

XXXI. OTDK Biológia Szekció

***Az *Arthrospira fusiformis* és a *Picocystis salinarum** fotoszintézisének karakterisztikái különböző fényintenzitásokon és hőmérsékleten**

Készítette: Pálmai Tamás, Környezettan BSc III. évfolyam

Pannon Egyetem, Környezettudományi Intézet, Limnológia Intézeti Tanszék

Témavezető: Dr. Üveges Viktória

Tartalomjegyzék

1. Rövidítések jegyzéke.....	1
2. Bevezetés.....	2
3. Irodalmi áttekintés.....	6
3.1. <i>Arthrospira fusiformis</i> (Voronichin) Komárek et Lund	6
3.2. <i>Picocystis salinarum</i> Lewin.....	8
4. Célkitűzés.....	9
5. Anyag és módszer	10
5.1. A Nakuru-tó.....	10
5.2. Mintavétel, izolálás és tenyészet létrehozása	11
5.3. Inkubáció és fotoszintézis mérése	13
6. Eredmények.....	15
6.1. P-I karakterisztika.....	15
6.1.1. Biomassza specifikus maximális fotoszintézis	15
6.1.2. Fényadaptációs paraméter (I_k) értékek	16
6.1.3. Fényhasznosítási paraméter (α).....	16
6.1.4. Fénygátlás (β).....	16
6.2. P-T karakterisztika.....	17
7. Értékelés.....	19
8. Összefoglalás.....	23
9. Irodalomjegyzék.....	24
10. Köszönetnyilvánítás	32

1. Rövidítések jegyzéke

I_k : fényadaptációs paraméter ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

PAR: Photosynthetically Active Radiation, 400-700 nm

P_{max}^B : biomasszára vonatkoztatott maximális fotoszintézis, pl. $\mu\text{g C } \mu\text{g Chl-}a^{-1} \text{h}^{-1}$

P-I: a fotoszintézis fényintenzitás függése

P-T: a fotoszintézis hőmérséklet függése

P_{max} : maximális fotoszintézis mértéke. Mértékegységét leggyakrabban oxigéntermelés, illetve szénfelvételben adják meg térfogat/területegységre vonatkoztatva egységi idő alatt, pl. $\mu\text{g C L}^{-1} \text{h}^{-1}$

α : fényhasznosítási tényező, a P-I görbe kezdeti meredeksége, $\alpha = P_{max}/I_k$, pl. $\mu\text{g C L}^{-1} \text{h}^{-1} (\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})^{-1}$

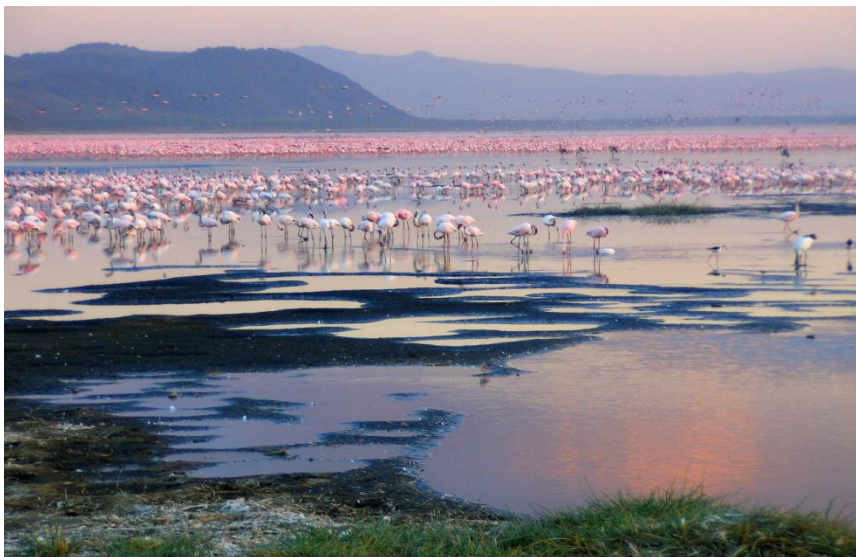
β : fénygátlási paraméter, $\beta = P_s/I_s$ (=telítési/szaturációs fényintenzitáshoz tartozó fotoszintézis/telítési fényintenzitás), pl. $\mu\text{g C L}^{-1} \text{h}^{-1} (\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})^{-1}$

2. Bevezetés

Napjainkban a globális klímaváltozás egyre több, sok esetben negatív következményével szembesülhetünk. A klímaváltozás jelensége maga természetes folyamat, ami azonban a napjainkban zajló klímaváltozást annyira aggasztóvá teszi, és a figyelem középpontjába helyezi, az annak üteme, és közvetlen, illetve közvetett hatásai.

Az emberi tevékenység és a klímaváltozás hatására egyes élőhelyeken olyan extrém körülmények alakulhatnak ki, melyek teljesen átalakítják az addig adott élőhelyen megtalálható flórát és faunát, felborítva a táplálékláncokat, és az élőhelyek eltartó képességét. Az, hogy egy adott faj a megváltozott paraméterek ellenére továbbra is megtalálható-e adott élőhelyen, a faj ökológiai igényeitől, és a megváltozott környezeti tényezőkkel szembeni toleranciájától, illetve megfelelő mennyiségű és minőségű táplálék meglététől függ. Ezért belátható, hogy az extrém környezeti hatásokat nem csak fajszenen, hanem ökoszisztéma szinten kell tanulmányozni.

Kelet-Afrika sós tavai esetében az utóbbi években több megfigyelést és kutatást végeztek a tavak élővilágát illetően. Egyik, világszintű érdeklődésre számot tartó különlegessége ezeknek a tavaknak, hogy a kis flamingó (*Phoeniconaias minor* Geoffroy) hatalmas populációi élnek ott (Mari & Collar, 2000). A világon az egyik legnagyobb populáció sűrűség Kenyában figyelhető meg (~ 1,5 millió) (Childress és mtsi., 2008). Ezek a flamingók jól adaptálódtak élőhelyük igen extrém körülményeihez, a levegő és a víz magas hőmérsékletéhez, az extrém sókoncentrációhoz (20-60 g L⁻¹), és a magas pH-hoz (pH~10). A tavak közt vándorolnak, mivel folyamatosan a legmegfelelőbb feltételeket keresik szaporodásukhoz, illetve táplálkozásukhoz (*1. kép*).



1. kép Táplálkozó kis flamingók a Nakuru tavon (Kenya) 2006-ban (fotó: Dr. Lothar Krienitz)

A kis flamingók étrendje nagyon speciális, szinte kizárólag mikroszkopikus cianobaktériumokra és bentikus kovaalgákra korlátozódik (Childress és mtsi., 2008). Mivel a kis flamingó fő táplálékául az *Arthrospira fusiformis*, egy gyorsan szaporodó cianobaktérium szolgál (Jenkin, 1957), elterjedését nagymértékben meghatározza ennek a kékalga fajnak a fellelhetősége és biomasszája (Krienitz & Kotut, 2010). Mivel ennyire speciális az étrendje, megjelenése és eltűnése adott területen az egészséges ökoszisztéma működés indikátora. Ezek a flamingók a fő elsődleges fogyasztók ezeken a kelet-afrikai sós tavi területeken (Harper és mtsi., 2003), a rövid táplálékláncban a kis flamingó igen hatékonyan szűri ki a tavak napi algaprodukciónak nagy részét.

Normál esetben a flamingók táplálék igényét fedezi fő tápláléka, az *A. fusiformis*, mely képes 11-20 óra alatt megduplázni biomasszáját ideális körülmények között (Vonshak, 1997), de vannak néha olyan megjósolhatatlan események, melyek során az *A. fusiformis* sűrű populációja összeomlik, és biomasszája lecsökken. Ilyenkor ezek a flamingók diatómákkal igyekeznek szükségleteiket fedezni, de ezekben a tavakban a diatómák elsődleges termelése jóval az *A. fusiformis*-é alatt marad, ilyenkor az élőhely eltartó képessége alacsonyabb (Tuite, 2003).

Sajnos az utóbbi évtizedekben ezeken a területeken megjelenő ember, valamint az általa betelepített ipar és mezőgazdaság érzékenyen érintette ezen élőhelyek ökológiai állapotát. Az ipar és a mezőgazdaság a tavak vízminőségét

negatívan befolyásolták, amihez további negatív hatásként társult a gyorsabb ütemű klímaváltozás is. A felmelegedésnek köszönhetően nem csak egyes tavak száradtak ki, hanem azok édesvízi forrásai is elapadtak. Emiatt több tónál a töményedéssel is számolni kell, illetve azzal, hogy egy-egy kiadósabb csapadék a száraz partok erózióját okozza, és bemossa azokat a sós tavak vizébe (Krienitz, 2009).

