



**A BALATON KUTATÁSÁNAK
2008. ÉVI EREDMÉNYEI**

**MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIA
Budapest, 2009**

A BALATON KUTATÁSÁNAK 2008. ÉVI EREDMÉNYEI

szerkesztették:

BÍRÓ PÉTER
BANCZEROWSKI JANUSZNÉ



MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIA
Budapest
2009

A Nemzeti Fejlesztési és Gazdasági Minisztérium, a
Balaton Fejlesztési Tanács és a Magyar Tudományos
Akadémia támogatásával készült kiadvány

© Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, 2009
ISSN 1419-1075

A címlapfotót BANCZEROWSKI JANUSZNÉ készítette

Felelős kiadó: NÉMETH TAMÁS
Technikai munkatárs: SZEKERESNÉ CZUCZOR ZSUZSA

Készült 300 példányban, B/5 formátumban
Fotokész anyagról a nyomdai kivitelezést végezte:
Akaprint Kft. F. v.: Freier László

TARTALOMJEGYZÉK

Előszó <i>Németh Tamás</i>	5
A Balaton algaegyütteseinek szerepe a tó vízminőségének alakításában <i>Vörös Lajos és Somogyi Boglárka</i>	7
A fitoplankton N_2 -kötése a Balaton eltérő trofitású medencéiben és annak változása tápanyagok hatására <i>Kenesi Gyöngyi és Présing Mátyás</i>	17
Szervesanyagok szerepe a Balaton vízminőségének alakításában <i>V.-Balogh Katalin, Keresztes Zsolt Gyula, Németh Balázs, Somogyi Boglárka és Vörös Lajos</i>	27
A Balaton északi és déli part nádasainak morfológiai összehasonlítása II. A nádaratás hatása <i>Tóth Viktor</i>	36
A Balaton bevonatlakó gerinctelen állatvilágának vizsgálata a 2008. évben <i>Balogh Csilla és G.-Tóth László</i>	45
A Balaton zooplanktonjának dinamikája <i>G.-Tóth László, Balogh Csilla és Laura Parpala</i>	54
A Balatonba telepített halfajok biológiai szerepe és hatása <i>Tátrai István, Józsa Vilmos, Boros Gergely, György Ágnes Irma és Héri János</i>	63
A Balaton és befolyói halállományának monitorozása az EU VK irányelveinek figyelembevételével <i>Specziár András, Takács Péter, Sály Péter, György Ágnes Irma és Erős Tibor</i>	73
A Balaton befolyói makrobentoszának felmérése az EU VKI ajánlásai tükrében II. <i>Móra Arnold, Kovács Tamás Zoltán, Boda Réka, Csabai Zoltán, Deák Csaba, Kálmán Zoltán, Soós Nándor és Szivák Ildikó</i>	84
Balaton és kis-balatonon kívüli kékalgák toxikusságának vizsgálata <i>Farkas Anna, Ács András, Kovács Attila, Törő Norbert, Győri János, Vehovszky Ágnes és Kiss Gyula</i>	93

SZERVESANYAGOK SZEREPE A BALATON VÍZMINŐSÉGÉNEK ALAKÍTÁSÁBAN

V.-Balogh Katalin¹, Keresztes Zsolt Gyula², Németh Balázs¹,
Somogyi Boglárka¹ és Vörös Lajos¹

¹MTA Balatoni Limnológiai Kutatóintézet, Tihany

²Babeş-Bolyai Tudományegyetem, Kolozsvár

Összefoglalás. 2008-ban munkánk célja volt meghatározni, hogy a fotolízis mekkora potenciális szereppel bír az oldott szerves szén hozzáférhetőségének alakításában a Balatonban. Emellett folytattuk a tó öt medencéjére kiterjedő rendszeres szerves szén méréseket.

