemezni a fényvesztési együtthatót, akkor a részleteredmények átlagát ($\bar{\beta}_v$) kell kiszámítanunk. A mérési távolságok nagysága a mérendő víz tulajdonságaitól függ.

Zavaros vagy planktontól színes, átlátszatlan vízben 10 cm (ilyen pl. a tihanyi Belső-tó nyáron), a Balatonban 20 cm, míg a nagyon mély, tiszta havasi oligotróf tavakban 2m (VOLLENWEIDER 1955, 1956), a tengerben 5–10 m is lehet (GALL 1949). A középérték (β_v) kiszámításánál elkerülhetjük az egyes rétegek β_v értékeinek kiszámítását VOLLENWEIDER (1955, 209–214) képleteivel.

Az extinkciós koeficiens jól használható optikai jellemzésre, de méréséhez monokromatikus fény, számításához pedig logaritmus tábla kell, ezért a hidrobiológiai gyakorlatban igen elterjedt az egyszerűbben számítható áteresztőképesség használata. Az áteresztőképességet többféle viszonylatban számítjuk ki. Ha I_0 a felszíni fény, I_m pedig m méter mélyre jutó fény erőssége, akkor az áteresztőképesség

$$d = \frac{I_m}{I_0} \quad (6)$$

Ha a beeső fény %-ában fejezzük ki, akkor a beeső fény m méter mélyre jutó százalékát kapjuk meg:

$$d\% = \frac{100 I_m}{I_0} \quad (7)$$

Természetesen bárhol fekvő vízréteg áteresztőképességét kiszámíthatjuk a

$$d_n = \frac{I_{m+n}}{I_m}, \text{ illetve } d_n\% = \frac{100 I_{m+n}}{I_m} \text{ képletekkel.}$$

Ha az áteresztőképességet 1 m rétegvastagságra állapítjuk meg, akkor d helyett T (=transzmisszió) jelzést írhatunk, azaz

$$T = \frac{I_{m+1}}{I_m}, \text{ illetve } T_k = \frac{100 I_{m+1}}{I_m} \quad (8)$$

ahol m = a felső mérés mélysége méterben, T_k = transzmissziós koeficiens.

A T_k használata igen elterjedt és azt árulja el, hogy a beeső fénynek hány százaléka jut át 1 m vastag vízrétegen (BIRGE és JUDAY 1929, 511; ÁLVIK 1937; „metre transmission number” ULLYOTT és KNIGHT 1938; SAUBERER és RUTTNER 1941, 48; CHANDLER 1942, 44; VOLLENWEIDER 1955, 206 és 1956, 310 stb.).

Praktikus kiszámítása nem okoz nehézséget, ha 1 méterenként végezhetjük a fénymerést. Ha azonban, mint a sekélyvízű Balatonban oly sokszor, egy méternél kisebb rétegre kell a T_k -t megállapítanunk, akkor (4) alapján

$$T_k = [(10^{-\beta_v}) \cdot 100] \quad (9)$$

A hidrobiológiában igen elterjedt a vizek optikai tulajdonságainak jellemzésére a SECCHI korong segítségével mért átlátszóság vagy láthatóság határa érték. Minden mérésünknel használtuk ezt az alkalmatosságot a WELCH (1948, 159) könyvében leírt szabvány szerint: 20 cm átmérőjű kör, fekete-fehér váltakozó negyed cikkekkel. Az átlátszóságot mindig a csónak árnyas

oldalán, három lefelé engedett és három felfelé húzott mérés átlagából számítottuk ki. Teleszkópot nem használtunk.

A vízalatti fénymerést az intézet mechanikai műhelyében készített vízhatlan alumínium házba zárt szelén fényelemmel végeztük, melyet ENTZ BÉLA tervei szerint NÉMETH JÓZSEF mechanikus kivitelezett. A víz feletti fényerősséget egy Mod. 145 Luxmérővel (Elektromos Mérőműszerek KSz.) mértük. Ha az 50 000 Luxnál, a műszerrel mérhető legnagyobb érték-nél is több volt, akkor házilag készült matt fényrekezzel árnyékoltuk a fényelem felületét, melynek tapasztalati szorzószáma ± 10 volt.

Mindkét mérőműszer áramát az utóbbihoz készült EMKSZ No. 7553 sz. mikroampermérővel mértük, mely a Lux-mérő esetében Luxban adta meg a fényerősséget, a víz alatti műszernél „galvanométer kitérés”-t olvastunk le. A felületen kapott „galvanométer kitérés” és a mellette a Lux-mérővel mért Lux érték alapján számítottuk ki a víz alatti fény erősségét Luxokban, azzal a megjegyzéssel, hogy ez csak nagyon hozzávetőleges érték, hiszen a nyári felhőtlen égbolt fényerejét csak saját készítésű fényrekeszünk használatával mérhettük meg, de jelenlegi célunknak, mikor elsősorban a víztömeg optikai jellemzését céloztuk, megfelelt.

A Balaton vízének optikai sajátságai 1957. június 19—október 24 közt

Fénymeréseinket 20 cm-enként végeztük a víz felszíne alatt. A fény-szűrők nélkül mért „össz-sugárzás” méréseink (BIRGE és JUDAY 1929, CHANDLER 1942) eredményeit az *I. táblázat*-ban mutatjuk be. Az összes mérési adat számszerű közlésének nem lett volna értelme, viszont az *I. táblázat* adataiból a legfontosabb tulajdonságok leolvashatók vagy kiszámíthatók. Meg kell jegyeznünk, hogy a legfelső 1 m-es vízréteghez tartozó T_k és β_v értékeket a legfelső vízrétegben mindig tapasztalható rendellenes értékek (hullámzás, fényvisszaverődés stb.) miatt a 20—120 cm-ig terjedő réteg fényerősség adataiból számítottuk ki. Ez okozza az 1 m-es $d\%$ és a T_k közt tapasztalható különbséget (vö. VOLLENWEIDER 1955).

A SECCHI korong láthatóságának határa, mint a legegyszerűbben és leggyorsabban kapható adat, sajnos nincs precíz matematikai összefüggésben a többi optikai tulajdonsággal, bár többen próbálták az extinkciós koefficiens-t kiszámítani belőle (POOLE és ATKINS 1929, JENKIN 1937, 309. GALL 1949, 770), igaz, hogy csak a rendkívül tiszta tengervízben. A legtöbb édesvízben dolgozó szerző (ÖBERDORFER 1928, 1929, CHANDLER 1942, ENTZ B. 1950, WRIGHT 1954, VOLLENWEIDER 1955a) azonban a mi adatainkkal teljesen egybehangzóan csupán a párhuzamosságot állapította meg, bár legújabban VOLLENWEIDER (1956a) az elsődleges termelés kalkulációjához próbálta meg felhasználni a SECCHI koronggal nyert adatot. Balatoni viszonylatban a probléma további kutatásokat igényel.

Az *I. táblázat* adataiból az alábbi jellegzetes jelenségek olvashatók ki:

A Balaton optikai tulajdonságai nagyon labilisak. A fényáteresztő-képesség százalék-értékei az aránylag rövid vizsgálati időszak alatt jobban szóróznak, mint nyolc különböző wisconsini tó hasonló adatai (*I. ábra*). A Lake Mendota-ban több éven át végzett mérésorozatot T_k értékei az 1—2 m közötti rétegre vonatkoztatva min: 29, max: 65 (a maximum a minimumnak 2,2-szerese) (BIRGE és JUDAY 1929, 5. tábl. 535. o.) A Lago Maggiore-ban a T_k

I. táblázat

A Balaton vízének optikai állandói (1957. június 19—október 24-ig)

Idő	Secchi m	m	$a\%$	T_k	β_v	I_0 10^3 Lux
jún. 19, 11h	0,50	1,0	55,9	28,3	0,548	39,0
		2,0	48,1	26,7	0,574	
júl. 4, 19h	1,24	1,0	50,0	41,3	0,385	2,8
		2,0	22,6	45,2	0,345	
júl. 5, 10h	1,46	1,0	71,8	67,6	0,170	75,0
		2,0	42,3	59,0	0,229	
júl. 5, 14h	1,29	1,0	60,7	60,0	0,222	92,5
		2,0	34,6	57,0	0,245	
		2,5	1,1	10,2	0,992	
júl. 19, 10h	0,85	1,0	45,2	46,7	0,330	70,0
		2,0	20,4	45,1	0,346	
júl. 19, 11 ³⁰	0,75	2,6	8,6	25,0	0,627	120,0
		1,0	49,2	45,9	0,338	
		2,0	19,1	38,8	0,411	
júl. 19, 13h	0,60	2,6	6,8	18,0	0,746	80,0
		1,0	36,3	34,4	0,464	
		2,0	11,6	32,1	0,494	
júl. 22, 16h	0,31	2,6	3,3	12,1	0,920	5,3
		1,0	12,6	13,0	0,825	
		1,8	2,1	10,6	0,974	
júl. 26, 10h	0,37	1,0	16,6	18,8	0,728	24,1
		2,0	3,8	19,4	0,714	
		2,6	0,6	5,0	1,298	
júl. 26, 13 ³⁰	0,37	1,0	26,0	26,0	0,586	80,0
		2,0	5,9	22,8	0,643	
		2,6	1,6	11,2	0,953	
júl. 30. 13h	0,48	1,0	24,0	25,5	0,593	71,0
		2,0	6,2	26,0	0,586	
aug. 1. 10 ³⁰	0,41	1,0	32,1	34,6	0,461	102,5
		2,0	12,4	38,8	0,412	
		3,0	2,4	19,4	0,712	
aug. 2. 10 ³⁰	0,65	1,0	43,4	41,2	0,385	69,0
		2,0	17,6	39,9	0,394	
		3,0	4,7	26,8	0,573	
aug. 6. 11h	0,77	1,0	55,6	57,2	0,243	74,5
		2,0	30,6	55,0	0,260	
		3,0	13,9	45,5	0,342	
aug. 7. 9 ³⁰	1,11	1,0	40,3	43,0	0,368	60,0
		2,0	18,7	46,5	0,333	
		3,0	2,8	40,8	0,389	
aug. 7. 11 ⁴⁰	1,09	1,0	48,4	44,8	0,349	75,0
		2,0	24,8	50,9	0,294	
		3,0	12,4	50,0	0,301	
aug. 12. 10 ¹⁵	0,70	1,0	40,6	42,0	0,377	61,5
		2,0	15,0	36,9	0,433	
		3,0	2,5	16,7	0,778	
aug. 14. 6 ³⁵	0,98	1,0	52,7	51,3	0,290	11,0
		2,0	26,4	50,0	0,301	
		3,0	7,7	29,2	0,534	
aug. 14. 10h	0,96	1,0	41,9	47,3	0,326	55,0
		2,0	20,7	49,5	0,306	
		3,0	4,7	22,9	0,640	

