

EÖTVÖS LORÁND TUDOMÁNYEGYETEM
TERMÉSZETTUDOMÁNYI KAR
KÖRNYEZETTUDOMÁNYI DOKTORI ISKOLA
KÖRNYEZETBIOLÓGIA PROGRAM

BERECZKI KATALIN

TÖLGY (*QUERCUS*) ÉS AKÁC (*ROBINIA*) ERDŐÁLLOMÁNYOK RIZOSZFÉRÁJÁNAK METAGENOM
ALAPÚ ÖSSZEHASONLÍTÓ ELEMZÉSE, AZ EREDMÉNYEK ÖSSZEVETÉSE MEZŐGAZDASÁGI
TARTAMKÍSÉRLETEK RIZOSZFÉRA METAGENOM ADATAIVAL

DOKTORI ÉRTEKEZÉS

DOI SZÁM: 10.15474/ELTE.2024.173



KÖRNYEZETTUDOMÁNYI DOKTORI ISKOLA VEZETŐJE:

DR. TURÁNYI TAMÁS

EGYETEMI TANÁR

KÖRNYEZETBIOLÓGIA PROGRAM VEZETŐJE:

DR. TÓTH ERIKA

EGYETEMI TANÁR

TÉMAVEZETŐK:

DR. MÁRIALIGETI KÁROLY

PROFESSOR EMERITUS

DR. ILLÉS GÁBOR

TUDOMÁNYOS FŐMUNKATÁRS,

OSZTÁLYVEZETŐ

BUDAPEST

2024

Tartalom

LEGFONTOSABB RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE	4
I. BEVEZETÉS	5
II. IRODALMI ÁTTEKINTÉS	6
II.1. A vizsgált régió jellemzése.....	6
II.2. A vizsgált erdőállományokat alkotó főbb fafajok termőhelyi szempontú bemutatása	7
II.3. A talaj, mint természeti erőforrás	9
II.4. A metagenomika alkalmazása a mikrobaközösségek vizsgálatára.....	13
II.5. Talajmikroba-közösségek katabolikus aktivitás vizsgálata respirációs módszerekkel	15
II.6. Mérsékelt övi lombhullató erdők talajmikroba-közösségének környezeti és szerkezeti szempontú jellemzése	17
III. CÉLKITŰZÉSEK	22
IV. ANYAGOK ÉS MÓDSZEREK	24
IV.1. Vizsgált erdőállományok jellemzése	24
IV.2. Mintavétel.....	26
IV.3. A mezőgazdasági tartamkísérletek ismertetése	27
IV.4. Környezeti paraméterek vizsgálata	28
IV.5. A DNS kivonása a talajmintákból.....	29
IV.6. A talajminták 16S rRNS gén amplikon szekvenálása Illumina MiSeq szekvenáló platform segítségével	29
IV.7. Bioinformatikai elemzés.....	31
IV.8. MicroResp™ szubsztrát-indukált katabolikus aktivitás vizsgálat	32
IV.9. Statisztikai elemzés	33
V. EREDMÉNYEK	35
V.1. A vizsgált területek genetikai talajtípusának meghatározása.....	35
V.2. A vizsgált minták talajfizikai- és kémiai jellemzői.....	36
V.3. A vizsgált erdőállományok talajbaktérium-közösségeinek vizsgálata.....	39
V.4. A vizsgált erdőállományok talajbaktérium-közösségeinek vizsgálata amplikon szekvenálással.....	46
V.5. Környezeti paraméterek és a vizsgált erdőállományok talajbaktérium-közösség összetétele közötti kapcsolatok.....	55
V.6. A vizsgált erdőállományok talajmikroba-közösségének katabolikus aktivitás vizsgálata	61
V.7. A talajbaktérium törzsek szénforrás preferencia vizsgálata	65
V.8. A környezeti tényezők hatása a talaj mikrobaközösség szubsztrát-indukált respirációjára	67
V.9. Az erdőállományok és az intenzív mezőgazdasági művelés alatt álló területek talajának metagenom és katabolikus aktivitás alapú összehasonlítása	72
V.9.1. Környezeti paraméterek összehasonlítása.....	73
V.9.2. Az egyes területek talajbaktérium-közösségének összehasonlító vizsgálata	73

V.9.3. Az egyes területek talaj mikrobaközösségének katabolikus aktivitás alapú összehasonlító vizsgálata	77
VI. EREDMÉNYEK ÉRTÉKELÉSE	79
VI.1. A talajszelvények fizikai- és kémiai paramétereinek értékelése	79
VI.2. Az erdőállományok talajbaktérium-közösségének diverzitása és összetétele	79
VI.3. A környezeti paraméterek hatása a talaj baktériumközösségének összetételére.....	84
VI.4. A talaj mikrobaközösség aktivitásának változásai.....	85
VI.5. Erdei és mezőgazdasági talajminták baktériumközösség összetételének és aktivitásának értékelése	88
VII. A DOKTORI ÉRTEKEZÉS TÉZISEI.....	90
VIII. ÖSSZEFOGLALÓ	93
IX. SUMMARY.....	94
X. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS.....	95
XI. IRODALOMJEGYZÉK.....	97
XII. MELLÉKLETEK	115

LEGFONTOSABB RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE

- ACE – „abundance based coverage estimator”, abundancia alapú lefedettség index
- BBCH – „Biologische Bundesanstalt, Bundessortenamt und CHemische Industrie”, Bayer, BASF, Ciba-Geigy, Hoechst. A növény fejlődési szakaszait kódoló skála.
- bp – „base pairs”, bázispár
- Ca. – „*Candidatus*”, Kandidátus, faj-jelölt
- CLPP – „community level physiological profiles”, közösségi szintű fiziológiai mintázatok
- DNS – „Deoxyribonucleic acid”, dezoxiribonukleinsav
- EOV – „Uniform National Projection System of Hungary”, Egységes Országos Vetület
- GPS – „Global Positioning System”, Globális Helymeghatározó Rendszer
- HUN-REN ATK MGI – „HUN-REN Centre for Agricultural Research Agricultural Institute”, Magyar Kutatási Hálózat Agrártudományi Kutatóközpont Mezőgazdasági Intézet
- ICP-OES – „Inductively Coupled Plasma Optical Emission spectroscopy”, Induktív csatolású plazma optikai emissziós spektrometria
- M – „Mol”, mól
- NCBI – „National Centre for Biotechnology Information”, Nemzeti Biotechnológiai Információs Központ
- NGS – „next-generation DNA sequencing”, újgenerációs DNS-szekvenálás
- NMDS – „Non-Metric Multidimensional Scaling”, nem metrikus sokdimenziós skálázás
- OTU – „operative taxonomic unit”, operatív taxonómiai egység
- PCR – „polymerase chain reaction”, polimeráz láncreakció
- RDA – „Redundancy analysis”, Redundancia elemzés
- S_{obs} – „species observed”, megfigyelt fajok száma
- TC – „total carbon”, összes szén
- TIC – „total inorganic carbon”, összes szervesetlen szén
- TN – „total nitrogen”, összes nitrogén
- TOC – „total organic carbon”, összes szerves szén
- 16S rRNS – „16S ribosomal RNA”, a riboszomális ribonukleinsav kis alegysége

I. BEVEZETÉS

Kiterjedésük, összetettségük és a biológiai sokféleség megőrzésében betöltött szerepük miatt az erdők a Föld legfontosabb szárazföldi ökoszisztémái; a világ szárazföldi állat- és növényfajainak mintegy 80%-a az erdőkhöz kötődik (FAO és UNEP, 2020), de szénmegkötő képességük és széntároló kapacitásuk révén az éghajlatváltozás mérséklésében is meghatározó szerepet játszanak (IPPC, 2024). Emiatt, bizonyos mértékig, az erdei ökoszisztémákat érintő valamennyi folyamat a földi élet minőségére is hatással van. E meghatározó folyamatok egyike az ember tudatos erdőhasználata, amelyben az erdőtelepítés és a fakitermelés tekinthető a legintenzívebb tájalakító tevékenységnek. E beavatkozások, amellett, hogy jelentősen befolyásolják az adott terület növényi és állati biodiverzitását (Bremer és Farley, 2010; Buscardo és mtsai., 2008; Graham és mtsai., 2017; Kembel és mtsai., 2008; Lencinas és mtsai., 2014; Tozer és mtsai., 2010), a talaj fizikai- és kémiai tulajdonságaira is jelentős hatást gyakorolnak (Holubík és mtsai., 2014; Roy és mtsai., 2021; Segura és mtsai., 2021), de a talaj mikrobaközösségének összetételében és működésében is képesek mérvadó változásokat okozni (Lan és mtsai., 2022; Smenderovac és mtsai., 2017). Lévén, hogy az egyes vegetációtípusok, eltérő összetételük, szerkezetük okán gyakran mutatnak talajmikrobaközösség összetételbeli és aktivitásbeli eltéréseket (McCulley és mtsai., 2004; Wu és mtsai., 2018), az erőteljes emberi beavatkozások mellett a természetes szukcessziós folyamatok, illetve a természetes vagy mesterséges úton bekövetkező fajösszetételbeli változások is befolyásolják a talajbaktériumközösség összetételét és aktivitását. Ez a különböző fajokösszetételű erdőállományokra is igaz, és a kapcsolat mind közvetett (pl. avarösszetétel), mind közvetlen hatások mentén (pl. gyökérexudátum termelés) is érvényesül (Dukunde és mtsai., 2019). Az erdőket alkotó növényfajok és a talaj mikrobaközössége közötti kapcsolat, természetesen nem egyirányú, hiszen a tápelemek körforgásának biztosításában, valamint az elhalt növényi biomassza lebontásában betöltött szerepe (Lladó és mtsai., 2017) miatt a talaj mikrobaközössége az adott területen fejlődő növényzet összetételét, a kialakuló erdőállomány, ökoszisztéma komplexitását is képes befolyásolni.

II. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

II.1. A vizsgált régió jellemzése

A vizsgált terület Martonvásár és Ráckeresztúr között, Magyarország erdőgazdasági táj besorolási rendszere szerint a Nagyalföld erdészeti tájcsoport Mezőföld erdészeti tájának Mezőföldi-löszhát tájrészletében, a Váli-víz síkja kistájban helyezkedik el. A kistáj a magasabban fekvő Érd-Ercsi-hátság és a mélyebb fekvésű Velencei-medence között fekszik. A kistáj lösz takarta eróziós halomvidék, tengerszint feletti magassága 106 és 185 m közötti, vetődésekkel, völgyekkel, völgymedencékkel tagolt terület (Dövényi, 2010). A domborzati viszonyok sajátos felszínborítása következtében a tájban megtalálhatók a száraz füves puszták, homokpuszták, futóhomokos területek, láp- és mocsárrétek, valamint láperdők is. Az erdőgazdasági táj nagy része napjainkban mezőgazdasági művelés alatt áll, erdősültsége csekély (7,6%) (Führer, 2017).

A táj jellemző éghajlata száraz és mérsékelten meleg. Csapadékszegény klímája miatt kedvezőtlen az erdőtenyészet számára. Az erdészeti klímaosztályozás szerint a táj adattárban nyilvántartott erdőterületének nagy része erdőssztyepp klímájú (94%), a maradék kocsánytalan tölgyes, illetve cseres klímájú (Führer, 2017). A területre jellemző évi középhőmérséklet 10,2-10,5°C, átlagos csapadékmennyiség 540 mm, ebből jellemzően 310-330 mm a nyári félévben hullik (Dövényi, 2010).

Az erdészeti táj nagy részét a pleisztocénben jellemzően szél által szállított lösz fedte be, melynek vastagsága 20 és 60 méter közötti; a táj talajai ennek megfelelően a főként északról dél felé haladva fokozatosan vastagodó löszön alakultak ki. A táj északi peremén, a felszínen pannon üledékkel is találkozhatunk (Führer, 2017). Az erdőgazdasági táj legjellemzőbb talajtípusa a mészlepedékes és az alföldi mészlepedékes csernozjom, amelyek együttes területfoglalása mintegy 62%. Kisebb területarányal a tájban előfordulnak lápos réti talajok (5,2%), barnaföldek (5%), réti talajok (4,2%), réti öntés talajok (3,2%), síkláp talajok (2,5%), csernozjom jellegű homoktalajok (2,2%), valamint humuszos homoktalajok (1,6%). A jó termőképességű löszös alapkőzetű talajok 90%-át szántóterületként hasznosítják.

A Váli-víz síkja két nevezetes vízfolyása a Dunába folyó Váli-víz (56 km, 657 km²) valamint az abba torkolló Szent László-víz (68 km, 338 km²). A térség jellemzően száraz és vízhiányos. A talajvíz mélysége általában 4-6 m közötti, a völgyekben 4 m felett található. A rétegvíz mennyisége csekély (Dövényi, 2010).

A Mezőföld erdészeti táj az Alföld (*Eupannonicum*) flóravidék Mezőföld és Solti-síkság (*Colosense*) flórajárásába tartozik. A táj három különböző termőhelyű és növényzetű részből tevődik össze, amelynek erdősültsége is eltérő. A táj egésze már a 18. század végén sem volt erdősnek mondható (5%), az erdősültség azóta is csekély (8%) (Führer, 2017). A kistáj klímazonális vegetációja a löszerdőössztyepp és a cseres-tölgyes; az északi peremterületekre dombvidéki elegyes tölgyes, a vízfolyások mentén vizes élőhelyek együttese, a belső löszhátakon pedig löszerdőössztyepp társulások előfordulása jellemző. A kistáj nagytáblás szántókkal körülvett, ezért a lösznövényzet a mezsgyékre, vasúti töltések környékére és meredek lejtőkre szorul vissza. A patakmedrek mentén vízparti növényzet figyelhető meg. A gyepek nagy része jellegtelen szárazgyep, részben cserjésedő löszpusztagyep, illetve löszlegelő. Fajgazdag löszpusztagyeppek főként a mezsgyéken maradtak fenn. A löszpusztai cserjés és tollas szálkaperjés erdőössztyepprért szórványosan fordul elő a kistájban. Jellemzők a tájidegen fajokból álló ültetvények, a galagonyás-kökényes cserjések, néhol a telepített tölgyesek (Dövényi, 2010).

II.2. A vizsgált erdőállományokat alkotó főbb fafajok termőhelyi szempontú bemutatása

A **kocsányos tölgy** (*Quercus robur* L.) európai flóraelem, a kontinens mérsékeltövi tájain tenyésző, elsősorban síkvidéki és alacsony dombvidéki fafaj (Bartha és Mátyás, 1995; Gencsi és Vancsura, 1997). Hazánkban az Alföldön, valamint a Dél- és Nyugat-Dunántúl dombvidéki tájain alkot állományokat (Bartha és Mátyás, 1995); míg a síkvidéki övezetben fő állományalkotó faj, a középső és magasabb régiókban már zárt állományokban nem fordul elő (Bartha, 2015). A szukcessziós folyamatokban később megjelenő kocsánytalan tölgygel (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) szemben élőhelyein pionír jellegű fafajként viselkedik (Ducousso és Bordács, 2004). Mérsékeltlen melegigényes, fényigényes, a hőmérsékleti szélsőségeket elviselni képes fafaj (Bartha, 1999; Gencsi és Vancsura, 1997), amely nem feltétlenül kötődik erdőtalajokhoz; elsősorban öntés és lejtőhordaléktalajok, valamint mezősi és réti talajok fája (Majer, 1973). Jellemzően jól tolerálja a talaj magasabb kötöttségét, a talaj magasabb sótartalmát, valamint a vegetációs időszak alatti elárasztást, a pangó vizet ugyanakkor csak mérsékeltlen képes elviselni, így a tőzeges talajokat általában kerüli (Gencsi és Vancsura, 1997; Tóth, 1967). Karógyökérzete révén a mélyebb

elhelyezkedésű talajvizet is képes hasznosítani, tápanyagigénye közepes (Majer, 1973). Bár természetes erdőtársulásai (pusztai vagy löszölgyesek) mészlepedékes és kilúgozott csernozjom talajokon is előfordulhatnak (Tóth, 1967), a hazai erdészeti termőhelyértékelés csak az előbbi genetikai talajtípusra ajánlja ültetését, természetes erdőtársulás-csoport megjelölés nélkül (Balogh és mtsai., 2005).

A **csertölgy** (*Quercus cerris* L.) kelet-mediterrán, pontusi flóraelem, amely hazánkban a Dunántúlon, illetve az Északi-középhegységben tekinthető általánosan elterjedtnek; jellemzően dombvidéki, középhegységi faj, a síkvidéki területeket kerüli (Bartha és Mátyás, 1995; Gencsi és Vancsura, 1997). Melegkedvelő, szárazságtűrő, az alacsony és magas hőmérsékleti szélsőségeket jól tolerálja, a hosszú vegetációs időszakokkal (magas napsütéses órászámmal) jellemezhető termőhelyeket részesíti előnyben (Gencsi és Vancsura, 1997; Simeone és mtsai., 2019; Szodfridt, 1967). Bár elsősorban a lúgos, mély termőrétegű, üde talajokat kedveli, a talajadottságokkal szemben kevésbé igényes (Simeone és mtsai., 2019); így jól tolerálja a száraz és az időszakosan túlnedvesedő talajviszonyokat, a talaj magas kötöttségét, a pszeudoglejes talajrétegek jelenlétét, de sekély talajok hasznosítását is lehetővé tevő gyökérzete miatt a mélyben sós viszonyokat is (de Rigo és mtsai., 2016; Majer, 1973). A szikes talajokat, illetve az elárasztással érintett termőhelyeket viszont elkerüli (Majer, 1973). Bár természetes módon a vizsgált termőhelyeken nem alkot állományokat, a hazai termőhelyértékelési rendszer ültetését mind a kilúgozott, mind a mészlepedékes csernozjom talajokon ajánlja (Balogh és mtsai., 2005).

A **magas kőris** (*Fraxinus excelsior* L.), bár meleg kontinentális jellegű fafaj, széles klímatoleranciája folytán elterjedése a kontinens nagy részét lefedi; európai flóraelem, Kelet-Európában jellemzően síkvidéki fafaj, míg Közép- és Dél-Európában inkább domb- és hegyvidéki élőhelyeken fordul elő (Gencsi és Vancsura, 1997; Majer, 1973). Magyarországon is az utóbbi területeket részesíti előnyben, az alföldi régiókat tekintve csak a Kisalföldön van jelen természetes úton (Bartha és Mátyás, 1995). A talajjal szemben igényes, elsősorban a jó vízellátottságú, tápanyagban gazdag, közepesen kötött talajokon növekszik megfelelően, melyek pH értéke 5,5 feletti (Beck és mtsai., 2016). A savanyú talajokat kerüli, mészben gazdag, száraz hatású termőhelyeken azonban előfordul, akár csak gyengén felaprózódott sziklás talajokon (Beck és mtsai., 2016; Gencsi és Vancsura, 1997). Utóbbi talajokon csak abban az esetben, ha a kőzettörmelékek között megfelelő mennyiségű tápanyag halmozódott fel, illetve a talaj vízellátottsága is megfelelő. Mezofil fafaj lévén jól tűri az időszakos elárasztást, a

tartós, két hétnél hosszabb vízborítást azonban már nem viseli el (Beck és mtsai., 2016; Gencsi és Vancsura, 1997). A magyarországi erdészeti termőhelyértékelés a kutatással érintett termőhelyekre magas kőris ültetését nem javasolja (Balogh és mtsai., 2005).

A **fehér akác** (*Robinia pseudoacacia* L.) atlantikus Észak-Amerikából származó fafaj, természetes elterjedési területe jellemzően az Appalache-hegységre, illetve az Ozark-fennsíkra terjed ki. Európában a 18. századtól ültették kiterjedten; napjainkban már a kontinens nagy részén megtalálható (Bartha és Mátyás, 1995; Sitzia és mtsai., 2016). A hazai erdőtelepítésekben történt intenzív felhasználása okán mára középhegységeink magasabb fekvésű részeit és a szubatlantikus klímájú nyugat-magyarországi régiókat leszámítva az ország teljes területén nagy arányban van jelen (Bartha és Mátyás, 1995). Melegigényes fafaj, amely a mérsékelt kontinentális klímájú területeket részesíti előnyben. A talaj tápanyagtartalmával szemben igénytelen, annak megfelelő vízgazdálkodása és levegőzöttsége viszont meghatározó az akác növekedése szempontjából; a laza szerkezetű, üde talajok tekinthetők ideálisnak az akác számára (Gencsi és Vancsura, 1997). A kötött, időszakosan túlnedvesedő, levegőtlen talajokat kerüli, a talaj mésztartalma iránt viszont közömbös, bár magas mésztartalmú talajokon száraz időszakok során klorózis léphet fel levelein. Az akác nitrogénigényét a gyökérgümőiben élő *Rhizobium* baktériumok általában képesek fedezni, bár gyökérgümő képzése jó termőhelyeken mutat csak megfelelő intenzitást. Termőhelytűrése széles, bár ideális növekedéséhez elérhető mélységben lévő talajvízre, vagy annak hiányában évi 600-700 mm csapadékra van szüksége (Gencsi és Vancsura, 1997). Ennek ellenére ültetését a hazai erdészeti termőhelyértékelés rendszer szárazabb területekre, így a kutatással érintett két talajtípusra is ajánlja (Balogh és mtsai., 2005).

II.3. A talaj, mint természeti erőforrás

A talaj a Földkéreg legkülső, mállott rétege, amely számos talajképző tényező (földtani, éghajlati, biológiai folyamatok, emberi tevékenység) együttes hatására végbemenő anyag- és energiaforgalmi folyamatok eredményeképpen jön létre a litoszféra, atmoszféra, hidroszféra és a bioszféra kölcsönhatásának központjában. A talaj a természet biológiai reaktorának is tekinthető, hiszen több természeti erőforrás (napenergia, felszíni és felszín alatti vízkészletek, geológiai képződmények, biológiai erőforrások) együttes hatását ötvözi és transzformálja, ezáltal életteret és termőhelyet teremt a bioszféra számos alkotója számára. A talaj folytonosan változó dinamikus és multifunkciós rendszer, amely szerepet játszik a víz- és

tápanyag raktározásban, vízelnyelésben és vízelvezetésben, hóháztartás szabályozásában, ezenfelül a tápanyagszintézis helyszíne, valamint szűrő-és pufferelő hatása is jelentős (Várallyay, 2002). Olyan természeti erőforrás, melyet az élővilággal való szoros kapcsolat és az elemek folyamatos körforgása jellemez (Stefanovits, 1992). A talaj-növény rendszerben előforduló hasznos talajbiota, tehát a makro-, mezo- és mikroszervezetek működése nélkül a talaj nem tudja betölteni a biotomassza-termelő, raktározó, védő és helyreállító szerepét, amely kiemelkedő fontosságú mind mezőgazdasági, mind környezetvédelmi szempontból (Stefanovits és Michéli, 2005). Ezért a talajélet-kutatás mezőgazdasági és erdészeti szempontból is kiemelkedő fontosságú feladat.

A talaj biológiai-, kémiai- és fizikai tulajdonságainak összessége határozza meg a talaj termékenységét, amelynek megóvása korunk legnagyobb kihívásai közé tartozik. Ezen tulajdonságok elemzésével meghatározható a talaj állapota, termékenysége (Arias és mtsai., 2005; Oliver és mtsai., 2013; Raghavendra és mtsai., 2020). A mikrobiális aktivitás szoros összefüggésben van a talaj termékenységével, ugyanis a talajban számos elem mineralizációja a mikroorganizmusok tevékenysége által valósul meg. A talajban található mikro- és makroelemek mennyisége és állapota nagymértékben függ a mikroorganizmusok élettani folyamataitól. A talajban élő mikrobaközösségek a szerves anyagok lebontásában, valamint a biogeokémiai folyamatok szabályozásában is kiemelkedő szerepet játszanak, tevékenységük nagymértékben hozzájárul a talajminőség javításához (Paul, 2015).

A talaj fizikai tulajdonságai jelentős mértékben befolyásolják a talajban lejátszódó kémiai és biológiai folyamatokat (pl.: adszorpciós jelenségek, oxidációs–redukációs folyamatok, biológiai aktivitás, tápanyagforgalom, anyagtranszport), ezáltal jelentős hatással vannak a talaj termékenységre. A legfontosabb talajfizikai tényezők a következők: szemcseméret összetétel (textúra), aggregátum stabilitás, talajszerkezet, pórustérfogat és a pórusok méret szerinti megoszlása, térfogattömeg, vízgazdálkodás (vízkapacitás, víztartó képesség, holtvíztartalom), levegőzöttség és hógazdálkodás (Raghavendra és mtsai., 2020; Stefanovits, 1992; Torsvik és Øvreås, 2002).

A talaj mechanikai összetétele (textúrája) az elsődleges talajszemcsék méret szerinti megoszlásán alapul, a talaj szerkezetét pedig e részecskék aggregátumokká való rendeződése jelenti. Az egymással érintkező aggregátumok között hézagok, üregek helyezkednek el. A talaj struktúráját és szemcseösszetételét számos tényező befolyásolja, például az időjárás okozta változások (duzzadás-zsugorodás, fagyás-olvadás), a gyökérszövet nyomásából és a vízfelvételeiből

származó változások, a talajművelő eszközök hatása, a felvehető tápanyagok mennyisége és a talajmikrobák aktivitása (Stefanovits, 1992; Szabó, 1992). A mikroorganizmusok a talajaggregátumok belsejében vagy az aggregátumok külső felületén élnek, ahol speciális élettereket alakítanak ki maguknak (Ranjard és Richaume, 2001).

A talajok vízgazdálkodása szoros összefüggésben van a talaj termékenységével, ezáltal döntően befolyásolja a talaj biológiai és mikrobiális aktivitását egyaránt (Stark és Firestone, 1995). A talaj vízkapacitását, vagyis a beázást követően a gravitációs erővel szemben megtartott vízmennyiség nagyságát elsősorban a talaj szemcseösszetétele, szerkezete, rétegzettsége és a talajvízszint elhelyezkedése határozza meg (Stefanovits, 1992).

A talaj levegőzöttsége számos tápanyag felvehetőségét befolyásolhatja. A talaj levegőzöttségét a szemcseösszetétel, a talaj szerkezete és a nedvességtartalma határozza meg. A talajban található oxigén alapvető fontosságú a gyökerek és a mikrobák légzéséhez. A legtöbb szántóföldi növény oxigén ellátottsága akkor megfelelő, ha a talaj pórustereinek kb. 15%-át levegő foglalja el; 5%-nál kisebb pórustérfogat esetében már levegőtlen (oxigénhiányos) talajállapotról beszélhetünk (Stefanovits, 1992; Szabó, 1992).

A talaj biológiai aktivitására a talajkémiai paraméterek közül a pH, a vezetőképesség és a kationcserélődési kapacitás gyakorolja a legnagyobb hatást (Raghavendra és mtsai., 2020). A talaj pH értéke jelentősen befolyásolja a mikroorganizmusok aktivitását és diverzitását (Fernández-Calviño és mtsai., 2011; Lauber és mtsai., 2009). A talaj pH értékétől függ a talajban tárolt szén hozzáférhetősége, a tápanyagok felvehetősége és a fémek oldhatósága egyaránt (Dasgupta és Brahma Prakash, 2021). A talaj kémhatása a növények életére is hatással van. Savanyú talajokban a foszfátionok megkötődnek, valamint alumínium és mangán toxicitás is felléphet. A semlegeshez közeli pH érték tekinthető ideálisnak a növények tápanyagfelvétele és a talaj mikrobiológiai aktivitása szempontjából (Stefanovits, 1992). A talaj savasodásának okai között szerepel a talajban megnövekvő mennyiségű növényi biomassza és az elhalt növényi szerves anyag mennyisége, a szerves anyagok lassabb lebontása, valamint a talajfelszín alatt a gyökerek és a mikroorganizmusok által termelt nagyobb mennyiségű széndioxid mennyisége. A talaj savasodásával a C/N arány növekszik, amely megváltoztathatja a talajban élő mikroorganizmusok összetételét, valamint a talaj biológiai aktivitását, amely lassabb mineralizációhoz és tápanyag utánpótláshoz vezethet (Kátai, 2011).

A vezetőképesség mérésével elsősorban a talaj sótartalmáról, a kationcserélődési kapacitás vizsgálatával pedig a talajból felvehető kalcium, magnézium, kálium, mangán és

alumínium koncentrációról kapunk értékes információt (Dasgupta és BrahmaPrakash, 2021; Raghavendra és mtsai., 2020).

A talaj szerves anyag készletét a növények gyökerei, a talaj élőlényei mellett az elhalt növényi- és állati maradványok, valamint a maradványok bomlása során felszabadult szerves vegyületek alkotják. A szerves anyagok átalakulása a mikrobiális aktivitás és bonyolult biokémiai folyamatok eredménye. A humifikáció során a könnyen bomló szerves anyagok gyorsan mineralizálódnak, míg a nehezen bomló vegyületek nagy molekulájú, sötét színű, stabil vegyületekké, úgynevezett humuszanyagokká alakulnak. Kiemelendő a humuszanyagok tápanyagellátó és tápanyagmegőrző szerepe; amellet, hogy elsődleges nitrogénforrásnak számítanak, számos makro-és mikroelem (Ca, P, Mg, S, Cu, Zn, Cu, Mo, Mn, Zn) megkötésében és felvehetőségének biztosításában is részt vesznek. Emellet a humuszanyagok javítják a talaj vízháztartását, illetve a pórusterek növelése által a talaj levegőzöttségét is kedvezően befolyásolják (Stefanovits, 1992).

A talaj ökológiai állapotának fontos indikátora a talajbaktérium-közösség összetétele és diverzitása. A talajban élő mikrobaközösség struktúrájának, funkcióinak és mennyiségi viszonyainak ismerete fontos információt szolgáltat a talaj állapotáról (Bach és mtsai., 2018; Chau és mtsai., 2011; Eilers és mtsai., 2012), akár egy talajkezelés, vagy egy talajszennyezés hatásának feltárását célzó vizsgálat során is (Ai és mtsai., 2018; Gupta és mtsai., 2017; Li és mtsai., 2021). A talaj mikrobaközösségének monitorozásával a talaj erdőgazdasági beavatkozások által okozott bolygatásának hatása is felmérhető, hiszen többek között a talajtömörödés és a szerves anyag elhordás által ezek a tevékenységek is befolyással vannak a talajban élő mikroorganizmusok összetételére és aktivitására. A beavatkozások hatására a bolygatatlan talajban egyes domináns szervezetek visszaszorulhatnak, helyüket a megváltozott körülményeket jobban toleráló szervezetek vehetik át (Amoo és Babalola, 2019; Cheng és mtsai., 2021; Pascual és mtsai., 2000).

Bár a talajban lejátszódó élettani folyamatok jól ismertek, a talajfunkciók és mikrobiális diverzitás kapcsolatáról, jelentőségéről kevés információval rendelkezünk. Természetes körülmények között a rizoszférában jelen vannak olyan mikroorganizmusok, amelyek közvetlenül vagy közvetve befolyásolják a növény tápanyagfelvételét, a gyökerek növekedését és morfológiáját, továbbá különböző élettani és fejlődési folyamatait (Láng, 2007). Máig nem ismertek azonban teljesen azok a mechanizmusok, amelyek a növény és a talaj közötti

anyagforgalomért, annak kialakulásáért és fenntartásáért felelősek (Baldrian, 2017a; Baldrian, 2017b; Fricker és mtsai., 2008).

A talajban élő mikroorganizmusok száma meglehetősen nagy: egy gramm talajban akár 2×10^9 mikroorganizmust is találhatunk, a baktériumok mellett vírusokat és legalább ezer gombafajt is (Delmont és mtsai., 2011; Madsen, 2008; Myrold és mtsai., 2014). Nagy számuk ellenére a talajban élő baktériumok több mint 99%-át nem lehet hagyományos technikával tenyésztésbe vonni. Ezért a fajok meghatározásához, egyedszámuk becsléséhez, ezáltal a mikroorganizmusok környezetben betöltött szerepének, a szén-, nitrogén- és tápanyag-körforgalommal kapcsolatos folyamatok megismeréséhez tenyésztéstől független modern molekuláris genetikai és bioinformatikai módszerek szükségesek (Myrold és mtsai., 2014; Pham és Kim, 2012; Staley és Konopka, 1985; Torsvik és Øvreås, 2002).

II.4. A metagenomika alkalmazása a mikrobaközösségek vizsgálatára

A Földön élő mikrobák többsége még ismeretlen, tenyésztés által nem meghatározható, egyfajta „mikrobiális sötét anyag”-nak tekinthető (Bernard és mtsai., 2018). Komplex minták vizsgálata, így a talajmikrobák közösségeinek vizsgálata is az elmúlt száz évben főképpen mikroszkópos és tenyésztésen alapuló technikák alkalmazásával történt (Lynch és Neufeld, 2015). Talajok esetében a mikrobák hagyományos technikákkal végzett tenyészthetőségének sikeressége csak mintegy 0,3%-os (Amann és mtsai., 1995; Torsvik és mtsai., 1990). A műszeres analitika, elsősorban a különféle elválasztási technikák és kromatográfiás módszerek fejlődésével a kemotaxonómiai markerek elemzése a mikrobiológiában egyre szélesebb körben vált alkalmazhatóvá. A kemotaxonómia az élőlények kémiai összetevőinek változatosságával foglalkozik, vizsgálható általa a mikroorganizmusok nukleinsavainak és fehérjéinek szerkezete, szénhidrátjaik vagy lipid komponenseik összetétele. A nukleinsav alapú technikák elterjedésével ezek a módszerek háttérbe szorultak, de jelentőségük a mai napig fontos, főként új taxonok leírása esetében. Előnye, hogy amplifikálás nélkül történik a kémiai összetevők kinyerése, problémát jelent viszont, hogy sok marker univerzális előfordulású az élővilágban, illetve, hogy számos marker csak nemzetség szintű meghatározást tesz lehetővé (Borsodi, 2018; Vandamme és Sutcliffe, 2021).

A talaj mikrobaközösség összetételének és aktivitásának részletesebb feltárására a molekuláris módszerek fejlődésével nyílt lehetőség (Insam, 2001). Talajmintából történő első bakteriális DNS izolálás Torsvik nevéhez köthető (Torsvik, 1980), a talajban élő élőlények

kollektív örökítőanyagára pedig Handelsman és munkatársai használták először a metagenom kifejezést (Handelsman és mtsai., 1998).

A molekuláris módszerek (nukleinsav kivonás, polimeráz láncreakció, klónozás, hibridizáció, DNS ujjlenyomat módszerek, DNS bázissorrend meghatározás) elmúlt évtizedekben tapasztalt széleskörű elterjedése a mikrobiális diverzitással kapcsolatos ismeretek folyamatos bővülését hozta magával. A környezeti minták, így a talajminták mikrobaközösségének vizsgálatára a nem tenyésztésen alapuló eljárások közül leggyakrabban a nukleinsav kivonáson és elemzésen alapuló módszereket alkalmazzák. A nukleinsav-alapú közösségvizsgálati módszerek szinte mindegyike a polimeráz láncreakció (Polimerase Chain Reaction - PCR) valamelyik típusán alapul (Wommack és mtsai., 2008). A közösségalkotók molekuláris genetikai vizsgálata során a közösségi DNS teljes és részleges vizsgálata is megvalósítható. Az első módszer alkalmazása esetében a teljes genetikai információt vizsgáljuk a kivont DNS-ből (teljes DNS szekvenálás), a második módszer esetében a genomi szekvenciák egy részét elemezzük, amelyeket a PCR során speciális primerekkel szaporítunk fel (amplikon szekvenálás) (Hirsch és mtsai., 2010; Ranjard és mtsai., 2000). E célszekvenciák közül kiemelendő a prokarióták riboszóma kis alegységében található rRNS-t kódoló gén (16S rRNS gén) amely alkalmasnak bizonyult a mikrobák szekvencia alapú azonosítására (Ward és mtsai., 1990; Woese, 1987; Woese és Fox, 1977). A 16S rRNS gén minden prokarióta szervezetben megtalálható, mérete (körülbelül 1500 bp) ideális az alkalmazott kimutatási módszerek számára, evolúciósan konzervatív és variábilis régiókat egyaránt tartalmaz, amely könnyen amplifikálható PCR láncreakcióval. Vegyes mintákban a gén szekvencia összetétele alapján taxonómiai besorolásra alkalmas (Ludwig és Schleifer, 1994; Tringe és Hugenholtz, 2008). A módszer érzékeny a kivont DNS minőségére, ezért az extrakció során megfelelő izoláló kit alkalmazása javasolt (Feinstein és mtsai., 2009). A domén-specifikus primerek esetleges degenerált régiói (Baker és mtsai., 2003), valamint a 16S rRNS gén kópiaszáma, a különböző baktérium fajok eltérő genomszerkezete egyaránt csökkenthetik a módszer pontosságát (Farrelly és mtsai., 1995).

A komplex környezetek élőközösségeinek genom szekvenálásához rendelkezésre álló nagy hatékonyságú módszerek nagyon gyorsan fejlődnek. A közösségalkotókból kivont és felszaporított DNS szakaszok bázissorrendjének gyorsabb, költséghatékonyabb meghatározásához nyújtanak lehetőséget az úgynevezett új generációs szekvenálás módszerek (next-generation sequencing - NGS). Bár eltérő bázismeghatározási elveken

alapulnak, illetve a hagyományos (Frederick Sanger által kifejlesztett) módszerhez képest egyszerre csak rövidebb (néhány száz bázispár hosszúságú) DNS szakaszok leolvasását képesek elvégezni, az egyszerre több szálon futó amplikon feldolgozásnak köszönhetően jóval nagyobb teljesítményre, másodpercenként akár több ezer bázis meghatározására képesek (Mardis, 2008; Soliman és mtsai., 2017). A módszer hátránya, hogy az amplikon szekvenálás során esély van az amplifikációból származó adatorzulásra, illetve nem alkalmas a megcélzott géneken kívül más gének kimutatására (Abnizova és mtsai., 2017; Brooks és mtsai., 2015).

A metagenom elemzés során az adott mikrobaközösség az amplikon szekvenálás mellett vizsgálható úgynevezett shotgun szekvenálással is, ami a közösségalkotók kivont teljes genomi szekvenciájának (enzimekkel történő) hasításán, és az így létrejött fragmentumok szekvenálásán alapul (Guazzaroni és mtsai., 2009; Handelsman, 2004; Kowalchuk és mtsai., 2007; Sleator és mtsai., 2008). A keletkező nagy mennyiségű adat elemzéséhez bioinformatikai szoftverek és online adatbázisok állnak rendelkezésre (Gobet és mtsai., 2014; Oulas és mtsai., 2015; van Elsas és Boersma, 2011). Az NGS technikákkal egy közösség teljes génkészletének meghatározására, a vizsgált mikrobaközösség összetételének és genetikai potenciáljának részletes feltérképezésére nyílik lehetőség egyszerre több minta esetében; a célgének ismeretében, az általuk kódolt fehérjék révén feltárhatóak a közösségalkotók lehetséges anyagcsere folyamatai és alkalmazkodási mechanizmusai, ökológiai kapcsolatrendszerei (Escobar-Zepeda és mtsai., 2015; Oulas és mtsai., 2015; Quince és mtsai., 2017; Venter és mtsai., 2004).