A 1990-es évek közepétől több hullámban tömeges flamingópusztulást jegyeztek a területeken (Ndetei & Muhandiki, 2005). Számos kutatás foglalkozott és foglalkozik a mai napig azzal, hogy mi/k okozhatja/ák ezeket a tömeges elhalálózásokat (pl. Kairu, 1996; Kock és mtsi., 1999.; Krienitz és mtsi., 2003). Érzékeny ökoszisztémákról lévén szó, ezek a kutatások igen sokféle dolgot tanulmányoztak (peszticidek, nehézfémek, algatoxinok), de még mindig elmondható, hogy teljesen még most sem értik az elhullások okát, csak feltételezik. Érdekességképp megjegyzendő, hogy a területeken (bár kisebb számban) megtalálható rózsás flamingók (*Phoenicopterus roseus* Pallas) esetében nem tapasztaltak ilyen tömeges pusztulásokat (Krienitz, 2009) aminek egyik oka a szélesebb spektrumú táplálkozásuk (Childress és mtsi., 2008) és a nagyobb földrajzi elterjedésük lehet.

A kis flamingók populáció méretének egyik fő szabályozója a táplálék mennyisége és milyensége. Ennek oka, hogy nem minden mérettartományt képesek kiszűrni a vízből. A túl nagy darabok már a felső csőr előszűrőin fennakadnak, azokon csak a kisebb mérettartományok jutnak át. Az *A. fusiformis* feltekeredett fonalai pont megfelelő méretűek, a különleges táplálékszerzés során fennakadnak a madarak íves csőrében elhelyezkedő lamellákon található rojtos lemezekén (Jenkin, 1957). Azonban, ha az *A. fusiformis* valamilyen oknál fogva kiszorul ezekből a vizekből, és méretben nála kisebb méretű fajok veszik át a helyét, azokat a madarak nem tudják kiszűrni, egyszerűen átfolynak a csőrükön. Ilyen esetben vagy éheznek, nem szaporodnak megfelelően, vagy elvándorolnak más, még megfelelő táplálékban gazdag vizekhez. Az *A. fusiformis* eltűnésével a madarak tollazatának élénk rózsás színe is megkopik, hiszen az algában található cantaxantin okozza a tollak elszíneződését (Krienitz, 2009).

Sajnos az utóbbi években több kenyai tónál megfigyelték az *A. fusiformis* visszaszorulását, legrosszabb esetben eltűnését. Olyan kompetitor faj jelent meg ezekben a tavakban, mely igen magas produkcióra képes, emiatt a táplálékláncok alakulására igen nagy hatással van (Krienitz & Kotut, 2010). Ez a faj a *Picocystis salinarum*, melynek már a neve is utal méreteire: a piko mérettartományba eső fajról lévén szó, hiába a nagy tömegprodukció, a kis flamingó nem képes kiszűrni a vízből. Fikológusok és ökológusok együttes munkájára van szükség, hogy kiderítsék, mi az oka, hogy ez a faj ilyen gyorsan, és ilyen hatékonyan képes kiszorítani az őshonos *A. fusiformis*-t a kenyai sós tavakból, kedvezőtlen változásokat idézve elő a táplálékláncban.



2. kép A Nakuru tó (Kenya) (bal) 2006-ban tömeges kis flamingó populációval; (közép) 2010-ben kis flamingó populáció nélkül; (jobb) 2011-ben a területen megjelenő pelikánokkal (fotók: Dr. Lothar Krienitz)

Az eddig ismertett adatokból jól látszik, hogy olyan ökológiai rendszerekről van szó, amelyek már kisebb változásokra is érzékenyek. Az egyensúly felborulásának nem csak ökológiai jelentősége van, hanem erőteljes gazdasági vonatkozásai is: ezek a tavak turisták tízezreit vonzzák évente, akik a kis flamingókat szeretnék megcsodálni. Sajnos a *P. salinarum* megjelenését követően több híres tóban azóta sem találták meg az *A. fusiformis*-t, így a flamingók sem tértek vissza.

Munkám során feladatomban volt a két faj fotoszintetikus karakterisztikáinak összehasonlítása különböző hőmérsékleten és fényintenzitásokon, és az esetleges különbségek okainak feltárása volt. A kapott eredmények segíthetnek annak megértésében, hogy mitől lehet annyira sikeres a *Picocystis salinarum* az *Arthrospira fusiformis*-szal szemben.

3. Irodalmi áttekintés

3.1. *Arthrospira fusiformis* (Voronichin) Komárek et Lund

Az *Arthrospira fusiformis* (Voronichin) Komárek et Lund (szinonímák: *Sprulina platensis*, *Arthrospira platensis*) egy soksejtű fonalas fotoautotróf cianobaktérium



3. kép *Arthrospira fusiformis* a Nakuru tóból (foto: Pálmai Tamás)

(3. kép), mely elterjedt Kelet-Afrika sós vizű

lúgos (11-es pH-ig) tavaiban (Talling és mtsi., 1973). Már évszázadok óta használják emberi táplálékként (Ciferri, 1983; Mosulishvili és mtsi., 2002), kozmetikai színezékként (Vonshak, 1990), illetve állati tápláléknak. Az etiópiai sós tavaknál a hajcsárok a marháikat havonta egyszer *Arthrospira* tartalmú vízzel itatják (Kebede, 1997; Lu és mtsi., 2002),

hiszen az alga nem csak fehérjékben, de vitaminokban, lipidekben is bővelkedik

(Richmond, 1987; Vonshak, 1990). Mivel gazdaságilag igen jelentős fajról van szó, több kutatás foglalkozott a növekedésével, toxintermelésével vagy éppen az UV sugárzás hatásaival a fonalak felépítésére (pl. Iwasa és mtsi., 2002; Sarma és mtsi., 2010; Giordanino és mtsi., 2011; Wu és mtsi., 2011). Fotoszintézisét, fotoszintetikus rendszerét is több kutatásban tanulmányozták (pl. Vonshak és mtsi., 1983; Jensen & Knutsen, 1993; Torzillo & Vonshak, 1994; Vonshak, 1997; Berry és mtsi., 2003; Babu és mtsi., 2010; Giordanino és mtsi., 2011; Akimoto és mtsi., 2012). Ezek a korábbi mérések főleg arra irányultak, hogyan lehetne a legjobb produktíót elérni a fajnál pl. bioreaktorokban (pl. Xue és mtsi., 2011), jóval kisebb az ökológiai kutatások száma. A korábbi kísérletek eredményeiből ismert, hogy az *A. fusiformis* esetében a fény igen jelentős tényező, mely befolyásolja a növekedését és a fotoszintézisét (pl. Vonshak, 1997), nem csak intenzitás, hanem spektrális összetétel tekintetében is (Gao & Ma, 2008; Ma & Gao, 2009a; Giordanino és mtsi., 2011). Emellett a hőmérséklet hatása sem elhanyagolható, a faj 30-35 °C között növekedik a legjobban (pl. Vonshak, 1997; Trabelsi és mtsi., 2009). E két környezeti tényező együttes hatását főképp a célból

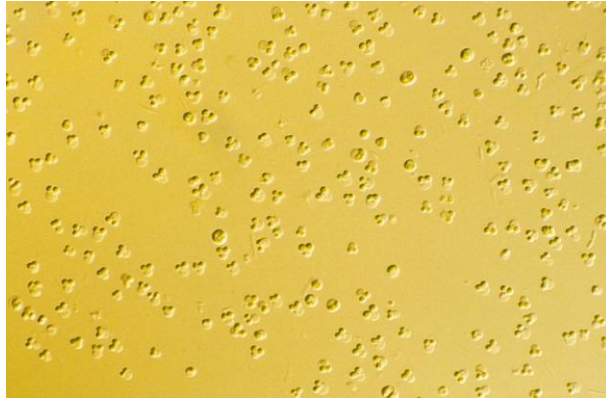
tanulmányozták, hogy megállapítsák a növekvő UV sugárzás illetve a globális felmelegedés hatását (Gao és mtsi., 2008; Giordanino és mtsi., 2011). Ezen kutatásoknak köszönhetően ismert, hogy nem csak működésbeli, hanem morfológiai változásokat is indukálhatnak a környezeti tényezők megváltozásai. Az UV sugárzás megnövekedett aránya pl. a fonalak fragmentálódásához, a spirálok átalakulásához vezethet, mely hatásokat a hőmérséklet alakulása nagyban befolyásol (Wu és mtsi., 2005; Gao és mtsi., 2008). Továbbá a fényintenzitásnak és a spektrális összetételnek a faj lebegésregulációjára is hatása van (pl. Ma & Gao, 2009b).