Idő	Secchi m	m	d%	T_k	β_v	I_0 10 ³ Lux
aug. 14. 13h.....	0,98	1,0	50,0	50,7	0,295	61,0
		2,0	25,5	51,0	0,293	
		3,0	7,8	30,8	0,511	
aug. 27. 11h.....	0,46	1,0	26,0	26,4	0,580	91,0
		2,0	6,5	25,0	0,602	
		3,0	1,0	15,4	0,813	
aug. 31. 11 ³⁰	0,46	1,0	30,5	31,3	0,505	69,5
		2,0	6,2	20,4	0,691	
		3,0	1,0	15,9	0,799	
szept. 2. 11h.....	0,76	1,0	52,3	50,8	0,295	67,0
		2,0	22,7	43,5	0,362	
		3,0	0,7	32,6	0,488	
szept. 3. 11 ¹⁵	0,47	1,0	22,6	22,4	0,651	53,0
		2,0	3,0	13,3	0,878	
szept. 9. 11 ³⁰	0,87	1,0	45,4	42,8	0,246	70,0
		2,0	22,1	48,6	0,314	
		3,0	9,1	41,2	0,385	
szept. 11. 11 ¹⁵	0,70	1,0	29,7	36,3	0,441	46,0
		2,0	48,1	44,2	0,355	
szept. 20. 12h.....	0,64	1,0	20,8	43,4	0,362	83,0
		2,0	7,6	36,5	0,438	
		3,0	1,0	48,0	52,8	
szept. 21. 12 ³⁰	0,90	1,0	22,5	46,9	0,329	85,0
		2,0	10,5	46,7	0,331	
		3,0	71,5	72,8	0,138	
okt. 3. 12 ³⁰	1,20	1,0	40,5	56,7	0,247	7,5
		2,0	19,1	47,1	0,327	
		3,0	71,2	61,0	0,215	
okt. 9. 12h.....	1,18	1,0	17,5	54,2	0,267	27,5
		2,0	23,8	61,8	0,209	
		3,0	1,0	51,5	41,2	
okt. 24. 12h „tisza víz” ...	0,56	1,0	17,5	34,0	0,468	25,0
		2,0	5,9	33,4	0,477	
		3,0	1,0	19,1	11,8	
okt. 24. 12 ²⁰ „szőke víz” ..	0,35	1,0	2,7	8,7	1,059	25,2
		1,8				

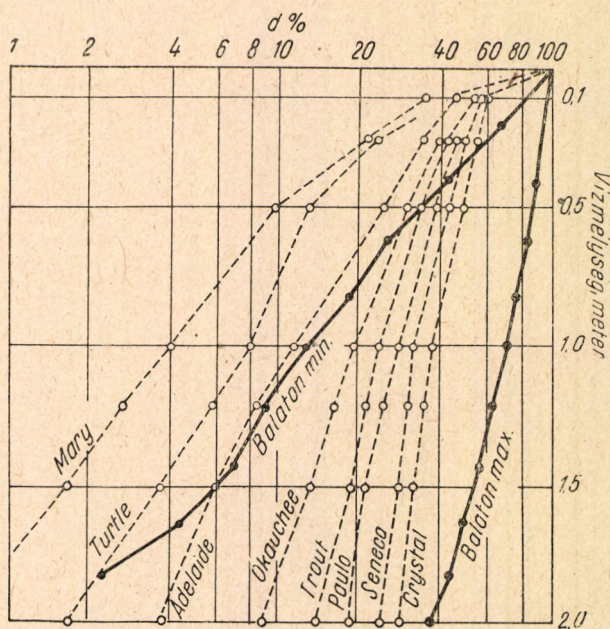
minimuma 65,5, maximuma 87,0 (1,3-szerese) (VOLLENWEIDER 1956, 314—317). Saját méréseink során a Balatonban három hónap alatt a minimum 8,7, maximum 59 (utóbbi az előbbinek 6,8-szerese).

A Balaton átlátszatlanságát elsősorban a vízben lebegő szilárd részecskék okozzák (CHOLNOKY 1900, MÜLLER 1929, ENTZ G. és SEBESTYÉN 1946, 242, ENTZ B. 1950). Az optikai állandók rövid idő alatti változását ezeknek a részecskéknek felkeveredése és ülepedése okozza, amit ENTZ B. (1950, 75) kísérletileg is igazolt. Ugyancsak ezek a részecskék okozzák a fény szóródását (WHITNEY 1938a), melynek szerepe igen fontos lehet a Balaton vízalatti fényklímájában, de tekintve, hogy felvetett problémánk szempontjából elhanyagolható, most nem foglalkoztunk vele.

Másik feltűnő jelenség az I. táblázatban a T_k vagy β_v értékek nagyfokú változása ugyanazon a napon. Ennek két oka lehet. Mindenekelőtt az állandóan felkeveredő és ülepedő víz inhomogén volta, amit az áramlások is befolyásolnak, másrészt a Nap magasságából adódó mérési hiba. BIRGE és JUDAY (1929, 1930, 289) módszerével korrigálhatnánk méréseinket az „átlagos napmagasság”-hoz vagy a zeniten álló nap beesési szögéhez, amint azt WHITNEY (1938a),

POLLI (1951) és mások ajánlják és ami tisztán fénytani, fizikai szempontból helyes sőt szükséges is, viszont biológiai szempontból azt a fény mennyiséget kell kifejeznünk, mely a fotoszintézis számára a kérdéses vízmélységben valóban jelen van. Ezért ÅBERG és RODHE (1942), VOLLENWEIDER (1956) és mások véleményéhez csatlakozva, ebben a dolgozatunkban ezt a korrekciót elhagytuk.

Külön kell foglalkoznunk, mint jellegzetes balatoni tulajdonsággal, a víz nagyfokú optikai inhomogenitásával is. A mérési eredmények szerint



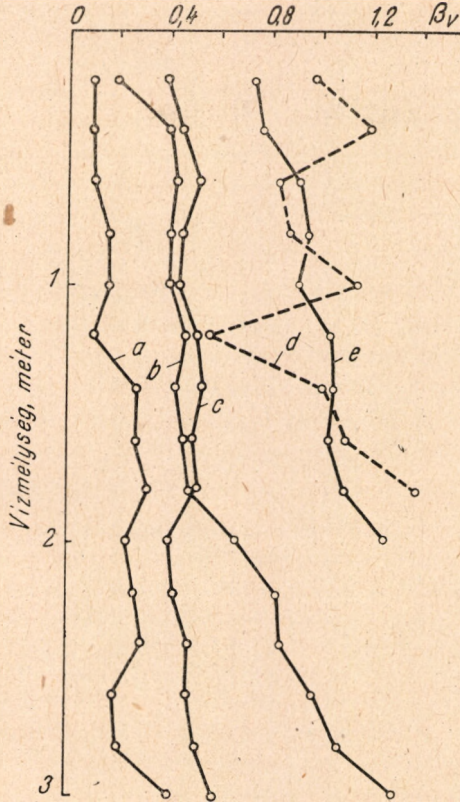
1. ábra. Nyolc wisconsini tó (BIRGE és JUDAY 1929, 535) és a Balaton $d\%$ értékeinek összehasonlítása. A görbék felső része közti különbség a fény-elem és a hő-elem érzékenysége közti különbségből adódik

Figure 1. The percentage values of incident light in different depths ($d\%$) of eight Wisconsin lakes (BIRGE and JUDAY 1929, 535) compared with the minimal and maximal $d\%$ -values of Lake Balaton from 19. June to 24. October 1957. The lines of Balaton have a deviation of such a great amplitude, as all the eight North American lakes taken together

leggyakoribb a mélységgel növekvő vertikális extinkciós koefficiens (2. ábra b), ami a leülepedés során az alsó régióban tömörülő szesztion eredménye. Nagy szerepet játszik és hasonló eredményt okoz a fenék felkeveredése, amit majdnem minden édesvízi mérés sorozatban tapasztaltak, csak a tiszta mély tavak képeznek kivételt (VOLLENWEIDER 1956, 314–316) vagy azok, melyeknek fenekén dús mohaszőnyeg akadályozza meg a felzavarást (Weber Lake, BIRGE és JUDAY 1930, 299).

Fordított rétegződést (lásd ÁLVIK 1934, 24 és az ott tárgyalt irodalmat) egyszer sem találtunk, csupán az 1–2 m-es réteg volt néha tisztább, mint a 0–1 m-es. Ezt a felső rétegbe gyűlt planktonszervezetek vagy pedig áramlás révén beékelődött tisztább víztömegek okozhatják (2. ábra d).

A 2. ábra a görbéje az egyik legtisztább vízű mérésből készült, míg a 2. ábra e az egyik legzavarosabb víz idején. A c és e görbék az október 24-i tiszta és szőke víztömegek keveredésekor a két különböző tisztaságú víz β_v értékeit mutatják (vö. 312. o.) A d görbe esőben készült, induló viharban. Innen a nagyfokú egyenetlenség.



2. ábra. A BUNSEN-féle extinkciós koeficiens változása a vízmélység szerint, különbözőképpen zavaros vízben

Figure 2. The heterogen turbidity of water demonstrated by β_v calculated from light measurements made downward in depths at every 20 cm distance. a. Transparent water, rather homogeneous (3. Oct.); c. Vertical extinction coefficient increasing with depth caused by sedimentation of suspensoids or churned up sediments (19. July); d. Water with great inhomogeneity measured at rainfall (22. July). The curves b and e represent measurements made at the same time in 20 m distance in turbid (e) and clear (b) water, easily distinguishable with the naked eye, after storm (24. Oct.)

A tavak többé-kevésbé állandó jellegű optikai rétegzettségét WHITNEY (1938) óta többen tapasztalták (SAUBERER 1938, RUTTNER és SAUBERER 1938), amit a hőmérsékleti rétegzettség okozta ülepedési akadályokkal és a planktonszervezetek tömörülésével magyarítottak (SAUBERER és RUTTNER 1941). A Balatonban természetesen ilyen természetű rétegzettség nem alakulhat ki.

Mint különleges esetre kell rámutatnom az október 24-i jelenségre, mely nem ritka a Balatonon. Pár napos vihar az ÉK-i medence vizét teljesen felkeverte, csupán a védett Aszófői-sarokban maradt tiszta a víz. A vihar elülésével ez a tisztább víz, mint sötét zöld, szabad szemmel is jól elkülönülő tömeg nyomult be a szőke, sárgás-szürke nyíltvízbe. A benyomuló tisztább víz vertikális extinkció koefficiense 0,385—0,477 volt, míg a zavarosban 0,927 — 1,059. A két mérés helye egymástól kb. 20 m-re volt, a tihanyi mólótól keletre, kb. 200 m-re a móló orrától. (2. ábrac.e.) Nem egyszer megfigyelhető ennek ellenkezője is. Hosszabb szélcsend után, a Balaton kitisztult vize gyönyörű zöld színben pompázik. Ha ekkor heves délnyugati szél kerekedik, akkor az alsó medence felkeveredett, szőke vize a keskeny tihanyi szoroson át, mint sárga ék nyomul be a Tihanyi-félsziget szélárnyékában zölden maradó víztömegbe és különösen magasabb pontról szemlélve gyönyörű látványt nyújt, egy érdekes vonással élénkítve a Balaton amúgyis káprázatos színjelenségeit (CHOLNOKY 1900).