II.5. Talajmikroba-közösségek katabolikus aktivitás vizsgálata respirációs módszerekkel

A genetikai módszerekkel történő diverzitás elemzések kiegészíthetők a talajmikroba-közösségek együttes anyagcsere (katabolikus) aktivitását vizsgáló respirációs vizsgálatokkal is (Szili-Kovács és mtsai., 2017). A vizsgálat során a mikrobiális respiráció különböző szénforrások felhasználásának mértékével tesztelhető, ezáltal a talajok mikrobaközösségek aktivitása kvantitatívan meghatározható a légzés során képződő szén-dioxid mérésével. A módszer a teszteléshez kiválasztott szénforrások eltérő hasznosítása alapján alkalmas a mikrobaközösségekre jellemző „anyagcsere ujjlenyomat” meghatározásra, az aktuális katabolikus aktivitás mintázat meghatározására, a vizsgált élőhelyen történő anyagcsere aktivitás változásainak térbeli és időbeli nyomonkövetésére, statisztikai elemzésre (Borsodi, 2018; Szili-Kovács, 2004).

A talajmikroba közösségek respirációs aktivitás vizsgálatára több módszert is fejlesztettek. A közösségi szintű fiziológiai mintázat (CLPP: community level physiological profiles) vizsgálata esetében arra kapunk választ, hogy a vizsgált mikrobaközösség a szerves tápanyagforrások közül melyeket és milyen mértékben képes hasznosítani (Lehman és mtsai., 1995). A mikrotiter lemezt használó Biolog módszer ugyancsak a különböző szénforrások mikrobaközösségek által történő hasznosításán alapul; a lemezek a talajszuszpenziók beoltását követően a szubsztrát felhasználás mértékét 48 óra inkubálás után a dehidrogenáz-enzim aktivitásában bekövetkező változás alapján mérik. A módszer hátránya, hogy a vizsgált talajból készített kivonat nem a teljes mikrobaközösséget, hanem annak csak az extrakció által kinyerhető részét vizsgálja; ugyancsak hátrányos lehet a hosszú inkubációs idő, ami miatt a vizsgált közösség szerkezete megváltozhat a hozzáadott szénforrások szelekciós hatása következtében (Garland és Mills, 1991). A korábban kidolgozott szubsztrát-indukált respirációs módszer (West és Sparling, 1986) több szubsztráttal történő Multi-SIR változatát a talaj mikrobaközösség funkcionális diverzitásának *in situ* jellemzésére Degens és Harris alkalmazta (Degens és Harris, 1997). A Multi-SIR módszer kiküszöbölte a fent említett problémákat a rövidebb (4-6 órás) inkubációs idővel, valamint a teljes talaj használatával. E módszer hátránya ugyanakkor a mérés időigényességében rejlik, lévén, hogy a respiráció meghatározása gázkromatográfiás mérési módszeren alapul. A többszubsztrátos respirációs módszert Campbell ötvözte a mikrotiter lemez alapú technikával, MicroResp™ néven. A módszer a szubsztrát-indukált respiráció kicsinyített verziója, amely során a talajhoz adott szubsztrátok (könnyen hasznosítható szénforrások, főként cukrok, szerves savak, cukoralkoholok és aminosavak) felhasználásának mérése a respirációjukból származó széndioxid kolorimetrikus módszerrel történő detektálásán alapul. A módszer egyik hátránya a kis mennyiségű talaj felhasználásából származó mérési pontatlanságból fakad; a talajminták gondos előkészítése (szitálás, keverés, nedvességtartalom-beállítás) ezért kiemelt fontosságú a mérések megbízhatóságának biztosítása szempontjából (Campbell és mtsai., 2003). Lalor és munkatársai erdőtalajok mikrobaközösségeinek mikrorespirációját vizsgálták a Multi-SIR és MicroResp™ módszerekkel. Kutatásuk során megállapították, hogy jobb felbontóképessége okán a MicroResp™ módszer alkalmasabb a különböző erdőtalajok mikrobaközösségeinek aktivitásának jellemzésére (Lalor és mtsai., 2007).

II.6. Mérsékelt övi lombhullató erdők talajmikroba-közösségének környezeti és szerkezeti szempontú jellemzése

A mérsékelt övi erdők elterjedése a tajgaöv és a mediterrán növénytakaságok által elfoglalt területek határolta földrajzi szélességek közé esik, ezen széles földrajzi sávon belül is kerülve a magashegységi és az erősen kontinentális hatások jellemezte szélsőséges élőhelyeket (Jarvis és Leverenz, 1983). Elterjedési területüket kiegyenlített hőmérsékleti viszonyok (-15°C feletti téli, és 35°C alatti nyári szélső hőmérsékleti értékek), és 400 mm-t meghaladó, közel egyenletes eloszlást mutató éves csapadékmennyiségek jellemzik. A földrajzi zóna erdeinek nagy részét a jelentős szezonális változásokat mutató, az évszakok változásával járó napfénytartam és hőmérsékleti ingadozásokhoz kiválóan alkalmazkodott lombhullató erdőtakaságok alkotják (Savill, 2004).

A mérsékelt övi lombhullató erdőtakaságokat alkotó fás növényzet évszakok kiváltotta fenofázis-változásai, de az egyes állományok fafajösszetétele, illetve az állományok szerkezetében beálló változások egyaránt hatást gyakorolnak az erdőtalajok mikrobaközösségének szerkezetére és működésére. Az erdőtalajok mikrobaközösségének dinamikáját meghatározó tényezők közül az egyik legfontosabb a faegyedek által végzett fotoszintézis termékeinek földfelszín alatti eloszlásának évszakok kiváltotta változása (Baldrian, 2017a), vagyis, összességében, a tápanyagtartalom éves fluktuációja (Andreetta és mtsai., 2012; López-Mondéjar és mtsai., 2015). A rizodepozíció ennek megfelelően elsősorban az ásványi talajrétegek baktériumközösségének összetételét befolyásolja, az avarréteg baktériumközösségeinek összetételére az avarlebomlás folyamatai vannak hatással (López-Mondéjar és mtsai., 2015). Az adott időszakban rendelkezésre álló szénforrások, az azokat hasznosítani képes baktériumtaxonok gyakoriságán keresztül a teljes baktériumközösség szerkezetét megváltoztathatják ilyen típusú erdőállományokban (Landesman és mtsai., 2019). A kiváltó környezeti faktorok közül az egyik legfontosabb a hőmérséklet; e környezeti paraméter szezonális változása a talaj mikrobaközösség aktivitását (légzés intenzitását) alapvetően meghatározza (Epron és mtsai., 2001), de például a mérsékelt övi lombhullató erdők avarrétegének lebontásában részt vevő mikroorganizmusok tevékenysége ugyancsak hőmérsékletfüggő (Baldrian és mtsai., 2013). Ezenfelül, a talaj szerves anyagának minősége (kémiai összetétele) szezonálisan, valamint magassági fekvés mentén is változik, ami jelentős változásokat vált ki az erdők talajmikroba-közösségének összetételében és aktivitásában (Siles és mtsai., 2017).

Bár fajgazdagságukat tekintve az európai mérsékelt övi lombhullató erdők elmaradnak más kontinensbeli társaiktól (Huntley, 1993), természetes állapotukban legtöbb esetben különböző fafajok alkotta elegyes faállományoknak tekinthetők. Eme erdőtársulások fajgazdagságát a természetes folyamatok mellett napjainkban az emberi beavatkozások (erdőhasználat) mértéke is jelentősen befolyásolja. Mindazonáltal, a természetközeli erdőállományok elegyessége (fafajösszetétele) a talaj mikrobaközösségének összetételében és működésében is tetten érhető, mely hatás közvetett és közvetlen módon egyaránt érvényesül; előbbi esetben a talajfelszínre jutó avar összetételbeli különbségei hatására kialakuló eltérő talaj pH és tápanyagjellemzők (Dukunde és mtsai., 2019; Thoms és mtsai., 2010), utóbbiban pedig a növényi gyökérszövet által kibocsátott exudátumok minősége felelős a mikrobaközösségben kialakult varianciáért (Dukunde és mtsai., 2019). A folyamatok egymáshoz viszonyított aránya ugyanakkor évszakonként is változik: míg a rizoszféra-hatás a nyári hónapokban erőteljes, a friss avartakaró lebomlása által a talajba jutó szerves anyag hatása az őszi hónapokban válik dominánssá (Thoms és Gleixner, 2013).

A fafajok, vagy különböző összetételű állományok a talajmikroba közösségre kifejtett hatása az örökzöld és a lombhullató fafajok dominálta erdőállományok összevetésében is megmutatkozik. A fenyőállományok talajának alacsonyabb pH-ja és szerves anyag tartalma kisebb talajbaktérium aktivitást és funkcionális diverzitást, valamint eltérő szubsztrátfelhasználást mutat. Mindazonáltal az állománytípusok közötti különbségek elsősorban a talajok termőrétegében kifejezettek (Klimek és mtsai., 2016).

Az egyes erdőállományok fafajösszetétele mellett azok jellemző lágyszárú vegetációjának jelenléte, összetétele is meghatározó lehet a talajok felső, szerves talajrétegének baktériumközösség összetételére és respirációs aktivitására. Erdők alatt a szabad talajfelszínhez viszonyítva a lágyszárúakkal fedett területrészek talajának bakteriális biomassza nagysága, enzimaktivitása és respirációja is nagyobb, annak ellenére, hogy a lágyszárú vegetáció a talaj fizikai- és kémiai tulajdonságaira nem gyakorol hatást (Stefanowicz és mtsai., 2022, Stefanowicz és mtsai., 2023). A megfigyelések, mely szerint az uralkodó lágyszárúak között a mikrobaközösségre gyakorolt hatás viszonylatában faj szinten is mutathatóak ki különbségek (Stefanowicz és mtsai., 2023), illetve, hogy az egyes erdőállományokat meghatározott lágyszárú közösségek jellemzik, a mérsékelt övi erdei ökoszisztémák a talaj mikrobaközösség összetételére és aktivitására gyakorolt komplex hatását támasztják alá.

A mérsékelt övi lombhullató erdőtürsulások emberi hatásra bekövetkező szerkezeti változásai közül az erdőhasználat, azon belül is az erdőállomány letermelése tekinthető a legjelentősebb hatásúnak, ami jelentősen befolyásolja a talajok szerves anyag utánpótlását (Roy és mtsai., 2021). A folyamatban fontos szerepet játszó avar és vágástéri hulladék (faanyag) eltávolítás negatív hatással van a talajmikrobák katabolikus aktivitására és összetételére (Maillard és mtsai., 2019), a baktériumközösségek esetében eltolva a relatív gyakoriság értékeket a kopiotróf baktériumoktól az oligotróf baktériumok irányába (Maillard és mtsai., 2023).

A metagenomika fejlődésével a mérsékelt övi lombhullató erdők talajbaktérium-közösség összetételének meghatározásáról számos tanulmány látott napvilágot az elmúlt évtizedekben. A tanulmányok jellemzően hasonló összetételű baktériumközösségekről számolnak be, melyek közötti különbségek néhány meghatározó taxon relatív gyakoriságbeli eltérésében nyilvánulnak meg.

Egy dél-lengyelországi vörös tölgy állomány (*Quercus rubra* L.) (O) 0-5 és (A) 5-15 cm talajmélységből származó minták vizsgálata esetében megállapították, hogy talajmélységtől függetlenül a leggyakoribb baktérium taxonok a Proteobacteria és az Actinobacteriota törzsek képviselői közül kerültek ki. Amíg az O rétegben a Proteobacteria, az A rétegben a savasabb kémhatás következtében az Acidobacteriota és az Actinobacteriota törzsek domináltak (Stanek és mtsai., 2023).

Egy csehországi természetvédelmi területen elhelyezkedő kocsánytalan tölgyes (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) állomány három talajmélységének ((avar (0,5-1 cm); szerves réteg (1-3 cm) és ásványi réteg (5 cm)) vizsgálata során a kutatók erőteljes szezonális hatásokat figyeltek meg az egyes baktérium taxonok relatív gyakoriságában. Megállapították, hogy a bakteriális fajgazdagság az avarrétegben szignifikánsan eltért a talajmintákban megfigyelttől, a diverzitás csökken a talajmélységgel, valamint, hogy az avarrétegben a tavaszi/nyári minták diverzitás indexe szignifikánsan nagyobb, mint az őszi/téli minták esetében. A mintákat az Acidobacteria (38%), Proteobacteria (32%), Actinobacteria (12%) és a Bacteroidetes (9%) baktériumtörzsek dominanciája jellemezte, míg a kisebb relatív abundanciával rendelkező törzsek közül a Verrucomicrobia (3%) és a Firmicutes (2%) előfordulása volt meghatározó. A kutatás megállapította, hogy a talajmélység 54%-ban, a szezonális pedig 9%-ban magyarázza a minták közötti varianciát. Az Acidobacteria törzs képviselőinek relatív gyakorisága a talajmélység növekedésével nőtt, az Actinobacteria, Firmicutes, Chloroflexi és a

Planctomycetes törzsek az ásványi talajrétegben, míg a Bacteroidetes és a Proteobacteria törzsek képviselői pedig az avarrétegben domináltak (López-Mondéjar és mtsai., 2015).

Bajorországi bükk (*Fagus sylvatica* L.) és lucfenyő (*Picea abies* (L.) H. Karst.) állományok metagenomikai összehasonlító vizsgálata során a kutatók a 0-10 cm talajrétegben az Acidobacteriota (bükk: 33%; fenyő: 35%), Proteobacteria (bükk: 22%, fenyő: 19%) és az Actinobacteriota (bükk: 11%, fenyő: 16%) törzsek nagy relatív gyakoriságát állapították meg. A vizsgálat során megállapították, hogy az egyes erdőállományok baktériumközösségeinek diverzitása nem különbözött szignifikánsan egymástól (Siegenthaler és mtsai., 2024).

Az Appalache-hegység mérsékelt övi lombhullató erdőállományainak [vörös és fehér tölgyes (*Quercus rubra* L. és *Quercus alba* L.), kései meggy (*Prunus serotina* Erhart), valamint cukor juhar és vörös juhar (*Acer saccharum* Marshall és *Acer rubrum* L.) alkotta társulások] szerves talajrétegből (~5cm) gyűjtött minták metagenom elemzése az Acidobacteria (37%), a Proteobacteria (30%), a Actinobacteria (9,2%), a Verrucomicrobia (6,3%), a Bacteroidetes (4,9%) és a Planctomycetes (3,8%) törzsek dominanciáját tárta fel. A vizsgálatot végző kutatók megállapították, hogy a vizsgált talajréteg fajgazdagsága télen volt a legnagyobb, ősszel a legkisebb, valamint, hogy az erdőállományok talajbaktérium-közösség összetétele évszakonként eltérő volt (Landesman és mtsai., 2019).

Közép-európai erdő- és gyeptalajminták szekvenciavizsgálata alapján a 0-10 cm talajmélységben az alábbi baktériumtörzsek bizonyultak dominánsnak: Actinobacteria (23,75%), Acidobacteria (18,9%), Bacteroidetes (5,15%), Chloroflexi (5,09%), Gammaproteobacteria (4,32%), Firmicutes (1,18%), és Nitrospirae (1,14%). A vizsgált erdőállományokat az alábbi állományalkotó fajok alkották: európai bükk (*Fagus sylvatica* L.), kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.), kocsányos tölgy (*Quercus robur* L.), erdeifenyő (*Pinus sylvestris* L.) és lucfenyő (*Picea abies* (L.) H. Karst.). A vizsgált területek talajának diverzitáselemzése során megállapították, hogy a gyeptalajok baktériumközösségei szignifikánsan diverzebbek, mint az erdőtalajok baktériumközösségei, továbbá kimutatták, hogy az erdő- és gyeptalajok baktériumközösségének összetételét leginkább a talaj pH értéke befolyásolja (Kaiser és mtsai., 2016).

Egy mérsékelt övi akácállomány (*Robinia pseudoacacia* L.) talajának felső 10 cm-es talajrétegből gyűjtött talajminták metagenom elemzése a következő baktérium törzsek jelenlétét tárta fel: Proteobacteria (30,54%), Actinobacteria (25,30%), Acidobacteria (13,94%), Firmicutes (7,19%), Verrucomicrobia (6,86%), Planctomycetes (5,22%), Chloroflexi (3,87%),

Gemmatimonadetes (2,37%), Bacteroidetes (1,14%) és Cyanobacteria (0,40%). A kutatók pozitív korrelációt állapítottak meg a talajbaktérium-közösség összetétel és a talaj összes szén, összes nitrogén, szerves szén, nitrát-nitrogén és oldható-foszfortartalma között, valamint azt is bizonyították, hogy ezek a talajtani paraméterek vannak a legnagyobb hatással a baktériumközösség összetételre (Li és mtsai., 2021).

III. CÉLKITŰZÉSEK

Az I. Világháborút követően, részben ökológiai és népegészségügyi (pl. homokmegkötés), részben pedig gazdasági okoktól indítva (faanyaghiány enyhítés) kiterjedt erdősítési programok indultak Magyarország erdőterületeinek növelése érdekében az 1900-as évek közepétől kezdődően. Az erdősítésekbe számos olyan mezőgazdasági terület bevonásra került, amelyek ökológiai (elsősorban talaj-) adottságai az évszázadokon keresztül végzett mezőgazdasági művelés hatására leromlottak. Bár e telepített erdőállományok talajában bekövetkezett talajfejlődés, beleértve a talaj mikrobiológiai változásokat is, visszamenőlegesen már nem, vagy csak erős megkötésekkel lenne felmérhető, az állományokban több évtizeden keresztül végzett eltérő erdőgazdálkodási beavatkozások talajéletre kifejtett hatása jól vizsgálható. Ezért ezen állományok talajbaktérium-közösség összetételének, aktivitásának vizsgálata, az eredmények kontrol területek (intenzíven kezelt mezőgazdasági parcellák, bolygatatlan gyepek) adataival való összevetése értékes kiegészítő információkkal szolgálhat az erdőgazdálkodás és a talajok fejlődése közötti kapcsolat mélyebb megismeréséhez.

Kutatásunk területéről ezért három olyan erdőállományt választottunk, amelyek egy, az 1930-as években telepített erdőtümbben helyezkednek el. Így értékeltünk egy felújítási fázisban lévő elegyes kocsányos tölgyes, egy elegyetlen akác állomány, valamint egy véghasználat előtt álló idős, elegyes kocsányos tölgyes erdőrészletet. Az erdőállományok talajbaktériumközösségének összetételét metagenom elemzéssel vizsgáltuk, a mikrobiális aktivitás értékeléséhez pedig a légzési folyamatok során felhasznált szénforrások kvantitatív elemzését végeztük el. Emellett a talaj fizikai- és kémiai tulajdonságainak a talajbaktériumközösség összetételére és a szubsztrát-indukált respirációra gyakorolt hatását is értékeltük. Vizsgálati eredményeinket szabadföldi intenzív mezőgazdasági tartamkísérletek bolygatott, valamint egy természetközeli állapotú gyepek bolygatatlan talajmintáin végzett metagenomikai és mikrorespirációs vizsgálatok eredményeivel is összevetettük.

A doktori kutatómunkám fő kérdései az alábbiak voltak:

- Mely taxonok alkotják az egyes erdőállományok talajbaktérium közösségét?
- Létezik-e diverzitásbeli különbség a különböző szerkezetű erdőállományok talajbaktérium-közösségei között?

- Milyen erdőszerkezeti és edafikus tényezők befolyásolják az egyes baktériumközösségek összetételét?
- Milyen hatást gyakorol az erdőállomány tarvágása a baktériumközösség összetételére?
- Mennyiben tér el az erdőállományok talajbaktérium-közösségének összetétele az intenzív művelés alatt álló mezőgazdasági területétől, illetve a természetközeli állapotú gyepterületétől?
- Mutatható-e ki különbség az egyes erdőállományok talajmikrobaközösségeinek szubsztrátfelhasználás mintázatában?
- Milyen hatással van az erdőállomány véghasználata (tarvágása) a talajmikrobaközösség aktivitására, illetve szubsztrát felhasználására?
- Mennyiben tér el az erdőállományok talajmikrobaközösségének szubsztrát-indukált respirációja a mezőgazdasági területekétől?

A jelen doktori értekezés gyakorlati célja egy átfogó elemzés nyújtása három telepített erdőállomány talajmikrobaközösségének összetételéről és aktivitásáról, valamint a fakitermelés következtében fellépő talajmikrobiális (bakteriális) változásokról. Megítélésem szerint, eredményeink hozzájárulhatnak az erdők talajában élő mikroorganizmusok jobb megismeréséhez, illetve alapot nyújthatnak a magyarországi erdőállományok talajbaktériumközösségeinek további vizsgálatához.

IV. ANYAGOK ÉS MÓDSZEREK

IV.1. Vizsgált erdőállományok jellemzése

Kutatásunk területéül a Martonvásár és Ráckeresztúr határában elhelyezkedő 80,6 hektáros erdőtömbben jelöltünk ki három erdőállományt; a teljes erdőtömb telepítése az 1930-as években történt, amely időszakot megelőzően a területek hasznosítása mezőgazdasági műveléssel történt (**1. melléklet**). A mintavételi terület fekvése közel sík, nyugat felé enyhe lejtéssel (1,7%). A három kiválasztott erdőrészletben (Martonvásár 30/E, Ráckeresztúr 5/C1, Ráckeresztúr 6/E) erdőrészletenként 1 db 10 × 10 méteres mintavételi parcellát jelöltünk ki a vizsgálatok céljára. A mintavételi parcellák kijelölése során olyan, az erdőrészletek állományviszonyait jól reprezentáló területrészeket kerestünk, amelyekről mikrodomborzatuk és növénytakarójuk alapján feltételezhető volt a parcellahatárok közötti maximális talajtani homogenitás. A mintaterületek kiválasztása során további fontos szempont volt a martonvásári mezőgazdasági tartamkísérletek helyszínéhez közeli elhelyezkedés, a területek közötti klimatikus eltérések lehető legalacsonyabb szinten tartása érdekében.

A vizsgált erdőrészletek elhelyezkedését az **1. ábra** szemlélteti.



1. ábra: A mintavételi területek elhelyezkedése Martonvásár és Ráckeresztúr határában. Jelmagyarázat: 6/E: fiatal tölgyes erdőállomány (ET1); 30/E: akácos erdőállomány (EA1); 5/C1: ET2 tölgyes erdőállomány (ET2). Forrás: <https://www.erdoterkep.nebih.gov.hu/>.

A kiválasztott erdőrészek egymástól 1 km távolságon belül helyezkedtek el. A három erdőállományt a következő faállomány típusok jellemezték 2018-ban: Martonvásár 30/E - közel 20 éves elegyetlen **akác** (**EA1**), Ráckeresztúr 6/E - 2 éves csertölgy elegyes **kocsányos tölgyes** (**ET1**), Ráckeresztúr 5/C1 - 80 éves magas kőris és csertölgy elegyes **kocsányos tölgyes** (**ET2**). Az erdőállományok a Prograd Agrárcentrum Mezőgazdasági Kft. tulajdonában és kezelésében álltak. (Megjegyzendő továbbá, hogy a Ráckeresztúr 5/C1 erdőrészetben található erdőállományt 2018/2019 telén tervszerűen véghasználták, majd az erdőrészet területét megosztották és új erdőrészet jelölésekkel látták el két lépcsőben. Az általunk vizsgált kísérleti parcellát tartalmazó új erdőrészet első körben 5/C1, majd 5/J jelölést kapott).

A Martonvásár 30/E erdőrészet (EA1) kiterjedése 3,58 hektár, erdőállománya elegyetlen akác (*Robinia pseudoacacia* L.). Az erdőrészet telepítése 1933-ban történt, azóta 1962-ben és 2002-ben végeztek véghasználatot az állományban. Az erdőállomány felújítása gyökérszagatást követően sarjzattal, fafajcsere nélkül történt. A vizsgálat kezdetekor az akácot jellemzően 16 éves egyedek alkották, szórt elegyben néhány 70 év feletti akác hagyásfával. Az erdőrészet leíró lap adatai alapján az állomány záródása mintegy 84% volt. A kísérleti parcella EOV koordinátája: 633568 (y), 218939 (x).

A Ráckeresztúr 6/E erdőrészet (ET1) területe 5,71 hektár. A fafajok elegyaránya a következő volt: kocsányos tölgy (*Quercus robur* L.) 57% és csertölgy (*Quercus cerris* L.) 43%. A telepítés éve 1933 volt, a tarvágást 2016 telén végezték el. Az erdőállomány felújítását a természetes úton megjelent mageredetű újulatra, valamint a sarjegyedekre alapozta a gazdálkodó. Ennek megfelelően a vizsgálat kezdetekor a terület fiatal állományát jellemzően 2 éves kocsányos tölgy és csertölgy csemeték alkották, az eredeti elegyarányhoz hasonló eloszlásban, fafajcsere a területen nem történt. Az erdőrészetben kijelölt kísérleti parcella EOV koordinátája: 633289 (y), 218381 (x).

A Ráckeresztúr 5/C1 erdőrészet (ET2) teljes területe 5,04 hektár, erdőállományának fafajmegoszlása 2018-ban a következő volt: kocsányos tölgy (*Quercus robur* L.) 40%, magas kőris (*Fraxinus excelsior* L.) 40 %, csertölgy (*Quercus cerris* L.) 20%. Az állományt 1936-ban telepítették és 2018/2019 telén véghasználták, természetes felújítása jelenleg is folyamatban van. Az erdőállomány felújítását a természetes úton megjelent mageredetű újulatra, valamint a sarjegyedekre alapozta a gazdálkodó, fafajcsere a területen nem történt. A kutatás kezdetekor az állomány 82 éves volt, 92%-os lombkorona záródással. A tarvágást követően a terület nyílttá vált, a 2019-2021 vizsgálati években az erdő átlagosan egy méter magas

sarjhajtásokkal és csemetékkel volt borított. A lombkorona záródása a 2019-2021 vizsgálati években nem volt meghatározható. A kísérleti parcella EOV koordinátája: 633743 (y), 218766 (x).

A vizsgált erdőállományok területén 2019-2021 években történt botanikai felmérés összefoglalója a **2. mellékletben** található. A felvételezést és taxonómiai besorolást Kalapos Tibor, Csontos Péter és Tamás Júlia végezte.

IV.2. Mintavétel

A 10 × 10 m-es mintaparcellák kijelölése során a területek töréspontjait festett karókkal állandósítottuk. Ezen felül rögzítettük a parcellák GPS koordinátáit, valamint írásos és fényképes dokumentációt készítettünk róluk. A kijelölt kvadrátokban 2018 és 2021 között gyűjtöttünk talajmintákat a gyökerekkel sűrűn átszőtt rizoszféra talajból (továbbiakban talaj), alkalmanként három-három véletlenszerűen kiválasztott pontból, évenként három-öt alkalommal. A mintavételek alkalmával a talajmintákat nem osztályoztuk azok gyökerektől mért távolságuk szerint, vagyis a talajmintákat a gyökerekkel érintkező, illetve az azoktól távolabb elhelyezkedő talajrészek együtteseként kezeltük. A mintavételi időpontok úgy kerültek megválasztásra, hogy azok a tavaszi, nyári és őszi periódusokat érintsenek. A mintavételek időpontjait, valamint a minták kódolását a **3. melléklet** tartalmazza.

Az egyes mintavételek alkalmával kísérleti parcellánként véletlenszerűen kiválasztott pontokban három mintavételi gödörből 1-1 kg-nyi talajmintát gyűjtöttünk a **0–10 cm (A)** és a **10–40 cm (B)** közötti talajmélységből. A mintavételek során alkalmazott kézi ásót minden mintavétel előtt alkohollal fertőtlenítettük a közösségi DNS minták keveredését elkerülendő. A talajminta gyűjtések alkalmával minden egyes gyűjtési pontot megjelöltük a mintaparcellákban, a bolygatott területrészek későbbi újramintázásának elkerülése érdekében. A metagenom elemzésekhez minden egyes gyűjtés alkalmával 6 db kompozit talajmintát készítettünk úgy, hogy a parcellánként három mintagödör azonos talajmélységből vett mintáit egybeöntöttük és homogenizáltuk. A metagenom elemzésekre szánt mintákat három órán belül DNS izolálás céljából az Eötvös Loránd Tudományegyetem Mikrobiológiai Tanszékére (2018-ban), illetve az ELTE TTK martonvásári Talajtermékenységi laboratóriumába szállítottuk (2019 és 2021 között). A katabolikus aktivitás vizsgálatok elvégzéséhez 2018-ban mintavételi alkalmanként hat kompozit mintát (A és B talajmélység) gyűjtöttünk, a 2019-es évtől viszont mintavételi gödrönként és talajmélységenként elkülönítve

történt a minták készletezése, ami 18 talajmintát jelentett mintagyűjtési alkalmanként. A katabolikus aktivitás vizsgálatokra szánt talajmintákat a HUN-REN Agrártudományi Kutatóközpont Talajtani Intézetének Talajbiológiai osztályára szállítottuk a mintavételt követően. A vizsgált talajok fizikai- és kémiai paramétereinek elemzése céljából a 2018-as évben mintavételi alkalmanként hat kompozit mintát (A és B talajmélység), 2019-től pedig alkalmanként 18 darab egyéni mintát gyűjtöttünk a korábban ismertetett módon. A talajfizikai- és kémiai vizsgálatokat a Soproni Egyetem Erdészeti Tudományos Intézet Ökológiai laboratóriumában végeztük. A genetikai és a respirációs vizsgálatokra szánt talajminták tárolására simítózárás műanyag tasakot használtunk, a mintákat a laboratóriumba való érkeztetésig 4°C-on folyamatosan hűtve tároltuk. Összességében 2018 és 2021 között 96 darab talajmintát gyűjtöttünk metagenom elemzés, 228 darab mintát katabolikus aktivitás vizsgálat, illetve ugyancsak 228 darab mintát talajfizikai- és kémiai elemzések céljára.

A talajmintavételi gödrök kialakításában a négy vizsgálati évben Nagy-Khell Melinda, Toldi Valter, Süle Tamás, Farkas Máté és Illés Gábor segítettek.

A vizsgált erdőállományok genetikai talajtípusának meghatározásához 2018. április 13.-án erdőállományonként egy-egy talajszelvényt készítettünk. A szelvényekben elvégeztük azok helyszíni leírását, továbbá a meghatározott talajrétegekből talajmintákat gyűjtöttünk az egyes talajszintek talajfizikai- és kémiai tulajdonságainak laboratóriumi meghatározásához. A talajszelvényekből szintenként egy-egy mintát gyűjtöttünk az elemzésekhez. A talajszelvények helyét a mintavételi parcellák szomszédságában jelöltük ki. A talajszelvények fényképeit az **4. melléklet** tartalmazza, amelyeken a szelvényvizsgálat során meghatározott talajszintek mellett a mintavételi talajmélységek (A: 0-10 és B: 10-40 cm) is jelölésre kerültek.

A szelvények felvételezésében és dokumentálásában Toldi Valter és Benke Attila segítettek.

IV.3. A mezőgazdasági tartamkísérletek ismertetése

A mezőgazdasági tartamkísérlet 1961-ben indult a HUN-REN Magyar Kutatási Hálózat Agrártudományi Kutatóközpont Mezőgazdasági Kutatóintézetének jogelőd intézményében, szigorúan azonos elvek szerinti növénytermesztési feltételekkel, kontrollált körülmények között. A szabadföldi kísérletsorozat két tényezősek (mono- és dikultúra, valamint norfolki vetésforgó és műtrágya kezelések), négy ismétléses, osztott parcellás elrendezés szerint kialakítottak, és összesen 140 darab, 7 × 7 m-es kísérleti parcellát tartalmaztak. A kísérletben

kukorica (*Zea mays* L.) monokultúrát (1. kultúra) és kukorica-őszi búza (*Triticum aestivum* L.) dikultúrát vizsgáltak (két év kukorica, két év őszi búza) három különböző tápanyagutánpótlás kezelés szerint ("A" - nullkontrol, "B" és "D" kezelés). A kísérletben alkalmazott szerves NPK műtrágya az alábbi alkotókból állt: N (ammónium-nitrát, NH_4NO_3), P (szuperfoszfát, $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$) és K (kálium-klorid, KCl). 1961 és 1984 között a nitrogén-, foszfor- és káliumadagok 100, 50, 50 kg/ha/év voltak, de ezeket a dózisokat 1985-től megnövelték 180, 90, 150 kg/ha/év-re ("D" trágyázási rendszer). Az NPK adagolása a "B" trágyázási rendszerben ugyan az, mint a "D"-ben, de négyévente kiegészítésként szarvasmarha istállótrágyát is kijuttattak a kezeléseken (1980-ig 30 t/ha, 1984-től 60 t/ha). Az utolsó szerves trágya kijuttatás 2016-ban történt. A kísérleti parcellákat ősszel 28-30 cm mélyen felszántották, a szántóföldi maradványokat és a műtrágyát is beforgatva így a talajba. A vetéselőkészítés gépesítetten történt, a parcellákat a teljes vegetációs időszak alatt gyom- és kártevőmentesen tartották. A tenyészidőszakban a gyomirtás magában foglalta a vegyszeres (preemergens és szükség esetén posztemergens gyomirtó szerek) és mechanikus gyomirtási módszereket. A kontrollként használt természetközeli állapotú gyepek (továbbiakban bolygatatlan gyepek) a tartamkísérlettől 50 méterre található, rajta 50 éve nem folytattak művelést (Megyes és mtsai., 2021a). A mezőgazdasági talajmintákra, valamint a bolygatatlan gyepterületre vonatkozó adatokat az **5. melléklet** tartalmazza.

IV.4. Környezeti paraméterek vizsgálata

A laboratóriumi vizsgálatokat megelőzően a talajmintákból eltávolítottuk a látható gyökérmaradványokat. A talajfizikai- és kémiai vizsgálatokat légszáraz, 0,63 mm-es szitán átszitált mintákon végeztük. A minták nedvességtartalmát (SM) 105°C-on súlyállandóságig történő szárítással határoztuk meg (MSZ 21470/2-81, 1981). A talajok mechanikai összetételének meghatározására a 0,5 M nátrium-pirofoszfát oldattal történő pipettás módszert alkalmaztunk (MSZ-08-0205:1978, 1978). A kalcium-karbonát (CaCO_3) tartalom meghatározására a Schleiber-féle kalcimétert használtunk (MSZ-08-0206-1:1978, 1978). A talajminták kémhatását (pH) vizes és 1 mólos kálium-kloridos szuszpenzióban határoztuk meg kombinált üvegelektrod használatával (MSZ-08-0206-2:1978, 1978). A talajminták szerves széntartalmát (humusz, H) tömény kénsavas kálium-dikromáttal oxidáltuk, majd a keletkezett Cr^{3+} ionok mennyiségét Shimadzu UV-1601 spektrofotométerrel detektáltuk (Shimadzu, Japan) (MSZ-08-0210:1977, 1977). Az ammónium-laktát oldható foszfor (AL- P_2O_5) tartalmat

Shimadzu UV-1601 (Shimadzu, Japan) spektrofotométerrel detektáltuk, míg a kálium (AL-K₂O), magnézium (AL-Mg), kalcium (AL-Ca) és nátrium (AL-Na) koncentrációt (MSZ 20135:1999, 1999) Agilent 5110 ICP-OES segítségével elemeztük (Agilent Technologies, VIC, Australia). A kálium-klorid oldható nitrát-nitrogén (NO₃-N) koncentrációját UV-1601 spektrofotométerrel határoztuk meg (Shimadzu, Japan) (MSZ 20135:1999, 1999). Az összes nitrogén (TN) meghatározását száraz égetéses eljárással végeztük CN628 elemanalizátorral (LECO, MI, USA) (ISO 13878:1998, 1998), a minták összes szén (TC), összes szerves és szervesetlen széntartalmát (TOC és TIC) szintén száraz égetéses eljárással vizsgáltuk (ISO 10694:1995), RC612 analizátorral (LECO, MI, USA).

Az átlaghőmérséklet adatokat (ADT5) a mintavételi időpontokat megelőző ötnapos időszakra számítottuk ki (**6. melléklet**), a legközelebbi (martonvásári) automata klímaállomás napi mérési adataiból. A hőmérsékleti átlag adatokat a baktériumközösség összetétel és a mikrobiális aktivitás elemzések során (környezet-genom, környezet-respiráció korrelációs elemzések) környezeti változóként használtuk fel. A hőmérséklet adatokat Kizmus Lajos és Árendás Tamás bocsátotta rendelkezésemre (HUN-REN ATK MGI).

A mezőgazdasági tartamkísérlet talajmintáinak vizsgálatára a szolnoki Talajvédelmi Laboratórium Kft. akkreditált laboratóriumában került sor.

IV.5 A DNS kivonása a talajmintákból

A metagenom elemzésekhez gyűjtött talajmintákat a laboratóriumi feldolgozásig 6-8°C-on hűtve tároltuk, és 24 órán belül elvégeztük a DNS kivonását. A DNS-t 0,25 g kompozit talajmintából vontuk ki, a Qiagen DNeasy PowerSoil Kit (Qiagen, Hilden, Germany) felhasználásával. 2019-től kezdve a kivonáshoz a QIAcube félautomata izoláló robotot használtunk (Qiagen, Hilden, Germany). A talajmintákból kivont közösségi DNS izolátumokat további feldolgozásig -20°C-on tároltuk.

IV.6. A talajminták 16S rRNS gén ampikon szekvenálása Illumina MiSeq szekvenáló platform segítségével

A vizsgált erdőállományok talajmintáinak baktériumközösség összetételének meghatározását MiSeq (Illumina) Dual Index ampikon szekvenálás segítségével végeztük. A szekvenálást megelőzően a DNS minták előkészítéséhez két PCR-t futtattunk le. Az első PCR

során az talajminták közösségi DNS izolátumaiból a bakteriális kromoszóma kis alegységében található 16S rRNS gén V3-V4 régióját a Bacteria doménre specifikus primer párral fölszaporítottuk (Bakt341F 5' – CCTACGGGNGGCWGCAG -3' és Bakt805R 5' - GACTACNVGGGTATCTAATCC -3') (Herlemann és mtsai., 2011). A módszer hibáinak minimalizálása érdekében a polimeráz láncreakciót mintánként három párhuzamos ismétlésben végeztük el, összesen 3 × 15 µl végtérfogatban (Veriti, Applied Biosystems, Thermo Fischer Scientific, Waltham, MA, USA) **(1. táblázat)**.

1. táblázat: Az alkalmazott ampikon PCR összetétele (15 µl/minta reakció térfogat esetén).

Összetevők	Mennyiség
2× Phusion Flash PCR Master mix (Thermo Fischer Scientific, Waltham, MA, USA)	7,5 µl
Reverz primer 1 µM (Merck, Great Britain)	3 µl
Forward primer 1 µM (Merck, Great Britain)	3 µl
DNS templát	1,5 µl
Hőprofil	
95°C 3 perc; 25 ciklus (95°C 30 mp, 55°C 30 mp, 72°C 30 mp); 72°C 5 perc; 4°C	

A reakció sikerességének ellenőrzése QIAxcel Advanced kapilláris gélelektroforézis (Qiagen, Hilden, Germany) segítségével történt, QX Size Marker 50-800 bp v2.0 (Qiagen, Hilden, Germany) markerlétra használatával. Ezt követően az azonos mintákhoz tartozó PCR termékeket egy Eppendorf csőben összesítettük. Az így kapott PCR termékeket Agencourt AMPure XP mágneses gyöngyök (Beckman Coulter, Indianapolis, IN, USA) segítségével tisztítottuk. A tisztítás eredményességét QIAxcel Advanced System kapilláris gélelektroforézis (Qiagen, Hilden, Germany) segítségével ellenőriztük. A második PCR-t (Veriti, Applied Biosystems, Thermo Fischer Scientific, Waltham, MA, USA) az előző primerekhez kapcsolódó, duplán indexált primerekkel (Illumina Nextera XT Index kit v2, Illumina) futtattuk le **(2. táblázat)**.

2. táblázat: Az alkalmazott index PCR összetétele (50 µl/minta reakció térfogat esetén).