A kenyai Nakuru tó táplálékláncainak domináns elsődleges termelője az *A. fusiformis* (Vareschi & Jakobs, 1985; Krienitz & Kotut, 2010). A különböző morfortípusok ellenére a kelet-afrikai sós tavakban élő *Arthrospira*-k mindegyike egyazon fajhoz, az *A. fusiformis*-hoz tartozik (Dadheech és mtsi., 2010). A faj populációi a Nakuru tóban időszakonként összeomlanak (Harper és mtsi., 2003), ezekben az időszakokban más cianobaktériumok vagy eukarióta algák veszik át a helyét (pl. Krienitz & Kotut, 2010; Dadheech és mtsi., 2012; Krienitz és mtsi., 2011a, 2012), majd későbbi regenárlódást köveően visszaáll az *Arthrospira* dominancia. Az utóbbi években azonban nem kellett, hogy az *A. fusiformis* populációi összeomoljanak, mivel egy olyan kompetitor faj jelent meg a tavakban, mely magas produktivitása révén képes kiszorítani a honos kékalgát, s emiatt a táplálékláncok alakulására igen nagy hatással van (Krienitz & Kotut, 2010).

Az *A. fusiformis*-szal kapcsolatos korábbi kutatások jó összehasonlítási alapul, és sok esetben a kapott eredmények magyarázatául szolgálhatnak, azonban nem adnak választ arra nézve, hogy miért szoríthatja ki az *A. fusiformis*-t egy, az utóbbi években megjelenő pikoalga a természetes élőhelyéről, melynek viszonyaihoz a korábbi eredmények alapján elmondható, hogy az *A. fusiformis* tökéletesen alkalmazkodott.

3.2. *Picocystis salinarum* Lewin

A *Picocystis salinarum* Lewin (Lewin és mtsi., 2000) fajt a közelmúltban írták le. A fajra jellemző a pigmentek különös halmaza szokatlan karotinoid mintázatokkal (Lewin és mtsi., 2000; Roesler és mtsi., 2002). A Chlorophyta-k közé sorolt zöldalga tipikusan 2-3 μm átmérőjű, gömb alakú sejt (4. kép), de táplálékhiányos közegben tagoltabb struktúrát is mutathat (Lewin és mtsi., 2000).



4. kép *Picocystis salinarum* a Nakuru tóban 2010-ben (fotó: Dr. Lothar Krienitz)

A terepi mintákban nagyon nehéz észrevenni, és sokszor félre is határozzák. A faj leíróhelye (*locus classicus*) egy kis sós tó (~ 100 ‰ sókoncentráció) San Francisco (California, USA) közelében, ahonnan 1991-ben izolálták. Később a fajt megtalálták más amerikai (Hollibaugh és mtsi., 2001) és belső mongóliai sós vizű tavakban is (Hollibaugh és mtsi., 2001; Fanjing és mtsi., 2009). Napjainkban a kelet-afrikai szikes tavakban (Bogoria- és Nakuru-tó) jelent meg nagy mennyiségben (Krienitz & Kotut, 2010, 2012), vizsgálatának fontosságát a szikes vizek táplálékláncában elfoglalt helye indokolja. Primer producens lévén kulcsszerepe van az adott élőhely táplálékhálózatának alakításában (Krienitz & Kotut, 2010). Mivel csak nem rég írták le a fajt, és a mintákban az észlelése is igen nehéz, nem találtam cikket, mely a faj fotoszintézisével foglalkozik. Roesler és mtsi. (2002) végeztek ugyan ökofiziológiai méréseket *Picocystis* sp.-vel, de a szerzők nem tartották valószínűnek, hogy a *P. salinarum* az izolált faj. Az azonosítatlan *Picocystis* sp. esetében azonban azt találták, hogy az igen jelentős mértékben adaptálódott az alacsony fényintenzitásokhoz.

Mivel a kenyai sós tavakban megfigyelhető, sok esetben negatív kimenetelű változások más, az *Arthrospira fusiformis* élőhelyéül szolgáló tavakban is bekövetkezhetnek, fontos ismernünk e két faj ökofiziológiai válaszait a környezeti

tényezőkre. Mindkét faj esetében a fényintenzitás és hőmérséklet interakciójának hatását vizsgáló méréseknek hiánypótló szerepe van. Hipotézisem az volt, hogy - mivel a természetes élőhelyéről a *Picocystis salinarum* sikeresen kiszorította az *Arthrospira fusiformis*-t - a környezeti tényezőkkel (hőmérséklet, fényintenzitás) szembeni szélesebb toleranciával rendelkezik.

4. Célkitűzés

Munkám során céljaim között szerepelt:

- először a vizsgálni kívánt két algafaj, az *Arthrospira fusiformis* és a *Picocystis salinarum* Németországból kapott mintáiból monokultúras tenyészet létrehozása;
- ezt követően a tenyészetekben a biomassa növelése, amit az elvégezni kívánt mérések nagy biomassa igénye indokolt;
- majd a két faj fotoszintetikus karakterisztikájának meghatározása eltérő hőmérsékleten és fényintenzitásokon

5. Anyag és módszer

5.1. A Nakuru-tó

A Nakuru-tó a Victoria tótól keletre, a Lake Nakuru National Park (5. kép) területén található sekély szikes tó (1. ábra). A tó átlagos mélysége 2,5 m, legnagyobb mélysége 4,5 m, a víztérfogata kb. 92.000.000 m³ 1925-79 közötti adatok alapján. A tavat öt időszakos folyó (Makalia, Nderit, Naishi, Njoro és Larmudiac) vize mellett Nakuru város kezelt szennyvize is táplálja. Évente átlagosan 750 mm csapadék hullik, de jelentős mértékű az evaporáció (1400 mm évente) (Odada és mtsi., 2004). A tó a kenyai nemzeti parkok egyik legfontosabb tagja, világhírű a látványos madárvilágáról, több mint 450 madár-, valamint 70 emlősfajt jegyeztek fel eddig (Raini & Kulecho, 2008). Ahogy egész Kenyában, úgy a Nakuru-tó környékén is a legfőbb földhasználati ág a mezőgazdaság.



5. kép Nakuru Nemzeti Park, Kenya (fotó: Dr. Lothar Krienitz)



1. ábra A Nakuru tó elhelyezkedése (forrás: http://www.imagineafrica.co.uk/Kenya/Kenya_Map)

5.2. Mintavétel, izolálás és tenyésztet létrehozása

A mintavételt Dr. Lothar Krienitz (Leibniz-Institute of Freshwater Ecology and Inland Fisheries, IGB) végezte (6. kép). Az *Arthrospira fusiformis* (KR 2005/117) esetében a mintavétel 2005 februárjában történt, míg a *Picocystis salinarum* (KR 2010/2) esetében 2010 januárjában. Mindkét minta a kenyai Nakuru-tóból származik. A *P. salinarum* későbbi mintavételének oka, hogy a faj később jelent meg a Nakuru-tóban, s 2010 januárjára vált dominánssá (Krienitz & Kotut, 2010).



6. kép Dr. Lothar Krienitz mintavétel közben a Nakuru tavon 2010-ben (fotó: IGB)

A fitoplankton mintákat néhány centiméterrel a víz felszíne alól vette. A számolásra szánt minták azonnal fixálásra kerültek formaldehiddel, míg a

monokultúrák tenyésztéséhez szükséges céljából vett élő minták tartósítás nélkül kerültek tárolásra (Krienitz és mtsi., 2011b). A KR 2010/2 tenyésztet 2010 februárjában került izolálásra és beoltásra Na_2CO_3 -al ($0,3 \text{ g L}^{-1}$) és NaCl -dal (15 g L^{-1}) módosított Bourelly-táppoldatba (Krienitz & Wirth, 2006). A tenyésztet a Leibniz-Institute of Freshwater Ecology and Inland Fisheries (IGB) tenyésztet gyűjteményébe kerültek (Krienitz és mtsi., 2011b). A Leibniz-Institute of Freshwater Ecology and Inland Fisheries-től kapott mintákból (KR 2005/117 és KR 2010/2) a Pannon Egyetem Limnológia Intézeti Tanszékének algatenyésztési laboratóriumában hoztam létre új tenyészteteket. A kapott mintákból 50 ml-t módosított Bourelly-táppoldatba (Krienitz & Wirth, 2006) oltottam, melyhez hozzáadtam Na_2CO_3 -ot ($0,3 \text{ g L}^{-1}$) és NaCl -ot (15 g L^{-1}) a kívánt sókoncentráció elérése céljából. A tenyészteteket szobahőmérsékleten ($20 \pm 2 \text{ }^\circ\text{C}$) és természetes fény mellett tartottam a Pannon Egyetem Limnológia Intézeti Tanszékének algatenyésztési laboratóriumában.

