

Ecology of Lake Balaton/ A Balaton ökológiája

MTA BLKI Elektronikus folyóirata
2014. 2(1): 1-12.



A BALATON TÁPLÁLÉKHÁLÓZATÁNAK KUTATÁSI PERSPEKTÍVÁI: EGY SZIMULÁCIÓS MODELL

Jordán Ferenc*¹, Mike Ágnes²

¹MTA Ökológiai Kutatóközpont Balatoni Limnológiai Intézet, 8237, Tihany
Klebensberg Kuno u. 3.

²Center for Physiology and Pharmacology, Department of Neurophysiology and
Pharmacology, Medical University of Vienna, Vienna, Austria

*jordan.ferenc@gmail.com

Kulcsszavak: táplálékhálózat, centralitás, kulcsfajok, trofikus csoport

Kivonat: A közösségi ökológiai kutatások legfontosabb objektumai közé tartoznak a táplálékhálózatok. Kutatásuk segíti a különböző specialisták eredményeinek integrálását és az ökológiai rendszerek holisztikus jellegű, áttekintő vizsgálatát. A trofikus kapcsolatrendszer leírása és elemzése régi hagyományokra tekint már vissza, és a modern hálózatelmélet módszertanával megtámogatva rendkívül hasznos információkat ad a napjainkban kibontakozó ökoszisztéma-szemléletű természetvédelem számára. Az egyszerűbb modellek inkább a tájékozódást segítik, a gazdagon parametrizált, dinamikai modellek pedig bizonyos mértékig arra is képesek, hogy valamilyen mértékben előre jelezzék a teljes közösség vagy csupán annak egyes elemeinek (fajok, funkcionális csoportok) viselkedését. A táplálékhálózatok kutatása kvantitatív becslést ad az egyes trofikus csoportok relatív jelentőségének jellemzésére, segít megjósolni a legjelentősebb kölcsönhatásokat (köztük a meglepően fontosnak látszó indirekt kapcsolatokat).

A Balaton táplálékhálózatát elemezzük a hálózatelemzés modern módszereivel. Négyféle szerkezeti index (fokszám, köztességi centralitás, topológiai fontosság, topológiai átfedés) segítségével meghatározzuk a kulcsfontosságú trofikus csoportokat (pl. Chironomidae, zooplankton). Egy, az indirekt hatásokat is figyelembe vevő hálózati index (topológiai fontosság) segítségével meghatározzuk a csoportok között kialakuló direkt és indirekt hatásokat és azok erősségét. Meghatározzuk a szerkezeti alapon meglepően gyenge direkt és meglepően erős indirekt kapcsolatokat. Dinamikai szimulációk alapján jellemezzük a kisebb hálózati modulok dinamikai tulajdonságait és megállapítjuk az azokat alkotó fajok szimulált kihalási esélyét. Végül felvázoljuk a legfontosabbnak tűnő jövőbeli kutatási perspektívákat. A bemutatott áttekintő kutatás elsődleges feladata egy jövőbeli, részletgazdag szimulációs modell megalkotásának előkészítése.

Bevezetés

Az ökológiai rendszerekben a fajok (vagy fajcsoportok) között létrejövő kölcsönhatások közül a táplálkozási kapcsolatok talán a legfontosabbak. Ezek rendszerét szemlélteti a táplálékhálózat, az ökoszisztéma egyfajta váza. A táplálékhálózatok kutatása több évtizedes múltra tekint vissza (COHEN, 1978; HANNON, 1973; PIMM, 1980). Az adatbázisok többsége vizes rendszereket ír le (tengerek, folyók, tavak, torkolatok). A hálózatok sokszor inkább csak az áttekintést, az adatok tájékoztató jellegű összefoglalását szolgálják, de vannak konkrét előrejelzéseket és döntéshozatalt támogató modellek is (CHAVEZ *et al.*, 2003). Tipikus esetben a táplálékhálózat a további kísérletek és az adatgyűjtés megtervezésében segít, miután áttekintő képet adott a rendszerről való pillanatnyi ismereteinkről. A táplálékhálózatok megalkotása nem egyszerű, mindig sok szubjektív elemet hordoz. A hálózatok elemzése során célszerű az adatbázis minőségét időről időre kritikusán ellenőrizni és adott esetben finomítani, különösen akkor, ha maga a hálózatelemzés ehhez támpontot nyújt.

Különböző kutatási irányvonalak kavalkádja után manapság a legizgalmasabb terület talán a gazdag terepi adatbázisok alapján összeállított, realisztikus hálózatok dinamikájának szimulációja (lásd pl. LIVI *et al.*, 2011). Ebben az írásban ennek a lehetőségeit és perspektíváit vázoljuk fel a Balaton esetére.

A balatoni táplálékhálózat kutatásának céljai

A Balaton táplálékhálózatának már korábban publikált változatát jellemezzük az alábbiakban (BÍRÓ, 2001). A forrásmunka a hálózat két változatát mutatja be, egy erősebben aggregált verziót (16 gráfpontra, ez megfelel az EwE modellezési környezetnek, lásd CHRISTENSEN & WALTERS, 2004) és egy részletgazdagabbat (23 gráfpontra). Utóbbi elsősorban a pontyfélek felbontásában különbözik az elsőtől. Az aggregáltabb változatra koncentrálnunk, de lentebb kitérünk a nagyobb hálózat tulajdonságaira is. Előre bocsájtjuk, hogy a táplálékhálózat részletes jellemzése alapján a jövőben megalkotható annak egy finomabb változata, mely további kutatásokat szolgálhat. Ez elsősorban egy olyan szimulációs modellkörnyezetet jelenthet, melyben felfrissíthetőek a korábbi modellek (BÍRÓ & VÖRÖS, 1982; SOMLYÓDY, 1982; KUTAS & HERODEK, 1987), vizsgálható a túlhaláztatás hatása (BÍRÓ, 1977), elemezhető a variabilitás (VÖRÖS *et al.*, 1996), viselkedési változások (BÍRÓ, 1997), jellemezhetőek a különböző funkcionális csoportok (HAJNAL & PADISÁK, 2008), a diverzitási eloszlások (JUHOS & VÖRÖS, 1998) és kutatható a közösségszerveződés (PADISÁK & REYNOLDS, 1998). A most bemutatott hálózatelemzés célja az előzetes tájékozódás és egy pontosabb modell előkészítése.

Hálózatelemzés

A táplálékhálózatok az anyagáramlás útvonalait reprezentálják, ennél fogva a gráf élei irányítottak (a zsákmányból a fogyasztó felé mutatnak). Ha viszont a pusztán anyagáramlás helyett általánosabb értelemben vett kölcsönhatásokra koncentrálnunk, akkor értelmes és érdemes irányítatlan gráfként modelleznünk azokat. Ez lehetővé teszi az amúgy teljesen nyilvánvaló top-down irányban terjedő hatások figyelembevételét is: a fogyasztót érő zavarások is hatnak a zsákmányra. Mivel a táplálkozási kapcsolat mentén top-down és bottom-up hatásokat is megengedünk, a létrejövő indirekt kölcsönhatások minden irányban terjedhetnek, korlátozás nélkül. Irányítatlan hálózatokat vizsgálunk tehát a továbbiakban.

A táplálékhálózatok kritikus helyzetű elemeinek azonosítása és kvantifikálása segítheti a kulcsfajok (BOND, 1994) kutatását, amennyiben a kulcsfajoknak legalábbis egy része feltehetően kapcsolatrendszere miatt fejthet ki az átlagosnál jelentősebb hatást másokra (LIBRALATO *et al.*, 2006; ORTIZ *et al.*, 2013). A kritikus hálózati pozíciók jellemzésére többféle módszer áll rendelkezésünkre, ezek mindegyike valamilyen sajátos szempontból jellemzi a gráfpontok hálózati pozícióját.

A sokféle elérhető lehetőség közül olyan hálózatelemző módszereket választottunk, melyek egyrészt egyszerűek, másrészt széles körben alkalmazzák őket, harmadrészt pedig csak kevésbé redundáns információt szolgáltatnak (JORDÁN *et al.*, 2007). Az alábbi indexeket használtuk.

Fokszám (D)

Egy tetszőleges hálózatban egy adott gráfpont pozicionális jellemzésének legegyszerűbb módja, ha megadjuk a vele szomszédos (vele összekötött) pontok számát, ezt nevezzük fokszámnak (degree, D). A fokszám értéke a leginkább lokális tulajdonsága egy gráfpontnak. Ha a gráf minden pontjára meghatározzuk a fokszámot, jellemezhetjük a hálózat fokszámeloszlását is (MONTROYA & SOLÉ, 2002; DUNNE *et al.*, 2002). A fokszám és a fokszámeloszlás azonban nem mindig ad pontos jellemzést a gráfpont hálózati pozíciójáról, mert nem veszi figyelembe az indirekt kölcsönhatásokat (második, harmadik stb. szomszédot, JORDÁN, 2009; BROSE *et al.*, 2005).

Közteségi centralitás (BC)

Egy, az indirekt kölcsönhatásokat is figyelembevevő index a közteségi centralitás (betweenness centrality, BC, WASSERMAN & FAUST, 1994). Ez azt határozza meg, hogy egy adott i pontot milyen valószínűséggel tartalmaznak a további j és k pontpárok közötti legrövidebb utak. A sztandardizált index az i gráfpontra (BC_i):

$$BC_i = \frac{2 \times \sum_{j < k} g_{jk}(i) / g_{jk}}{(N-1)(N-2)}$$

ahol $i \neq j$ és k . g_{jk} a legrövidebb utak száma j és k pontok között, $g_{jk}(i)$ ezek közül azoknak a száma, melyek tartalmazzák i -t (g_{jk} természetesen lehet 1) és N a gráf csúspontjainak a száma. A nevező a maximálisan elérhető értékhez viszonyítja az i pont értékét. A BC index által centrálisnak tekinthető gráfpontok a felelősek a hálózatban leggyorsabban terjedő hatások fenntartásáért.

Topológiai fontosság (TI)

Az indirekt hatások erősségének szerkezeti alapon történő becslése Godfray és kollégáinak munkásságára vezethető vissza (GODFRAY *et al.*, 1999). Eredetileg biológiai kontroll kutatásokban használták és csak kétlépéses, látszólagos kompetíció jellegű kapcsolatok kvantifikálása és vizualizálása volt a cél (quantitative parasitoid overlap graph). Egy általánosított módszer (JORDÁN *et al.*, 2003) lehetővé teszi akár milyen hosszú, n lépésből álló indirekt kapcsolatok jellemzését is (topológiai fontosság, topological importance, TI). A j faj hatása az i fajra n lépésben $a_{n,ij}$. Legegyszerűbb esetben ($n=1$) $a_{1,ij} = 1/D_i$, ahol D_i az i faj súlyozatlan (bináris) hálózatban számolt fokszáma (zsákmányainak és fogyasztóinak összege). A hatások hosszabb útvonalak mentén összeszor-

zódnak és párhuzamos, azonos hosszúságú útvonalakra összeadódnak. n lépésre az i faj az összes többi N fajból elérő hatások összege:

$$\psi_{n,i} = \sum_{j=1}^N a_{n,ij}$$

és ennek összege 1. Szintén n lépésre az i fajból az összes többi fajhoz eljutó hatás összege:

$$\sigma_{n,i} = \sum_{j=1}^N a_{n,ji}$$

de ennek összege a különböző fajokra már nem állandó. Ez alapján definiáljuk az i faj topológiai fontosságát az n lépés hosszúságú utak szerint (a bemutatott eredmények mind az $n = 3$ esetre vonatkoznak):

$$TI_i^n = \frac{\sum_{m=1}^n \sigma_{m,i}}{n} = \frac{\sum_{m=1}^n \sum_{j=1}^N a_{m,ji}}{n}$$

Ezt az indexet bináris és súlyozott hálózatokra is ki lehet számolni (VALENTINI & JORDÁN, 2010), de a továbbiakban csak a bináris táplálékhálózattal foglalkozunk (a zsák-mány-fogyasztó kapcsolat erősségét terepi mérések alapján nem jellemezzük). A súlyozás hatása (a kettő közötti különbség) önmagában is érdekes kutatások alapjául szolgál (SCOTTI *et al.*, 2007).

Topológiai átfedés (TO)

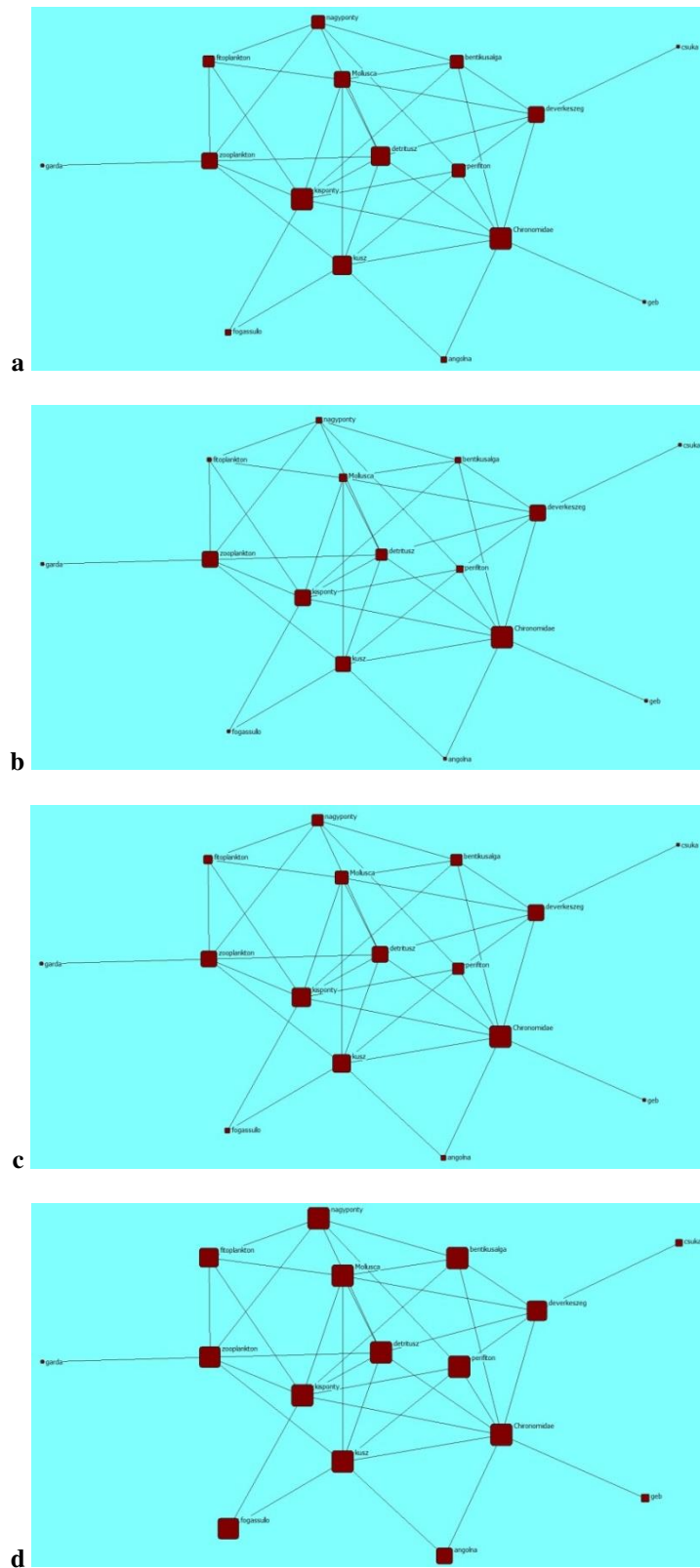
A TI index alapján, ha n elegendően nagy, minden faj minden másik fajra kifejtett hatása kiszámolható (VALENTINI & JORDÁN, 2010). Egy j faj $a_{n,ij}$ -értékeinek vektora megadja a j faj trofikus mezejét. Hasznos azonban valamilyen t küszöbérték alapján szétválasztani az erős és gyenge kölcsönhatásokat. Így n és t függvényében megadható, hogy a j fajnak hány erősen kölcsönható partnere van. Ezen kölcsönható partnerek halmazai átfedhetnek i és j fajra, ilyenkor a két adott faj effektív trofikus mezeje átfed és a két halmaz metszetében lévő pontok száma TO_{ij}^n . Ezen értékek i fajra vonatkoztatott összege megadja az i faj kölcsönhatási rendszerének más fajokéval történő topológiai átfedését ($TO_i^{n,t}$), ami normalizálható (osztva a maximummal, $TO_{max}^{n,t}$) egy adott hálózatra ($relTO_i^{n,t} = TO_i^{n,t} / TO_{max}^{n,t}$). Ez az index egy adott faj kapcsolatrendszerének egyediségét jellemzi (JORDÁN *et al.*, 2009).

A fenti szerkezeti indexek segítségével egy táplálékhálózat (vagy bármilyen tetszőleges gráf) összes pontja jellemezhető és rangsorolható.

Eredmények

A gráfpontokra kiszámolt négyféle topológiai index értékeit az **1. táblázat** mutatja. Néhány fontosabb trofikus csoportot színekkel jelöltük. A hálózatot bemutatjuk különféle verziókban, melyeknél a gráfpontok mérete megfelel az index értékének (**1. ábra**).

A Balaton táplálékhálózatának kutatási perspektívái



1. ábra. A táplálékhálózat változatai, melyekben a gráfpontok mérete megfelel az egyes topológiai indexek értékeinek (**a:** D, **b:** BC, **c:** TI, **d:** TO). Készült az UCINET programmal (BORGATTI *et al.*, 2002), *spring embedding* layout algoritmussal.

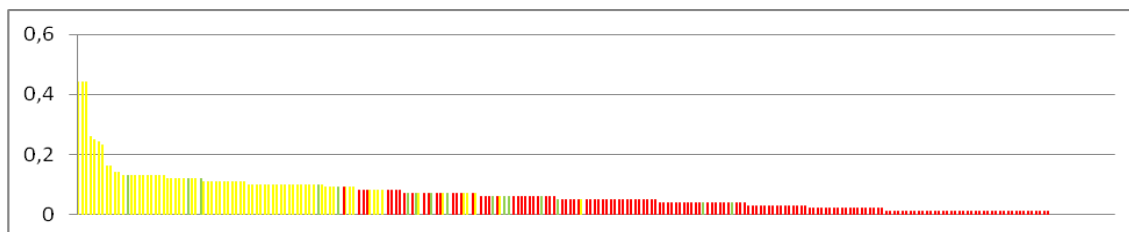
Látható, hogy a hálózat „közepén” a Chironomidae csoport áll, a legkevésbé fontos pozícióban pedig a csuka, a garda és a géb, holtversenyben. Érdekes újra felidézni, hogy az eredmények a táplálékhálózat megalkotásának függvényében alakulnak, de az adott hálózat szerkezete ezt jelzi. Néhány trofikus csoport rangja jelentősen függ a használt indextől (pl. zooplankton), mások hasonló rangúak maradnak (pl. dévérkeszeg).

1. táblázat. A táplálékhálózat gráfpontjainak topológiai jellemzése a fokszám (D), a köztességi centralitás (BC), a topológiai fontosság (TI) és a topológiai átfedés (TO) alapján.

	D		BC		TI		TO
Chironomidae	53.333	Chironomidae	21.423	Chironomidae	1.97	bentikus alga	6.31
kispony	53.333	zooplankton	15.429	kispony	1.7	Chironomidae	6.31
detritusz	46.667	kispony	14.796	küsz	1.6	detritusz	6.31
küsz	46.667	dévékeszeg	14.651	dévékeszeg	1.47	kispony	6.31
dévékeszeg	40	küsz	13.68	zooplankton	1.46	küsz	6.31
Mollusca	40	detritusz	10.026	detritusz	1.4	Mollusca	6.31
zooplankton	40	Mollusca	5.36	Mollusca	1.19	nagypony	6.31
bentikus alga	33.333	perifiton	3.772	nagypony	1.02	perifiton	6.31
nagypony	33.333	nagypony	3.238	perifiton	1	fogassüllő	6.03
perifiton	33.333	bentikus alga	3.029	bentikus alga	0.98	zooplankton	6.03
fitoplankton	26.667	fitoplankton	1.103	fitoplankton	0.78	dévékeszeg	5.97
angolna	13.333	fogassüllő	0.159	angolna	0.41	fitoplankton	5.66
fogassüllő	13.333	angolna	0	fogassüllő	0.38	angolna	4.94
csuka	6.667	csuka	0	csuka	0.22	géb	2.94
garda	6.667	garda	0	garda	0.22	csuka	2.88
géb	6.667	géb	0	géb	0.21	garda	1.94

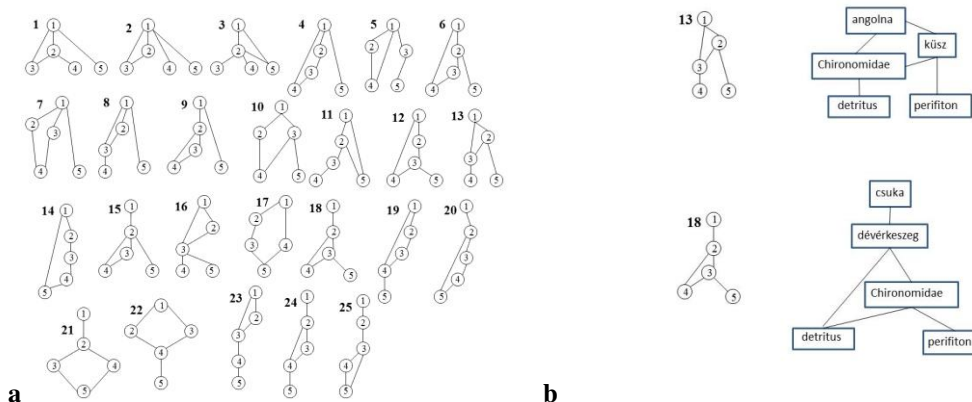
2. táblázat. A TI index alapján kiszámolt a_{ij} kölcsönhatások a j -edik sorban lévő organizmusnak az i -edik oszlopban lévőre kifejtett hatását mutatják (zöld: visszacsatolás, sárga: direkt kölcsönhatás, fehér: indirekt kölcsönhatás).

TI3	angolna	bentikus alga	Chironomidae	csuka	detritusz	dévékeszeg	fitoplankton	fogassüllő	garda	géb	kispony	küsz	Mollusca	nagypony	perifiton	zooplankton
angolna	0.05	0.01	0.07	0.01	0.02	0.02	0.01	0.03	0.01	0.05	0.02	0.07	0.01	0.01	0.02	0.01
bentikus alga	0.03	0.06	0.08	0.07	0.05	0.11	0.05	0.03	0.02	0.05	0.08	0.04	0.1	0.1	0.05	0.04
Chironomidae	0.26	0.13	0.13	0.09	0.11	0.13	0.04	0.08	0.02	0.44	0.1	0.13	0.07	0.06	0.14	0.04
csuka	0	0.01	0.01	0.06	0.01	0.07	0	0	0	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0
detritusz	0.06	0.07	0.1	0.07	0.07	0.11	0.07	0.07	0.08	0.06	0.1	0.11	0.12	0.12	0.07	0.12
dévékeszeg	0.05	0.13	0.1	0.44	0.1	0.12	0.04	0.03	0.01	0.06	0.05	0.04	0.11	0.05	0.12	0.03
fitoplankton	0.01	0.04	0.02	0.01	0.04	0.03	0.07	0.04	0.07	0.01	0.08	0.03	0.09	0.11	0.03	0.1
fogassüllő	0.03	0.01	0.02	0	0.02	0.01	0.02	0.04	0.01	0.01	0.06	0.07	0.02	0.01	0.02	0.02
garda	0	0	0	0	0.01	0	0.02	0.01	0.06	0	0.01	0.01	0.01	0.02	0.01	0.07
géb	0.02	0.01	0.05	0.01	0.01	0.01	0	0.01	0	0.04	0.01	0.01	0.01	0	0.01	0
kispony	0.06	0.13	0.1	0.05	0.12	0.06	0.16	0.23	0.08	0.05	0.09	0.08	0.13	0.08	0.13	0.13
küsz	0.25	0.05	0.11	0.04	0.11	0.05	0.05	0.24	0.06	0.08	0.07	0.1	0.1	0.05	0.12	0.11
Mollusca	0.04	0.12	0.05	0.07	0.1	0.11	0.13	0.06	0.04	0.03	0.1	0.09	0.07	0.06	0.05	0.05
nagypony	0.02	0.1	0.04	0.03	0.09	0.04	0.14	0.03	0.08	0.02	0.05	0.04	0.05	0.07	0.1	0.11
perifiton	0.06	0.05	0.09	0.06	0.05	0.1	0.04	0.05	0.03	0.06	0.08	0.09	0.04	0.1	0.06	0.04
zooplankton	0.04	0.04	0.03	0.01	0.1	0.03	0.16	0.06	0.44	0.02	0.1	0.09	0.05	0.13	0.05	0.12

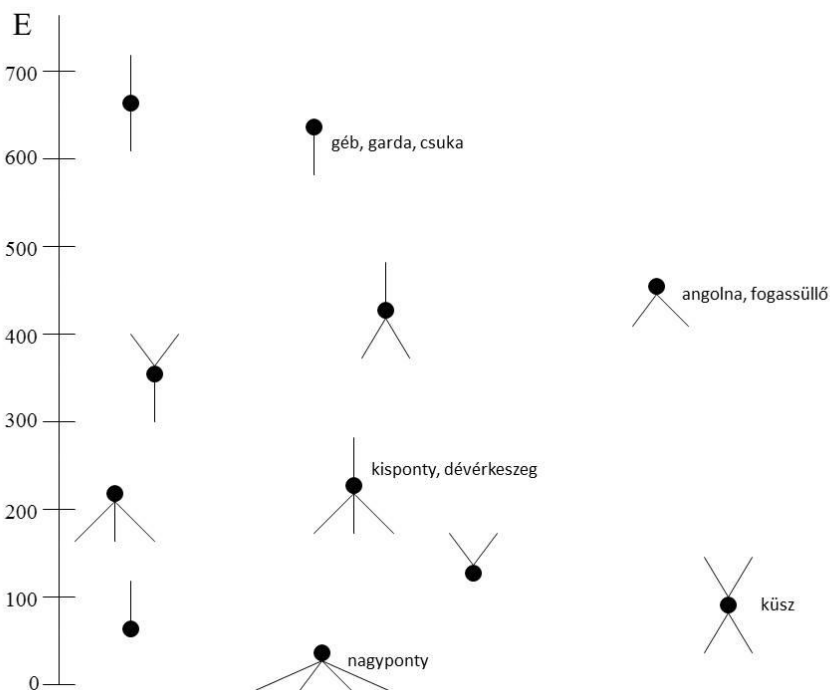


2. ábra. A trofikus csoportok között kialakuló kölcsönhatások relatív erőssége (sárga: direkt kölcsönhatás, zöld: visszacsatolás, piros: indirekt kölcsönhatás).

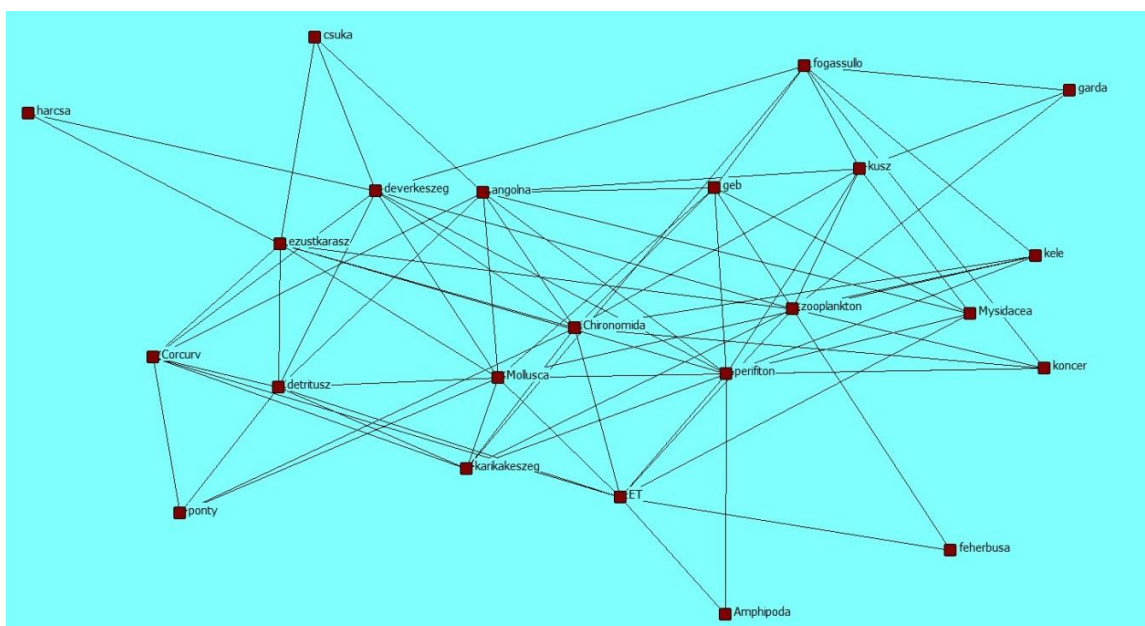
A TI index alapján meghatározott kölcsönhatás-erőségeket a **2. táblázat** mutatja. Az a_{ij} kölcsönhatás a j -edik sorban lévő organizmusnak az i -edik oszlopban lévőre kifejtett hatását jelenti. Zölddel jelöltük a főatlóban látható visszacsatolásokat, egy-egy trofikus csoport indirekt módon önmagára kifejtett hatását. Sárgák a direkt kölcsönhatások (zsákmány-fogyasztó és fogyasztó-zsákmány), fehér háttérrel pedig az indirekt kölcsönhatások láthatóak. Tizenhat trofikus csoport között $16^2 = 256$ kölcsönhatás képzelhető el. A **2. ábra** azt mutatja, hogy ezek szerkezeti alapon rangsorolva mennyire erősek (a **2. táblázat** a_{ij} értékeinek rangsora). Látható, hogy szokásos módon a direkt hatások erősebbek az indirekteknél, néhány kivétellel. A legerősebb indirekt kapcsolat (legelső piros oszlop) a Chironomidae – csuka kölcsönhatás, a leggyengébb direkt kölcsönhatás (legutolsó sárga oszlop) pedig a Chironomidae – géb kölcsönhatás.