Összetevők	Mennyiség
2× Phusion Flash PCR Master mix (Thermo Fischer Scientific, Waltham, MA, USA)	25 µl
Nextera XT Index 1 primer (Illumina)	5 µl
Nextera XT Index 2 primer (Illumina)	5 µl
DNS	5 µl
PCR minőségű víz	10 µl

Hőprofil

95°C 3 perc; 8 ciklus (95°C 30 mp, 55°C 30 mp, 72°C 30 mp); 72°C 5perc; 4°C

Az indexált PCR termék tisztítása és az indexálás sikerességének ellenőrzése a fenti lépések ismétlésével történt. Az amplikonkönyvtárak koncentrációját a Qubit 1x dsDNA HS Assay Kit segítségével (Invitrogen, Thermo Fischer Scientific, Waltham, MA, USA) Qubit 4.0 fluorométer (Invitrogen, Thermo Fischer Scientific, Waltham, MA, USA) használatával állapítottuk meg. Az amplikonkönyvtárakat ezután normalizáltuk, majd ekvimoláris arányban egyesítettük. A szekvenálás 2×250 bp „pair end” eljárásban történt az Illumina által gyártott (Illumina, San Diego, CA, USA) MiSeq Reagent kit v2 (2×250 ciklus) Miseq platformon. A szekvenálás előkészítéséhez az Illumina 16S metagenom protokoll előírásait követtük (Illumina, 2023).

A DNS kivonásban és az amplikon szekvenálásban Megyes Melinda és Korponai Kristóf segítettek.

IV.7. Bioinformatikai elemzés

A mintasorok nyers 16S rRNS szekvencia adatait az NCBI Sequence Read Archive (SRA) adatbázisban helyeztük el (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/sra>), amelyek a PRNJA929690 azonosítón keresztül érhetők el.

A mintasorok esetében az egyedi leolvasásokat (read-eket) a mothur v1.47 (Schloss és mtsai., 2009) szoftver segítségével a MiSeq SOP (www.mothur.org) standard protokoll programot követve dolgoztuk fel. A szekvencia read-eket szűrtük a nem egyértelmű olvasatokra (ambiguous reads), a szekvencia hosszúságra (minlength = 400, maxlength = 500) és a homopolimerekre. A szekvenciák illesztését az alapértelmezett beállítások és a

Needleman-Wunsch páros illesztési módszerrel végeztük az ARB-SILVA SSU Ref NR 138 (<http://www.arb-silva.de/>) referencia adatbázis (Quast és mtsai., 2012) alapján. Szintén ez az adatbázis szolgált alapul a szekvenciák taxonokhoz történő hozzárendelése során. Az illesztett szekvenciákat szűrtük gap karakterekre (terminális és horizontális), majd a szekvenciákat a Huse által fejlesztett pseudo-single linkage algoritmussal (Huse és mtsai., 2010) klasztereztük gyakoriságuk alapján. A kiméra szekvenciákat a mothur részét képező vsearch programmal (Rognes és mtsai., 2016) távolítottuk el. Az egyszer előforduló (singleton) szekvenciákat (Huse és mtsai., 2010), valamint a ritka, 1% gyakoriság alatti szekvenciákat (Prodan és mtsai., 2020) szintén eltávolítottuk a további elemzésekből. A Bacteriáktól eltérő nemkívánatos OTU-k (operatív rendszertani egység) kizárása érdekében a szekvenciákat a Wang-féle módszerrel osztályoztuk (Wang és mtsai., 2007) minimum 80% bootstrap konfidencia érték alkalmazásával (a 80% alatti bootstrap értéket kapott szekvenciákat kizártuk a további elemzésekből). A szekvenciák OTU-kba rendezése OptiClust módszerrel, 97%-os 16S rRNS gén szekvencia hasonlóság alkalmazása alapján történt (Westcott és Schloss, 2017). Az OTU-k képezték a későbbi statisztikai elemzések alapját. Ehhez egy olyan távolságmátrixot állítottunk össze az egyedi szekvenciák felhasználásával, amely csak a 3-nál több számot tartalmazó szekvenciákat tartotta meg a teljes adatkészletben (Prodan és mtsai., 2020). Ezután a szekvenciákat az alapértelmezett beállítással (cutoff = 0,03) csoportosítottuk.

Az ampikon szekvenciák bioinformatikai elemzését Tóth Endre György segítségével végeztem.

IV.8. MicroResp™ szubsztrát-indukált katabolikus aktivitás vizsgálat

A mikrorespirációs vizsgálatokhoz (Campbell és mtsai., 2003) a talajmintákat 2,0 mm-es szitán szitáltuk át, majd nedvesség tartalmukat csíramentes desztillált vízzel a víztartó kapacitásuk 50%-ára állítottuk be. A mintákat egy 96 lyukú mikrotiter lemezbe mértük, majd a lemezeket parafilmlel lefedve szobahőmérsékleten 5 napig exsikkátorban inkubáltuk. Az inkubálást követően a mikrobaközösség szubsztráthasznosítási mintázatát 23 különböző szerves szénforrást használva vizsgáltuk. Az alkalmazott szénforrások egyszerű cukrok, karboxil savak, cukoralkoholok és aminosavak voltak, amelyekből minden mintához 25 µl-t adagoltunk. Az alkalmazott szubsztrátok és koncentrációjuk: L-(+)-arabinóz (Ara), D-(+)-xilóz (Xyl), D-(+) galaktóz (Gal), D-glükóz (Glc), D-(-)-fruktóz (Fru), L-(-)-ramnóz (Rha), D-(+)-mannóz (Man), trehalóz (Tre), Myo-inozitol (Ino), D-mannitol (Mat) és D-szorbitol (Sor) 80 mg/ml

koncentrációban; DL-almasav (Mal), borostyánkősav (Suc), citromsav-monohidrát (Cit), D-glükonsav káliumsója (Gla), L-lizin monohidroklorid (Lys), L-alanin (Ala) és L-szerin (Ser) 40 mg/ml koncentrációban; L-aszparagin-monohidrát (Asp) és L-glutamin (Gln) 20 mg/ml koncentrációban, valamint L-glutaminsav (Glu), L-3,4-dihidroxi-benzoészav (Dhb) és L-arginin (Arg) 12 mg/ml koncentrációban. A szubsztrát oldatok pH-ját 6,5 értékre állítottuk az abiotikus reakciók csökkentése érdekében, 1 mólos nátrium-hidroxid, vagy 1 mólos sósavoldat adagolásával. Mintánként minden szubsztrátot 4 ismétlésben alkalmaztunk, kontrollként desztillált vizet használtunk. A szubsztrátok hozzáadása után a mintákat tartalmazó lemezeket krezolvörös indikátort tartalmazó detektorlemezrel lezártunk, majd 25°C-on termosztátban inkubáltuk. A 6 órás inkubáció után Anthos 2010 fotométeren (Biochrom, Cambridge, UK) a detektor lemezek fényelnyelésének változását 570 nm-en lemértük. Az inkubáció után kapott abszorbancia értéket a $t = 0$ időpontban mért abszorbancia értékkel normalizáltuk, majd az egyes abszorbancia értékekből az előzetes kalibrációt követően a CO₂ koncentrációt a Harris modell alapján $y = 1/(a+bx^c)$ számítottuk ki a 6 óra alatt képződött CO₂ (%) mennyiségét, ahol x jelöli az 570 nm-en mért abszorbanciát, az a , b és c pedig a modell paramétereit. A 6 óra inkubáció utáni normalizált CO₂ % értékekből számítottuk ki a respiráció sebességét (µg CO₂-C/g talaj/óra).

A katabolikus aktivitás vizsgálatokat Szili-Kovács Tibor és kollégái segítségével végeztük.

IV.9. Statisztikai elemzés

A statisztikai elemzésék egy részét a mothur program segítségével végeztük. A fajgazdagsági- és diverzitási indexeket (S_{obs} , Chao1, ACE, inverz Simpson, Shannon), beleértve a megfigyelt OTU-k számát és relatív gyakoriságukat is, a legkisebb szekvenciaértékre normalizálva számoltuk ki (2018: $n = 9879$, ET1B1810; 2019: $n = 29384$, EA1A1910; 2020: $n = 16852$, EA1A2007; 2021: $n = 15541$, ET1A2105, **7.-10. melléklet**). Ezen felül valamennyi statisztikai elemzést, illetve az ábrák szerkesztését is az R statisztikai környezetben végeztük (R Core Team, 2022). A baktériumközösségek összetétel és szubsztrát-indukált respirációs mintázat alapú összehasonlításához Bray-Curtis disszimilaritás mátrix (Bray és Curtis, 1957) alapú nem metrikus többdimenziós skálázási módszert (NMDS – Non-Metric Multidimensional Scaling (Kruskal, 1964)) használtunk, a 'vegan' csomag (Oksanen és mtsai., 2022) segítségével. A mérési adatok (relatív gyakoriság, szubsztrát felhasználás) alap statisztikai mutatóinak (átlag, szórás) számításához a 'dplyr' csomag 1.1.2-es verzióját (Wickham és mtsai., 2023)

használtuk. Az egyes adatsorok eloszlását (normalitását) a Shapiro-Wilk-féle normalitás próbával (Royston, 1982; Shapiro és Wilk, 1965) ellenőriztük. Az adatok varianciáját ezt követően kétféleképpen értékeltük: amennyiben az adatok normális eloszlást mutattak, a csoportátlagok közötti varianciát egyirányú ANOVA-val (Girden, 1992) értékeltük, a nem normális eloszlású adathalmazok csoportátlagainak varianciáját pedig Kruskal-Wallis próbával elemeztük (Kruskal és Wallis, 1952). Mind a normalitásvizsgálathoz, mind a varianciaanalízishez a 'stats' csomag 4.2.0. verzióját használtuk. Abban az esetben, ha a varianciavizsgálatok szignifikáns különbséget mutattak ki a csoportátlagok között, a 'stats' csomag segítségével lineáris modellt illesztettünk az adatkészletre; továbbá az 'emmeans' csomag 1.8.6-os verzióját (Lenth és mtsai., 2023) alkalmazva becsült határértékeket (legkisebb négyzetek szerinti átlagokat) számítottunk, a 'multcomp' (Hothorn és mtsai., 2008) csomag segítségével pedig meghatároztuk a szignifikancia viszonyok értelmezését segítő kompakt betűjeleket. Utóbbi parancssorában illesztési módszernek a Dunnett-tesztet (Dunnett, 1955) választottuk. A diverzitási indexek, a baktérium taxonok relatív gyakoriság értékei és a szénforrás-felhasználási adatok környezeti paraméterekkel mutatott kapcsolatát Pearson-féle korrelációs együttható páronkénti számításával elemeztük (Freedman és mtsai., 2007), a 'stats' csomag segítségével. A környezeti változók talajbaktérium-közösség összetételre és aktivitásra gyakorolt hatását redundancia-analízis (RDA) segítségével elemeztük a 'vegan' és a 'packfor' (Dray, 2016) csomagok segítségével. Ugyancsak a 'vegan' és a 'packfor' csomagokat használtunk az RDA elemzés során a teljes varianciát leginkább meghatározó változók, valamint a legjobb előrejelzőnek bizonyuló környezeti paraméterek feltárásához. Az eredmények képi megjelenítéséhez (ábraszerkesztés) a 'ggplot2' (Wickham, 2016) és a ComplexHeatmap (Gu és mtsai., 2016) csomagokat használtuk. Az R csomagokkal készített ábrák utószerkesztését a Paint.net (Brewster, 2023) fotó- és képszerkesztő szoftverrel (Paint.net) végeztük. A mintavételi területek illusztrálására szolgáló térképeket a QGIS szoftver segítségével készítettük (QGIS.org, 2023).

A statisztikai elemzések készítésében és értékelésében, valamint az eredmények képi megjelenítésében Benke Attila és Tóth Endre György segítettek.

V. EREDMÉNYEK

V.1. A vizsgált területek genetikai talajtípusának meghatározása

A vizsgált erdőrészekben készített talajszelvények egyes talajszintjeinek laboratóriumi vizsgálati eredményeit a **3. táblázat** tartalmazza. A mintavételre 2018. április 13.-án került sor. Minden talajszintből ismétlés nélkül vettünk és elemeztünk talajmintát. A talajszelvények fényképeit a **4. melléklet** tartalmazza.

3. táblázat: A vizsgálati területen készített talajszelvények egyes szintjeinek talajfizikai- és kémiai jellemzői. Jelmagyarázat: EA1: akácós erdőállomány; ET1: fiatal tölgyes erdőállomány; ET2: ET2 tölgyes erdőállomány. Az egyes rövidítések jelentései a IV.4. alfejezetben található.

Erdő-állomány	Mélység (cm)	Talaj-szint	pH _{H₂O}	pH _{KCl}	H %	CaCO ₃ %	Agyag %	Iszap %	Homok %
EA1	0-35	A	5,96	5,60	3,51	-	33	43	24
	35-80	AC	7,72	7,25	1,34	26,13	29	45	26
	80-110	C	7,90	7,47	0,56	27,39	19	59	22
	110-130	C	8,07	7,60	0,35	27,39	15	58	26
ET1	0-30	A	7,54	7,03	2,92	5,90	27	44	29
	30-50	C	7,79	7,36	1,09	21,07	28	42	30
	50-70	C	7,85	7,41	0,63	22,75	23	44	33
	70-140	C	8,00	7,51	0,47	21,07	19	47	35
ET2	0-30	A	6,53	6,39	3,21	-	33	42	26
	30-60	AC	7,75	7,29	1,30	22,75	31	40	29
	60-100	C	7,98	7,52	0,58	23,60	23	42	34
	100-120	C	8,09	7,64	0,43	26,97	18	48	34

Az akácós állományban (EA1) készített talajszelvényben mért pH értékek alapján az A szint (0–35 cm) kémhatása gyengén savanyú, a további talajszintek kémhatása már gyengén lúgos volt. A humuszanyagok mennyisége az A szintben a legnagyobb (3,51%), az átmeneti szintben a humusztartalom még meghaladta az 1%-ot (1,34%), a C szintben viszont már 0,6% alatti volt. Szénsavas mész a kilúgozott A szint kivételével minden egyes rétegben kimutatható volt, mennyisége ezekben a rétegekben igen nagy értékeket mutatott (mindhárom esetben 26% feletti mértékben). A szelvény szöveti szerkezete kiegyenlített, fizikai talajfélesége agyagos

vályog (0–80 cm), a C szintek (80–130 cm) fizikai talajfélesége iszapos vályog volt a háromszögdiagram (USDA, 1951) szemcseméret besorolása alapján. A vizsgált talajszelvény genetikai talajtípusa kilúgozott csernozjom.

A felújítás alatt álló elegyes tölgyes (ET1) talajszelvényben a mért pH értékek szűk tartományon belül helyezkedtek el. Valamennyi mintázott talajréteg kémhatása gyengén lúgos volt. Értékelhető humusztartalommal csak az A szint (0–30 cm) rendelkezett (2,92%), illetve főleg a kimosódásnak köszönhetően, részben a C szint (30–50 cm) felső rétege (1,09%); 50 cm alatt a humuszanyagok mennyisége már minimálisnak volt tekinthető. Szénsavas mész már az A szintben is jelentékeny mennyiségben volt jelen (5,9%), mennyisége a C szint valamennyi mintázott rétegében igen nagy volt (20% feletti). A szelvényre kiegyensúlyozott szöveti szerkezet volt jellemző; valamennyi mintázott talajszint fizikai félesége vályog volt a háromszögdiagram szemcseméret besorolása alapján (USDA, 1951). A vizsgált talajszelvény genetikai talajtípusa típusos mészlepedékes csernozjom.

Az idős elegyes tölgyesben (ET2) készített talajszelvényben feltárt A szint (0–30 cm) kémhatása gyengén savanyú, az alatta elhelyezkedő talajszintek kémhatása gyengén lúgos volt. A humuszanyagok mennyisége az A szintben a legnagyobb (3,21%), az átmeneti szintben a humusztartalom még meghaladta az 1%-ot (1,30%), a C szintben viszont már 0,6% alatti volt. A kilúgozott A talajszint mészmentes, 30 cm alatt a talaj viszont már jelentős mennyiségű szénsavas meszet tartalmazott (mindhárom mintázott rétegben 20% feletti mértékben). Az A és AC szintek fizikai talajfélesége agyagos vályog, a C szint fizikai talajfélesége vályog volt a háromszögdiagram szemcseméret besorolása alapján (USDA, 1951). A vizsgált talajszelvény genetikai talajtípusa kilúgozott csernozjom.

V.2. A vizsgálti minták talajfizikai- és kémiai jellemzői

Mindhárom vizsgált erdőállomány csernozjom talaja hasonló fizikai és kémiai paraméterekkel jellemezhető alapkőzetten alakult ki (**3. táblázat**). Az egyes szelvények közötti különbség elsősorban a termőréteg mésztartalmára terjedt ki. Amíg az EA1 és ET2 állományok talajának felső 30-35 cm-es talajrétege mészmentes, az ET1-es állomány alatt már a legfelsőbb talajréteg is tartalmazott szénsavas meszet. Tekintettel arra, hogy a kísérleti területen folytatott metagenom vizsgálatok a talajok felső 40 cm-es mélységét érintették, a vizsgálatokhoz gyűjtött talajminták közötti talajkémiai különbségek elsősorban a mésztartalom különbségekre voltak visszavezethetők. Eme eltérések, természetesen, több

más, a mésztartalommal szoros kapcsolatban álló kémiai paraméter (pH, TC, TIC, AL-Ca, AL-Mg, AL-Na) eredményében is megjelentek, az A és a B talajmélységekben egyaránt. A mésztartalommal kapcsolatos paraméterek tekintetében az ET1 állomány nagyobb értéket mutatott, mint az ET2 állomány, és az EA1 állományhoz képest is jelentős különbségek voltak kimutathatóak. A talajfizikai- és kémiai mérési eredményeket a **4. táblázat** foglalja össze.

Mindhárom erdőállomány összes szén (TC) koncentrációja évről-évre növekvő tendenciát mutatott az A talajmélységben, míg enyhe koncentráció ingadozás volt tapasztalható a B talajmélységben. A TC átlagadatok a B talajmélységben mutattak egyöntetűen nagyobb értékeket az ET1 állomány javára, ugyanakkor az A talajmélységben a fiatal tölgyes és az akác között már nem volt érdemi különbség kimutatható. Több esetben (2019, 2021) az akác állomány talajmélységének összes szén tartalma volt a nagyobb, ami az akác alatt keletkezett nagyobb szervesanyag-tartalomnak volt köszönhető (**4. táblázat**).

Az összes szerves szén (TOC) tekintetében az EA1 állomány talajmintái mutatták a legnagyobb értékeket a vizsgált erdőállományok közül (A talajmélység: 3,10-4,00%, B talajmélység: 1,89-2,25%), míg az ET2 állományok talajmintáinak TOC tartalma bizonyult a legkisebbnek (A talajmélység: 2,22-3,02%, B talajmélység: 1,80-2,06%). A szerves széntartalom tekintetében is megfigyelhető volt a 2018 és 2021 közötti növekvő tendencia az A talajmélységben (mindhárom állomány esetén mintegy 0,8%-ot emelkedett a TOC az A talajmélységben), míg a B talajmélység szerves széntartalmára stagnálás volt jellemző (**4. táblázat**).

4. táblázat: Különböző erdőállományokból gyűjtött talajminták átlagos talajfizikai- és kémiai paraméterei, 2018-2021. Jelmagyarázat: Minta: az állomány és a mélység jelöléséből, valamint a gyűjtési év utolsó két karakteréből álló mintaazonosító; M.: vizsgált mintaszám; EA1: akácos erdőállomány; ET1: fiatal tölgyes erdőállomány; ET2: ET2 tölgyes erdőállomány; A: 0–10 cm talajmélység; B: 10–40 cm talajmélység; dátum (éé); SM: talajnedvesség; pH_{H₂O}: kémhatás (vizes oldatban); CaCO₃: mésztartalom; TN: összes nitrogén; TC: összes szén; TOC: összes szerves szén; TIC: összes szervesetlen szén; AL: ammónium-laktát oldható elemek, P₂O₅: foszfor; K₂O: kálium; Na: nátrium; Mg: magnézium; Ca: kalcium; NO₃-N: nitrát-nitrogén. Szignifikáns különbséget félkövér kiemeléssel, a homológ csoportokat a, b, c, d, e, f betűkkel jelöltük. Az azonos betűk nem jelentenek szignifikáns különbséget.

M.	SM	pH _{H2O}	CaCO ₃	TN	TC	TOC	TIC	AL-P ₂ O ₅	AL-K ₂ O	AL-Na	AL-Mg	AL-Ca	NO ₃ -N	
Minta	db	%	%	%	%	%	%	mg/100g	mg/100g	mg/kg	mg/g	mg/g	mg/kg	
EA1-A-18	5	16,2±8,4 ^a	6,29±0,57 ^{abc}	0,00±0,00 ^a	0,26±0,06 ^{abcd}	3,43±0,82 ^{bcd}	3,10±0,72 ^{bcd}	0,33±0,12 ^{ab}	11,4±3,08 ^a	32,9±7,71 ^{bc}	40,6±13,60 ^a	0,68±0,21 ^{abc}	5,43±5,06 ^{ab}	1,5±16,5 ^a
EA1-A-19	15	22,4±5,62 ^a	6,87±0,10 ^{cd}	0,83±0,65 ^a	0,37±0,03 ^{ef}	4,53±0,27 ^e	4,00±0,29 ^e	0,53±0,05 ^{ab}	11,8±2,93 ^a	51,9±6,45 ^e	51,3±7,16 ^{ab}	0,58±0,05 ^{ab}	4,47±1,00 ^{ab}	9,67±5,20 ^a
EA1-A-20	9	22,4±6,07 ^a	6,96±0,21 ^{bcd}	0,09±0,08 ^a	0,35±0,08 ^{def}	4,16±0,37 ^{cde}	3,56±0,38 ^{cde}	0,60±0,01 ^{ab}	5,99±6,85 ^a	50,2±4,30 ^e	53,7±6,61 ^{abc}	0,63±0,02 ^{abcd}	6,82±2,07 ^{abcd}	8,32±10,20 ^a
EA1-A-21	9	24,2±5,79 ^a	7,24±0,26 ^{cd}	0,55±0,56 ^a	0,40±0,02 ^f	4,71±0,14 ^e	3,98±0,22 ^{de}	0,73±0,11 ^b	8,18±1,15 ^a	45,0±1,12 ^{de}	55,8±13,70 ^{abc}	0,67±0,09 ^{abcde}	7,10±3,58 ^{abcd}	8,84±9,96 ^a
ET1-A-18	5	17,1±6,67 ^a	7,17±0,09 ^{cd}	5,41±1,15 ^b	0,20±0,01 ^{ab}	3,65±0,19 ^{bcd}	2,44±0,13 ^{ab}	1,17±0,19 ^c	10,4±3,21 ^a	21,8±1,86 ^a	80,4±21,7 ^c	1,05±0,53 ^{bcd}	25,0±19,7 ^{de}	2,81±2,53 ^a
ET1-A-19	15	17,0±2,59 ^a	7,31±0,10 ^{cd}	7,02±1,41 ^b	0,26±0,03 ^{bcd}	4,08±0,28 ^{cde}	2,80±0,36 ^{abc}	1,28±0,22 ^c	10,0±2,96 ^a	29,2±2,22 ^{abc}	74,5±15,1 ^{bc}	1,20±0,16 ^{de}	30,9±5,89 ^e	0,92±0,44 ^a
ET1-A-20	9	16,1±3,29 ^a	7,24±0,04 ^{cd}	5,30±2,10 ^b	0,27±0,01 ^{abcde}	4,45±0,58 ^{de}	2,98±0,34 ^{abcd}	1,47±0,42 ^c	6,74±4,96 ^a	29,2±3,42 ^{abc}	61,2±7,04 ^{abc}	1,27±0,07 ^e	30,6±14,2 ^{de}	1,55±2,02 ^a
ET1-A-21	9	23,1±1,84 ^a	7,59±0,15 ^d	4,92±0,42 ^b	0,31±0,03 ^{cdef}	4,68±0,15 ^e	3,26±0,07 ^{abcd}	1,42±0,08 ^c	7,69±0,98 ^a	23,4±0,69 ^{ab}	60,6±1,24 ^{abc}	1,17±0,03 ^{cde}	25,7±3,47 ^{bcd}	4,41±2,18 ^a
ET2-A-18	5	15,5±5,74 ^a	5,82±0,6 ^{ab}	0±0 ^a	0,16±0,02 ^a	2,38±0,25 ^a	2,22±0,20 ^a	0,17±0,06 ^a	8,74±2,18 ^a	22,9±2,32 ^a	42,6±9,10 ^a	0,51±0,06 ^a	2,43±0,741 ^a	1,29±1,94 ^a
ET2-A-19	15	18,5±3,90 ^a	5,76±0,87 ^{ab}	0,22±0,49 ^a	0,22±0,05 ^{abc}	2,90±0,53 ^{ab}	2,58±0,41 ^{ab}	0,32±0,16 ^{ab}	12,7±3,17 ^a	35,5±5,03 ^{cd}	49,0±0,59 ^{ab}	0,56±0,15 ^{ab}	3,26±2,70 ^a	1,18±1,48 ^a
ET2-A-20	9	18,6±7,08 ^a	5,50±0,61 ^a	0±0 ^a	0,23±0,06 ^{abcd}	3,19±0,28 ^{abc}	2,86±0,21 ^{abc}	0,33±0,07 ^{ab}	8,64±4,84 ^a	35,6±3,67 ^{bcd}	50,3±3,09 ^{abc}	0,55±0,11 ^{abc}	2,28±0,53 ^{ab}	0,78±1,35 ^a
ET2-A-21	9	20,1±3,63 ^a	6,44±0,38 ^{abcd}	0,82±1,42 ^a	0,25±0,05 ^{abcd}	3,53±0,17 ^{bcd}	3,02±0,25 ^{abcd}	0,51±0,19 ^{ab}	8,86±0,76 ^a	32,7±0,31 ^{abcd}	49,3±8,53 ^{abc}	0,71±0,18 ^{abcde}	5,88±5,61 ^{abc}	4,59±2,06 ^a
EA1-B-18	5	15,6±3,69 ^a	6,97±0,27 ^{bcd}	0,92±1,33 ^a	0,16±0,02 ^{abc}	2,39±0,34 ^{ab}	1,97±0,16 ^{bcd}	0,42±0,26 ^a	8,50±3,63 ^a	29,8±5,96 ^{cd}	47,4±15,2 ^a	0,87±0,30 ^{abcde}	12,8±10,4 ^{ab}	4,98±6,05 ^a
EA1-B-19	15	17,2±3,78 ^a	7,17±0,26 ^{cd}	0,82±0,58 ^a	0,19±0,01 ^{bc}	2,34±0,10 ^a	1,89±0,11 ^{bcd}	0,45±0,15 ^a	6,87±3,72 ^a	35,9±3,81 ^d	51,2±8,03 ^a	0,64±0,13 ^{ab}	6,22±3,80 ^a	7,61±5,45 ^a
EA1-B-20	9	17,7±4,19 ^a	7,05±0,45 ^{bcd}	1,06±1,26 ^a	0,22±0,06 ^c	2,87±0,59 ^{abcd}	2,25±0,40 ^d	0,62±0,36 ^a	4,53±5,30 ^a	35,9±0,93 ^d	58,2±14,2 ^{abc}	0,75±0,21 ^{abcd}	12,6±11,1 ^{abc}	5,39±7,48 ^a
EA1-B-21	9	16,8±4,44 ^a	7,22±0,30 ^{cd}	1,24±1,08 ^a	0,21±0,04 ^{bc}	2,57±0,42 ^{abc}	2,04±0,35 ^{bcd}	0,54±0,12 ^a	4,33±1,49 ^a	27,9±4,52 ^{bcd}	45,1±6,98 ^a	0,69±0,09 ^{abc}	8,80±4,65 ^{ab}	6,01±6,21 ^a
ET1-B-18	5	14,8±5,69 ^a	7,54±0,16 ^d	10,6±2,39 ^b	0,13±0,01 ^a	3,45±0,34 ^d	1,62±0,14 ^{abc}	1,81±0,44 ^b	8,72±3,30 ^a	16,6±2,15 ^a	83,2±22,0 ^{bc}	1,22±0,41 ^{cde}	34,5±20,1 ^{bcd}	0,75±1,30 ^a
ET1-B-19	15	15,1±3,22 ^a	7,73±0,08 ^d	9,83±2,06 ^b	0,14±0,02 ^{ab}	3,15±0,12 ^{cd}	1,42±0,14 ^a	1,73±0,24 ^b	7,64±3,39 ^a	21,3±2,05 ^{ab}	85,5±10,9 ^c	1,35±0,16 ^{de}	47,6±7,31 ^d	1,70±1,82 ^a
ET1-B-20	9	12,4±1,21 ^a	7,60±0,09 ^d	8,70±0,57 ^b	0,15±0,02 ^{ab}	3,30±0,18 ^{cd}	1,49±0,15 ^{ab}	1,80±0,22 ^b	3,91±4,96 ^a	23,0±2,12 ^{abc}	65,8±17,4 ^{abc}	1,49±0,08 ^e	43,3±14,3 ^{cd}	0,64±0,67 ^a
ET1-B-21	9	17,1±1,07 ^a	8,03±0,18 ^d	7,80±1,47 ^b	0,17±0,02 ^{abc}	3,16±0,14 ^{bcd}	1,58±0,19 ^{abc}	1,58±0,19 ^{ab}	4,26±0,80 ^a	19,1±1,79 ^{ab}	69,0±4,61 ^{abc}	1,24±0,01 ^{bcd}	37,5±4,55 ^{bcd}	2,75±1,61 ^a
ET2-B-18	5	14,0±4,48 ^a	6,37±0,41 ^{abc}	0±0 ^a	0,15±0,01 ^{ab}	2,22±0,15 ^a	2,06±0,08 ^{cd}	0,20±0,08 ^a	8,41±3,47 ^a	22,1±1,19 ^{ab}	50,8±7,16 ^a	0,48±0,04 ^a	3,09±0,81 ^a	0,09±0,19 ^a
ET2-B-19	15	17,9±3,76 ^a	6,03±0,96 ^{ab}	1,41±3,15 ^a	0,16±0,01 ^{ab}	2,26±0,50 ^a	1,80±0,28 ^{abcd}	0,47±0,63 ^a	10,4±2,75 ^a	25,8±2,83 ^{bc}	55,8±12,7 ^{ab}	0,66±0,45 ^{abc}	10,8±19,0 ^{ab}	0,81±1,38 ^a
ET2-B-20	9	17,5±2,81 ^a	5,33±0,28 ^a	0±0 ^a	0,16±0,05 ^{abc}	2,02±0,13 ^a	1,84±0,11 ^{abcd}	0,18±0,02 ^a	5,37±4,41 ^a	23,9±1,81 ^{abc}	56,5±4,75 ^{abc}	0,47±0,06 ^a	2,28±0,12 ^a	0,17±0,23 ^a
ET2-B-21	9	17,2±1,54 ^a	5,86±0,48 ^{ab}	0±0 ^a	0,16±0,01 ^{abc}	2,00±0,14 ^a	1,81±0,11 ^{abcd}	0,19±0,03 ^a	5,62±1,76 ^a	22,2±0,28 ^{abc}	47,0±1,99 ^a	0,49±0,01 ^a	2,33±0,12 ^a	2,51±0,76 ^a

Előzetes várakozásoknak megfelelően, az akácos erdőállomány talajmintáiban volt a legnagyobb a TN és NO₃-N koncentráció, bár a különbségek a TN esetében a B talajmélységben nem minden esetben voltak szignifikánsak, és a tölgyesekhez viszonyított különbség összességében sem volt számottevő egyik talajmélységben sem. A NO₃-N tartalom esetében az átlagok közötti különbség már jelentős volt az akácos talajmintáinak javára, ugyanakkor a minták nitráttartalmának nagy szórása miatt nem volt kimutatható szignifikáns különbség az állományok között, egyik talajmélység esetében sem. Érdekesség, hogy az elegyes tölgyesek talajmintáiban a korábbi évek koncentrációjához viszonyítva egy jelentős nitrátkoncentráció emelkedés volt a 2021. évben megfigyelhető, mindkét talajmélység esetében (ET1: 4,41 és 2,75 mg/kg; ET2: 4,59 és 2,51 mg/kg, az A és B talajmélység sorrendben) **(4. táblázat)**.

Az AL-K₂O esetében az A és B talajmélységekben egyaránt az akácos erdőállományban mértük a legnagyobb átlagértékeket (A talajmélység: 51,9 mg/100g – 2018; B talajmélység: 35,9 mg/100g – 2019, illetve 2020). A többi állományhoz viszonyított különbség, 2021-es évtől eltekintve, minden évben szignifikáns volt. Az AL-Mg, AL-Ca és AL-Na esetében is az ET1-es állomány talaja mutatta a legnagyobb átlagértékeket, mindkét vizsgált talajmélységet figyelembe véve. A többi állományhoz viszonyított elemtartalom különbség több esetben is statisztikailag szignifikáns volt. A nitrát-nitrogén tartalomhoz hasonlóan az SM, AL-P₂O₅ értékek sem mutattak szignifikáns különbséget az erdőállományok között, egyik vizsgált talajmélységben sem **(4. táblázat)**.

Amint azt az anyagok és módszerek fejezetben is ismertettük, a talajtani paraméterek mellett a hőmérséklet hatását is vizsgáltuk a talajok baktériumközösségének összetételére és aktivitására. Tekintettel arra, hogy talajhőmérséklet mérésére nem volt lehetőségünk kutatásaink során, a talajban élő mikrobaközösség jellemzőit léghőmérséklet adatokkal vetettük össze. A martonvásári automata állomás napi átlaghőmérséklet adataiból a mintavételi napot megelőző 5, 15 és 30 napos átlagokat számítottunk. Az előzetesen végzett korrelációelemzés eredményei alapján a végső elemzésbe az 5 napos átlagértékeket vontuk be, amelyek értékeit a **6. melléklet** tartalmazza.

V.3. A vizsgált erdőállományok talajbaktérium-közösségeinek vizsgálata

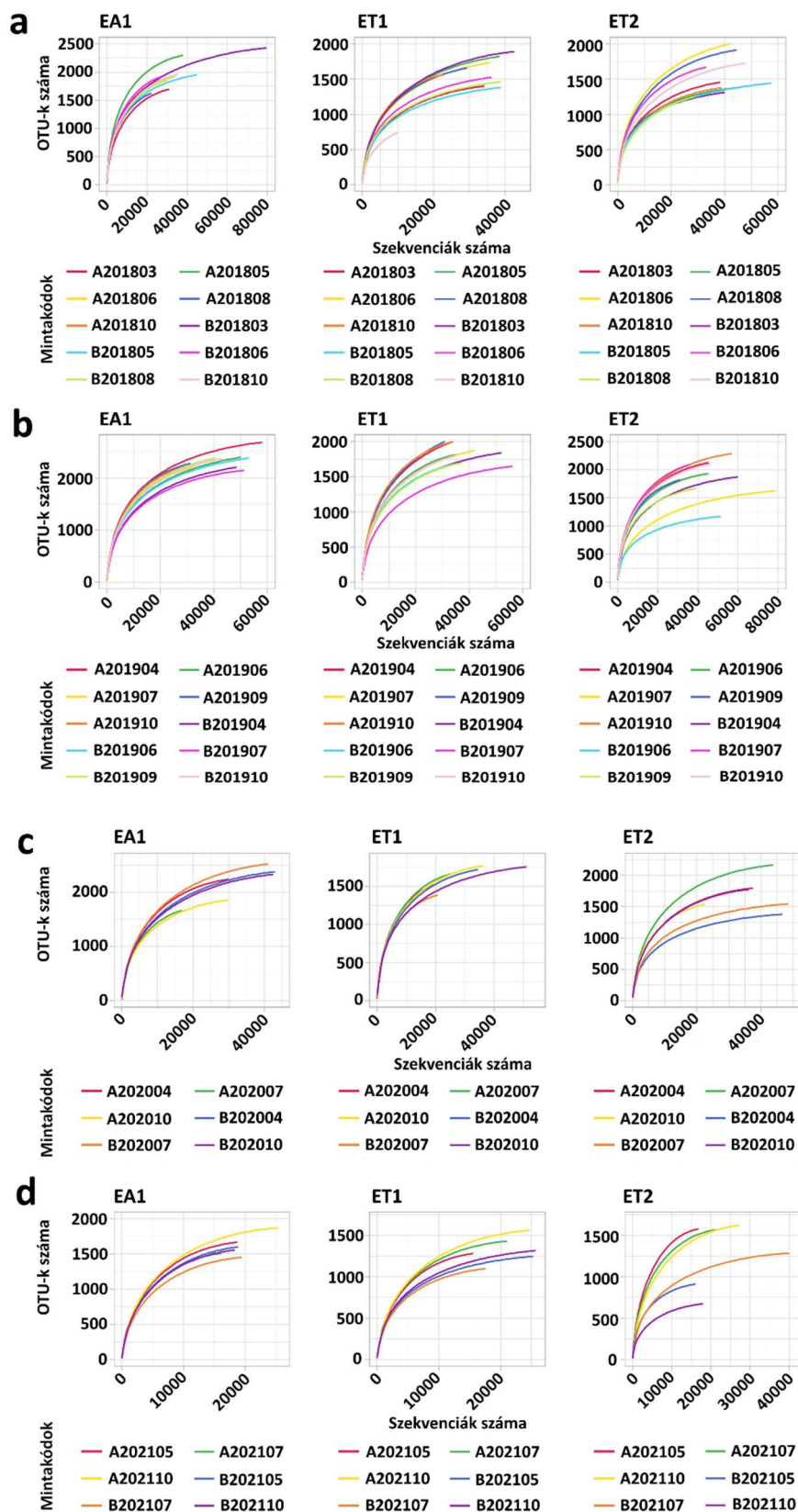
A különböző erdőállományok talajmintáinak a 16S rRNS gén ampikon szekvenálással kapott szekvencia- és OTU számait az **5. táblázatban** foglaltuk össze. A 2018-2021 években a mintánként kapott szekvenciaszám az alábbiak szerint változott: 9879-79519 (2018), 29384-

78693 (2019), 16852-51261 (2020) és 15541-40112 (2021). Az OTU-k minimális és maximális száma 2018. évben 744 (ET1, B, október) és 1585 (EA1, A, május), 2019. évben 1026 (ET2, B, június) és 2322 (EA1, A, április), 2020. évben 1089 (ET2, B, április) és 2020 (EA1, B, július) és 2021. évben 651 (ET2, B, október) és 1695 (EA1, A, október) volt (a részletes adatokat a **7.-10. melléklet** tartalmazza). A szekvenciák OTU-k szerinti megoszlásán alapuló fajtelitődési görbéket valamennyi minta esetében meghatároztuk, amelyeket a **2. ábrán** tüntettünk fel.

5. táblázat: A 16S rRNS amplikon szekvenálással kapott szekvencia- és OTU számok.