5.3. Inkubáció és fotoszintézis mérése



7. kép Inkubáló berendezés (Üveges és mtsi., 2007)

Munkám során az 7. kép Inkubáló berendezés (Üveges és mtsi., 2007) látható, Üveges és mtsi. (2007) által kifejlesztett inkubáló berendezést használtam. Az inkubáló alkalmas egyidejűleg kilenc különböző fényintenzitáson történő mérés elvégzésére (Üveges és mtsi., 2011), a jelenlegi kísérleti beállítások mellett 0-1400 μmol

$\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ tartományban. A hűtő-fűtő ultratermosztát (Neslab RTE) használata lehetővé tette, hogy széles hőmérsékleti spektrumon tudjak méréseket végezni. A mérési hőmérséklet 15-45 °C között 5 °C-ként lett beállítva. Minden hőmérsékleten a méréseket mind az *A. fusiformis* mind a *P. salinarum* esetében 0, 7.5, 15, 30, 85, 175, 300, 450, 900, 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fényintenzitáson végeztem. Az inkubáló berendezésben cellánként (azaz adott fényintenzitáson) 3 párhuzamos mintával dolgoztam.

A fotoszintézist a minták oldott oxigén koncentráció változásának mérésével követtem nyomon. Az oldott oxigén koncentráció mérését HQ40D multiparaméteres mérőműszerrel (Hach Lange) végeztem a légköri oxigéncserét megakadályozó speciális Karlsruhe lombikokban. Minden hőmérsékleten a mérések előtt egy órát előinkubáltam a mintákat. Mindegyik méréssorozat alkalmával a mintákat 2 órán keresztül inkubáltam, mértem a kezdeti (0 perc), majd 60 perc, illetve 120 perc eltelte utáni oxigén koncentrációkat a lombikokban. A mért oldott oxigén koncentrációkból Wetzel & Likens (2000) alapján szénfelvételt számoltam (me.: $\mu\text{g C L}^{-1} \text{h}^{-1}$). A kapott fotoszintézis vs. fényintenzitás eredményekre egy program (GraFit by R. Leatherbarrow, 1989-1992 Erithacus Software Ltd.) segítségével görbét illesztettem. A kapott adatokból fénygátlás hiányában Webb és mtsi. (1974), míg fénygátlás esetében Platt és mtsi. (1980) modellek segítségével meghatároztam a fotoszintetikus paramétereket, mint a maximális fotoszintézis mértékét (P_{max}), a fényadaptációs

paramétert (I_k), a fényhasznosítási tényezőt (α), fénygátlási paramétert (β). A biomassza specifikus fotoszintetikus aktivitás (P^B_{max}) számításához és a kapott eredmények összevethetősége végett a mintákból a méréseket követően spektrofotometriásan meghatároztam a minták klorofill-a koncentrációját (Wetzel & Likens, 2000).

Minden méréssorozatban 3-3 mintát alufóliába csomagoltam. A sötét kontrollként szolgáló lombikokban így mérni tudtam a közösség légzését is.

6. Eredmények

6.1. P-I karakterisztika

Az oldott oxigén koncentrációk változásából számolt, biomassa specifikus fotoszintetikus paraméterek az 1. táblázatban foglaltam össze.

1. táblázat A Nakuru tóból származó *Arthrospira fusiformis* és *Picocystis salinarum* törzsek biomassa specifikus fotoszintetikus paraméterei. I_k – fényadaptációs paraméter, R^B – biomassa specifikus légzés, P^B_{max} – biomassa specifikus maximális fotoszintézis, α – fényhasznosítási tényező, β – fénygátlási paraméter.

* mértékegység: $\mu\text{g C } \mu\text{g}^{-1} \text{ Chl } a \text{ h}^{-1} (\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}$

	T (°C)	I_k ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	R^B ($\mu\text{g C } \mu\text{g}^{-1} \text{ Chl } a \text{ h}^{-1}$)	P^B_{max} ($\mu\text{g C } \mu\text{g}^{-1} \text{ Chl } a \text{ h}^{-1}$)	α^*	β^*
<i>Arthrospira fusiformis</i>	15	30	0,00	0,61	0,0207	0
	20	115	0,00	0,99	0,0086	0
	25	169	0,05	1,14	0,0067	0
	30	225	0,12	1,79	0,0080	0
	35	417	0,14	4,19	0,0101	0
	40	515	0,16	5,00	0,0097	0
	45	448	0,35	3,51	0,0078	0
<i>Picocystis salinarum</i>	15	4	0,03	0,10	0,0994	0
	20	5	0,04	0,13	0,0275	0
	25	4	0,05	0,18	0,0502	0
	30	33	0,06	0,20	0,0062	0
	35	41	0,07	0,25	0,0061	0
	40	51	0,07	0,33	0,0064	0,0001
	45	7	0,07	0,03	0,0046	0,0001

6.1.1. Biomassa specifikus maximális fotoszintézis

A *P. salinarum* biomassa specifikus maximális fotoszintetikus aktivitása ($\mu\text{g C } \mu\text{g}^{-1} \text{ Chl } a \text{ h}^{-1}$) a hőmérséklet függvényében 15-40 °C között kisebb mértékű növekedést mutatott ($0,198 \pm 0,083$). Ebben a tartományban erős pozitív korrelációt tapasztaltam a hőmérséklettel ($R=0,972$; $n=6$; $p<0,001$). 45 °C-on azonban drasztikus csökkenést, a nettó fotoszintézis szinte teljes megszűnését figyeltem meg ($0,03 \mu\text{g C } \mu\text{g}^{-1} \text{ Chl } a \text{ h}^{-1}$), a 45 °C-on kapott érték 91%-os visszaesést jelentett a 40 °C-on mérthez képest. Az *A. fusiformis* esetében a hőmérséklet növelése jelentősebben fokozta a fotoszintézist, itt is 40 °C-on figyeltem meg a legnagyobb

fotoszintetikus aktivitást ($5 \mu\text{g C } \mu\text{g}^{-1} \text{ Chl } a \text{ h}^{-1}$). Kevésbé erős, de ugyanúgy pozitív korrelációt kaptam a fotoszintetikus aktivitás és a hőmérséklet között a 15-40 °C-os tartományban ($R=0,794$; $n=6$; $p<0,001$). Az *A. fusiformis* esetében is csökkenés következett be 45 °C-on, a 40 °C-on mért aktivitáshoz képest, 30%-os csökkenést figyeltem meg. Az *A. fusiformis* esetében még 45 °C-os hőmérsékleten mért csökkent aktivitás is jelentős volt - több mint 100-szorosa - a *P. salinarum*-hoz képest. A kékalga fotoszintetikus aktivitása minden hőmérsékleten magasabb volt, mint a pikoalgáé.

6.1.2.Fényadaptációs paraméter (I_k) értékek

Szembetűnő eredmény, hogy a *P. salinarum* fényadaptációs paramétere minden hőmérsékleten jelentősen alacsonyabb volt, mint a kékalgáé. Mindkét faj esetében megfigyelhető egy erőteljes hőmérséklet függés a 15-40 °C-os tartományban. Az értékek növekednek 40 °C-ig, majd mindkét faj esetében csökkenést figyeltem meg. Az *A. fusiformis* esetében ez az összefüggés az említett tartományban erősebb pozitív korrelációt mutatott ($R=0,977$; $n=6$; $p<0,001$), de jelentős korreláció állt fenn a pikoalga esetében is ($R=0,936$; $n=6$; $p<0,001$).