3. ábra. Az 5 gráfpontból és 5 kölcsönhatásból álló nyelvi hálózatok lehetséges típusai (a) és két példa ilyen részgráfra (b).



4. ábra. Különböző lokális hálózati környezetű gráfponthoz tartozó kihalási esélye és a táplálékhálózat alapján ezeknek megfelelő halfajok. Az y tengely a szimulált kihalási valószínűséget mutatja.



5. ábra. A nagyobb felbontású táplálékhálózat (BÍRÓ, 2001 nyomán).

3. táblázat. A nagyobb felbontású táplálékhálózat gráfpontjainak topológiai jellemzése a foksám (D), a köztességi centralitás (BC), a topológiai fontosság (TI) és a topológiai átfedés (TO) alapján.

	D		BC		TI		TO
perifiton	50	perifiton	12.344	perifiton	1.77	angolna	9.35
Chironomida	45.455	zooplankton	11.974	zooplankton	1.69	Chironomida	9.35
Mollusca	45.455	dévérkeszeg	10.23	primér prod.	1.53	C. curvispinum	9.35
zooplankton	45.455	primér prod.	9.162	Chironomida	1.52	détritusz	9.35
angolna	40.909	Chironomida	7.703	Mollusca	1.5	dévérkeszeg	9.35
dévérkeszeg	40.909	ezustkárász	7.406	dévérkeszeg	1.46	primér prod.	9.35
primér prod.	40.909	Mollusca	6.942	angolna	1.35	ezustkárász	9.35
détritusz	36.364	angolna	6.62	ezustkárász	1.31	fogassülő	9.35
ezustkárász	36.364	kűsz	4.303	détritusz	1.18	géb	9.35
C. curvispinum	31.818	fogassülő	3.503	fogassülő	1.12	karikakeszeg	9.35
fogassülő	31.818	karikakeszeg	2.698	kűsz	1.08	kele	9.35
géb	31.818	détritusz	2.538	C. curvispinum	1.04	koncér	9.35
karikakeszeg	31.818	C. curvispinum	2.441	géb	1	kűsz	9.35
kűsz	31.818	géb	2.25	karikakeszeg	0.99	Mollusca	9.35
kele	22.727	kele	1.057	Mysidacea	0.72	perifiton	9.35
koncér	22.727	koncér	1.057	kele	0.7	zooplankton	9.35
Mysidacea	22.727	Mysidacea	0.446	koncér	0.7	Mysidacea	8.96
ponty	18.182	ponty	0.326	ponty	0.55	ponty	7.33
csuka	13.636	csuka	0.285	garda	0.45	csuka	6.15
garda	13.636	garda	0.153	csuka	0.44	garda	5.33
Amphipoda	9.091	harcsa	0.069	fehérbusa	0.3	harcsa	2.48
fehérbusa	9.091	Amphipoda	0	harcsa	0.3	fehérbusa	2.46
harcsa	9.091	fehérbusa	0	Amphipoda	0.29	Amphipoda	2.09

A szerkezeti vizsgálatok akkor nyernek igazi értelmet, ha a dinamikai viselkedést (működést) segítenek értelmezni vagy előrejelezni (EBENMAN & JONSSON, 2005). Korábbi vizsgálatok alapján jellemezhetjük az egyes gráfpontokhoz tartozó nyelő hálózatok strukturájának megbízhatóságát (JORDÁN & MOLNÁR, 1999). Megállapítható, hogy a hálózat pontjai között különféle megbízhatóságú nyelő részhálózatok fordulnak elő. A **3. ábra** két példát mutat erre: a szerkezet és a megbízhatósági elemzés megjósolhatja a kisebb hálózati modulok stabilitását.

A fogyasztók és csúcsragadozók a lokális hálózati környezetük alapján is jellemezhetőek: a **4. ábra** azt mutatja, hogy Lotka-Volterra dinamikát feltételező szimulációs vizsgálatok (JORDÁN *et al.*, 2002) alapján melyik halfaj kihalási esélyei mekkorák lehetnek (JONSSON *et al.*, 2006). A szimulációk során úgy definiáltuk a kihalási eseményt, hogy egy faj denzitása egy előre meghatározott kritikus érték alá csökken egy adott hosszúságú szimulációs időintervallum alatt. Ennek gyakoriságát 2000 futtatásra határoztuk meg. A kihalási esély természetesen számos paramétertől függ, most kizárólag a hálózat topológiáját és az adott trofikus csoport abban betöltött pozícióját vesszük figyelembe.

Érdeemes megvizsgálni a nagyobb, erősebb felbontású táplálékhálózatot is (**5. ábra**) és megfigyelni az aggregáció hatását. A **3. táblázat** szerint az aggregációtól függetlenül kulcsszereplőnek tűnik a Chironomidae csoport. A Mollusca és főleg a perifiton jelentősége nőtt, ezek a komponensek a fajgazdagabb hálózat szerkezetében fontosabbak.

Jövőbeli kutatási irányok

A fenti táplálékhálózat (BÍRÓ, 2001) kutatása több irányban terjeszthető ki. A felbontás növelése újabb fajok és esetlegesen faj alatti kategóriák megalkotását tenné lehetővé (pl. a fitoplankton csoport felbontása kézenfekvőnek és relevánsnak látszik). Megfelelő paraméterek irodalmi meghatározásával illetve kísérletes kimérésével továbbfejleszhető lenne egy már futó, de kezdetleges szimulációs modell (lásd LIVI *et al.*, 2011). Egy részletgazdag szimulációs modell megalkotásának feltétele, hogy bizonyos biotikus és abiotikus folyamatok paraméterei rendelkezésre álljanak. A Balaton esetében gazdag adatbázisok írják le a fizikai környezetet (pl. fény, TÓTH & HERODEK, 2009; hőmérséklet, FARKAS & HERODEK, 1964; áramlások, PADISÁK, 1985; partmorfológia, BÍRÓ & VÖRÖS, 1990; szél, PADISÁK *et al.*, 1990), egyes abiotikus komponenseket (pl. foszfor, HERODEK & ISTVÁNOVICS, 1986; nitrogén és foszfor, ISTVÁNOVICS *et al.*, 1986), a fitoplankton (PADISÁK *et al.*, 1990; VÖRÖS & PADISÁK, 1991), a zooplankton (G.-TÓTH & P. ZÁNKAI, 1985; G.-TÓTH *et al.*, 1987) és a különböző halfajokat (pl. BÍRÓ & VÖRÖS, 1990; BÍRÓ & B. MUSKÓ, 1995). A demográfiai viszonyokról (koreloszlás, BÍRÓ & VÖRÖS, 1990), trofikus interakciókról (BÍRÓ & VÖRÖS, 1990; SPECZIÁR *et al.*, 1997), kompetitív viszonyokról (BÍRÓ *et al.*, 1991; BALOGH *et al.*, 2008), térbeli variabilitásról (HAJNAL & PADISÁK, 2008) és egyes környezeti változókról (pl. hőmérséklet, FARKAS & HERODEK, 1964) szintén rendelkezésre állnak a modellépítéshez elegendő adatok.

Egy ilyen modell, amennyiben már elegendően realiztikus, különféle zavarási scenáriók tesztelését (érzékenység-elemzését) tenné lehetővé (pl. túlhalászás, VASAS *et al.*, 2007, vagy invazív fajok megjelenése). A szimulációk egy más jellegű alkalmazása a prediktív modellek jóslatainak kísérletes (pl. mezokozmosz) tesztelése lehetne. A térbeli kiterjesztés tájökológiai folyamatok kutatását segítené, illetve a táplálékhálózatnak magának is érdemes lenne megalkotni valamilyen térsorozatát (alapesetben két verziót: keleti és nyugati medence). A térbeli folyamatok és a demográfiai parametrizálás együt-

tesen pedig lehetővé tenné hierarchikus hálózati modellek megalkotását (JORDÁN & JÖRGENSEN, 2012).

Köszönetnyilvánítás

A kutatás a TÁMOP 4.2.4.A/2-11-1-2012-0001 azonosító számú Nemzeti Kiválóság Program – Hazai hallgatói, illetve kutatói személyi támogatást biztosító rendszer kidolgozása és működtetése országos program című kiemelt projekt keretében zajlott. A projekt az Európai Unió támogatásával, az Európai Szociális Alap társfinanszírozásával valósul meg.

Irodalom

- BALOGH, C., I. B. MUSKÓ, L. G.-TÓTH. & L. NAGY, 2008. Quantitative trends of zebra mussels in Lake Balaton (Hungary) in 2003–2005 at different water levels. *Hydrobiologia* **613**:57–69.
- BÍRÓ, P., 1977. Effects of exploitation, introductions, and eutrophication on percids in Lake Balaton. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **34**:1678-1683.
- BÍRÓ, P., 1997. Temporal variation in Lake Balaton and its fish populations. *Ecology of Freshwater Fish* **6**:196-216.
- BÍRÓ P., 2001. A Balaton halállományának anyagforgalmi szerepe és hosszú távú változásai. In: VIZI E. Sz. (ed.) Székfoglalók a Magyar Tudományos Akadémián. Magyar Tudományos Akadémia, Budapest: 241-286.
- BÍRÓ, P. & L. VÖRÖS, 1982. Relationships between phytoplankton and fish yields in Lake Balaton. *Hydrobiologia* **97**:3-7.
- BÍRÓ, P. & L. VÖRÖS, 1990. Trophic relationships between primary producers and fish yields in Lake Balaton. *Hydrobiologia* **191**:213-221.
- BÍRÓ, P., S. E. SADEK & G. PAULOVITS, 1991. The food of bream (*Abramis brama* L.) in two basins of Lake Balaton of different trophic status. *Hydrobiologia* **209**:51-58.
- BÍRÓ, P. & I. B. MUSKÓ, 1995. Population dynamics and food of bleak (*Alburnus alburnus* L.) in the littoral zone of Lake Balaton, Hungary. *Hydrobiologia* **310**:139-149.
- BOND, W. J., 1994. Keystone species. In: SCHULZE, E. D. & H. A. MOONEY (eds) *Biodiversity and ecosystem function*. Springer, Berlin.
- BORGATTI, S. P., M. G. EVERETT & L. C. FREEMAN, 2002. *Ucinet for Windows: Software for social network analysis*. Harvard: Analytic Technologies.
- BROSE, U., E. L. BERLOW & N. D. MARTINEZ, 2005. Scaling up keystone effects from simple to complex ecological networks. *Ecology Letters* **8**:1317-1325.
- CHAVEZ, F. P., J. RYAN, S. E. LLUCH-COTA & C. M. NIQUEN, 2003. From anchovies to sardines and back: multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science* **299**:217-221.
- CHRISTENSEN, V. & C. J. WALTERS, 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling* **172**:109-139.
- COHEN, J. E., 1978. *Food Webs and Niche Space*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- DUNNE, J. A., R. J. WILLIAMS & N. D. MARTINEZ, 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters* **5**:558-567.
- EBENMAN, B. & T. JONSSON, 2005. Using community viability analysis to identify fragile systems and keystone species. *Trends in Ecology and Evolution* **20**:568-575.

- FARKAS, T. & S. HERODEK, 1964. The effect of environmental temperature on the fatty acid composition of crustacean plankton. *Journal of Lipid Research* **5**:369-373.
- GODFRAY, H. C. J., O. T. LEWIS & J. MEMMOTT, 1999. Studying insect diversity in the tropics. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **354**:1811-1824.
- G.-TÓTH, L. & N. P. ZÁNKAI, 1985. Feeding of *Cyclops vicinus* (Uljanin) (Copepoda: Cyclopoida) in Lake Balaton on the basis of gut content analyses. *Hydrobiologia* **122**:251-260.
- G.-TÓTH, L., N. P. ZÁNKAI & O. M. MESSNER, 1987. Alga consumption of four dominant planktonic crustaceans in Lake Balaton (Hungary). *Hydrobiologia* **145**:323-332.
- HAJNAL, E. & J. PADISÁK, 2008. Analysis of long-term ecological status of Lake Balaton based on the ALMOBAL phytoplankton database. *Hydrobiologia* **599**:227-237.
- HANNON, B., 1973 The structure of ecosystems. *Journal of Theoretical Biology* **41**: 535-546.
- HERODEK, S. & V. ISTVÁNOVICS, 1986. Mobility of phosphorus fractions in the sediments of Lake Balaton. *Hydrobiologia* **135**:149-154.
- ISTVÁNOVICS, V., L. VÖRÖS, S. HERODEK, L. G.-TÓTH & I. TÁTRAI, 1986. Changes of phosphorus and nitrogen concentration and of phytoplankton in enriched lake enclosures. *Limnology and Oceanography* **31**:798-811.
- JONSSON, T., P. KARLSSON & A. JONSSON, 2006. Food web structure affects the extinction risk of species in ecological communities. *Ecological Modelling* **199**: 93-106.
- JORDÁN, F., 2009. Keystone species in food webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London, series B*, **364**:1733-1741.
- JORDÁN, F. & I. MOLNÁR, 1999. Reliable flows and preferred patterns in food webs. *Evolutionary Ecology Research* **1**:591-609.
- JORDÁN, F., I. SCHEURING & G. VIDA, 2002. Species positions and extinction dynamics in simple food webs. *Journal of Theoretical Biology* **215**:441-448.
- JORDÁN, F., W.-C. LIU & F. J. F. VAN VEEN, 2003. Quantifying the importance of species and their interactions in a host-parasitoid community. *Community Ecology* **4**:79-88.
- JORDÁN, F., Zs. BENEDEK & J. PODANI, 2007. Quantifying positional importance in food webs: a comparison of centrality indices. *Ecological Modelling* **205**:270-275.
- JORDÁN, F., W.-C. LIU & Á. MIKE, 2009. Trophic field overlap: a new approach to quantify keystone species. *Ecological Modelling* **220**:2899-2907.
- JORDÁN, F. & S. E. JÖRGENSEN (eds.) 2012. *Models of the ecological hierarchy from molecules to the ecosphere*. Elsevier, Amsterdam.
- JUHOS, S. & L. VÖRÖS, 1998. Structural changes during eutrophication of Lake Balaton, Hungary, as revealed by the Zipf-Mandelbrot model. *Hydrobiologia* **369/370**:237-242.
- KUTAS, T. & S. HERODEK, 1987. Effects of load reductions on the water quality of a large shallow lake. *Ecological Modelling* **39**:85-99.
- LIBRALATO, S., V. CHRISTENSEN & D. PAULY, 2006. A method for identifying keystone species in food web models. *Ecological Modelling* **195**: 153-171.
- LIVI, C.M., F. JORDÁN, P. LECCA & T. A. OKEY, 2011. Identifying key species in ecosystems with stochastic sensitivity analysis. *Ecological Modelling* **222**:2542-2551.
- MONTOYA, J. M. & R. V. SOLÉ, 2002. Small world patterns in food webs. *Journal of Theoretical Biology* **214**: 405-412.

- ORTIZ, M., R. LEVINS, L. CAMPOS, F. BERRIOS, F. CAMPOS, F. JORDÁN, B. HERMOSILLO, J. GONZALEZ & F. RODRIGUEZ, 2013. Identifying keystone trophic groups in benthic ecosystems: implications for fisheries management. *Ecological Indicators* **25**:133-140.
- PADISÁK, J., 1985. Population dynamics of the freshwater dinoflagellate *Ceratium hirundinella* in the largest shallow lake of Central Europe, Lake Balaton, Hungary. *Freshwater Biology* **15**:43–52.
- PADISÁK, J., L. G.-TÓTH, & M. RAJCZY, 1990. Stir-up effect of wind on a more-or-less stratified shallow lake phytoplankton community, Lake Balaton, Hungary. *Hydrobiologia* **191**:249-254.
- PADISÁK, J. & C. S. REYNOLDS, 1998. Selection of phytoplankton associations in Lake Balaton, Hungary, in response to eutrophication and restoration measures, with special reference to the cyanoprokaryotes. *Hydrobiologia* **384**:41–53.
- PIMM, S. L., 1980. Food web design and the effect of species deletion. *Oikos* **35**: 139-149.
- SCOTTI, M., J. PODANI & F. JORDÁN, 2007. Weighting, scale dependence and indirect effects in ecological networks: a comparative study. *Ecological Complexity* **4**: 148-159.
- SOMLYÓDY, L., 1982. Modelling a complex environmental system: the Lake Balaton study. *Mathematical Modelling* **3**:181-502.
- SPECZIÁR, A., L. TÖLG & P. BÍRÓ, 1997. Feeding strategy and growth of cyprinids in the littoral zone of Lake Balaton. *Journal of Fish Biology* **51**:1109–1124.
- TÓTH, V. R. & S. HERODEK, 2009. A simple incubation tank for photosynthesis measurements with six light intensities. *Ann. Limnol. - Int. J. Lim.* **45**:195–202.
- VALENTINI, R. & F. JORDÁN, 2010. CoSBiLab Graph: the network analysis module of CoSBiLab. *Environmental Modelling and Software* **25**:886-888.
- VASAS, V., C. LANCELOT, V. ROUSSEAU & F. JORDÁN, 2007. Eutrophication and overfishing in temperate nearshore pelagic food webs: a network perspective. *Marine Ecology Progress Series* **336**:1-14.
- VÖRÖS, L. & J. PADISÁK, 1991. Phytoplankton biomass and chlorophyll-a in some shallow lakes in central Europe. *Hydrobiologia* **215**:111-119.
- VÖRÖS, L., K. V.-BALOGH & S. HERODEK, 1996. Microbial food web in a large shallow lake (Lake Balaton, Hungary). *Hydrobiologia* **339**:57-65.
- WASSERMANN, S. & K. FAUST, 1994. *Social Network Analysis*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Érkezett: 2014. október 10
Javítva: 2014. november 07
Elfogadva: 2014. november 10

Ecology of Lake Balaton/ A Balaton ökológiája

MTA BLKI Elektronikus folyóirata
2014. 2(1): 13-42.



A BALATON ENERGIAHÁZTARTÁSÁNAK MODELLEZÉSE STANDARD METEOROLÓGIAI MÉRÉSEK ALAPJÁN

Kugler Szilvia^{1,2}, Weidinger Tamás*¹, Ács Ferenc¹, Vörös Miklós^{1,3}

¹Eötvös Loránd Tudományegyetem, Meteorológiai Tanszék, 1117 Budapest,
Pázmány Péter sétány 1/A.

²MTA Wigner Fizikai Kutatóközpont, Szilárdtestfizikai és Optikai Intézet,
1121 Budapest, Konkoly-Thege Miklós út 29-33.

³MSCI Kft., 1134 Budapest, Kassák Lajos utca 19-25.

*weidi@caesar.elte.hu

Kulcsszavak: sugárzási egyenleg, tóparólgás, turbulens áramok, Monin–Obukhov hasonlósági elmélet, Ellenállás modell, FLake modell

Kivonat: Nagy tavaink, így a Balaton energiamérleg komponenseinek meghatározására szolgáló modellezési technikák és a szükséges adatbázisok áttekintése után részletesen foglalkozunk a standard meteorológiai méréseken (hőmérséklet, nedvesség, szélesebség, felhőzet) alapuló egydimenziós (1D) felszíni energiamérleg modellekkel. Ismertetjük a tavak energiaháztartásának meghatározásán alapuló *i*) FLake modellt és *ii*) a Monin–Obukhov hasonlósági elmélet felhasználásával készült Ellenállás modellt. Bemutatjuk a modellekben alkalmazott univerzális függvényeket. Foglalkozunk a turbulens áramok (impulzus (τ), szenzibilis (Q_H) és latens hőáram (Q_E), a vízbe jutó hőáram (Q_G)) valamint a dimenzió nélküli magasság (ζ), a hőre vonatkozó turbulens átviteli együttható (K_H), az aerodinamikai (R_a) és a kvázi-lamináris határreteg ellenállás (R_b) meghatározásával a síófoki meteorológiai mérésekre támaszkodva. Vizsgálatainkat 2001–2004 közötti négy évre végeztük. Elkészítettük a modellezett adatsorok minőségbiztosítását. Módszert dolgoztunk ki az extrém turbulens áramok kiszűrésére. A két modell (FLake, Ellenállás) jóságát a vízmérleg egyenlet alapján (VITUKI módszer) számított havi párolgási adatokkal ellenőriztük. A FLake modellel számított R^2 együttható 0,94 volt, míg az Ellenállás modellel 0,80. A kapcsolat szignifikáns. A két különböző 1D modellel és a különböző univerzális függvények alkalmazásával elemeztük a turbulencia paraméterek napi meneteit 2002. júliusában. A különböző modellközelítések között 10–25%-os átlagos eltérések adódtak. Az egyes órák adataiban ennél nagyobb eltérések is voltak, ami ráirányítja a figyelmet a turbulencia paraméterek bizonytalansági becslésének fontosságára. Mindkét modell (FLake, Ellenállás) alkalmas a hidrológiai, levegőkémiai és limnológiai feladatok megoldásához szükséges nagy felbontású (órás) és hosszútávú (akár több évtizedes) idősorok előállítására, a becslési bizonytalanságok számszerűsítésére.

Bevezetés

A felszíni energiamérleg meghatározása, napi és évi menetének elemzése, az évek közötti változékonyság vizsgálata a mikroklimatológia tárgykörébe tartozik. A turbulens áramok (impulzus (τ); szenzibilis (Q_H) és latens hő (Q_E)) segítségével kiszámítható az adott szintre, illetve rétegre jellemző turbulens átviteli együttható (BRUTSAERT, 1982; ARYA, 2001; FOKEN, 2006). A felszínközeli réteg turbulencia paramétereinek (fluxusok, turbulens átviteli együtthatók, stabilitás mérőszámai, ellenállások) ismeretében – a koncentrációmérések alapján – már becsülhető a légköri nyomanyagok felszín-bioszférelégkör közötti kicserélődése is (FOWLER *et al.*, 2009).

A vízfelszínnek – így a hazai nagy tavak – energiaháztartásának meghatározása, a párolgás és a vízmérleg-számítás (SZILÁGYI & JOZSA, 2008; WEIDINGER *et al.*, 2009; KOVÁCS, 2011), továbbá a tavainkat érő légköri nyomanyag-terhelés számítása (HORVÁTH, 1990; KUGLER & HORVÁTH, 2004; JOLÁNKAI & BÍRÓ, 2005, INTERNATIONAL COMMITTEE LAKE FOUNDATION, 2010) mellett hidrológiai és limnológiai feladatok megoldásában is hasznos lehet.

A vízmérleg komponensek meghatározása havi, legfeljebb napi skálán lényeges, míg az ülepedési folyamatok pontos becsléséhez órás, illetve napszakos adatok kellenek. A cikkben a Balatonnal foglalkozunk. A tó energia- és vízmérleg komponenseinek tanulmányozása (BÉLL & TAKÁCS, 1974; ANTAL *et al.*, 1977; WEIDINGER *et al.*, 1994; VARGA, 2007, 2010; ANDA & VARGA, 2010, A BALATON HAVI VÍZHÁZTARTÁSI JELLEMZŐINEK MEGHATÁROZÁSA, 2011) gazdag múlttra tekint vissza. A tó energiamérleg komponenseit és a felszínközeli légréteg turbulencia paramétereit számítjuk órás meteorológiai adatok alapján.

A kutatás a Balaton nitrogén terhelésének meghatározásához kapcsolódik (KUGLER & HORVÁTH, 2008; KUGLER *et al.*, 2014). A 2001 és 2004 közötti síófoki méréseket dolgozzuk fel. Ez a legteljesebb komplex mérési adatsor (meteorológiai és levegőkémiai), ezért választottuk ezt az időszakot. Nem foglalkozunk a meteorológiai mérések területi reprezentativitásával (pl. további part menti állomások adatainak egyidejű elemzésével). Több mérőhely bevonása sem módosítja lényegében a levont következtetéseinket (VARGA, 2007).

Részletesen elemezzük a tóra jellemző sugárzási mérleg komponensek, illetve a párolgás és a szenzibilis hőáram értékeit. Foglalkozunk a hőre vonatkozó turbulens átviteli együttható (K_H), az aerodonamikai ellenállás (R_a) és a kvázi-lamináris határréteg ellenállás (R_b) meghatározásával. E paraméterek alapján – kiegészítve egy vagy több szinten végzett koncentráció mérésekkel – becsülhető a nyomgázok (pl. NO_x , NH_3 , HNO_3) ülepedése (KUGLER *et al.*, 2008; KUGLER *et al.*, 2014). Nem célunk a Balaton nyomgáz terhelésének az elemzése – ez a korábbi publikációkban megtalálható. Itt a turbulencia karakterisztikák számítására koncentrálnunk.

Vizsgálatainkban a síófoki meteorológiai adatokra támaszkodunk, de a részletes számítások előtt röviden áttekintjük a tókutatáshoz rendelkezésre álló különböző meteorológiai adatbázisokat. Hozzáférhetők az órás meteorológiai mérések több éves adatai Siófokról (állomásszám: 12935) és Keszthelyről (állomásszám: 12920) (lásd <http://www.ogimet.com/>). Megvannak a tó-környéki – viharjelzésben alkalmazott – állomások adatai az OMSZ archívumában, de elérhetők az Országos Vízügyi Főigazgatóság (<http://www.ovf.hu/hu/vizrajzi-monitoring>) Vízügyi monitoring állomásainak az idősorai is (KONECSNY, 2011). Több éve folynak meteorológiai mérések fix telepítésű mérőplatformokon tavasztól késő ősziig pl. Siófok és Alsóörs között, vagy Szigliget térségében. A napi időjárási képet (pl. európai szinoptikus térkép) letölthetjük az OMSZ Időjárási Napijelentés (http://www.met.hu/idojaras/aktualis_idojaras/napijelentes/) ki-

adványból, vagy a Német Meteorológiai Szolgálat oldaláról (<http://www.wetterzentrale.de/topkarten/tkfaxbraar.htm>).

Egyre több olyan méréseken és számítógépes modelleken alapuló reanalízis adatbázis (pl. ERA-40), illetve a jövőbeni változásokat leíró éghajlati adatsorunk van (BARTHOLY *et al.*, 2011), amelyek alapján Balatonra vonatkozó energia- és vízmérleg-számításokat végezhetünk (KOVÁCS & SZILÁGYI, 2010; WIPFLER *et al.*, 2011).

Napi rendszerességgel futtatják a meteorológiai előrejelzési modelleket az Országos Meteorológiai Szolgálatnál (OMSZ), vagy az ELTE Meteorológiai Tanszékén. Ez is egy lehetséges adatforrás. A modellek rácsfelbontásának növekedésével a hazai operatív előrejelzésben alkalmazott – a Kárpát-medencére vonatkozó – AROME modell (OMSZ) például már 2,5 km-es felbontásban adja meg a meteorológiai elemeket, míg a Balaton térségére futtatott beágyazott modellek (pl. WRF, OMSZ) esetén a felbontás akár 1 km alatti. Ezek az időjárás modellek már külön tó-modelleket (pl. ISBA, FLake) használnak, amelyek minden időlépcsőben szolgáltatják a víz feletti energiamérleg komponenseket és a felszínközeli réteg turbulencia paramétereit, így akár órás bontásban operatív rendszerben is elérhetővé válhatnak (NOILHAN & MAHFOUF, 1996; MIRONOV 2006, 2008; MIRONOV *et al.*, 2010). Megjegyezzük, hogy a FLake modell Balatonra történő alkalmazhatóságát, a parametrizációs eljárások optimális beállítását VÖRÖS *et al.* (2010) végezték el.

A cikkben két módszerrel – egy egyszerű Ellenállás modell (ÁCS *et al.*, 2000) és a FLake tómodell alkalmazásával számolunk. Bemutatjuk a tavak sugározásháztartását, víz- és energiamérleg komponenseit, majd a turbulens áramok meghatározásával foglalkozunk. Ismertetjük a Monin–Obukhov hasonlósági elmélet alapegyenleteit (FOKEN, 2006). Ezután következik a két alkalmazott modell bemutatása.

Az eredmények közül elemezzük a Balaton éves energiamérleg komponenseit, az évek közötti változékonyságot, majd a turbulens áramok (szenzibilis és latens hő) havi menetei következnek. Kiemelt szerepet kap a párolgás. A felszínközeli réteg turbulencia karakterisztikáit (dinamikus sebesség (u_*) és az aerodinamikai (vagy felszínközeli réteg) ellenállást (R_a)) egy 2002-es nyári mérési sorozat alapján elemezzük. Foglalkozunk a különböző módszerekkel végzett számítások összehasonlításával, a módszerválasztásban rejlő bizonytalanságok számszerűsítésével. Célunk, hogy ráirányítsuk a figyelmet a mikrometeorológiai módszerek hidrológiai és limnológiai alkalmazására.