A szél által felkevert üledék környezettani és optikai hatásának fontosságára a tenger (POOLE és ATKINS 1929, ÁLVIK 1934, 1937) és több tó esetében már sok szerző rámutatott (DOAN 1941, MEYER és HERITAGE 1941, CHANDLER 1942, ANDREWS 1948, VERDUIN 1952, 1954 stb.), de a Balatonhoz hasonló labilis viszonyokat csak SAUBERER (1953) közölt a Fertő tóból, kiemelve ennek kivételes, közvetlenül a széljárástól függő fényklímáját az eddig tanulmányozott európai tavakkal szemben.

Fénymérés színszűrőkkel

Jelenlegi célkitűzésünk-től távol áll a Balaton szelektív abszorpciójának jellemzése, mégis több mérést végeztünk különféle színszűrőkkel elsősorban annak eldöntésére, hogy szűrő nélküli mérésekkel jellemezhetjük-e a balatonvíz optikai tulajdonságait fotoszintézis kísérleteinkkel párhuzamosan?

Méréseinket a módszertani részben ismertetett szelén fényelemmel végeztük, mely elé az alább felsorolt 4×4 cm-es, 2 mm vastagságú SCHOTT üvegszűrőket alkalmaztuk.

kék	BG 12	súlypontja 420 m μ körül
zöld	VG 9	« 540 m μ «
sárga	GG 7	490 m μ -nál rövidebb sugarakat kiszűri
vörös	RG 2	650 m μ -nál rövidebb sugarakat kiszűri.

Tekintve, hogy a szűrők a „galvanométer kitérés”-t nagyon lecsökkentik és így csak korlátozott mélységben használhatók, a színes fénymérések eredményeit a 20 cm-enként nyert I értékekből számítottuk ki: $\bar{\beta}_v$, \bar{T}_k és $1/\bar{\beta}_v$ (vö. 306. o.). A sárga színszűrő a 490 m μ -nál hosszabb hullámhosszú sugarakat átbocsátja, vagyis a zöld és vörös színeket is. Ezért BIRGE és JUDAY (1930, 319) módszere szerint megkíséreltük ezt a vörös (RG 2) szűrővel mért I értékkel korrigálni. Az a tény azonban, hogy az RG 2 szűrővel legfeljebb 1,4 m mélységig tudtunk mérni, azt okozta, hogy a GG 7 szűrő adatait is csak eddig tudtuk korrigálni. A felső vízréteg transzmissziója azonban majdnem mindig nagyobb és így a korrigált értékek a legfontosabb VG 9 szűrőhöz viszonyítva túl magasak lettek volna. Ha pedig csak a felső vízréteget vettük

volna tekintetbe, ismét torz adatok birtokába jutottunk volna és értékeinket éppen eredeti célkitűzésünk érdekében nem tudtuk volna felhasználni.

2. táblázat

A különböző hullámhosszú fénytartományok 20 cm-enkénti mérésekből számított átlagos transzmisszió koefficiense (T_k) különféle mértékben zavaros vízben

Dátum	Secchi m	BG 12	VG 9	GG 7	RG 2	Szűrő nélkül
aug. 1. 10 ³⁰	0,41	12,2	24,6	26,4	15,5	34,6
aug. 6. 11h	0,77	32,8	54,0	49,7	31,6	51,8
szept. 20. 12h	0,64	18,3	37,1	42,6	21,2	40,9
okt. 9. 12h	1,18	40,8	58,9	59,4	38,3	59,3
okt. 24. 12h „tisztá víz”	0,56	23,8	36,4	(60,9)	32,6	34,6
okt. 24. 12 ²⁰ „szőke víz”	0,35	2,0	7,7	10,7	3,1	10,5

Színes fényméréseink eredményeit a 2. és 3. táblázatban mutatjuk be s közülük a legfontosabbak a következők: A Balaton vize a spektrum kék és vörös színeit nyeli el leggyorsabban. Ezek közül a vörös transzmisszió koefficiense a legkisebb a desztillált vízben is (SAUBERER és RUTTNER 1941, 57), a kék pedig, bár extinkció értéke egynél is kisebb (transzmissziója nagyobb,

3. táblázat

A különféle hullámhosszú sugarak 10%-ának lehatolási mélysége m-ben ($1/\bar{\beta}_v$) különféle mértékben zavaros vízben

Dátum	Secchi m	BG 12	VG 9	GG 7	RG 2	Szűrő nélkül
aug. 1. 10 ³⁰	0,41	1,10	1,67	1,74	1,24	2,18
aug. 6. 11h	0,77	2,06	3,72	3,29	2,00	3,50
szept. 20. 12h	0,64	1,35	2,32	2,69	1,49	2,58
okt. 9. 12h	1,18	2,57	4,35	4,64	2,40	4,40
okt. 24. 12h „tisztá víz”	0,56	1,60	2,30	(4,65)	2,01	2,17
okt. 24. 12 ²⁰ „szőke víz”	0,35	0,59	0,90	1,03	0,67	1,02

mint 99%!) az édesvizekben nem hatol mélyre. Még a tiszta alpesi tavakban is (VOLLENWEIDER 1956, 312) a vörös után következnek. A tengerben is a kékes-zöld (ÁLVIK 1934, 61), illetve a zöld (HARVEY 1955, 86) hatol legmélyebbre. Ez egyrészt a természetes vizekben lévő festékanyagok de főképpen a szuszpendált szilárd részecskék hatásának tudható be, melyek sokkal jobban hatnak a rövidebb hullámhosszú sugarakra, mint a hosszabbakra (BIRGE és JUDAY 1930, 317), ami szoros összefüggésben van a lebegő részecskék szóródást okozó hatásával, az ún. TYNDALL-jelenséggel. A TYNDALL-fény erőssége fordítottan arányos a hullámhosszúság negyedik hatványával, tehát a kék sugarakat a lebegő részecskék jobban eltérítik az útjukból (RAYLEIGH-féle törvény: SAUBERER és RUTTNER 1941, 50).

ÁLVIK (1934, 61) és más, főképp északi szerzők szerint az édesvizekre, azok barnás festékanyagai miatt a vörös maximális áthatoló képessége jellemző. Hasonló eredményeket kapott DVIHALLY (1957) hazai szikesvizeinkben. A Balaton általunk vizsgált részeiben azonban barna festékanyagot nem találtunk, és így legmélyebbre a zöld és sárga színű sugarak jutnak.

A vörös és kék fénytartományok hiánya az első pillanatban kétséggel tölthet el a tóban folyó fotoszintézis szempontjából, melynél köztudomás szerint elsősorban éppen a kék és vörös sugarak a legaktívabbak. A növényi pigmentek, különösen pedig a különféle algák kísérőfestékeinek kutatásai során újabban mutattak rá arra a már ENGELMANN (1884 ap. BLINKS 1954, 98) által hangoztatott tényre, hogy ezek a kísérőfestékek fontos szerepet játszanak nemcsak a vörös, kék- (HAXO és NORRIS 1953, EMERSON és LEWIS 1942), barna- és kova- (STANBURY 1931, ÁLVIK 1934, CLARKE és OSTER 1934, DUTTON és MANNING 1941, WASSINK és KERSTEN 1946) hanem az egysejtű zöld algák (EMERSON és LEWIS 1943, HAXO és BLINKS 1950) fotoszintézisében is. Bár a karotinoidák és más rokon festékek pontos szerepét ma sem ismerjük (FUJIMORI és LIVINGSTON 1957) annyit tudunk, hogy segítségükkel a rövid hullámhosszú tartományok fotoszintetikus hatása fokozódik és a növények alkalmazkodni tudnak a látható spektrum középső részeinek kihasználásához (FOGG 1953, BLINKS 1954). A Balaton nyári algavegetációjában uralkodó páncélos ostorosok, kovamoszatok és kék algák minden valószínűség szerint hasznosítani tudják az itt uralkodó kékes-zöld, zöld és sárga színű sugarakat. Hazai édesvizeink planktonalgáinak ilyen irányú élettani kutatása igen fontos adatokat szolgáltatna a biológiai produkció kérdéseire.

A balatonvíz szelektív extinkciója minőségileg alig változik a zavarosság fokával. Legtöbb esetben a sárga (GG 7) szűrővel kapott transzmisszió-értékek a legmagasabbak, de ezek a szűrő korlátozott szelektivitása miatt bizonyos hibával terhelték. A zöld szűrő (VG 9) értékei igen közeállnak ezekhez, sőt augusztus 6-i sorozatunkban felül is múlták a GG 7 szűrővel nyert számokat (2. és 3. táblázat). A vörös és kék színek értékei a másik kettőnél sokkal kisebbek. A tisztább vízben a kék, zavarosban a piros hatol aránylag mélyebbre éppen a RAYLEIGH-féle törvény értelmében. A Balatonban mérhető transzmisszió-értékek szélsőséges változékonysága a színes fény mérés adataiból is kitűnik. Az október 24-i „tiszta” és „szőke” pászták közti különbség a szűrő nélküli adatokkal számszerűleg is jól megegyezik (vö. 309. o.).

Végül felelnünk kell arra a kérdésre, hogy mennyiben használhatjuk fel a fény szűrő nélkül nyert fény mérési adatainkat a balatonvíz optikai tulajdonságainak jellemzésére?

A szűrő nélküli méréseket kényelmi szempontok mellett az a tény is támogatja, hogy a sárga (GG 7) szűrőt nem számítva a „galvanométer kitérés” annyira csökken, hogy az 1–1,5 m alatti számadatok már nem elég megbízhatóak, a szűrők segítségével meghatározott optikai állandók tehát csak a víz felső, rendszerint tisztább rétegeire vonatkozhatnak. ATKINS és POOLE (1940, 273), WELCH (1948, 162), ATKINS, POOLE és WARREN (1949, 753), TALLING (1957, 1957a) tengerben is és édesvízben is a zöld szűrőt ajánlják arra az esetre, ha csak a monokromatikus megközelítő fény biztosításáról és nem a szelektív abszorpció vizsgálatáról van szó. Ha a 2. és 3. táblázatban összehasonlítjuk a szűrő nélküli és a VG. 9-es zöld szűrő adatait, láthatjuk, hogy a Balatonban a nagyon zavaros ($S_{ECCHI} < 0,5$ m) vizet nem számítva, a T_k és $1/\beta_v$ értékek átlagai elég jól megegyeznek egymással. Ez a balatonvíz kissé zöldes saját színével és a fényelem érzékenységi görbéjével (max : 500 – 600 m μ) magyarázható.

Ezért nyugodtan dolgozhatunk a szűrő nélküli műszerrel, hiszen a csökkent galvanométer kitérésből eredő pontatlanság nagyobb, mint a közel monokromatikus fény nyújtotta előny (vö. CHANDLER 1942).

Az asszimiláció-kísérletek elméleti és módszertani kérdései

Az 1957 nyarán végzett asszimiláció-kísérletek célkitűzése a Balatonban uralkodó fényviszonyok biológiai vizsgálata volt, a bevezetésben említett elvek szerint. A fotoszintézis optimumát, az „aktív vízréteg” kiterjedését és a zavarosság mértékének hatását minden fénymérésnél jobban tanulmányozhatjuk magukkal az élő növényekkel. SCHULTZE (1956) eredményei szerint a fénymérést, sőt a mesterséges megvilágítás méretezését a gyakorlatban is a növényi asszimiláció adataival kell standardizálni.