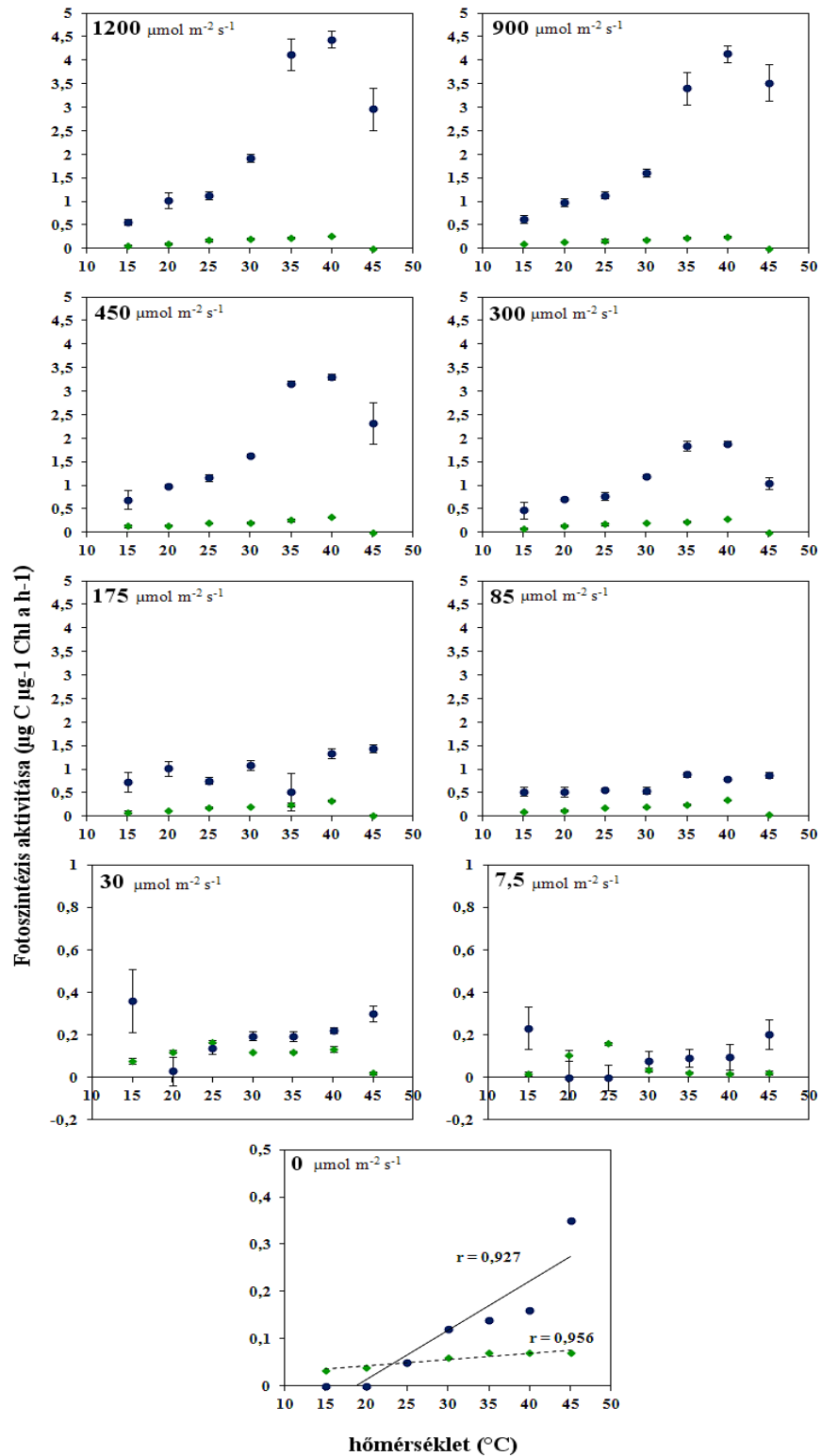
6.1.3.Fényhasznosítási paraméter (α)

Mindkét faj esetében a legalacsonyabb hőmérsékleten volt a legjobb a fényhasznosítás a csökkent fényintenzitású tartományban. A pikoalga sokkal hatékonyabban tudja 15-25 °C-os tartományban hasznosítani a fényt fénylimitált körülmények között, mint a kékalga. Viszont a magasabb hőmérséklet tartományokban a kékalga mutat némileg hatékonyabb fényhasznosítást.

6.1.4.Fénygátlás (β)

Az *A. fusiformis* esetében egyik hőmérsékleten sem volt a fotoszintézis fénygátolt a magasabb fényintenzitás értékeken. Ezzel szemben a *P. salinarum* esetében minden hőmérsékleten tapasztaltam fénygátlás, de biomasszára vonatkoztatva jelentősebb mértékben magasabb hőmérsékleti tartományban sem (35-45 °C) jelentkezett.

6.2. P-T karakterisztika



2. ábra A *Picocystis salinarum* (zöld négyszög) és az *Arthrospira fusiformis* (kék teli kör) fotoszintetikus aktivitása a hőmérséklet függvényében eltérő fényintenzitásokon. Az error barok a szórást jelölik.

Az *A. fusiformis* esetében a magasabb fényintenzitás tartományban (300-1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a fotoszintézis aktivitása 40 °C-ig növekedést mutatott a hőmérséklet növekedésével. 15-40 °C tartományban a magasabb fényintenzitás értékeken erős pozitív korrelációt tapasztaltam ($r_{1200}=0,941$, $r_{900}=0,939$, $r_{450}=0,944$, $r_{300}=0,964$, $n=6$, $p<0,001$). Ezeken a magasabb fényintenzitás értékeken minden esetben jelentős fotoszintetikus aktivitás csökkenést mértem 45 °C-on. A csökkenés mértéke a 40 °C-on mért értékhez képest a 300 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fényintenzitáson volt a legerőteljesebb (45%), míg 900 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fényintenzitáson volt a legalacsonyabb (15%). 175 és 85 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fényintenzitás értékeken 45 °C-on nem volt visszaesés az aktivitásban, hanem ezen a hőmérsékleten mértem a legnagyobb fotoszintézist. 30 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ és az alatti fényintenzitáson a legmagasabb fotoszintetikus aktivitást a legalacsonyabb alkalmazott hőmérsékleten mértem (15 °C). A 20-45 °C tartományban pozitív korreláció volt a fotoszintézis és a hőmérséklet között ($r_{30}=0,947$; $r_{7,5}=0,940$, $n=6$, $p<0,001$). A 7,5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fényintenzitáson 15-20 °C-on a légzés mértéke meghaladta a fotoszintézis mértékét, ezért oxigén csökkenést mértem.

A *P. salinarum* esetében 175-1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fényintenzitás tartományban minden esetben 15-40 °C között erős pozitív korrelációt kaptam a fotoszintézis hőmérséklet függésére. Az r értéke 0,972 és 0,998 között változott ($n=6$, $p<0,001$). 45 °C-on a fotoszintézis ezeken a fényintenzitás értékeken minden esetben jelentősen alábbhagyott. 99%-ot meghaladó csökkenést tapasztaltam a két legmagasabb alkalmazott fényintenzitáson. 30 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fényintenzitáson csak az alacsonyabb hőmérsékleti tartományban (15-25 °C) tapasztaltam növekedést a hőmérséklettel, ennél magasabb hőmérsékleti tartományban a fotoszintézis csökkenése volt jellemző. Ugyanez a tendencia volt megfigyelhető a legalacsonyabb alkalmazott fényintenzitáson is. A legalacsonyabb fényintenzitáson 15-25 °C tartományban a pikoalga fotoszintetikus aktivitása nagyobb volt, mint a kékalgáé.

Az *A. fusiformis* légzését alacsonyabb hőmérsékleten (15-20 °C) annyira kismértékű volt, hogy az LDO módszer nem volt kellően érzékeny a kimutatására (2. ábra). A *P. salinarum* légzése minden hőmérsékleten mérhető volt. A hőmérséklet növelésével a kékalga légzésének intenzitása sokkal nagyobb

mértékben növekedett, és 25 °C feletti hőmérsékleten már intenzívebb légzés jellemezte, mint a *P. salinarum*-ot. Mindkét faj esetében pozitív korrelációt kaptam a légzés és a hőmérséklet között a teljes mérési tartományban. Az *A. fusiformis* esetében 45 °C-on jelentősen, 2,2-szeresére növekedett a légzés intenzitása a 40 °C-on mérthez képest ($R=0,927$, $n=6$, $p<0,001$). A *P. salinarum* esetében a 45 °C-os hőmérsékleten kisebb csökkenést figyeltem meg, de a korreláció a hőmérséklettel még így is igen erőteljes maradt ($R=0,956$, $n=6$, $p<0,001$).