Anyag és módszerek

A tavak sugárzási egyenlege, vízmérlege és az energiamérleg komponensei

Az energetikai vizsgálatok kiindulópontja a felszíni sugárzási egyenleg (Q_s), ami négy komponensből áll. A Napból érkező rövidhullámú sugárzás (vagy globálsugárzás, I) és a felszín albedójától (a) függő visszavert sugárzás (aI) összege adja a rövidhullámú mérleget: $(1 - a)I$. A légkör felszínre irányuló hőmérsékleti sugárzása a hosszuhullámú légköri visszasugárzás (Q_{in}). A felszín légkörbe irányuló hőmérsékleti sugárzása pedig a hosszuhullámú kisugárzás (Q_{out}). Így, a felszíni sugárzási mérleg az alábbi egyenlettel írható le:

$$Q_s = I(1 - a) + Q_{in} + Q_{out}. \quad (1)$$

Nappal a beérkező sugárzási energia egy része a szenzibilis (Q_H) és latens hőszállításra (Q_E) fordítódik, míg az energia másik, jelentős része a tóban nyelődik el (a tavat melegíti). Ez a vízbe jutó hőáram (Q_G).

$$Q_S = Q_H + Q_E + Q_G. \quad (2)$$

Éjszaka a sugárzási egyenleg negatív. A szenzibilis és a latens hőáram irányát a vízfelszín és a légkör közötti hőmérséklet és nedvesség különbség előjele határozza meg. A víz hőmérséklete csökken, így a vízben a hőáram a vízfelszín felé irányul.

Siófokon nincsenek sugárzásmérések. A globálsugárzást HOLSTLAG & VAN ULDEN (1983) általánosan használt módszerével parametrizáltuk a felhőzeti mező ismeretében. A bejövő hosszuhullámú sugárzást OFFERLE *et al.* (2003) formulájával becsültük, míg a felszín hosszuhullámú kisugárzását a Stefan–Boltzmann törvény alapján (FOKEN, 2006; KUGLER *et al.*, 2014).

Vízmérleg-egyenlet

A Balaton havi vízmérleg egyenletét ANDA & VARGA (2010) és KOVÁCS (2011) munkája alapján mutatjuk be:

$$K = C + H - (P + V_k + L), \quad (3)$$

ahol K a havi vízkészlet változása, C a tó felületére hulló csapadék, H a felszíni hozzáfolyás, P a vízfelszín párolgása, V_k a tó vizének közvetlen felhasználása, L a tóból a Sión keresztül levezetett vízmennyiség. A hidrológiai módszerrel kapott párolgási adatokat tekintjük referenciának, s ezzel hasonlítjuk össze a modellezett értékeket.

A turbulens áramok számítása a Monin–Obukhov hasonlósági elmélet alapján

Nézzük a hasonlósági elmélet alapegyenleteit (FOKEN,2006)! Az energiamérleg egyenletben (2) szereplő szenzibilis (Q_H) és latens hőáram (Q_E) mellett bemutatjuk az impulzus (τ), és a nyomanyag áramok (Q_C) számítását is.

$$\tau = -\rho_m \overline{w'u'} = \rho_m u_*^2 = \rho_m K_M \frac{\partial \bar{u}}{\partial z}, \quad (4)$$

$$Q_H = c_{pm} \rho_m \overline{w'\theta'} = -c_{pm} \rho_m u_* T_* = -\rho_m c_{pm} K_H \frac{\partial \bar{\theta}}{\partial z}, \quad (5)$$

$$Q_E = \lambda \rho_m \overline{w'q'} = -\lambda \rho_m u_* q_* = -\lambda \rho_m K_E \frac{\partial \bar{q}}{\partial z}, \quad (6)$$

$$Q_C = \rho_m \overline{w'c'} = -\rho_m u_* c_* = -\rho_m K_C \frac{\partial \bar{c}}{\partial z}, \quad (7)$$

ahol ρ_m a nedves levegő átlagos sűrűsége, c_{pm} az állandó nyomáson vett fajhője, λ a párolgási hő, z a magasság, θ , q , c , u , és w rendre a potenciális hőmérséklet, a specifikus nedvesség (a vízgőz-sűrűség és a nedves levegő sűrűségének a hányadosa), a nyomanyag-koncentráció, illetve a horizontális és a vertikális szélesség. u_* , T_* , q_* , c_* a dinamikus sebesség, hőmérséklet, specifikus nedvesség és koncentráció. K_s az egyes

A Balaton energiaháztartásának modellezése

$s \in (M, H, E, C)$ tulajdonságokra (impulzus, szenzibilis és latens hő, nyomanyag) vonatkozó turbulens átviteli együttható z magasságban. A felső vesszővel jelölt mennyiségek az átlagértékektől vett pillanatnyi eltéréseket, a fluktuációkat jelölik, míg a felülvonás az átlagolást. Q_H , Q_E és Q_C pozitív, ha a hő illetve a nyomanyag a felszínről a légkörbe szállítódik.

A meteorológiai állapotjelzők gradiensére a légköri stabilitástól függő univerzális függvények ismeretében a következő összefüggések adódnak (ARYA, 2001; MÉSZÁROS, 2002):

$$\frac{\partial \bar{u}}{\partial z} = \frac{u_*}{\kappa z} \varphi_M(\zeta), \quad (8)$$

$$\frac{\partial \bar{\theta}}{\partial z} = \frac{T_*}{\kappa z} \varphi_H(\zeta), \quad (9)$$

$$\frac{\partial \bar{q}}{\partial z} = \frac{q_*}{\kappa z} \varphi_E(\zeta), \quad (10)$$

$$\frac{\partial \bar{c}}{\partial z} = \frac{c_*}{\kappa z} \varphi_C(\zeta), \quad (11)$$

ahol, $\zeta = z/L$ a dimenzió nélküli magasság, φ_s pedig az egyes $s \in (M, H, E, C)$ tulajdonságokra vonatkozó univerzális függvény. Az L Monin–Obukhov hossz alakja:

$$L = \frac{u_*^2}{\kappa \beta T_*}, \quad (12)$$

ahol a szokásos jelölés alapján u_* , T_* a dinamikus sebesség és léghőmérséklet, κ a Kármán-állandó, $\beta = g / \bar{\theta}$ a stabilitási paraméter, g a nehézségi gyorsulás. A számítások során $\varphi_H = \varphi_E = \varphi_C$ feltételezéssel élünk, hiszen ugyanazok az örvények végzik a hő, nedvesség és nyomanyag kicserélődését. Az univerzális függvények alakja (ARYA, 2001) a momentum és szenzibilis hőáramra vonatkozóan instabil és stabilis esetekben az alábbi általános formulákkal adható meg:

$$\varphi_M = (1 - \gamma_1 \zeta)^{\frac{1}{4}}, \quad \text{ha } 0 > \zeta \quad (\text{instabil}) \quad (13)$$

$$\varphi_M = 1 + \beta_1 \zeta, \quad \text{ha } 0 \leq \zeta \quad (\text{stabilis}) \quad (14)$$

$$\varphi_H = \alpha (1 - \gamma_2 \zeta)^{\frac{1}{2}}, \quad \text{ha } 0 > \zeta \quad (\text{instabil}) \quad (15)$$

$$\varphi_H = \alpha (1 + \beta_2 / \alpha) \zeta, \quad \text{ha } 0 \leq \zeta \quad (\text{stabilis}) \quad (16)$$

ahol α , β_1 , β_2 , γ_1 , γ_2 az univerzális függvény választásától függő konstansok, amelyeket például BUSINGER *et al.*, (1971), DYER (1974) klasszikus mikrometeorológiai mérései és

összegző tanulmányai alapján adhatunk meg. Az univerzális függvények segítségével meghatározhatók a momentumra és a szenzibilis hőáramra vonatkozó turbulens átviteli együtthatók (lásd pl. WEIDINGER *et al.*, 2000):

$$K_M(\zeta) = \frac{\kappa u_* z}{\varphi_M(\zeta)}, \quad (17)$$

$$K_H(\zeta) = \frac{\kappa u_* z}{\varphi_H(\zeta)}, \quad (18)$$

$$\frac{K_H}{K_M} = \frac{\varphi_M(\zeta)}{\varphi_H(\zeta)}. \quad (19)$$

A 8–9 egyenlet két mérési szint ($z_2 > z_1$) közötti integrálásával:

$$u(z_2) - u(z_1) = \frac{u_*}{\kappa} \left[\ln \frac{z_2}{z_1} - \int_{\zeta_1}^{\zeta_2} (1 - \varphi_M(\zeta)) d \ln \zeta \right] = \frac{u_*}{\kappa} \left[\ln \frac{z_2}{z_1} - (\Psi_M(\zeta_2) - \Psi_M(\zeta_1)) \right], \quad (20)$$

$$\theta(z_2) - \theta(z_1) = \frac{T_*}{\kappa} \left[\alpha \ln \frac{z_2}{z_1} - \int_{\zeta_1}^{\zeta_2} (\alpha - \varphi_H) d \ln \zeta \right] = \frac{T_*}{\kappa} \alpha \left[\ln \frac{z_2}{z_1} - (\Psi_H(\zeta_2) - \Psi_H(\zeta_1)) \right], \quad (21)$$

ahol a képletben szereplő betűk a szokásos jelentéssel bírnak, Ψ_M , Ψ_H pedig a stabilitási függvény momentum- és hőáramra vonatkozó integrál alakja.

A stabilitási függvények az alábbi módon számolhatók stabilis és instabil rétegződés esetében:

$$\Psi_M(\zeta) = \ln \left[\left(\frac{1 + x_M^2}{2} \right) \left(\frac{1 + x_M}{2} \right)^2 \right] - 2 \tan^{-1} x_M + \frac{\pi}{2}, \quad \text{ha } 0 > \zeta \quad (22)$$

$$\Psi_H = 2 \ln \left(\frac{1 + x_H^2}{2} \right), \quad \text{ha } 0 > \zeta \quad (23)$$

$$\Psi_M = -\beta_1, \quad \Psi_H = -\beta_2, \quad \text{ha } 0 \leq \zeta \quad (24)$$

ahol $x_M = (1 - \gamma_1 \zeta)^{1/4}$, $x_H = (1 - \gamma_2 \zeta)^{1/4}$. Gyakran előfordul, hogy a $z_1 = z_0$ egyszerűsítést használjuk, amikor az $u(z_0) = 0 \text{ m s}^{-1}$ -nak vehető. Víz felett a z_0 érdességi magasság tízed mm-es nagyságrendű (KISS & JÓZSA, 2015). Ha egyszerre oldjuk meg az univerzális függvény integrál alakját tartalmazó 20–21 egyenletet és a Monin–Obukhov hossz (12) definíciós egyenletét, akkor megkapjuk u_* , T_* és L értékét (WEIDINGER *et al.*, 2000, ÁCS & KOVÁCS, 2001). L ismeretében a 10–11 egyenlet integrálásával (a 21. egyenlethez hasonló alakból) kiszámíthatjuk q_* és c_* értékét, majd a 4–7 egyenlet felhasználásával a turbulens áramokat.

Az aerodinamikai és a kvázi-lamináris határreteg ellenállás

A légköri ellenállások ismeretében egyszerűen modellezhető a nyomanyagok száraz ülepedése. Víz felett két ellenállással számolhatunk. Az aerodinamikai ellenállás (R_a) a turbulens átvitellel szembeni ellenállás a z referencia szint és a z_0 szint között, míg a kvázi-lamináris határreteg ellenállás (R_b) a lamináris rétegen át történő transzporttal szembeni ellenállást fejezi ki. A vízfelszín ellenállását elhanyagoljuk ($R_c = 0$).

Legyen z szinten a nyomanyag koncentrációja $c(z)$, míg a vízfelszínre vonatkozó egyensúlyi koncentrációja $c(z = 0) = c_0$! Ekkor a (7) egyenlet szerinti nyomanyag áram ($Q_c = -\rho_m c^* u^*$) kifejezhető az ellenállások segítségével a koncentrációk ismeretében.

$$Q_c = -\rho \frac{c(z) - c_0}{R_a + R_b} \equiv -v_d \rho (c(z) - c_0), \quad (25)$$

ahol v_d az adott nyomanyagra vonatkozó ülepedési sebesség. (Konvenciónk szerint a felszín felé irányuló nyomanyag árama negatív.)

Nézzük az ellenállások kiszámítását! A $(z - z_0)$ rétegre jellemző aerodinamikai ellenállást a szenzibilis hőre vonatkozó turbulens átviteli (vagy *turbulens diffúziós*) együttható (18) ismeretében a következő integrállal határozzuk meg (ÁCS *et al.*, 2000):

$$R_a = \int_{z_0}^z \frac{1}{K_H(z)} dz. \quad (26)$$

Az aerodinamikai ellenállás – ahogy említettük – a turbulens átvitellel szembeni ellenállást fejezi ki. Az örvények, amelyek az adott tulajdonságot szállítják, mechanikai vagy termikus hatásra jöhetnek létre. Stabilis rétegződésnél az aerodinamikai ellenállás, az integrálást elvégezve, a következőképpen írható le:

$$R_a = \frac{1}{\kappa u_*} \alpha \left(\ln \frac{z}{z_0} + \beta_2 \frac{z}{L} \right), \quad \text{ha } 0 \leq \zeta. \quad (27)$$

Labilis esetben az aerodinamikai ellenállás:

$$R_a = \frac{\alpha}{\kappa u_*} \ln \left(\frac{x-1}{x_0-1} + \frac{x+1}{x_0+1} \right), \quad \text{ha } 0 > \zeta \quad (28)$$

ahol x és x_0 a következő függvények:

$$x = \left(1 - \gamma_2 \frac{z}{L} \right)^{-1/2}, \quad (29)$$

$$x_0 = \left(1 - \gamma_2 \frac{z_0}{L} \right)^{-1/2}. \quad (30)$$

A fenti képletekben szereplő változókat már bevezettük, az $\alpha, \beta_2, \gamma_2$ pedig konstansok. Az általunk használt Ellenállás modellben BUSINGER *et al.* (1971) univerzális függ-

vényeit, míg a FLake modellben DYER (1974) univerzális függvényeit használtuk (l. következő alfejezetek).

A kvázi-lamináris határréteg ellenállás (R_b) az aktív felszín feletti vékony, lamináris réteg (z_0 szintig) transzportokkal szembeni ellenállása, amit a következőképpen parametrizálhatunk (KRAMM et al., 1996):

$$R_b = \frac{2}{\kappa u_*} \left(\frac{Sc}{Pr} \right)^P, \quad (31)$$

ahol Sc a Schmidt-szám, Pr a Prandtl-szám és a P kitevő egy empirikus konstans. A Prandtl-szám a szenzibilis hőre vonatkozó turbulens átviteli együttható és a momentumra vonatkozó turbulens átviteli együttható hányadosa: értéke 0,72. A Schmidt-számot a levegő kinematikus viszkozitása ($\nu = 1,5 \cdot 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$) és az adott gázra vonatkozó molekuláris diffuzivitás (D_i) hányadosaként kapjuk. A P empirikus konstans értéke $2/3$. A Schmidt- és a Prandtl-szám hányadosa például ammóniára 0,96, salétromsav gőzre 1,44 (HICKS et al., 1987), vízgőzre jó közelítéssel 1. A fenti számítási módszert alkalmazzuk mindkét modellnél.

A különféle modellközelítésekben rejlő bizonytalanságot jól jellemzi az aerodinamikai ellenállás számítása. A turbulens áramokat (τ , Q_H , Q_E) két modellel határoztuk meg. Ezek ismeretében szintén két univerzális függvény alkalmazásával számszerűsítettük a becslések bizonytalanságát. További problémát jelent az átlagos ellenállás meghatározása. Az egyes órás ellenállásokat párhuzamosan kell kapcsolnunk, majd ezek összege szolgáltatja az átlagos értéket. (Gondoljuk el: ugyanakkora koncentrációkülönbség esetén, változó ellenállások mellett az átlagos órás fluxushoz (áramhoz) a „párhuzamosan kapcsolt” órás ellenállásokból számított átlagos ellenállás tartozik.)

$$\overline{R_a} = \left(\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \frac{1}{R_{ai}} \right)^{-1}, \quad (32)$$

$$\overline{R_b} = \left(\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \frac{1}{R_{bi}} \right)^{-1}, \quad (33)$$

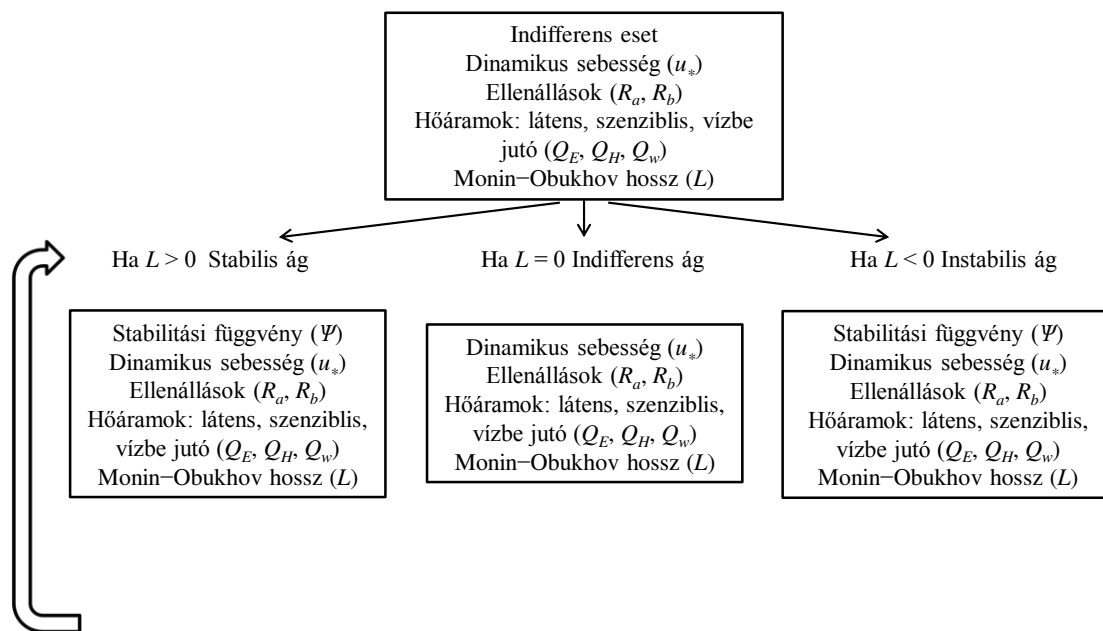
ahol R_{ai} , R_{bi} jelöli az i -edik órában számított ellenállást, N pedig az esetszámot. Meghatároztuk a két módszerrel (FLake, Ellenállás) számított órás ellenállások átlagos (aritmetikai) különbségét is.

A turbulencia karakterisztikák számítása, az „Ellenállás modellel”

A Monin–Obukhov hasonlósági elmélet alapján felépített egyszerű „Ellenállás modell” a (12, 20–21) egyenletek alapján egy iterációs eljárással határozza meg a dinamikus sebességet, a dinamikus hőmérsékletet és a Monin–Obukhov hosszát (ÁCS et al., 2000; ÁCS & KOVÁCS, 2001). Ezek ismeretében már ki lehet számítani a turbulens áramokat és az ellenállásokat. Az Ellenállás modellben (13–16 egyenlet) szereplő konstansok BUSINGER et al. (1971) cikke alapján:

$$\alpha = 0,74; \beta_1 = 4,7; \beta_2 = 4,7 / \alpha; \gamma_1 = 15; \gamma_2 = 9. \quad (34)$$

Az Ellenállás modell bemenő adatai közé a lég- és vízhőmérséklet, valamilyen nedvességi karakterisztika, szélesebbesség, szélirány, borultság és a globálsugárzás tartozik. Ezek a mérési adatok mind szerepelnek órás időfelbontásban az OMSZ Siófoki Viharjelző Observatórium meteorológiai megfigyelési adatsorában, kivéve a globálsugárzást, amit HOLSTLAG & VAN ULDEN (1983) módszerével parametrizáltunk. A modellben $z_0 = 3 \cdot 10^{-4}$ m érdességi magassággal számolunk, a szélesebbességet a Siófoki Viharjelző Observatórium tetején elhelyezett szélmérővel regisztráltuk 15,1 m magasan, míg a hőmérséklet és nedvesség mérések 2 m-es szintre vonatkoztak. A modell felépítését, a turbulens áramszámítás lépéseit az **1. ábra** szemlélteti. A turbulens áramok (Q_H , Q_E) és a sugárzási mérleg ismeretében a vízbe jutó hőáramot maradék tagként származtatjuk.



1. ábra. Az Ellenállás modell működési sémája (ÁCS *et al.*, 2000; KUGLER, 2014).

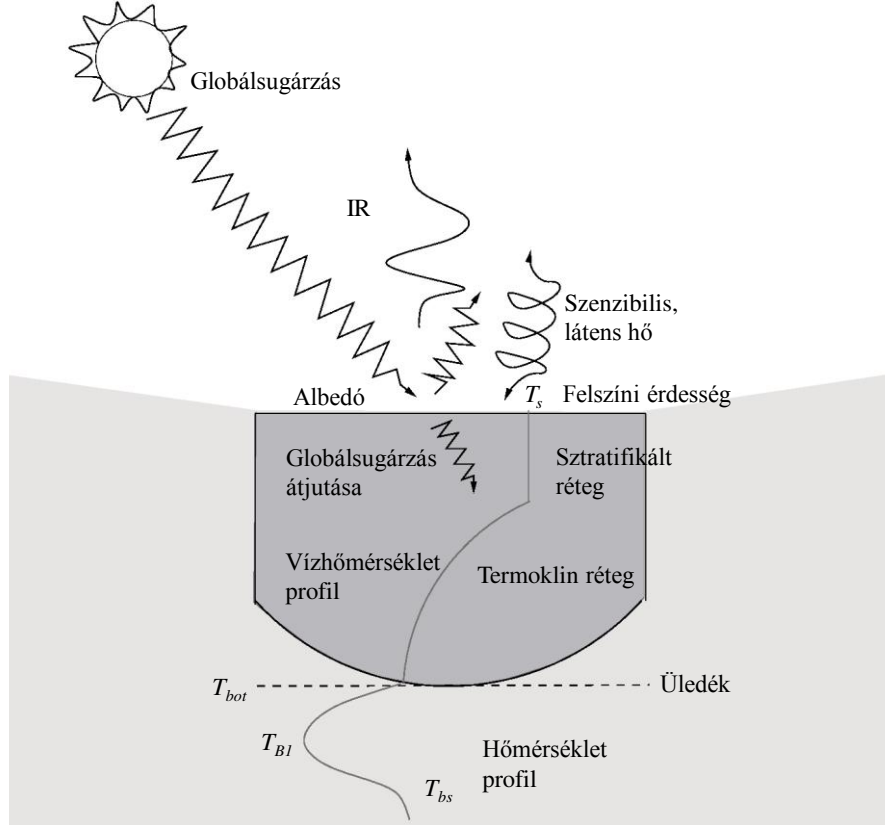
A turbulencia karakterisztikák számítása a többrétegű FLake modellel

A légréteg és a tavak közötti energiaforgalom, illetve a tavak energiamérlegének meghatározásához számos egydimenziós modell létezik. Mi a FLake modellt választottuk, amit VÖRÖS *et al.* (2010) alkalmazott a Balatonra, így számunkra a modell „finomhangolása” volt a feladat.

A FLake modell alkalmas a tó hőmérsékleti profiljának becslésére különböző mélységekben a napostól az éves időskáláig, órás felbontásban. A modell a vízhőmérséklet-profil kétrétegű parametrizációján alapul: ez a két réteg a felső határréteg (vagy jól átkevert réteg) és az alatta levő, a tó fenekéig terjedő termoklin réteg, ahol a hőmérsékleti profil az önhasonlósági elmélet alapján határozható meg. Ugyanez a megközelítés használható a vízoszlop és az üledék közötti kölcsönhatáskor illetve a jég és a hó esetén. A FLake modell sematikus rajzát a **2. ábra** mutatja. A vízfelszín hőmérsékletének időbeli változását az alábbi egyenlet adja:

$$h \frac{\partial T_s}{\partial t} = \frac{1}{\rho_w \cdot c_w} [Q_w + I_w - Q_M - I(h)], \quad (35)$$

ahol h a felső határréteg (állandó hőmérsékletű jól átkevert zóna) vastagsága, T_s a víz-felszín, s így a határréteg hőmérséklete, ρ_w a víz sűrűsége, c_w a víz fajhője, Q_w a hőáram a jég-víz vagy levegő-víz határfelületen, I_w a sugárzási áram a jég-víz vagy levegő-víz határfelületen, Q_M a hőáram a keveredési réteg alján, $I(h)$ a sugárzási áram a h vastagságú réteg alján.



2. ábra. A FLake modell sematikus rajza és a tavi hőmérsékleti profil az üledék-réteg aljáig. (T_s : felszíni vízhőmérséklet, T_{bot} : hőmérséklet a víz és az üledékes fenék közötti határfelületen, T_{BI} : az üledékben kialakuló hőmérsékleti hullám szélsőértéke, T_{bs} : a termikusan aktív üledékes fenék alsó szintjének hőmérséklete.)

Az alsó, termoklin réteg hőmérsékleti profilját KITAIGORODSKII & MIROPOLSKY (1970) alapján az alábbi egyenlet határozza meg:

$$\frac{T_s(t) - T(z, t)}{\Delta T(t)} = \Phi_\theta(\zeta), \quad h(t) \leq z \leq h(t) + \Delta h(t) \quad (36)$$

ahol t az idő, z a mélység, $T_s(t)$ a felső keveredési réteg hőmérséklete, $\Delta T(t)$ a hőmérséklet-különbség a termoklin rétegben, Φ_θ a dimenzió nélküli univerzális függvény a $\zeta = [z - h(t)] / \Delta h(t)$ dimenzió nélküli mélységben. A dimenzió nélküli függvényt ZILITINKEVICH *et al.* (1988) a következő polinommal közelíti:

$$\Phi_\theta = \left(\frac{40}{3} \cdot C_\theta - \frac{20}{3} \right) \cdot \zeta + (18 - 30 \cdot C_\theta) \cdot \zeta^2 + (20 \cdot C_\theta - 12) \cdot \zeta^3 + \left(\frac{5}{3} - \frac{10}{3} \cdot C_\theta \right) \cdot \zeta^4, \quad (37)$$

ahol C_θ egy alakú faktor, mely az alábbi egyenlettel határozható meg:

$$\frac{dC_{\theta}}{dt} = \text{sign}(dh/dt) \frac{C_{\theta}^{\max} - C_{\theta}^{\min}}{t_{rc}}, \quad C_{\theta}^{\min}(t) \leq C_{\theta} \leq C_{\theta}^{\max}, \quad (38)$$

ahol t_{rc} a relaxációs időskála, $C_{\theta}^{\min} = 0,5$ és $C_{\theta}^{\max} = 0,8$ az alaki faktor alsó és felső határát jelöli. Az alaki faktor mutatja meg, hogy a hőmérsékleti profilkak milyen az alakja, s hogyan változik a két réteg egymáshoz viszonyított vastagsága.

A FLake modell bemenő adatai közé (**1. táblázat**) tartoznak az alábbi változók: a hó felhalmozódás mértéke, a felszínre jutó globálsugárzás, a légköri hosszuhullámú sugárzás, a szélesség, a hőmérséklet és a légnedvesség z magasságban. A nedvességet különféle módon lehet megadni: specifikus nedvesség (kg kg^{-1}), relatív nedvesség, vagy harmatpont (K) formájában. A szélesség, hőmérséklet és nedvességi karakterisztikákat az OMSZ Siófoki Viharjelző Observatórium órás megfigyelési adatsorából vettük. A globálsugárzást HOLSTLAG & VAN ULDEN (1983) módszerével parametrizáltuk. A felszínre jutó hosszuhullámú sugárzást OFFERLE *et al.* (2003) formulájából származtattuk. A hó felhalmozódást nullának tekintettük, mivel a FLake ezen almodulja még fejlesztés alatt áll, s nem jelent lényegi eltérést az energiaháztartásban. Érdemes megemlíteni, hogy a FLake-nek létezik egy olyan futtatható verziója is, ahol a vízhőmérséklet szerepel a bemenő adatok között. Mivel az egyszerű Ellenállás modellnek pontosan az a nagy hátránya, hogy a vízbe jutó hőáramot maradék tagként parametrizálja, ezért ezt a verziót itt elvetettük.