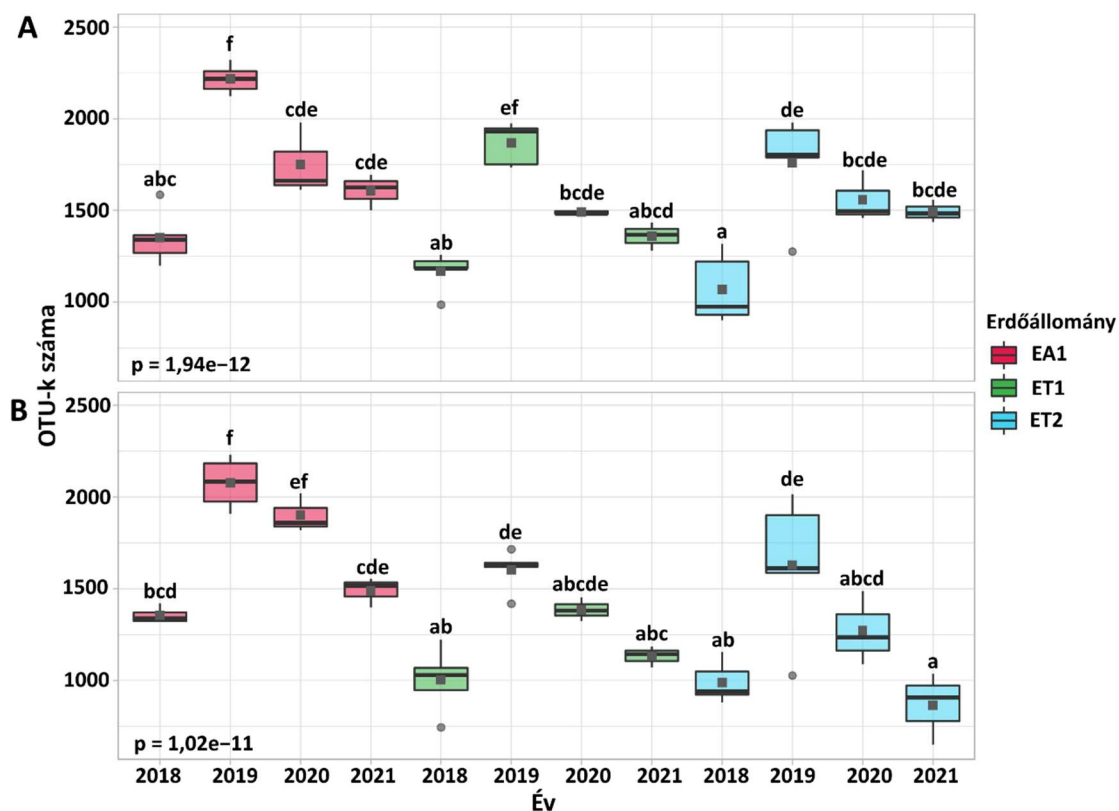
Év	Talajminta (db)	Szekvencia szám	OTU szám
2018	30	1116120	12859
2019	30	1346601	14430
2020	18	625473	11257
2021	18	386216	9407

A vizsgált erdőállományok talajmintáinak baktériumközösség diverzitásának becslése érdekében az egyes mintákban kimutatott OTU-k felhasználásával diverzitás indexeket számoltunk. Az egyes állományok évenkénti OTU számát a **3. ábra**, a különböző diverzitás indexek értékeit pedig a **4. ábra** szemlélteti.



2. ábra: A különböző erdőállományokból származó talajminták ampikon szekvenálással feltárt baktériumközösségeinek fajtelitődési görbéi. Jelmagyarázat: a: 2018; b: 2019; c: 2020; d: 2021; EA1: akácos erdőállomány; ET1: fiatal tölgyes erdőállomány; ET2: ET2 idő tölgyes erdőállomány; A: 0–10 cm talajmélység; B: 10–40 cm talajmélység; dátum: ééééhh.

A különböző erdőállományok közötti OTU-számokban megnyilvánuló különbségek mértékének elemzésére normalitás vizsgálat után Kruskal-Wallis és egyirányú ANOVA tesztek végeztünk (**3. ábra**). Mindkét vizsgált talajmélységben hasonló tendencia volt megfigyelhető az OTU-k átlagértékeiben, mindhárom erdőállományban. Az OTU-k átlagos száma 2018 és 2019 között jelentősen megnőtt, majd 2021-re fokozatosan lecsökkent. Az erdőállományok évenkénti összevetésében az átlagos OTU szám tekintetében az akácos állományban figyeltük meg a legnagyobb értékeket a két vizsgált talajmélységben, mindkét esetben a 2019. évben. Átlagos OTU szám tekintetében $p = 0,05$ valószínűségi szint mellett szignifikáns különbséget találtunk az akácos erdőállomány és az ET2 tölgyes között 2019-ben az A talajmélységben, valamint az akácos és a két tölgyes között 2019-ben a B talajmélységben, illetve az akácos és az ET2 tölgyes között 2020-ban és 2021-ben a B talajmélységben.

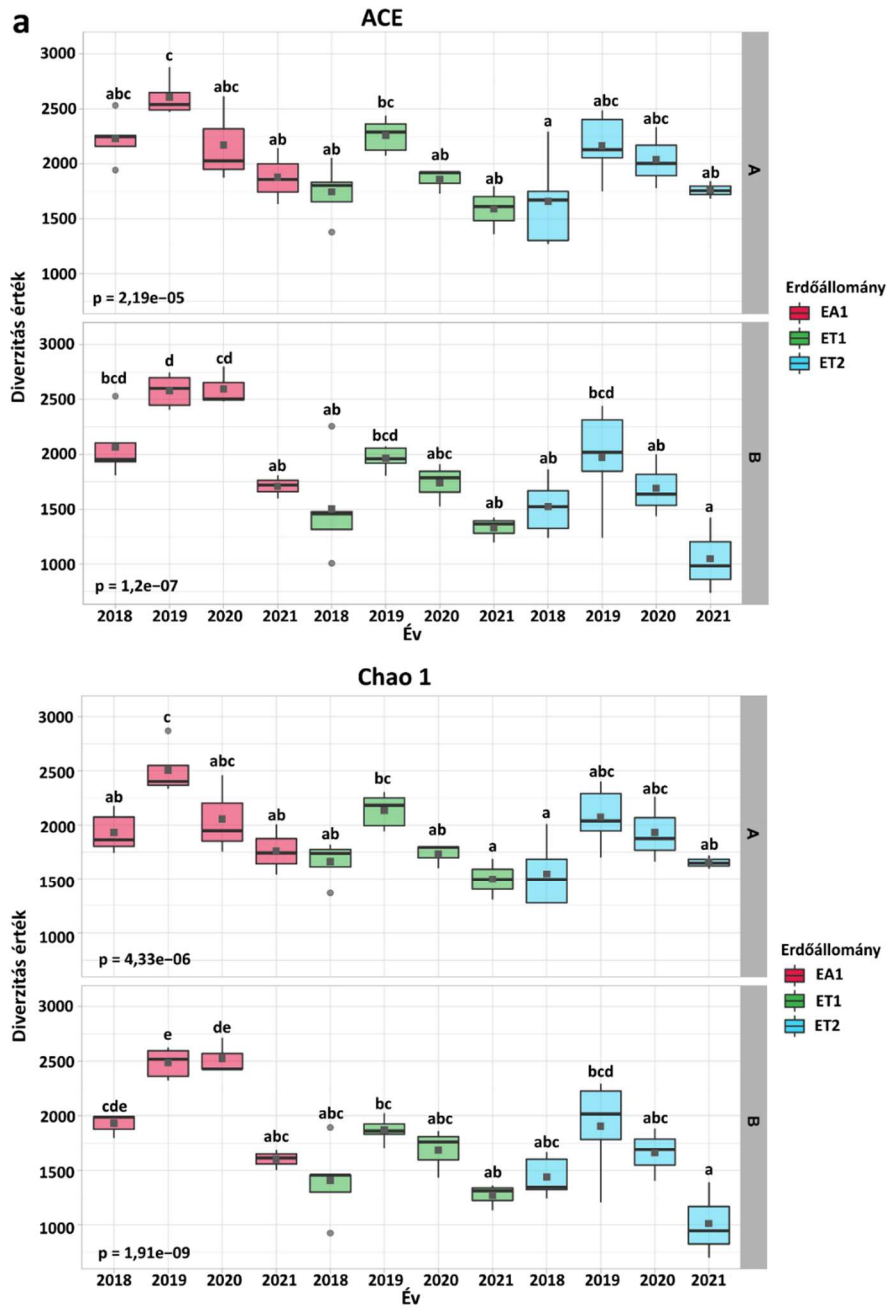


3. ábra: A különböző erdőállományokból származó talajmintákban kimutatott OTU-k száma a 2018-2021 vizsgálati években. A vastag vízszintes vonalak jelölik a mediánt, a sötét szürke pontok az átlag értéket. A homológ csoportokat a, b, c, d, e, f betűkkel jelöltük. Az azonos betűk nem jelentenek szignifikáns különbséget. Jelmagyarázat: EA1: akácos erdőállomány; ET1: fiatal tölgyes erdőállomány; ET2: ET2 tölgyes erdőállomány; A: 0–10 cm talajmélység; B: 10–40 cm talajmélység.

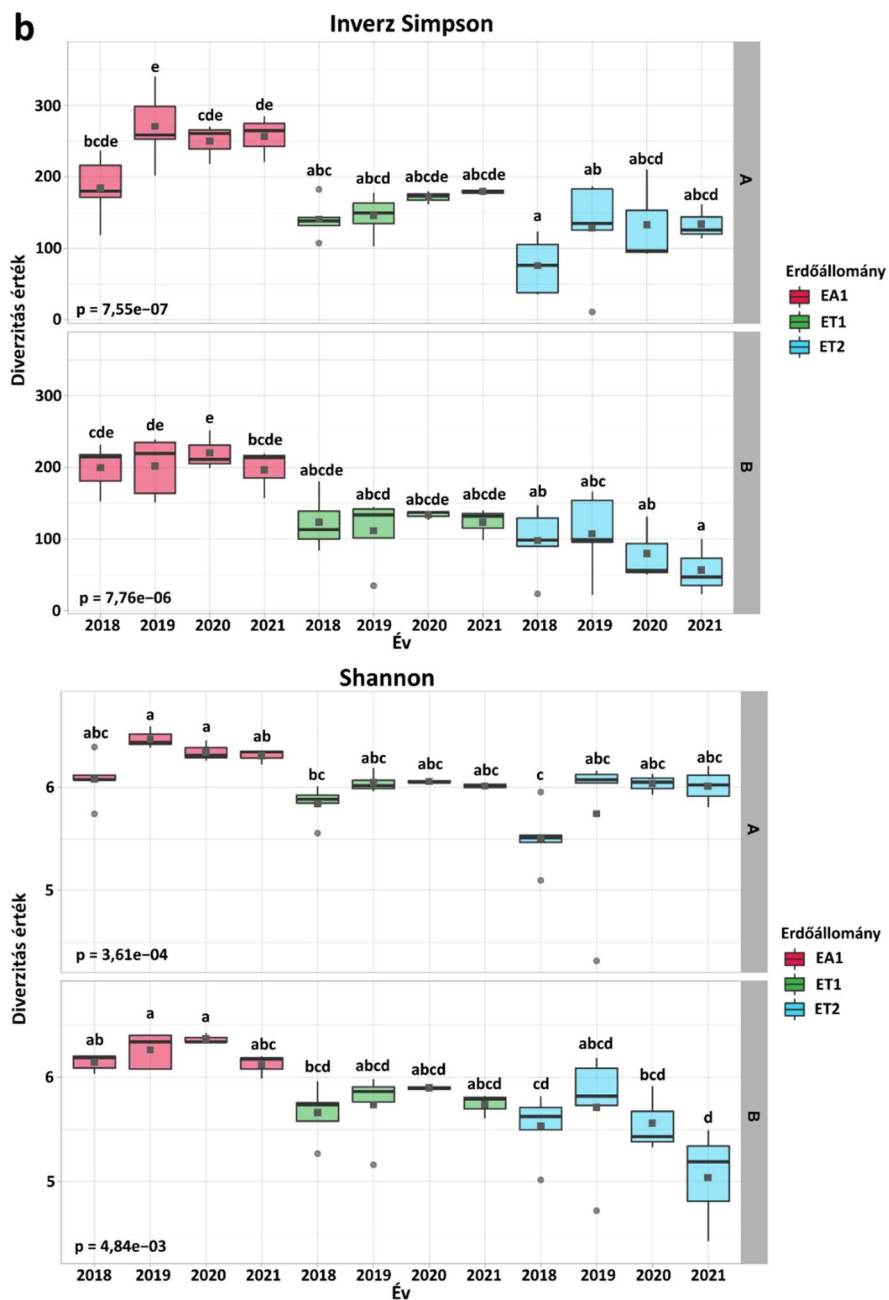
Összességében, az átlagos OTU szám alapján az akácos erdőállomány talaja az ET1 elegendes tölgyes állományhoz állt közelebb. Mindazonáltal, az egyes állományok talajbaktérium közösségét jellemző OTU számok éves ingadozása nagy hasonlóságot mutatott, melyek alapján az ET2 tölgyesben történt fakitermelésre nem találtunk egyértelmű jelet (**3. ábra**).

Az egyes erdőállományok talajának baktériumközösségének összetételét különböző fajgazdagsági (ACE, Chao1) és diverzitás indexek (inverz Simpson, Shannon) segítségével is összevetettük, melynek eredményeit a **4. ábra** szemlélteti. Minden egyes index esetében megállapítható, hogy a legnagyobb értékeket évenkénti összehasonlításban és abszolút értékben is az akác állomány mutatta. Ugyancsak egyfajta tendenciaként levonható volt az eredményekből, hogy az egyes állományok közötti különbségek a B talajmélységben markánsabbak, az A talajmélység talajbaktérium közössége, legalábbis fajgazdagság és diverzitás alapon, jóval kiegyenlítettebb volt az állományok közötti összevetésben.

A $p = 0,05$ valószínűségi szint mellett végzett statisztikai vizsgálatok szerint évenkénti összevetésben az egyes erdőállományok között az A talajmélységben az akác állományban volt igazolható fajgazdagság különbség kimutatható (ACE – EA1 2019-2021; Chao1 – EA1 2018-2019, valamint 2019-2021; ET1 2019-2021). Ugyanilyen statisztikai feltétel mellett a diverzitás indexek közül is csak az inverz Simpson mutató jelzett szignifikáns eltéréseket az akác állomány javára, 2018-ban és 2019-ben (2018: EA1-ET2; 2019: EA1-ET1, EA1-ET2). A B talajmélységben mind a fajgazdagság, mind a diverzitás indexek átlagos értékei mutattak szignifikáns eltéréseket, kisebb arányban az EA1-ET1 (Chao1 – 2019 és 2020), nagyobb számban az EA1-ET2 összehasonlításban (ACE – 2020; Chao1 – 2019 és 2020; inverz Simpson – 2018, 2019, 2020 és 2021; Shannon – 2018, 2020 és 2021).



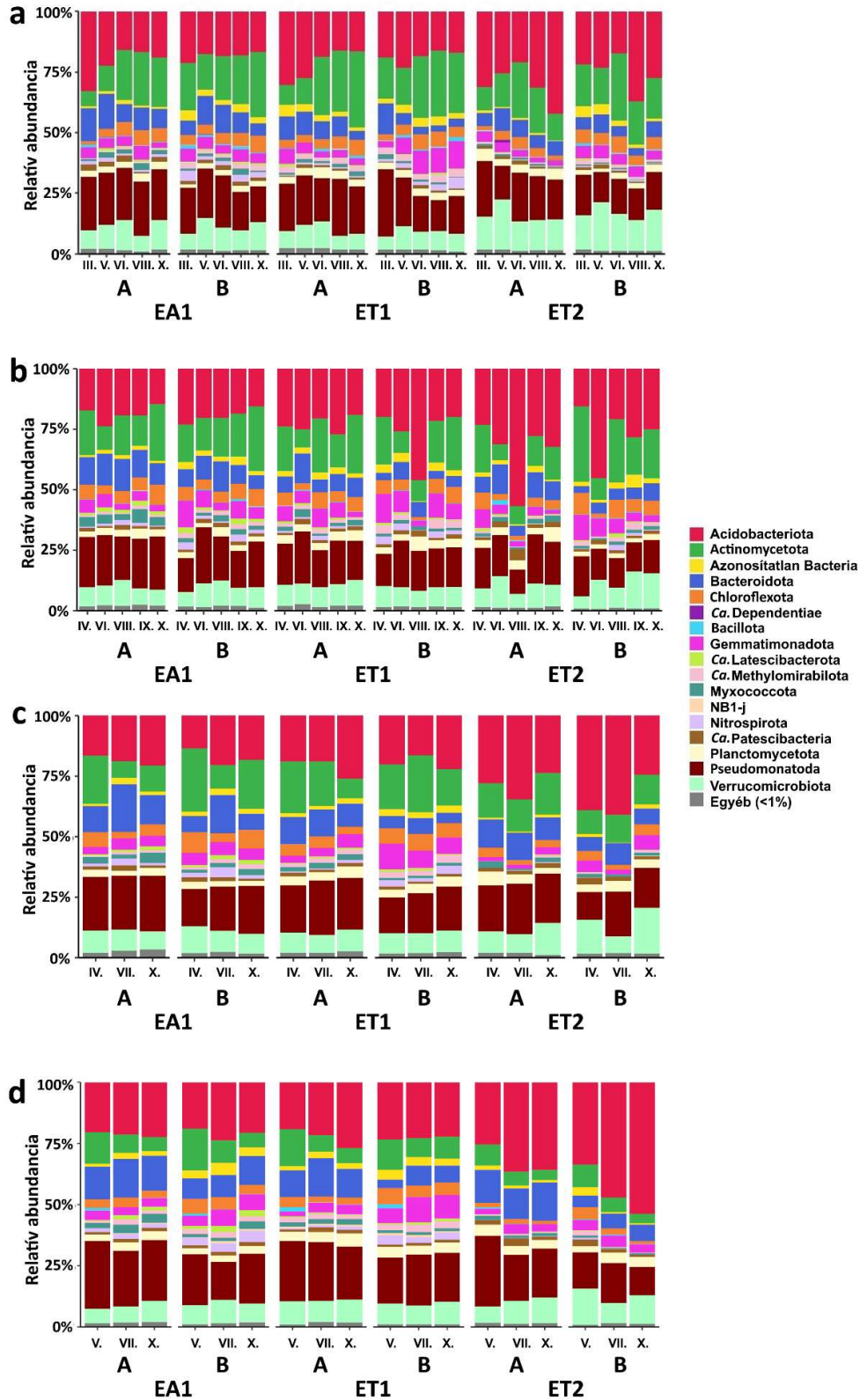
A 4. ábra folytatása.



4. ábra: A különböző erdőállományokból származó talajminták amplikon szekvenálással feltárt baktériumközösségeinek fajgazdagság (a) és diverzitás index értékei (b), illetve azok szignifikancia viszonyai Kruskal-Wallis és egyirányú ANOVA analízis és lineáris regresszióanalízis alapján. A vastag vízszintes vonalak jelölik a mediánt, a sötét szürke pontok az átlag értéket. A homológ csoportokat a, b, c, d, e betűkkel jelöltük. Az azonos betűk nem jelentenek szignifikáns különbséget. Jelmagyarázat: EA1: akácós erdőállomány; ET1: fiatal tölgyes erdőállomány; ET2: ET2 tölgyes erdőállomány; A: 0–10 cm talajmélység; B: 10–40 cm talajmélység.

V.4. A vizsgált erdőállományok talajbaktérium-közösségeinek vizsgálata amplikon szekvenálással

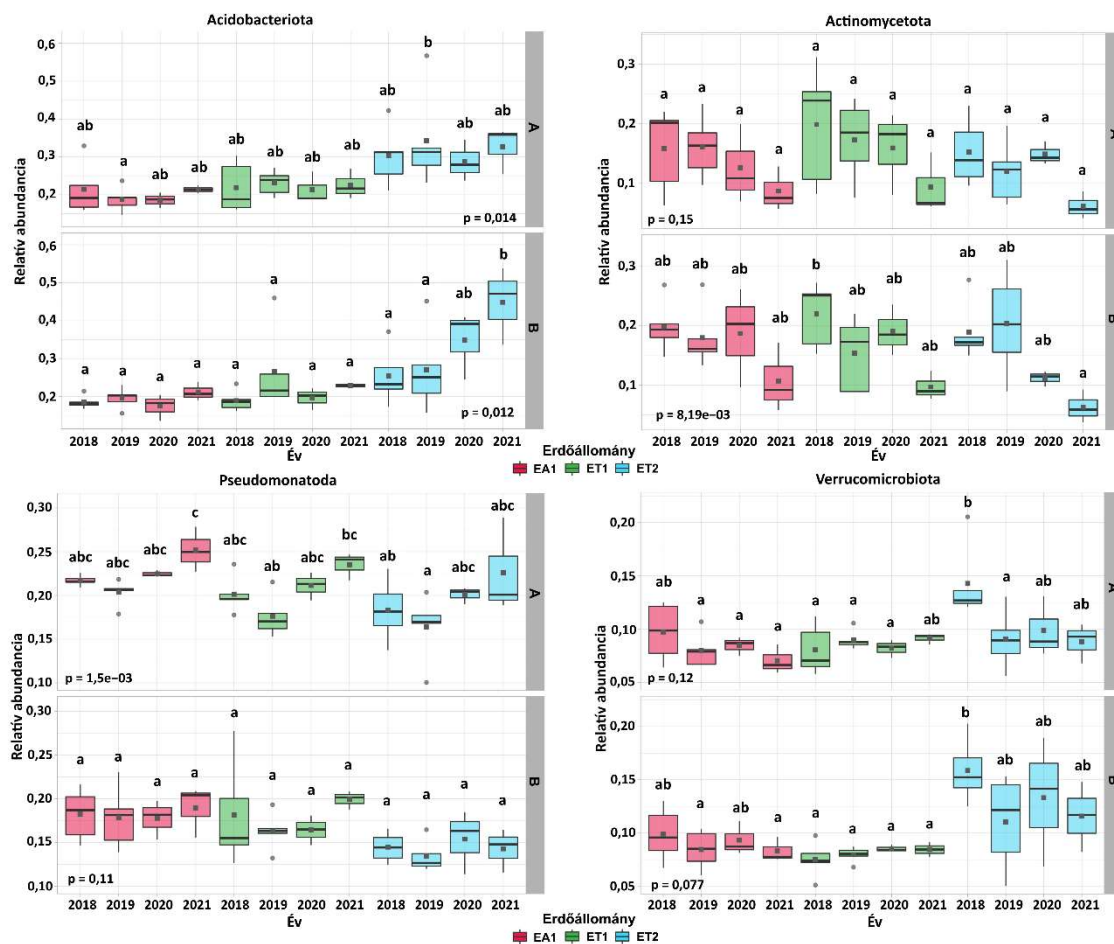
A 2018 és 2021 között gyűjtött talajminták 16S rRNS amplikon szekvenálással kapott 1116120, 1346601, 625473 és 386216 szekvencia azonosítását végeztük el, amelyeket 36, 35, 37 és 36 filogenetikai törzsbe tudtunk besorolni az egyes évek szerint. Az **5. ábra** az egyes erdőállományok baktériumközösségének összetételét ábrázolja, törzs szinten. Az ábra alapján látható, hogy a közösségalkotó törzsek relatív gyakorisága éves szinten, és egyes évek között is esetenként jelentős ingadozást mutatott (az ábrán az 1% feletti relatív gyakoriságú törzseket ábráztuk). Összességében, a teljes adatállományt figyelembe véve a három legdominánsabb közösségalkotó törzsek a vizsgált erdőállományokban a Acidobacteriota, Actinomycetota (korábbi néven Actinobacteriota) és Pseudomonatoda (korábbi néven Proteobacteria) voltak, sorrendben a következő relatív átlagos abundancia értékekkel: 18-21,3%, 9,7-17,9% és 19,1-22,20% (EA1), 20,4-24,9%, 9,5-20,9% és 17-21,7 % (ET1) és 27,9-38,7%, 6,2-17,1 % és 14,9-16,4 %. Bár nem tartoztak a legnagyobb relatív gyakoriságú taxonok közé, mindhárom erdőállomány talajának mindkét vizsgált talajmélységében meghatározó gyakoriságot mutattak a Verrucomicrobiota (8,8-11,3%), Bacteroidota (7,4-10,3%) és a Gemmatimonadota (4,6-5,7%) törzsek. Ezen felül, bár a kis relatív gyakoriságú törzsek közé tartoztak, egyes állományokban jellegzetesen nagyobb volt az előfordulásuk a Chloroflexota (korábbi néven Chloroflexi) (3,5-5,0%) és a Nitrospirota (1,1-1,6%) törzseknek. Megjegyzendő, hogy az általunk végzett vizsgálatok idején a Myxococcota törzs az SILVA rRNA database project (<https://www.arb-silva.de/>) taxonómiai besorolása alapján törzsi rangon szerepelt, így azt mi is önálló törzsként kezeltük. A taxon tagjait később a Pseudomonatoda törzsbe sorolták be.



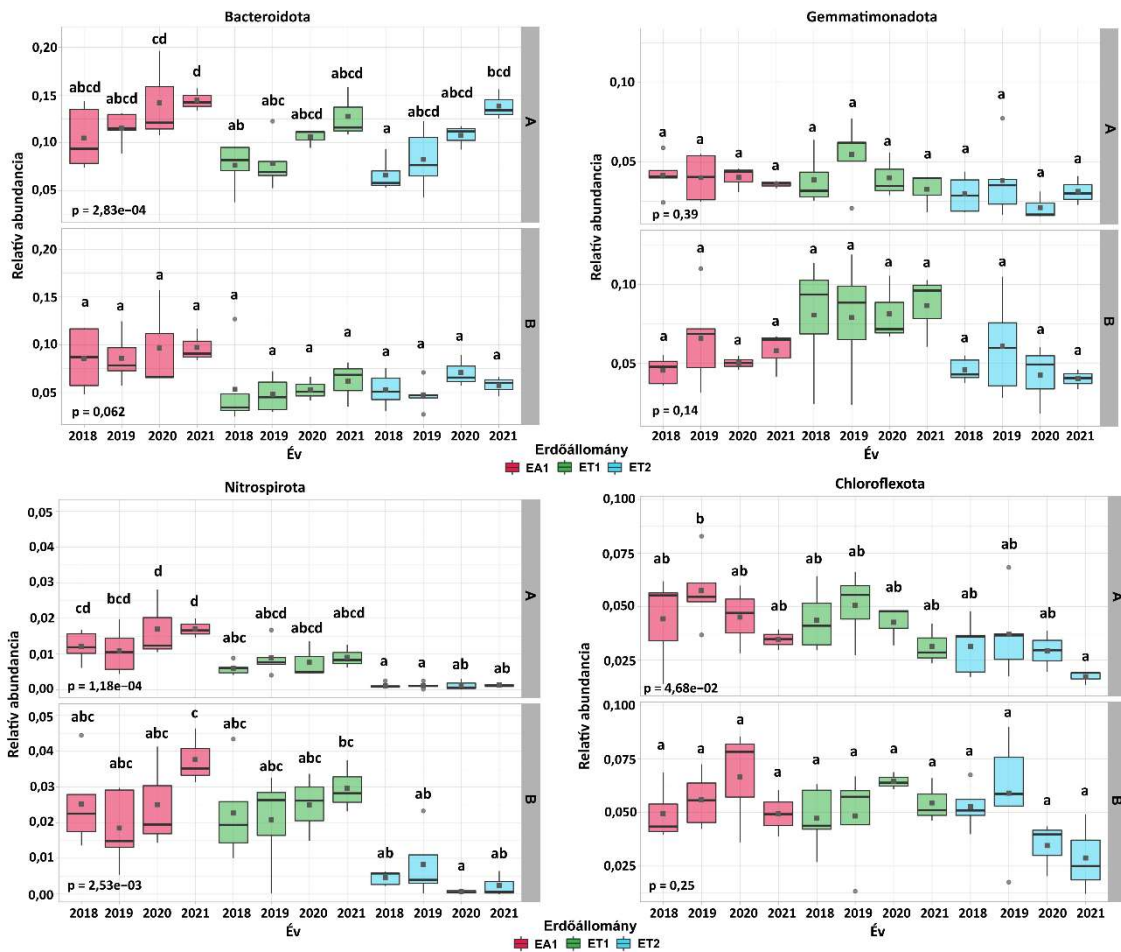
5. ábra: Különböző erdőállományokból gyűjtött talajminták amplikon szekvenálással meghatározott baktériumközösségeinek összetétele törzs szinten, relatív gyakoriság értékek alapján. Az „Egyéb” kategóriába a kevesebb, mint 1% relatív abundanciával rendelkező taxonokat vontunk össze. Jelmagyarázat: a: 2018; b: 2019; c: 2020; d: 2021; EA1: akácos erdőállomány; ET1: fiatal tölgyes erdőállomány; ET2: ET2 tölgyes erdőállomány; A: 0–10 cm talajmélység; B: 10–40 cm talajmélység; római számok: hónapok (mintavétel időpontja); *Ca.*: *Candidatus*.

A fenti nyolc talajbaktérium törzs relatív gyakoriságának éves változását, illetve az egyes állományok közötti eltéréseit a **6. ábra** szemlélteti. Az ábrán átlagos relatív gyakoriság adatok alapján az Acidobacteriota törzs, amely a teljes vizsgálati adatsoron a legnagyobb átlagos gyakoriságot mutatta, az ET2-es állományban bizonyult a leggyakoribbnak, mindkét vizsgált talajmélységet alapul véve. E törzs esetében feltűnő, hogy az ET2 tölgyes állomány véghasználatát követő második (2020) és harmadik évben (2021) jelentősen nőtt a relatív abundanciája az erdőállomány 10-40 cm közötti talajmélységében (a különbség a másik két erdőállományhoz viszonyítva 2021-ben statisztikailag szignifikáns volt).

Az Actinomycetota törzs mindhárom állomány esetében hasonló relatív abundancia értékeket mutatott, mindkét talajmélység esetében. Átlagos relatív gyakorisága jellemzően csökkent a vizsgálati időszakban valamennyi erdőállomány esetében, és az ET2 tölgyes állományban sem mutatott határozott, a többi állománytól eltérő változást a véghasználatot követően.



A 6. ábra folytatása.



6. ábra: Az egyes erdőállományok közötti variancia kialakításában jelentős szerepet játszó baktériumtörzsek átlagos relatív gyakorisága. A vastag vízszintes vonalak jelölik a mediánt, a sötét szürke pontok az átlag értéket. A homológ csoportokat a, b, c, d betűkkel jelöltük. Az azonos betűk nem jelentenek szignifikáns különbséget. Jelmagyarázat: EA1: akácos erdőállomány; ET1: fiatal tölgyes erdőállomány; ET2: ET2 tölgyes erdőállomány; A: 0–10 cm talajmélység; B: 10–40 cm talajmélység.

A Pseudomonadota törzs átlagos relatív abundanciája az A talajmélységben mutatott nagyobb varianciát, de az évenkénti összevetésben az egyes állományok nem különböztek egymástól szignifikánsan e törzs gyakoriságát illetően a felső talajmélységben sem. Ami e törzs tekintetében kiemelendő, az az ET2 tölgyes állományban a B talajmélységben mutatott tendenciózusan kisebb relatív abundancia.

A Verrucomicrobiota törzs az ET2 tölgyes állományban volt gyakoribb, nagyobb különbség az állományok között a B talajmélységben volt megfigyelhető. Bár szignifikáns változás a relatív abundanciájában csak az A talajmélységben volt megfigyelhető, mindkét vizsgált talajmélységben visszaesett a gyakorisága 2018-at követően, ami az állomány tarvágására

adott negatív válasznak tekinthető (a vizsgálatok kezdő évében a két tölgyes állomány relatív abundanciája szignifikánsan különbözött egymástól).

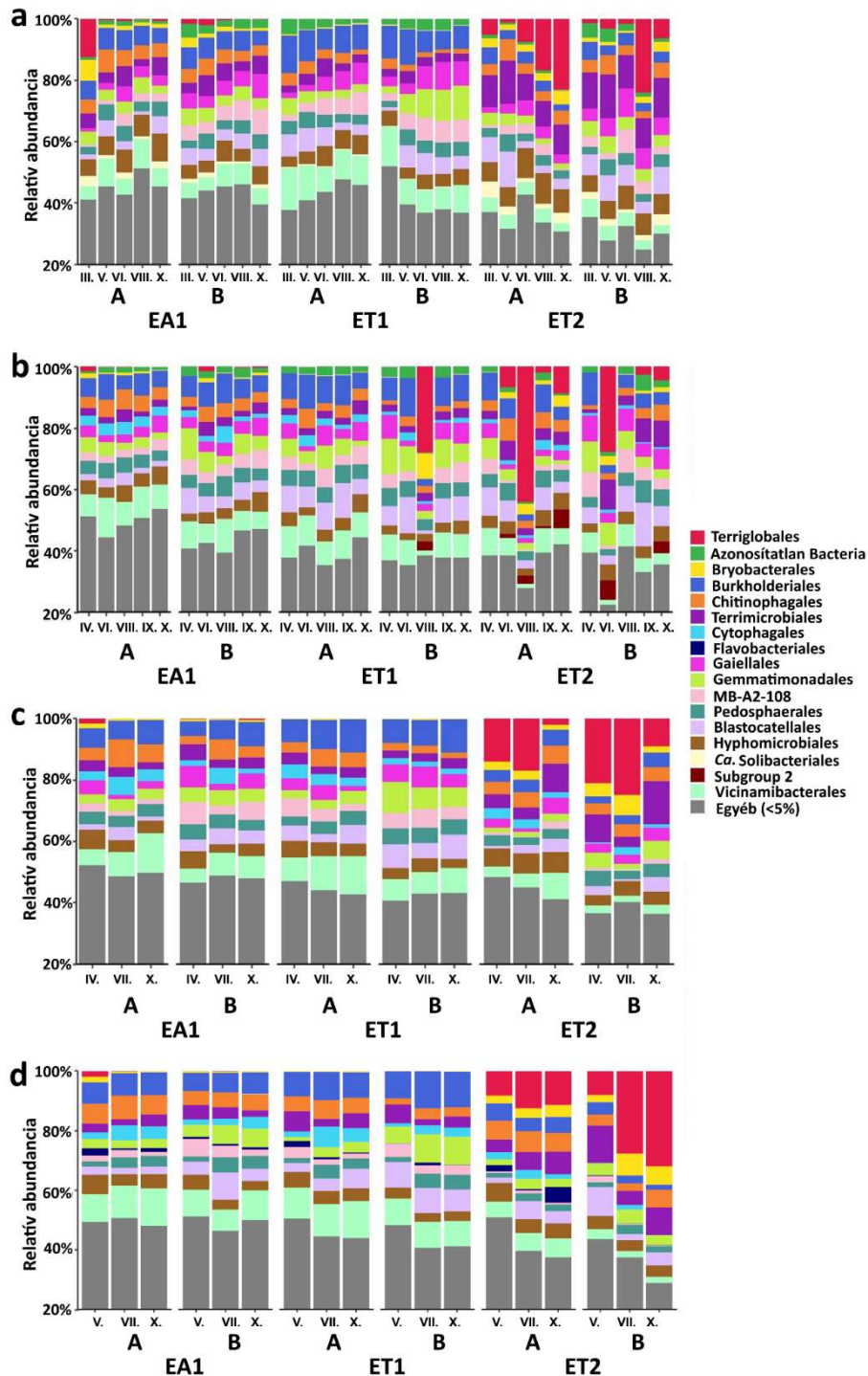
A Bacteroidota törzs átlagos relatív abundanciája fokozatosan és összességében jelentősen növekedett mindhárom állományban az A talajmélységben, nagyon hasonló tendenciát eredményezve. Hasonló mintázatú, de enyhébb relatív abundancia változás a B talajmélységben is megfigyelhető volt. Bár a B talajmélységben az akácos állomány alatt a Bacteroidota gyakorisága konzekvensen nagyobb volt, mint a többi állományban, évenkénti összevetésben egyetlen esetben sem volt statisztikailag szignifikáns különbség (ez az A talajmélységre is igaz volt).

Az A talajmélységben a Gemmatimonadota törzs kis átlagos relatív gyakoriságot mutatott az évek és állományok közötti variancia összevetésben, szignifikáns különbség nélkül. Bár statisztikailag igazolható átlagos relatív abundancia értéket a B talajmélységben sem mutattunk ki, a Gemmatimonadota határozottan nagyobb, több mint 7,5%-os relatív gyakorisággal volt jelen a B talajmélységben az ET1-es állomány talajmintáiban, valamennyi vizsgálati évben.

A legjelentősebb Nitrospirota közösség az EA1 és az ET1 erdőállományok esetében volt megfigyelhető. Átlagos relatív gyakoriságuk főként a B talajmélységben volt nagy; összességében az akácos és az ET1 elegyes tölgyes esetében is enyhén, de folyamatosan növekvő relatív gyakoriság tendenciát mutatott. Az ET2-es állományban a törzs kis gyakoriságú volt, értékelhető relatív abundancia változás nélkül. Szignifikáns relatív gyakoriságbeli különbséget az egyes erdőállományok évenkénti összevetésében az A talajmélységben minden évre kimutattunk (EA1-ET2), a B talajmélységben az akácos és az ET2 tölgyes állomány átlagos értékei a 2021-es évben statisztikailag is igazolható módon különböztek egymástól.

A Chloroflexota törzs átlagos relatív abundancia értékeinek változása nagyon hasonló tendenciát követett mindhárom vizsgált erdőállomány esetében. Az A talajmélységben 2019-re növekedett, majd fokozatosan csökkent a törzs relatív gyakorisága. A B talajmélységben a növekedést követő visszaesés egy évvel később következett be, az ET2-es állomány kivételével, amelynek esetében 2020-ban egy markáns gyakoriság csökkenés történt a talajmintákban. Bár szignifikáns különbség az egyes állományok relatív gyakoriság értékei között az évenkénti összevetésben a B talajmélységben sem volt kimutatható, az ET2 tölgyesben megfigyelt gyakoriság csökkenést feltételezhetően az állomány véghasználata eredményezte **(6. ábra)**.

Rend szinten nagyobb változatosságot mutatott a vizsgált erdőállományok talajmintáinak baktériumközösség összetétele (7. ábra).