7. Értékelés

Munkám során a kenyai Nakuru tóból izolált két faj, egy fonalas kékalga (*Arthrospira fusiformis*) és egy pikoalga (*Picocystis salinarum*) fotoszintézisének fény- és hőmérséklet függését vizsgáltam. Méréseim alapján a kékalga mind a magasabb hőmérsékletet, mind pedig a magasabb fényintenzitást jobban bírja, mint a pikoalga. Az *A. fusiformis*-sal végzett korábbi kísérletekben is azt találták, hogy növekedésének, biokémiai folyamatainak optimális hőmérséklete 30-35 °C körül mozog (pl. Torzillo & Vonshak, 1994; Hongsthong és mtsi., 2009; Trabelsi és mtsi., 2009). Kebede & Ahlgren (1996) kísérleti körülmények között *A. fusiformis* esetében 30 °C-on $330 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fényintenzitás mellett mutatták ki a legnagyobb a produkciót, míg én, mivel nem tapasztaltam fénygátlást, $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ mértem a legintenzívebb fotoszintézist ezen a hőmérsékleten. Jelen kísérletben a magasabb fényintenzitás értékeken ($300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ felett) a maximális fotoszintetikus aktivitását a faj 40 °C-on érte el, amit más kutatásokban már károsnak találtak a fotoszintézisre nézve (pl. Torzillo & Vonshak, 1994; Vonshak, 1997; Danesi és mtsi., 2001). 45 °C-on csökkenést tapasztaltam a kékalga fotoszintetikus aktivitásában, melynek oka lehet, hogy a CO₂ parciális nyomása kisebb ezen a magasabb hőmérsékleten, mely a bikarbonát koncentrációjának és emiatt a fotoszintézis intenzitásának csökkenését eredményezi. A *Picocystis salinarum* esetében is tapasztaltam visszaesést a fotoszintetikus aktivitásban 45 °C-on, így nem mondható, hogy az extrém magas hőmérsékletet a pikoalga jobban tolerálja. Az eredmények értékelésénél nehéz, hogy kevés szakirodalom született a témában – főleg a pikoalga esetében -, illetve,

ha van is irodalmi adat pl. az *Arthrospira*-ról, a kísérletekben igen alacsony fényintenzitás értékeket állítottak be (pl. Dhiab és mtsi., 2007; Danesi és mtsi., 2011), vagy abszolút nem vizsgálták a fotoszintetikus aktivitását. A fényintenzitás hatását vizsgálták Xue és mtsi. (2011) szintén bioreaktoros kísérlet során az *A. fusiformis* növekedési rátájára és fényhasznosítására. Kutatásukban azt kapták, hogy kb. $1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fényintenzitás felett lép fel fénygátlás a fajnál. Lu és Vonshak (1999) kutatásában szabadtéri tenyészetek esetében azt tapasztalták, hogy az *A. fusiformis* estén kialakul fénygátlás, melynek fő oka a PSII (fotorendszer II) hatékonyságának csökkenése lehet (pl. Torzillo és mtsi., 1996). Torzillo & Vonshak (1994) mind az optimális hőmérséklet felett és mind alatta tapasztalt fénygátlást az *Arthrospira* esetében. Méréseim során én nem tapasztaltam fénygátlást, de ennek egyik oka lehet, hogy az alkalmazott legmagasabb fényintenzitás nem érte el azt a mértéket, ami gátló lenne a faj számára. Természetes élőhelyén és szabadtéri kísérletben jelentős intenzitású, és szélesebb spektrumú fény éri, a fényes helyen növény közösségekre a nagyobb fényintenzitás szelekciós nyomást jelent, így képesek kivédeni az erős fény károsító hatásait. Ilyen védekező mechanizmus lehet pl. a járulékos pigmentek számának növelése az antennarendszerben (pl. Akimoto és mtsi., 2012), vagy a D1 fehérje termelésének növelésével (Wu és mtsi., 2011). A fénygátlás kialakulása időfüggő is (pl. Falkowski, 1984; Macedo és mtsi., 2002), legtöbb esetben minimum 2 órás inkubálás kell ahhoz, hogy a fénygátlás kialakulhasson. A fotoinhibíció erősen függ a beeső fény hullámhosszától is, ami főleg alacsony hullámhosszaknál jelentkezik (Vincent & Roy 1993).

Berry és mtsi. (2003) eredményeihez hasonlóan az *A. fusiformis* fotoszintézise az optimális fényintenzitás ($300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ felett) és hőmérséklet ($25-40^\circ\text{C}$) tartományban jóval magasabb volt, mint a légzés intenzitása. A fotoszintézis értéke többszörösét is elérte a légzésének, ami cianobaktériumok esetében tipikusnak mondható (Schmetterer, 1994). A légzés értéke a hőmérséklet növekedésével mindkét vizsgált faj esetében nőtt, és 45°C -on volt a legintenzívebb. Az *A. fusiformis* esetében Torzillo és Vonshak (1994) hasonlóan ezen a hőmérsékleten mérték a legnagyobb légzési intenzitást.

Érdekes, hogy ennél a fajnál is megfigyeltem azt a jelenséget, amit a közelmúltban egy másik kékalgánál írtak le (Üveges és mtsi., 2012): nagyon alacsony fényintenzitáson a fotoszintetikus aktivitása az általunk alkalmazott legalacsonyabb hőmérsékleten (15 °C) volt a legintenzívebb. Ez a jelenség leht, hogy a kékalgák sikerességének egyik oka, a jövőben további kutatásokat igényel. Sok faj esetében azért nem figyeltek a jelenségre korábban, mert vagy alacsony fényintenzitáson, de optimális hőmérsékleten, vagy optimális fényintenzitáson és alacsony hőmérsékleten vizsgálták a fotoszintézist. Extrém alacsony fényintenzitást és alacsony hőmérsékletet nem alkalmaztak a kutatásokban. Bhogavalli és mtsi. (2011) például az *A. fusiformis* fotorendszerének aktivitását vizsgálták 10 °C-on, de 60 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fényintenzitáson. Pedig méréseim is azt mutatják, hogy érdemes az alacsonyabb fényintenzitás értékekkel is foglalkozni, hiszen pl. a fényhasznosítás, mely igen jelentős paraméter az algák növekedésében, mindkét fajnál az alacsony fényintenzitás tartományban volt a legjelentősebb. Az *A. fusiformis* esetében hasonló eredményre jutottak Xue és mtsi. (2011), akiknél a fényhasznosítás csökkent a fényintenzitás növelésével.

Fényadaptáció tekintetében találtam a legnagyobb különbséget a két faj között. Míg az *A. fusiformis* a magasabb, addig a *P. salinarum* a jóval alacsonyabb fényintenzitásokhoz adaptálódott. Mindkét faj esetében a hőmérséklet növelésével a fényadaptációs paraméter értéke is növekedett 40 °C-ig. Az *A. fusiformis* természetes élőhelyének, a Nakuru-tónak átlagos hőmérséklete 25-30 °C (Odada és mtsi., 2004.). Ebben a hőmérsékleti tartományban méréseim alapján 169-225 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fényintenzitás közötti a fényadaptációs paramétere a fajnak, míg a pikoalgáé 5-35 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ közötti. Az *A. fusiformis* természetes körülmények között képes arra, hogy lebegésregulációja révén olyan pozícióba hozza magát a vízoszlopban, ahol a fényviszonyok a legmegfelelőbbek számára (pl. Ma & Gao, 2009b). A *Picocystis* esetében hasonló eredményt kaptam Roesler és mtsi. (2002) eredményeihez, amikor is *Picocystis* sp. esetében állapítottak meg alacsony fényadaptációt. Ez a tulajdonsága a kenyai sós tavak esetében is előnyére válhatott, hiszen a felszínen lévő kékalgák alatt jóval alacsonyabb fényintenzitáson is magas biomassa elérését tette lehetővé számára, illetve a tavakban dominánssá válva az önárnyékolást is jobban tűri.

Látható, hogy sem a fényintenzitás, sem a hőmérséklet változtatása nem befolyásolta negatívan az *Arthrospira fusiformis* fotoszintézisét. A *P. salinarum* értékei a vizsgált paraméterek mindegyikénél elmaradtak a kékalgától. Méréseim alapján az eredményeimet úgy értékelem, hogy csak a fényintenzitás és hőmérséklet interakciója nem okozhatná a *Picocystis salinarum* kompetitív előnyét az *Arthrospira fusiformis*-sal szemben. Több környezeti tényező együttes hatása (pl. hőmérséklet, sókoncentráció, fényintenzitás) kellett ahhoz, hogy a kenyai sós tavakból ez a pikoalga kiszoríthassa a natív kékalgát. A sókoncentráció hatásának vizsgálata mindenképp fontos, hiszen a magas sókoncentráció különböző, és több negatív hatással lehet a fajok fotoszintetikus rendszerére (Dhiab és mtsi., 2007).

8. Összefoglalás

A kenyai sós tavaknál élő kis flamingók (*Phoenicopus minor*) fő táplálékául egy kékalga, az *Arthrospira fusiformis* szolgál. Ezen alga elterjedése meghatározza a flamingók abundanciáját is. Az elmúlt tíz évben a kenyai Nakurutóban az *A. fusiformis* visszaszorulását mutatták ki, helyét egy Chlorophyta szervezet, a *Picocystis salinarum* vette át.

Kísérleti úton meghatároztam a két faj fotoszintetikus paramétereit, melyekből egyértelműen látszott, hogy sem a fényintenzitás változása, sem pedig a hőmérsékletbeli különbség nem befolyásolja negatívan az *A. fusiformis* fotoszintézisét a pikoalgához képest. A *P. salinarum* biomasszára vonatkoztatott fotoszintézise minden körülmény között elmaradt a kékalgáétól.