A bemenő adatokon kívül meg kell adni a tó kezdeti állapotára vonatkozó paramétereket is (a tó földrajzi elhelyezkedése, mélysége, időlépcsők száma és hossza, a bevinni kívánt nedvességi érték típusa). El kell dönteni azt is, hogy az üledékmodul bekapcsolásra kerüljön vagy sem. Szerzői ajánlások alapján 5 méternél mélyebb tavaknál ki lehet kapcsolni ezt a modult. A Balaton sekély tónak számít, így használtuk a modult. Továbbá szükséges megadni az üledék termikusan aktív mélységét is. Ezt 3 m-nek választottuk (CSERNY, 2002; ZLINSZKY *et al.*, 2010). Első időlépcsőben a modell beállítja a diagnosztikai változókat kezdeti értékükre (**1.** és **2. táblázat**), azaz a hőáramokat és sugárzási áramokat nullának veszi. A modell szimulációt szerzői ajánlások alapján egy adott év január 1-től kell kezdeni. A nulladik időlépcsőben a programnak a vízfelszín hőmérsékletére az átlagos vízhőmérsékletet kell megadni. A modellszámításokat 2001 januárjától végeztük 4 évre órás időléptékben. Mivel a Balaton 2001 januárjában kivételesen nem volt befagyva, így a jég és a hó vastagságát nullának vettük. A tavat teljes mélységében keveredési rétegnek vettük (állandó hőmérséklet). Nem volt termoklin zóna, viszont az iszapréteggel számoltunk. A FLake modellben (13–16 egyenletekben) DYER (1974) univerzális függvényeit alkalmaztuk. Az itt használt állandók:

$$\alpha = 1; \beta_1 = \beta_2 = 5; \gamma_1 = \gamma_2 = 16. \quad (39)$$

A modell beállítja a prognosztikai és diagnosztikai változókat minden időlépcső elején, majd meghatározza a víz, jég illetve hó albedóját, továbbá optikai jellemzőit. Ezek után kiszámítja a hosszuhullámú kisugárzást és a rövidhullámú sugárzási egyenleget. Ezt követően a Monin–Obukhov hasonlósági elmélet segítségével meghatározza a turbulens áramokat (impulzus, szenzibilis és latens hő) és a dinamikus sebességet.

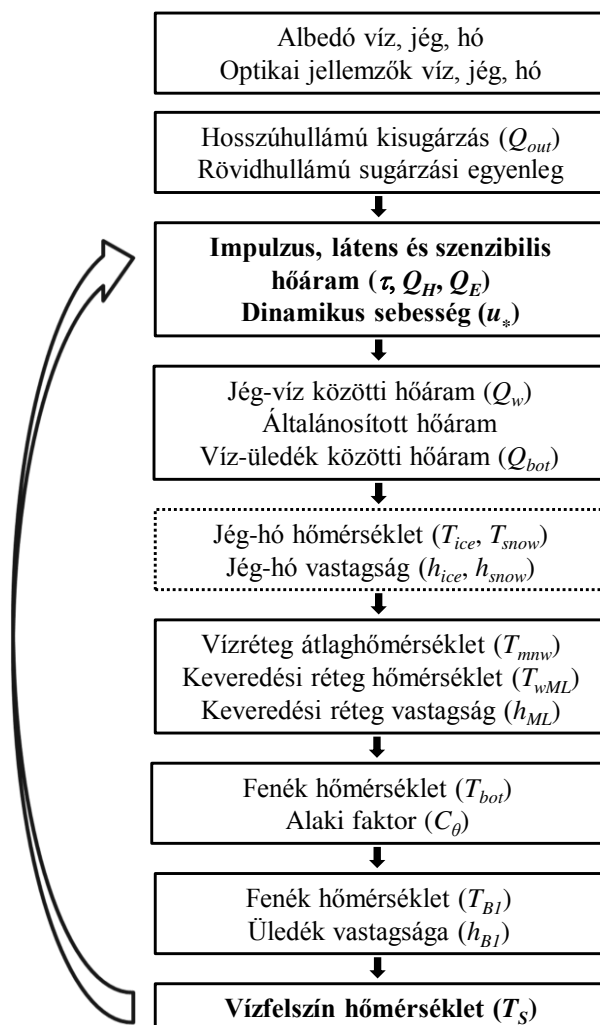
1. táblázat. A FLake modell változói.

Típusa	Jelölés	Elnevezés	Mértékegység
Bemenő adatok	dM	Hó felhalmozódás mértéke	$\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$
	I	Globálsugárzás	W m^{-2}
	Q_{in}	Légköri visszasugárzás	W m^{-2}
	U	Szélesebesség z magasságban	m s^{-1}
	T	Lég hőmérséklet z magasságban	K
	Humidity	Légnedvesség	–
	P	Légnyomás	N m^{-2}
Diag- nosztikai	τ	Impulzus áram	N m^{-2}
	Q_H	Szenzibilis hőáram	W m^{-2}
	Q_E	Latens hőáram	W m^{-2}
	Q_{wat}	Vízgőz áram	$\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$
	Q_{snow}	Hőáram a levegő-hó határfelületen	W m^{-2}
	Q_{ice}	Hőáram a hó-jég vagy levegő-jég határfelületen	W m^{-2}
	Q_w	Hőáram a jég-víz vagy levegő-víz határfelületen	W m^{-2}
	Q_{bot}	Hőáram a víz-üledékes fenék határfelületen	W m^{-2}
	I_{atm}	Sugárzási áram a légkör alsó határán	W m^{-2}
	I_{snow}	Sugárzási áram a levegő-hó határfelületen	W m^{-2}
	I_{ice}	Sugárzási áram a hó-jég vagy levegő-jég határfelületen	W m^{-2}
	I_w	Sugárzási áram a jég-víz vagy levegő-víz határfelületen	W m^{-2}
	I_{bot}	Sugárzási áram a víz-üledékes fenék határfelületen	W m^{-2}
	u_*	Súrlódási sebesség	m s^{-1}
Prognosz- tikai	T_{snow}	Hó hőmérséklete	K
	T_{ice}	Jég hőmérséklete	K
	T_{mw}	Átlagos vízhőmérséklet	K
	T_{wML}	Keveredési réteg hőmérséklete	K
	T_{bot}	Hőmérséklet a víz-üledékes fenék határfelületen	K
	T_{BI}	Hőmérséklet az üledék felső rétegének alján	K
	C_θ	Alaki faktor	
	h_{snow}	Hóvastagság	m
	h_{ice}	Jégvastagság	m
	h_{ML}	Keveredési réteg vastagsága	m
	h_{BI}	Üledék felső rétegének vastagsága	m
T_s	Felszín hőmérséklet	K	

2. táblázat. A FLake program futtatásához szükséges kezdeti feltételek.

Típus	Jelölés	Elnevezés	Beállítás
Kezdeti feltételek	Depth_w	Tó mélysége	0,9 m
	Fetch	Szél paraméter	3000 m
	T_{bs}	Üledék hőmérséklete	283,15 K
	Depth_bs	Üledék mélysége	3 m
	latitude	Tó földrajzi helye	47°
	albedo	Tó albedója	0,095
Prognosztikai változók	T_{snow}	Hó hőmérséklete	273,15 K
	T_{ice}	Jég hőmérséklete	273,15 K
	T_{mww}	Átlagos vízhőmérséklet	274,25 K
	T_{wML}	Határréteg hőmérséklete	274,25 K
	T_{bot}	Hőmérséklet a víz-üledékes fenék határfelületen	274,25 K
	T_{B1}	Hőmérséklet az üledék felső rétegének alján	283,15 K
	C_{θ}	Alaki faktor	0,50
	h_{snow}	Hóvastagság	0 m
	h_{ice}	Jégvastagság	0 m
	h_{ML}	Keveredési réteg vastagsága	0,9 m
	h_{B1}	Üledék felső rétegének vastagsága	3 m
	T_{sfc}	Előző időlépcső hőmérséklete	274,25 K

A FLake a vízhőmérséklet időbeli változásához az Euler explicit sémát alkalmazza. Kiszámítja a jég-vízfelszín közötti hőáramot (ha van), a konvektív határréteg (a felső réteg a kétrétegű tómodellben) kialakulásához használt hőáramot, valamint az alsó víz-réteg energetikai leírásához a víz és az üledékes fenék közötti hőáramot. A modell ezt követően meghatározza a jég és a hó hőmérsékletének és vastagságának változását, a vízréteg átlaghőmérsékletét, a keveredési réteg vastagságát és hőmérsékletét, a fenék hőmérsékletét, és figyelembe véve az alaki faktort a termoklin réteg hőmérsékleti profilját. Ezt követően kiszámolja az üledékes fenék felső rétegének mélységét, ahová a hőhullám bejutott és a hőmérsékletet ebben a mélységben. Végül a tó felszínhőmérséklete kerül frissítésre. Ez egyenlő lesz a vízfelszín hőmérsékletével, vagy ha van, a jég illetve a hó hőmérsékletével (MIRONOV, 2006). A program 10 lépéses iterációt végez. A FLake modell működésének sematikus rajzát a **3. ábra** mutatja.



3. ábra. A FLake modell működésének sematikus ábrája.

Meteorológiai adatbázis

A meteorológiai adatbázist az OMSZ Siófoki Viharjelző Observatóriumban folyó óras mérésekből alakítottuk ki, ahol állandó észlelői szolgálat működik. Választásunk azért esett a 2001 és 2004 közötti időszakra, mivel ekkor folytattunk levegőkémiai mérésorozatot a tó nitrogénterhelésének meghatározására (KUGLER *et al.*, 2008; KUGLER *et al.*, 2014).

Minőségbiztosítás

A tó energiamérlegének meghatározásához használt FLake modell futtatásához elvégeztük a bemenő változókra való érzékenységi vizsgálatot (KUGLER, 2014). A tavat jól átkevertnek feltételeztük, ami azt jelenti, hogy a keveredési réteg vastagsága megegyezik a tó mélységével, mindemellett a víz-üledékes fenék határfelület hőmérséklete is megegyezik az átlagos vízhőmérséklettel. A FLake készítőinek ajánlása szerint az átlagos vízhőmérsékletet és az üledék hőmérsékletét a valóságos vízhőmérsékletre állítottuk be, ami 1,1 °C volt a futtatás kezdetén, 2001. január 1-én. Az üledék felső rétegének alján lévő hőmérsékletet (T_{BI}) az éves átlagos hőmérsékletre állítottuk be (10 °C). Az üledék

felső rétegének vastagságát és az üledék mélységét egységesen 3 méternek vettük *i*) a balatoni üledékek mélységi szerkezete (CSERNY, 2002; ZLINSZKY *et al.*, 2010), *ii*) a FLake modellel végzett korábbi számítások (VÖRÖS *et al.*, 2010) és *iii*) az általunk végzett érzékenységi vizsgálatok alapján. Megjegyezzük, hogy az átlagos üledékmélység változtatására nem érzékeny a modell. A modell – előzetes várakozásainknak megfelelően – nem érzékeny a horizontális homogenitási méret-paraméter változásaira sem. (A horizontális homogenitási méret-paraméter a homogén vízfelszín karakterisztikus értéke, az ún. „fetch”, ami a mi modellünkben 3000 m). A Balaton modellbeli mélységét VÖRÖS *et al.* (2010) alapján adtuk meg a Keszthelyi-öbölben végzett korábbi érzékenységi vizsgálatokra támaszkodva (mért és modellezett vízhőmérsékleti profilok összehasonlítása). Ezek szerint a tó mélységére 0,9 méter az ideális modellbeállítás. Ez a FLake modell egyik sajátosságából ered. A sekély tavak jellemzője, hogy időszakonként teljesen átkeverednek, máskor pedig nem. A FLake modell viszont egy kritikus vízmélység felett már sosem keveri át teljesen a tavat, ami a modellbeli üledék-hőmérséklet irreális értékeiben jelentkezik. Így meg kellett találni azt a maximális modellbeli vízmélységet, ahol a modell még képes megfelelően szimulálni a tóban zajló energetikai folyamatot (követni a vízhőmérséklet változásait). Megjegyezzük, hogy a modellben az üledék felső rétegének hőforgalma veszi át a víz szerepét. Kimenő adatként a tó feletti turbulens áramokat, a szenzibilis hőszállításra vonatkozó turbulens átviteli együtthatót, az aerodinamikai, továbbá határréteg ellenállásokat és a Monin–Obukhov hosszát kaptuk.

Az Ellenállás modell futtatásánál szintén az OMSZ síófoki méréseit használtuk. Mindkét modell órás energiamérleg komponens adatait a vízhőmérséklet és a bemenő meteorológiai adatok kormányozzák. A számított turbulens áramok minőségbiztosításának fontos eleme a két adatsor összehasonlító vizsgálata, az extrém órás adatok kiszűrése, melyek visszavezethetők pl. *i*) a mért (az Ellenállás modellben alkalmazott) és a számított (FLake modellben alkalmazott) vízhőmérsékleti adatok különbségeire, *ii*) a nagy szélességgel járó stabilis helyzetekben a szenzibilis hőáram nagy negatív értékeire, vagy *iii*) az erősen labilis helyzetekben a latens hőáram túlbecslésére. Korrigáltuk azokat az órás adatokat is, ahol a kétféleképpen számított turbulens áramok között extrém eltérések voltak, ami arra utalt, hogy legalább az egyik modellezett órás energiamérleg megbízhatatlan.

A kritikus órás adatok kiszűrésénél a következő kritériumokat alkalmaztuk. A sugárzási egyenleg nem csökkenhetett -120 W m^{-2} érték alá. Ilyen esetek évente maximum 1–2%-ban fordultak elő. Célunk a modelladatokat minimális korrekciója volt. Ez tükröződik a szenzibilis és a latens hőáramra adott felső és alsó korlát bevezetésében is. A latens hőáram esetében nem fogadtuk el a 450 W m^{-2} -nél nagyobb értékeket. A szenzibilis hőáramnál az alsó küszöb a -75 W m^{-2} , illetve a felső küszöb 175 W m^{-2} volt. E kritériumok megválasztását (amelyek már biztosan irreális adatokat jelentenek) indokolta pl. a Mississippi egyik víztározójában (Ross Barnett Reservoir ($32^{\circ}26\text{N}$, $90^{\circ}02\text{W}$)) végzett direkt árammérések feldolgozása is (LIU *et al.*, 2011). A küszöbértéket meghaladó szenzibilis és latens hőáramok esetén a küszöbszámokat alkalmaztuk, s az órás energiamérleget a vízbe jutó hőáram megváltoztatásán keresztül tettük lezárttá. Korrekciót alkalmaztunk abban az esetben is, ha a FLake és az Ellenállás modell által számított vízbe jutó hőáram értékei között 200 W m^{-2} -nél nagyobb különbséget találtunk. Ekkor a kétféle modellel számított Bowen-arány megtartásával a szenzibilis és a latens hőáramokat arányosan változtatva biztosítottuk, hogy a két modellezett vízbe jutó hőáram közötti különbség ne haladja meg ezt a kritikus értéket. A fenti kritériumok alapján az egyes években az esetek 3–6%-ában kellett az adatokat korrigálni.

Eredmények

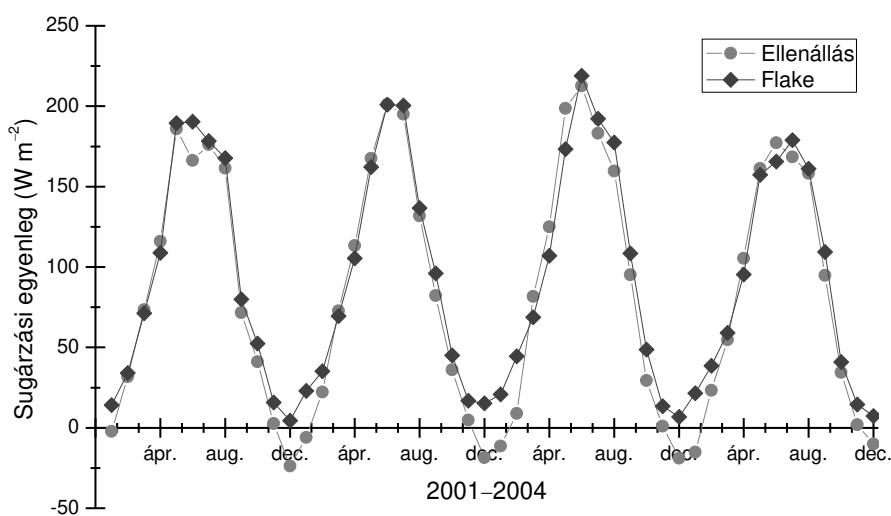
Energiamérleg komponensek, éves és havi adatok

A négyéves órás energiamérleg adatsorok elemzését a sugárzási mérleg komponensek évi átlagos adataival kezdjük. Az eredményeket a **3. táblázat** tartalmazza. Nincs jelentős különbség az évek között, bár a 2003-as aszályos év nagyobb sugárzási mérleg és párolgás értékei észrevehetőek. A **4. ábra** a sugárzási egyenleg havi átlagos menetét mutatja be a vizsgált négy évre. Az Ellenállás és a Flake modellel végzett számítások között – az alkalmazott parametrizációknak köszönhetően – minimális a különbség.

3. táblázat. A FLake és az Ellenállás modellel számított energiamérleg komponensek.

Év	I (W m^{-2})	Q_S (W m^{-2})		Q_E (W m^{-2})		VI.	Q_H (W m^{-2})		Q_G (W m^{-2})	
		El.	FL.	El.	FL.		El.	FL.	El.	FL.
2001	148,1	83,7	92,7	67,3	68,9	68,5	13,8	16,3	2,6	7,5
2002	144,8	83,8	92,5	57,4	67,8	73,1	10,9	14,7	15,5	10,0
2003	158,4	89,2	98,6	66,9	74,3	77,8	14,4	15,6	7,9	8,7
2004	139,0	79,6	87,6	57,5	64,6	61,7	11,0	14,5	11,1	8,5
Átlag	147,6	84,1	92,9	62,3	68,9	70,3	12,5	15,3	9,3	8,7

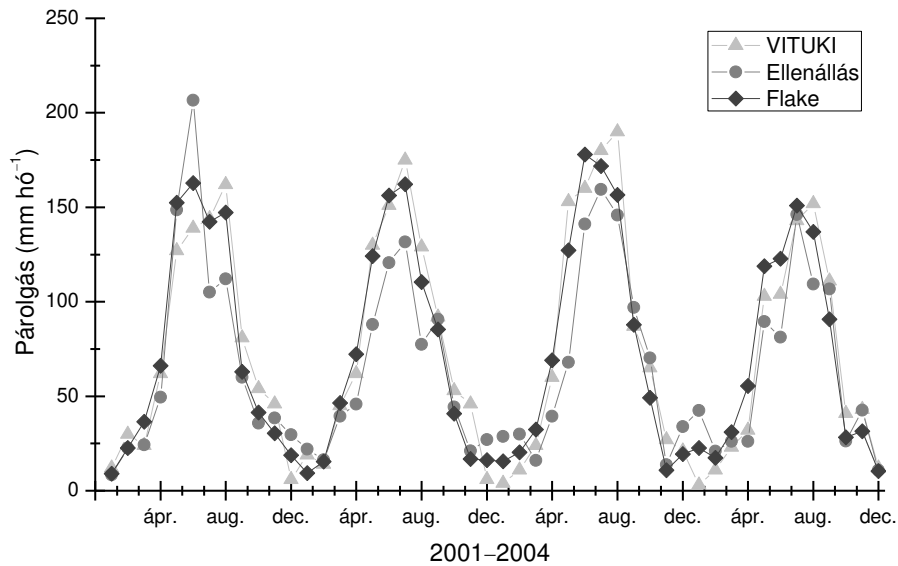
(I : globálisugárzás, Q_S : sugárzási egyenleg, Q_E : latens hőáram, Q_H : szenzibilis hőáram, Q_G : vízbe jutó hőáram, FL.: FLake modell, EL.: Ellenállás modell, VI.: VITUKI módszer) 1 W m^{-2} évi átlagos szenzibilis hőáram megfelel $\sim 12,6 \text{ mm}$ évi párolgásnak.



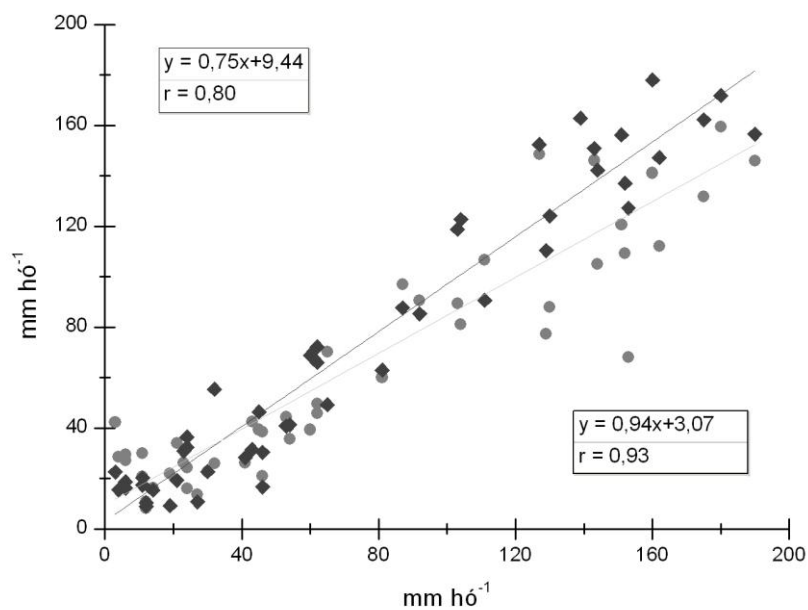
4. ábra. A havi átlagos sugárzási egyenleg menete az Ellenállás és a FLake modellel

számítva.

Az energiamérleg komponensek verifikálásához összehasonlítottuk a két modell által számolt havi párolgást 2001–2004 között, a Közép-dunántúli Vízügy Igazgatóság Balatoni Vízügyi Kirendeltsége által meghatározott hivatalos értékekkel (**5. ábra**). A kirendeltség 1992-től kezdve minden évben kiszámolta a havi és éves párolgási összegeket a referenciaként használt Meyer-formula alapján (továbbiakban VITUKI módszer) (ANDA & VARGA, 2010; KOVÁCS, 2011).



5. ábra. A Balaton havi párolgása a 2001–2004 időszakban a VITUKI módszer, illetve az Ellenállás és a FLake modell alapján.



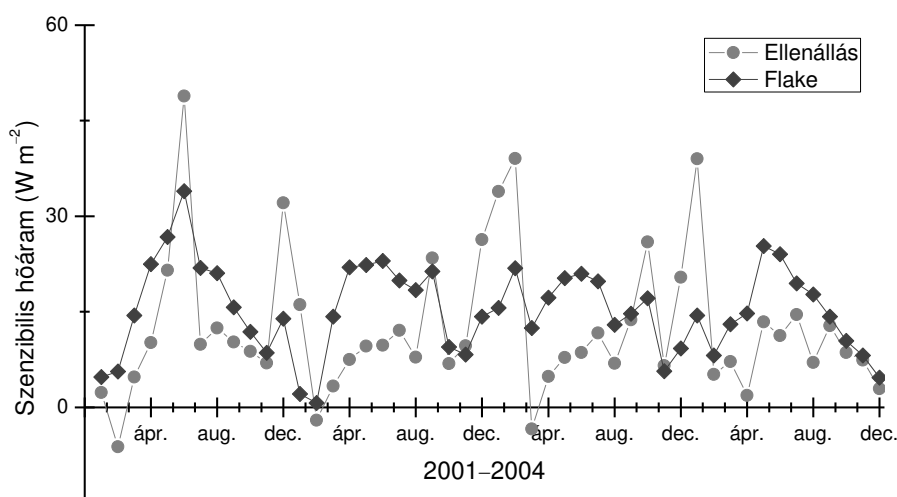
6. ábra. VITUKI/Előállás (négyzetek), illetve VITUKI/FLake (körök) havi párolgási modell-eredmények összehasonlítása.

A VITUKI módszerrel számított párolgás és a FLake illetve az Ellenállás modellekkel meghatározott párolgás közötti korreláció mértéke $r = 0,93$ (VITUKI-FLake), illetve $r = 0,80$ (VITUKI-Ellenállás), ami $p = 0,01$ -es valószínűségi szinten szignifikáns kapcsolatra utal (6. ábra). A VITUKI hivatalos havi párolgási adataihoz hasonlítva a modellezési eredményeket az alábbi megállapításokat tehetjük. Az Ellenállás modell nyáron inkább alulbecsli (kivéve 2001. nyara), télen inkább felülbecsli a párolgást. Ennek magyarázata az eltérő fluxus-számítási séma mellett az, hogy az Ellenállás modellben alkalmazott síófoki vízhőmérséklet nyáron alacsonyabb, télen pedig magasabb, mint a FLake modellel számított – és a Keszthelyi-öbölben mérésekkel kalibrált (VÖRÖS et al., 2010) – vízhőmérséklet.

Jó egyezést mutatnak a kétféleképpen számított havi szenzibilis hőáram értékek is (7. ábra). A víz felett a rétegződés indifferenshez közeli. Az átlagos szenzibilis hőáramok a nyári félévben sem haladják meg a 30 W m^{-2} értéket. A két modellel számított havi átlagok közötti eltérés általában 15 W m^{-2} értéknél kisebb. Az esetek többségében a FLake modell szolgáltatja a nagyobb szenzibilis hőáramokat. Az Ellenállás modell alkalmazásával viszont néhány esetben találkozunk akár 50 W m^{-2} körüli átlagos havi értékekkel, ami a víz- és léghőmérsékleti adatok közötti nagy különbségekkel magyarázandó. A széliránytól függően a meteorológiai adatok hol a tó, hol a város sajátosságait tükrözik. Ez különösen a téli félévben a labilitás nagyságának túlbecsléséhez vezet. A télen is pozitív havi átlagos szenzibilis hőáramok a levegőnél legtöbbször melegebb vízfelszínnek köszönhetők.

A két modellközelítés közötti legfontosabb eltérés, hogy az Ellenállás modell a vízbe jutó hőáramot – ami a nappali órákban nagy pozitív, míg az éjszakai órákban nagy negatív érték – maradéktagként veszi figyelembe, míg a FLake modell az energiamérleg egyenlet alapján minden időlépcsőben meghatározza azt.

A FLake modell számítja a vízhőmérsékletet (prognosztikai egyenletet alkalmaz), az Ellenállás modell viszont a síófoki 1 m-es mélységben mért adatokkal dolgozik. A két modell eltérő vízhőmérséklete megjelenik a felszínközeli réteg eltérő hőmérséklet és gőznyomás különbségében, így a hasonlósági elmélet alapján számított turbulens áramokban is. A modellek különböző univerzális függvényeket használnak, ami szintén eltérést jelent a turbulens áramokban.



7. ábra. A Balaton feletti szenzibilis hőáramok havi átlagai a 2001–2004 időszakban az Ellenállás és a FLake modell alapján. (Az indifferens közeli rétegződés miatt a turbulens áramok kis értékűek, ami a skálaválasztásban (-30 – 60 W m^{-2}) is megjelenik.)

A két modellközelítés alkalmazása a turbulens áramszámítás meghatározásában rejelő bizonytalanság megjelenítésére szolgál. A modellek „egymást ellenőrzik„. Alkalmassak az extrém óras áramok kiszűrésére.

Napi menetek: dinamikus sebesség, energiamérleg komponensek

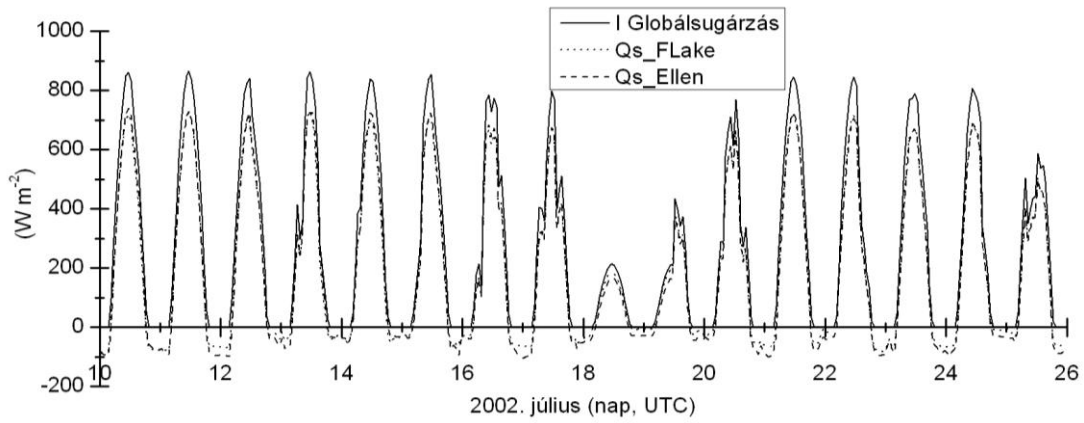
Az energiamérleg komponensek napi meneteit a 2002. július 10. és 25. közötti intenzív mérési periódus adatai alapján szemléltetjük. A meteorológiai állapotjelzők és a számított energiamérleg komponensek napi meneteit a **8.a,b,c,d,e. ábrák** mutatják. Az anticiklonális jellegű időjárást július 18–19-én egy mediterrán ciklon felhőrendszere alakította, míg július 22-én a reggeli órákban egy hidegfront átvonulása zavarta meg, ami jól tükröződik a sugárzási, szélesebbégi és hőmérsékleti adatokban is. A modellezett déli globálsugárzás értékei felhőmentes napokon 850 W m^{-2} körüliek voltak, míg a vízfelszín kis albedója miatt (9%) magas 700 W m^{-2} feletti sugárzásegyenleg értékek adódtak. Ezzel az energiamennyiséggel gazdálkodott a tó. Az első héten a napi maximális hőmérséklet $30 \text{ }^\circ\text{C}$ felett volt (július 10-én $35,1 \text{ }^\circ\text{C}$ -ot mértek), míg a második héten $30 \text{ }^\circ\text{C}$ alatt maradt a nagyobb felhőzet és a fronthatások miatt.