Bevezetés

Napjainkban egyre inkább felismerik, hogy a vízi ökológiai rendszerek egyik kritikus összetevője az oldott szerves szén (DOC), amely a fizikai, kémiai és biológiai folyamatok széles spektrumára van hatással. A DOC a vízi ökológiai rendszerek folyamataiban elsődleges szubsztrátumként szolgál a baktériumok számára (*Williamson et al. 1999*). A napsugárzás, elsősorban annak ultraibolya tartománya, szerepet játszik felszíni vizekben a színes szervesanyagok (huminsavak) tulajdonságainak átalakulásában (*Miller & Zepp 1995*), miközben a biológiailag hozzáférhető szerves vegyületek mennyisége nő (*Bertilsson & Allard 1996*), ugyanakkor toxikus oxigéntartalmú szabadgyökök is képződnek (*Cooper et al. 1989*). E folyamatok jelentősen befolyásolhatják a globális szén ciklust, melyekről a Balatonra vonatkozóan hiányosak az ismeretek.

2008-ban munkánk célja volt meghatározni, hogy a fotolízis mekkora potenciális szereppel bír az oldott szerves szén hozzáférhetőségének alakításában a Balatonban. Emellett folytattuk a tó öt medencéjére kiterjedő rendszeres szerves szén méréseket.

Anyag és módszer

Rendszeres szerves szén mérés

A rendszeres szerves szén mérésekhez 2008-ban januártól – decemberig havi gyakorisággal vettünk vízmintát a Zala folyó torkolatában (46°42'19.3"N; 17°15'52.3"E), a Balaton Keszthelyi- (46°44'05.8"N, 17°16'32.0"E) és Siófoki-medencéjében (Tihanynál)

(46°55'19.0"N; 17°55'53.6"E). Áprilistól októberig a mintavételeket a tó hossz tengelyében további három helyre terjesztettük ki, a Szigligeti-medencére (46°44'33.1"N; 17°26'18.5"E), a Szemesi-medencére (46°50'40.3"N; 17°44'28.8"E) valamint a Siófoki-medencére Balatonfüzfőnél (46°57'54,7"N; 18°03'48.8"E). Mértük az összes (TOC) és oldott szerves szén (DOC) koncentrációt Elementar High TOC szerves szén analizátorral, a víz színintenzitását *Cuthbert & del Giorgio (1992)* módszere szerint, valamint a klorofill-a koncentrációt *Wetzel & Likens (1991)* szerint Shimadzu UV 160A spektrofotométerrel.

UV hatás –DOC biológiai hozzáférhetőség kísérlet

A kísérletekhez 2008. július 14-én és 22-én vettünk vízmintát a tó két szélső medencéjéből, a Keszthelyi- és Siófoki-medencéből Tihanynál. A kísérleteket az eredi (B kísérlet) és mesterséges napfénynek előzetesen kitett (NB kísérlet) vizekkel egyaránt elvégeztük. Fele víztérfogattal (4 liter sterilre szűrt víz) azonnal elvégeztük a biológiai hozzáférhetőség kísérletet (B), másik felét mesterséges napsugárzásnak tettük ki hét napig a korábban leírtak szerint (*Keresztes et al. 2008*).

A vízmintavételekkor, valamint a kezelés végén mértük a hidrogénperoxid koncentrációt tormaperoxidáz módszerrel (*Cooper et al. 1989*). A kísérletek kiindulásakor és a hét napos fénykezelést követően mértük a DOC koncentrációt, és felvettük az oldott szervesanyagok abszorpciót (Shimadzu UV 160 A spektrofotométer) és fluoreszcens (Hitachi F-4500 típusú fluoreszcens spektrofotométer) spektrumait.

A szervesanyagok biológiai hozzáférhetőségének laboratóriumi vizsgálatakor a korábban leírtak szerint jártunk el (*V.-Balogh et al. 2006*). Minden mintavételkor (0., 3., 7., 14., 21., 28. nap) meghatároztuk a bakterioplankton (*Hobbi et al. 1977*) mennyiségét, mértük a DOC koncentrációt, meghatároztuk a kétféle kísérleti variánsban (B és NB) kapott biológiaiilag hozzáférhető oldott szerves szén (BDOC) koncentrációt.

A statisztikai számításokat (egymintás t-teszt, egyutas ANOVA, regresszió analízis) Microsoft Excel[®] és Origin[®] Pro 8 programmal végeztük.

Eredmények és megbeszélés

A szerves szén koncentráció tér- és időbeli változása

A TOC koncentráció 10,4 és 20,4 mg l⁻¹ között változott a Zalatorkolatban, az éves TOC koncentráció átlag itt 15±2,82 mg l⁻¹ volt. A Zalához képest a Balaton medencéiben a TOC átlagkoncentráció szignifikánsan (P < 0,001) kisebb volt a tó egész területén. Az egyes medencék TOC koncentrációja szignifikánsan nem különbözött, intervallum: 8,96±0,64 mg l⁻¹ - Siófoki-medence, 10,12±0,84 mg l⁻¹ - Keszthelyi-medence.