Asszimiláció-méréseinket elsősorban egysejtű plankton-algák baktériummentes tisztatenyészetével végeztük. A felhasznált törzseket mi magunk izoláltuk balatoni hálós planktonmintákból. Baktérium-mentességükről glukóz-pepton ágárlemezen (PRINGSHEIM 1946, 70) tenyésztve győződünk meg. A használt törzsek

- 7 K *Chlorella vulgaris*
- 85 *Scenedesmus obliquus*-typ.
- 184 *Coccomyxa lacustris*
- 516 *Kirchneriella lunaris*.

Az algákat egy literes Erlenmeyer lombikokban 300–300 ml talajfőzetes Knop-oldatban (PRINGSHEIM 1946, 35) kb. 3% CO₂-t tartalmazó levegő átbuborékolatása mellett 25°-os fénytermosztátban (3 drb 60 W izzólámpa) szaporítottuk el steril körülmények között. Növekedésük leggyorsabb szakaszában (10–15 napos folyadék-tenyészetek) használtuk őket a kísérlethez.

Az asszimiláció-kísérleteket frissen szűrt balatonvízben szuszpendált alगतömeeggel végeztük. Az asszimiláció mértékéül a fotoszintézis során felszabadult és a vízben elnyelődő oxigén mennyisége szolgált. A légzésre fogyasztott oxigént a megvilágított mintával teljesen azonosan kezelt elsötétített edényben határozva meg, korrekcióba vettük, feltételezve, hogy a

légzés lényegében független a megvilágítástól. (BROWN 1953, 728, RYTHER 1956a, 74, 1956b, 862).

Ezt az ún. fekete-fehér palackos módszert több jogos kritika érte, melyek szerint akár a túl sűrű (GESSNER 1937, 1940) akár a túl híg szuszpenzió (STEEMANN NIELSEN 1954, STEEMANN NIELSEN és AL KHOLI 1956) torz eredményeket ad, mert részben a kísérleti edényben stagnáló szuszpenzióban az anyagcsere nem zavartalan (GESSNER l. c., PRINTZ 1942), részben a rendelkezésre álló tápanyagok, elsősorban a szénforrás kimerülhet (EMERSON és GREEN 1934). Főleg természetes, híg populációk esetében a túl hosszú expozíciós idő alatt különféle zavaró jelenségek, főleg bakteriális hatások lépnek fel (STEEMANN NIELSEN 1954, VOLLENWEIDER 1956). A módszer körüli vita napjainkban is tart. Saját tapasztalataink a Balaton természetes planktonjával szintén rossz eredménnyel jártak (lásd később). Ha azonban frissen szűrt Balaton-vízzel, melyben 200 mg-nál mindig több hidrokarbonát van literenként, baktérium-mentes, nem túl sűrű, de nem is nagyon híg algaszuszpenzióval és pár órás expozícióval dolgozunk (CARPELAN 1957), a zavaró hatások minimumra csökkennek és a kitűzött célt elérhetjük. Gondos előkísérletekkel a 3 órás expozícióhoz alkalmas kísérleti szuszpenziót 500 sejt/ μ l töménységűnek állapítottuk meg, elsősorban a *Chlorella vulgaris* számára.

Külön problémát okozott a Balaton vizének állandó oxigén telítettsége, sőt túltelítettsége, mert a keletkezett oxigén buborék alakjában kivált és elveszett a meghatározás számára. Az expozíciós idő rövidítése (MARSHALL és ORR 1928, 322) nem vezetett célra, ezért megpróbáltuk a balatonvíz oxigén-szegényítését mosott CO₂ árammal, ami azonban a pH túlzott csökkentésével és túl nagy CO₂ koncentráció okozásával a munkát lehetetlenné tette (STEEMANN NIELSEN 1955). Jó eredményeket értünk el nitrogén árammal (TÖDT és munkatársai 1952, 1953), de még gyorsabb és egyszerűbb volt az oxigéntenziót vákuum segítségével csökkenteni (ZOBELL és ANDERSON 1936, 332). Tapasztalataink szerint kb. 10 Hg mm-es vákuum már 40–60 perc alatt annyira csökkent az oxigéntartalmat, hogy az asszimiláció-kísérlet jól keresztülvihető. A túlságos oxigéntelenítés a fotoszintézis szempontjából nem kívánatos (ALLEN 1955). GESSNER (1937) a közel azonos oxigénkoncentráció melletti munkát ajánlja. Mi, kísérleteink során, az oxigéntelítettséget 50–60%-ra csökkentettük.

Az evakuálás a többi tulajdonságot nem befolyásolta lényegesen (4. táblázat).

4. táblázat

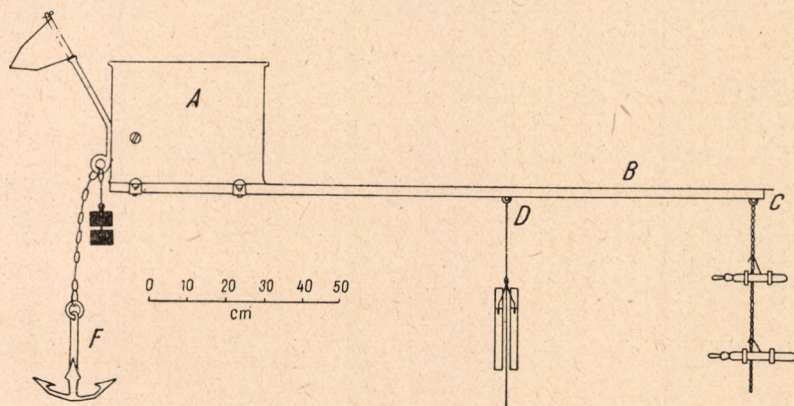
Az evakuálás hatása a szűrt balatonvíz karbonát-, hidrokarbonát- és oxigén-tartalmára (1956. szept. 14. Kis-öböl; 21 C°)

	CO ₂ mg/l	HCO ₃ mg/l	L°	O ₂	
				mg/l	%
1. Kiindulási vízmintá	13,4	210,1	3,89	9,52	104
2. 1 óra vákuum 30 Hg mm	10,8	226,8	4,08	6,14	68
3. 2 óra vákuum 30 Hg mm	8,2	230,4	4,05	4,43	48

Megjegyzés: Az evakuálást vízsugár szivattyúval végeztük (\pm 30 Hg mm).

Az oxigén-telítettség okozta nehézség a természetes balatoni plankton-populáció asszimiláció-mérésekor is fennáll. Megvizsgáltuk tehát azt is, hogy az evakuálás hogyan hat a *Chlorella vulgaris* tenyészet fotoszintetikus tevékenységére?

7 K *Chlorella vulgaris* tisztatenyészetből 500 sejt/ μ l töménységű szuszpenziót készítettünk úgy, hogy az egyikbe evakuálás előtt, a másikba az után kevertük bele a sejteket. Az evakuálást elektromos meghajtású olajlégszivattyúval 2 óra hosszat végeztük (kb. 10 Hg mm). Az asszimiláció- és légzés-kísérletek eredménye szerint a kétféle szuszpenzió közt nem volt lényeges különbség:



3. ábra. Magyarázat a szövegben

Figure 3. Buoy for suspending the samples for photosynthetic measurements. A = buoy; B = frame work made of wood; C = "light" samples hanging on a thin chain; D = "dark" samples in brass tubes hanging on perlon rope; E = counterweight; F = anchor

	Fotoszintézis	Légzés]
Evakuált vízbe szuszpendált alga	+2,24	-0,50 mg O ₂ /10 ⁹ sejt/óra
Evakuált alga szuszpenzió	+2,34	-0,48 mg O ₂ /10 ⁹ sejt/óra

Az eddig ismertetett megfontolások alapján az asszimiláció-kísérletek anyagát az alábbi módon kezeltük:

A kísérleti alga-szuszpencióhoz szükséges alगतömeget kis fordulatszámmal centrifugálva választottuk el az eredeti tápoldattól. Kevés oxigén-szegényített balatonvízzel felvettük és BÜRKER kamrában megállapítottuk a sejtsűrűséget. Az így nyert adat alapján annyi O₂-szegényített balatonvízzel hígítottuk, hogy kb. 500 sejt/ μ l-es szuszpenziót nyerjünk. Ebben a sejtszámot új számlálással ellenőriztük és ennek a végső sejtszámnak segítségével számítottuk ki a fotoszintézis mértékét: $P_k = \text{mg O}_2/10^9 \text{ sejt/1 óra}$.

A kísérletek MAUCHA-kémcsőben folytak 2-2 párhuzammal. Az oxigén meghatározást magukban a kémcsövekben végeztük WINKLER MAUCHA (1945, 362) által módosított módszerével, annyi változtatással, hogy a kémcsövekből titráló lombikba pipettáztott aliquot részben titráltunk 0,005 Na₂S₂O₃ mérőoldattal. Így minden számadatunk legalább négy párhuzam átlaga.

A megfelelően előkészített mintákat a 3. ábrán látható bója segítségével függesztettük a Balaton különböző mélységeibe. Ezt egy 28 literes, 1 mm-es

horganyzott bádoglemezből készült, pirosra festett úszó (A) tartotta a víz felett. A „világos” minták a bója testétől messzenyúló (B) tartóléc végén, vékony lánccsal szembe akasztva függtek (C) párosával, plexi-üvegből készült átlátszó tartókban, vízszintesen rögzítve. A felfüggesztéshez használt vékony sárgaréz kampó árnyékoló hatása elhanyagolható.

A „sötét” minták jól záró sárgaréz hüvelyekben (D) kapcsan függtek perlon zsinóron. A bója (E) karikájára a rögzítő horgony lánccsal és a rúd vízszintesen tartásához szükséges ellensúlyokat erősítettük. Ilyen megoldással elértük azt, hogy a bója árnyéka nem zavarta a megvilágítást, viszont bármilyen sok csövet akasztottunk a rúd végére, megfelelő ellensúlyozással az mindig vízszintesen állott. Súly nélkül 4 cső (+2 sötét párhuzam) kellett legalább, maximális terheléskor (32 „világos” +12 „sötét” cső) a felszíni és az 1 m feletti sötét csöveket is (E) pontra akasztva a rúd (C) vége kb. 12 cm-re merült víz alá. Ezt a kis különbséget azonban a minták megfelelő lánccsal szembe akasztásával (ezért alkalmaztunk vékony láncot!) könnyen korrigálhattuk. Legtöbbször 20 cm-enként akasztottuk a mintapárokat egymás alá.

A kísérletek alkalmával kihelyezéskor is, bevételkor is fény-, hőmérséklet- és átlátszóság (SECCHI) méréseket végeztünk.

Asszimiláció-kísérleteink eredményei

A Balaton saját planktonjával MAUCHA-kémcsőben végzett kísérleteink minden esetben negatív eredményt adtak, mert egész sajtáságos módon a világos csövekben is határozott oxigén fogyást tapasztaltunk (1957. júl. 4. 6 óra hosszát; júl. 6. 12 óra hosszát; júl. 26. 12 óra hosszát; szept. 3. 11 óra hosszát. Júl. 26-i kísérletünknel nem evakuáltunk!)