A siófoki állomáson mért adatok a szélirány változásaitól függően hol a vízfelszín (203° – 68°), hol a partot (68° – 203°) reprezentálják. A teljes mérési periódusban (2001–2004) az esetek 70%-ában a Balaton felől fúj a szél. A kéthetes mérési periódusban ez az érték 87% volt. A meteorológiai obszervatórium adatai – első közelítésben – reprezentatívoknak mondhatók a tóra vonatkozóan.

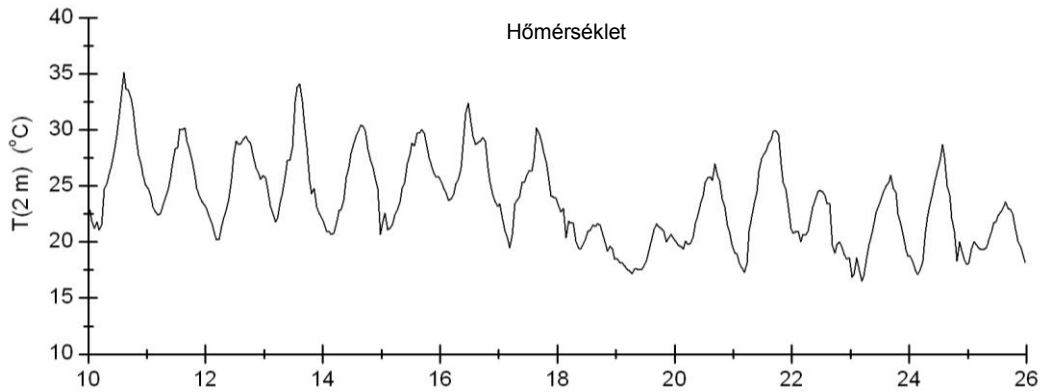
A turbulencia karakterisztikák bemutatását a dinamikus sebességgel (**9.a. ábra**) kezdjük, melynek négyzete az impulzusárammal arányos. A két különböző univerzális függvényrendszer alapján számított modellközelítés (Ellenállás, FLake) hasonló eredményeket adott. A napi menetek – a hasonlósági elméletnek megfelelően – követik a szélesebbégi értékeit (**8.d. ábra**). Mindkét modellben (FLake, Ellenállás) ugyanaz a bemenő szélesebbégi sebesség. A stabilitás és az alkalmazott univerzális függvények azonban különböznek. A **10. ábrán** a dinamikus sebesség változásait a szélesebbégi függvényében szemléljük. 7 m s^{-1} szélesebbégi sebességig az egyezés nagyon jó a két modell között. Csak a nagy szélesebbégi esetekben van jelentős eltérés a dinamikus sebességek között: a FLake modell alkalmazásával kaptuk a nagyobb értékeket.

Jó egyezést látunk a két modellel számított latens (**9.b. ábra**) és szenzibilis hőáramok (**9.c. ábra**) között is. Nem találtunk negatív latens hőáramokat, vagyis mindig párolgást szimuláltak a modellek. A szenzibilis hőáram kis értékei a tóra jellemző kvázi-indifferens rétegződést mutatják. Itt már találunk negatív értékeket különösen az Ellenállás modellnél. Ilyenkor a léghőmérséklet nagyobb a víz hőmérsékleténél (pl. meleg advekción).

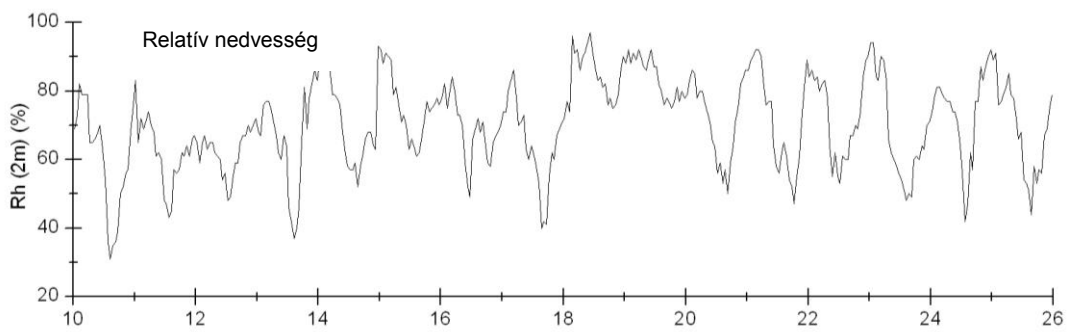
Reális értékeket mutat a vízbe jutó hőáram (**9.d. ábra**). Nappal a sugárzási mérleg (**9. e. ábra**) nagy része a vizet melegíti, míg éjszaka a tóban tárolt hő elsősorban párolgásra fordítódik. Nappal találkozhatunk 600 W m^{-2} feletti értékekkel, míg éjszaka nem ritka a -450 W m^{-2} feletti érték sem (a tó fedezi az energiavesztéseket). A két modell közötti különbség alapvetően a sugárzási egyenlegben szereplő vízbe jutó hőáram származtatásából adódik. Míg a FLake modell meghatározza a vízfelszín hőmérsékletét és ennek ismeretében számolja a vízbe jutó hőáramot, addig az Ellenállás modell a vízbe jutó hőáramot maradék tagként parametrizálja.



8.a. ábra. A globálsugárzás (I), a sugárzásegyenleg (Q_s , Flake és Ellenállás modell), napi menete Siófokon 2002. július 10.–25. között.



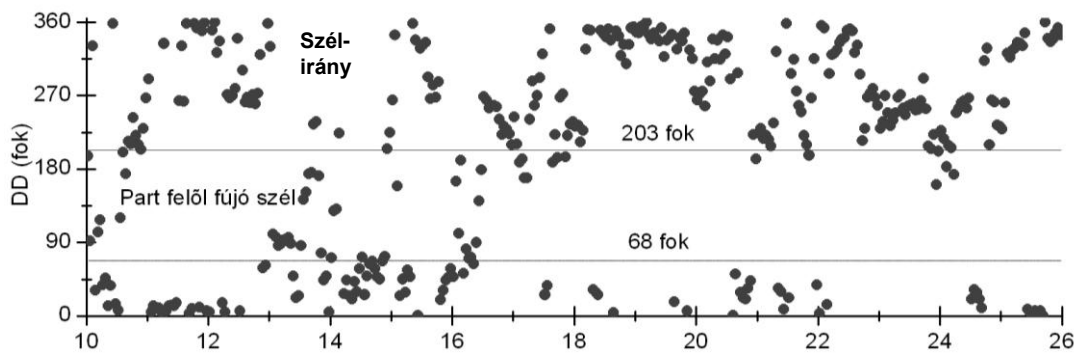
8.b. ábra. A hőmérséklet (T) napi menete Siófokon 2002. július 10.–25. között.



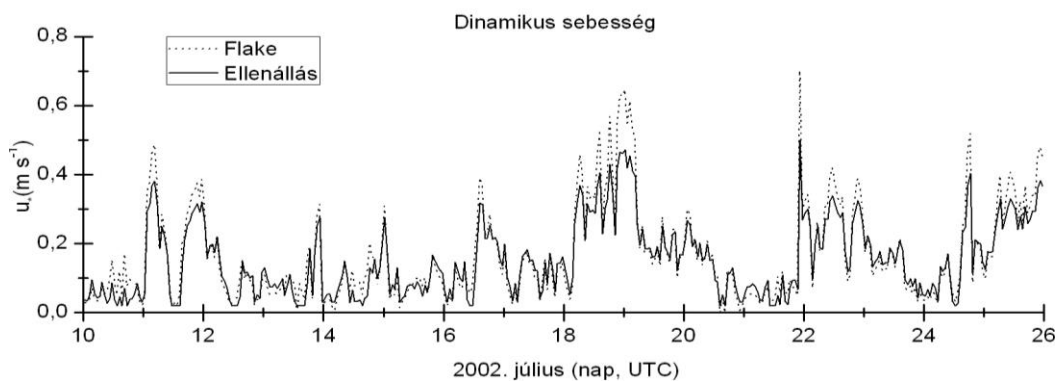
8.c. ábra. A relatív nedvesség (Rh) napi menete Siófokon 2002. július 10.–25.



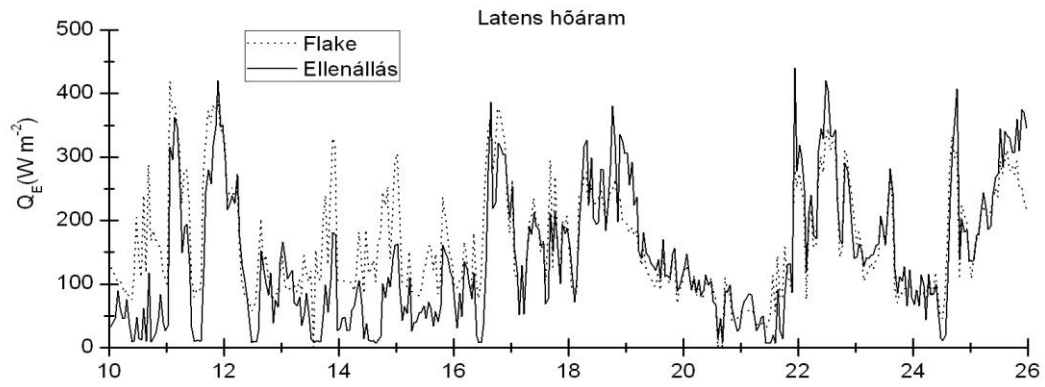
8.d. ábra. A szélesség (U) napi menetei Siófokon 2002. július 10.–25. között.



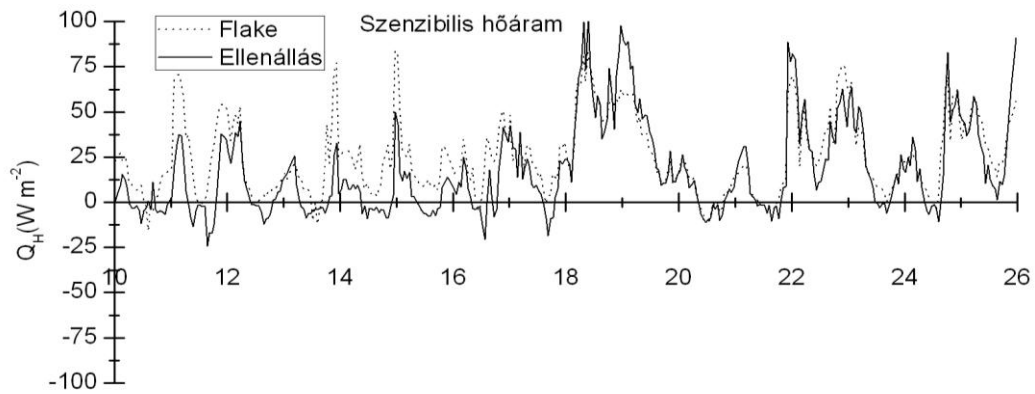
8.e. ábra. A szélirány (DD) napi menetei Siófokon 2002. július 10.–25. között.



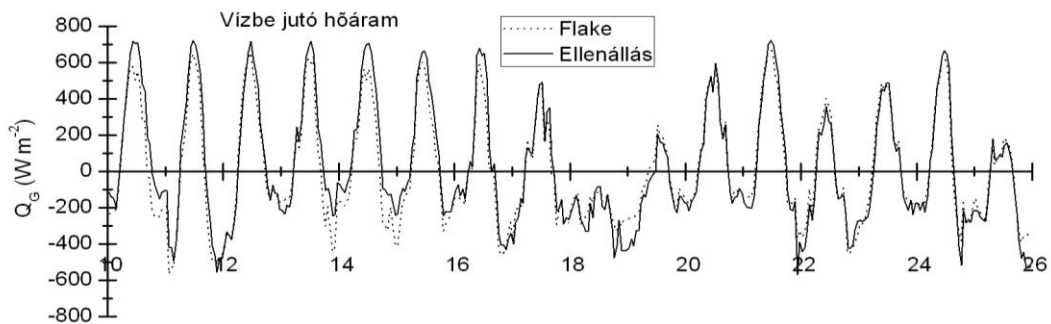
9.a. ábra. A FLake és az Ellenállás modellekkel számított dinamikus sebesség (u_*) menete Siófokon 2002. július 10.–25. között.



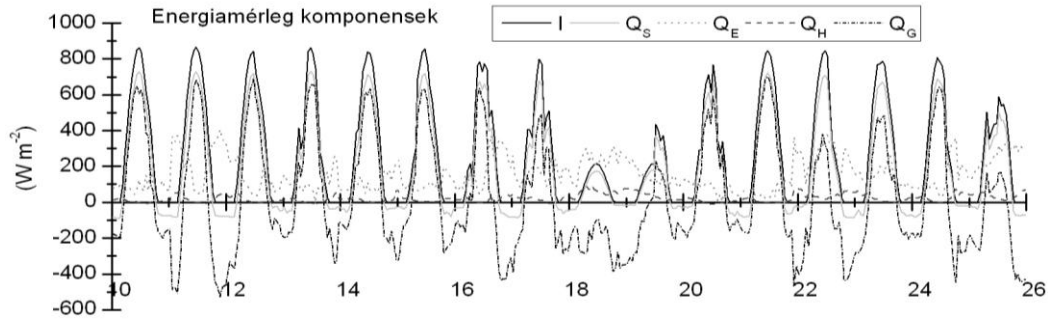
9.b. ábra. A FLake és az Ellenállás modellekkel számított látens hőáram (Q_E) menete Siófokon 2002. július 10.–25. között.



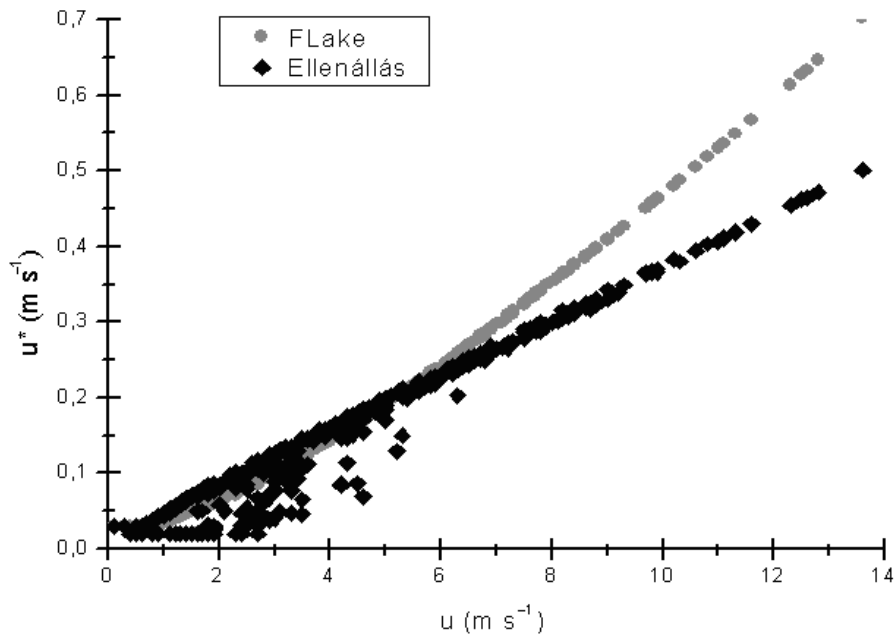
9.c. ábra. A FLake és az Ellenállás modellekkel számított szenzibilis hőáram (Q_H) menete Siófokon 2002. július 10.–25. között.



9.d. ábra. A FLake és az Ellenállás modellekkel számított vízbe jutó hőáram (Q_G) menete Siófokon 2002. július 10.–25.



9.e. ábra. Az átlagos energiamérleg komponensek (a globálisugárzás (I), a sugárzás-egyenleg (Q_s), a látens és szenzibilis hőáram (Q_E , Q_H), a vízbe jutó hőáram (Q_G)) menete Siófokon 2002. július 10.–25. között.

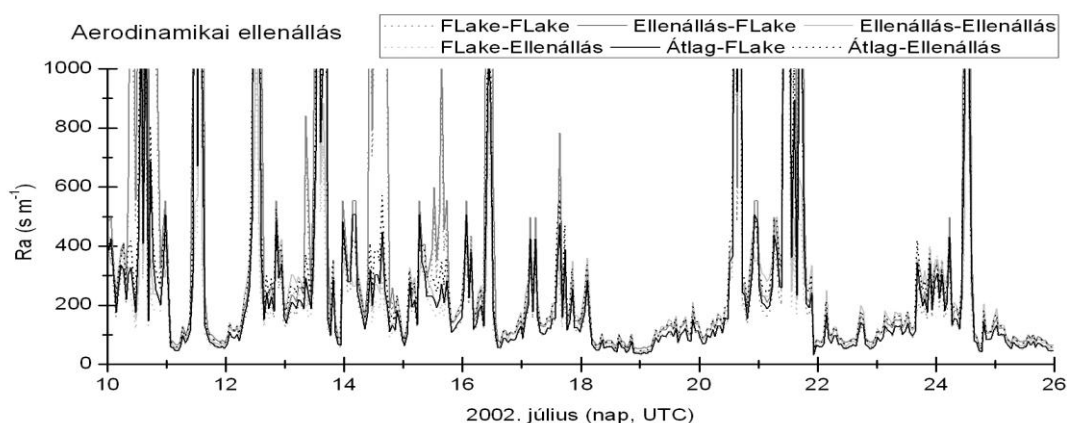


10. ábra. A dinamikus sebességnek (u^*) a szélesebbég függvényében változó értékei az Ellenállás és a FLake modell alapján Siófokon 2002. július 10.–25. között.

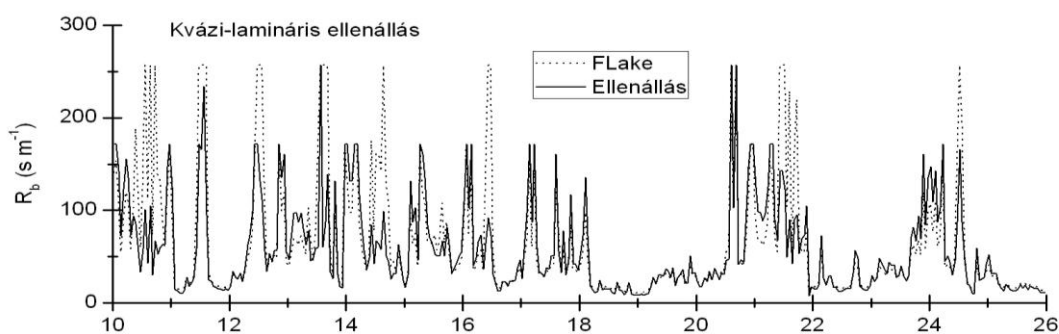
Napi menetek: aerodinamikai ellenállás

A következőkben a turbulens kicserélődési folyamatok szempontjából fontos aerodinamikai (R_a) (11.a. ábra) és kvázi-lamináris (R_b) ellenállást (11.b. ábra), valamint a szenzibilis hőre (s így a nyomanyagokra vonatkozó) turbulens átviteli együttható (K_h) (11.c. ábra) meneteit elemezzük a felszín és a 12,3 m-es szint közötti rétegre. Itt voltak a nyomanyag-mérések is. A kulcsparaméter az aerodinamikai ellenállás (R_a), amit többféleképpen is meghatároztunk. A turbulens áramokat az Ellenállás és a FLake modelltől kaptuk. Ezt követően az ellenállás-számító programot lefuttattuk a vizsgálatokban használt mindkét univerzális függvény alkalmazásával (FLake–FLake, FLake–Ellenállás,

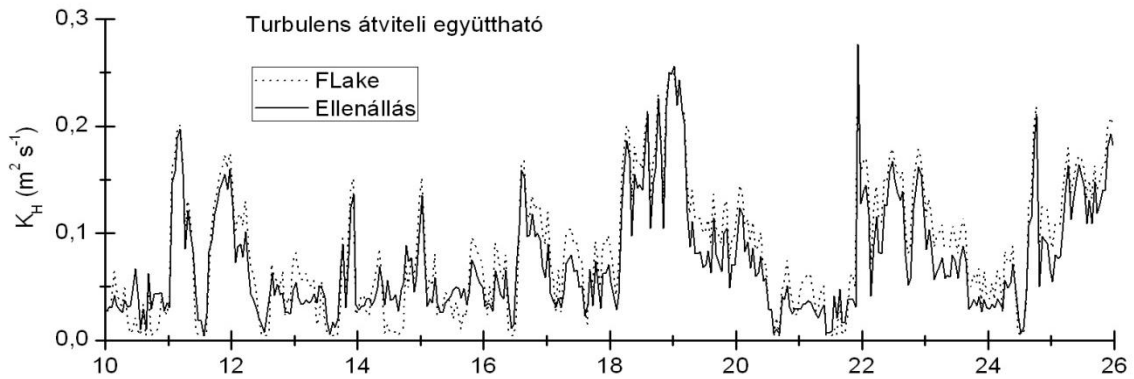
Ellenállás–Ellenállás, Ellenállás–FLake, ahol az első tag a fluxus számításban alkalmazott modellre, a második az áramszámításnál használt univerzális függvényre utal), majd az alkalmazott univerzális függvények szerint is átlagoltuk az eredményeket (pl.: FLake–FLake, Ellenállás–FLake \rightarrow FLake). Az így kapott hat görbe futását a **11.a. ábra** szemlélteti. Nagy ellenállás értékek kis szélességeket (kis dinamikus sebességek) mellett adódtak. Erős turbulencia (a szélesség meghaladja az $1\text{--}2\text{ m s}^{-1}$ értéket) és átlagos stabilitási viszonyok $|\zeta| < 2$ mellett a különböző modellközelítések eredményei egymás mellett futnak. Ezt látjuk a kétféle modellel számított kvázilamináris határréteg ellenállás (R_b) meneteinek az összevetésénél is. Itt a kulcsparaméter a dinamikus sebesség. A különbségek ennek a számításából adódnak. Harmadikként a turbulens átviteli (vagy *turbulens diffúziós*) együttható meneteit vizsgáljuk. A két modell közötti megegyezés itt is elfogadható.



11.a. ábra. Az aerodinamikai ellenállás (R_a) napi menete az Ellenállás és a FLake modell alapján különböző univerzális függvények alkalmazásával Siófokon 2002. július 10.–25. között. (A jobb áttekinthetőség miatt az $R_a < 1000\text{ s m}^{-1}$ tartományban.)

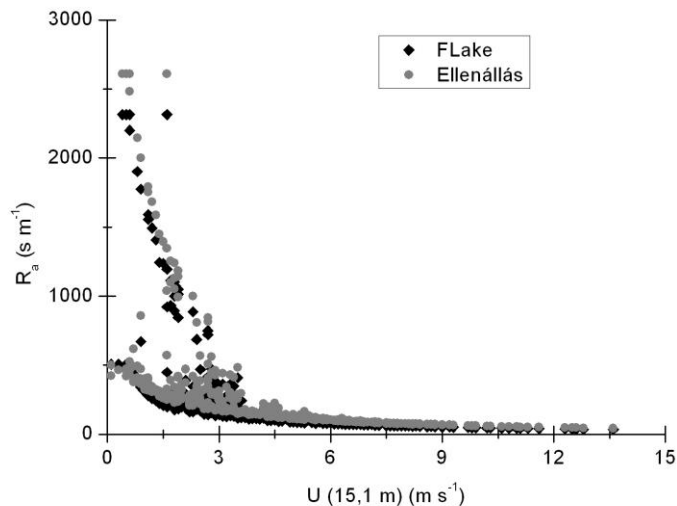


11.b. ábra. A kvázilamináris ellenállás (R_b) napi menete az Ellenállás és a FLake modell alapján különböző univerzális függvények alkalmazásával Siófokon 2002. július 10.–25. között.



11.c. ábra. A hőszállításra vonatkozó (K_H) turbulens átviteli együttható napi menete az Ellenállás és a FLake modellek alapján különböző univerzális függvények alkalmazásával Siófokon 2002. július 10.–25. között.

Végezetül a két modellel kapott turbulens áramok (két adatsor) segítségével és az egyes univerzális függvények (FLake, Ellenállás) alkalmazásával számított aerodinamikai ellenállás/szélsebesség függést is elemezzük a kéthetes intenzív mérési periódusban (2002. július 10.–25.). A szélsebesség növekedésével csökken az ellenállás (**12. ábra**). A két közelítés közötti különbségek csak a kis szélsebességek esetén jelentősek. Itt a görbe kettéválk a stabilis és a labilis rétegződés szerint. Erősen stabilis esetekben az ellenállás a modellbeli kritikus értékhez ($\sim 2600 \text{ s m}^{-1}$) tart.



12. ábra. A két modellel kapott turbulens áramok (két adatsor) és az egyes univerzális függvények (FLake, Ellenállás) alapján számított aerodinamikai ellenállás (R_a) értékei a szélsebesség (U) függvényében Siófokon 2002. július 10.–25. között.

Megbeszélés

Vizsgálatainkban a Balaton energiamérleg komponenseit elemeztük éves, havi és órás felbontásban. A vízmérleg egyenleten alapuló számítások havi léptékűek. Ezen értéke-

ket tekintettük referenciának, s ehhez hasonlítottuk a standard meteorológiai mérések (hőmérséklet, nedvesség, felhőzet, szélsébség) alapján mikrometeorológiai módszerekkel (FLake és Ellenállás modell) meghatározott óras idősorokból előállított párolgási értékeket. A kétféle közelítés mind évi (**3. táblázat**), mind havi (**5. és 6. ábra**) léptékben jó egyezést mutat. A vízszlop energiaháztartásán alapuló 1D FLake modell (MIRONOV *et al.*, 2010; VÖRÖS *et al.*, 2010) és a hasonlósági elméleten alapuló Ellenállás modell (ÁCS *et al.*, 2000; KUGLER, 2014) egyaránt jól alkalmazható. Az eltérő modellkoncepció, a turbulens áramok számításában alkalmazott eltérő univerzális függvények használata lehetővé teszi *i*) a modell-összehasonlítást, *ii*) az extrém óras fluxusok kiszűrését, s képet ad *iii*) a számított áramok és *iv*) a turbulencia karakterisztikák (pl. turbulens átviteli együttható (K_H), az aerodinamikai (R_a) és a kvázi-lamináris határreteg ellenállás (R_b)) meghatározásának a pontosságáról. Számszerűsíthető a becslések bizonytalansága is.

A **4. és az 5. táblázat** a 2002. július 10. és 25. közötti intenzív mérési periódus modelledményeit szemlélteti. Az energiamérleg két legnagyobb tagjában a sugárzási egyenlegben és a párolgásban a két modell közötti eltérés rendre 4,1% és 16,4%. A dinamikus sebesség becslésében 7,6%-os eltérés, míg a szenzibilis hőre vonatkozó turbulens átviteli együttható kéthetes átlagértékeiben 14,1%-os különbség mutatkozott. A két modellel számított óras adatok különbségeinek a szórása nagyobb, mint az átlagos különbség. Ez a természetes bizonytalanság a mikrometeorológiai modellek közelítések sajátja.

4. táblázat. Az energiamérleg komponensek két modellel (FLake, Ellenállás) számított átlagértékei és egymáshoz viszonyított eltéréseik Siófokon 2002. július 10. és 25. között.

	Q_S ($W m^{-2}$)	Q_E ($W m^{-2}$)	Q_H ($W m^{-2}$)	Q_G ($W m^{-2}$)
FLake	198,2	160,0	24,3	13,9
Ellenállás	190,1	133,8	16,6	39,8
Eltérés	$8,1 \pm 15,5$	$26,2 \pm 56,6$	$7,7 \pm 13,2$	$-25,9 \pm 77,5$
Eltérés (%)	4,1	16,4	31,7	-186,3

Eltérés: FLake–Ellenállás, Eltérés (%): 100 (FLake–Ellenállás/FLake)

5. táblázat. A dinamikus sebesség, az ellenállások* és a turbulens átviteli együttható két modellel (FLake, Ellenállás) számított átlagértékei és egymáshoz viszonyított eltéréseik Siófokon 2002. július 10. és 25. között.

	u_* ($m s^{-1}$)	R_a ($s m^{-1}$)*	R_b ($s m^{-1}$)*	K_H ($m^2 s^{-1}$)
FLake	0,157	155,3 (145,7–162,1)**	32,6	0,071
Ellenállás	0,145	122,7 (115,4–126,8)**	35,5	0,081
Eltérés	$0,012 \pm 0,039$	$32,6 \pm 41,2$	$-2,9 \pm 50,5$	$-0,010 \pm 0,018$
Eltérés (%)	7,6	21,0	-8,9	-14,1

Eltérés: FLake–Ellenállás, Eltérés (%): 100 (FLake–Ellenállás/FLake)

* Az óras ellenállások párhuzamos kapcsolásával.

** Két különböző univerzális függvényrel számolva az óras turbulencia paraméterek (FLake és Ellenállás modell) ismeretében

A várakozásoknak megfelelően az átlagos eltérés nagy (**5. táblázat**) különösen a párhuzamosan kapcsolt ellenállások analógiájára számított átlagos ellenállásokhoz képest (32, 33 egyenlet).

Összességében azt mondhatjuk, hogy a modell és módszerválasztásból származó átlagos bizonytalanság a turbulencia karakterisztikákban 10–25%. Ehhez adódik a kezdeti adatokban, illetve a mérésekben megjelenő bizonytalanság, amit az eredmények értékelésében mindig figyelembe kell vennünk. Fontos feladat lesz a meteorológiai méréseken alapuló és a numerikus modellekkel kapott energiamérleg komponensek (pl. párolgás) összehasonlító elemzése is.