A partikulált szerves szén (POC) koncentráció TOC-ból való részesedése 10,2% volt a Keszthelyi-medencében majd részesedése a legkeletibb medencéig fokozatosan csökkent 2,7%-ig. Szoros pozitív összefüggést ($y=0,054x + 0,128$; $R^2 = 0,597$; $P < 0,0001$) kaptunk a fitoplankton mennyiségi mutatója, a klorofill-a koncentráció és a POC értékek között, ami azt jelenti, hogy a Balatonban az algák hozzájárulnak a partikulált szerves szén alakításához.

A DOC koncentráció 9,7 és 19,4 mg l⁻¹ között változott a Zalatorkolatban, februártól júliusig fokozatosan nőtt, majd csökkent. E változás háttérében -mint korábban bemutattuk (V.-Balogh et al. 2007) - döntően a hőmérséklet változása áll, ugyanis a hőmérséklet emelkedése kedvez az allochton szervesanyagok kioldódásának. Az éves DOC koncentráció átlag itt 14,61±2,72 mg l⁻¹ volt. A befolyó vízhez képest a Balaton medencéiben a DOC átlagkoncentráció szignifikánsan (P < 0,001) kisebb, 9 mg l⁻¹ körüli volt a tó egész területén, az egyes medencék átlagos DOC koncentrációja nem különbözött.

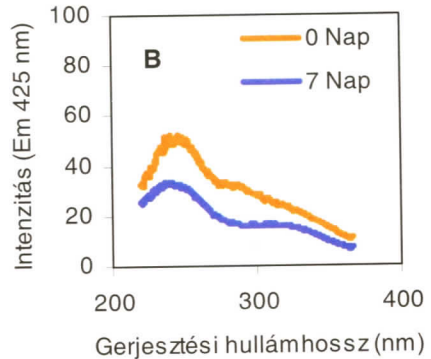
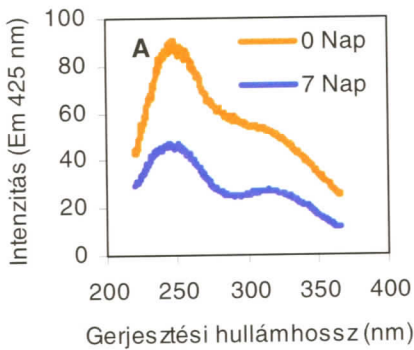
A víz barna színekonzentrációja 42 és 133 mg Pt l⁻¹ között változott a Zala-torkolatban, az éves színekonzentráció átlag itt 76±25,7 mg Pt l⁻¹ volt. A Balatonban a víz színe hirtelen elhalványult, a Keszthelyi-medencében csak 12,9±3,2 volt a színekonzentráció átlag, amely keleti irányban tovább csökkent, majd elenyészett. Szoros (P < 0,0001) pozitív összefüggést kaptunk a DOC és színekonzentráció értékek között, azaz a DOC koncentráció növekedésével a színekonzentráció is nő.

Az ultraibolya sugárzás DOC biológiai hozzáférhetőség alakító szerepe

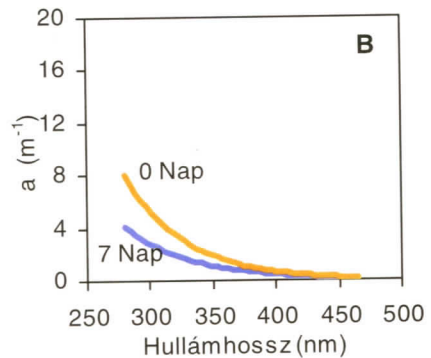
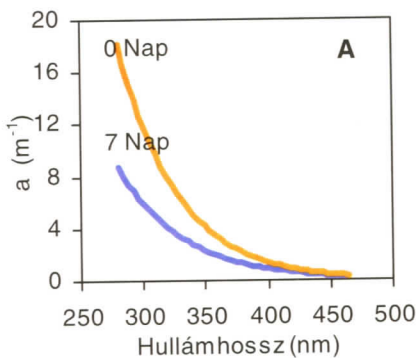
Az oldott szervesanyagok tulajdonságainak változása mesterséges napfény hatására

A hét napos fénykezelést követően az oldott szervesanyagok relatív fluoreszcencia intenzitása csökkent – megegyezően korábbi eredményeinkkel (Keresztes et al. 2008) – mind a Keszthelyi (50%)

(1.A. ábra), mind a Siófoki-medencéből (60%) (1.B. ábra) származó vízben.