Aug. 28-án és szept. 3-án 150 és 250 ml-es üveg dugós üvegekben végzett kísérleteink valamivel jobb eredményt adtak. A szept. 3-i 12 órás expozícióval végzett kísérletünk eredménye:

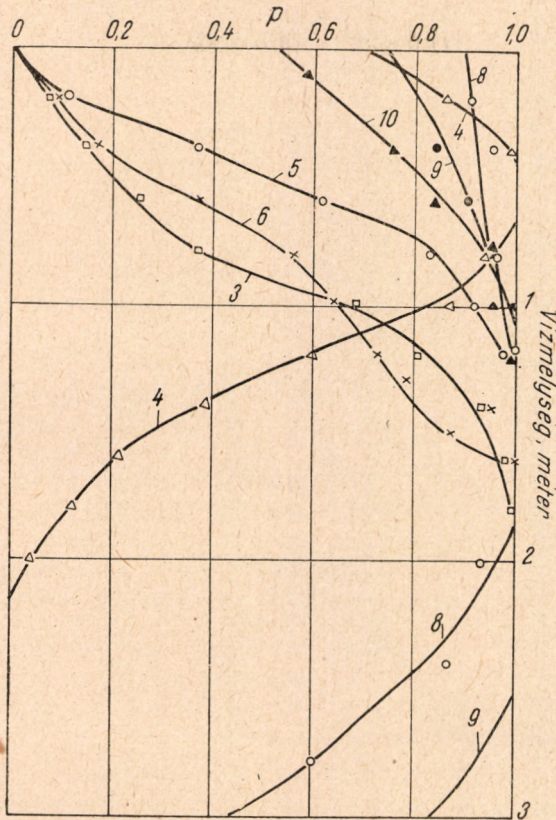
	0	1	2m-es vízmélységben
150 ml-es üvegben	0,02	0,07	(0,001) mg O ₂ /liter/óra
200 ml-es üvegben	0,11	0,11	0,06 mg O ₂ /liter/óra

Az edény nagyságával való összefüggés tehát kétségtelen, így az asszimiláció kísérleteknél a „térhatás” külön vizsgálat tárgyává teendő. A természetes planktonnal elért rossz eredmények és a bevezetésben részletezett megfontolások alapján tértünk rá az alga tisztatenyészetek használatára.

A 4. ábrán mutatjuk be néhány kísérletünk eredményét. A fotoszintézis intenzitását a $p = P_k/P_m$ értékkel jellemezzük, ahol P_m a kérdéses kísérletben szereplő maximális P_k értéket jelenti. Az ilyen természetű ábrázolás csak relatív értéket ad, de az „aktív vízréteg” meghatározására egyedül ez alkalmas.

A mély tavakra jellemző fotoszintézis görbe a mi júl. 22-i, borult időben nyert (5. táblázat 4.) görbénkhez hasonló. Ezen azt látjuk, hogy a fotoszintézis erőssége egy bizonyos vastagságú optimális réteg felett is és alatt is csökken. Azt a zónát, melyben a maximális fotoszintézis tapasztalható a fényteltettség zónájának hívjuk, mely alatt a fényhiány miatt kialakuló szuboptimális (infra optimális, telítettség alatti), felette pedig túlzott fény mennyiség által

befolyásolt superoptimális (fény túltelített) gátlási zóna alakul ki. A nagy mélységű tavakban az egyre kevesbedő fényvel párhuzamosan, az úgynevezett kompenzációs pontig csökkenő fotoszintézis-intenzitás számszerű kifejezése a legfontosabb. A felületen tapasztalható gátlási zóna a mély víz nagy tömegéhez képest elhanyagolható (TALLING 1955, 1957a, VOLLENWEIDER 1956). A Balatonban a fotoszintézis alsó gátlási zónája és a kompenzációs pont



4. ábra. A relatív fotoszintézis (p) értéke a vízmélység függvényében, néhány jellegzetes kísérlet alapján. A görbék számozása egyezik az 5. táblázat számaival

Figure 4. Relative photosynthetic rate (p) in the function of depth on the basis of some characteristic experiments. The numbers of curves are identical to those in Table 5.

(ahol a fotoszintézis és a légzés egymást kompenzálják) csak borús időben és igen zavaros vízben (4. sz. kísérlet) illetve kora reggel (8. számú kísérlet) alakul ki, a tihanyi kút 11 m-es mélyét nem számítva (ahol kísérletet nem végeztünk). Derült időben a tóban fenékgig tart a fényteltettség. Ezt 3 m mélységig kísérletileg bizonyítottuk, 5 m-ig számítások alapján valószínű. A felső rétegben kialakult fény-túltelítettség miatt beálló fotoszintézis kiesés azonban a Balatonban és a hozzá hasonló sekély vizekben nem hanyagolható el és számszerű kifejezése a becslő módszer kidolgozásakor elengedhetetlen.

Magasabbrendű növényeken és algákon végzett élettani kísérletek egyaránt azt mutatják (STILES 1950, 223), hogy a fotoszintézis, különösen kisebb fényintenzitás mellett a fény erősségével közel lineárisan nő a telítettségi pontig, mely felett különféle gátló tényezők miatt (STEEMANN NIELSEN 1949, KOK és BUSINGER 1956) csökkenni kezd. Ezt a csökkenést különösen a szárazföldi növényeknél másodlagos okok okozhatják (klorofil károsodás, sztómák becsukódása, hőhatás stb.) de a hidrobiológiai kísérletek során sem alakult ki még egységes vélemény ennek természetéről.

MAUCHA (1924, 1927) óta a legtöbb szabadban végzett kísérlet esetében tapasztalták. Egyes parti övben lakó algafajnál elmaradhat (MANNING, JUDAY és WOLF 1938, MCMILLAN és VERDUIN 1953). JACKSON és Mc FADDEN (1954) CURTIS és JUDAY (1937) is beszámoltak elmaradásáról pelagikus kovamoszatok esetében. Borus időben általában kisebb (STEEMANN NIELSEN 1954, LEVRING és FISH 1956, VOLLENWEIDER 1956) és nem tapasztalható erősen eutróf, nagyon színezett vizű tavakban (LEVRING és FISH 1956 és saját méréseink a tihanyi Belső-tóban). LUND (1950) és VOLLENWEIDER (1956) a természetes populációk esetében a felső vízréteg kisebb népesség sűrűségével magyarázzák az itt mért gyengébb fotoszintézist, sőt VOLLENWEIDER (l. c.) az ott élő alगतömeg klorofil tartalmával korrigálva a fotoszintézis értékét, a gátló zóna látszólagos voltát konstataálta. Nem hanyagolható el végül a felső vízrétegben tapasztalható ibolyán túli sugárzás gátló hatása (GESSNER és DIEHL 1951) sem, bár üvegedényeink falán ezek nagy része kiszűrődik (VOLLENWEIDER l. c.).

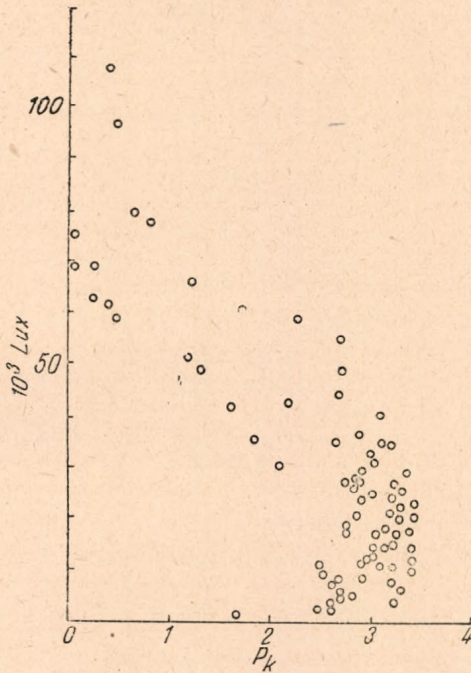
Ennek a felszíni gátlásnak matematikai megközelítése a szuboptimális asszimilációs zóna esetében használatos képletekkel nem lehetséges, mert azok

5. táblázat

1957. június 14—augusztus 14 közt végzett fotoszintézis-kísérletek részletes adatai (Chlorella vulgaris)

1 Szám	2 Dátum	3 Secchi m	4 $\frac{4}{\beta_v}$	5 Felszíni fény 10 ⁶ Lux	6 Aktív víztömeg t _p %	7 P _m mg O ₂ /10 ⁶ sejt/óra
1	06. 14	0,44	—	—	88,2	2,90
2	07. 05	1,47	0,186	75	75,6	4,10
3	07. 19	0,85	0,347	100	71,1	3,35
4	07. 22	0,31	0,869	5,3	40,7	3,04
5	08. 02	0,65	0,395	69	82,3	3,20
6	08. 07	1,09	0,301	75	72,4	2,92
7	08. 12	0,70	0,467	61,5	73,4	3,13
8	08. 14	0,97	0,331	11	88,7	2,84
9	08. 14 7h	0,96	0,346	55	94,6	3,44
10	08. 14 10h 13h	0,98	0,328	61	92,8	3,40
85 Scenedesmus obliquus-typ.						
11	08. 01	0,41	0,460	102,5	72,9	0,68
184 Coccoomyxa lacustris.						
12	08. 12	0,70	0,467	61,5	70,6	0,38

vagy az alsó gátlás és a fényintenzitás közti lineáris összefüggést használják ki (VOLLENWEIDER 1956), vagy a SMITH (1936, 1937) és WINOKUR (1948, 1949) által a szuboptimális fény és az egysejtű algák fotoszintézise közt tapasztalatilag megállapított egyenlet segítségével közelítik meg a fotoszintézis integrálját (TALLING 1957a). A fény-túltelítettség gátlási görbéjének lefutása azonban nem szabályszerű. (LEVRING és FISH 1956, VOLLENWEIDER 1956), amint az a 4. ábrán is látható, ezért matematikai kifejezésétől egyelőre el kell tekintenünk.



5. ábra. A fotoszintézis intenzitása (P_k) a fényerősség függvényében. (*Chlorella* kísérleteink összes adata alapján). Magyarázat a szövegben

Figure 5. Intensity of photosynthesis (expressed as P_k) in the function of illumination (10^3 Lux). In agreement with other authors no correlation found between these two in field experiments

Az aktív vízréteg meghatározását ezért úgy végeztük, hogy a p -görbe és az ordináta által bezárt, planiméterrel mért területet (t_p) a vízoszlop egészét jelentő téglalap (t) százalékában fejezzük ki ($t_p\%$) (vö. TALLING 1957b). Az asszimiláció kísérletek részletes adatai és eredményei az 5. táblázat-ban láthatók.

Ezekből az adatokból természetesen nem lehet általánosítani, csupán azt bizonyítják, hogy a fény-túltelítettség okozta gátlás nem hanyagolható el, hiszen a déli órákban 20–30 százalék között mozog és, hogy ezzel a planimetrius módszerrel az számszerűen megközelíthető.