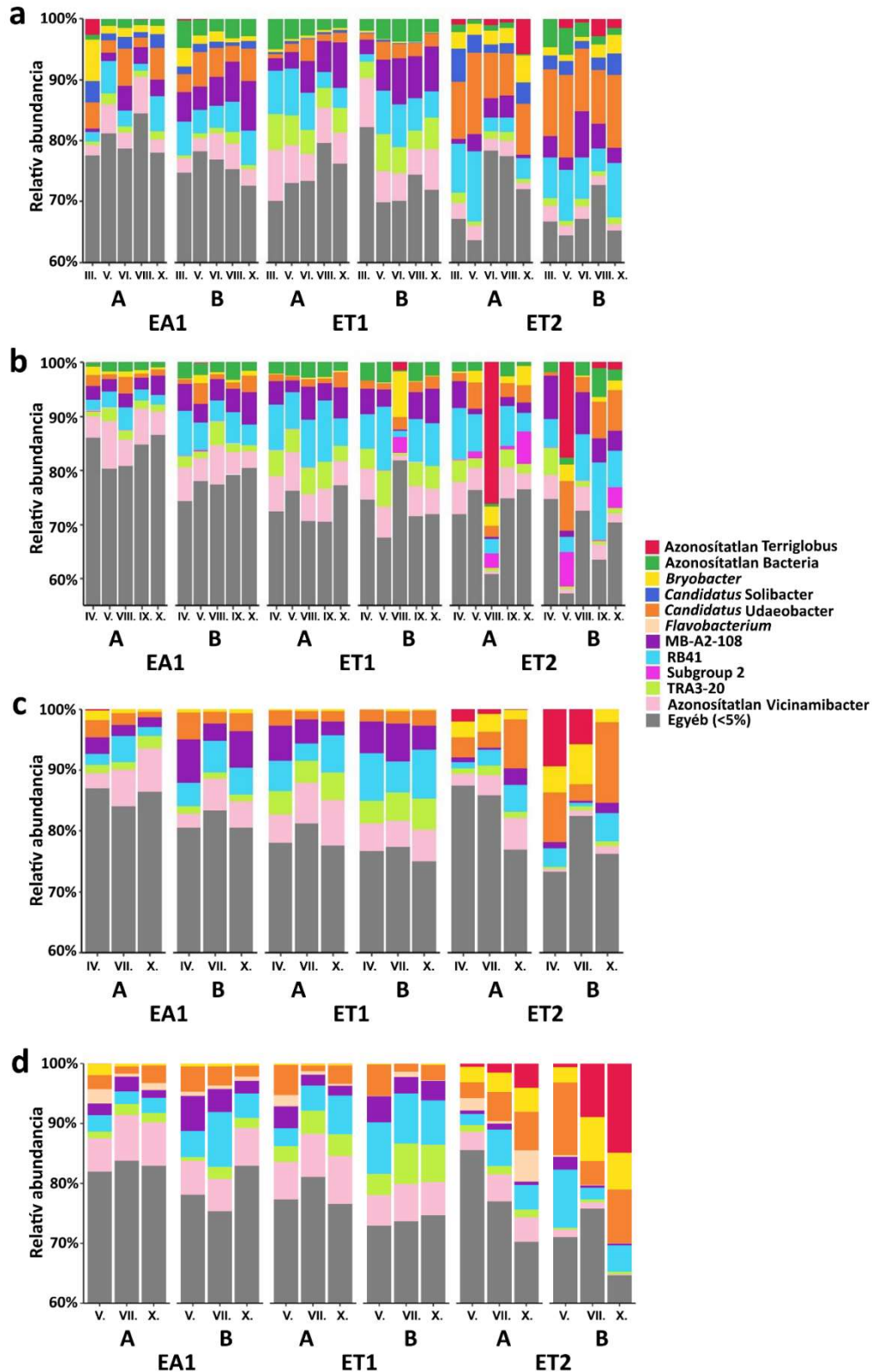


7. ábra: Különböző erdőállományokból gyűjtött talajminták amplikon szekvenálással meghatározott baktériumközösségeinek összetétele rend szinten, relatív gyakoriság értékek alapján. Az „Egyéb” kategóriába a kevesebb, mint 5% relatív abundanciával rendelkező taxonokat vontunk össze. Jelmagyarázat: a: 2018; b: 2019; c: 2020; d: 2021; EA1: akácos erdőállomány; ET1: fiatal tölgyes erdőállomány; ET2: ET2 tölgyes erdőállomány; A: 0–10 cm talajmélység; B: 10–40 cm talajmélység; római számok: hónapok (mintavétel időpontja), Ca.: *Candidatus*.

A teljes adatállományt figyelembe véve a három erdőállományban a leggyakoribb közösségalkotó rendek az átlagos relatív abundancia értékeikkel a következők voltak: Terrimicrobiales (korábbi néven Chthoniobacterales) (3,4-6,7%), Vicinamibacterales (6,4-8,0%), Burkholderiales (6,2-7,0%), Hyphomicrobiales (korábbi néven Rhizobiales) (4,0-6,0%), Blastocatellales (korábbi néven Pyrinomonadales) (4,0-6,1%), Terriglobales (korábbi néven Acidobacterales) (3,7-5,6%). A Verrucomicrobiota törzsbe tartozó Terrimicrobiales rend tagjai az ET2 tölgyes erdőállomány talajmintáiban (az A és a B talajmélységben egyaránt) mutattak nagy relatív abundanciát.

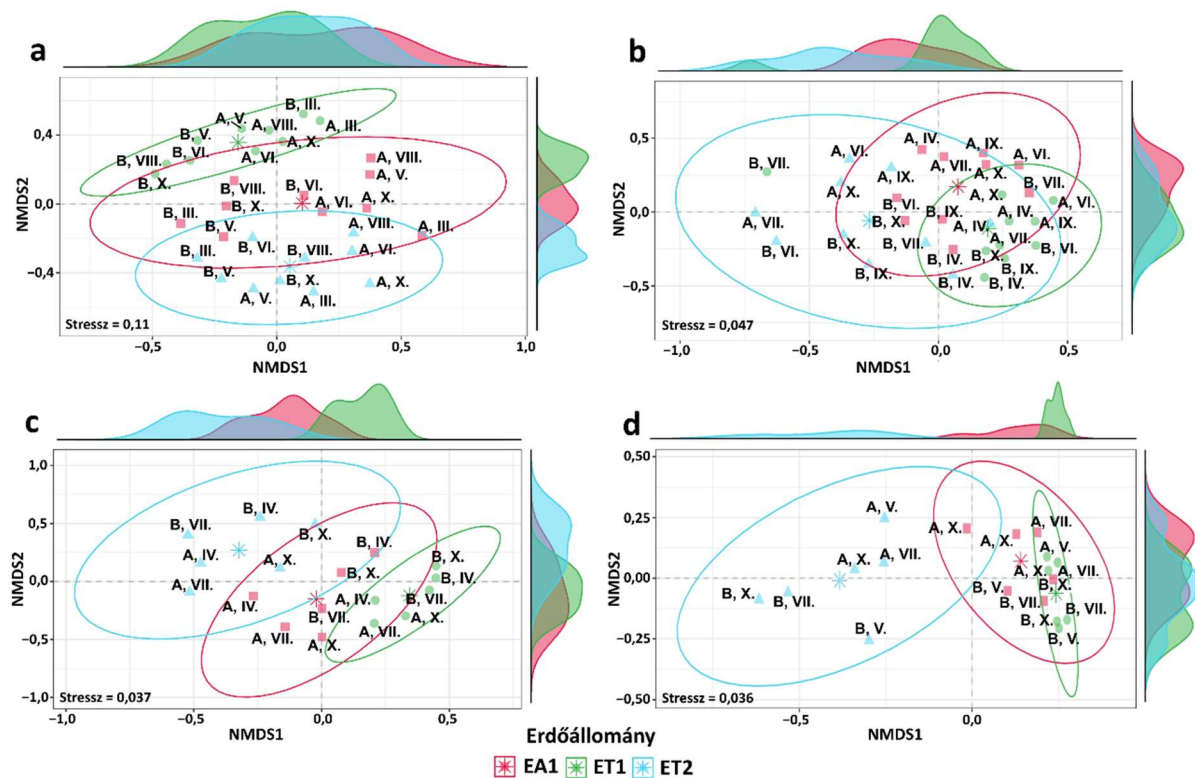
Az Acidobacteriota törzshöz tartozó Terriglobales rend tagjai ugyancsak az ET2-es erdőállományban voltak dominánsak. A Vicinamibacterales rend és a Blastocatellales rend tagjai mindhárom erdőállomány talajmintáiban viszonylag nagy átlagos relatív gyakoriság értékekkel voltak jelen, de a fiatal tölgyes állományban mutatták a legnagyobb átlagos relatív gyakoriság értékeket. A Bryobacterales rend az ET2 tölgyes erdőállomány talajmintáiban volt gyakori, míg Pseudomonatoda törzsbe tartozó Burkholderiales rend tagjai főként a fiatal tölgyes erdőállomány talajmintáiban voltak nagy gyakorisággal jelen **(7. ábra)**.

Nemzetség szinten a vizsgált erdőállományok talajmintáinak baktériumközösség összetétele jelentős változatosságot mutatott, a leggyakrabban előforduló 7-9 nemzetség (5% feletti átlagos relatív abundancia esetén) a mintánkénti összes szekvencia 13-43%-át tette ki a vizsgált 2018-2021 években **(8. ábra)**. Az átlagos relatív abundancia alapján a *Candidatus* Udaeobacter (2,5-5,7%), az RB41 (4,0-5,8%) és az MB-A2-108 (2,1-3,9%) voltak dominánsabb nemzetségeknek tekinthetőek a vizsgált erdőállományok talajmintáiban. A Verrucomicrobiota törzshöz tartozó *Candidatus* Udaeobacter az ET2 tölgyes erdőállományban mutatta a legnagyobb átlagos relatív gyakoriságot. Az Acidobacteriota törzshöz tartozó RB41 nemzetség az akácos erdőállomány B talajmélységében, valamint a két elegyes tölgyes erdőállomány talajmintáiban bizonyult dominánsnak. Az Actinomycetota törzshöz tartozó MB-A2-108 nemzetség átlagos relatív abundanciája elsősorban az erdőállományok B talajmélységében volt nagyobb. A Pseudomonatoda törzsbe tartozó TRA3-20 nemzetség a fiatal tölgyes erdőállományban mutatott nagyobb átlagos relatív abundanciát **(8. ábra)**.



8. ábra: Különböző erdőállományokból gyűjtött talajminták amplikon szekvenálással meghatározott baktériumközösségeinek összetétele nemzetség szinten, relatív gyakoriság értékek alapján. Az „Egyéb” kategóriába a kevesebb, mint 5% relatív abundanciával rendelkező taxonokat vontunk össze. Jelmagyarázat: Jelmagyarázat: a: 2018; b: 2019; c: 2020; d: 2021; EA1: akácos erdőállomány; ET1: fiatal tölgyes erdőállomány; ET2: ET2 tölgyes erdőállomány; A: 0–10 cm talajmélység; B: 10–40 cm talajmélység; római számok: hónapok (mintavétel időpontja).

Az egyes erdőállományok talajbaktérium közösségeinek szerkezetét, az azok közötti hasonlóságot az egyes erdőállományok esetében meghatározott OTU adatbázison végzett nem-metrikus többdimenziós skálázással (NMDS) elemeztük (9. ábra).



9. ábra: Erdőállományok talaj baktériumközösségeinek Bray-Curtis távolságmátrixon alapuló NMDS elemzése. A tengelyekre illesztett sűrűséggörbék az egyes csoportok pontjainak NMDS tengelyek mentén való eloszlását szemléltetik. Jelmagyarázat: a: 2018; b: 2019; c: 2020; d: 2021; EA1: akácos erdőállomány; ET1: fiatal tölgyes erdőállomány; ET2: ET2 tölgyes erdőállomány; A: 0–10 cm talajmélység; B: 10–40 cm talajmélység; római számok: hónapok (mintavételek időpontja); *: az ellipszis középpontja.

A vizsgálat során nyert NMDS koordinátáik alapján ábrázolt állomány pontfelhők így alkalmasak lettek az egyes csoportok (erdőállományok) közötti taxonszerkezeti eltérések értelmezésére. Amint azt a 9. ábra is szemlélteti, 2018-ban a két elegyes tölgyes állomány pontfelhői határozottan elkülönültek egymástól, míg az akácos állomány pontfelhője köztes elhelyezkedést mutatott. Az állományok pontfelhőinek elhelyezkedése a tarvágást követő vegetációs időszakban (2019) jellemzően megváltozott, jelentős átfedést mutatott egymással. Az ezt követő két évben viszont újra határozott elkülönülés volt megfigyelhető a két elegyes tölgyállomány tekintetében, valamint az akácos állomány újra köztes pozíciót vett fel. Ennek alapján feltételezhető, hogy az ET2-es állomány talajbaktérium közösségeinek szerkezete csak

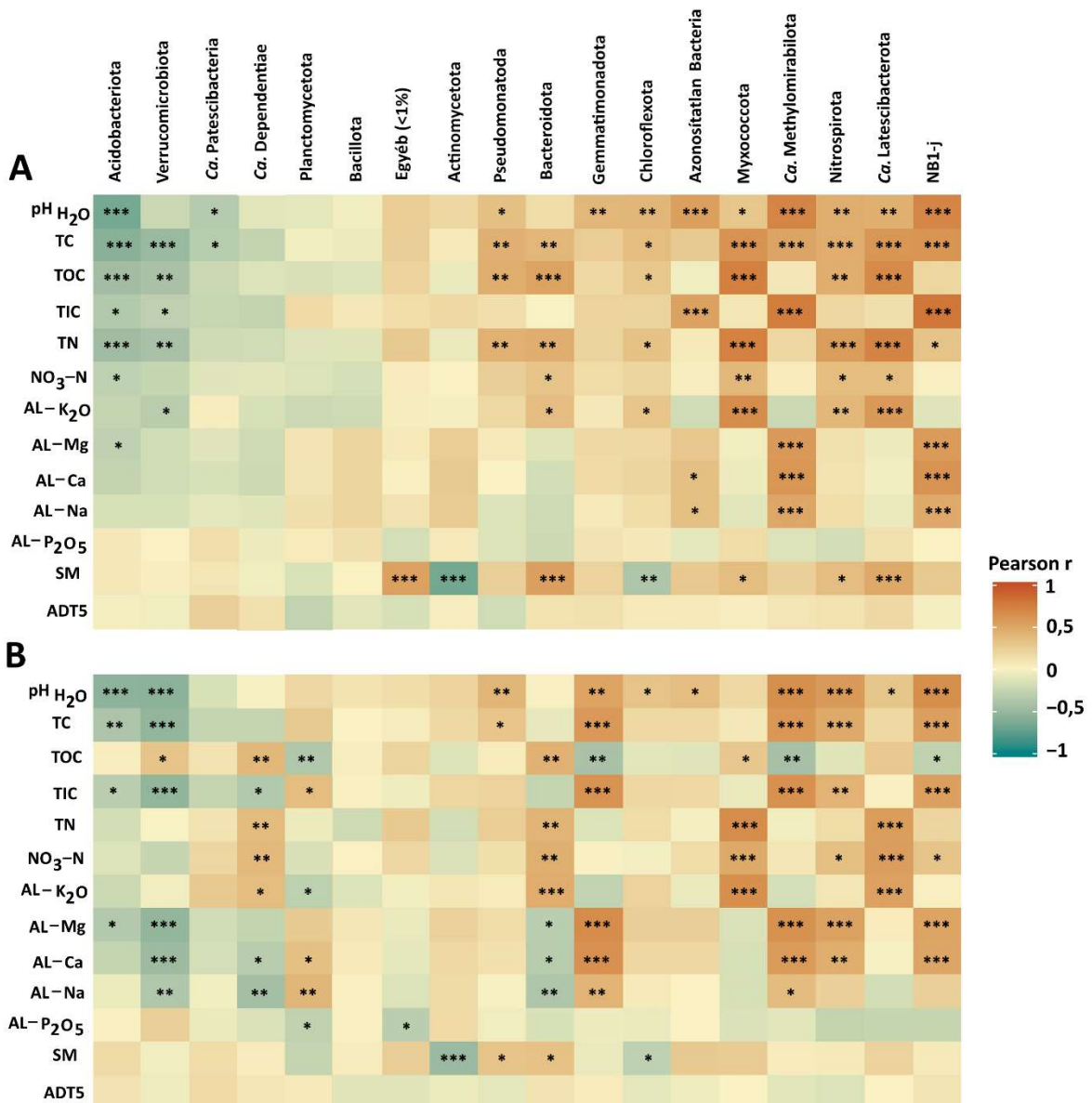
a véghasználatot követő évben vált hasonlóvá a néhány évvel korábban tarvágott tölgyeséhez (ET1). A két tölgyes erdőállomány baktériumközösségének összetétele közötti különbség 2020-ra újra jelentős lett, és e különbség a 2021-es évre is fennmaradt. Megfigyelhető ugyanakkor, hogy az állományok konfidencia ellipszisének átfedési zónájában kevesebb B talajmélységhez tartozó pont volt található, mint azon kívül (2019 az egyetlen kivétel), ami arra enged következtetni, hogy az erdőállományok közötti baktériumközösség szerkezetbeli különbségéért elsősorban a B talajmélységek eltérő összetételű baktériumközösségei a felelősek.

V.5. Környezeti paraméterek és a vizsgált erdőállományok talajbaktérium-közösség összetétele közötti kapcsolatok

A vizsgált erdőállományok talajmintáinak fizikai és kémiai paraméterei, mint környezeti változók (az öt napos átlaghőmérséklettel kiegészítve) és az erdőállományok talajbaktériumközössége (az egyes baktériumtörzsek átlagos relatív gyakorisága) közötti kapcsolatok feltárása érdekében Pearson-féle korrelációs együtthatókat számoltunk páronkénti bontásban. A korrelációvizsgálatok eredményét ábrázoló hőtérképet a **10. ábra** szemlélteti. A hőtérkép alapján megállapítható, hogy a nagyobb abundanciájú törzseket két csoportba sorolhattuk aszerint, hogy milyen kapcsolatot mutattak a pH-val, valamint az összes szén, összes szerves szén, összes nitrogén, a kálium és a talajnedvesség tartalommal. A talaj kémhatása szignifikáns negatív korrelációt mutatott a Verrucomicrobiota (-0,57) törzsszel a B talajmélységben, az Acidobacteriota (-0,66 és -0,56) törzsszel mindkét talajmélységben, míg a pH korrelációja a Pseudomonatoda (0,34 és 0,41) és a Gemmatimonadota (0,4 és 0,53) törzsekkel szignifikánsan pozitív volt az A és a B talajmélységben egyaránt. A TC szignifikáns negatív korrelációt mutatott mindkét vizsgált talajmélységben az Acidobacteriota (-0,58 és -0,4) és Verrucomicrobiota (-0,51 és -0,53) törzsekkel, míg a kapcsolata a Pseudomonatoda (0,44 és 0,31) törzsszel szignifikáns pozitív volt a két talajmélységet érintően. Ugyancsak szignifikáns pozitív korrelációt találtunk az összes széntartalom és a Bacteroidota A talajmélységben (0,4) és Gemmatimonadota (0,59) törzsek relatív abundanciája között a 10-40 cm közötti talajmélységben. A talaj összes nitrogén koncentrációja szignifikáns negatív korrelációt mutatott az Acidobacteriota (-0,47) és Verrucomicrobiota (-0,43) törzsekkel, és szignifikánsan pozitív korrelációt a Pseudomonatoda (0,43) törzsszel az A talajmélységben, míg a Bacteroidota (0,45 és 0,42) törzs relatív abundanciája szignifikáns pozitív korrelációt

mutatott mindkét talajmélységben. A Pseudomonatoda (0,46) és a Bacteroidota (0,53) relatív gyakorisága szignifikánsan pozitív, az Acidobacteriota (-0,46) és Verrucomicrobiota (-0,42) relatív gyakorisága pedig szignifikánsan negatív korrelációt mutatott a talaj összes szerves szén tartalmával az A talajmélységben. A B talajmélységben a Verrucomicrobiota (0,31) és a Bacteroidota (0,43) szignifikáns pozitív, a Gemmatimonadota (-0,42) pedig szignifikáns negatív korrelációt mutatott a TOC koncentrációval való összevetésben. Az AL-K₂O tartalom szignifikáns pozitív korrelációt mutatott a Bacteroidota (0,36 és 0,47) törzssel mindkét talajmélységben, míg a Verrucomicrobiota (-0,32) törzs relatív gyakorisága negatívan korrelált a káliummal az A talajmélységben. Az Actinomyetota (-0,67 és -0,49) törzs relatív abundanciája mutatta a legerősebb kapcsolatot a talaj nedvességtartalmával; a korreláció mindkét talajmélységben szignifikánsan negatív volt. Ugyancsak szignifikáns negatív korrelációt figyelhetünk meg a talajnedvességgel a Chloroflexota törzs esetében mindkét talajmélységben (A: -0,39; B: -0,30), míg az A talajmélységben a Bacteroidota (0,54) és a Nitrospirota (0,36), a B talajmélységben pedig a Pseudomonatoda (0,31) és a Bacteroidota (0,33) mutattak szignifikáns pozitív korrelációt a nedvességtartalommal. A levegő átlaghőmérséklete (ADT5) esetében a korrelációs elemzés nem mutatott szignifikáns kapcsolatot a baktériumtörzsek relatív gyakoriságával a vizsgált talajmélységekben. A kisebb gyakoriságú törzsek átlagos relatív gyakorisága és a talajkémiai és talajfizikai paraméterek között döntő többségben pozitív korreláció volt megfigyelhető, több esetben szignifikáns mértékben.

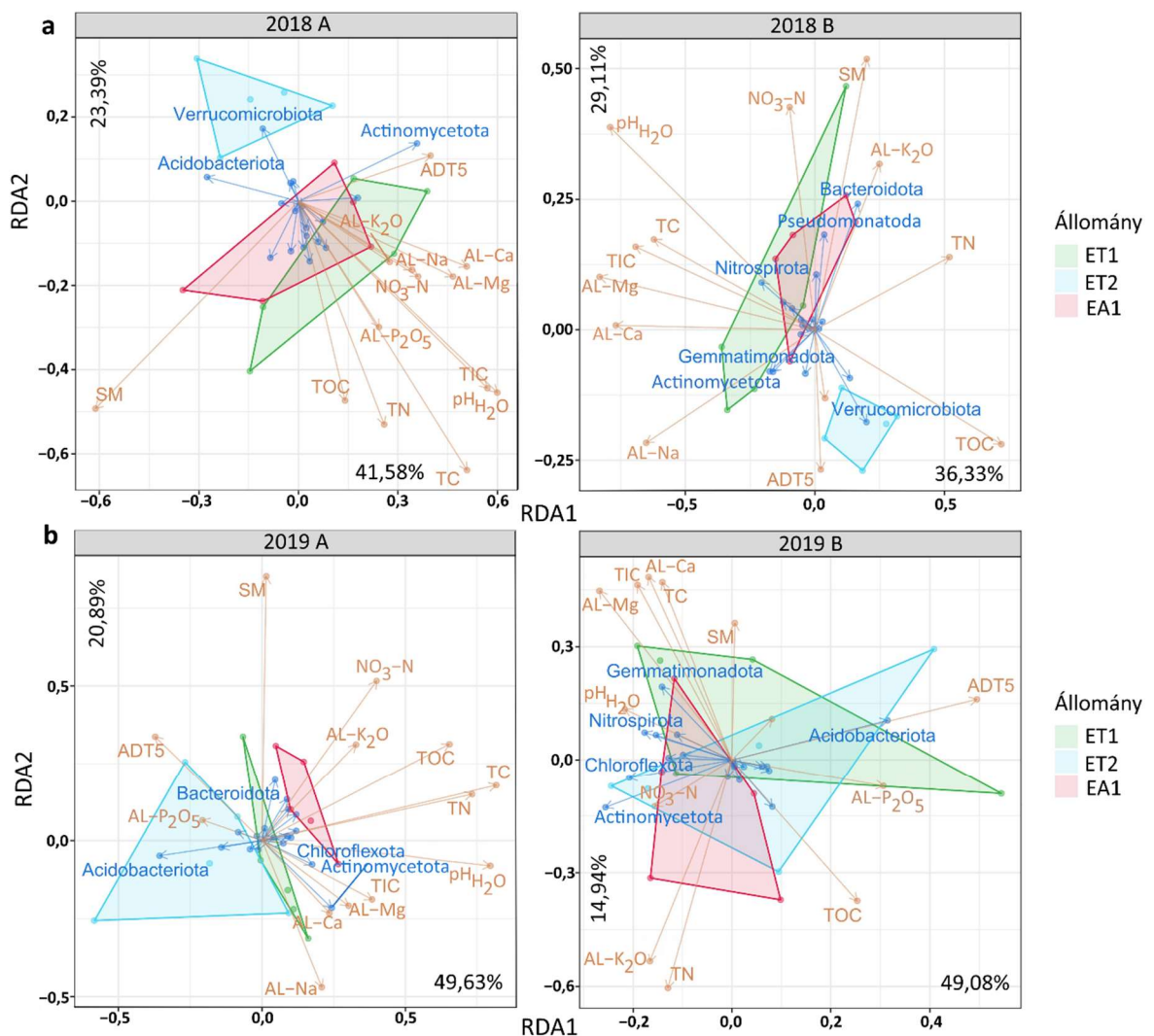
Általánosságban tehát megállapítható, hogy a vizsgált talajokban az Acidobacteriota és a Verrucomicrobiota törzsek kapcsolata (relatív abundanciájuk korrelációja) a talaj pH-val, valamint a talaj szén, nitrogén és tápanyag tartalmával negatív, míg a Actinomyetota, Pseudomonatoda, Bacteroidota Gemmatimonadota, Nitrospirota és Chloroflexota törzsek kapcsolata pozitív volt.



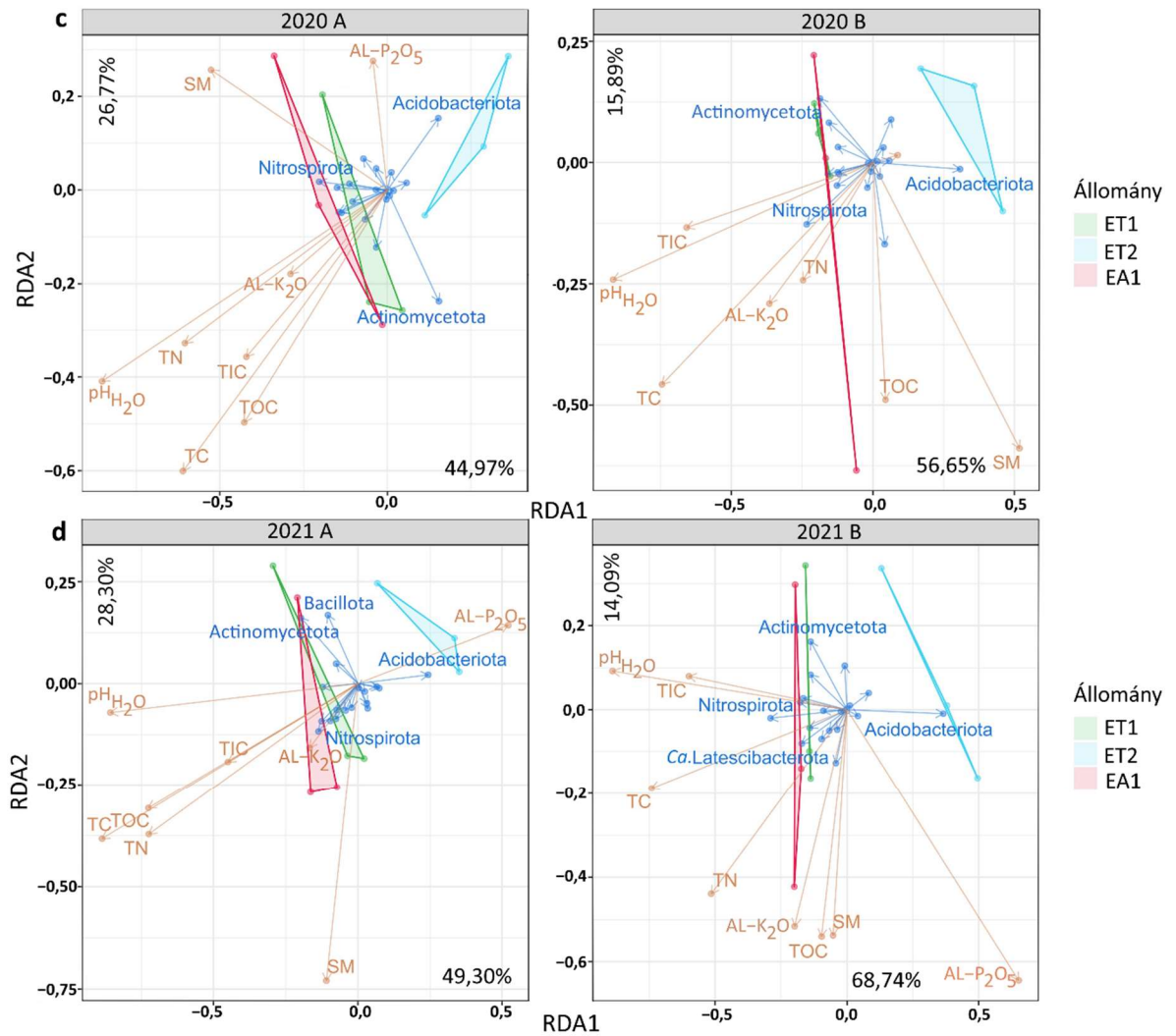
10. ábra: A vizsgált erdőállományok talajbaktérium-közösségét alkotó törzsek relatív abundanciája és a különböző környezeti paraméterek Pearson-féle korrelációs hőtésképe, a teljes adatállományra (3 erdőállomány, 2018-2021) vonatkoztatva. A színpaletta a Pearson-féle korrelációs együttható (r) értékeit szemlélteti. A csillagok szignifikáns különbséget jeleznek a $0,01 < p \leq 0,05$ (*), $0,001 < p \leq 0,01$ (**) és $p \leq 0,001$ (***) szignifikanciaszinteken, míg az üres cellák esetében szignifikáns különbség nem volt kimutatható. Az „Egyéb” kategóriába a kevesebb, mint 1% relatív abundanciával rendelkező taxonokat vontunk össze. Rövidítések: A: 0–10 cm talajmélység; B: 10–40 cm talajmélység; ADT5: a mintavételek napját megelőző öt nap napi átlaghőmérséklete (a mintavétel napját is beleszámoltuk); Ca.: *Candidatus*. A talajfizikai- és kémiai paraméterek rövidítései a 4. táblázatnál található.

Az egyes erdőállományok baktériumközösségei közötti variancia elemzése, illetve a baktériumközösségek szerkezetét meghatározó környezeti tényezők feltárása érdekében végzett redundancia elemzés (RDA) eredményeit a 11. ábra szemlélteti. Az ábrák alapján megállapítható, hogy a talajbaktériumközösség összetételében megnyilvánuló variancia

kialakításában az Acidobacteriota és az Actinomycetota törzsek játszották a legnagyobb szerepet. E két törzs hatása egyedül a 2018-as évben a B talajmélységben volt kisebb. Az A talajmélység baktériumközösségeiben megnyilvánuló variancia kialakításában ezen felül a Chloroflexota (2019), a Nitrospirota (2020, 2021), a Bacteroidota (2019) és a Bacillota (korábbi néven Firmicutes) (2021) törzsek játszottak fő szerepet, míg a B talajmélységben ugyancsak a Nitrospirota (2018-2021) és a Chloroflexota (2019), valamint részben a Bacteroidota (2018), a Verrucomicrobiota (2018), a Gemmatimonadota (2018, 2019), a Pseudomonatoda (2018) és a *Ca. Latescibacterota* (2021) szerepe volt meghatározó. Az egyes törzsek környezeti változókkal mutatott kapcsolatából megállapítható, hogy az Acidobacteriota konzekvensen negatív korrelációt mutatott a pH-val, az Actinomycetota negatív korrelációban állt a talajnedvességgel, míg a Nitrospirota ugyancsak negatívan korrelált az összes szerves széntartalommal. Utóbbi kapcsolat 2020-ban és 2021-ben már nem volt kimutatható.



A 11. ábra folytatása.



11. ábra: Baktériumtörzsek átlagos relatív abundanciájának és a környezeti paraméterek redundanciaelemzésének (RDA) korrelációs biplot ábrái. Az egyes nyilak hossza az adott változó teljes variációjához való hozzájárulásának mértékére utal. A nyilak közötti szög az egyes változók közötti korrelációnak felel meg (a 90°-os szög nulla korrelációt, míg a 0°-os vagy a 180°-os szög teljes pozitív, illetve negatív korrelációt jelent). A biplotokon azokat a baktériumtörzseket tüntettük fel (kék betűkkel), amelyek teljes variációhoz való hozzájárulása a legnagyobb. A poligonok az erdőállományok mintavételi pontjait szemléltetik. Jelmagyarázat: EA1: akácos erdőállomány; ET1: fiatal tölgyes erdőállomány; ET2: ET2 tölgyes erdőállomány; A: 0–10 cm talajmélység; B: 10–40 cm talajmélység; a: 2018; b: 2019; c: 2020; d: 2021; ADT5: a mintavételek napját megelőző öt nap napi átlaghőmérséklete (a mintavétel napját is beleszámoltuk); *Ca.*: *Candidatus*. A fizikai- és kémiai paraméterek rövidítése a 4. táblázatnál található.

A redundanciaelemzés keretében végzett forward selection elemzés a talaj pH értékének szerepét emelte ki a talajbaktériumközösség szerkezetére gyakorolt hatás tekintetében, vagyis e környezeti paraméter bizonyult a legjobb közösségszerkezet előrejelző változónak a vizsgált erdőállományok talajában. A pH hatása jelentős volt 2018 és 2020 között az A talajmélységben, valamint 2018-ban, 2020-ban és 2021-ben a B talajmélységben. Emellett

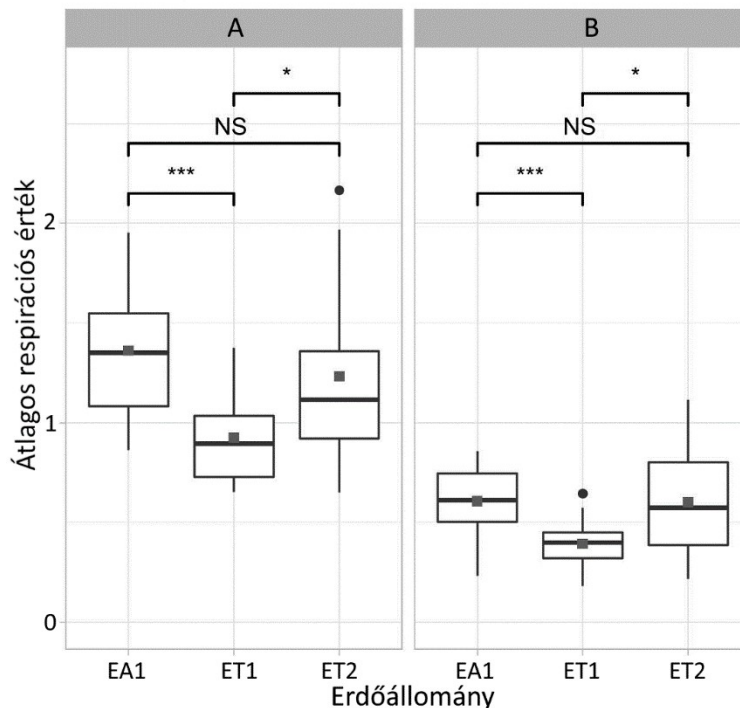
ugyancsak jó előrejelző változónak bizonyult a talaj nedvességtartalma 2018-ban és 2019-ban mindkét talajmélységben, az összes széntartalom 2019-ben és 2021-ben az A talajmélységben, továbbá részben az összes nitrogén tartalom (2018, A talajmélység), az összes szerves széntartalom (2018, A talajmélység), az AL-nátrium tartalom (2018, B talajmélység), az átlaghőmérséklet (2019, B talajmélység), az AL-foszfor tartalom (2019, B talajmélység), valamint az AL-kalcium tartalom (2021, B talajmélység; **6. táblázat**).

6. táblázat: A redundancia elemzés keretében végzett forward selection elemzés által feltárt, az egyes baktériumközösségek szerkezetét előrejelző változók összefoglaló táblázata. Jelmagyarázat: A: 0–10 cm talajmélység; B: 10–40 cm talajmélység; R²: determinációs együttható; F: F-próba értéke; p: az F-próba szignifikancia szintje; ADT5: a mintavételek napját megelőző öt nap napi átlaghőmérséklete (a mintavétel napját is beleszámoltuk). A fizikai- és kémiai paraméterek rövidítése a 4. táblázatnál található.

Év	Talajmélység	Változó	R ²	F	p
2018	A	SM	0,224	3,753	0,008
		pH H ₂ O	0,237	5,267	0,001
		TN	0,117	3,057	0,013
		TIC	0,083	2,459	0,035
	B	pH H ₂ O	0,276	4,957	0,001
		AL-Na	0,130	2,629	0,037
2019	A	SM	0,161	3,891	0,001
		pH H ₂ O	0,089	2,439	0,030
		TC	0,344	6,809	0,002
	B	ADT5	0,139	2,100	0,098
		AL-P ₂ O ₅	0,154	2,623	0,038
		SM	0,112	2,081	0,053
2020	A	pH H ₂ O	0,377	4,235	0,004
	B	pH H ₂ O	0,491	6,741	0,003
2021	A	TC	0,433	5,339	0,003
	B	pH H ₂ O	0,5551	8,73401	0,004
		AL-Ca	0,1775	3,98536	0,005

V.6. A vizsgált erdőállományok talajmikroba-közösségének katabolikus aktivitás vizsgálata

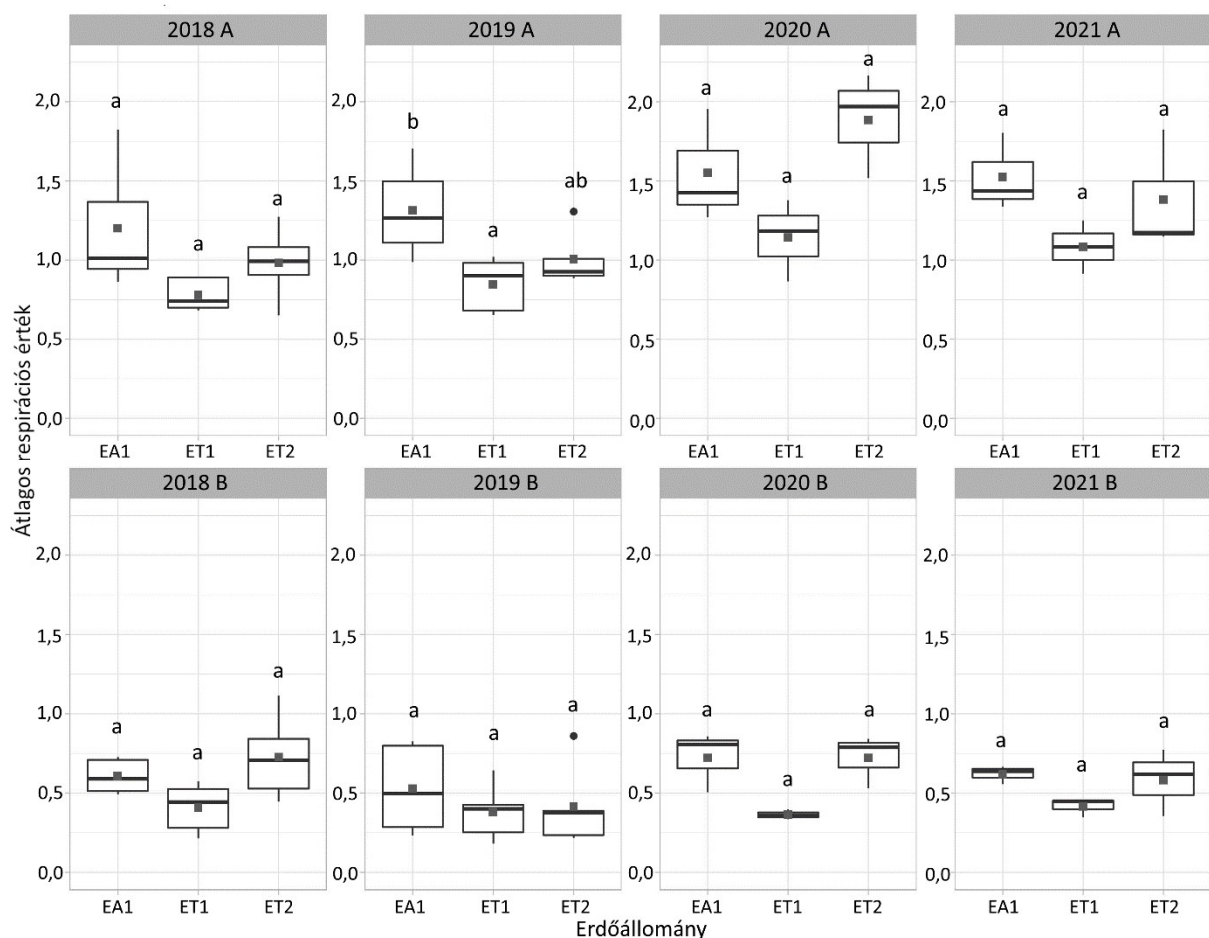
Az átlagos standardizált szubsztrát-indukált respirációs értékek alapján a fiatal tölgyes erdőállomány talajmintái mutatták a legkisebb aktivitást mindkét talajmélységben (**12. ábra**). Az átlagos szubsztrát-indukált légzésbeli különbség a többi erdőállományhoz mérten mindkét talajmélységben szignifikáns volt. Az A talajmélységben az akácos erdőállomány talaj mikrobaközössége mutatta a legnagyobb respirációs értékeket, a B talajmélységben az akácos és az ET2 tölgyes állományok átlagos respirációs légzése gyakorlatilag megegyező volt. Összességében mindhárom erdőállomány esetében megállapítható volt, hogy a talaj mikrobaközösségek respirációs aktivitása a felső talajmélységben (0-10 cm) jelentősebb. Az éves átlagos mikrorespirációs értékeket a **11.-14. melléklet** foglalja össze.