1. ábra. Oldott szervesanyagok relatív fluoreszcencia intenzitás spektruma az eredeti vízben (0 Nap) és 7 napos Nap szimulátorban történő besugárzást követően, Keszthelyi-medence (A), Siófoki-medence (B)

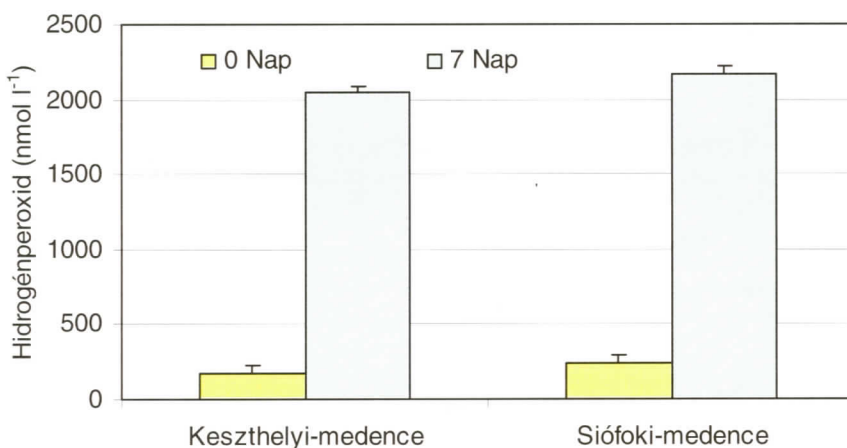


2. ábra. Exponenciális összefüggés a hullámhossz és az abszorpciós koefficiens értékek között az eredeti vízben (0 Nap) és 7 napos Nap szimulátorban történő besugárzást követően, Keszthelyi-medence (A), Siófoki-medence (B)

Az abszorpciós koefficiens értékek a hullámhossz növekedésével szignifikáns ($P < 0,0001$) exponenciális csökkenést mutattak mindkét vizsgált helyen (2. ábra). A fénykezelés hatására az oldott szervesanyagok abszorpciós koefficiens értékei szintén csökkentek (2. ábra), a csökkenés mértéke a hullámhossz növekedésével csökkent (50%-25%) a keszthelyi és 45%-20% a siófoki vízben). A szervesanyagok színintenzitása is csökkent a kiindulási érték 25%-ra mindkét vizsgált vízben.

Megjegyezzük azonban, hogy a víz színintenzitása a keszthelyi eredeti vízben ($11,54 \text{ mg Pt l}^{-1}$) is alacsony volt, nem beszélve a siófokiról ($5,66 \text{ mg Pt l}^{-1}$), összehasonlítva a befolyó Zala-vízzel, amely színkoncentrációja 2008 júliusában 133 mg Pt l^{-1} volt.

További bizonyíték a szervesanyagok fotólízisére a hidrogénperoxid koncentráció szignifikáns ($P < 0,0001$) nagyságrendi növekedése (200 nmol l^{-1} -ről 2000 nmol l^{-1} -re) mindkét vizsgált vízben (3. ábra). Ekkora H_2O_2 koncentráció már gátolhatja a baktériumok élettevékenységét (Anesio et al. 2005). A megemelkedett H_2O_2 koncentráció a bakterioplankton szaporodását a kísérletekben nem gátolta a H_2O_2 nagyfokú instabilitása miatt (Anesio et al. 2005).