A cikk legfontosabb üzenete, hogy az óránként mért meteorológiai adatok, illetve a numerikus modellszámítások alkalmasak a tó órás energiamérleg komponenseinek meghatározására, s így a turbulencia karakterisztikák számítására. Ez fontos lehet a vízfelszín és a légkör közötti nyomanyag kicserélődés meghatározásában, de lehetőséget ad például a plankton vagy a gerincesek számára releváns abiotikus (itt a meteorológiai) állapothatározók megadására is.

A modellszámítások hibával terheltek. A két modell közül nem kívántuk eldönteni, hogy melyik a jobb. Mindkettőt használják. A célunk a bizonytalanságok megjelenítése volt. Ilyen esetekkel találkozhatunk például a kis szélsőséggel és nagy besugárzással rendelkező erősen labilis, vagy a nagy szélsőségekkel jellemzett stabilis helyzetekben.

Következtetések

Az órás meteorológiai mérések hosszú adatsorai, vagy az előrejelzési modellek – most már néhány kilométeres horizontális felbontásban – lehetővé teszik a felszíni energiamérleg komponensek órás adatsorainak előállítását különböző felszínek felett.

Lehetőség van a nagy tavaink energia forgalmának, a felszín-légkör közötti turbulens kicserélődési folyamatainak a követésére is. E gyakorlati feladat megoldására mutattunk példát a Balaton energiaháztartásának modellezésével az 1D FLake modell és a Monin–Obukhov hasonlósági elméleten alapuló Ellenállás modell alkalmazásával. A modellek jóságát a Balaton havi párolgási értékeivel (mint referencia adattal) történő összehasonlítással igazoltuk. A többfajta modellközelítés lehetővé teszi a parametrizációs eljárásokban rejlő bizonytalanságok számszerűsítését (10–25%), a turbulencia paraméterek valószínűségi becslését.

E mikrometeorológiai modellek alkalmasak a hidrológiai, levegőkémiai és limnológiai feladatok megoldásához szükséges nagy felbontású és hosszú (akár több évtizedes) idősorok valószínűségi szemléletű előállítására.

Köszönetnyilvánítás

A kutatás szorosan kapcsolódott az OTKA K-46824 „A nitrogénvegyületek kicserélődésének vizsgálata a Balaton és a légkör között” c. projekthez és az „Európai Léptékkel a Tudásért. ELTE” című a TÁMOP-4.2.1/B-09/1/KMR pályázathoz valamint az OTKA NN 109679 programhoz. A szerzők köszönetet mondanak Dr. Horváth Lászlónak (OMSZ) hasznos tanácsaiért és a balatoni mérési adatok rendelkezésre bocsátásáért.

Irodalom

- A BALATON HAVI VÍZHÁZTARTÁSI JELLEMZŐINEK MEGHATÁROZÁSA, 2011. Közép-dunántúli Vízügyi Igazgatóság 8000 Székesfehérvár, Balatoni u. 6., 2012, 30 oldal. http://vpf.vizugy.hu/uploads/kdtvizig/tavaink/balaton/balaton_vizmerleg_2011.pdf
- ÁCS, F., M. HANTEL & J. W. UNEG, 2000. Climate Diagnostics with the Budapest-Vienna Land-Surface Model SURFMOD. Austrian Contributions to the Global Change Program Volume 3, Austrian Academy of Sciences, Vienna.
- ÁCS, F. & M. KOVÁCS, 2001. The surface aerodynamic transfer parameterization method SAPA: description and performance analyses. *Időjárás* **105**: 165–182.
- ANDA, A. & B. VARGA, 2010. Analysis of precipitation on Lake Balaton catchments from 1921 to 2007. *Időjárás* **114**: 187–201.
- ANTAL E., BARANYI S., & KOZMÁNÉ TÓTH E., 1977. A Balaton hőháztartása és párolgása. *Hidrológiai Közlöny* **57**: 182–190.
- ARYA, S. P., 2001. Introduction to micrometeorology, 2nd edition. Academic Press, San Diego, London 420p.
- BARTHOLY J., BOZÓ L. & HASZPRA L., 2011. Klímaváltozás – 2011 Klímaszcenáriók a Kárpát-medence térségére. Kiadja a Magyar Tudományos Akadémia és az Eötvös Loránd Tudományegyetem Meteorológiai Tanszéke, 287p. <http://nimbus.elte.hu/~klimakonyv/Klimavaltozas-2011.pdf>
- BÉLL B. & TAKÁCS L., 1974. Balaton éghajlata. Az OMSZ hivatalos kiadványa XL. Kötet, Budapest.
- BRUTSAERT, W., 1982. Evaporation into the Atmosphere: Theory, History and Applications. Springer, 316 p.
- BUSINGER, J. A., J. C. WYNGAARD, Y. IZUMI & E. F. BRADLEY, 1971. Flux-Profile Relationships in the Atmospheric Surface Layer. *Journal of Atmospheric Sciences* **28**: 181–189.
- CSERNY T., 2002. A balatoni negyedidőszaki üledékek kutatási eredményei. *Földtani Közlöny* **132**: 193–213.
- DYER, A. J., 1974. A review of flux-profile relationships. *Boundary-Layer Meteorology* **7**: 363–372.
- FOKEN, TH., 2006. *Angewandte Meteorologie*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 325 p.
- FOWLER, D., K. PILEGAARD, M. A. SUTTON, P. AMBUS, M. RAIVONEN, J. DUYZER, D. SIMPSON, H. FAGERLI, S. FUZZI, J. K. SCHJOERRING, C. GRANIER, A. NEFTEL, I. S. A. ISAKSEN, P. LAJ, M. MAIONE, P. S. MONKS, J. BURKHARDT, U. DAEMMGEN, J. NEIRYNCK, E. PERSONNE, R. WICHINK-KRUIT, K. BUTTERBACH-BAHL, C. FLECHARD, J. P. TUOVINEN, M. COYLE, G. GEROSA, B. LOUBET, N. ALTIMIR, L. GRUENHAGE, C. AMMANN, S. CIESLIK, E. PAOLETTI, T. N. MIKKELSEN, H. ROPOULSEN, P. CELLIER, J. N. CAPE, L. HORVÁTH, F. LORETO, Ü. NIINEMETS, P. I. PALMER, J. RINNE, P. MISZTAL, E. NEMITZ, D. NILSSON, S. PRYOR, M. W. GALLAGHER, T. VESALA, U. SKIBA, N. BRÜGGEMANN & S. ZECHMEISTER-BOLTENSTERN, 2009. Atmospheric composition change: Ecosystems–Atmosphere interactions. *Atmospheric Environment* **43**: 5193–5267.
- HICKS, B.B., D.D. BALDOCCHI, T.P. MEYERS, R.P. HOSKER & D.R. MATT, 1987. A preliminary multiple resistance routine for deriving dry deposition velocities from measured quantities. *Water, Air and Soil Pollution* **36**: 311–330.
- HOLTSLAG, A. A. M. & A. P. VAN ULDEN, 1983. A simple scheme for daytime estimates of the surface fluxes from routine weather data. *Journal of Climate and Applied Meteorology* **22**: 517–529.

- HORVÁTH L., 1990. Légtörő szennyező anyagok töménysége és ülepedése a Balaton térségében. *Vízügyi Közlemények* **77**: 204–208.
- INTERNATIONAL COMMITTEE LAKE FOUNDATION, 2010. World Lakes Database. <http://www.ilec.or.jp/>.
- JOLÁNKAI G. & BÍRÓ I., 2005. A Balaton tápanyag terhelésének mérlege, mérése és modellezése, 2004. A munka második részének zárójelentése. Témaszám: 714/31/648601. VITUKI Kht. *Vízminőség-védelmi Szakágazat*, 77p.
- KISS, M. & J. JÓZSA, 2015. Wind profile and shear stress at reed-open water interface – recent research achievements in Lake Fertő. *Pollack Periodica, An International Journal for Engineering and Information Sciences* 10, DOI: 10.1556/Pollack.10.2015.x.x (In press).
- KITAIGORODSKII, S. A. & YU. Z. MIROPOLSKY, 1970. On the theory of the open ocean active layer (In Russ.). *Izvestiya Akademii Nauk SSSR. Fizika Atmosferyi Okeana* **6**: 178–188.
- KONECSNY K., 2011. A víz, mint erőforrás és kockázat. *Digitális Tankönyvtár*. http://www.tankonyvtar.hu/hu/tartalom/tamop425/0038_foldrajz_konecsnykaroly/ch01.html
- KOVÁCS Á. D., 2011. Tó- és területi párolgás becslésének pontosítása és magyarországi alkalmazásai. PhD értekezés. BME, Budapest, 101p. http://www.omikk.bme.hu/collections/phd/Epitomernoki_Kar/2011/Kovacs_Akos_Domonkos/ertekezes.pdf
- KOVÁCS Á. & SZILÁGYI J., 2010. A Balaton párolgásértékeinek várható jövőbeli változása, *Hidrológiai Közöny* **90**: 15–18.
- KRAMM, B., R. DLUGI, TH. FOKEN, N. MÖLDERS, H. MÜLLER & U.K.T. PAW, 1996. On the determination of the sublayer-Stanton numbers of heat and matter for different types of surfaces. *Contribution to Atmospheric Physics* **69**: 417–430.
- KUGLER SZ., 2014. A Balaton és légkör közötti nitrogénforgalom meghatározása. PhD Dolgozat, ELTE Földtudományi Doktori Iskola, 98p.
- KUGLER, SZ. & L. HORVÁTH, 2004. Estimation of the nitrogen loading from the atmospheric dry deposition of ammonium and nitrate aerosol particles to Lake Balaton. *Időjárás* **108**: 155–162.
- KUGLER SZ. & HORVÁTH L., 2008. A nitrogénvegyületek kicserélődésének vizsgálata a Balaton és a légkör között. OTKA szakmai zárójelentés (A nitrogénvegyületek kicserélődésének vizsgálata a Balaton és a légkör között, T-46824), Budapest. 14p.
- KUGLER, SZ., L. HORVÁTH & A. MACHON, 2008. Estimation of nitrogen balance between the atmosphere and Lake Balaton and a semi natural grassland in Hungary. *Environmental Pollution* **154**: 498–503.
- KUGLER, SZ., L. HORVÁTH & T. WEIDINGER, 2014. Modelling dry flux of ammonia and nitric acid between the atmosphere and the Lake Balaton. *Időjárás* **118**: 93–118.
- LIU, H., P. D. BLANKEN, T. WEIDINGER, A. NORDBO & T. VESALA, 2011. Variability in cold front activities modulating cool-season evaporation from a southern inland water in the USA. *Environmental Research Letters* **6**: 024022.
- MÉSZÁROS R., 2002. A felszínközeli ózon száraz ülepedésének meghatározása különböző felszíntípusok felett. PhD értekezés, ELTE, Budapest, 113p.
- MIRONOV, D. V., 2006. Synopsis of FLake Routines, <http://www.flake.igb-berlin.de/docs.shtml>.
- MIRONOV, D. V., 2008. Parameterization of lakes in numerical weather prediction. Description of a lake model. COSMO Technical Report, No. 11, Deutscher Wetterdienst, Offenbach am Main, Germany, 41p.
- MIRONOV, D., E. HEISE, E. KOURZENEVA., B. RITTER, N. SCHNEIDER & A. TERZHEVIK,

2010. Implementation of the lake parameterisation scheme FLake into the numerical weather prediction model COSMO. *Boreal Environment Research* **15**: 218–230.
- NOILHAN, J. & J.-F. MAHFOUF, 1996. The ISBA land surface parameterization scheme. *Global and Planetary Change* **13**: 145–159.
- OFFERLE, B., C. S. B. GRIMMOND & T. R. OKE., 2003. Parameterization of Net All-Wave Radiation for Urban Areas. *Journal of the Applied Meteorology* **42**: 1157–1173.
- SZILAGYI, J. & J. JOZSA, 2008. New findings about the complementary relationship-based evaporation estimation methods. *Journal of Hydrology* **354**: 171–186.
- VARGA B., 2007. A Balaton és a Keszthelyi-öböl vízháztartásának hidrometeorológiai vonatkozásai. *Légekör* **52**: 21–27.
- VARGA B., 2010. A Balaton vízháztartásának elemzése különös tekintettel a párolgás-számítás és mérés módszertani és területi kérdéseire. PhD értekezés. Pannon Egyetem, Keszthely, 128p.
http://konyvtar.uni-pannon.hu/doktori/2010/Varga_Balazs_dissertation.pdf
- VÖRÖS, M., V. ISTVÁNOVICS & T. WEIDINGER, 2010. Applicability of the FLake model to Lake Balaton. *Boreal Environment Research* **15**: 245–254.
- WEIDINGER, T., I. MATYASOVSKY. & I. BOGÁRDI, 1994. The influence of atmospheric circulation on the water budget of Lake Balaton. *Meteorologische Zeitschrift N.F.* **3**: 288–296.
- WEIDINGER, T., J. PINTO. & L. HORVÁTH, 2000. Effects of uncertainties in universal functions, roughness length, and displacement height on the calculation of surface layer fluxes. *Meteorologische Zeitschrift* **9**: 139–154.
- WEIDINGER, T., SZ. SIMON, J. MÁDLNÉ SZÖNYI & Á. BORDÁS, 2009. Uncertainties in the estimation of a shallow lake water budget. *Environmental Health and Humanity Issues in Down Danubian Region: Multidisciplinary Approach* (Edited by Mihailovic, D.T. and Miloradov, M.), World Scientific, New York, London, Singapore, 265–276.
- WIPFLER, E. L., K. METSELAAR, J. C. VAN DAM, R. A. FEDDES, E. VAN MEIJGAARD, L. H. VAN ULFT, B. VAN DEN HURK, S. J. ZWART & W. G. M. BASTIAANSEN, 2011. Seasonal evaluation of the land surface scheme HTESSSEL against remote sensing derived energy fluxes of the Transdanubian region in Hungary. *Hydrology and Earth System Sciences* **15**: 1257–1271.
- ZILITINKEVICH, S. S., K. D. KREIMAN & A. I. FELZENBAUM, 1988. Turbulence, heat exchange and self-similarity of the temperature profile in a thermocline (In. Russ.). *Doklady Akademii Nauk SSSR* **300**: 1226–1230.
- ZLINSZKY A., MOLNÁR G. & SZÉKELY B., 2010. A Balaton vízmélységének és tavi üledékvastagságának térképezése vízi szeizmikus szelvények alapján. *Földtani Közlemény* **140**: 429–438.

Érkezett: 2014. szeptember 08

Javítva: 2014. december 02

Elfogadva: 2014. december 05



**AZ AMURI KAGYLÓ, MINT AZ INVAZÍV KAGYLÓK
MEGTELEPEDÉSÉRE ALKALMAS FELÜLET
(ELŐZETES EREDMÉNYEK)**

Balogh Csilla*¹, Csaba Judit¹, Kovács Zsófia², G.-Tóth László¹, Serfőző Zoltán¹

¹MTA Ökológiai Kutatóközpont, Balatoni Limnológiai Intézet, 8237 Tihany, Klebelsberg Kuno. u. 3.

²Pannon Egyetem, Környezetmérnöki Intézet, 8200 Veszprém, Egyetem u. 10.

*balogh.csilla@okologia.mta.hu

Kulcsszavak: *Sinanodonta woodiana*, élő aljzat, kövezés, *Dreissena*, abundancia

Kivonat: A Balaton egyes területein az iszapban nagyobb mennyiségben fordulnak elő *Unio* és *Anodonta* nagytestű kagylók, melyek közül az invazív amuri kagyló (*Sinanodonta woodiana*) a Keszthelyi-medencében az Unionidae nagytestű állomány több mint felét teszi ki. E kagylófajok megfelelő „aljzatként” szolgálnak, többek között az invazív *Dreissena* számára, mely így a köves parti zóna mellett az iszapos területeken is képes teret hódítani, nagyméretű telepeket létrehozni. A *Dreissena* szempontjából előnyös az élő aljzat, azonban a nagytestű kagylók szempontjából csak negatív hatást (kompetíció a táplálékért, az iszapban való mozgásuk akadályoztatása stb.) jelentenek a rajtuk kitelepedő kagylócsomók. Számos tóban, így a Balatonban a *Dreissena* kezdeti inváziója során a nagytestű állomány jelentős gyérülését tapasztalták. Jelen kutatás célja az amuri kagylón meglepedett makrogerinctelen élőbevonat mennyiségi alakulásának nyomon követése és a kövezés élőbevonatával való összevetése. Munkánkban összehasonlítottuk a két, egymással versengő *Dreissena* faj, az évtizedek óta jelenlévő *D. polymorpha* és a pár éve megjelenő *D. bugensis* denzitását, relatív abundanciáját e felületeken. 2009, 2012 és 2013 júliusban Keszthelyen a köves parti zónából emeltünk ki köveket és a partmenti iszapos mederfenékről gyűjtöttünk amuri kagylókat. A bevonat eltávolítása után meghatároztuk a kövek és a kagylók teljes héjfelületét majd eltávolítottuk az élőbevonatot, alkoholban fixáltuk, majd meghatároztuk a kitelepedett makroszkópikus gerincteleneket, kalkuláltuk az összegyedszámot, a *Dreissena* fajok relatív abundanciáját, denzitását. Eredményeink szerint a *Dreissena* kitelepedésének kedvezőbb az élő aljzat, mint a kövezés, és a két *Dreissena* faj közül a *D. polymorpha* fordul elő nagyobb arányban a kagylóhéj felületén. Az aljzat típusa mellett a mélység is jelentősen befolyásolta a *Dreissena* denzitását és relatív abundanciáját. Az amuri kagylón az egyéb kitelepedett makroszkópikus vízi gerinctelenek relatív abundanciája és a fajgazdagság kisebbnek mutatkozott, mint a köves parti zóna bármely mélységből vett kővén.

Bevezetés

A Balaton egyes területein az iszapban nagyobb mennyiségben fordulnak elő nagytestű kagylók, *Unio* és *Anodonta* fajok, nagy arányban amuri (*Anodonta woodiana*, LEA 1834, vagy *Sinanodonta woodiana*, BOGATOV & SAYENKO, 2002) kagylók. E kagylófajok megfelelő „aljaztként” szolgálnak, többek között az invazív *Dreissena* (*D. polymorpha* és *D. bugensis*) számára, mely így a köves parti zóna mellett az iszapos területeken is képes teret hódítani és nagyméretű telepeket létrehozni. A táplálékért (szelektív szűrés, közel azonos algapreferencia) folytatott kompetíció, a nagytestű kagyló folyamatos helyváltogatása, héjmozgása nem előnyös a *Dreissena* számára, zavarja a szűrésben, jelentősen csökkentve szűrési aktivitását (BAKER & HORNBAACH, 1997; BAKER & LEVINTON, 2003; SCHWALB & PUSCH, 2007). A kövezésen élő *Dreissena*-kal szemben, a nagytestű kagylókon élőknek nagyobb az oxigénfelvétele és ammónium kibocsátása és alacsonyabb a szénhidrát és zsírtartalma (BAKER & HORNBAACH, 2008). Mindazonáltal a nagytestűek héjának kémiai összetétele, morfológiája, a felületen kialakult biofilm, az állat által kibocsátott metabolitok, valamint a kagylótest körül kialakult hidrodinamikai viszonyok vonzzák a *Dreissena*-t, megtelepedésre alkalmasabb felületet nyújtva, mint a kövezés (PAWLIK, 1992; RODRIGUEZ *et al.*, 1993; TOONEN & PAWLIK, 1994; WAINMAN *et al.*, 1996; WALTERS *et al.*, 1997; DAHMS *et al.*, 2004). Amíg a kitapadó *Dreissena* lárvák számára a túlélés (megtelepedés sikeressége) szempontjából előnyös a nagytestű kagyló nyújtotta felület, addig a nagytestű kagyló számára hátrányt jelent a rajta tömegesen megtelepedő *Dreissena*. A *Dreissena*-val borított héj stresszt okoz, kedvezőtlenül hat az állat mozgására (a hullámok könnyebben kimozgathatják), táplálkozására (akadályozza a szűrést), növekedésére és szaporodására, mely végső soron a nagytestű állomány gyérüléséhez vezet (HAAG *et al.*, 1993; RICCIARDI *et al.*, 1996; BAKER & HORNBAACH, 2000). A *Dreissena* inváziója többek között a Balatonban (ENTZ & SEBESTYÉN, 1942) és számos észak-amerikai víztestben is hozzájárult a nagytestű kagylóállomány jelentős gyérüléséhez (SCHLOSSER & KOVALAK, 1991; GRIFFITS, 1993; HAAG *et al.*, 1993; NALEPA & SCHLOSSER, 1993; GILLIS & MACKIE, 1994; RICCIARDI *et al.*, 1996; SCHLOSSER *et al.*, 1996; STRAYER & SMITH, 1996). Mindhárom vizsgált faj invazív természetű és a Balatonban az utóbbi évtizedben jelentek meg. Legkorábban a vándorkagyló 1932-ben (*D. polymorpha*), majd az amuri kagyló 2002 körül és végül a kvagga kagyló az utóbbi években, 2008-ban.

Jelen kutatás célja az amuri kagylón megtelepedett makrogerinctelen élőbevonat mennyiségi alakulásának nyomon követése és a kövezés élőbevonatával való összevetése. Az invazív amuri kagyló a Keszthelyi-medencében az Unionidae nagytestű állomány összes biomasszájának 50–80 %-át is elérheti (BENKŐ-KISS *et al.*, 2012), így feltételezhetően jelentős mennyiségű, ideális felszín a *Dreissena* megtelepedésére. Mivel nyaranta az amuri kagyló tömeges pusztulását észlelték a Balatonban (megfigyelés), ezért, mint oki tényező, ebből a szempontból is érdekes a *Dreissena* kagylóhéjon való kolonizációjának vizsgálata. Munkánkban összehasonlítottuk a két, egymással versengő *Dreissena* faj, az évtizedek óta jelenlévő *D. polymorpha* és a pár éve megjelenő *D. bugensis* denzitását, relatív abundanciáját a fent említett felületeken.

Anyag és módszer

A keszthelyi „Libás” strandon, a partmenti mederfenékről élő amuri kagylókat gyűjtöttünk 3-6 párhuzamban (közel 50 db állat). Párhuzamosan a kagylóhéj-bevonat mintavétellel, a köves parti zónából három-három követ emeltünk ki a partot erősítő kőszórásból: a vízfelszín közeléből, 5-10 cm mélységből (vf), valamint a kőszórás aljából, a me-

derfenékről (mf). A mintákat 2009-ben, valamint 2012 és 2013 júliusában vettük a két aljzattípusról. A júliusi mintavételeink mindhárom évben megelőzték a tömeges amuri kagylópusztulást (adott években július közepén fordult elő). A bevonat eltávolításának és a minta feldolgozásának módja mindkét aljzat típusnál azonos volt, és az eltávolított bevonat részét képezte az egymáson kitelepedő *Dreissena* is. A bevonatot éles késsel és kefével távolítottuk el, majd 300 µm-es szitán való szűrés után 70%-os alkoholban tartósítottuk. A bevonattól megtisztított kövek és száraz amuri kagylók felületét papírra rajzoltuk, s egységnyi papír (10x10 cm) tömegének ismeretében, a tömegarányokból kalkuláltuk a kövek és a kagylók mindkét teknőjének teljes héjfelületét. A denzitás adatoknál figyelembe kell venni, hogy a nagytestű kagylók és a kövek esetén a megtelepedésre alkalmas terület nem azok teljes felülete, azaz az értékek nem tőfelület egységben vannak kifejezve, hanem az aljzatként szolgáló felület teljes nagyságára vannak kalkulálva. Nagytestű kagylók esetén mindössze a teljes héjfelület kb. 15-20 %-a emelkedik ki az iszapból (BENKŐ-KISS szóbeli közlés) és alkalmas a *Dreissena* kolonizációjára. A kövezés esetén pedig a kövek egymással és a mederfenékkal való érintkezési felülete alkalmatlan a kitelepedésre. A kitelepedett makroszkópikus gerinctelen állatokat sztereomikroszkóp alatt azonosítottuk, számláltuk. A minták feldolgozását követően, a különböző felületek, ill. időpontok függvényében kalkuláltuk az összegyedszámot (összes makrogerinctelen denzitása), a *Dreissena* fajok denzitását, egymáshoz viszonyított relatív abundanciáját, valamint a fajgazdagságot. 2013 során lemértük az 58 darab nagytestű *Anodonta*, és a héján az élőbevonatot alkotó *Dreissena* tömegét.

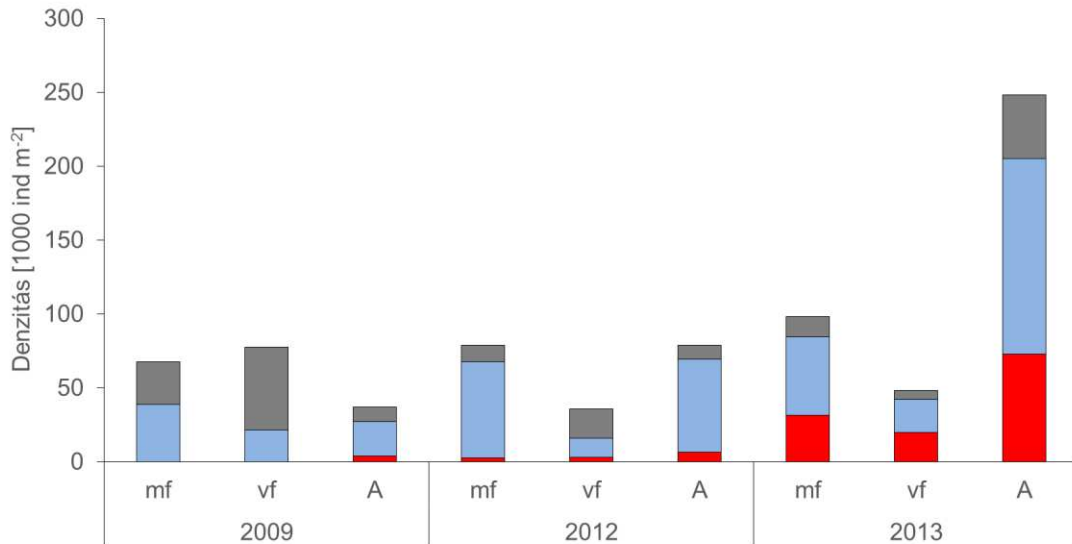
Az adatok statisztikai elemzéséhez varianciaanalízist (ANOVA) és Pearson-féle korrelációanalízist használtunk. Az új *Dreissena* faj megjelenését követő denzitás és abundancia növekedésének vizsgálatához ANOVA-t, a nagytestű kagyló tömege és a rajta kolonizált bevonat tömege közötti összefüggés erősségének kimutatásához pedig Pearson-féle korrelációanalízist használtunk.

Eredmények

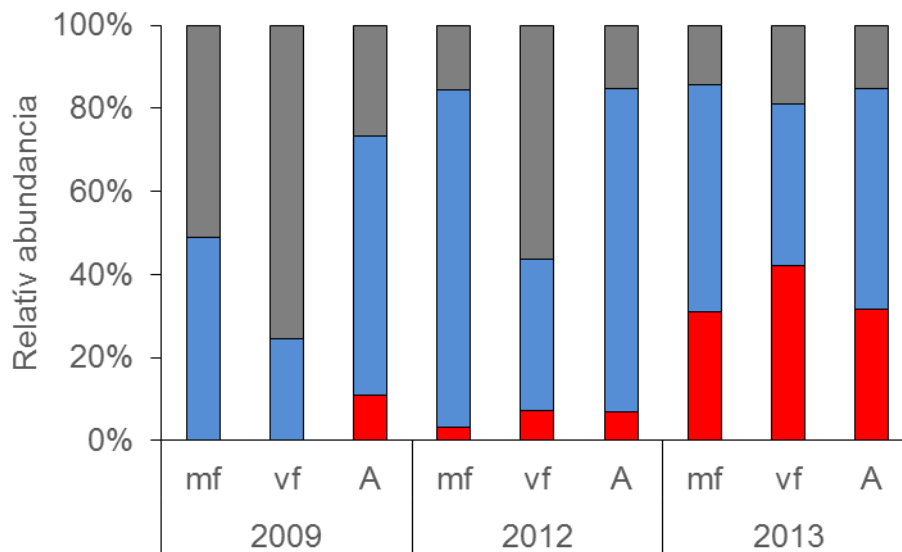
Nem találtunk különbséget az amuri kagylón és a kövezésen megtelepedett makrogerinctelenek denzitása között 2009-ben és 2012-ben, ugyanakkor 2013-ban számottevően nagyobb volt a makrogerinctelenek denzitása az amuri kagylón (meghaladta a kétszeres értéket), mint a mederfenék közeli kövezésen (**1. ábra**).

A *Dreissena* fajokon kívüli makroszkópikus gerinctelenek közül nagyobb gyakorisággal, jelentősebb arányban (>5%), előforduló fajok és taxonok a kövezésen a Chironomidae, a *Chelicorophium curvispinum*, a Cyclopoidae, a *Dikerogammarus sp.*, a Harpacticoidae, a Hydracarina, a Nematoda, az Oligochaeta és a *Fredericella sultana*; az amuri kagyló héján pedig a Chironomidae, a *Corophium curvispinum*, a Nematoda és az Oligochaeta.