12. ábra: A különböző erdőállományok átlagos szubsztrát-indukált respirációs értéke ($\mu\text{gCO}_2\text{-C g}^{-1} \text{h}^{-1}$) a 2018 és 2021 közötti időszakban. A vastag vízszintes vonalak jelölik a mediánt, a sötétszürke pontok az átlagértékeket. Jelmagyarázat: EA1: akácos erdőállomány; ET1: fiatal tölgyes erdőállomány; ET2: ET2 tölgyes erdőállomány; A: 0–10 cm talajmélység; B: 10–40 cm talajmélység; *: szignifikáns különbség $p < 0,05$ szignifikancia szinten; ***: szignifikáns különbség $p \leq 0,001$ szinten; NS: nincs szignifikáns különbség.

A standardizált szubsztrát-indukált respirációs értékek éves összehasonlítása alapján (**13. ábra**) statisztikailag igazolható különbség az erdőállományok között csak a 2019. évben az A talajmélységben volt kimutatható, az EA1 és ET1 erdőállományok között. Az egyes évek és

talajmélységek között kimutatott átlagos standardizált respirációs értékek alapján megállapítható volt, hogy az akácos és az ET2 tölgyes állomány légzési értékei meghaladták a fiatal tölgyes állományét. Az egyedüli kivétel a 2019-es év volt, amikor az ET2-es állomány B talajmélységében jelentős légzési aktivitás visszaesés volt megfigyelhető, ami feltételezésünk szerint, az állomány tarvágásának hatására következett be. Érdekesség ugyanakkor, hogy a véghasználatot követő évben az ET2 tölgyes talajmintáinak légzési aktivitása újra elérte, sőt, némileg meg is haladta a 2018-as szintet. Határozott átlagos respiráció visszaesés az ET2 állomány A talajmélységében nem volt ugyan kimutatható 2019-ben, de a mikrobaközösség légzési aktivitása 2020-ban e talajmélységben is jelentősen megemelkedett.

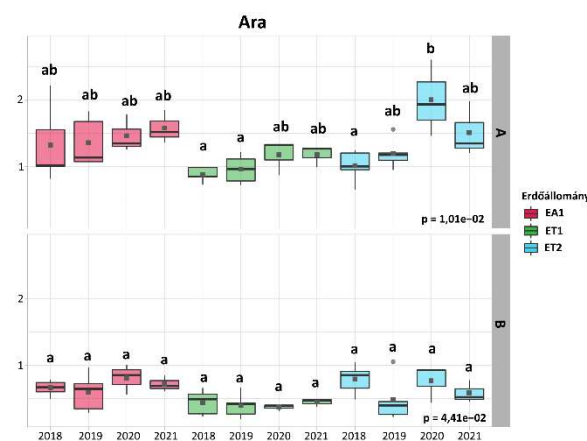
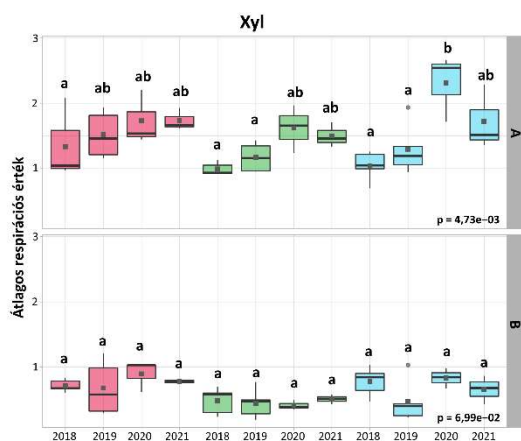
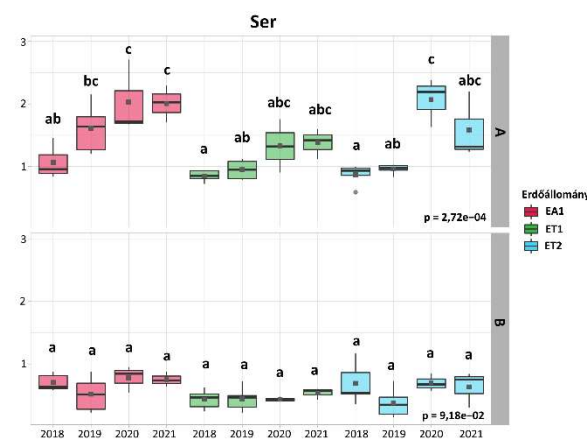
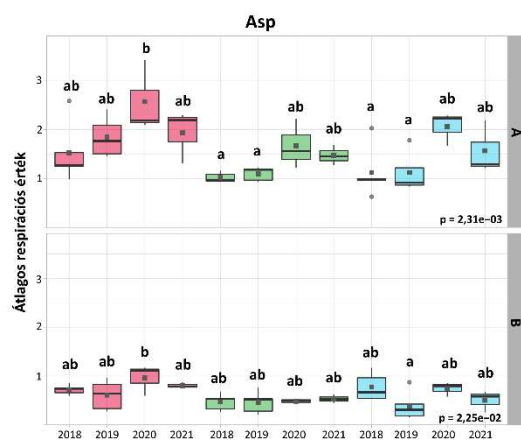
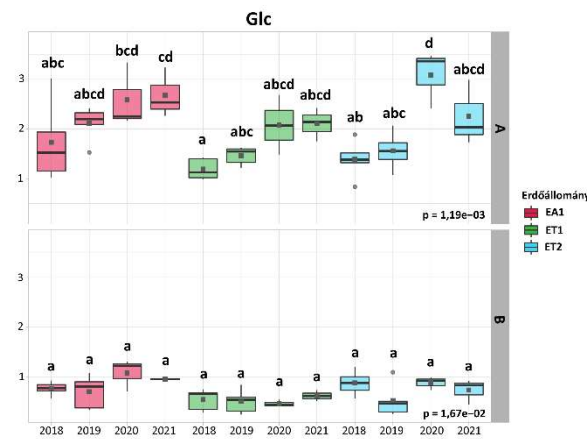
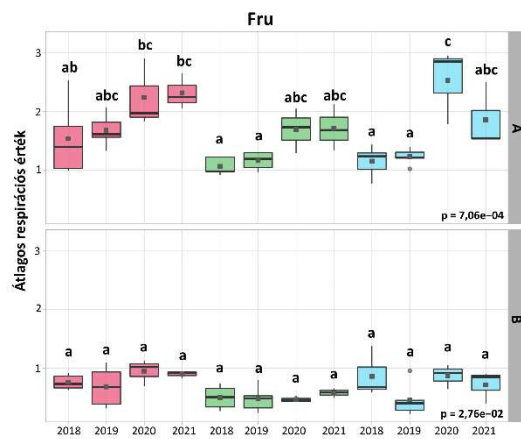
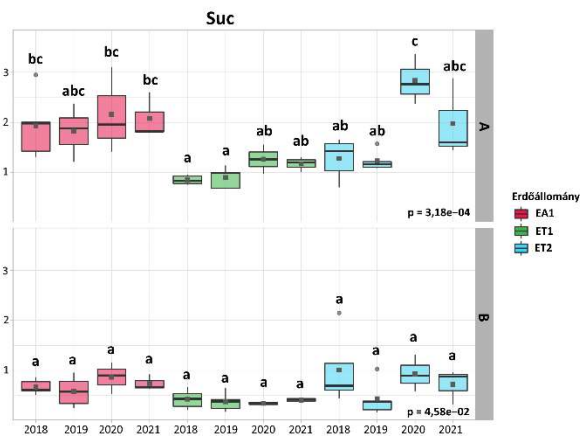
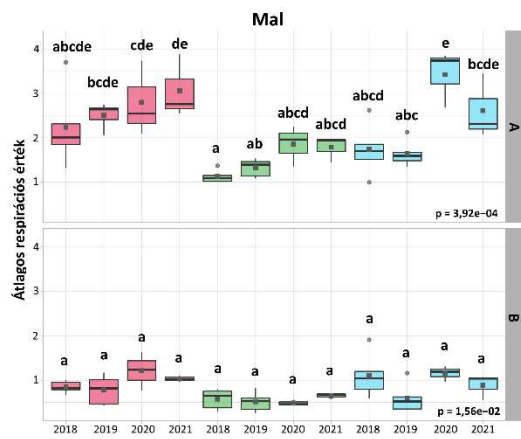


13. ábra: A különböző erdőállományok átlagos szubsztrát-indukált respirációs értéke ($\mu\text{gCO}_2\text{-C g}^{-1}\text{h}^{-1}$) éves összehasonlításban. A vastag vízszintes vonalak jelölik a mediánt, a sötétszürke pontok az átlagértékeket. A homológ csoportokat a és b betűkkel jelöltük. Az azonos betűk nem jelentenek szignifikáns különbséget. Jelmagyarázat: EA1: akácos erdőállomány; ET1: fiatal tölgyes erdőállomány; ET2: ET2 tölgyes erdőállomány; A: 0–10 cm talajmélység; B: 10–40 cm talajmélység.

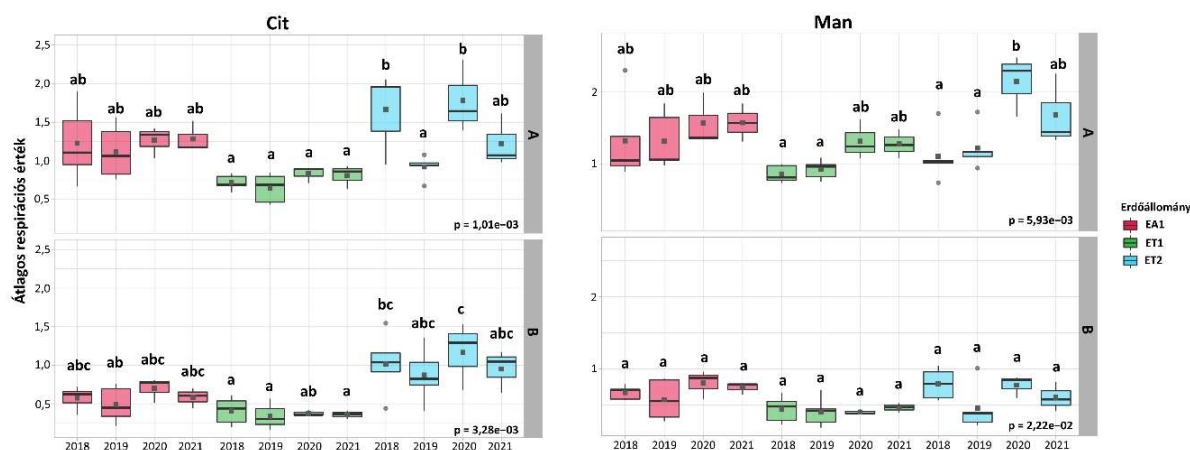
A teljes adatállományt figyelembe véve az erdőállományok talaj mikrobaközösségei által a legnagyobb mértékben hasznosított szénforrások a DL-malát, a glükóz, a fruktóz, a szukcinát,

az aszparagin, a xilóz, a mannóz, a szerin, az arabinóz és a citrát voltak. Az átlagos szubsztráthasznosítási értékek alapján összességében az egyes mikrobaközösségek a vizsgált szénforrások közül elsősorban a szénhidrátokat és a karboxilsavakat hasznosították, melyeket az aminosavak és végül a cukoralkoholok követtek (az összes szénforrás átlagos respirációs értékeit évenként, állományonként és talajmélységenként a **11.-14. melléklet** tartalmazza).

Ami a három erdőállomány fent említett tíz szénforrás alapú összehasonlítását illeti, a különböző szénforrások esetében mindkét talajmélységben hasonló szubsztrát hasznosítási mintázat volt megfigyelhető (**14. ábra**). Általánosságban elmondható, hogy az A talajmélységben a szubsztrátfelhasználás a 2018. és 2021. évek között határozottan növekedett (a szubsztrát hasznosítás a legtöbb esetben a 2020. évben érte el a maximumot), míg a B talajmélységben a szénforrás hasznosítás kisebb ingadozások mellett kiegyensúlyozottabbnak bizonyult. Az egyedüli eltérés az ET2 tölgyes állomány esetében volt megfigyelhető, és elsősorban a tarvágást követő vegetációs időszakra (2019) korlátozódott. Bár statisztikailag nem volt igazolható, de az ET2-es állományban valamennyi elsődleges szénforrás felhasználása jelentősen csökkent a B talajmélységben 2019-ben, az előző évi szénforrás hasznosítás mértékéhez viszonyítva. Bár a csökkenés a másik két erdőállományban is megfigyelhető volt, annak mértéke az ET2 tölgyesben volt jelentősebbnek ítélni. Az A talajmélységben a szénforrás hasznosítás 2018 és 2019 között pozitívan változott, szinte mindegyik szubsztrát esetében. Ez alól a tíz legjobban hasznosított szénforrás közé tartozó három karboxilsav, a malát, a szukcinát és a citrát volt csak kivétel, amelyek esetében markáns felhasználás csökkentést észleltünk. A következő évben ugyanakkor a respirációs aktivitás az ET2-es állományban már újra nagy értéket ért el, valamennyi szénforrás és mindkét talajmélység esetében. Ez alapján feltételezhető, hogy a vizsgált erdőállomány tarvágása az A talajmélységben markáns minőségi változást, a B talajmélységben pedig inkább mennyiségi változást okozott a talaj mikrobaközösségek szubsztrátfelhasználásban. A hatás mindkét területen ugyanakkor csak átmeneti volt, a 2020-as évre a szubsztráthasznosítás mintázata hasonlónak vált a másik két erdőállomány által mutatotthoz, mértéke pedig meghaladta a 2018-as évben megfigyeltet.



A 14. ábra folytatása.



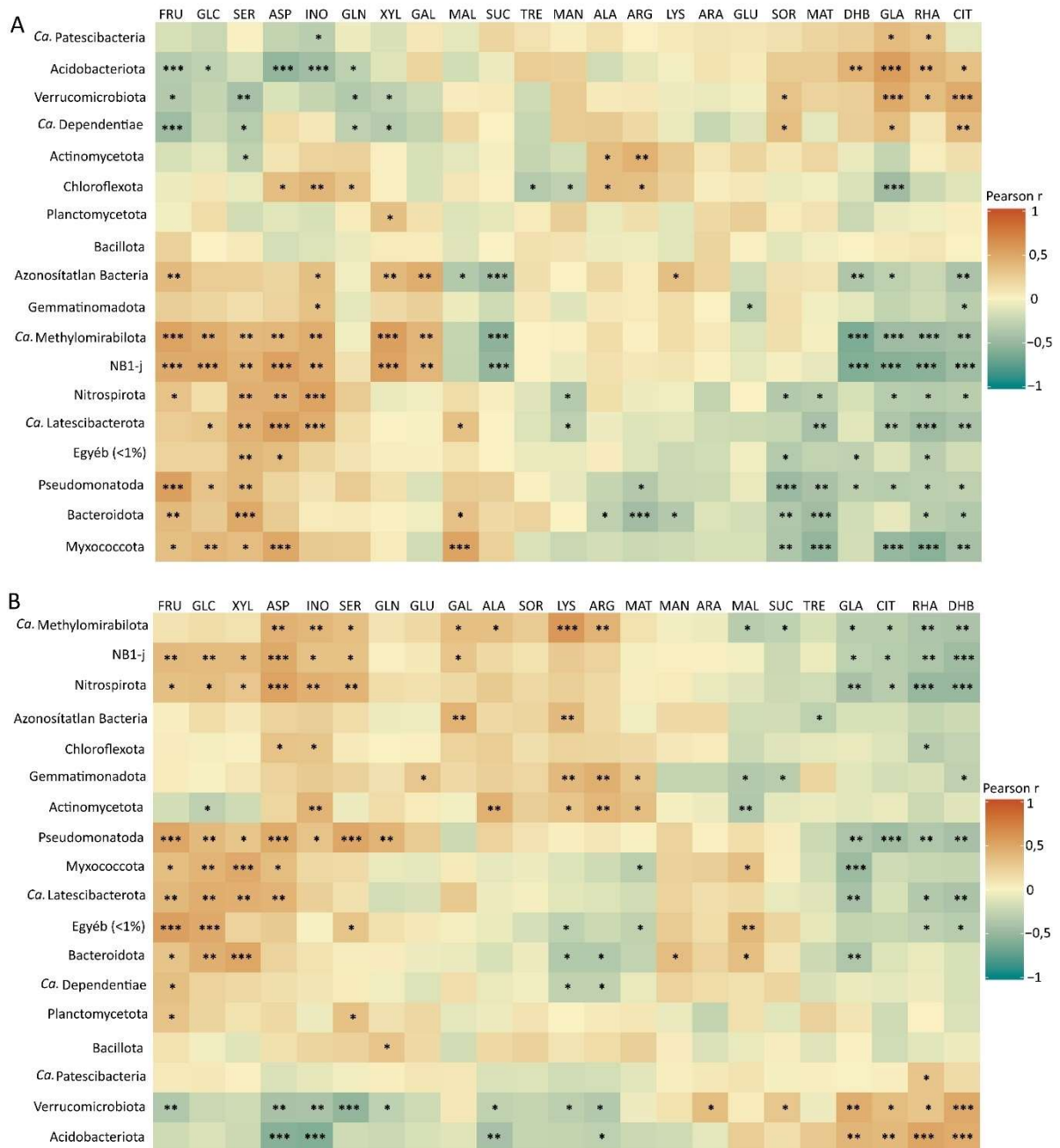
14. ábra: A különböző erdőállományok átlagos szubsztráthasznosítás értékei ($\mu\text{gCO}_2\text{-C g}^{-1}\text{h}^{-1}$) a tíz elsődlegesen hasznosított szubsztrát esetében. A vastag vízszintes vonalak jelölik a mediánt, a sötét szürke pontok az átlag értéket. A homológ csoportokat a, b, c, d, e betűkkel jelöltük. Az azonos betűk nem jelentenek szignifikáns különbséget. Jelmagyarázat: EA1: akácos erdőállomány; ET1: fiatal tölgyes erdőállomány; ET2: ET2 tölgyes erdőállomány; A: 0–10 cm talajmélység; B: 10–40 cm talajmélység. A szénforrások rövidítései a IV.8. alfejezetben található.

V.7. A talajbaktérium törzsek szénforrás preferencia vizsgálata

Az egyes erdőállományok talajbaktérium közösséget alkotó taxonok átlagos relatív abundanciája és a katabolikus aktivitás vizsgálatokban felhasznált szénforrások (szubsztrátok) fogyasztása közötti korrelációelemzéssel az egyes taxonok szénforrásválasztását vizsgáltuk. Az egyes változók Pearson-féle korrelációs együtthatóinak felhasználásával szerkesztett hőtérképet a **15. ábra** szemlélteti.

Összességében megállapítható, hogy a főbb szubsztrátok közül a két aminosav (aszparagin, szerin), valamint a cukrok közül a fruktóz, a glükóz és a xilóz felhasználása pozitív korrelációt mutatott a Bacteroidota, a Nitrospirota és a Pseudomonatoda, míg negatív korrelációt az Acidobacteriota és a Verrucomicrobiota taxonok relatív abundanciájával. A kapcsolat az említett fő taxonokkal a citrát esetében fordított, és szinte minden esetben szignifikáns volt. A citráttól eltérően a két másik karboxilsav (malát, szukcinát) kapcsolata nem volt ennyire határozott a fő közösségalkotó taxonokkal. Az A és a B talajmélységben a malát enyhe pozitív korrelációt mutatott a Bacteroidotával, a B talajmélységben negatívan korrelált az Actinomycetota és Gemmatimonadota taxonokkal, míg a szukcinát egyedül a Verrucomicrobiotával mutatott szignifikáns kapcsolatot (B talajmélység). A mannóz és az arabinóz kapcsolata a fő baktérium taxonokkal kevésbé volt szoros a vizsgált erdőállományok talajában. A mannóz az A talajmélységben a Chloroflexota és Nitrospirota törzsekkel állt

szignifikáns negatív korrelációban, míg a B talajmélységben a mannóz a Bacteroidota, az arabinóz pedig a Verrucomicrobiota taxonokkal mutatott szignifikáns pozitív korrelációt (15. ábra).

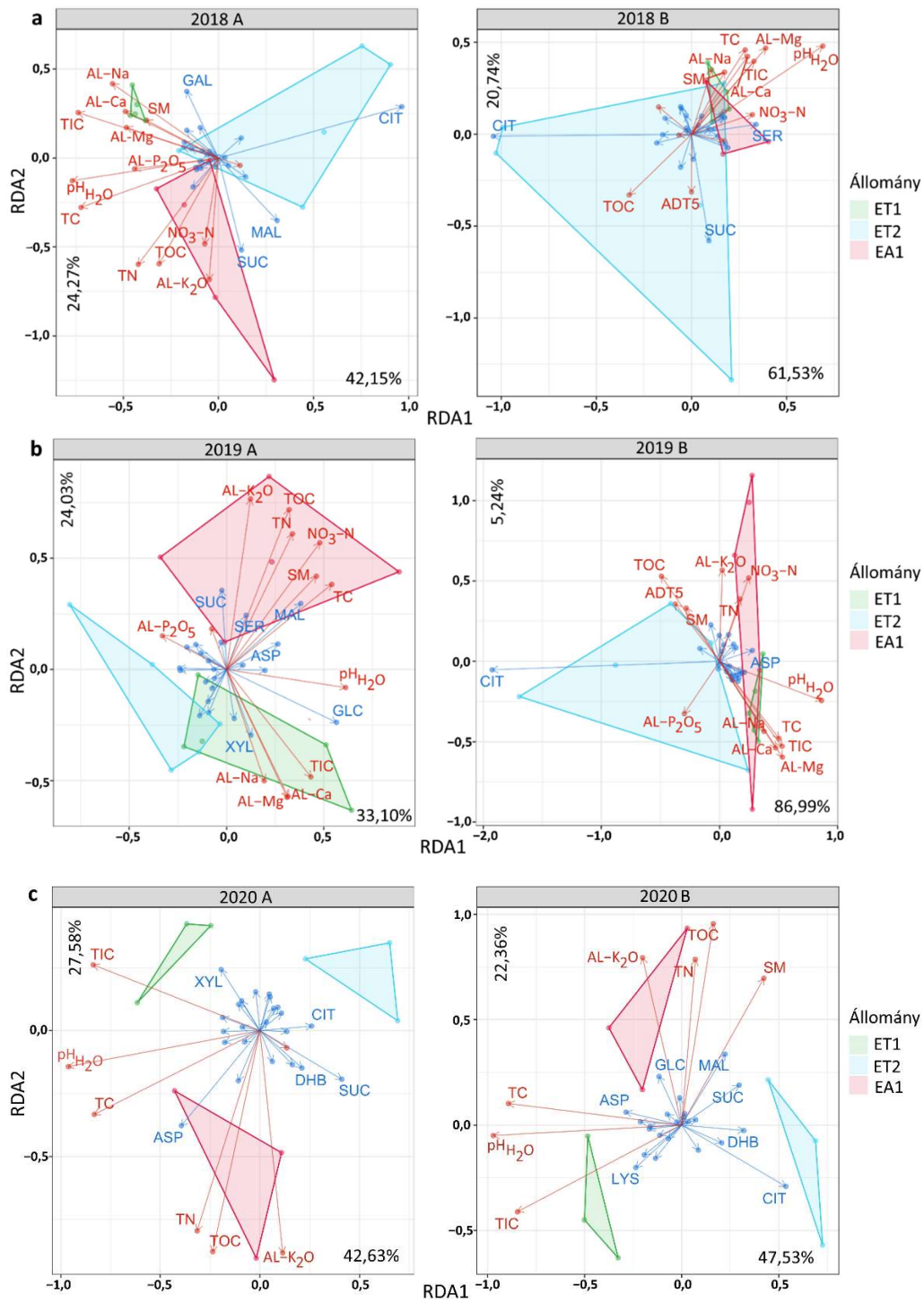


15. ábra: A vizsgált erdőállományok talajbaktérium-közösségét alkotó törzsek relatív abundanciája és a szubsztrát-indukált respiráció Pearson-féle korrelációs hő térképe. A színpaletta a Pearson korrelációs együttható (r) értékére vonatkozik. A csillagok szignifikáns különbséget jeleznek a 0,01 < p ≤ 0,05 (*); 0,001 < p ≤ 0,01 (**) és p ≤ 0,001 (***) szignifikanciaszinten, míg az üres cellák esetében nem mutattunk ki szignifikáns különbséget. Az „Egyéb” kategóriába a kevesebb, mint 1% relatív abundanciával rendelkező taxonokat vontunk össze. Rövidítések: A: 0–10 cm-es talajmélység; B: 10–40 cm-es talajmélység; *Ca.*: *Candidatus*. A szénforrások rövidítései a IV.8. alfejezetben található.

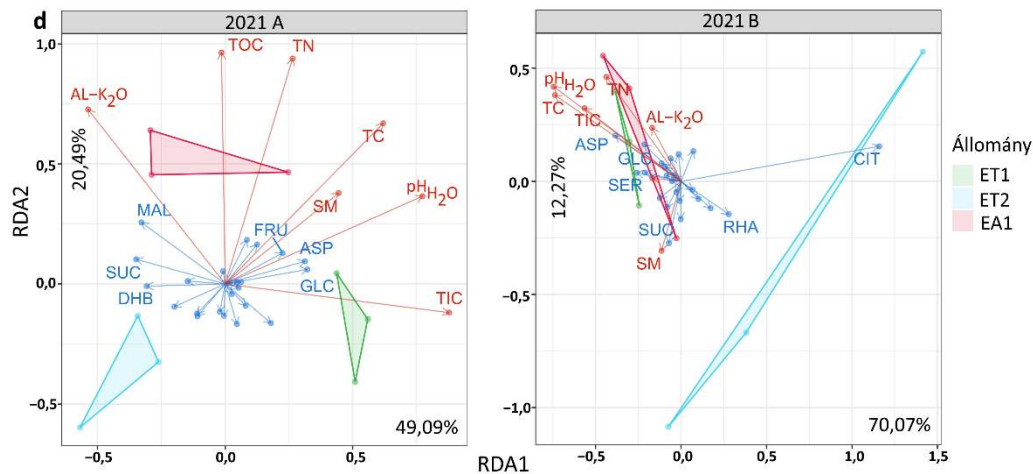
V.8. A környezeti tényezők hatása a talaj mikrobaközösség szubsztrát-indukált respirációjára

Az egyes erdőállományok talaj mikrobaközösség aktivitásának redundancia vizsgálattal végzett elemzése a citrát meghatározó szerepét fedte fel az állományok közötti variancia kialakításában (**16. ábra**). A citrát bizonyult a legnagyobb hatású változónak a B talajmélységben a teljes vizsgálati időszakban (2018-2021), illetve az A talajmélységben 2018-ban. A citrát mellett jelentős hatású szénforrásnak bizonyult a szukcinát (A talajmélység: 2018-2021; B talajmélység: 2018, 2020, 2021), a malát (A talajmélység: 2018, 2019, 2021; B talajmélység: 2020) és az aszparagin (A talajmélység: 2020, 2021; B talajmélység: 2019, 2020, 2021), illetve egy-egy évben, a glükóz (2019, 2021, A talajmélység; 2020, 2021, B talajmélység), a szerin (2019, A talajmélység; 2018, B talajmélység) és a galaktóz (2018, A talajmélység). Kisebb arányban, de részt vett a variancia kialakításában a xilóz (A talajmélység: 2019, 2020), a DH-benzoát (A talajmélység: 2020, 2021; B talajmélység: 2020), a lizin (2020, B talajmélység) és a ramnóz (2021, B talajmélység) is.

A redundancia elemzés eredményeit bemutató **16. ábra** biplotjain szereplő, az egyes erdőállományokhoz tartozó sokszögek ugyancsak alkalmasak az állományok respirációs mintázatának összehasonlítására. A sokszögek elhelyezkedése alapján megállapítható, hogy a két elegyes tölgyes állomány szubsztrátfelhasználás mintázata 2018-ban, az ET2 tölgyes véghasználatát megelőzően jelentősen különbözött egymástól, és e különbségek kialakításában a citrát eltérő, az ET2-es állományt érintő nagyobb felhasználása játszott szerepet. A tarvágás évében a két állomány respirációs mintázata az A talajmélységben részben hasonlóná vált, a B talajmélységben ellenben a különbség jelentős maradt, ugyancsak a citrátfelhasználás eltérése okán. A 2020-as és 2021-es vegetációs időszakban a két elegyes tölgyes szubsztrátfelhasználás tekintetében jelentősen eltért egymástól, mindkét vizsgált talajmélységben.



A 16. ábra folytatása.



16. ábra: A szénforrás hasznosítás és a talaj paraméterek redundanciaelemzésének biplot ábrái. A nyílhegyek hossza a változók teljes variációjához való hozzájárulásának mértékére utal. Az egyes nyilak hossza az adott változó teljes variációjához való hozzájárulásának mértékére utal. A nyilak közötti szög az egyes változók közötti korrelációnak felel meg (a 90°-os szög nulla korrelációt, míg a 0°-os vagy a 180°-os szög teljes pozitív, illetve negatív korrelációt jelent). A biplotokon azok a szénforrásokot tüntettük fel (kék betűkkel), amelyek teljes variációjához való hozzájárulása a legnagyobb. A poligonok az erdőállományok mintavételi pontjait szemléltetik. Jelmagyarázat: EA1: akácos erdőállomány; ET1: fiatal tölgyes erdőállomány; ET2: ET2 tölgyes erdőállomány; A: 0–10 cm talajmélység; B: 10–40 cm talajmélység; a: 2018; b: 2019; c: 2020; d: 2021; ADT5: a mintavételek napját megelőző öt nap napi átlaghőmérséklete (a mintavétel napját is beleszámoltunk). A fizikai- és kémiai paraméterek rövidítése a 4. táblázatnál található. A szénforrások rövidítései a IV.8. alfejezetben található.

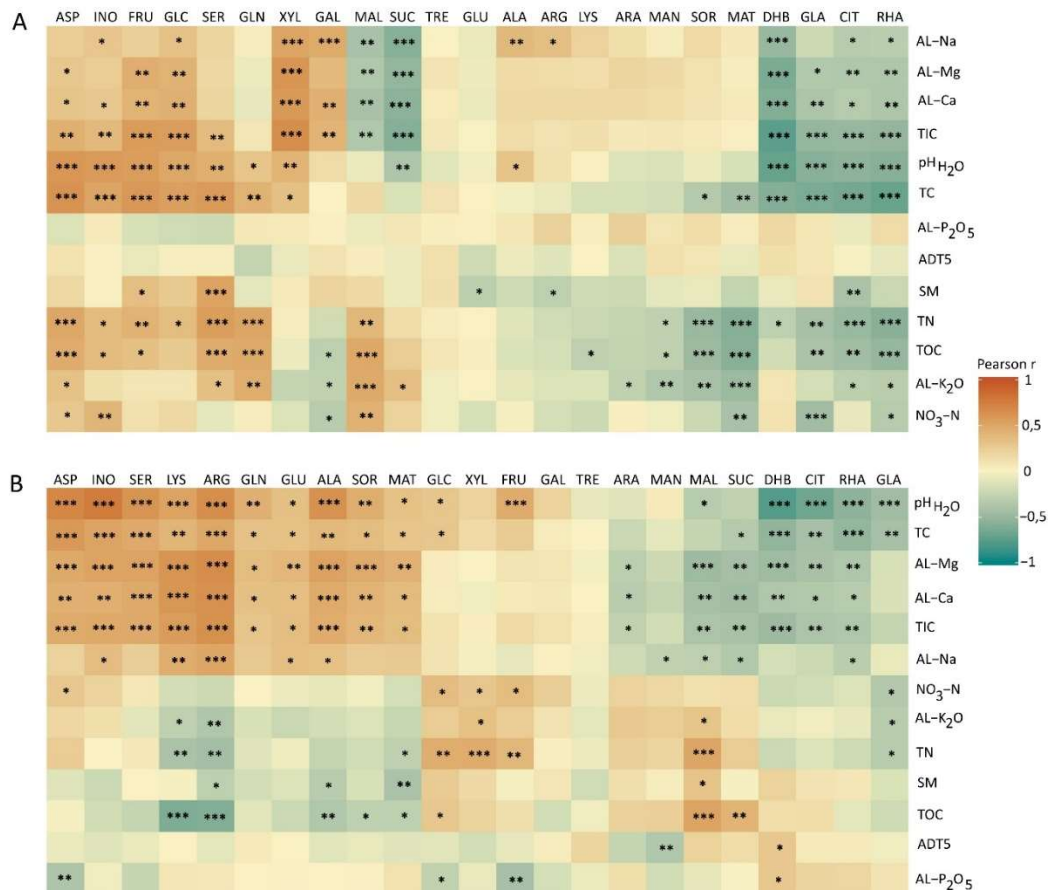
A redundancia elemzés keretében végzett forward selection elemzés eredményét a 7. táblázat összegzi. A talajbaktériumközösség szerkezet elemzésének eredményeihez hasonlóan, a pH-t jelölte meg az egyes talaj mikrobaközösségek aktivitásának (szubsztrát-felhasználás mintázatának) legjobb környezeti előrejelzőjeként. E talajparaméter bizonyult a 2021-es év A talajmélységű mintáin kívül valamennyi esetében a legerősebb hatású környezeti változónak. A pH mellett szoros kapcsolatot mutatott a szubsztrát-felhasználás mintázattal az AL-K₂O (2018, A talajmélység), az SM (2018 és 2019, A talajmélység), a TIC (2018 és 2021, A talajmélység), a TC (2018 és 2019, B talajmélység), a TOC (2019 és 2020, A talajmélység), valamint a TN (2019, B és 2021, A talajmélység) is. Eredményeink alapján tehát a pH jelentős hatása mellett a talaj tápanyag-, szén- és nedvességtartalmának csak időszakos, kiegészítő hatása volt a talaj mikrobaközösségének aktivitására a vizsgált erdőállományokban (7. táblázat).

7. táblázat: A redundancia elemzés keretében végzett forward selection elemzés által feltárt, az egyes talaj mikrobaközösségek respirációs mintázatát előrejelző változók összefoglaló táblázata. Jelmagyarázat: A: 0–10 cm talajmélység; B: 10–40 cm talajmélység; R²: determinációs együttható; F: F-próba értéke; p: az F-próba szignifikancia szintje. A fizikai- és kémiai paraméterek rövidítése a 4. táblázatnál található.

Év	Talajmélység	Változó	R ²	F	p
2018	A	pH H ₂ O	0,279	5,026	0,003
		AL-K ₂ O	0,134	2,736	0,035
		SM	0,102	2,308	0,041
		TIC	0,139	3,999	0,009
	B	pH H ₂ O	0,346	6,886	0,001
		TC	0,166	4,098	0,015
2019	A	pH H ₂ O	0,190	3,052	0,005
		SM	0,177	3,351	0,005
		TOC	0,161	3,762	0,002
	B	pH H ₂ O	0,655	24,691	0,001
		TC	0,113	5,816	0,005
		TN	0,075	5,222	0,007
2020	A	pH H ₂ O	0,402	4,706	0,001
		TOC	0,240	4,024	0,006
	B	pH H ₂ O	0,453	5,803	0,002
2021	A	TIC	0,390	4,472	0,007
		TN	0,206	3,047	0,001
	B	pH H ₂ O	0,423	5,138	0,008

A kutatás során vizsgált környezeti paraméterek és szubsztrát-indukált respiráció közötti kapcsolat szemléltetésére szerkesztett Pearson-féle korrelációs hőtérképet a **17. ábra** mutatja be. A hőtérkép alapján megállapítható, hogy amíg a vizsgált karboxilsavak (malát, szukcinát, citrát) erős negatív korrelációt mutattak a pH-val, illetve a TC, TIC, AL-Ca, AL-Na, AL-Mg alkotta csoporttal, addig az aminosavak (aszparagin, szerin), illetve a cukrok jelentős része (glükóz, fruktóz, xilóz) erős pozitív korrelációban álltak velük, mind az A, mind a B talajmélységeket vizsgálva. A citrát felhasználás az A talajmélységben szignifikánsan negatívan korrelált a talaj nedvességtartalmával, illetve összes nitrogén, összes szerves szén és AL-oldható kálium tartalmával. Ez a kapcsolat a B talajmélységben már nem volt kimutatható. A főbb

szubsztrátokat érintően az aminosavak, a cukrok közül a glükóz és a fruktóz, valamint a malát, mint karboxilsav erős pozitív korrelációban álltak az A talajmélységben az összes nitrogén és összes szerves szén tartalommal. A B talajmélységben ez a kapcsolat már jóval gyengébbnek mutatkozott; a fent említett szubsztrátok közül csak a glükóz és a malát korrelált szignifikánsan pozitívan az összes nitrogén és összes szerves szén tartalommal, míg a fruktóz az összes nitrogén tartalommal mutatott statisztikailag igazolható pozitív kapcsolatot.



17. ábra: A környezeti változók és az egyes szubsztrátok felhasználásának Pearson-féle korrelációs hőtésképe, a teljes adatállományra (3 erdőállomány, 2018-2021) vonatkoztatva. A színpaletta a Pearson-féle korrelációs együttható (r) értékeit szemlélteti. A csillagok szignifikáns különbséget jeleznek a 0,01 < p ≤ 0,05 (*), 0,001 < p ≤ 0,01 (**) és p ≤ 0,001 (***) szignifikanciaszinteken, míg az üres cellák esetében nem mutattunk ki szignifikáns különbséget. Rövidítések: A: 0–10 cm-es talajmélység, B: 10–40 cm-es talajmélység; ADT5: a mintavételek napját megelőző öt nap napi átlaghőmérséklete (a mintavétel napját is beleszámoltuk). A fizikai- és kémiai paraméterek rövidítése a 4. táblázatnál található. A szénforrások rövidítései a IV.8. alfejezetben található.