3. ábra. Hidrogénperoxid koncentráció a Balaton két medencéjéből vett eredeti vízben és 7 napos Nap szimulátorban történő besugárzást követően (átlag \pm SD; n=3)

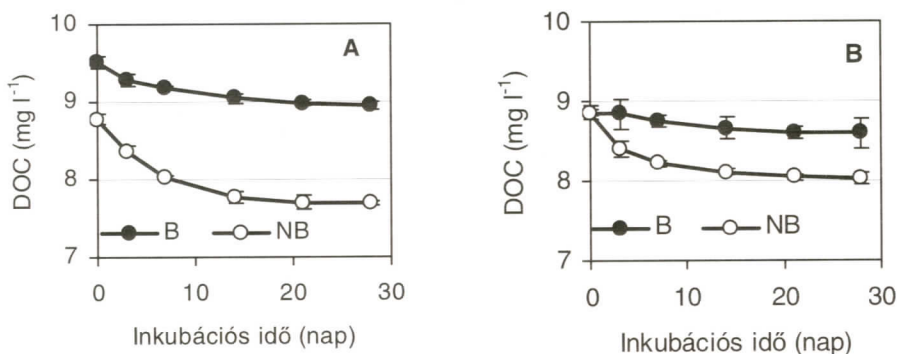
A bakterioplankton szaporodása a DOC biológiai hozzáférhetőség kísérletekben

A kísérletek során a bakterioplankton az első 3-7 napon szaporodott intenzíven mind az eredeti (B) ($0,5 \cdot 10^6$ -ról $3 \cdot 10^6 \text{ ind. ml}^{-1}$), mind a fényelőkezelt vízzel végzett kísérletben (NB) ($0,8 \cdot 10^6$ -ról $4 \cdot 10^6 \text{ ind. ml}^{-1}$), ezt követően az eredeti vizes kísérletben (B) a bakterioplankton lassan növekedett tovább a 21. napig, míg a fényelőkezelt víz esetében a megnövekedett baktériummennyiség változatlan szinten maradt. Eredményeinkhez hasonlóan a baktériumok exponenciális szaporodási fázisát az első öt napon tapasztalták Eiler et al. (2003), akik ugyanakkor pozitív összefüggést találtak a DOC koncentráció és a bakterioplankton

szaporodása között. Esetünkben a kiindulási DOC koncentráció szignifikánsan nem különbözött, ennek ellenére a fényelőkeztetett kísérletben (NB) a bakterioplankton abundancia szignifikánsan ($P < 0,05$) meghaladta az eredeti vízben (B) kapott baktériumszámot. Ez az eredmény azt sugallja, hogy a mesterséges napfény előkeztetett szervesanyagok hozzáférhetőbbé váltak a bakterioplankton számára.

A DOC biológiai hozzáférhetőségének változása mesterséges napfény előkeztetés hatására

A fénykezelés hatására a DOC koncentráció (B - $9,51 \pm 0,081 \text{ mg l}^{-1}$) is csökkent 7,6%-kal (NB - $8,78 \pm 0,073 \text{ mg l}^{-1}$) a tó nyugati medencéjének színesebb vízében (4.A. ábra), míg a keleti medencei vízben nem változott (B - $8,86 \pm 0,090$; NB - $8,86 \pm 0,028 \text{ mg l}^{-1}$) (4.B. ábra).



4. ábra. Az oldott szerves szén koncentráció időbeli változása a DOC biológiai hozzáférhetőség kísérletekben az eredeti vízben (0 Nap) és 7 napos Nap szimulátorban történő besugárzást követően, Keszthelyi-medence (A), Siófoki-medence (B)

Az inkubáció során a DOC koncentráció mind a négy kísérleti variánsban (4. ábra) tendenciózusan csökkent 21 napig, majd nem változott. A fényelőkeztetett és eredeti vízzel végzett kísérletek eredményei szignifikánsan ($P < 0,05$) különböztek mindkét mintavételi helyen.

A 21 napos periódus alapján a biológiailag hozzáférhető oldott szerves szén (BDOC) mennyisége a Keszthelyi- és Siófoki-medence eredeti (1. táblázat) vízében is szignifikánsan ($P < 0,05$) különbözött, a Keszthelyi-medencéhez képest a Siófoki-medencében a BDOC értéke csak feleakkora volt (sorrendben: $0,53 \pm 0,10$ és $0,26 \pm 0,14 \text{ mg l}^{-1}$, előbbi 5,57 utóbbi 2,93%-ot tesz ki).