A *Dreissena* fajok relatív abundanciája az amuri kagyló felületén minden vizsgált évben meghaladta az egyéb makrogerinctelenek relatív abundanciáját. 2009-ben a kövezésen (mindkét mélységben) a *Dreissena* relatív abundanciája számottevően kisebb volt, mint az amuri kagylóhéjon, azonban 2012-ben és 2013-ban a *Dreissena* relatív abundanciája mindegyik felületen, mindkét mélységben nőtt. A három év során a mederfenék közelében jelentősebb volt a *Dreissena* relatív abundanciája az egyéb makrogerinctelenekhez képest, ugyanakkor 2013-ban a két mélységből származó minták közti különbség jelentősen csökkent. 2013-ra a nem kagyló makrogerinctelen fajok relatív abundanciája mindkét mélységben, mindkét aljzattípuson igen csekély volt (**2. ábra**).



1. ábra. Az aljzatokon megtelepedő makroszkópikus vízi gerinctelenek denzitása a vizsgálati években (2009, 2012, 2013. július). *Jelmagyarázat:* piros - *D. bugensis*, kék - *D. polymorpha*, szürke – Egyéb, (*Dreissenán* kívüli) fajok; mf: mederfenék közeli kövek, vf: vízfelszín közeli kövek, A: amuri kagyló.

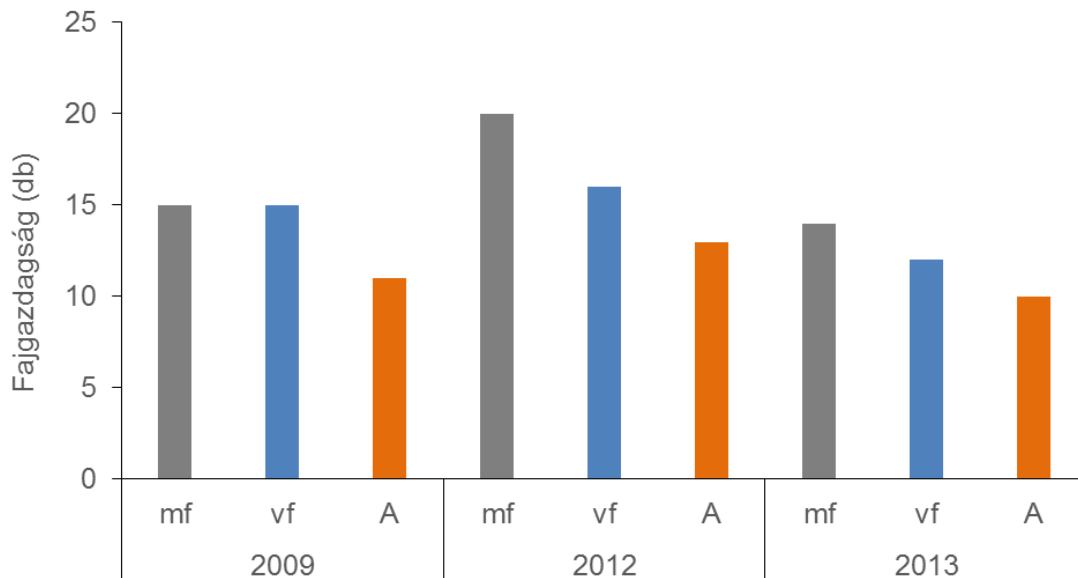


2. ábra. Az aljzatokon megtelepedő makroszkópikus vízi gerinctelenek relatív abundanciája (%) a vizsgálati években (2009, 2012, 2013. július). *Jelmagyarázat:* piros - *D. bugensis*, kék - *D. polymorpha*, szürke – Egyéb, (*Dreissenán* kívüli) fajok; mf: mederfenék közeli kövek, vf: vízfelszín közeli kövek, A: amuri kagyló.

A *Dreissena* fajok közül mindkét aljzat esetén a *D. polymorpha*-nak nagyobb a denzitása, relatív abundanciája (**2. ábra**). Annak ellenére, hogy a *D. bugensis* relatív abundanciája és denzitása 2009-ről 2013-ra szignifikánsan nőtt (ANOVA, $p < 0,01$), 2013-ban is csekélyebb mennyiségben (denzitás) és arányban (relatív abundancia: $38 \pm 5,8\%$) volt jelen, mint a *D. polymorpha*.

Az amuri kagyló, mint az invazív kagylók megtelepedésére alkalmas felület

A kövezés fajgazdagsága mindkét mélységben jelentősebb volt, mint a kagylóhéj felületén. A kövezés két mélységét vizsgálva 2009-ben a vízfelszín közeli kövezésen, 2012-, és 2013-ban pedig a mederfenék közelében volt nagyobb a fajgazdagság. Az aljzat típusa és a különböző mélységből származó minták összehasonlítása eredményeként, a 2009-es évhez képest kisebb volt a különbség a fajgazdagságban 2012-ben és 2013-ban.



3. ábra. Az aljzatokon megtelepedő makroszkópikus vízi gerinctelenek fajszerelmének eloszlása a különböző aljzat típusokon (2009-2013). *Jelmagyarázat:* mf: mederfenék közeli kövek, vf: vízfelszín közeli kövek, A: amuri kagyló.

Szoros összefüggést, pozitív korrelációt találtunk a nagytestű kagyló tömege és a rajta kolonizált bevonat tömege között (Pearson-féle korreláció 0,0889; $p=0,01$). 2012-ben, annak ellenére, hogy jelentősen kisebb volt a nagytestű kagylók felületén megtelepedő *Dreissena* denzitás, jóval nagyobb mértékű (300 kg) volt az amuri kagylók pusztulása, mint 2013-ban (néhány kg, FÜSTÖS, 2013; saját megfigyelés). A tényleges pusztulás azonban ennél jóval nagyobb lehetett, mivel a friss, -üres, belső élőbevonat nélküli- héjak a vízfenéken kb. 20%-os biomassza veszteségre utaltak, mely pár tucattal is lehetett a Keszthelyi-öbölben (BENKŐ-KISS szóbeli közlés).

Megbeszélés

A *Dreissena* denzitása a nagytestű kagylón nagyobbak mutatkozott, mint a köves parti zóna bármely mélységből vett kövén. Mindebből arra következtethetünk, hogy a kagyló kitelepedésének kedvezőbb az élő aljzat. SHIRLEY & HORNBACH (2008) is azt feltételezték, hogy a nagytestű kagylók alkalmasabb felületet jelentenek a megtelepedésre, mint a kövezés, mivel itt jelentősen kisebb a *Dreissena* mortalitása.

Az élő aljzat elsősorban a *D. polymorphanak* kedvez a *D. bugensis*-szel szemben. Feltételezhetően ennek oka lehet az is, hogy az előbbinek erősebb a biuszufonala, stabilabb rögzülést tesz lehetővé az iszapban mozgó élő felületen (PEYER *et al.*, 2009). A *D. bugensis* inváziója eltérést mutat a tó mélyebb és sekélyebb területei esetén (BALOGH *et al.*, 2013). Keszthelyen a mélyebb területekhez képest a köves parti zónában a *D.*

bugensis lassabb inváziója révén csak 2013-ban érte el a maximumát, ekkor a *Dreissena* populáció közel 2/3-át alkotta (BALOGH et al., 2013).

Az aljzat típusa mellett a mélység is jelentősen befolyásolja a *Dreissena* relatív abundanciáját, mely a többi makrogerinctelen fajhoz képest a nagyobb mélységben nagyobb denzitással fordult elő. Ugyanakkor 2013-ra a *D. bugensis* inváziójának köszönhetően (BALOGH et al., 2013) a vízfelszín közelében is jelentősen megnőtt a *Dreissena* denzitása. Mindehhez feltehetően hozzájárult, hogy a 2012-ben szárazra került kövezés 2013-ban ismét víz alá került, és mint új, csupasz felület, jelentős megtelepedésre ideális aljzat volt a *Dreissena* számára (BALOGH et al., 2008).

Az iszapban élő nagytestű kagylók héjfelületén kialakuló speciális életfeltételekhez feltehetően kevesebb élőlény tud alkalmazkodni, ebből adódóan a fajgazdagság is kisebb, mint a kövezésen. A kagylóhéjon domináns, tömegesen megjelenő *Dreissena*, mint inváziós faj, vélhetően a többi felülethez hasonlóan (BALOGH et al., 2008), kiszorítja az egyéb makrogerinctelen fajokat.

Az amuri kagylókra telepedett bevonat tömege arányos volt a kagylók méretével, mellyel ellentétben, a köves parti zónában végzett öt éves monitoring alapján, a kisebb köveken nagyobb denzitást tapasztaltunk (BALOGH et al., 2008).

Az amuri kagyló hirtelen, tömeges pusztulásának eddig feltételezett oka a víz és iszap (25°C) hőmérsékletének tartós felmelegedése, mely előidézhetheti az *Unionicola aculeata* víziatka elszaporodását a kagyló szövetében (KISS, 1990; BENKŐ-KISS et al., 2012; SZIE-AOTK Parazitológiai és Állattani Tanszéke, Halkórtan- és Parazitológia témacsoportjának kutatói, 2010). Összehasonlítva a különböző években (2012, 2013) észlelt kagylópusztulások mértékét, és a kagyló felületén a pusztulást megelőző bevonatot, azt találtuk, hogy a nagytestű kagyló héjára kolonizált vándorkagyló mennyisége nem meghatározó a pusztulás mértékére nézve. E következtetés megerősítéséhez további célzott vizsgálat szükséges.

Köszönetnyilvánítás

Köszönetet mondunk Starkné Mecsnóbel Ildikó, Szabó Henriette és Polgárdiné Klein Tünde asszisztensek segítségéért, valamint a MEH 150002, a OTKA-CNK 80140, a TÁMOP-4.2.2.A-11/1/KONV-2012-0038 és a TÁMOP-4.2.2.A-11/1/KONV-2012-0064 projekt pénzügyi támogatásáért.

Irodalom

- BAKER, S. M. & D. J. HORNBACH, 1997. Acute physiological effects of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) infestation on two unionid mussels. *Actinonaias ligamentina* & *Amblema plicata*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **54**: 512-519.
- BAKER, S. M. & D. J. HORNBACH, 2000. Physiological Status and Biochemical Composition of a Natural Population of Unionid Mussels (*Amblema plicata*) Infested by Zebra Mussels (*Dreissena polymorpha*). American Midland Naturalist **143**: 443-452.
- BAKER, S. M. & D. J. HORNBACH, 2008. Zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) attached to native mussels (Unionidae) or inanimate substrates: comparison of physiological rates and biochemical composition. American Midland Naturalist **160**: 20-28.

- BAKER, S. M. & J. S. LEVINTON, 2003. Selective feeding by three native North American freshwater mussels implies food competition with zebra mussels. *Hydrobiologia* **505**: 97-105.
- BALOGH, CS., I. B. MUSKÓ, L. G.-TÓTH & L. NAGY, 2008. Quantitative trends of zebra mussels in Lake Balaton (Hungary) in 2003-2005 at different water levels. *Hydrobiologia* **613**: 57-69.
- BALOGH, CS., J. NÉDLI, SZ. PURGEL, Á. MAJOR & L. G.-TÓTH, 2013. Evidence for the appearance and following the early colonization dynamics of *Dreissena bugensis* in Lake Balaton. In: International Congress of Limnology (SIL) XXXII Congress, Budapest (Hungary), 2013. augusztus 4-9., Előadás absztrakt.
- BENKŐ-KISS Á., FERINCZ. Á., KOVÁTS N., PAULOVITS G., 2012. Az amuri kagyló (*Sinanodonta woodiana* LEA, 1834) balatoni elterjedésének vizsgálata. *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* **28**: 09–15.
- BOGATOV, V., & E. M. SAYENKO, 2002. On the structure and systematic position of the genus *Sinanodonta* (Bivalvia, Unionidae). *The Bulletin of the Russian Far East Malacological Society* **7**: 85–93.
- DAHMS, H. U., S. DOBRETsov & P. Y. QIAN, 2004. The effect of bacterial and diatom biofilms on settlement of the bryozoan *Bugula neritina*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **313**: 191-209.
- ENTZ G. & SEBESTYÉN O., 1942. A Balaton élete. Magyar Természettudományi Társaság, Budapest: 366 pp.
- FÜSTÖS G., 2013. Balatoni Halgazdálkodási Zrt., 2013. aug. 1, Web Hírek, http://travelo.hu/hirek/2013/08/01/kisebb_kagylopusztulas_a_balatonon/
- GILLS, P. L. & G. L. MACKIE, 1994. Impact of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, on populations of Unionidae (Bivalvia) in Lake St. Clair. *Canadian Journal of Zoology* **72**: 1260-1271.
- GRIFFITHS, R. W., 1993. Effects of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) on the benthic fauna of Lake St. Clair. In: T. F. Nalepa & D. W. Schloesser (eds.) *Zebra mussels: Biology, Impacts, Control*. Lewis Publishers, Boca Raton: 415-437.
- HAAG, W. R., D. J. BERG & D. W. GARTON, 1993. Reduced survival and fitness in native bivalves in response to fouling by the introduced zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in western Lake Erie. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **50**: 13-19.
- KISS Á., 1990. Az amuri kagyló (*Anodonta woodiana woodiana* Lea, 1834) (UNIONIDAE) szaporítása, növekedése és biomasszája. Kandidátusi értekezés, GATE Trópusi és Szubtrópusi tanszék: 1-54 pp.
- NALEPA, T. F. & D. W. SCHLOESSER, 1993. *Zebra mussels: biology, impacts and control*. Lewis Publishers, Boca Raton, Ann Arbor, London, Tokyo: 1-810 pp.
- PAWLIK, J. R., 1992. Chemical ecology of the settlement of benthic marine invertebrates. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* **30**: 273-335.
- PEYER, S. M., A. J. MCCARTHY & C. E. LEE, 2009. Zebra Mussel anchor byssal threads faster and tighter than quaga mussel in flow. *The Journal of Experimental Biology* **212**: 2027-2036.
- RICCIARDI, A., F. G. WHROISKEY & J. B. RASMUSSEN, 1996. Impact of the *Dreissena* invasion on native unionid bivalves in the upper St. Lawrence River. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **53**: 1434–1444.
- RODRIGUEZ, S. R., F. P. OJEDA & N. C. INESTROSA, 1993. Settlement of benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series* **97**: 193-207.

- SCHWALB, A. N. & M. T. PUSCH, 2007. Horizontal and vertical movements of unionid mussels in a lowland river. *Journal of the North American Benthological Society* **26**: 261-272.
- SCHLOESSER, D. W. & W. P. KOVALAK, 1991. Infestation of unionids by *Dreissena polymorpha* in a power plant canal in Lake Erie. *Shellfish Research* **10**: 233-359.
- SCHLOESSER, D. W., T. F. NALEPA & G. L. MACKIE, 1996. Zebra mussel infestation of unionid bivalves (Unionidae) in North America. *American Zoologist* **36**: 300-310.
- SHIRLEY M. B. & D. J. HORNBAACH, 2008. Zebra Mussels (*Dreissena Polymorpha*) Attached to Native Mussels (Unionidae) or Inanimate Substrates: Comparison of Physiological Rates and Biochemical Composition. *The American Midland Naturalist* **160**: 20-28.
- STRAYER, D. L. & L. C. SMITH, 1996. Relationships between zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) and unionid clams during the early stages of the zebra mussel invasion of the Hudson River. *Freshwater Biology* **36**: 771-779.
- SZIE-AOTK Parazitológiai és Állattani Tanszéke, Halkórtan- és Parazitológia témacsoportjának kutatói, 2010. http://mta.hu/iv_osztaly_hirei/viziatka-veszelyeztetesi-az-amuri-kagylokat-129748
- TOONEN, R.J. & J. R. PAWLIK, 1994. Foundations of gregariousness. *Nature* **370**: 511-512.
- WAINMAN, B. C, S. S. HINKS KAUSHICK & G. L. MACKIE, 1996. Biofilm and substrate preference in the dreissenid larvae of Lake Erie. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **53**: 134-140.
- WALTERS, L. J., M. G. HADFIELD & K. A. DEL CARMEN, 1997. The importance of larval choice and hydro dynamics in creating aggregations of *Hydroides elegans* (*Polychaeta: Serpulidae*). *Invertebrate Biology* **116**: 102-114.

Érkezett: 2014. október 07
Javítva: 2014. december 07
Elfogadva: 2014. december 11

Ecology of Lake Balaton/ A Balaton ökológiája

MTA BLKI Elektronikus folyóirata
2014. 2(1): 51-61.



A BALATONI AMURI KAGYLÓ (*SINANODONTA WOODIANA*) ÉS A KIS TAVI KAGYLÓ (*ANODONTA ANATINA*) SZŰRÉSÉNEK ÖSSZEHASONLÍTÁSA

**Bárdos Gergő¹, Hubai Katalin Eszter¹, Padisák Judit^{1,2}, Bókony Veronika³,
Balogh Csilla^{4*}**

¹Pannon Egyetem, Környezettudományi Intézet, Limnológia Intézeti Tanszék,
8200 Veszprém, Egyetem utca 10.

²MTA-PE Limnoökológiai Kutatócsoport, 8200 Veszprém, Egyetem u. 10.

³MTA ATK NÖVI "Lendület" Evolúciós Ökológiai Kutatócsoport, 1022 Budapest,
Herman Ottó út 15.

⁴MTA Ökológiai Kutatóközpont, Balatoni Limnológiai Intézet, 8237 Tihany,
Klebelsberg Kuno u. 3.

*balogh.csilla@okologia.mta.hu

Kulcsszavak: invazív faj, gyors terjedés, szűrés, ökológiai változás

Kivonat: Az amuri kagyló (*Sinanodonta woodiana*) feltehetően távol-keleti növényevő és szűrőtáplálkozású halak 1962-es telepítésekor került be a magyarországi vizekbe, először azonban 1984-ben írták le jelenlétét hazánkban. A faj eredeti géncentrumának az Amur és a Jangce folyókat tekintik. Igen gyors növekedésű, invazív, nagytestű kagylófaj, akár a 30 cm-es hosszúságot is elérheti. Gyors terjedésre képes, amit a magas reprodukciós potenciál mellett az is elősegít, hogy halszállítmányokkal terjed, mivel lárvája a halakon élőszködik. Magyarországon legnagyobb tömegben a Körös Szarvas melletti holtágaiban található, ahol tömegük a honos fajokkal együtt helyenként meghaladja a 25-50 tonnát hektáronként, melyhez hasonlóan magas biomaszát értéket édesvízi kagylók esetén még nem mértek. Napjainkban, a Balaton Keszthelyi-medencéjének egyes területein a kagyló populáció felét már e faj állományai alkotják. Ez az ellenálló, széles ökológiai tűrőképességű faj veszélyt jelenthet az őshonos kagylófajokra. Munkánk során a *S. woodiana* szűrését vizsgáltuk, párhuzamosan egy hazai vizekben megtalálható őshonos fajjal, a kis tavi kagylóval (*Anodonta anatina*). A mérésekhez 3 méretcsoportot alakítottunk ki (7-10, 10-13; 13-15 cm). A szűrés mérésére ismert koncentrációjú élesztő (*Saccharomyces cerevisiae*) szuszpenziót használtunk. A méréseket 11-13, 18-20, és 23-25 °C-os vízhőmérsékleten végeztük el. A kísérlet alatt az állatok aktívan szűrték. A mérések során a *S. woodiana* szűrési rátája minden hőmérsékleten jelentősebb volt, mint az *A. anatina*-é, ez a különbség a nagyméretű egyedek esetén mutatkozott szignifikánsnak. Mindkét faj szűrése a hőmérséklet csökkenésével együtt csökkent. A *S. woodiana* intenzívebb szűrése elősegítheti a faj terjedését, azonban ökológiai hatásainak megismeréséhez további vizsgálatok szükségesek.

Bevezetés

A biológiai inváziók napjainkban megoldatlan, a klímaváltozáshoz hasonló mértékű természetvédelmi, ökológiai problémát jelentenek, a biodiverzitás elvesztésének legfontosabb okai lehetnek. Az inváziós kagylófajok közül a *Dreissena* és *Corbicula* fajok mellett az amuri kagyló (*Sinanadonta woodiana* (LEA, 1834) BOGATOV & SAYENKO, 2002) agresszív inváziója világviszonylatban kiemelkedő. Mértéktelen elszaporodásuk őshonos fajok visszaszorulásához, eltűnéséhez, intenzív szűrő tevékenységük pedig az ökoszisztémák anyagforgalmának és energiaáramának jelentős módosulásához vezet.

Az Unionidae családba tartozó gyors növekedésű, nagytestű amuri kagyló Kelet-, Dél-Kelet Ázsiából (PAULOVIC *et al.*, 2006) származik, a Hanka tavat és az Amur folyót tekintik eredeti géncentrumának (MOUTHON, 2008), Kínában édesvízi gyöngytermelésre is használják (BERAN, 2008).

Nagyon gyors terjedésre képes, amit a magas reprodukciós potenciál és növekedési ráta mellett az is elősegít, hogy halszállítmányokkal terjed (KISS, 1990). Az Unionidae családba tartozó kagylók ektoparazita lárvájának (kajmacsos lárvák, glochidium) fejlődése a halak kopolyúüregeiben és uszonyain általában 1-5 hétig tart (BERAN, 2008; WOOD, 1974; DUDGEON-MORTON, 1984; KAT, 1982; GIUSTI *et al.*, 1975;).

Európában első példányát Romániában, halastavak környékén találták (SÁRKÁNY-KISS, 1986). Ma Európa-szerte megtalálható és az elmúlt években Amerikába is behurcolták (BOGAN *et al.*, 2011). Magyarországon először 1984-ben dokumentálták megjelenését, azonban korábban is már előfordult Gyulán, a vár körüli kis tóban (PETRÓ, 1984; PAULOVIC *et al.*, 2006). Feltehetőleg a távol-keletről betelepített halfajokkal (fehér busa – *Hypophthalmichthys molitrix*, pettyes busa – *H. nobilis*, amur – *Ctenopharyngodon idella*) (WELCOMME, 1981) került be hazánkba.

Legjelentősebb mennyiségben a Szarvas melletti Körös holtágakban található, ahol tömegük a honos fajokkal együtt helyenként meghaladja a 25-50 tonnát hektáronként, melyhez hasonló magas biomassa értéket édesvízi kagylók esetén itthon még nem tapasztaltak. Egy szarvasi holtágban történt lehalászás során, véletlenszerűen kiválasztott kb. 9 m²-es területről 22 db amuri kagylót (*A. woodiana*), 3 db tavi kagylót (*A. anatina*) és 1 db festőkagylót (*U. pictorum*) gyűjtöttek (KISS, 1990).

A Balatonban először 2006-ban dokumentálták a *S. woodiana* jelenétét a Keszthelyi-medencében (MAJOROS, 2006), de feltehetően már 2002 körül megjelent, és napjainkban a Keszthelyi-medencében részesedése az Unionidae nagytestű állomány összes biomasszájának 50–80 %-át is elérheti (BENKŐ-KISS, 2012).

Gyors terjedése és a hazai fajokhoz képest tágabb tűrőképessége miatt hamar domináns fajjává válhat az aljzatközösségben, ezzel megváltoztatva annak természetes összetételét és kiszorítva az őshonos kagylófajokat természetes élőhelyükről (KISS, 1990). Mindebből adódóan kiemelten fontos a faj környezetre gyakorolt hatásának nyomon követése. A *S. woodiana* terjedését megakadályozni nem lehet, ezért rendkívül fontos a kagyló ökológiájának és biológiájának ismerete, mert egyelőre elterjedésének következményeiről nem rendelkezünk ismeretekkel. Annak ellenére, hogy az állat számos helyen tömegesen elterjedt és intenzíven szűrő szervezet, világviszonylatban kevés a *S. woodiana* szűrésére vonatkozó adat (CHANGZI *et al.*, 2010; KIM *et al.*, 2011).

A kis tavi kagyló (*Anodonta anatina*) hazai vizeinkben megtalálható őshonos faj. Az *A. anatina* esetében a kisméretű kagyló szélessége a hosszúságához viszonyítva kicsi. Ennek valószínűleg az a magyarázata, hogy a keskeny test megkönnyíti a kisméretű állatnak, hogy kisebb erőfeszítéssel tudjon az iszapba húzódni, és vándorolni. Az *A. anatina* növekedése azonos feltételek mellett jóval lassabb, mint az *A. woodiana*-é (KISS, 1990). A Balatonra vonatkozóan az *A. anatina* szűréséről nem ismeretesek ada-

tok, nemzetközileg azonban találhatunk homogén algakultúrával és természetes fitoplanktonnal végzett kísérleteket, melyek a kis tavi kagyló szűrését vizsgálják (KRIGER & RIISGARD, 1988; PUSCH *et al.*, 2001; BONTES *et al.*, 2007).

Munkánk során célul tűztük ki, hogy adatokat szolgáltatassunk a Balatonban élő, invazív *S. woodiana* és a tóban őshonos kis tavi kagyló (*A. anatina*) szűrésére vonatkozóan, és összehasonlítsuk azokat a méret és a hőmérséklet függvényében.

Anyag és módszer

A kísérletekhez szükséges két kagylófaj (*S. woodiana*, *A. anatina*) példányait a Balatonban a Szigligeti-öbölben gyűjtöttük. A szűrési ráta meghatározását minkét fajnál összesen kilenc kísérleti variánsban (variánsoként három akvárium és akváriumként három egyed) végeztük el három hőmérsékleten (alacsony hőmérséklet: 11-13 °C; szobahőmérséklet: 18-20 °C; magas hőmérséklet: 23-25 °C) az állatok három mérettartományával (testhossz kicsi: 7-10 cm; közepes: 10-13 cm; nagy: 13-15 cm). Egyidejűleg párhuzamosan a két kagylófaj ugyanazon variánsával, hat akváriummal dolgoztunk, plusz egy kagylókat nem tartalmazó akvárium kontrollként szolgált. A kísérletek időtartama 7 óra volt, a filtrációs rátát egyedekre vonatkoztattuk.

További három kísérleti variánsban (két akvárium és akváriumként három egyed) szobahőmérsékleten megismételtük a két kagylófaj három mérettartományával a kísérletet 6 óra időtartamban. Ekkor lemértük minden egyes kagyló nedves (héjjal együtt) tömegét, ez alapján egységnyi nedves tömegre vonatkoztatott filtrációs rátát számoltunk.

A kísérleteket klimatizált helyiségben végeztük, az akváriumokban a víz térfogata 8 liter volt. Az állatokat levegőztetett csapvízben tartottuk, a kísérleteket megelőzően három napig adaptáltuk a kívánt hőmérsékleten, és éhezettük. A kísérletekhez meghatározott koncentrációjú (kezdeti koncentráció: 1 g l⁻¹) friss élesztő szuszpenziót (*Saccharomyces cerevisiae*) használtunk. A kísérleteket megelőzően ismert koncentrációjú élesztő szuszpenziókat készítettünk, melyeknek spektrofotométerrel (Metertech Inc. SP-8001 UV/VIS Spectrophotometer) megmértük az optikai denzitását (OD). Az ily módon kapott kalibrációs egyenes segítségével határoztuk meg az ismeretlen minták koncentrációját. A kagylók nélküli kontroll akváriumban mértük az élesztő ülepedését. A kísérletek során a nulladik, első, második, harmadik, ötödik és hetedik órában vettünk mintát. Az OD értéket a mintavétel után azonnal meghatároztuk. Az élesztő koncentráció változása a kísérletben a kagylók szűrése és az ülepedés eredménye. A mérések 9 és 17 óra között történtek, ezáltal nappali szűrési ráta értékeket kaptunk.

Mivel az *A. anatina* magyar neve kis tavi kagyló, a „kicsi” mérettartomány egyértelműsítése miatt az *A. anatina*-nál a tavi kagyló megnevezést használjuk.