Befejezésül az 5. ábrán az összes asszimiláció kísérlet során nyert P_k értékeket rajzoltuk fel a fényerősség (10^3 Lux) függvényében. Az ehhez hasonló eddigi kísérletekkel egybehangzóan (RILEY 1940, McMILLAN és

VERDUIN 1953, EDMONDSON 1956, VERDUIN 1956) nem találtunk jól definiált összefüggést a két érték közt, amit egyrészt a növények növekedése alatti körülmények különbözőségével (fény- és árnyék növények), de esetünkben elsősorban a víz alatti fény spektrális különbségeivel magyarázhatunk meg.

Az eredmények megvitatása

Az 1957 nyarán végzett, nagyrészt tájékozódó jellegű méréseink és kísérleteink a Balaton elsődleges termelése becslésének nehézségeit tárták fel elsősorban, de eredményeink alapján nyilvánvalóak legfontosabb tennivalóink is. A Balatonban, talán az egész világon egyedülálló tulajdonságai miatt a külföldi sablonok, képletek még átdolgozva sem alkalmazhatók igen durva hibák veszélye nélkül.

A Balaton víztömegének labilis optikai tulajdonságai miatt csak igen nagy számú folyamatos méréssel tudunk elégséges adathoz jutni a becselő módszerhez elkerülhetetlen átlagértékek érdekében. Igen nagy jelentőségű a fényklíma és a széljárás a felkeveredett tó ülepedése és a külső tényezők közti összefüggés vizsgálta (ENTZ B. 1950), valamint a SECCHI-féle átlátszóság mérések eredményének felhasználása az elsődleges termelés becsléséhez (VOLLENWEIDER 1956a). Fénytani méréseinket ki kell terjesztenünk a tó egész felületére, megállapítva az egymástól nagymértékben különböző szakaszokat (Pl. a Keszthelyi-öböl barnás vize).

Tovább kell kutatnunk az „aktív vízréteg”-gel kapcsolatos környezet-tani és élettani jelenségeket, különösen a fotoszintézis fény-túltelített szakaszának fiziológiáját. Tisztáznunk kell ezzel kapcsolatban a napi és évszakos változást a csillagászati, meteorológiai és a víz optikai tényezőinek függvényében. Ez a munka baktériummentes algakultúrákkal végzett kísérletek nélkül elképzelhetetlen.

A tó felületére jutó sugárzás minél pontosabb folyamatos mérése és a tó fitoplanktonjának (és az odajutó autotróf szervezeteknek) aktivitás mérései (klorofil-tartalom, asszimiláció-szám, izotóp kísérletek) — bár az ebben a dolgozatban tárgyalt részletproblémáktól távolosnak — a becselő módszer kidolgozásának elengedhetetlen föltételei.

Összefoglalás

A Balaton elsődleges termelését becselő módszer kidolgozására irányuló első — nagyrészt tájékozódó — munkánk ismertetése során először a természetes vizek fényklímájának és azok mérésének elvi és módszertani kérdéseivel foglalkoztunk.

Fejtegetéseink során rámutattunk, hogy a hidrobiológiában használatos LAMBERT-féle extinkciós koefficiens helyett a tízes alapú logaritmus-rendszeren alapuló BUNSEN-féle vertikális extinkciós-koefficiens sokkal praktikusabb (számítási könnyebbség, a reciprok érték azzal a vízmélységgel egyenlő, ahová a felszíni fény 0,1 része jut stb.) Munkánkban ebben a részében a leghasználatosabb optikai állandók kiszámítását és összefüggéseit ismertettük.

Ami balatoni fényméréseink eredményeit illeti, célkitűzésünk szempontjából legfontosabb annak már többek által hangsúlyozott változékonysága,

labilitása, ami elsősorban a sekély tó felkeveredésével és a lebegő részecskék optikai hatásával magyarázható. Ez a tény, a becslő módszernél elkerülhetetlen átlagértékek megállapítását nagyon megnehezíti.

Határozott és jellegzetes optikai rétegződés a Balatonban nem alakulhat ki, annak ellenére, hogy a víz optikailag horizontálisan is és vertikálisan is nagyon inhomogén.

A Balatonba a víz zavarosságától többé-kevésbé függetlenül a sárga és zöld fénytartományok sugarai hatolnak legmélyebbre.

A színszűrőkkel és azok nélkül végzett fényméréseink szerint, a fotocella színérzékenysége és a Balaton vizének saját zöld színe miatt a szűrő nélküli műszerrel mért adatokból az optikai állandók nyugodtan kiszámíthatók.

Az asszimiláció-kísérleteket egysejtű algák baktérium-mentes tisztatenyészetével végeztük azzal a célkitűzéssel, hogy a víz „aktív réteg”-ének nagyságát a minden műszernél pontosabban reagáló növények segítségével határozzuk meg.

A módszertani részben ismertettük eljárásunk elvi megfontolásait. A balatonvíz zavaró oxigén-telítettségét 40–60 percig tartó evakulálással 50–60%-ra csökkentettük.

A Balaton természetes planktonjának asszimiláltatása során összefüggést találtunk a kísérleti edény nagysága („térhatás”) és a keletkezett oxigén mennyisége közt. További kísérletek nélkül ezeket az értékeket természetesen nem fogadhatjuk el helyeseknek.

A tisztatenyészetekkel végzett kísérletek szerint a Balatonban fényhiány okozta gátlás csak borús időben és nagyon zavaros vízben van, míg a fény túltelítettség miatti fotoszintézis kiesés igen jelentős és ennek számszerű kifejezése a becslő módszer kidolgozásánál elkerülhetetlen. Ennek a kiesésnek nagyságát grafikus módszerrel határoztuk meg.

Végül röviden rámutattunk az elsődleges termelés becslőmódszere kidolgozásában végzendő legfontosabb kutatási feladatainkra.

FÜGGELÉK — APPENDIX

A dolgozatban használt jelölések magyarázata. A zárójelbe tett számok a 304–306. oldalak képleteire vonatkoznak. — Key to symbols used. The numbers in brackets refer to symbols on p. 304–306.

a	LAMBERT-féle extinkciós koefficiens (2), (3). — Extinction coefficient according to LAMBERT (2), (3).
a_v	LAMBERT-f. vertikális extinkciós koefficiens. — Vertical extinction coefficient according to LAMBERT, measured vertically in water body.
β	BUNSEN-féle extinkciós koefficiens (4). — Extinction coefficient according to BUNSEN (4).
β_v	BUNSEN-f. vertikális extinkciós koefficiens. — BUNSEN's vertical extinction coefficient per metre, measured vertically in water body.
$\bar{\beta}$	Egy vízoszlopon belül mért extinkció koefficiensek átlaga. — Average of the BUNSEN's extinction coefficients measured within one water column.
$1/\beta_v$	A BUNSEN-féle extinkciós koefficiens reciproka: az a vízmélység méterben, ameddig a beeső fény 0,1 része hatol. — Reciprocal of extinction coefficient of BUNSEN, that is equal to that depth of water were one tenth of the incident light penetrates.
d	áteresztőképesség (6). — Transmission (6).
$d\%$	áteresztőképesség a beeső fény százalékában (7). — Percentage transmission (7).
I_0	A felületre eső fény intenzitása. — Incident light intensity at the surface.

- I_n Csökkent fényerősség n út megtétele után. — Reduced light intensity at the lower side of n layer.
- m rétegvastagság méterben. — Thickness of layer in metres
- n rétegvastagság — Thickness of layer.
- P_k A fotoszintézis mértéke: $\text{mg O}_2/10^9$ sejt/1 óra. — Rate of photosynthesis in $\text{mg O}_2/10^9$ cells/1 hr.
- P_m A legnagyobb fotoszintézis érték egy sorozaton belül: $\text{mg O}_2/10^9$ sejt/1 óra. — Maximal (light saturated) photosynthetic rate in $\text{mg O}_2/10^9$ cells/1 hr.
- p A relatív fotoszintézis mértéke: P_k/P_m . — Relative photosynthetic rate, the ratio P_k/P_m .
- SECCHI (m) A SECCHI-korong láthatósági határa méterben. — Transparency determined by SECCHI disk, in metres.
- T_k transzmisszió (8). — Transmission per metre (8).
- T_k transzmissziós koeficiens. — Coefficient of transmission per metre (metre transmission number) (8).
- \bar{T}_k egy vízoszlopon belül mért transzmissziós koeficiensek átlaga (9). — Mean value of transmission coefficients calculated from measurements within one water column (9).
- t_p a p vonal és az ordinata által bezárt, planiméterrel mért terület a 4. ábrán. — The area enclosed between the profile line of p and depth axis (ordinate), measured with planimeter in figure 4.
- $t_p\%$ a t_p terület, mint az egész téglalap százaléka: az „aktív réteget” jellemző szám. — The area t_p expressed as percentage of the rectangle, that represents the total water column. $t_p\%$ characterizes the „euphotic zone”.

IRODALOM

- ÅBERG, B. und W. RODHE (1942): Über die Milieufaktoren in einigen südschwedischen Seen. — *Symb. Bot. Upsal.* **5** (8), 1–256.
- ALLEN, F. L. (1955): Observations on photosynthesis and related systems. I. Influence of anaerobiosis on photosynthetic rates during continuous irradiation. — *Arch. Biochem. Biophys.* **55**, 38–53. (*Ber. wiss. Biol.* **99**, 352. 1955.)
- ÅLVIK, G. (1934): Plankton-Algen norwegischer Austernpollen. II. Licht und Assimilation in verschiedenen Tiefen. — *Bergens Mus. Årbok 1934, Naturv. R. Nr.* 10, 1–90.
- ÅLVIK, G. (1937): Über Lichtabsorption von Wasser und Algen in natürlichen Gewässern. — *Bergens Mus. Årbok 1937, Naturv. R. Nr.* 2, 1–63.
- ANDREWS, T. F. (1948): Temporary changes of certain limnological conditions in western Lake Erie produced by windstorm. — *Ecol.* **29**, 501–505.
- ATKINS, W. R. G. and H. H. POOLE (1940): A cubical photometer for studying the angular distribution of submarine daylight. — *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **24**, 271–281.
- ATKINS, W. R. G., H. H. POOLE and F. J. WARREN (1949): A balance-by-depth method for the photoelectric measurement of the vertical extinction coefficient of water. — *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **23**, 751–755.
- BIRGE, E. A. and C. JUDAY (1929): Transmission of solar radiation by the waters of inland lakes. — *Trans. Wisc. Acad. Sci.* **24**, 509–580.
- BIRGE, E. A. and C. JUDAY (1929a): Penetration of solar radiation into lakes, as measured by the thermopile. — *Bull. Nat. Res. Council.* **63**, 1–15.
- BIRGE, E. A. and C. JUDAY (1930): A second report on solar radiation and inland lakes. — *Trans. Wisc. Acad. Sci.* **25**, 285–335.
- BIRGE, E. A. and C. JUDAY (1931): A third report on solar radiation and inland lakes. — *Trans. Wisc. Acad. Sci.* **26**, 383–425.
- BIRGE, E. A. and C. JUDAY (1932): Solar radiation and inland lakes. Fourth report. Observations of 1931. — *Trans. Wisc. Acad. Sci.* **27**, 523–562.
- BLINKS, L. R. (1954): The photosynthetic function of pigments other than chlorophyll. — *Ann. Rev. Plant Physiol.* **5**, 93–114.
- BROWN, A. H. (1953): The effects of light on respiration using isotopically enriched oxygen. — *Amer. J. Bot.* **40**, 719–729.
- CARPELAN, L. H. (1957): Hydrobiology of the Alviso salt ponds. — *Ecol.* **38**, 375–390.