1. táblázat. A biológiailag hozzáférhető oldott szerves szén mennyisége és bomlásának sebessége a Balaton két medencéjének eredeti vizével végzett kísérletben (B kísérlet)

Hely (medence)	BDOC mennyiség (t=21 nap)		BDOC bomlási sebesség (t=21 nap)	
	Koncentráció (mg l ⁻¹)	Részesedés (%)	k (nap ⁻¹)	Felezési idő (nap)
Keszthelyi	0,53±0,10	5,57	0,1522	4,55
Siófoki	0,26±0,14	2,93	0,1095	6,33

2. táblázat. A biológiailag hozzáférhető oldott szerves szén mennyisége és bomlásának sebessége a Balaton két medencéjének 7 napig Nap szimulátorban fény előkezelt vizével végzett kísérletben (NB kísérlet)

Hely (medence)	BDOC mennyiség (t=21 nap)		BDOC bomlási sebesség (t=21 nap)	
	Koncentráció (mg l ⁻¹)	Részesedés (%)	k (nap ⁻¹)	Felezési idő (nap)
Keszthelyi	1,08±0,13	12,30	0,2076	3,34
Siófoki	0,82±0,02	9,26	0,1703	4,07

Egyébként a Balaton e medencéiben korábban hasonló nagyságrendű BDOC értékeket kaptunk (Tóth *et al.* 2007). A BDOC bomlási sebessége is kisebbnek bizonyult a tó keleti területén, mint a nyugatin. E különbség hátterében az áll, hogy a tóban való tartózkodás során a tó hossz tengelye mentén az oldott szervesanyagok minősége változik, kelet felé haladva perzisztensebbekké válnak (V.-Balogh *et al.* 2003). Az előzetesen mesterséges napfénykezelt vizekkel végzett kísérletek eredményei (2. táblázat) szerint a tó két medencéjében a BDOC koncentráció értékek szintén szignifikánsan ($P < 0,05$) különböztek, nagyobb volt a Keszthelyi- (1,08±0,13), mint a Siófoki-medencében (0,82±0,02), de a legszembetűnőbb, hogy a BDOC koncentráció mindkét mintavételi helyen szignifikánsan ($P < 0,05$) nőtt az eredeti vízre kapott értékekhez képest. Eredményeink szerint tehát a 7 napos besugárzás következtében a BDOC mennyisége 2-3-szor nagyobb lett, és bomlási sebessége is szignifikánsan ($P < 0,05$) nőtt a fényelőkezelt vizekben.

Következtetések

A Balaton vizében a döntően allochton eredetű oldott szerves szén koncentráció – hasonlóan más évekhez – sem tér- sem időbeli szignifikáns különbségeket nem mutatott. Az egyes medencék minimum és maximum DOC értékei között az eltérés 1,10 és 1,77 mg l⁻¹ (a maximum értékek 10-20%-a). A viszonylagos stabilitás azonban egyáltalán nem jelenti azt, hogy ezek a vegyületek nem vesznek részt a tavi anyagforgalomban, illetve nincsenek hatással a vízi ökológiai rendszerek működésére. A DOC koncentrációban bekövetkező kis változások is nagy jelentőségűek a szén ciklus és az ökoszisztéma anyagforgalma szempontjából mivel a „pool” nagy (Cole et al. 2000). A Balaton esetében pl. 1 mg l⁻¹-es DOC csökkenés 2000 tonna szerves szén veszteséget jelent. E változások hátterében a hidrometeorológiai tényezők (hőmérséklet, csapadék) változása áll, melyek döntően befolyásolják az allochton humintermészetű szervesanyagok képződését és kioldódását, valamint pl. a fényintenzitás változása, amely szerepet játszik a DOC fotolízisében és a baktériumok általi hasznosulás alakításában.

Laboratóriumi eredményeink igazolták, hogy a Balaton vizében a Nap ultraibolya sugárzása által indukált fotolízis eredményeként, az oldott szervesanyagok tulajdonságainak megváltoztatása miatt, többszörösére nőhet a baktériumok számára hozzáférhető oldott szerves szén mennyisége. Eredményeink a potenciális lehetőséget mutatják be. Természetes viszonyok között a fotolízis folyamatát több tényező befolyásolhatja, így a napsugárzás intenzitása, a kitettség ideje; a víz fényabszorpciós komponenseinek (algák, színes oldott szervesanyagok, szervesetlen lebegőanyagok) koncentrációja (V.-Balogh et al. 2009); szélviszonyok stb. A felmelegedéssel járó klímaváltozás miatt a tavakban nőhet a víz tartózkodási ideje, ami a DOC koncentrációjának csökkenését és az ultraibolya sugárzás víz alá hatolásának növekedését vonja maga után (Curtis, 1998), ami a Balaton esetére is prognosztizálható.