A *P. salinarum* gyors térnyerésének okának megértéséhez további környezeti változók vizsgálata szükséges, mint pl. a sótartalomé.

9. Irodalomjegyzék

- AKIMOTO, S., M. YOKONO, F. HAMADA, A. TESHIGAHARA, S. AIKAWA & A. KONDO, 2012. Adaptation of light-harvesting systems of *Arthrospira platensis* to light conditions, probed by time-resolved fluorescence spectroscopy. *Biochemica et Biophysica Acta* in press.
- BABU, G. N., A. P. SARMA & S. D. S. MURTHY, 2010. Effect of selected heavy metal ions on the photosynthetic electron transport and energy transfer in the thylakoid membrane of the cyanobacterium, *Spirulina platensis*. *Academic Journal of Plant Science* 3: 118-121.
- BERRY, S., Y. V. BOLYCHEVTSEVA, M. RÖGNER & N. V. KARAPETIAN, 2003. Photosynthetic and respiratory electron transport in the alkaliphilic cyanobacterium *Arthrospira (Spirulina) platensis*. *Photosynthesis Research* 78: 67–76.
- BHOGAVALLI, P. K., S. D. S. MURTHY & P. THOTA, 2011. Altered photo system ii photochemistry under the influence of cold stress in the cyanobacteria; *Spirulina platensis*.
- CHILDRESS, B., S. NAGY & B. HUGHES, 2008. International Single Species Action Plan for the Conservation of the Lesser Flamingo (*Phoeniconaias minor*). CMS Technical Series No 18., AEWA Technical Series No. 34. Bonn, Germany
- CIFERRI, O., 1983. *Spirulina*, the edible microorganism. *Microbiological Reviews* 47: 551-578.
- DADHEECH, P. K., A. BALLOT, P. CASPER, K. KOTUT, E. NOVELO, B. LEMMA, T. PRÖSCHOLD & L. KRIENITZ, 2010. Phylogenetic relationship and divergence among planktonic strains of *Arthrospira* (Oscillatoriales, Cyanobacteria) of African, Asian and American origin deduced by 16S-23S ITS and phycocyanin operon sequences. *Phycologia* 49: 361–372.
- DADHEECH, P. K., H. MAHMOUD, K. KOTUT & L. KRIENITZ, 2012. *Haloleptolyngbya alcalis* gen. et sp. nov., a new filamentous cyanobacterium from the soda lake Nakuru, Kenya. *Hydrobiologia* DOI 10.1007/s10750-012-1080-6

- DANESI, E. D. G., C. O. RANGEL, L. H. PELIZER, J. C. M. DE CARVALHO, S. SATO & I. O. MORAES, 2001. Production of *Spirulina platensis* under different temperatures and urea feeding regimes for chlorophyll attainment. Proceedings of the Eighth International Congress on Engineering and Food 2: 1978-1982.
- DANESI, E. D. G., C. O. RANGEL-YAGUI, S. SATO & J. C. M. DE CARVALHO, 2011. Growth and content of *Spirulina platensis* biomass chlorophyll cultivated at different values of light intensity and temperature using different nitrogen sources. Brazilian Journal of Microbiology 42: 362-373.
- DHIAB, R. B., H. B. OUADA, H. BOUSSETTA, F. FRANCK, A. ELABED & M. BROUERS, 2007. Growth, fluorescence, photosynthetic O₂ production and pigment content of salt adapted cultures of *Arthrospira (Spirulina) platensis*. Journal of Applied Phycology 19: 293-301.
- FALKOWSKI, P. G., 1984. Physiological responses of phytoplankton to natural light regimes. Journal of Plankton Research 6: 295-307.
- FANJING, K., J. QINXIAN, E. JIA & Z. MIANPING, 2009. Characterization of a Eukaryotic Picoplankton Alga, Strain DGN-Z1, Isolated from soda lake in Inner Mongolia, China. Natural Resources and Environmental Issues 15: 185-189.
- GAO, K, P. LI, T. WATANABE & E. WALTER HELBLING, 2008. Combined effect of ultraviolet radiation and temperature on morphology, photosynthesis and DNA of *Arthrospira (Spirulina) platensis* (Cyanophyta). Journal of Phycology 44: 777-786.
- GAO, K. & Z. MA, 2008. Photosynthesis and growth of *Arthrospira (Spirulina) platensis* (Cyanophyta) in response to solar UV radiation, with special reference to its minor variant. Environmental and Experimental Botany 63: 123–129.
- GIORDANINO, M. V. F., S. M. STRAUCH, V. E. VILLAFANE & E. W. HELBLING, 2011. Influence of temperature and UVR on photosynthesis and morphology of four species of cyanobacteria. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology 103: 68-77.

- HARPER, D. M., B. R. CHILDRESS, M. M. HARPER, R. R. BOAR, P. HICKLEY, S. C. MILLS, N. OTIENO, T. DRANE, E. VARESCHI, O. NASIRWA, W. E. MWATHA, J. P. E. C. DARLINGTON & X. ESCUT'E-GASULLA, 2003. Aquatic biodiversity and saline lakes: Lake Bogoria National Reserve, Kenya. *Hydrobiologia* 500: 259-276.
- HOLLIBAUGH J. T., P. S. WONG, N. BANO, S. K. PAK, E. M. PRAGER & C. ORREGO, 2001. Stratification of microbial assemblages in Mono Lake, California, and response to a mixing event. *Hydrobiologia* 466: 45–60.
- HONGSTHONG, A., M. SIRJUNTARUT, R. YUTTHANASIRIKUL, J. SENACHAK, P. KURDRID, S. CHEEVADHANARAK & M. TANTICHAROEN, 2009. Subcellular proteomic characterization of the high-temperature stress response of the cyanobacterium *Spirulina platensis*. *Proteome Science* 7: 33
- IWASA, M., M. YAMAMOTO, Y. TANAKA, M. KAITO & Y. ADACHI, 2002. *Spirulina*-associated hepatotoxicity. *The American Journal of Gastroenterology* 97: 3212-3213.
- JENKIN, P. M., 1957. The Filter-Feeding and Food of Flamingoes (Phoenicopteriformes). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 240: 401-493.
- JENSEN, S. & G. KNUTSEN, 1993. Influence of light and temperature on photoinhibition of photosynthesis in *Spirulina platensis*. *Journal of Applied Phycology* 5: 495-504.
- KAIRU, J. K., 1996. Heavy metal residues in birds of Lake Nakuru, Kenya. *African Journal of Ecology* 34: 397-400.
- KEBEDE, E. & G. AHLGREN, 1996. Optimum growth conditions and light utilization efficiency of *Spirulina platensis* (= *Arthrospira fusiformis*) (Cyanophyta) from Lake Chitu, Ethiopia. *Hydrobiologia* 332: 99-109.
- KEBEDE, E., 1997. Response of *Spirulina platensis* (= *Arthrospira fusiformis*) from Lake Chitu, Ethiopia, to salinity stress from sodium salts. *Journal of Applied Phycology* 9: 551-558.
- KOCK, N. D., R. A. KOCK, J. WAMBUA, G. J. KAMAU & K. MOHAN, 1999. *Mycobacterium avium*-related epizootic in free-ranging lesser flamingos in Kenya. *Journal of wildlife diseases* 35: 297-300.

- KRIENITZ, L. & K. KOTUT, 2010. Fluctuating Algal Food Populations and the Occurrence of Lesser Flamingos (*Phoeniconaias minor*) in Three Kenyan Rift Valley Lakes. *Journal of Phycology* 46: 1088-1096.
- KRIENITZ, L. & M. WIRTH, 2006. The high content of polyunsaturated fatty acids in *Nannochloropsis limnetica* (Eustigmatophyceae) and its implication for food web interactions, freshwater aquaculture and biotechnology. *Limnologia* 36: 204-210.
- KRIENITZ, L., 2009. Die Nahrungsprobleme des Zwergflamingos. *Biologie in unserer Zeit* 39: 258-266.
- KRIENITZ, L., A. BALLOT, K. KOTUT, C. WIEGAND, S. PÜTZ, J. S. METCALF, G. A. CODD, S. PFLUGMACHER, 2003. Contribution of hot spring cyanobacteria to the mysterious deaths of Lesser Flamingos at Lake Bogoria, Kenya. *FEMS Microbiology Ecology* 43: 141-148.
- KRIENITZ, L., C. BOCK, H. NOZAKI & M. WOLF, 2011a. SSU rRNA gene phylogeny of morphospecies affiliated to the bioassay alga “*Selenastrum capricornutum*” recovered the polyphyletic origin of crescent-shaped Chlorophyta. *Journal of Phycology* 47: 880–893.
- KRIENITZ, L., C. BOCK, K. KOTUT & W. LUO, 2011b. *Picocystis salinarum* (Chlorophyta) in saline lakes and hot springs of East Africa. *Phycologia* 51: 22-32.
- KRIENITZ, L., C. BOCK, K. KOTUT & W. LUO, 2012. *Picocystis salinarum* (Chlorophyta) in saline lakes and hot springs of East Africa. *Phycologia* 51: 22–32.
- LEWIN, R. A., L. KRIENITZ, R. GOERICKE, H. TAKEDA & D. HEPPERLE, 2000. *Picocystis salinarum* gen. et sp. nov. (Chlorophyta) – a new picoplanktonic green alga. *Phycologia* 89-106.
- LU, J. & A. VONSHAK, 1999. Photoinhibition in outdoor *Spirulina platensis* cultures assessed by polyphasic chlorophyll fluorescence transients. *Journal of Applied Phycology* 11: 355-359.
- LU, J., G. YOSHIZAKI, K. SAKAI & T. TAKEUCHI, 2002. Acceptability of raw *Spirulina platensis* by larval tilapia *Oreochromis niloticus*. *Fisheries Science* 68: 51-58.