V.9. Az erdőállományok és az intenzív mezőgazdasági művelés alatt álló területek talajának metagenom és katabolikus aktivitás alapú összehasonlítása

A kevésbé bolygatottnak számító erdőállományok alól származó talajminták 16S rRNS amplikon szekvenálással kapott baktériumközösségeinek összetételét bolygatott intenzív mezőgazdasági művelés alatt álló kultúrák talajminták bakteriális 16S rRNS amplikon szekvenálás adataival is összevetettünk a 2018. évi vizsgálati időszakot érintően. Az összehasonlításba az általunk kutató erdőállományok alól származó talajminták mellett a martonvásári mezőgazdasági tartamkísérlet 2018. évi kukorica monokultúra (Megyes és mtsai., 2021a) és kukorica-búza dikultúra különböző tápanyagutánpótlás kezelésekkel érintett mintáit (Megyes és mtsai., 2021b), valamint egy természetközeli állapotú bolygatatlan gyepterület talajmintáit vontunk be. Tekintettel arra, hogy az intenzív hasznosítású mezőgazdasági területekről, valamint a gyepterületről gyűjtött minták a talaj felső 10-15 cm-es mélységéből származtak, az elemzést az erdőállományok alól származó mintáink közül csak az A talajmélységhez tartozó talajmintákra terjesztettük ki. Az erdőállományok alól származó talajok B talajmélységéből gyűjtött mintákat csak a szubsztrát-indukált respiráció elemzésénél használtuk fel, ugyanis e vizsgálatához az intenzív hasznosítású mezőgazdasági területek 20-40 cm-es mélységéből származó vizsgálati eredmények is a rendelkezésünkre álltak. A további vizsgálati évek adatainak összevetésére dolgozatomban nem került sor. Az összehasonlításul használt intenzív hasznosítású mezőgazdasági talajmintákra, valamint a bolygatatlan gyepterületre vonatkozó adatokat az **5. melléklet** tartalmazza. A metaelemzésben az összevethetőség miatt csak olyan amplikon könyvtárak eredményeivel dolgoztunk, amelyeket az általunk is használt primerpár (Bakt341F–805R; (Herlemann és mtsai., 2011)) alkalmazásával hoztak létre. A bolygatott mezőgazdasági területekről és bolygatatlan gyepterületről származó szekvencia adatokat, valamint az általunk vizsgált erdőállományok szekvenciaadatait külön-külön normalizáltuk a legkisebb szekvencia értékre. Ez összességében az erdőállományok javára 552 db szekvenciátöbbletet eredményezett (9327 és 9879 szekvencia). A különböző kezelésű területek összehasonlításával kapott eredményeket ennek ismeretében érdemes értelmezni. Feltételezésünk szerint azonban az átlagos relatív gyakoriság értékeket törzs szinten vélhetőleg nem, vagy csak elhanyagolható mértékben befolyásolta az adatállományok külön-külön történt normalizálása.

A mezőgazdasági kultúrák alól származó, valamint a bolygatatlan gyepterület talajminták 2018. évi átlagos relatív abundancia adatait Megyes Melinda biztosította számomra, a szubsztrát-indukált respirációs adatokat Szili-Kovács Tibortól kaptam.

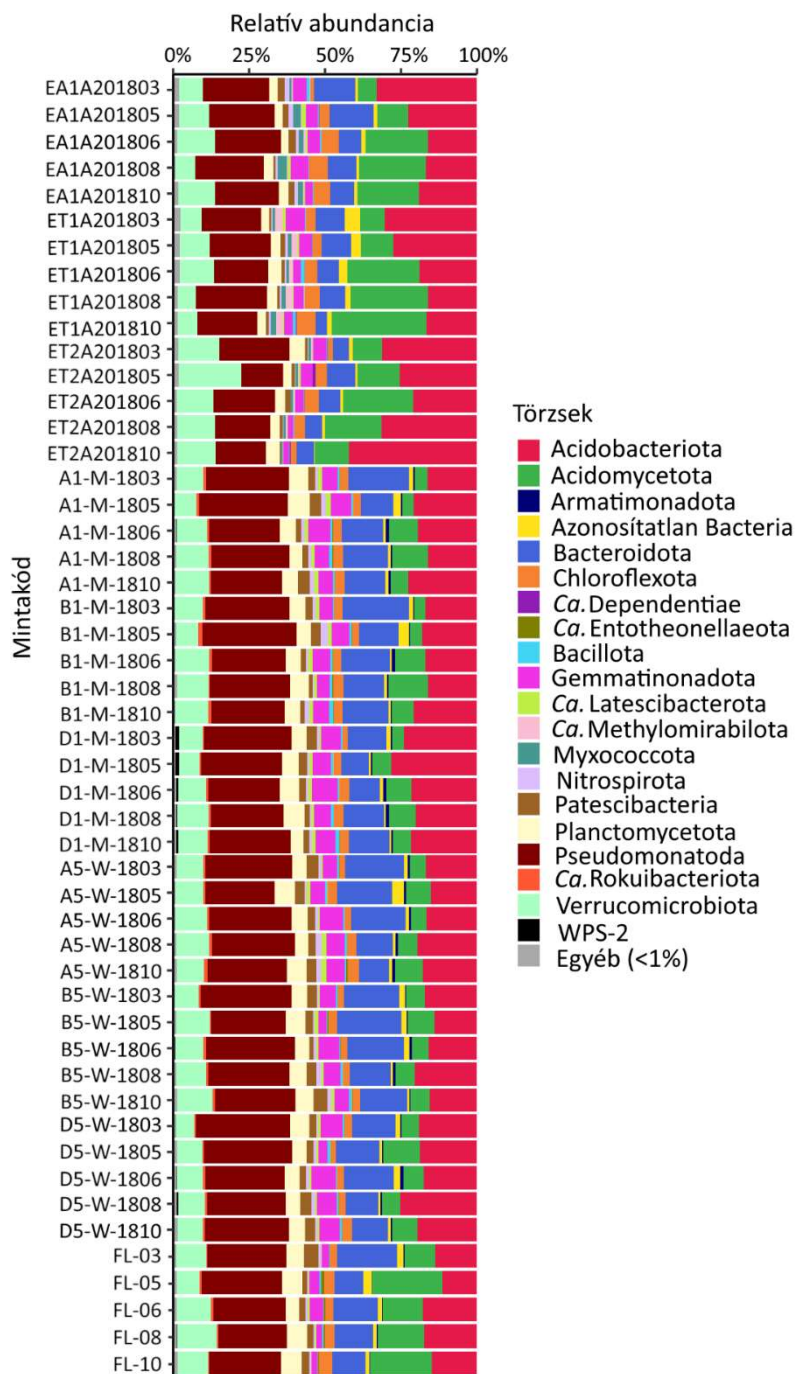
V.9.1. Környezeti paraméterek összehasonlítása

A 2018 márciusa során gyűjtött erdőállomány talajminták talajfizikai- és kémiai paramétereit összehasonlítottuk az intenzív mezőgazdasági tartamkísérletből és a bolygatatlan gyepterületről származó talajminták vizsgálati adataival, valamint szintén a martonvásári intenzív mezőgazdasági tartamkísérletből 2017-ben gyűjtött talajminták mérési eredményeivel (**15. melléklet**). Az összehasonlításban csak azokat a paramétereket vontuk be (Megyes és mtsai., 2021a; Ujvári és mtsai., 2020), amelyeket az általunk használt szabványokkal, azonos elemzési módszerekkel határoztak meg.

Bár az adatok statisztikai szintű értékelésére nem volt lehetőségünk, a táblázatban feltüntetett adatok alapján megállapítható volt, hogy az erdőállományok talajfizikai és talajkémiai paramétere a bolygatatlan gyepterület talajával mutattak nagy hasonlóságot. A mezőgazdasági talajminták nagy foszfor- és káliumtartalma leginkább a szerves/szervetlen trágyázás következtében alakulhatott ki. Az eredményekből megállapítható, hogy a vizsgált mezőgazdasági területek feltalajára is jellemző volt a szénsavas mész jelenléte, amely a talajminták kémhatásában is megnyilvánult. A genetikai talajtípus meghatározás szerint a mezőgazdasági (MA_17S, A1-M és a B1-M) és a gyepterületek talaja, akárcsak az általunk vizsgált, ET1 fiatal tölgyes állomány esetében, mészlepedékes csernozjom (Megyes és mtsai., 2021a; Ujvári és mtsai., 2020). Tekintettel arra, hogy az erdőterületek és az intenzív mezőgazdasági területek talajadottságai nagy hasonlóságot mutattak egymással, azok metagenom és respirációs aktivitás alapú összehasonlítása elvégezhető volt.

V.9.2. Az egyes területek talajbaktérium-közösségének összehasonlító vizsgálata

A kevésbé bolygatott erdőállományok és a bolygatatlan gyepterület, valamint a bolygatott intenzív művelés alatt álló mezőgazdasági területekről származó talajminták baktériumközösségének törzs szintű összetételét a **18. ábra** szemlélteti.



18. ábra: A kevésbé bolygatott erdőállományok, a bolygatatlan gyepek és az intenzív mezőgazdasági művelés alatt álló tartamkísérletekből származó talajminták baktériumközösségeinek összetétele törzs szinten, a 2018. évben. Az „Egyéb” kategóriába a kevesebb, mint 1% relatív abundanciával rendelkező taxonokat vontunk össze. Jelmagyarázat: EA1: akácos erdőállomány; ET1: fiatal tölgyes erdőállomány; ET2: idős tölgyes erdőállomány; A: 0–10 cm talajmélység; B: 10–40 cm talajmélység; mintavétel ideje: ééééh (erdő); A1: trágyázatlan kukorica monokultúra; B1: kukorica monokultúra szerves és szervesetlen trágyázással; D1: kukorica monokultúra szervesetlen trágyázással; A5: trágyázatlan kukorica-őszi búza dikultúra; B5: kukorica-őszi búza dikultúra szerves és szervesetlen trágyázással; D5: kukorica-őszi búza dikultúra szervesetlen trágyázással; FL: bolygatatlan gyepek; M: kukorica monokultúra; W: kukorica-őszi búza dikultúra; mintavétel ideje: hh (gyepek); éééh (mezőgazdasági területek); Ca.: *Candidatus*.

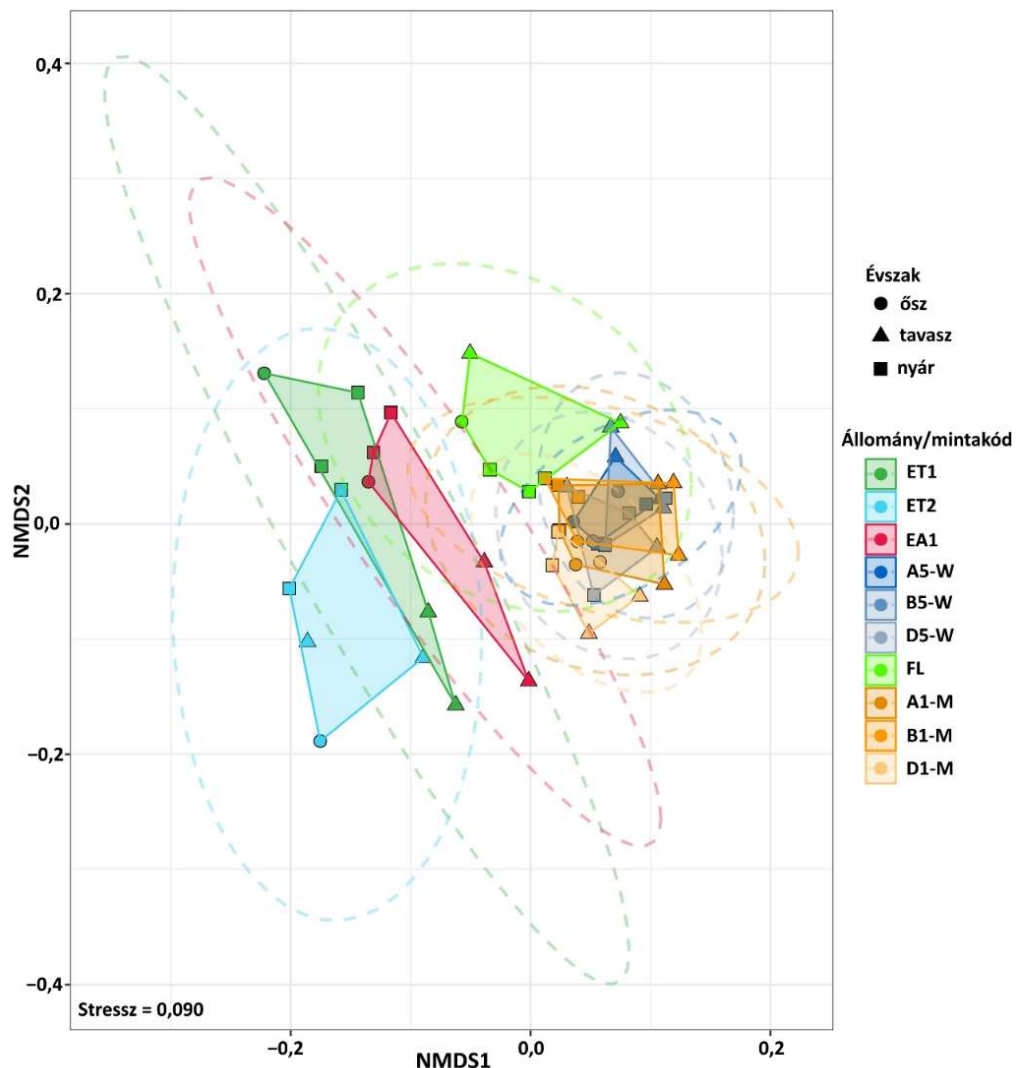
A vizsgált területek viszonylatában rendelkezésre álló átlagos relatív gyakoriság adatok alapján megállapítható, hogy az erdőállományok baktériumközösségeiben az Acidobacteriota, az Actinomycetota és a Verrucomicrobiota törzsek, míg az intenzív mezőgazdasági kultúra talajmintákban a Pseudomonatoda, a Bacteroidota és a Gemmatimonadota törzsek fordultak elő a legnagyobb gyakoriságban. A bolygatatlan gyepterület talajában a Pseudomonatoda, az Actinomycetota, a Bacteroidota és a Verrucomicrobiota törzsek voltak uralkodónak tekinthetőek, míg az Acidobacteriota és a Gemmatimonadota törzsek a legkisebb relatív gyakorisággal fordultak elő az erdei és a mezőgazdasági talajmintákhoz képest. A Planctomycetota törzs legnagyobb átlagos relatív gyakorisággal a bolygatatlan gyepterület talajában, legkisebb átlagos relatív gyakorisággal pedig az erdőállományok alól származó talajmintákban volt megfigyelhető. A Nitrospirota törzs képviselői az intenzív mezőgazdasági tartamkísérlet talajmintáiban az akácos erdőállomány talajmintáihoz hasonló relatív abundanciával fordultak elő (8. táblázat).

8. táblázat: A kevésbé bolygatott erdőállományok, a bolygatatlan gyepterület és az intenzív mezőgazdasági művelés alatt álló tartamkísérletekből származó talajminták baktériumközösségét alkotó főbb baktériumtörzsek átlagos relatív gyakoriságának összefoglaló táblázata, a teljes adatállományt figyelembe véve. Jelmagyarázat: EA1: akácos erdőállomány; ET1: fiatal tölgyes erdőállomány; ET2: idős tölgyes erdőállomány; A1: trágyázatlan kukorica monokultúra; B1: kukorica monokultúra szerves és szervesetlen trágyázással; D1: kukorica monokultúra szervesetlen trágyázással; A5: trágyázatlan kukorica-őszi búza dikultúra; B5: kukorica-őszi búza dikultúra szerves és szervesetlen trágyázással; D5: kukorica-őszi búza dikultúra szervesetlen trágyázással; FL: bolygatatlan gyepterület; M: kukorica monokultúra; W: kukorica-őszi búza dikultúra.

	EA1	ET1	ET2	A1-M, B1-M, D1-M	A5-W, B5-W, D5-W	FL
Acidobacteriota (%)	21,5	21,9	30,3	20,0	17,9	15,0
Pseudomonatoda (%)	21,7	20,1	18,3	26,1	27,2	24,5
Actinomycetota (%)	15,9	19,9	15,3	7,1	7,1	16,4
Bacteroidota (%)	10,5	7,6	6,6	14,0	15,4	13,5
Verrucomicrobiota (%)	9,7	8,1	14,3	9,3	9,2	10,4
Gemmatimonadota (%)	4,6	3,8	2,9	5,8	5,7	2,8
Planctomycetota (%)	2,8	3,3	3,8	5,5	5,4	6,0
Nitrospirota (%)	1,2	0,6	0,1	1,1	1,0	0,6

A bolygatatlan gyepterületről, a különböző kevésbé bolygatottnak számító erdőállományokból, valamint a bolygatott intenzív mezőgazdasági művelés alatt álló tartamkísérletekből származó talajminták baktériumközösség szerkezete közötti hasonlóságot

az ampliton szekvenálás adataiból meghatározott relatív abundancia értékek alapján nem-metrikus többdimenziós skálázási módszerrel (NMDS) elemeztük (19. ábra).



19. ábra: A kevésbé bolygatott erdőállományok, a bolygatatlan gyepek és az intenzív mezőgazdasági művelés alatt álló tartamkísérletekből származó talajminták baktériumközösségeinek Bray-Curtis távolságmátrixon alapuló NMDS elemzése, relatív abundancia adatok alapján, 2018 évben. Jelmagyarázat: ET1: fiatal tölgyes erdőállomány; ET2: tölgyes erdőállomány; EA1: akácos erdőállomány; A5: trágyázatlan kukorica-őszi búza dikultúra; B5: kukorica-őszi búza dikultúra szerves és szervesetlen trágyázással; D5: kukorica-őszi búza dikultúra szervesetlen trágyázással; FL: bolygatatlan gyepek; A1: trágyázatlan kukorica monokultúra; B1: kukorica monokultúra szerves és szervesetlen trágyázással; D1: kukorica monokultúra szervesetlen trágyázással; M: kukorica monokultúra; W: kukorica-őszi búza dikultúra.

Az NMDS koordináták felhasználásával ábrázolt területek elhelyezkedése alapján megállapítható, hogy a különböző művelésű területekről származó talajminták baktériumközösség összetétele határozottan elkülönült egymástól. Az erdőállományok talajbaktérium-közösségeihez a gyepterület talaj baktériumközössége állt a legközelebb, míg

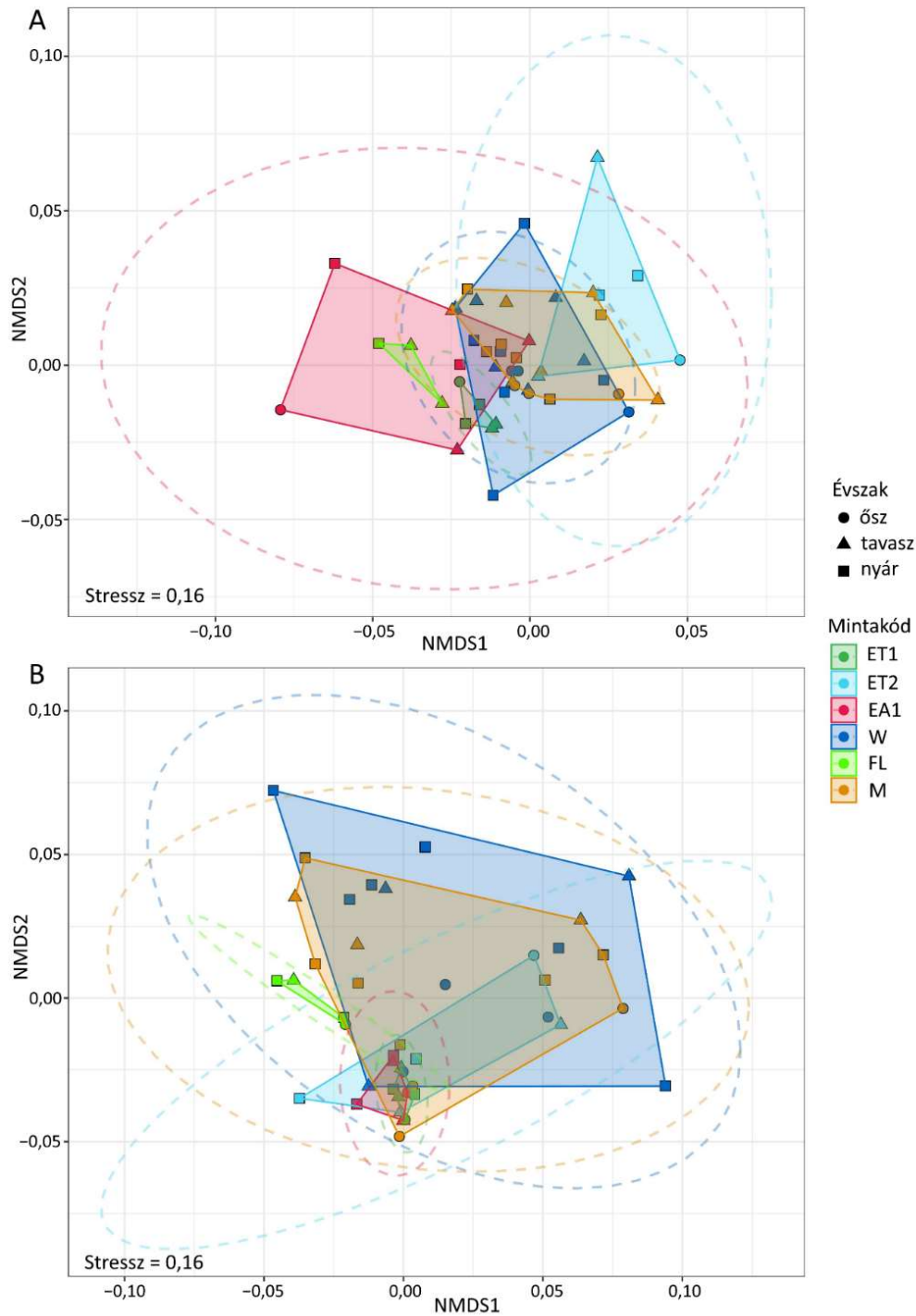
az évtizedek óta intenzív mezőgazdasági művelés alatt álló parcellák baktériumközösségének szerkezete jelentősen eltért a bolygatatlan, illetve a kevésbé bolygatott területekétől. A bolygatatlan gyepterület baktériumközössége az akácos erdőállomány talajbaktérium közösségéhez állt a legközelebb az erdőállományok közül.

V.9.3. Az egyes területek talaj mikrobaközösségének katabolikus aktivitás alapú összehasonlító vizsgálata

Az általunk vizsgált erdőállományokból, a bolygatatlan gyepterületről, valamint az intenzíven kezelt mezőgazdasági tartamkísérletből származó talajminták szubsztrát-indukált respirációjának összehasonlítására nem-metrikus többdimenziós skálázást (NMDS) végeztünk **(20. ábra)**. Tekintettel arra, hogy az intenzíven kezelt mezőgazdasági területek esetében a 20-40 cm-es mélységű talajmélység respirációs vizsgálati eredményei is a rendelkezésünkre álltak, lehetőségünk nyílt az erdőállományok alól származó talajok mindkét talajmélységét bevonni az elemzésbe.

Az NMDS koordináták alapján ábrázolt területek elhelyezkedése arra enged következtetni, hogy a baktériumközösség szerkezettel ellentétben a különböző művelésű területek talaj mikrobaközösségének szénforrás felhasználás mintázata jóval kevésbé tért el egymástól. A respirációs mintázatbeli különbség az A talajmélységben valamelyest nagyobb, ahol a kukorica és búza kezelések az erdőállományokhoz képest köztes elhelyezkedést mutattak, részlegesen érintve mindhárom erdőállomány pontfelhőjét. A bolygatatlan gyepterület, akárcsak a metagenom elemzés alkalmával, respirációs mintázatát tekintve is az akácállományhoz állt közelebb.

A B talajmélységben a búza és kukorica kezelések respirációs aktivitása jóval heterogénebb volt, szinte teljesen lefedték az erdőállományok pontfelhőinek területét, tehát az erdőállományokéval nagyobb hasonlóságot mutatott a respirációs aktivitásuk. A mélyebb talajmélység esetében feltételezhető, hogy az eltérő tápanyagutánpótlás kezelések jóval nagyobb hatással voltak a talajmélységek talaj mikrobaközösségének működésére. A B talajmélységben a bolygatatlan gyepterület és az akácos állomány közötti respirációs aktivitásbeli hasonlóság már nem volt megfigyelhető.



20. ábra: A kevésbé bolygatott erdőállományok, a bolygatatlan gyepek és az intenzív mezőgazdasági művelés alatt álló tartamkísérletekből származó talajminták mikrobaközösségeinek Bray-Curtis távolságmátrixon alapuló NMDS elemzése, átlagos szubsztrát-indukált respirációs adatok alapján. Jelmagyarázat: ET1: fiatal tölgyes erdőállomány; ET2: ET2 tölgyes erdőállomány; EA1: akác erdőállomány; W: kukorica-őszi búza dikultúra; FL: bolygatatlan gyepek; M: kukorica monokultúra; A: 0-10 cm (erdőállomány) és 0-15 cm (mezőgazdasági területek és gyepek); B: 10-40 cm (erdőállomány) és 20-40 cm (mezőgazdasági területek és gyepek).

VI. EREDMÉNYEK ÉRTÉKELÉSE

VI.1. A talajszelvények fizikai- és kémiai paramétereinek értékelése

Az általunk vizsgált erdőterületek talajtani értékelése során két genetikai talajtípust határoztunk meg: kilúgozott csernozjom talajt (akácós és ET2 tölgyes erdőállomány), valamint mészlepedékes csernozjom talajt (fiatal tölgyes erdőállomány). A csernozjom talajok jellemzően meszes löszön vagy löszszerű alapkőzeten, sztyeppei növényzet alatt, száraz és meleg nyári éghajlaton alakulnak ki. Feltalajukat vastag, biológiailag aktív, humuszban gazdag talajsint jellemzi, amelynek mésztartalma képezi a csernozjom talajok kategorizálásának alapját (Altermann és mtsai., 2005; Michéli és mtsai., 2006), megkülönböztetve így a mészlepedékes és kilúgozott csernozjom talajokat (Michéli és mtsai., 2006). A csernozjom talajok tápanyaggazdálkodása nagy humusztartalmuk okán általában jó, vízgazdálkodásukat a humusztartalom, illetve a szénsavas mész jelenléte mellett a termőréteg mélysége határozza meg elsősorban. Az erdők számára még a vastagabb termőrétegű csernozjom talajok sem képesek megfelelő mennyiségű vizet tárolni, és tekintettel kialakulásuk helyére, az erdők a legtöbb esetben talajvízre sem támaszkodhatnak (Járó, 1963).

Az általunk végzett talajvizsgálatok eredményeihez nagyban hasonló mechanikai összetételt és kémhatás értékeket mértek Gazdag és munkatársai és Ujvári és munkatársai a Martonvásáron létesített mezőgazdasági tartamkísérlet talajmintáinak vizsgálata során (Gazdag és mtsai., 2019; Ujvári és mtsai., 2020).

VI.2. Az erdőállományok talajbaktérium-közösségének diverzitása és összetétele

Az erdőállományok fajösszetétele és a lombkorona záródásának mértéke hatással van az erdő talajában élő baktériumközösség szerkezetére és aktivitására (Dukunde és mtsai., 2019; Gere és mtsai., 2022; Wu és mtsai., 2019), eltérő szerkezetű erdőállományok alatt eltérő összetételű és működésű baktériumközösségeket hozva létre. Vizsgálataink alapján a három erdőállomány közül az akácós talajának baktériumközösség fajgazdagsága és diverzitása volt a legnagyobb, amelyet a fajgazdagságot leíró indexek (ACE, Chao1) esetében sorrendben a fiatal elegyes tölgyes és az ET2 elegyes tölgyes, a diverzitásmutatók (inverz Simpson, Shannon) alapján pedig az ET2 tölgyes és a fiatal tölgyes követett. Az akác pozitív hatását a talaj bakteriális diverzitására és fajgazdagságára más kutatók is megfigyelték (Chen és mtsai., 2022; Dong és mtsai., 2021). A nagyobb fajszám és diverzitás valószínűleg az akácállomány alatt

kialakult kedvezőbb talajviszonyoknak volt köszönhető. Az általunk vizsgált erdőállományok közül az akácos alatt volt a legnagyobb a talaj szervesanyag tartalma, ami vélhetően az egyik fő oka lehetett az állomány talajában megfigyelt nagyobb diverzitás értékeknek (Guo és Zhou, 2021; Ren és mtsai., 2018). 2018 során a két tölgyes állományt összevetve, a felújítás alatt álló (ET1), vagyis nyílt, a környezeti hatásoknak (szél, besugárzás) jobban kitett talajfelszínű állományban figyeltünk meg nagyobb diverzitás értékeket, az A és a B talajmélységben egyaránt. Ez az eredmény ellentmondott előzetes elvárásainknak. Az ET1 terület talajának nagyobb bakteriális diverzitására két magyarázat is adható. Egyrészt előfordulhatott, hogy az ET1-es állomány talajában a véghasználat (2016) előtt eredetileg is nagyobb volt a bakteriális diverzitás, és az eltelt időszak nem volt elég hosszú arra, hogy a talajban bekövetkező változások diverzitáscsökkenést okozzanak (Smenderovac és mtsai., 2017). Illetve a megnövekedett diverzitást előidézhette néhány kisebb diverzitású taxon gyakoriságának tarvágást követő megnövekedése is (Danielson és mtsai., 2020).

Az idős elegyes tölgyes állomány (ET2) tarvágását követően az állomány felső talajmélységében enyhe fajgazdagság növekedést, a nagyobb talajmélységben valamelyest erőteljesebb diverzitás és fajgazdagság csökkenést figyeltünk meg, a már felújítási fázisban lévő ET1 tölgyeshez viszonyítva. Számos tanulmány kiemelte, hogy a tarvágások nagymértékben befolyásolják a talaj baktériumközösség összetételét és diverzitását, amely magyarázatot adhat a két vizsgált tölgyállomány talajmintái közötti diverzitásbeli különbségekre (Hartmann és mtsai., 2012; Smenderovac és mtsai., 2017). A fakitermelést követő pozitív irányú diverzitás változást valószínűleg a már említett, az egyes ritka taxonokat érintő relatív gyakoriság növekedés idézhette elő (Danielson és mtsai., 2020), de a feltalajban bekövetkező rizodepozíciós változások is közrejátszhattak a jelenség kialakulásában (Lewandowski és mtsai., 2019). Az ET2-es állomány a tarvágást megelőzően közel teljes (92%-os) lombkorona-záródású erdőállomány volt, gyér lágyszárú vegetációval a talajfelszínén. Ez az állapot a tarvágást követően (2019) megváltozott, és a terület talajfelszínét egyes lágyszárú növények viszonylag gyorsan kolonizálták, néhány éven belül vélhetően egy viszonylag sűrű gyökérszót alakítva ki a felső talajmélységben. A lágyszárú növényzet, közöttük is elsősorban a nagyobb kolonizációs képességű pionír lágyszárúak, gyökérexudátum termelésük által jelentős hatást gyakorolhattak a talajmikrobaközösségek összetételére és működésére (Henneron és mtsai., 2020; Stefanowicz és mtsai., 2022).

Az ET2 tölgyes B talajmélységében megfigyelt diverzitáscsökkenés valószínűleg ugyancsak a megváltozott gyökér-baktériumközösség kapcsolatra vezethető vissza. Mint ismeretes, az erdőállományokat érintő zavarások (intenzív fahasználat, abiotikus károk) hatással vannak az állomány gyökérszerkezetére és működésére, összességében csökkenő tápanyagforgalmat idézve elő (Cornejo és mtsai., 2023; Leuschner és mtsai., 2009; Ma és mtsai., 2013). Az ET2-es állomány B talajmélységében bekövetkezett bakteriális diverzitás csökkenést vélhetően a fakitermelés hatására beállt gyökéraktivitás csökkenés idézhette elő. Az aktív gyökérszónában nagyobb a talajbaktériumok gyakorisága, mint az ásványi talajrétegekben, és e baktériumok elsősorban a hajszálgökök által kibocsátott exudátumokkal (szénhidrátok, aminosavak) táplálkoznak (Jaeger és mtsai., 1999). Így az élő faegyedek eltávolítása a területről a gyökéraktivitást is jelentősen lecsökkenti a mélyebb talajmélységekben, ami a baktériumpopulációk szerkezetének, diverzitásának átalakulásával jár együtt. Ugyanakkor megjegyzendő, hogy az erdőállományok véghasználata a talaj gombaközösségére nagyobb hatást gyakorol, mint a talaj baktériumközösségére, és hogy utóbbi esetében a közösség reakciója a változásokra elsősorban annak aktivitásában (respiráció) és csak kisebb mértékben szerkezetében nyilvánul meg (Hartmann és mtsai., 2012; Martinović és mtsai., 2022; Smenderovac és mtsai., 2017).

A vizsgált három erdőállomány talajbaktérium közösségében az Acidobacteriota, Actinomycetota, Pseudomonatoda, Verrucomicrobiota, Bacteroidota és Gemmatimonadota törzsek voltak jelen a legnagyobb relatív gyakorisággal; e taxonok, melyek gyakori előfordulásúnak tekinthetők az erdőtalajokban (Hartmann és mtsai., 2012; Kaiser és mtsai., 2016; Lladó és mtsai., 2017; López-Mondéjar és mtsai., 2015) képviselték az állományok közötti variancia nagy részét. A fő állományalkotó baktériumtörzsek átlagos relatív gyakoriságában csak enyhe változások voltak megfigyelhetőek az erdőállományok évenkénti összehasonlítását alapul véve, ami arra enged következtetni, hogy az ET2 állomány tarvágása a talaj baktériumközösség szerkezetére csak csekély hatást gyakorolt. A leggyakoribb törzsek közül csak az Acidobacteriota (A és B talajmélység), a Verrucomicrobiota (A talajmélység) és a Bacteroidota (B talajmélység) esetében figyeltünk meg az ET2-es állomány tarvágásával összefüggésbe hozható relatív gyakoriság változásokat. Az Acidobacteriota törzs relatív abundanciája az A talajmélységben is, de kifejezetten a B talajmélységben nőtt meg a tarvágást követően. Tekintettel arra, hogy e törzsbe tartozó taxonok egy része az alacsony pH-jú élettereket részesítik előnyben (Mukherjee és mtsai., 2014; Sait és mtsai., 2006); e

kapcsolatot a vizsgálataink során is kimutattunk, a relatív gyakoriság növekedését a talajban a tarvágás hatására bekövetkezett pH csökkenés idézhette elő (a pH az ET2 tölgyes állomány alatt csökkent egyedülként 2018 és 2020 között fokozatosan, összességében átlagosan 0,96-os értékkel). A fakitermelés hozzájárulhat a talaj pH-jának csökkenéséhez, amelynek mértékére a fahasználat intenzitása (szervesanyag lehordás mértéke) van elsősorban hatással (Achat és mtsai., 2015). Emellett a gyökérexudátum termelés megszűnése is pH befolyásoló hatással bír. Ugyancsak a kilúgzás irányába ható folyamatnak tekinthető az állomány letermelésének következtében történő intercepció csökkenés, ami miatt a talajfelszínre jutó csapadék nagyobb mennyisége tud a mélyebb talajrétegek irányába szivárogni, amely erőteljesebb kimosódást okoz a talaj felső rétegében. Amint azt Gramms és munkatársai (Gramss és mtsai., 2004) és Evangelou és munkatársai (Evangelou és mtsai., 2008) is megfigyelték, a szénhidrátok és a szerves savak mikrobiális lebontása növeli a talaj pH-ját. Ezért feltételezhető, hogy az aktív gyökérzet mennyiségének csökkenése révén a fakitermelés hatására lecsökken a talajba jutó, könnyen feldolgozható tápanyagok mennyisége, így a pH növelése irányába ható folyamatok erőssége is. A könnyen felhasználható tápanyagok (gyökér exudátumok) mennyiségének csökkenését erősíti az ET2-es erdőállomány B talajmélységében a tarvágást követően megfigyelt jelentős mértékű szubsztrát-indukált légzés-csökkenés is.

A Verrucomicrobiota törzs tagjai széleskörben elterjedt, változatos ökológiai igényvel bíró baktériumok, amelyek a talajok mélyebb rétegeiben is előfordulnak (Bergmann és mtsai., 2011). Bár általánosságban kópiotróf baktériumoknak tartják őket (da Rocha és mtsai., 2010; Shen és mtsai., 2017), bizonyos környezeti feltételek között oligotróf viselkedést mutatnak (Ranjan és mtsai., 2015). Az ET2 tölgyes állomány kitermelését követően a Verrucomicrobiota törzs relatív gyakorisága szignifikánsan lecsökkent a talaj A talajmélységében. E talajmélységben a 2018-as állapothoz képest nagyobb összes szerves szén és talajnedvesség adatokat mértünk, amelyek, feltételezéseink szerint, a tápanyagokat intenzívebben hasznosítani képes kópiotróf baktériumok, mint például a Bacteroidota szaporodásának kedveztek. Ilyen körülmények között a Verrucomicrobiota törzs tagjai kevésbé voltak versenyképesek, ami a relatív gyakoriságuk csökkenését okozta. Ezt a feltételezést erősítik Fierer és munkatársai (Fierer és mtsai., 2013) megfigyelései is, akik szerint a Verrucomicrobiota törzsbe tartozó baktériumok képesek a tápanyagszegény talajviszonyokat is jól elviselni, a tápanyaggal jól ellátott talajokban ugyanakkor kevésbé tűnnek versenyképesnek. Eredményeink alapján ugyanakkor az is feltételezhető, hogy a

tápanyagforrások hirtelen leszűkülése miatt a kópiotróf baktériumok versenyképességében előállt visszaesést a Verrucomicrobiota nem feltétlenül tudja kihasználni. Ezt támasztja alá, hogy a 2019-es évben az ET2-es állomány B talajmélységében is lecsökkent az átlagos relatív abundanciája. Az ET2-es állomány talajának B mélységében az Actinomyetota, a Gemmatimonadota és a Chloroflexota mutattak relatív gyakoriság növekedést a tarvágás évében, tűntek ezáltal versenyképesebbnek a mérsékelt tápanyagcsökkenést mutatott környezetben a Verrucomicrobiotánál, ami e törzsek oligotróf viselkedésére utal. Az egyes baktériumtörzseket alkotó fajok ugyanakkor egymástól eltérő tulajdonságokat is mutathatnak, emiatt egy adott törzs egy adott élőhelyen mutatott viselkedése a törzs aktuális faji összetételétől is függ, emiatt ökológiai szempontú (oligotróf-kópiotróf) besorolásuk nem minden esetben egyértelmű (az egyes törzseket alkotó taxonok eltérő viselkedésére Fierer és munkatársai (Fierer és mtsai., 2007) is felhívta a figyelmet). Bár az Actinomyetota és a Chloroflexota, és részben a Gemmatimonadota is Ren és munkatársai (Ren és mtsai., 2018) kutatásában oligotróf jellegűt mutatott, a Gemmatimonadota kópiotróf jellegéről (Deng és mtsai., 2020a; Lan és mtsai., 2022) is számoltak már be kutatások. A törzseket alkotó egyes taxonok eltérő viselkedéséről (anyagcsere folyamataikkal kapcsolatos tápanyag preferenciájáról), a Chloroflexota esetében is történtek megfigyelések (Jiacheng Lan és mtsai., 2022).

Nitrogénkötő baktériumokkal való szimbióta kapcsolata alapján feltételeztük, hogy az akác állomány talajában túlsúlyban lesznek a légköri nitrogén megkötésében részt vevő baktériumok, mint például a Rhizobiales vagy Burkholderiales rend tagjai, amelyek élettere a növények gyökereire, illetve azok közvetlen környezetére koncentrálódik (Yang és mtsai., 2022). Vizsgálataink szerint ugyanakkor e rendek relatív abundanciája nem volt kiemelkedő az akácos erdőállományban, illetve nem haladta meg a tölgyes erdőállományokban kimutatott értékeket. Amint azt Xu és munkatársai (Xu és mtsai., 2019) észlelték, az akáccal végzett erdőtelepítés hatására a talaj mikrobaközösség szerkezete a nitrogénmegkötő taxonok dominanciája felé tolódik el. Ugyanakkor, a talaj nitrogénnel való telítődése (a külső nitrogénforrások jelenléte) csökkenti a szabadon élő nitrogénkötők aktivitását (Smircina és mtsai., 2019), ami, vélhetően, azok relatív abundanciájának csökkenésében is megnyilvánul. Tekintettel arra, hogy az akácállomány talajában mértük a legnagyobb nitrát-nitrogén mennyiséget, és ez a mennyiség jóval (3,7-szeresen) meghaladta a Xu és munkatársai által

mértet, feltételezhető, hogy az általunk vizsgált akácállomány talajának nagy nitrogéntartalma okozta a nitrogénkötők kisebb relatív gyakoriságát.