Köszönetnyilvánítás

A kutatást a Nemzeti Fejlesztési és Gazdasági Minisztérium, a Balaton Fejlesztési Tanács és a Magyar Tudományos Akadémia támogatta.

Irodalom

- Anesio, A.M., W. Graneli, G.R. Aiken, D.J. Kieber & K. Mopper. (2005) Effect of humic substances photodegradation on bacterial growth and respiration in lake water. *Appl. Environ. Microb.* 10: 6267-6275.
- Cole J.J., M.L. Pace, S.R. Carpenter & J.F. Kitchell. (2000) Persistence of net heterotrophy in lakes during nutrient addition and food web manipulation. *Limnol. Oceanogr.* 45: 1718-1730.
- Cooper, W.J., D.R.S. Lean & J.H. Carey. (1989) Spatial and temporal patterns of hydrogen peroxide in lake waters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 1227-1231.
- Curtis, P. J. (1998) Climatic and hydrologic control of DOM concentration and quality in lakes. In: *Ecological Studies* 133, Hessen, D. O. & L. J. Tranvik (Eds) *Aquatic humic substances*. Springer, 93-105.
- Cuthbert, I. D. & P. del Giorgio. (1992) Toward a standard method of measuring color in freshwater. *Limnol. Oceanogr.* 37: 1319-1326.
- Eiler, A., S. Langenheder, S. Bertilsson & L.J. Tranvik. (2003) Heterotrophic bacterial growth efficiency and community structure at different natural organic carbon concentrations. *Appl. Environ. Microbiol.* 69: 3701-3709.
- Hobbie, J. E., J. Daley & S. Jasper. (1977) Use of Nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl. Environ. Microbiol.* 33: 1225-1228.
- Keresztes Zs. Gy., Fodorpataki L. & V.-Balogh K. (2008) Oldott szervesanyagok fotokémiai bomlása a Balatonban. *Hidrológiai Közöny* 88: 81-83.
- Markager, S. & W. F. Vincent. (2000) Spectral light attenuation and the absorption of UV and blue light in natural waters. *Limnol. Oceanogr.* 45: 642-650.
- Miller, W.L. & G. Zepp. (1995) Photochemical production of dissolved inorganic carbon from terrestrial organic matter: Significance to the oceanic organic carbon cycle. *Geophys. Res. Lett.* 22: 417-420.
- Tóth, N., L. Vörös, A. Mózes & K.V.-Balogh. (2007) Biological availability and humic properties of dissolved organic carbon in Lake Balaton (Hungary) *Hydrobiologia* 592: 281-290.
- V.-Balogh, K., L.Vörös, N. Tóth & M. Bokros. (2003) Changes of organic matter quality along the longitudinal axis of a large shallow lake (Lake Balaton). *Hydrobiologia* 506-509: 67-74.
- V.-Balogh K., Tóth N., Somogyi B. & Vörös L. (2006) Allochton oldott szervesanyagok biológiai hozzáférhetősége balatoni befolyókban. *Hidrológiai Közöny* 86: 133-135.
- V.-Balogh K., Tóth N., Somogyi B., Vörös L. (2007) A Balaton biológiailag hozzáférhető szerves szén terhelése. *Hidrológiai Közöny* 87: 147-149.
- V.-Balogh, K., B. Németh., L. Vörös. (2009) Specific attenuation coefficients of optically active substances and their contribution to the underwater ultraviolet and visible light climate in shallow lakes and ponds. *Hydrobiologia* 632: 91.
- Wetzel R.G., G. E. Likens. (1991) *Limnological analyses*. 2nd edition. Springer-Verlag.
- Williamson, C. E., D. P. Morris, M. L. Pace, O.G. Olsen. (1999) Dissolved organic carbon and nutrients as regulators of lake ecosystems: Resurrection of a more integrated paradigm. *Limnol. Oceanogr.* 44: 795-803.