- CHANDLER, D. C. (1942): Limnological studies of Western Lake Erie. II. Light penetration and its relation to turbidity. — *Ecol.* **23**, 41—52.
- CHOLNOKY J. (1900): A Balaton szintüneményei. — *A Balaton Tud. Tanulm. Eredm.* I. 5. II., 1—58.
- CLARKE, G. L. and R. H. OSTER (1934): The penetration of red and blue components of daylight into Atlantic coastal water. — *Biol. Bull.* **67**, 59—75.
- CURTIS, J. T. and C. JUDAY (1937): Photosynthesis of algae in Wisconsin lakes. III. Observations of 1935. — *Int. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr.* **35**, 122—133. (cf. LUND 1950, 16.)
- DOAN, K. H. (1941): A relationship between increased turbidities and heavier sauger catches in Lake Erie. — *Ohio. J. Sci.* **41**, 449—452.
- DUTTON, H. J. and W. M. MANNING (1941): Evidence of carotenoid-sensitized photosynthesis in the diatom *Nitzschia closterium*. — *Amer. J. Bot.* **28**, 516—526.
- DVIHALY, Zs. T. (1958): Untersuchungen der selektiven Lichtabsorption in Natrongewässern vom Gesichtspunkt der Produktionsbiologie — *Acta Biol. Acad. Sci. Hung.* **2**, 347—359.
- EDMONDSON, W. T. (1956): The relation of photosynthesis by phytoplankton to light in lakes. — *Ecol.* **37**, 161—174.
- EMERSON, R. and L. GREEN (1934): Manometric measurements of photosynthesis in the marine alga *Gigartina*. — *J. gen. Physiol.* **17**, 817—842.
- EMERSON, R. and C. M. LEWIS (1942): The photosynthetic efficiency of phycocyanin in *Chroococcus* and the problem of carotenoid participation in photosynthesis. — *J. gen. Physiol.* **25**, 579—595.
- EMERSON, R. and C. M. LEWIS (1943): The dependence of quantum yield of *Chlorella* photosynthesis on wavelengths of light. — *Amer. J. Bot.* **30**, 165—178.
- ENGELMANN, T. W. (1884): Untersuchungen über die quantitativen Beziehungen zwischen Absorption des Lichtes und Assimilation in Pflanzenzellen. — *Bot. Ztg.* **42**, 81—93, 97—105. (BLINKS 1954, 98.)
- ENTZ, B. (1950): Some physical and chemical conditions of the water of Lake Balaton, investigated from Sept. 1948 to Apr. 1949. (Temperature, transparency, dissolved oxygen, pH and organic substances). — *Annal. Biol. Tihany* **19**, 69—81.
- ENTZ B. (1954): A Balaton termelésbiológiai problémái. — *MTA. Biol. Orv. Tud. Oszt. Közl.* **5**, 433—448.
- ENTZ, G. † und O. SEBESTYÉN (1946): Das Leben des Balaton-Sees. — *Magy. Biol. Kut. Munk.* **16**, 179—411.
- ERDEY-GRÚZ T. és PROSZT J. (1950): Fizikai-kémiai praktikum. — *Tankönyvkiadó Budapest*, 1—467.
- FOGG, G. E. (1953): The metabolism of algae. — *Methuen, London*, 1—150.
- FUJIMORI, E. and R. LIVINGSTON (1957): Interactions of chlorophyll in its triplet state with oxygen, carotene, etc. — *Nature* **180**, 1036—1038.
- GALL, M. H. W. (1949): Measurements to determine extinction coefficients and temperature gradients in the North Sea and English Channel. — *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **28**, 757—780.
- GÄRTNER I. (1929): A Balaton vizének zavarossága. — *Magy. Biol. Kut. Munk.* **2**, 186—191.
- GESSNER, F. (1937): Untersuchungen über Assimilation und Atmung submerser Wasserpflanzen. — *Jb. wiss. Bot.* **85**, 267—328.
- GESSNER, F. (1940): Die Bedeutung der Wasserbewegung für die Atmung und Assimilation der Meeresalgen. — *Jb. wiss. Bot.* **89**, 1—12.
- GESSNER, F. and A. DIEHL (1951): Die Wirkung natürlicher Ultraviolettstrahlung auf die Chlorophyllzerstörung von Planktonalgen. — *Arch. Mikrobiol.* **15**, 439—453.
- HARVEY, H. W. (1955): The chemistry and fertility of sea waters. — *Univ. Press, Cambridge*, 1—224.
- HAXO, F. and L. R. BLINKS (1950): Photosynthetic action spectra of marine algae. — *J. gen. Physiol.* **33**, 389—422.
- HAXO, F. and P. S. NORRIS (1953): Photosynthetic activity of phycobilins in some red and blue-green algae. — *Biol. Bull.* **105**, 374.
- JACKSON, D. F. and J. MCFADDEN (1954): Phytoplankton photosynthesis in Sanctuary Lake, Pymatuning Reservoir. — *Ecol.* **35**, 1—4.
- JENKIN, P. M. (1937): Oxygen production by the diatom *Coscinodiscus excentricus* Ehr. in relation to submarine illumination in the English Channel. — *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **22**, 301—343.

- JUDAY, C. and H. A. SCHOMER (1935): The utilization of solar radiation by algae at different depths in lakes. — *Biol. Bull.* **69**, 75–81.
- KOK, B. and J. A. BUSINGER (1956): Kinetics of photosynthesis and photoinhibition. — *Nature* **177**, 135–136.
- LANDOLT-BÖRNSTEIN (1923): Physikalisch-chemische Tabellen (Herausg. W. A. ROTH u. K. SCHEEL) V. Aufl. I–III. *Springer, Berlin*, 1–1695.
- LEVRING, T. and G. R. FISH (1956): The penetration of light in some tropical East African waters. — *Oikos* **7**, 98–109.
- LUDÁNY GY. és PÁTER J. (1929): Fotometriás mérések a Balaton vizében. — *Magy. Biol. Kut. Munk.* **2**, 174–179.
- LUND, J. W. G. (1950): Studies on *Asterionella formosa* Hass. II. Nutrient depletion and the spring maximum. Part II. Discussion. — *J. Ecol.* **38**, 15–35. (*Coll. Papers Freshw. Biol. Ass.* 1950.)
- MANNING, W. M., C. JUDAY and M. WOLF (1938): Photosynthesis of aquatic plants at different depths in Trout Lake, Wisconsin. — *Trans. Wisc. Acad. Sci.* **31**, 377–410.
- MARSHALL, S. M. and A. P. ORR (1928): The photosynthesis of diatom cultures in the sea. — *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **15**, 321–360.
- MAUCHA, R. (1924): Upon the influence of intensity of light and temperature on the photosynthetic production of nannoplankton. — *Verh. Intern. Ver. Limnol.* **2**, 381–401.
- MAUCHA, R. (1927): Einige Bemerkungen zu der Arbeit von F. Ruttner (Lunz): Über die Kohlensäure Assimilation einiger Wasserpflanzen in verschiedenen Tiefen des Lunzer Untersees. — *Internat. Rev. Ges. Hydrobiol. u. Hydrogr.* **18**, 388–399.
- MAUCHA, R. (1942): Das Gleichgewicht des limnischen Lebensraumes. — *Arch.f. Hydrobiol.* **32**, 434–461.
- MAUCHA, R. (1945): Hydrochemische Halbmirko-Feldmethoden. — *Arch.f. Hydrobiol.* **41**, 352–391.
- MAUCHA, R. (1948): Die Photosynthese des Phytoplanktons vom Gesichtspunkte der Quantenlehre. — *Hydrobiologia* **1**, 45–62.
- MAUCHA R. (1953): A vizek produktíós-biológiája és a halászat. — *MTA Biol. Oszt. Közl.* **2**, 393–432.
- McMILLAN, G. L. and J. VERDUIN (1953): Photosynthesis of natural communities dominated by *Cladophora glomerata* and *Ulothrix zonata*. — *Ohio J. Sci.* **53**, 373–377.
- MEYER, B. S. and A. C. HERITAGE (1941): Effect of turbidity and depth of immersion on apparent photosynthesis in *Ceratophyllum demersum*. — *Ecol.* **22**, 17–22.
- MÜLLER S. (1929): A Balaton vizének vegyelemzése. — *Magy. Biol. Kut. Munk.* **2**, 145–156.
- OBERDORFER, E. (1928): Lichtverhältnisse und Algenbesiedlung im Bodensee. — *Zeitschr. f. Bot.* **20**, 465–568. (*Ber. wiss. Biol.* **9**, 245–246. 1929.)
- OBERDORFER, E. (1929): Ein neuer Apparat zur Lichtmessung unter Wasser. — *Arch. f. Hydrobiol.* **20**, 134–162.
- PETERSSON, H. (1934): A transparency-meter for sea water. — *Göteborg Vetensk. Saml. Handl. (5. föl) Ser. B* **3**, **8**, 3–17.
- POLLI, S. (1951): Ricerche fotometriche subacquee nel Lago Seuro (Adamello). — *Studi Trent. Sc. Nat. A.* **23**, 1–3 (VOLLENWEIDER 1956, 361.)
- POOLE, H. H. and W. R. G. ATKINS (1926): On the penetration of light into sea water. — *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **14**, 177–198.
- POOLE, H. H. and W. R. G. ATKINS (1928): Further photo-electric measurements of the penetration of light into sea-water. — *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **15**, 455–483.
- POOLE, H. H. and W. R. G. ATKINS (1929): Photo-electric measurements of submarine illumination throughout the year. — *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **16**, 297–324.
- PRINGSHEIM, E. G. (1946): Pure cultures of algae their preparation and maintenance. — *Univ. Press, Cambridge*, 1–119.
- PRINTZ, H. (1942): Algenphysiologische Untersuchungen. I. Über Wundreiz bei den Meeresalgen. II. Über die Bedeutung der Wasserbewegung für den Gaswechsel der Meeresalgen. — *Skrifter utg. av det Norske Videnskaps. Ak. i Oslo, I. Mat.-Nat. Kl.* **1942** (1), 1–35. (*Bot. Zbl.* **36**, 272. 1944)
- RILEY, G. A. (1940): Limnological studies in Connecticut. III. The plankton of Lindsley Pond. — *Ecol. Monogr.* **9**, 53–94.
- RYTHER, J. H. (1956): Photosynthesis in the Ocean as a function of light intensity. — *Limnology and Oceanography* **1**, 61–70. (*Coll. Repr. Woods Hole* 1956, 819.)