- MA, Z. & K. GAO, 2009a. Photoregulation of morphological structure and its physiological relevance in the cyanobacterium *Arthrospira (Spirulina) platensis*. *Planta* 230: 329-337.
- MA, Z. & K. GAO, 2009b. Photosynthetically active and UV radiation act in an antagonistic way in regulating buoyancy of *Arthrospira (Spirulina) platensis* (cyanobaycterium). *Environmental and Experimental Botany* 66: 265-269.
- MACEDO, M. F., P. DUARTE & J. G. FERREIRA, 2002. The influence of incubation periods on photosynthesis–irradiance curves. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 274: 101–120.
- MARI, C., & J. COLLAR, 2000. *Pink Africa*. The Harvill Press, London
- MOSULISHVILI, L. M., E. I. KIRKESALI, A. I. BELOKOBYLSKY, A. I. KHIZANISHVILI, M. V. FRONTASYEVA, S. S. PAVLOV, S. F. GUNDORINA, 2002. Experimental substantiation of the possibility of developong selenium- and iodine-containing pharmaceuticals based on blue-green algae *Spirulina platensis*. *Journal of Pharmaceutical and Biomedical Analysis* 30: 87-97.
- NDETEI, R. & V. S. MUHANDIKI, 2005. Mortalities of lesser flamingos in Kenyan Rift Valley saline lakes and the implications for sustainable management of the lakes. *Lakes & Reservoirs: Research & Management* 10: 51-58.
- ODADA, E. O., J. RAINI & R. NDETEI, 2004. Lake Nakuru: experiences and lessons learned brief. ILEC 2005. Managing lakes and their basins for sustainable use. A report for lake basin managers and stakeholders. International Lake Environment Committee Foundation, Kusatsu, Japan.
- PLATT, T., C. L. GALLEGOS & W. G. HARRISON, 1980. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *Journal of Marine Research* 38: 687-701.
- RAINI, J. A. & A. KULECHO, 2008. Lake Nakuru-Kenya: A review of Environmental Impacts of Landuse, The 12th World Lake Conference 2241-2245.
- RICHMOND, A., 1987. *Spirulina*, Microalgal Biotechnology. In Borowitzka M. & L. Borowitzka, *Microalgal Biotechnology*: 85-121. Cambridge University Press, New York

- ROESLER, C. S., C. W. CULBERTSON, S. M. ETHERIDGE, R. GOERICKE, R. P. KIENE, L. G. MILLER & R. S. OREMLAND, 2002. Distribution, production, and ecophysiology of *Picocystis* strain ML in Mono Lake, California. *Limnology and Oceanography* 47: 440–452.
- SARMA, A. P. & P. PETER, 2010. Effect of Photosynthetically active radiation and ultraviolet B on the filamentous structure of the cyanobacterium, *Spirulina platensis*. *Global Journal of Environmental Research* 4: 54-58.
- SCHMETTERER, G., 1994. Cyanobacterial respiration. In: Bryant D. G. (ed.) *The Molecular Biology of Cyanobacteria*: 409–435. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands
- TALLING, J. F., R. B. WOOD, M. V. PROSSER & R. M. BAXTER, 1973. The upper limit of photosynthetic productivity by phytoplankton: evidence from Ethiopian soda lakes. *Freshwater Biology* 3: 53-76.
- TORZILLO G. & A. VONSHAK, 1994. Effect of light and temperature on the photosynthetic activity of the cyanobacterium *Spirulina platensis*. *Biomass and Bioenergy* 6: 399-403.
- TORZILLO, G., P. ACCOLLA, E. PINZANI & J. MASOJIDEK, 1996. In situ monitoring of chlorophyll fluorescence to assess the synergistic effect of low temperature and high irradiance stresses in *Spirulina* cultures grown outdoors in photobioreactors. *Journal of Applied Phycology* 8: 282-291.
- TRABELSI, L., H. B. OUADA, H. BACHA & M. GHOUL, 2009. Combined effect of temperature and light intensity on growth and extracellular polymeric substance production by the cyanobacterium *Arthrospira platensis*. *Journal of Applied Phycology* 21: 405-412.
- TUITE, C. H., 2003. The distribution and density of Lesser Flamingos in East Africa in relation to food availability and productivity. *The International Journal of Waterbird Biology* 23: 52-63.
- ÜVEGES, V., A. W. KOVÁCS, V. TÓTH, J. PADISÁK & L. VÖRÖS, 2007. A balatoni fitobentosz fotoszintézise I. Az inkubáló berendezés és a vizsgálati módszerek. *Hidrológiai Közlemény* 87: 144-147.
- ÜVEGES, V., K. TAPOLCZAI, L. KRIENITZ & J. PADISÁK, 2012. Photosynthetic characteristics and physiological plasticity of an *Aphanizomenon flos-*

- aquae* (Cyanobacteria, 4 Nostocaceae) winter bloom in a deep oligo-mesotrophic lake (Lake Stechlin, Germany). *Hydrobiologia* DOI 10.1007/s10750-012-1103-3
- ÜVEGES, V., L. VÖRÖS, J. PADISÁK & A. W. KOVÁCS, 2011. Primary production of episammic algal communities in Lake Balaton (Hungary). *Hydrobiologia* 660: 17-27.
- VARESCHI, E. & J. JACOBS, 1985. The ecology of Lake Nakuru VI. Synopsis of production and energy flow. *Oecologia* 65: 412–424.
- VINCENT, W. F. & S. ROY, 1993. Solar ultraviolet-B radiation and aquatic primary production: damage protection and recovery. *Environmental Reviews* 1: 1-12.
- VONSHAK, A., 1990. Recent advances in microalgal biotechnology. *Biotechnology Advances* 8: 709-727.
- VONSHAK, A., 1997. *Spirulina*: growth, physiology and biochemistry. In A. Vonshak (Ed.), *Spirulina platensis (Arthrospira)*, 43-65. Taylor & Francis, London
- VONSHAK, A., S. BOUSSIBA, A. ABELIOVICH & A. RICHMOND, 1983. Production of *Spirulina* biomass: Maintenance of monoalgal culture outdoors. *Biotechnology and Bioengineering* 25: 341-349.
- WEBB, W. L., M. NEWTON & D. STARR, 1974. Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*. A mathematical model. *Oecologia* 17: 281-291.
- WETZEL, R. G., & LIKENS, G. E. (2000.). *Limnological analyses*. New York: Springer-Verlag.
- WU, H., K. GAO, V. VILLAFANE, T. WATANABE & E. W. HELBLING, 2005. Effects of solar UV radiation on morphology and photosynthesis of the filamentous cyanobacterium *Arthrospira platensis*. *Applied and Environmental Microbiology* 71: 5004–5013.
- WU, H., L. ABASOVA, O. CHEREGI, ZS. DEÁK, K. GAO & I. VASS, 2011. D1protein turnover is involved in protection of Photosystem II against UV-B induced damage in the cyanobacterium *Arthrospira (Spirulina) platensis*. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 104: 320-325.

XUE, S., Z. SU & W. CONG, 2011. Growth of *Spirulina platensis* enhanced under intermittent illumination. Journal of Biotechnology 151: 271-277.

10.Köszönetnyilvánítás

Köszönöm a segítséget és útmutatást témavezetőmnek, Dr. Üveges Viktóriának.
Köszönöm Dr. Padisák Judit intézetigazgató asszonynak, hogy kísérleteimet a
Limnológia Intézeti Tanszéken végezhettem. Köszönöm Dr. Lothar Krienitznek
az önzetlen segítséget, és a fényképeket.