A filtráció sebességén azt a vízmennyiséget értjük, melyet a kagylók egy óra alatt átszűrnek, amelyet a Williamsen (KASYMOV & LIKHODEYEVA, 1979) formulával számoltuk:

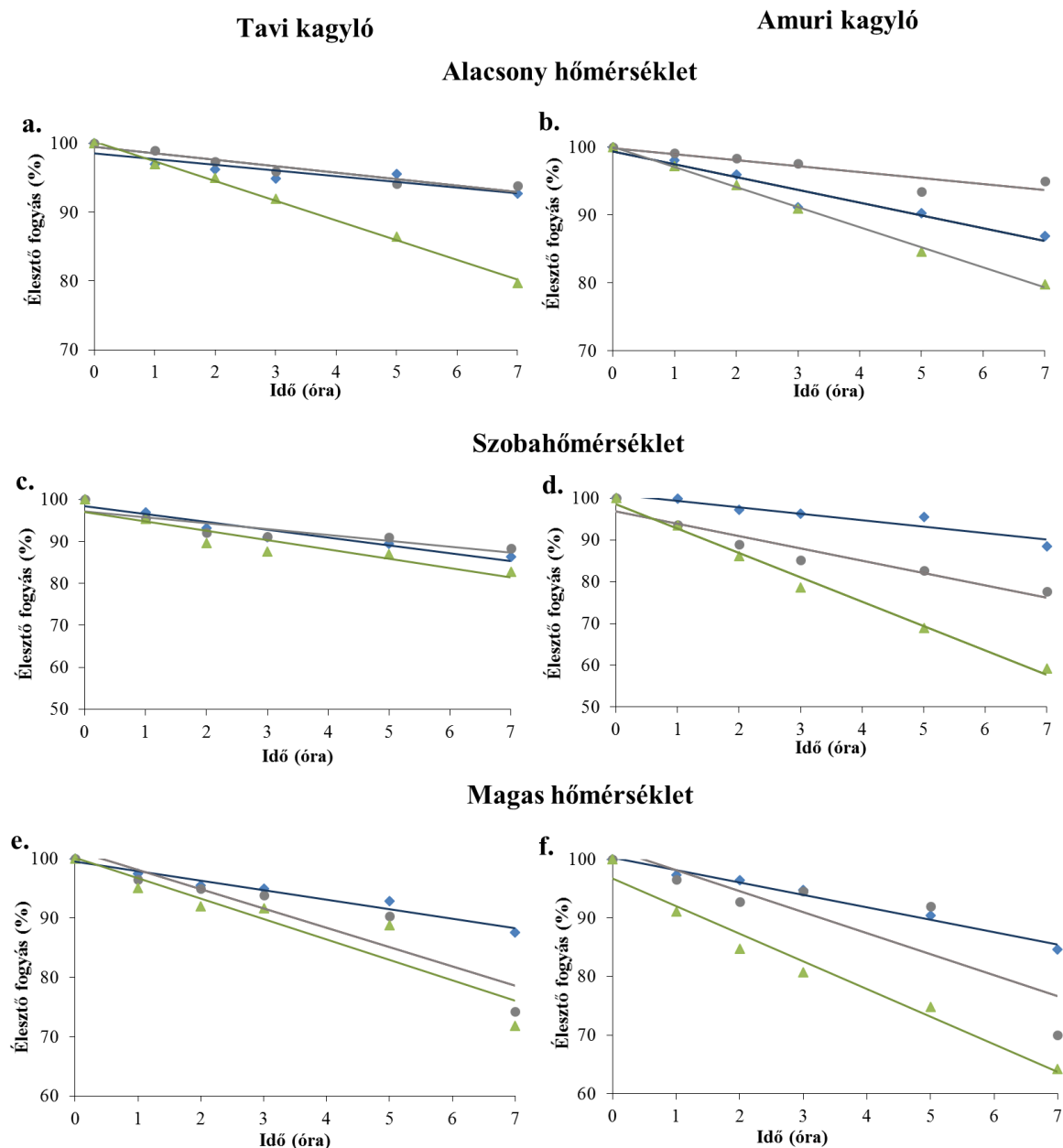
$$V = m * \frac{\ln(C_0) - \ln(C_t)}{t} - a$$

ahol: V = filtráció sebessége (l óra⁻¹), C_0 = anyag kezdeti koncentrációja (g l⁻¹);
 C_t = anyag t -edik időpontjában mért koncentrációja (g l⁻¹);
 t = időköz (óra);
 m = víz mennyisége (liter);
 a = korrekciós tényező, az ülepedés (g l⁻¹).

A statisztikai elemzéshez kevert lineáris modellt alkalmaztunk, a számításokat az R programmal végeztük.

Eredmények

A három hőmérsékleti tartományban végzett kísérletekben mindkét kagylófaj esetén az élesztő koncentrációja időben lineárisan csökkent, ami arra utal, hogy a kísérlet időtartama alatt a kagylók szűrése egyenletes volt (1. ábra és 1. táblázat). Az egyenesek meredeksége jól tükrözi az élesztőfogyás mértékét. Az élesztő koncentráció a kiindulási értékhez képest legnagyobb százalékban az amuri kagyló nagyméretű példányaival szobahőmérsékleten (1.d. ábra, 1.d. táblázat) és magas hőmérsékleten (1.f. ábra, 1.f. táblázat) végzett kísérletekben fogyott.



1. ábra. A két kagylófaj három méretcsoportjával (◆: Kicsi, ●: Közepes; ▲: Nagy) három hőmérsékleti tartományban végzett kísérletek során mért élesztő koncentrációk időbeli változása a kiindulási érték százalékában.

1. táblázat. Az élesztő koncentráció időbeli változására illesztett lineáris regressziós egyenletek (lásd: **1. ábra**) két kagylófaj három méretcsoportjával három hőmérsékleti tartományban végzett kísérletekben.

Tavi kagyló		Amuri kagyló	
Alacsony hőmérséklet			
a.	$y = -0,9309x + 99,502; R^2 = 0,9264$	b.	$y = -0,8791x + 99,884; R^2 = 0,8133$
	$y = -0,8336x + 98,567; R^2 = 0,8028$		$y = -1,878x + 99,361; R^2 = 0,9371$
	$y = -2,8628x + 100,27; R^2 = 0,9965$		$y = -2,9591x + 100,03; R^2 = 0,9973$
Szobahőmérséklet			
c.	$y = -1,3983x + 97,228; R^2 = 0,7854$	d.	$y = -1,5456x + 100,86; R^2 = 0,8945$
	$y = -1,8593x + 98,391; R^2 = 0,9271$		$y = -2,9538x + 96,85; R^2 = 0,9245$
	$y = -2,2294x + 97,07; R^2 = 0,8578$		$y = -5,8223x + 98,548; R^2 = 0,9901$
Magas hőmérséklet			
e.	$y = -1,6077x + 99,558; R^2 = 0,9632$	f.	$y = -2,1054x + 100,24; R^2 = 0,981$
	$y = -3,2539x + 101,4; R^2 = 0,8655$		$y = -3,5845x + 101,72; R^2 = 0,7679$
	$y = -3,449x + 100,22; R^2 = 0,8702$		$y = -4,7124x + 96,718; R^2 = 0,9678$

Az *A. anatina* filtrációs rátája alacsony hőmérsékleten (11-13°C) 13,6 - 293,4 ml ind⁻¹ óra⁻¹, a *S. woodiana*-é 31,1 és - 416,2 ml ind⁻¹ óra⁻¹ között változott a három mérettartományban. Ami az átlagértékeket illeti, megállapítható, hogy ezen a hőmérsékleten a két faj szűrési rátája nem mutat jelentős különbséget egyik mérettartományban sem, de ezen a hőmérsékleten legnagyobb élesztő fogyást a nagyméretű *S. woodiana* esetében kaptuk (**2.táblázat**).

Szobahőmérsékleten (18-20 °C) az *A. anatina* filtrációs rátája 4,1- 587,6 ml ind⁻¹ óra⁻¹, a *S. woodiana* 35,9 – 662,1 ml ind⁻¹ óra⁻¹ között változott a három mérettartományban. A filtráció sebessége nagyobb volt az invazív *S. woodiana*, mint az *A. anatina* esetében a közepes és nagyméretű egyedeknél, amit az átlagértékek is jól tükröznek (**2. táblázat**).

Magas hőmérsékleten (23-25 °C) az *A. anatina* filtrációs rátája 15,6 – 879,4 ml ind⁻¹ óra⁻¹ között változott a három mérettartományban, a *S. woodiana* esetében 3,3 – 545,7 ml ind⁻¹ óra⁻¹ volt ez az érték. Itt is az a tendencia látható, hogy a közepes és nagy egyedek esetében a *S. woodiana* minden órában többet szűrte, mint a tavi kagyló, míg a kis méretnél a tavi kagyló szűrte többet. Ami az átlagértékeket illeti, megállapítható, hogy a szobahőmérsékletet meghaladó körülmények között a tavi kagyló szűrési rátája lényegesen megnövekedett, az amuri kagyló esetében ez a növekedés nem volt szignifikáns (**2. táblázat**).

A kevert modelles elemzés esetén minden adat figyelembevételével a kísérletekben tapasztalt élesztőfogyást hasonlítottuk az ülepedéshez. Az ülepedéshez képest minden kagylós akváriumban gyorsabban fogyott az élesztő, azaz a kagylók aktívak voltak a kísérlet során. A kapott különbség az ülepedés és a kagyló filtráció sebessége között a *S. woodiana* mindhárom mérete esetében szignifikáns volt (kis, közepes, nagyméretű

egyedek egyenként: $p = 0,0166$; $0,0016$; $0,00001$), az *A. anatina*-nál viszont csak a nagyméretű egyedeknél ($p = 0,0119$).

Szobahőmérsékleten az élesztőmennyiség fogyasztásának sebessége a nagy méret esetében szignifikánsan különbözött a két faj között ($p < 0,001$) és hasonló tendencia volt megfigyelhető a közepes méret esetén is ($p = 0,075$), azonban kis méret esetén nem találtunk különbséget ($p = 0,648$). Alacsony és magas hőmérsékleten egyik méretkategóriában sem volt megfigyelhető statisztikailag szignifikáns különbség a két faj szűrési sebessége között. Ez adódhat a kis mintaszámból, ami miatt a látszólag erős különbségek nem minden esetben szignifikánsak.

2. táblázat. A két kagylófaj szűrési rátája három hőmérsékleti tartományban.

Alacsony hőmérséklet		Filtrációs ráta (ml ind ⁻¹ óra ⁻¹)		
Faj	Méret	Min.	Max.	Átlag±SD
Tavi kagyló	Kicsi	13,6	234,5	112,0± 60,1
	Közepes	25,4	199,4	108,5± 53,8
	Nagy	86,8	293,4	170,1± 54,3
Amuri kagyló	Kicsi	39,4	367,7	158,7± 93,9
	Közepes	31,1	362,0	116,6±103,7
	Nagy	77,6	416,2	183,6±101,0

Szobahőmérséklet		Filtrációs ráta (ml ind ⁻¹ óra ⁻¹)		
Faj	Méret	Min.	Max.	Átlag±SD
Tavi kagyló	Kicsi	4,1	365,3	123,9±107,2
	Közepes	30,0	392,0	139,0± 94,1
	Nagy	67,8	587,6	164,9±125,0
Amuri kagyló	Kicsi	44,8	520,2	131,0±113,4
	Közepes	35,9	573,8	200,6±148,8
	Nagy	145,3	662,1	324,9±133,7

Magas hőmérséklet		Filtrációs ráta (ml ind ⁻¹ óra ⁻¹)		
Faj	Méret	Min.	Max.	Átlag±SD
Tavi kagyló	Kicsi	21,2	210,6	127,2± 47,9
	Közepes	55,1	745,8	188,3±167,2
	Nagy	15,6	879,4	215,8±208,9
Amuri kagyló	Kicsi	8,6	335,2	142,2±78,3
	Közepes	3,3	331,0	141,3±100,6
	Nagy	101,3	545,7	284,1±114,6

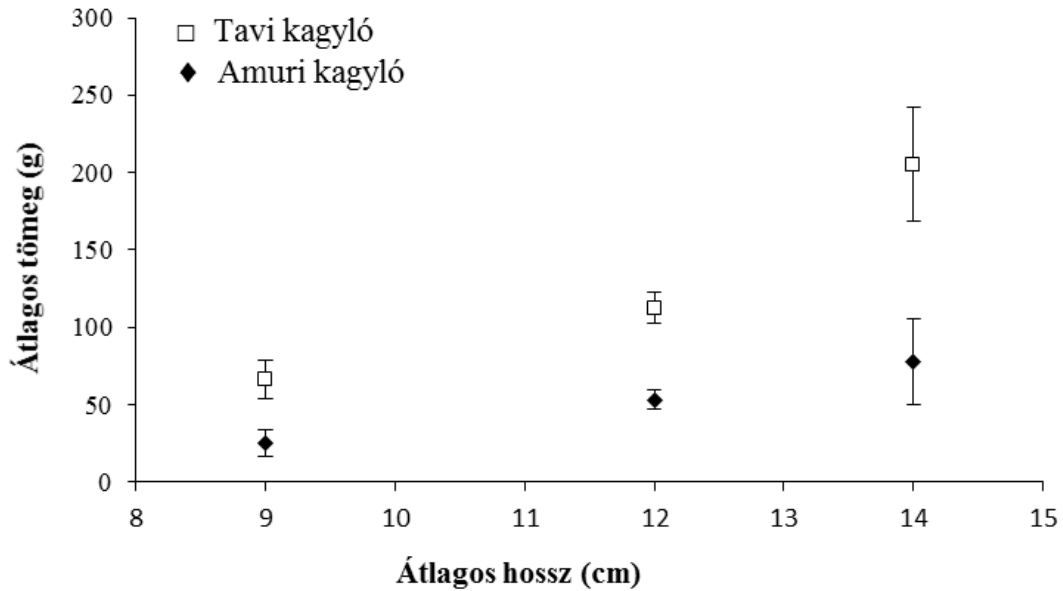
n = 15

A szobahőmérsékleten megismételt kísérletben felhasznált kagylók testhossz - testtömeg aránya jelentősen eltért a két faj között (**2. ábra**). Mindhárom méret esetében az *A. anatina* testtömeg értékei szignifikánsan nagyobbak voltak, mint a *S. woodiana*-é

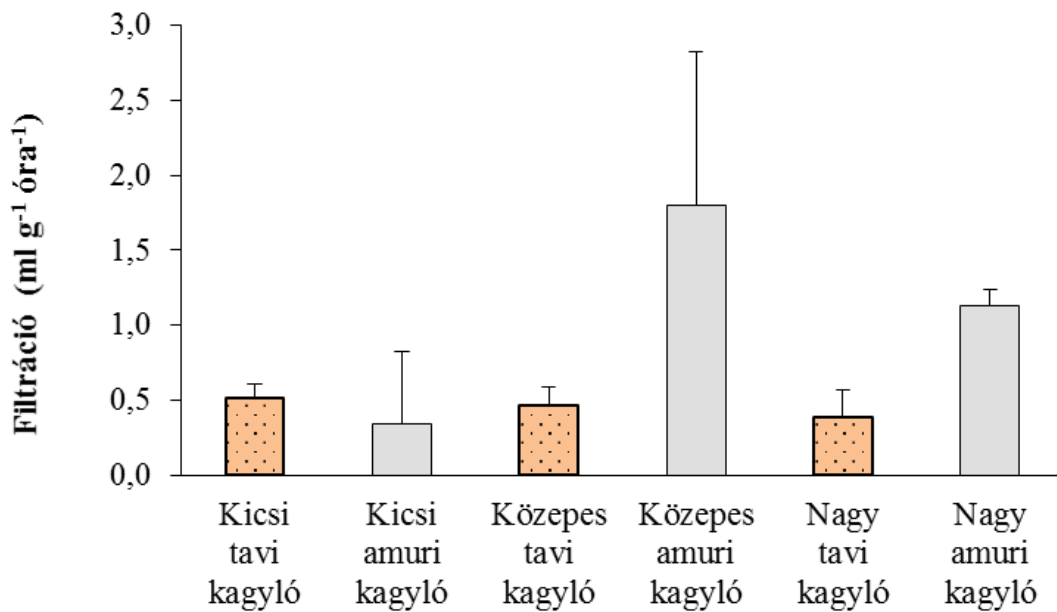
A balatoni amuri kagyló és tavi kagyló szűrésének összehasonlítása

(lineáris kontrasztok; kis méret: $p = 0,028$; közepes méret: $p = 0,006$; nagy méret: $p < 0,001$). Ugyanazon méretű kagylók esetén az *A. anatina* tömege közel kétszerese volt a *S. woodiana*-énak.

Az egységnyi nedves tömegre számolt filtrációs ráta (3. ábra) mind a nagy, mind a közepes méretű *S. woodiana* egyedeknél jelentősen nagyobb volt, mint az *A. anatina* ugyanilyen méretű egyedeinél



2. ábra. A két kagylófaj nedves testtömege (átlag±SD) a három méretkategóriában.



3. ábra. A *S. woodiana* és *A. anatina* egységnyi nedves tömegre vonatkoztatott filtrációs rátája (átlag ± SD) szobahőmérsékleten.

Megbeszélés

Eredményeink alapján az amuri kagyló szűrési rátája minden hőmérsékleten nagyobb volt, mint az *A. anatina*-é, a nagyméretű egyedek esetén a szűrés intenzitása szignifikánsan különbözött a két faj között. A kagylók szűrési rátája a méret növekedésével nőtt, melyhez hasonló tapasztaltak korábban mások is szűrésvizsgálatra irányuló kísérleteknél (KASYMOV & LIKHODEYEVA, 1979; PUSCH *et al.*, 2001; KRIGER & RIISGARD, 1988; HAWKINS *et al.*, 1999; VANDERPLOEG *et al.*, 1995; RIISGARD & SEERUP, 2003; KIM *et al.*, 2011). Több tanulmány rámutatott arra, hogy az édesvízi kagylók szűrési rátája és aktivitása nagymértékben függ egyebek mellett a vízhőmérséklettől is (HAWKINS *et al.*, 1999; KIM *et al.*, 2011; SALÁNKI & LUKACSOVICS, 1967; BALOGH, 2008; RIISGARD *et al.*, 2003). Eredményeink alapján mindkét faj esetén a szűrési ráta a hőmérséklet csökkenésével csökkent, ahogy azt más szerzők is leírták (KASYMOV-LIKHODEYEVA, 1979; HAWKINS *et al.*, 1999; VANDERPLOEG *et al.*, 1995; RIISGARD & SEERUP, 2003; KIM *et al.*, 2011). A legtöbb *Unio* faj esetén azonban nem határoztak meg az optimális szűrés eléréséhez egy konkrét hőmérsékletet (RIISGARD & SEERUP, 2003), de a hőmérséklet jelentős csökkenése vagy extrém növekedése okozta stressz a szűrési aktivitás csökkenéséhez vezethet (KIM *et al.*, 2011; LOAYZA-MURO & ELIAS-LETTS, 2007).

Az egységnyi nedves tömegre számolt szűrési ráták esetén látható, hogy a *S. woodiana*-ra vonatkozó egységnyi tömegre számolt szűrési értékek jelentősen nagyobbak, mint az *A. anatina* ugyanezen értékei. Itt kell megemlítenünk a két faj növekedésének ütemében tapasztalható jelentős különbséget, melyet a vizsgált hossz-tömeg összefüggés eredményeink is alátámasztanak. Míg a *S. woodiana* egyedek három év alatt érik el a 70-95 mm-es nagyságot (DUDGEON & MORTON, 1983), addig az *A. anatina* egyedek ehhez több mint 7 év szükséges (NEGUS, 1966). Mindezek alapján a *S. woodiana* kevesebb, mint feleannyi idő alatt éri el azt a méretet, ahol a szűrési rátája megegyezik az *A. anatina*-éval.

KIM és mtsai. (2011) kutatásaik során mérték fiatal (3.82 és 6.7 cm hosszúságú) *S. woodiana* filtrációs rátáját, ami 15,4-16,4 °C-on viszonylag magasnak bizonyult, 6,23-8,21 l nap⁻¹ között mozgott, és a szűrés intenzitása a hőmérséklettel együtt növekedett. Homogén 10-12 × 10⁶ sejt l⁻¹ koncentrációjú *Chlorella vulgaris* algakultúra esetén az *A. anatina* szűrési rátája 2,6-2,9 l h⁻¹ között változott (KRIGER & RIISGARD, 1988). A fenti irodalmi adatokhoz hasonló, vagy annál valamelyest kisebb filtrációs értékeket kaptunk. Megjegyezzük, hogy a kísérleteket élesztővel végeztük, mely ugyan nem természetes tápláléka a kagylóknak, de a természetes vizek mikrobiális szervesanyagai is igen változatosak, és nemcsak algaeredetűek. Nem véletlen, hogy más szerzők pl.: OSTRUMOV (2002) és KASYMOV & LIKHODEYEVA (1979) is végeztek élesztővel kísérleteket egyes kagylófajok szűrésintenzitásának vizsgálatokor.

Az *Unionoidae* fajok ugyanis elsősorban a nagyobb részecskéket, mint a természetes körülmények között előforduló algákat, detrituszt, protozoákat és kisebb zooplankton szervezeteket (Rotatoria fajok) részesítik előnyben (SINGH *et al.*, 1991). LIU és mtsai. (2013) kimutatták, hogy a kagylók szűrési aktivitása változik annak függvényében, hogy milyen táplálék állt a rendelkezésükre. Azt is megfigyelték, hogy a mesterséges körülmények közt tartott kagylók legjobb tápláléka az alga, de az *Unionoidae* fajok és a *Corbicula fluminea* folyamatos táplálékfelvételt igényelnek ahhoz, hogy megfelelően növekedjenek és jó kondícióban maradjanak. Ezek a kagylók szélsőséges esetben a táplálékigényüket egyéb, számukra alkalmas szűrhető tápanyagokból is képesek fedezni (MCMAHON & BOGAN, 2011). A vándorkagylónál ugyancsak azt találták, hogy szűrésének szelektivitását az állat az elérhető táplálék méretének és

minőségének függvényében szabályozza, és filtrációs rátája jelentősebbnek mutatkozik heterogén algakultúra esetén, mint egy algafaj jelenlétében (NADDAFI *et al.*, 2007).

Eredményeink alapján megállapítható, hogy ugyanazon méretű *S. woodiana* és *A. anatina* egyedek esetén a *S. woodiana* szűrési rátája nagyobb. Mivel a *S. woodiana* állományának egyedei gyorsabban növekednek, víztisztító potenciáljuk jelentősebb.

Köszönetnyilvánítás

A kutatást a TÁMOP-4.2.2.A-11/1/KONV-2012-0038 és TÁMOP-4.2.2.A-11/1/KONV-2012-0064 projektek támogatták.

Irodalom

- BALOGH Cs., 2008. A vándorkagyló (*Dreissena polymorpha*) megtelepedése, mennyiségi viszonyai, anyagforgalomban betöltött szerepe, filtrációja, valamint baktériumközösségre gyakorolt hatása. Doktori értekezés, Veszprém: 138. pp
- BENKŐ-KISS Á., FERINCZ Á., KOVÁTS N. & PAULOVITS G., 2012. Az amuri kagyló (*Sinadonta woodiana* LEA, 1834) balatoni elterjedésének vizsgálata. *Acta Biologica Debrecina Oecologica Hungarica* **28**: 9–15.
- BERAN, L., 2008. Expansion of *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) (Bivalvia: Unionidae) in the Czech Republic. *Aquatic Invasions* **3**: 91-94.
- BOGAN, A. E., J. BOWERS-ALTMAN & M. E. RALEY, 2011. A new threat to conservation of North American freshwater mussels: Chinese Pond Mussel (*Sinanodonta woodiana*) in the United States. *Tentacle* **19**: 39-40.
- BOGATOV, V., & E. M. SAYENKO, 2002. On the structure and systematic position of the genus *Sinanodonta* (Bivalvia, Unionidae). *The Bulletin of the Russian Far East Malacological Society* **7**: 85–93.
- BONTES B. M., A. M. VERSCHOOR, L. M. DIONISIO PIRES, VAN DONK E, IBELINGS B. W., 2007. Functional response of *Anodonta anatina* feeding on a green alga and four strains of cyanobacteria, differing in shape, size and toxicity. *Hydrobiologia* **584**:191–204.
- DUDGEON, D. & B. MORTON, 1984. Site selection and attachment duration of *Anodonta woodiana* (Bivalvia: Unionacea) glochidia on fish hosts. *Journal of Zoology London* **204**: 355-362.
- GIUSTI, F., L. CASTAGNOLO, L. MORETTI-FARINA & RENZONI, A., 1975. The reproductive cycle and the glochidium of *Anodonta cygnaea* L. from Lago Trasimeno (Central Italy). *Monitore Zool. Ital.*, **9**: 99–118.
- CHANGZI, G., Q. GENG & P. XIAOJING, 2010. Remove from marked Records Responses of filtration rate of freshwater mussel *Anodonta woodiana* to ambient ammonia concentration. *Agricultural Science and Technology* **11/2**: 179-182.
- HAWKINS, A. J. S., M. R. JAMES, R. W. HICKMAN, S. HATTON & M. WEATHERHEAD., 1999. Modelling of suspension-feeding and growth in the green-lipped mussel *Perna canaliculus* exposed to natural and experimental variations of seston availability in the Marlborough Sounds, New Zealand. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **191**:217–232
- KASYMOV, A. & G. LIKHODEYEVA, 1979. Filtration capacity of some molluscs of the Caspian sea. *Water Air and Soil Pollution* **11**: 279-288.

- KAT, P. W. 1982. Effects of population density and substratum type on growth and migration of *Elliptio complanata* (Bivalvia: Unionidae). *Malacol Review* **15**: 119–127.
- KIM, B.-H., J. -H. LEE, & S. J. HWANG, 2011. Inter- and intra-specific differences in filtering activities between two unionids, *Anodonta woodiana* and *Unio douglasiae*, in ambient eutrophic lake waters. *Ecological Engineering* **37**: 1957–1967.
- KISS Á., 1990. Az amuri kagyló (*Anodonta woodiana woodiana* Lea, 1834) (UNIONIDAE) szaporítása, növekedése és biomasszája. Kandidátusi értekezés, GATE Trópusi és Szubtrópusi tanszék: 1-54 pp.
- KRIGER, J. & H. U. RIISGARD, 1988. Filtration rate capacities in six species of European freshwater bivalves. *Oecologia* **77**: 34-38.
- LIU, Y., A. HAO, Y. ISERI, L. CHUNJIE, Z. ZHANG & KUBA, T., 2013. The evaluation of *Sinanodonta woodiana* application feasibility as a *Microcystis* blooming removal tool in microcosm experiments. *Journal of Japan Society of Civil Engineers (G. Environment)* **69**: 45-53.
- LOAYZA-MURO, R. & R. ELIAS-LETTS, 2007. Responses of the mussel *Anodontites trapesialis* (Unionidae) to environmental stressors: Effect of pH, temperature and metals on filtration rate. *Environmental Pollution* **149**: 209-215.
- MAJOROS G., 2006. Az amuri kagyló (*Sinanodonta woodiana* (Lea, 1832)) megtelepedése a Balatonban és elszaporodásának lehetséges következményei. *Halászat* **99**: 143-155.
- MCMAHON, R. F. & A. E. BOGAN 2001. Ecology and classification of North American freshwater invertebrates. In: THORP J. H. & A. P. COVICH (eds). *Mollusca: Bivalvia* 2nd ed. Academic Press, San Diego: 331-429.
- MOUThON, J., 2008. Discovery of *Sinanodonta woodiana* (LEA, 1834) (Bivalvia: Unionacea) in an eutrophic reservoir: The Grand Large upstream from Lyon (Rhône, France). *Journal de Malacologie Continentale* **5**: 241–243.
- NADDAFI, R., K. PETERSSON, & P. EKLÖV, 2007. The effect of seasonal variation in selective feeding by zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) on phytoplankton community composition. *Freshwater Biology* **52**: 823-842.
- NEGUS, C. L., 1966. A quantitative study of growth and production of unionid mussels in the River Thames at Reading. *Journal of Animal Ecology* **35**: 513-532.
- OSTROUMOV, S. A., 2002. Inhibitory analysis of top-down control: new keys to studying eutrophication, algal blooms, and water self-purification. *Hydrobiologia* **469**: 117–129.
- PAULIVIC, M., B. CSÁNYI, V. SIMIC, B. STOJANOVIC & P. CAKIC, 2006. Distribution of *Anodonta* (*Sinanodonta*) *woodiana* (Lea, 1834) in inland waters of Serbia. *Aquatic Invasions*. **1/3**: 154-160.
- PETRÓ, E., 1984. Az *Anodonta woodiana woodiana* (Lea, 1834) kagyló megjelenése Magyarországon. *Állattani Közlemények* **71**: 189–191.
- PUSCH, M., J. SIEFERT & N. WALZ, 2001. Filtration and respiration rates of two unionid species and their impact on the water quality of a lowland river. In: BAUER, G. & K. WACHTLER (eds.) *Ecology and Evolution of the Freshwater Mussels Unionoida*: Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg: 317-326.
- RIISGARD, H. U. & D. F. SEERUP, 2003. Filtration rates in the soft clam *Mya arenaria*: effects of temperature and body size. *Sarsia* **88**: 415-428.
- RIISGARD, H. U., C. KITTNER & D. F. SEERUP, 2003. Regulation of opening state and filtration rate in filter-feeding bivalves (*Cardium edule*, *Mytilus edulis*, *Mya arenaria*) in response to low algal concentration. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **284**: 105-127.

A balatoni amuri kagyló és tavi kagyló szűrésének összehasonlítása

- SALÁNKI, J. & F. LUKACSOVICS, 1967. Filtration and oxigen consumption related to the periodic activity of freshwater mussel (*Anodonta cygnea*). Annales Biologie Tihany **34**: 85-98.
- SÁRKÁNY-KISS, A., 1986. *Anodonta woodiana* (Lea, 1834) a new species in Romania (Bivalvia: Unionacea). Travaux du Museum d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa" **28**: 15-17.
- SINGH, D K., P. K. THAKUR & J. D. S. MUNSHI, 1991. Food and feeding habits of a freshwater bivalve, *Parreysia favidens* (Benson) from the Kosi River System. Journal of Freshwater Biology **3**: 287-293.
- VANDERPLOEG, H. A., J. R. LIEBIG & T. F. NALEPA 1995. From picoplankton to microplankton - Temperature-driven filtration by the unionid bivalve *Lampsilis radiata siliquoidea* in Lake St-Clair. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **52**: 63-74.
- WELCOMME, R., 1981. Register of international transfers of inland fish species. FAO Fisheries Technical Paper **213**: 1-120.
- WOOD, E. M., 1974. Development and morphology of the glochidium larva of *Anodonta cygnea* (Mollusca: Bivalvia). Journal of Zoology. Volume 173, Issue 1. Pages. 1-13.

Érkezett: 2014. december 11

Javítva: 2014. december 28

Elfogadva: 2014. december 30