- RYTHER, J. H. (1956a): The measurement of primary production. — *Limnol. a. Oceanogr.* **1**, 72—84. (*Coll. Repr. Woods Hole* 1956.)
- RYTHER, J. H. (1956b): Interrelation between photosynthesis and respiration in the marine flagellate *Dunaliella euclyora*. — *Nature* **178**, 861—862.
- SAUBERER, F. (1938): Zur Methodik der Durchsichtigkeitsmessung im Wasser und deren Anwendung in der Limnologie. — *Arch. f. Hydrobiol.* **33**, 343—360.
- SAUBERER, F. (1953): Der Wind-Einfluß auf die Trübung des Neusiedlersees. — *Wetter u. Leben* **5**, 200—203. (*Biol. Abst.* **23**, 2257. 1954.)
- SAUBERER, F. und F. RUTTNER (1941): Die Strahlungsverhältnisse der Binnengewässer. — *Probleme der kosmischen Physik, Bd. XXI. Akad. Verl. Leipzig*, 1—240.
- SCHULTZE, L. (1956): Ein Vorschlag zur Verbesserung und Vereinfachung der Lichtmesstechnik bei ökologischen Versuchen. — *Arch. f. Meteorolog. Geophys. B.* **7**, 223—239.
- SEBESTYÉN O. (1933): A *Leptodora Kindtii* Focke napi vertikális vándorlása és az azt befolyásoló tényezők a Balatonban. — *Magy. Biol. Kut. Munk.* **6**, 104—118.
- SMITH, E. L. (1936): Photosynthesis in relation to light and carbon dioxide. — *Proc. Nat. Acad. Sci. Wash.* **22**, 504—511. (*Ber. wiss. Biol.* **40**, 473. 1937.)
- SMITH, E. L. (1937): The influence of light and carbon dioxide on photosynthesis. — *J. gen. Physiol.* **20**, 807—830.
- STANBURY, F. A. (1931): The effect of light of different intensities, reduced selectively and non-selectively, upon the rate of growth of *Nitzschia closterium*. — *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **17**, 633—653.
- STEEMANN NIELSEN, E. (1949): A reversible inactivation of chlorophyll in vivo. — *Physiol. Plantarum* **2**, 247—265.
- STEEMANN NIELSEN, E. (1954): On the organic production in the oceans. — *J. Cons. Expl. Mer.* **19**, 309—328.
- STEEMANN NIELSEN, E. (1955): Carbon dioxide as carbon source and narcotic in photosynthesis and growth of *Chlorella pyrenoidosa*. — *Physiol. Plantarum* **8**, 317—335.
- STEEMANN NIELSEN, E. and A. A. AL KHOLY (1956): Use of ¹⁴C-technique in measuring photosynthesis of phosphorus or nitrogen deficient algae. — *Physiol. Plantarum* **9**, 144—153.
- STILES, W. (1950): An introduction to the principles of plant physiology. — *Methuen, London*, 1—701.
- TALLING, J. F. (1955): The light-relations of phytoplankton populations. — *Verh. Int. Ver. Limnol.* **12**, 141—142.
- TALLING, J. F. (1955a): The relative growth rates of three plankton diatoms in relation to underwater radiation and temperature. — *Ann. Bot. N. s.* **19**, 329—341.
- TALLING, J. F. (1957): Photosynthetic characteristics of some freshwater plankton diatoms in relation to underwater radiation. — *New Phytol.* **56**, 29—50.
- TALLING, J. F. (1957a): The phytoplankton population as a compound photosynthetic system. — *New Phytol.* **56**, 133—149.
- TALLING, J. F. (1957b): Diurnal changes of stratification and photosynthesis in some tropical African waters. — *Proc. Roy. Soc. B.* **147**, 57—83.
- TÖDT, F., G. TESKE, F. WINDISCH, W. HEUMANN und C. GOSLICH (1952): Elektrochemische Messung der in Flüssigkeit gelösten Sauerstoffmengen bei oxy- und anoxybiotischen Stoffwechselfprozessen. — *Biochem. Z.* **323**, 192—213.
- TÖDT, F., G. TESKE, F. WINDISCH, W. HEUMANN und C. GOSLICH (1953): Über die biologische Anwendbarkeit der elektrochemischen O₂-Messmethode. — *Biol. Zbl.* **72**, 146—152.
- ULLYOTT, P. and F. C. E. KNIGHT (1938): Light penetration into Lake Balaton. — *Magy. Biol. Kut. Munk.* **10**, 254—268.
- VERDUIN, J. (1952): Photosynthesis and growth rates of two diatom communities in western Lake Erie. — *Ecol.* **33**, 163—168.
- VERDUIN, J. (1954): Phytoplankton and turbidity in western Lake Erie. — *Ecol.* **35**, 550—561.
- VERDUIN, J. (1956): Energy fixation and utilization by natural communities in western Lake Erie. — *Ecol.* **37**, 40—50.
- VOLLENWEIDER, R. A. (1955): Ein Nomogramm zur Bestimmung des Transmissionkoeffizienten sowie einige Bemerkungen zur Methode seiner Berechnung in der Limnologie. — *Schweiz. Z. Hydrol.* **17**, 205—216.
- VOLLENWEIDER, R. A. (1955a): Zur Produktivität eines kleinen eutrophen Gewässers. — *Verh. Int. Ver. Limnol.* **12**, 143.

- 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. (1956a): Sichttiefe und Produktion. — *Előadás a Nemzetközi Limnológiai Egyesület XIII. Kongresszusán* (vö. SEBESTYÉN O.: *Hidrol. Közl.* **37**, 171.)
- WASSINK, E. C. et J. A. H. KERSTEN (1946): Observations sur la spectre d'absorption et sur le rôle des carotenoids dans la photosynthèse des diatomées. — *Enzymologia* **12**, 3—32.
- WELCH, P. S. (1948): Limnological methods. — *Blakiston Comp. Philadelphia*, 1—381.
- WHITNEY, L. V. (1938): Microstratification of inland lakes. — *Trans. Wisc. Acad. Sci.* **31**, 155—173.
- WHITNEY, L. V. (1938a): Transmission of solar energy and the scattering produced by suspensoids in lake waters. — *Trans. Wisc. Acad. Sci.* **31**, 201—221.
- WINOKUR, M. (1948): Photosynthesis relationships of *Chlorella* species. — *Amer. J. Bot.* **35**, 207—214.
- WRIGHT, J. C. (1954): The hydrobiology of Atwood Lake, a flood-control reservoir. — *Ecol.* **35**, 305—316.
- ZOBELL, C. E. and D. Q. ANDERSON (1936): Observations on the multiplication of bacteria in different volumes of stored sea water and the influence of oxygen tension and solid surfaces. — *Biol. Bull.* **71**, 324—342.

THE RATE OF PHOTOSYNTHESIS AND UNDERWATER RADIATION IN LAKE BALATON. OBSERVATIONS OF SUMMER 1957

Lajos J. M. Felföldy and Zsuzsa F. Kalkó

Summary

The first part of this paper deals with theoretical and methodical problems of light measurement in natural water bodies. The extinction coefficient according to LAMBERT [α in symbols (2) and (3) on p. 305.] was used for the optical characterization of lake waters, since POOLE and ATKINS (1926). Instead of this the authors propose the application of the vertical extinction coefficient according to BUNSEN. BUNSEN'S extinction coefficient [β_v , symbol (4) in p. 305.] is calculated on the basis of common logarithm (instead of natural logarithm) and its reciprocal is equal to that depth of water where one tenth of the incident light penetrates. In this part, the calculating and relations of the most usual optical constants (β_v , d , $d\%$, T , T_k) are discussed. (Definitions of all symbols have been collected for ready reference in an appendix on p. 323.)

The numerical data of light measurements in Lake Balaton (19. June—24. Oct 1957) are given in *Table 1*.

The optical characteristics of Balaton-water are very unstable. This can be put down to the fact that Balaton is a shallow lake (aver. 3—5 m depth), with large surface and lies in a region of strong winds. Unlike most Central European lakes its turbidity is caused by sediments churned up by wind and is thus dependent on the direction and intensity of wind. Similar conditions were observed in Lake Fertő (Neusiedlersee) on the border between Austria and Hungary (SAUBERER 1953). In *Fig. 1* are seen the percentage values of incident light in different depths ($d\%$) of eight Wisconsin lakes compared with the minimal and maximal $d\%$ -values of lake Balaton from 19. June to 24. October 1957.

No definite and characteristic optical stratification can develop in Lake Balaton however its water has an optical heterogeneity, both in horizontal and vertical direction. This heterogeneity is demonstrated in *Figure 2* by the vertical extinction coefficients calculated from measurements of light made downward in depths at every 20 cm distance. Due to these optical labilities it is not easy to get correct average values.

More or less independent from the turbidity of water, the yellow and green light penetrates the farthest. *Table 2*: Average transmission coefficient (\bar{T}_k) of light of different wavelengths calculated from measurements made at every 20 cm (BG 12 = blue, VG 9 = green, GG 7 = yellow, RG 2 = red SCHOTT filters; last column = without

filter). *Table 3*: Average depths of penetration of 0,1 part of light ($1 : \bar{\beta}_v$) of different wavelengths in meters in water masses of different turbidity. (Head of columns see *Table 2*.)

In the second part of this paper experiments performed with bacteria-free cultures of unicellular algae (7K *Chlorella vulgaris*, 85 *Scenedesmus obliquus*-typ., 184 *Coccomyxa lacustris* 516 *Kirchneriella lunaris*) are discussed.

The aim of these experiments was to determine the "active layer" (euphotic zone) of the water body of Lake Balaton. The always oxygen saturated Balaton-water caused methodical difficulties, since the oxygen liberated by photosynthetic activity separates itself from water as a bubble. Oxygen tension was adjusted by evacuation with a vacuum oil pump to 50–60%. *Table 4* shows the effect of evacuation on the CO_2 , HCO_3 and O_2 -content of filtered Balaton-water. (1. Original water sample; 2. Vacuum 30 Hg mm/1 hour; 3. Vacuum 30 Hg mm/2 hours).

The samples were suspended into the water from a buoy drawn in *Figure 3*.

In Lake Balaton inhibited photosynthetic activity caused by insufficient light can be observed except the morning and evening hours only in cloudy weather and in very turbid water (*Figure 4*, 4). Losses imposed by the partial inhibition of photosynthesis near the water surface are most considerable, and its mathematical formulation is very important in calculating primary production of shallow lakes similar to Balaton. Decrease of photosynthetic activity due to light oversaturation (surface inhibition) was determined graphically. Depth profiles illustrated in *Figure 4* show an area of varying size enclosed between the profile line and depth axis. These areas were determined planimetrically (t_p). For determination of "active layer" this area (t_p) was expressed as percentage ($t_p\%$) of the rectangle that represents the activity of total water column (cf. explanation of *Figure 4*). The results of all photosynthetic experiments are shown in *Table 5* [1. No. of experiment; 2. Date; 3. Transparency in metres determined by Secchi disk; 4. Average of $\bar{\beta}_v$ -values; 5. Surface light (10^3 Lux); 6. "Active layer" $t_p\%$; 7. Light-saturated (maximal) photosynthesis O_2 mg/ 10^9 cells/1 hr.]