VI.3. A környezeti paraméterek hatása a talaj baktériumközösségének összetételére

A környezeti tényezők baktériumközösség összetételre gyakorolt hatásának vizsgálata céljából végzett forward selection elemzés a pH-t tárta fel a legnagyobb hatású edafikus tényezőnek, ami megfelel más kutatócsoportok által végzett kutatások eredményeivel (Kaiser és mtsai., 2016; Plassart és mtsai., 2019; Romanowicz és mtsai., 2016). A pH szinte valamennyi évben meghatározó tényező volt az általunk vizsgált területek esetében; az egyetlen év, amikor a pH hatása csak részlegesnek bizonyult, a 2019-es volt. Ebben az évben az A talajmélységben az összes szén és a nedvességtartalom, a B talajmélységben pedig a hőmérséklet, a foszfor- és a nedvességtartalom voltak a közösségösszetételt legjobban előjelző változók. Ez az eredmény arra enged következtetni, hogy az e tényezőkben beállt változásokra reagáltak legjobban az erdőállományok, de legfőképpen a tarvágással érintett ET2 erdőállomány baktériumközössége. A 2019-es évet meghatározó környezeti tényezők baktériumtörzsekkel mutatott korrelációs eredményeit áttekintve az A talajmélységben a Bacteroidota, a Chloroflexota és a Nitrospirota taxonok, a B talajmélységben pedig az Actinomycetota, a Pseudomonatoda, a Bacteroidota, valamint a Chloroflexota emelhetők ki, mint erős korrelációt mutató törzsek. A redundanciaelemzés során 2019-ben mindkét talajmélységben az Acidobacteriota és az Actinomycetota taxonok bizonyultak az állományok közötti varianciát legnagyobb mértékben meghatározó törzseknek. Mellettük a meghatározó környezeti tényezőkkel erős (szignifikáns) kapcsolatot mutató törzsek közül az A talajmélységben a Bacteroidota és a Chloroflexota, a B talajmélységben pedig a Chloroflexota voltak. A Bacteroidota kapcsolata pozitív volt az összes szén és nedvességtartalommal a felső talajmélységben, míg a Chloroflexota pozitív korrelációt mutatott a széntartalommal, és negatív korrelációt a nedvességtartalommal. Utóbbi a nedvességtartalommal való negatív korrelációt a B talajmélységben is megtartotta. Mindkét törzs növekvő átlagos relatív gyakorisággal reagált az ET2 erdőállomány 2019-ben megnövekedett tápanyagtartalomra (az összes szén ez esetben szerves eredetű lehetett elsősorban, mindkét taxon TOC-val is mutatott ugyancsak erős korrelációja alapján). A Bacteroidota törzset jellemzően kópiotróf viselkedésű baktériumok alkotják (Fierer és mtsai., 2007), vagyis a könnyen felhasználható szénforrásokban gazdag környezetet részesítik előnyben. A Chloroflexota-t pedig a már

korábban említett környezetfüggő viselkedés jellemzi. Ez esetben valószínűsíthető, hogy az A talajmélység megnövekedett tápanyagtartalma a kopiotróf viselkedésű Chloroflexota taxonok elterjedésének kedvezett. Ezzel szemben a B talajmélységben a Chloroflexota relatív gyakorisága nem mutatott kapcsolatot az összes szerves szénrel, ami e talajmélységben való oligotróf viselkedésre utal. Összességében a tarvágás hatására bekövetkezett tápanyagtartalom változásnak közvetlen hatása volt a letermelt erdőállomány talaj baktériumközösségének szerkezetére a talaj A mélységében, a kopiotróf baktériumok relatív gyakoriságának növekedése által, a B talajmélységben a kialakult tápanyagforrás csökkenés pedig az oligotróf baktériumok szaporodásának kedveztek. Megjegyzendő, hogy sem a foszfortartalom, sem a hőmérséklet nem mutatott szignifikáns kapcsolatot a meghatározó bakteriális taxon relatív gyakoriságával (a foszfortartalom egyedül a B talajmélységben korrelált szignifikáns negatívan a Planctomycetota törzs relatív gyakoriságával, ugyanakkor e törzs egyik évben és talajmélységében sem tartozott a baktériumközösség összetétel meghatározó törzsei közé). Ez főleg a foszfor esetében meglepő, ugyanis számos tanulmány talált határozott kapcsolatot a foszfortartalom és a talajbaktérium-közösség összetétele között (Chen és mtsai., 2021; Deng és mtsai., 2020b; Liu és mtsai., 2018; Šnajdr és mtsai., 2013). A talajhőmérséklet mintegy 50 cm-es mélységig erős kapcsolatot mutat a léghőmérséklet napi és havi átlagaival (Tsilingiridis és Papakostas, 2014), így a léghőmérséklet hatásával kapcsolatos eredményeink helytállóan tekinthetők. Ugyanakkor, a hőmérséklet és a talajbaktérium-közösség összetétele közötti kapcsolat mélyebb szintű elemzéséhez talajhőmérséklet adatok gyűjtése is indokolt lesz a későbbi vizsgálatok során.

VI.4. A talaj mikrobaközösség aktivitásának változásai

A vizsgált erdőállományok talajmintáinak szubsztrát-indukált respiráció vizsgálata során az A talajmélységben mértünk nagyobb átlagos légzési értékeket, amely megfigyelés összhangban van számos tanulmány eredményével (Dube és mtsai., 2009; Soleimani és mtsai., 2019), melyek a talajfelszínhez közeli rétegek nagyobb mikrobiális respirációs aktivitását a nagyobb szerves széntartalommal, és a nagyobb mennyiségű mikrobiális biomasszával magyarázzák. Az A talajmélység jelentősebb szervesanyag tartalmát magunk is megfigyeltük a vizsgálatok alkalmával.

Az egyes erdőállományok respirációs aktivitás alapú összevetése során az akácos és az ET2 elegyes tölgyes állományok konzekvensen nagyobb légzési aktivitását figyeltük meg (a négy

évre vonatkoztatott átlagos respirációs értékek az A talajmélységben az akácos jelesebb respirációját mutatták, míg a B talajmélységben a két állomány respirációs aktivitása gyakorlatilag megegyezett egymással). Az akácos állomány esetében a nagy értékeket a feltalajban mért nagyobb szervesanyag tartalom magyarázhatja, az ET2 tölgyes állományét 2018-ban a kedvezőbb mikroklimatikus adottságok (zárt lombkoronaszint okozta kedvezőbb hőmérsékleti és besugárzási viszonyok), 2020-ban és 2021-ban pedig a fejlődő lágyszárú vegetáció okozta kedvező tápanyagforgalom. Az ET2-es állomány talajában 2019-ben jelentős szubsztrát-indukált respiráció visszaesést tapasztaltunk, ami a B talajmélységet érintette erőteljesebben. Eme eredményeink összhangban állnak más kutatócsoportok vizsgálati eredményeivel, akik az erdőállományok véghasználatának mikrobaközösség respirációra gyakorolt negatív hatását figyelték meg (Houston és mtsai., 1998; Smenderovac és mtsai., 2017). Smenderovac és munkatársai (Smenderovac és mtsai., 2017) ezenfelül ugyancsak kimutatták, hogy a fakitermelés az ásványi talajrétegek mikrobaközösség légzését érintették erőteljesebben. Mint ismeretes, a lágyszárú vegetáció kedvezően befolyásolja a talaj mikrobaközösség respirációját (Johnson és mtsai., 2003; Orwin és mtsai., 2010; Stefanowicz és mtsai., 2015, Stefanowicz és mtsai., 2023). Tekintettel arra, hogy a véghasználattal érintett terület lágyszárú közössége folyamatosan alakult ki, csak a 2020-as és 2021-es években fejthette ki a talaj mikrobaközösségének légzésre gyakorolt pozitív hatását.

A növények által termelt gyökérkiválások (gyökérexudátumok), mint egyes labilis szénformák (szénhidrátok, aminosavak, karboxilsavak) forrásai jelentősen hozzájárulnak a mikrobaközösség aktivitás fokozásához és fenntartásához (Dennis és mtsai., 2010; Jones és mtsai., 2004; Nguyen, 2009). Az általunk vizsgált erdőállományok talajának mikrobaközösségei a szénhidrátokat és a karboxilsavakat fogyasztották a legnagyobb mértékben, melyeket sorrendben az aminosavak és a cukoralkoholok követték. A szénhidrát és a karboxilsav hasznosítás mértéke a talajmélységgel változott: a szénhidrátfogyasztás az A talajmélységben, a karboxilsav hasznosítás pedig a B talajmélységben volt átlagosan nagyobb. A szénhidrátfelhasználás talajmélységgel párhuzamos csökkenését, és a karboxilsav felhasználás kiegyensúlyozottabbá válását Struecker és Joergensen is megfigyelték (Struecker és Joergensen, 2015), akik a talaj szerves széntartalmának szerepét, mint a mikrobiális növekedést elsődlegesen irányító tényezőt is kiemelték, továbbá hangsúlyozták, hogy a különböző szénvegyületek felhasználási (légzési) sebessége azok metabolikus ciklusba való belépésétől függ.

Az RDA és a forward selection elemzés vizsgálataink eredményei alapján a talaj pH értéke, valamint az összes szén, összes szerves szén és összes szerves szén tartalom voltak a mikrobaközösségek légzésére leginkább meghatározó környezeti változók. Ezen felül talajmélységektől és évektől függően az összes nitrogén, a kálium- és a nedvességtartalom szintén jó előrejelző változónak bizonyultak, amely eredmények összhangban vannak Gazdag és munkatársai (Gazdag és mtsai., 2019) eredményével, akik a martonvásári mezőgazdasági területek talajmintáinak mikrobiális légzés vizsgálatát végezték el.

Gazdag és munkatársai (Gazdag és mtsai., 2019) és Ujvári és munkatársai (Ujvári és mtsai., 2020) eredményeihez hasonlóan, a három vizsgált erdőállomány talajmintáinak összehasonlításában a szubsztrát-indukált respirációs vizsgálatok során a legnagyobb fogyasztást a Mal, Glc, Fru, Cit, Xyl, Suc és Asp szubsztrátok esetében mutattuk ki. A redundanciaelemzés a citrát az erdőállományok közötti variációra gyakorolt jelentős hatását fedte fel, amely szénforrás hasznosítása az ET2 tölgyes állományban volt kimagasló. A citráthasznosítás legnagyobb szintjét az ET2 erdőállomány kitermelését követő évben érte el, amely eredmény egybecseng Füzy és munkatársainak a martonvásári intenzív monitoring területen kapott eredményével (Füzy és mtsai., 2023). A citrátnek a többi szubsztráthoz, különösen a karboxilsavakhoz viszonyított jelentős túlhasznosításának oka nem ismert. A jelenség egyik lehetséges magyarázata a mikrobák ökológiai stresszre (tarvágás következtében megváltozott napsugárzási körülmények megszűnt, vagy jelentősen csökkenő gyökérexudátum termelés) adott anyagcsere válasza lehet. A citrát több C-atomot tartalmaz, mint a szukcinát és a malát, és a citromsavciklusban előtűk helyezkedik el (Akram, 2014). Tekintettel arra, hogy aerob körülmények között a citrát egy citrát-transzporter segítségével közvetlenül a ciklusba táplálható (Dimroth, 2004), a folyamat több energia (GTP) vagy antioxidáns előállítását teheti lehetővé a mikrobák számára. Az ökológiai stressz alatti anyagcsere biztosításában a citrát hatékony megoldás lehet a rizoszférában élő oligotróf baktériumok számára. Bár a trikarbonsavciklus jelentőségét a baktériumok stresszre adott válaszfolyamataiban számos tanulmány bizonyította (Mailloux és mtsai., 2007; Meylan és mtsai., 2017; Ramond és mtsai., 2014), a citrát felvételének és a ciklusba való belépésének lehetséges szerepe, természetesen, további vizsgálatokat igényel.

Összességében, eredményeink rámutattak arra, hogy a három állomány respirációs mintázata jelentősen eltér egymástól, illetve, hogy az ET2 tölgyes állomány tarvágása csak átmeneti változást okozott a szubsztrát felhasználás jellegzetességeiben.

VI.5. Erdei és mezőgazdasági talajminták baktériumközösség összetételének és aktivitásának értékelése

Jelen kutatásban a kevésbé bolygatottnak számító erdőállományok talajbaktériumközösség összetételének és aktivitásának vizsgálatával párhuzamosan intenzív földhasználatú bolygatott mezőgazdasági területek és kontroll területként bolygatatlan gyepek baktériumközösségének és respirációs aktivitásának vizsgálata is megvalósult, amely területeket egy másik kutatócsoport vizsgálta. 2018-ban mért adatok felhasználásával összehasonlító elemzést végeztünk az intenzív mezőgazdasági és erdészeti hasznosítású területek talajbaktériumközösség szerkezeti és aktivitásbeli hasonlóságok kimutatása érdekében.

A kapott eredmények alapján megállapítható, hogy a három vizsgálati terület baktériumközösségeinek domináns törzsei az Acidobacteriota, Actinomycetota, Pseudomonadota, Verrucomicrobiota, Bacteroidota és a Gemmatimonadota voltak. E törzsek átlagos relatív gyakoriságában talált eltérések okai a vizsgált területek talajtani tulajdonságai közötti kismértékű eltérések mellett főként a földhasználati különbözőségekből, valamint a tartamkísérlet tápanyagpótlás kezeléseiből adódtak (Khmelevtsova és mtsai., 2022; Megyes és mtsai., 2021a; Sun és mtsai., 2019; Yang és mtsai., 2020). Az általunk végzett NMDS elemzés alapján megállapítható, hogy a három összehasonlított terület jól elkülönült egymástól, valamint a bolygatatlan gyepek baktériumközössége az akácos erdőállomány baktériumközösségével mutatott nagyobb hasonlóságot. A bolygatott és bolygatatlan talajok baktériumközössége határozottan elkülönültek egymástól (Kaiser és mtsai., 2016; Labouyrie és mtsai., 2023; Megyes és mtsai., 2021a; Ranjan és mtsai., 2015; Ujvári és mtsai., 2020), amit összehasonlító elemzéseink is megerősítettek.

Az egyes talajminták mikrobaközösségének szubsztrát-indukált respirációs aktivitásának elemzése során megállapítottuk, hogy a különböző vizsgálati területek légzési aktivitása a talajok felső mélységében mutattak nagyobb különbséget a mélyebb talajmélységben megfigyelthez képest. Az intenzíven kezelt mezőgazdasági kultúrák felső talajmélységében a mikrobaközösség légzési aktivitása jóval egyöntetűbb volt, továbbá, hogy a gyepeként kezelt bolygatatlan terület talajmintáinak respirációs mintázata az akácállomány mintáival mutatott nagy hasonlóságot. A B talajmélységben az intenzív mezőgazdasági művelés jóval heterogénebb respirációs mintázatot, így az erdőállományokéval nagyobb hasonlóságot mutatott. Tekintettel arra, hogy a talajtani adottságoknak jelentős a hatása a légzési

aktivitásra és mintázatra, a vizsgált területek közötti respirációs hasonlóság minden bizonnyal a hasonló talajtani tulajdonságok következtében alakult ki. A kapott eredmények igazolják Creamer és munkatársai (Creamer és mtsai., 2016) tanulmányát, miszerint a talajmikroorganizmusok katabolikus aktivitásának profilalkotására alkalmas a MicroResp™ módszer különböző talajművelési módok esetében is alkalmazható.

A mezőgazdasági hasznosítás alatt álló bolygatott és bolygatatlan, vagy kevésbé bolygatott területekkel való metagenom és respirációs alapú összehasonlítás összességében a művelési módok között erőteljes baktériumközösség szerkezetbeli eltéréseket fedett fel. Ugyanakkor, a várt eredményekkel ellentétben, az egyes kultúrák talajmikrobaközösség légzése (szubsztrát-indukált respirációs mintázata) nem különbözött markánsan egymástól.

VII. A DOKTORI ÉRTEKEZÉS TÉZISEI

1. Erdészeti hasznosítás szempontjából határtermőhelynek tekinthető, gyenge vízgazdálkodású csernozjom talajokon létesített akácos és elegyes kocsányos tölgyes erdőállományok talajmetagenom elemzése során az akácállomány esetében mértük a legnagyobb bakteriális fajgazdagság és diverzitás értékeket, ami az akácos talajának nagyobb szerves anyag tartalmára vezethető vissza. Az általunk vizsgált területen tehát **a talaj baktériumközösség fajgazdagságát és diverzitását az erdőállomány talajának szerves anyag tartalma határozza meg.**

2. Az idős elegyes tölgyes állomány 2019-ben történt letermelését követően a már felújítási fázisban lévő, hasonló fafajösszetételű elegyes tölgyeshez viszonyítva a felső talajmélységben (0-10 cm) enyhe fajgazdagság növekedést, a mélyebb talajmélységben valamelyest erőteljesebb diverzitás és fajgazdagság csökkenést figyeltünk meg. A megfigyelt változások okait a tarvágás hatására bekövetkezett rizodepozíciós hatásokra vezettük vissza: a felső talajmélységben a véghasználati területet kolonizáló lágyszárú növényzet gyökéraktivitása növelhette meg a talajbaktérium közösség fajgazdagságát, míg az alsó talajmélységben az idős fák kitermelése miatt lecsökkent gyökérexudátum termelés lehetett korlátozó hatással a baktériumközösség fajgazdagságára és diverzitására. Az általunk vizsgált területen tehát **a tarvágást követő tápanyagforgalom-változások meghatározó hatással vannak a bolygatással érintett erdőállomány talajának baktériumközösség fajgazdagságára és diverzitására.**

3. Az általunk vizsgált erdőállományok talajbaktérium közösség összetétele nagy hasonlóságot mutatott egymással, a közösségeket törzs szinten a Acidobacteriota, Actinomycetota, Pseudomonatoda, Verrucomicrobiota, Bacteroidota és Gemmatimonadota dominanciája jellemezte. Az általunk vizsgált területen tehát **a talajbaktérium közösségek összetétele közötti különbségek a főbb taxonok relatív diverzitásbeli eltéréseire vezethetők vissza, amelyek közül az Acidobacteriota és az Actinomycetota törzsek szerepe meghatározó az állományok közötti variancia kialakításában.**

4. A vizsgált erdőállományok talajbaktérium közösségeinek összetételére a környezeti változók közül a talaj pH értéke volt a legnagyobb hatással, amelynek időszakos és tarvágás okozta változásai a pH-függést mutató Acidobacteriota törzs relatív gyakoriságát befolyásolta elsősorban. Az általunk vizsgált területen tehát **az erdőállomány tarvágását követően a talaj**

baktériumközösség összetételére a talaj uralkodó fizikai- és kémiai tulajdonságai (a pH mellett elsősorban a talaj nedvesség- és összes széntartalma) rövid távon nagyobb hatást gyakorol, mint az erdőborítás megszűnése.

5. A gyenge vízgazdálkodású csernozjom talajokon létesített akácos és elegyes kocsányos tölgyes erdőállományok talaj mikrobaközösségének katabolikus aktivitás elemzése során az akácos és az ET2 elegyes tölgyes állományok esetében mértünk nagyobb átlagos szubsztrát-indukált respirációt. Az akácállomány esetében a jeles respirációs értékeket az egyes talajmélységekben mért nagyobb szervesanyag tartalom magyarázhatja, az idős tölgyes állomány esetében pedig a tarvágást megelőzően az állományszerkezet biztosította kedvezőbb mikroklimatikus adottságok, a tarvágást követő második és harmadik évben pedig a fejlődő lágyszárú vegetáció okozta kedvező tápanyagforgalom. Az általunk vizsgált területen tehát **az erdőállományok talaj mikrobaközösségének légzési aktivitására a talajok tápanyagviszonyai és az állományszerkezet gyakorol jelentős hatást.**

6. Az idős elegyes tölgyes állomány (ET2) véghasználatát követően csak átmeneti szubsztrát-indukált respiráció visszaesést figyeltünk meg az állomány vizsgált talajmintáiban, továbbá megállapítottuk, hogy a respirációcsökkenés a 10-40 cm-es mélységben volt erőteljesebb. A talaj felső mélységében a szénforrás felhasználás csökkenés a karboxilsavakat (malát, szukcinát, citrát) érintette erőteljesen, a tendencia az alsó talajmélységben ugyanakkor valamennyi főbb szénforrás esetén megfigyelhető volt. Az általunk vizsgált területen tehát **az erdőállomány tarvágása a 0-10 cm-es talajmélységben markáns minőségi változást, a 10-40 cm-es talajmélységben pedig mennyiségi változást okoz a mikrobaközösségek szubsztrátfelhasználásban.**

7. A gyenge vízgazdálkodású csernozjom talajokon létesített akácos és elegyes kocsányos tölgyes erdőállományok talaj mikrobaközösségének katabolikus aktivitás elemzése során a talaj pH értéke bizonyult kiemelkedő hatásúnak az egyes állományok szubsztrát-felhasználás mintázatára. Az általunk vizsgált területen tehát **az erdőállományok talaj mikrobaközösségének szénforrás-felhasználása (szubsztrát preferenciája) a talaj pH-jával szorosan összefüggő folyamat.**

8. Az általunk vizsgált erdőállományok talaj mikrobaközösségének szubsztrát-indukált respiráció vizsgálata a citrát meghatározó hatását fedte fel az állományok közötti variancia kialakítását illetően; e szénforrás felhasználása az ET2 elegyes tölgyes állományban volt kiemelkedő a vizsgálati időszak során. Az általunk vizsgált területen tehát **a citrát, mint**

meghatározó karboxilsav jelentős szerepet játszik az erdőállományok szénforrás felhasználás mintázatának kialakításában, egyben feltételezhető, hogy a tarvágással érintett erdőállomány talaj mikrobaközösségének nagy citrátfelhasználása a szénforrás környezeti stressz által kiváltott anyagcsere folyamatokban betöltött fontos szerepére utal.

9. Gyenge vízgazdálkodású csernozjom talajokon létesített, különböző fafajösszetételű és szerkezetű erdőállományok, valamint intenzív mezőgazdasági kultúrák, illetve bolygatatlan gyepterületek metagenom vizsgálata eltérő talajbaktérium közösség szerkezetet, de hasonló talaj mikrobiális aktivitást fedett fel az egyes gazdálkodási formákat illetően. Az általunk vizsgált területen tehát **az erdőállományok talajbaktérium közösség összetétele jelentősen eltér a mezőgazdaságilag művelt területek talajbaktérium közösség összetételétől, a talaj mikrobaközösség szubsztrát-indukált respirációs mintázata alapján ugyanakkor a különböző földhasználati formák egymástól nem különíthetők el.**

VIII. ÖSSZEFOGLALÓ

Doktori értekezésem három telepített erdőállomány talajának négy éven keresztül végzett metagenom és szubsztrát-indukált légzési aktivitás vizsgálatának eredményeit mutatja be. A talajok baktériumközösségeinek összetételével, diverzitásával és aktivitásával kapcsolatos eredményeinket mezőgazdasági tartamkísérletekben és ahhoz kötődő gyepterületen végzett megfigyelések eredményeivel is összevetettük. A 16S rRNS amplifikáció során meghatározott operatív taxonómiai egységek (OTU) alapján számított genetikai diverzitás mutatók az akácos (EA1) talajában mutatták a legnagyobb értékeket valamennyi vizsgálati évben, és mindkét talajmélységben. A második legnagyobb diverzitás a felújítási fázisban lévő elegyes tölgyesben (ET1), míg a legkisebbet az idős tölgyesben (ET2) mértünk. Utóbbi baktériumközösség diverzitása a tarvágást követően a B mélységben (10-40 cm) nem mutatott érdemi változást, viszont az A mélységben (0-10 cm) a vizsgálati időszak utolsó két évében megnövekedett. Törzs szinten a három állományban egyöntetűen az Acidobacteriota, Actinomycetota, Pseudomonadota, Verrucomicrobiota, Bacteroidota és a Gemmatimonadota tartoztak a nagy relatív abundanciájú taxonok közé. Az edafikus tényezők oldaláról a pH bizonyult a baktériumközösségek összetételét meghatározó legnagyobb hatású paraméternek. A vizsgált erdőállományok baktériumközösségei a távolságindex alapján összetételükben egyöntetűen eltértek a mezőgazdasági művelés alatt álló és a gyepterület közösségeitől. Az erdőállományok mikrobaközösségei közül az akácos és az ET2 tölgyes állományok mutattak nagyobb átlagos respirációs aktivitást. Utóbbi esetében a tarvágás csak időszakos jelleggel okozott respiráció visszaesést. A vizsgált szubsztrátok közül a citrát volt kiemelt hatással a mikrobaközösségek respirációs eltéréseinek kialakulására; e karbonsavat az ET2 tölgyes állomány talaj mikrobaközössége használta a legnagyobb arányban. Tekintettel arra, hogy a citrát felhasználás a tarvágást követően is jeles szinten maradt a ET2-es állományban, feltételezhető, hogy a citrát fontos szerepet tölt be mikroorganizmusok környezeti stresszválasz reakcióiban. A pH a baktériumközösségek szerkezete mellett azok aktivitásbeli különbségeire is kiemelkedő hatással volt. Az egyes erdőállományok mikrobiális respiráció mintázata nem mutatott lényegi eltérést a mezőgazdasági tartamkísérlet, illetve a gyepterület respirációs mintázatától. Vizsgálataink alapján az erdőállományok talajainak kémiai tulajdonságai nagyobb hatást gyakorolnak a talajmikroba közössége szerkezetére és működésére, mint az állományok fafajösszetétele és szerkezete.

IX. SUMMARY

My doctoral thesis presents the results of four years of metagenome and substrate-induced respiratory activity studies in the soils of three planted forest stands. We also compared our results with those from agricultural long-term experiments and observations in a fallow field. Genetic diversity indices calculated from the operational taxonomic units (OTUs) determined by 16S rRNA amplification showed the highest values in the soil samples of the black locust stand (EA1) in all study years and both soil layers. The second highest diversity was measured in the young oak stand (ET1), while the lowest was measured in the mature oak stand (ET2). The diversity of the bacterial community of the latter showed no significant change in layer B (10-40 cm) after clear-cutting but increased in layer A (0-10 cm) in the last two years of the study period. At phylum level, Acidobacteriota, Actinomycetota, Pseudomonatoda, Verrucomicrobiota, Bacteroidota and Gemmatimonadota were the taxa with high relative abundance in the three stands. On the edaphic side, pH was the most influential parameter determining the composition of bacterial communities. The bacterial communities of the studied forest stands differed substantially in composition from those of the long-term experiment and fallow areas, as measured by the distance index. Among the microbial communities of the forest stands, the black locust and the ET2 oak stands showed higher average respiration activity. In the latter case, clear-cutting caused only intermittent declines in respiration. Of the substrates tested, citrate had the most significant effect on the development of respiratory variation in microbial communities; this carboxylic acid was consistently overutilized by the soil microbial community of the ET2 oak stand. Considering that citrate use remained high in the ET2 stand after harvesting, it can be assumed that citrate plays an essential role in the environmental stress response of microbial communities. As in the case of bacterial community structure, pH played the most important role in determining the difference in soil microbiome activity between stands. The microbial respiration pattern of each forest stand did not show any significant differences from the respiration pattern of the agricultural long-term experiment or the fallow area. Our studies suggest that the chemical properties of forest stand soils have a more significant effect on the composition and activity of soil microbial communities than the tree species composition and structure of the stands.

X. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Köszönetet mondok azoknak az embereknek, akik nélkül a dolgozatom nem készülhetett volna el:

Témavezetőimnek **Dr. Márialigeti Károlynak** és **Dr. Illés Gábornak**, akik lehetőséget adtak doktori munkám elvégzéséhez. Szakmai iránymutatásuk mellett kiemelt hálával tartozom folyamatos támogatásukért és biztatásukért, értékes tanácsaikért, végtelen megértésükért.

Az **Erdészeti Tudományos Intézet** vezetőjének **Dr. Borovics Attilának**, valamint az egykori **NAIK-nak**, jelenleg a **Soproni Egyetemnek**, hogy mindvégig támogatták tanulmányomat.

Nagy-Khell Melindának, **Toldi Valternek**, **Süle Tamásnak**, **Farkas Máténak**, **Dr. Illés Gábornak** és **Dr. Benke Attilának**, a mintavételek során nyújtott segítségükért.

Megyes Melindának és **Korponai Kristófnak**, a DNS kivonás és a szekvenálás során nyújtott segítségükért, a jó hangulatú közös labormunkáért.

Dr. Tóth Endre Györgynek, a bioinformatikai adatértékelésben nyújtott önzetlen segítségéért.

Dr. Benke Attilának, a termőhelyfeltárási szakvélemény elkészítéséért, a statisztikai elemzésekben nyújtott önzetlen segítségéért, végtelen segítőkészségéért.

Megyes Melindának, a 2018. évi mezőgazdasági talajvizsgálatok eredményének átadásáért.

Dr. Szili-Kovács Tibornak és **kollégáinak**, a mikrorespirációs mérésekben nyújtott segítségéért.

Kalapos Tibornak, **Csontos Péternek** és **Tamás Júliának** a botanikai felvételezés elvégzéséért.

Ilyés-Jakabfi Évának, **Kiss Lászlónénak**, **Toldi Valternek** és **Jeczó Virágnak**, akik a talajfizikai- és kémiai vizsgálatokban segítségemre voltak.

A **Prograd Agrárcentrum Mezőgazdasági Kft.** tulajdonosának, **Bodó Ágostonnak**, aki engedélyezte erdőterületein való kutatások elvégzését.

Dr. Árendás Tamásnak és **Dr. Kizmus Lajosnak**, a meteorológiai adatok önzetlen átadásáért.

Dr. Jánosi Imrének, **Dr. Turányi Tamásnak**, valamint **Dr. Tóth Erikának**, hogy lehetővé tették számomra, hogy az ELTE Környezettudományi Doktori Iskolájának Környezetbiológiai programjában részt vehettem.

Köszönetet mondok **Családomnak**, **Páromnak**, **Barátaimnak** és **Kollégáimnak**, a hosszú évek során mutatott támogatásukért és biztatásukért.

Jelen munka a Széchenyi 2020 program, Magyarország Kormánya, az Európai Unió és az Európai Regionális Fejlesztési Alap támogatásával a „Talajbiom kutató transzdiszciplináris

kiválósági központ létrehozása a fenntartható talajerőforrás biztosítása érdekében” (GINOP-2.3.2-15-2016-00056) témapályázat keretében valósult meg.

XI. IRODALOMJEGYZÉK

- Abnizova, I., Boekhorst, R.T., Orlov, Y.L. (2017). Computational Errors and Biases in Short Read Next Generation Sequencing. *J Proteomics Bioinform* 10, 1-17. <https://doi.org/10.4172/jpb.1000420>
- Achat, D.L., Deleuze, C., Landmann, G., Pousse, N., Ranger, J., Augusto, L. (2015). Quantifying consequences of removing harvesting residues on forest soils and tree growth – A meta-analysis. *For. Ecol. Manag.* 348, 124–141. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.03.042>
- Ai, C., Zhang, S., Zhang, X., Guo, D., Zhou, W., Huang, S. (2018). Distinct responses of soil bacterial and fungal communities to changes in fertilization regime and crop rotation. *Geoderma* 319, 156–166. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.01.010>
- Akram, M. (2014). Citric Acid Cycle and Role of its Intermediates in Metabolism. *Cell Biochem Biophys* 68, 475–478. <https://doi.org/10.1007/s12013-013-9750-1>
- Altermann, M., Rinklebe, J., Merbach, I., Körschens, M., Langer, U., Hofmann, B. (2005). Chernozem—Soil of the Year 2005. *J Plant Nutr Soil Sci* 168, 725–740. <https://doi.org/10.1002/jpln.200521814>
- Amann, R.L., Ludwig, W., Schleifer, K.-H. (1995). Phylogenetic Identification and In Situ Detection of Individual Microbial Cells without Cultivation. *Microbiol. Rev.* 59, 143–169. <https://doi.org/10.1128/mr.59.1.143-169.1995>
- Amoo, A.E., Babalola, O.O. (2019). Impact of Land Use on Bacterial Diversity and Community Structure in Temperate Pine and Indigenous Forest Soils. *Diversity* 11, 217. <https://doi.org/10.3390/d11110217>
- Andreetta, A., Macci, C., Ceccherini, M.T., Cecchini, G., Masciandaro, G., Pietramellara, G., Carnicelli, S. (2012). Microbial dynamics in Mediterranean Moder humus. *Biol Fertil Soils* 48, 259–270. <https://doi.org/10.1007/s00374-011-0622-9>
- Arias, M.E., González-Perez, J.A., González-Vila, F.J., Ball, A.S. (2005). Soil health—a new challenge for microbiologists and chemists. *Int Microbiol* 8, 13–21. <https://doi.org/10.2436/IM.V8i1.9493>
- Bach, E.M., Williams, R.J., Hargreaves, S.K., Yang, F., Hofmockel, K.S. (2018). Greatest soil microbial diversity found in micro-habitats. *Soil Biol Biochem* 118, 217–226. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.12.018>
- Baker, G.C., Smith, J.J., Cowan, D.A. (2003). Review and re-analysis of domain-specific 16S primers. *J Microbiol Methods* 55, 541–555. <https://doi.org/10.1016/j.mimet.2003.08.009>
- Baldrian, P. (2017a). Microbial activity and the dynamics of ecosystem processes in forest soils. *Curr Opin Microbiol* 37, 128–134. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2017.06.008>
- Baldrian, P. (2017b). Forest microbiome: diversity, complexity and dynamics. *FEMS Microbiol Rev* 41, 109–130. <https://doi.org/10.1093/femsre/fuw040>
- Baldrian, P., Šnajdr, J., Merhautová, V., Dobiášová, P., Cajthaml, T., Valášková, V. (2013). Responses of the extracellular enzyme activities in hardwood forest to soil

- temperature and seasonality and the potential effects of climate change. *Soil Biol Biochem*, Special Issue: Interactions of Soil Minerals with Organic Components and Microorganisms VII and Enzymes in the Environment IV 56, 60–68. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.01.020>
- Balogh, L., Kovács, G., Tímár, G. (Eds.) (2005). Az egyes termőhelytípus-változatokon alkalmazható célállományok. Állami Erdészeti Szolgálat, Budapest.
- Bartha D. (2015). A kocsányos tölgy (*Quercus robur*) botanikai jellemzése. *Erdészeti Lapok* 150, 48–50.
- Bartha, D. (1999). Magyarország fa- és cserjefajai. Mezőgazda Kiadó, Budapest.
- Bartha, D., Mátyás, C. (1995). Erdei fa-és cserjefajok előfordulása Magyarországon. Hillebrand, Sopron.
- Beck, P., Caudullo, G., Tinner, W., de Rigo, D. (2016). *Fraxinus excelsior* in Europe: distribution, habitat, usage and threats, in: San-Miguel-Ayanz, J., de Rigo, D., Caudullo, G., Houston Durrant, T., Mauri, A. (Eds.), European Atlas of Forest Tree Species. Publ. Off. EU, Luxembourg, p. e0181c0+.
- Bergmann, G.T., Bates, S.T., Eilers, K.G., Lauber, C.L., Caporaso, J.G., Walters, W.A., Knight, R., Fierer, N. (2011). The under-recognized dominance of *Verrucomicrobia* in soil bacterial communities. *Soil Biol Biochem* 43, 1450–1455. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.03.012>
- Bernard, G., Pathmanathan, J.S., Lannes, R., Lopez, P., Bapteste, E. (2018). Microbial Dark Matter Investigations: How Microbial Studies Transform Biological Knowledge and Empirically Sketch a Logic of Scientific Discovery. *Genome Biol Evol* 10, 707–715. <https://doi.org/10.1093/gbe/evy031>
- Borsodi A. (2018). Klasszikus és molekuláris mikrobiológiai laboratóriumi gyakorlatok. Eötvös Loránd Tudományegyetem, Természettudományi Kar, Biológiai Intézet, Mikrobiológiai Tanszék, Budapest.
- Bray, J.R., Curtis, J.T. (1957). An Ordination of the Upland Forest Communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27, 325–349. <https://doi.org/10.2307/1942268>
- Bremer, L.L., Farley, K.A. (2010). Does plantation forestry restore biodiversity or create green deserts? A synthesis of the effects of land-use transitions on plant species richness. *Biodivers Conserv* 19, 3893–3915. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9936-4>
- Brewster, R. (2023). Paint.NET - Free Software for Digital Photo Editing. <https://www.getpaint.net/>.
- Brooks, J.P., Edwards, D.J., Harwich, M.D., Rivera, M.C., Fettweis, J.M., Serrano, M.G., Reris, R.A., Sheth, N.U., Huang, B., Girerd, P., Vaginal Microbiome Consortium, Strauss, J.F., Jefferson, K.K., Buck, G.A. (2015). The truth about metagenomics: quantifying and counteracting bias in 16S rRNA studies. *BMC Microbiol* 15, 66. <https://doi.org/10.1186/s12866-015-0351-6>
- Buscardo, E., Smith, G.F., Kelly, D.L., Freitas, H., Agathos, S.N., Mitchell, F.J.G., O'Donoghue, S., McKee, A.-M. (2008). The early effects of afforestation on biodiversity of grasslands in

- Ireland. *Biodivers Conserv* 17, 1057–1072. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9275-2>
- Campbell, C.D., Chapman, S.J., Cameron, C.M., Davidson, M.S., Potts, J.M. (2003). A Rapid Microtiter Plate Method To Measure Carbon Dioxide Evolved from Carbon Substrate Amendments so as To Determine the Physiological Profiles of Soil Microbial Communities by Using Whole Soil. *J Appl Environ Microbiol* 69, 3593–3599. <https://doi.org/10.1128/AEM.69.6.3593-3599.2003>
- Chau, J.F., Bagtzoglou, A.C., Willig, M.R. (2011). The Effect of Soil Texture on Richness and Diversity of Bacterial Communities. *Environ Forensics* 12, 333–341. <https://doi.org/10.1080/15275922.2011.622348>
- Chen, L.-F., He, Z.-B., Wu, X.-R., Du, J., Zhu, X., Lin, P.-F., Tian, Q.-Y., Kong, J.-Q. (2021). Linkages between soil respiration and microbial communities following afforestation of alpine grasslands in the northeastern Tibetan Plateau. *Appl Soil Ecol* 161, 103882. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2021.103882>
- Chen, X., Chen, H., Zhao, J., Xin, Y., Li, Y. (2022). Bacterial community structure and diversity in the rhizospheric soil of *Robinia pseudoacacia* and *Juniperus sabina* planted in iron tailings matrix. *Environ Sci Pollut Res* 29, 83404–83416. <https://doi.org/10.1007/s11356-022-21669-x>
- Cheng, Y., Zhou, L., Liang, T., Man, J., Wang, Y., Li, Y., Chen, H., Zhang, T. (2021). Deciphering Rhizosphere Microbiome Assembly of *Castanea henryi* in Plantation and Natural Forest. *Microorganisms* 10, 42. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10010042>
- Cornejo, N.S., Becker, J.N., Hemp, A., Hertel, D. (2023). Effects of land-use change and disturbance on the fine root biomass, dynamics, morphology, and related C and N fluxes to the soil of forest ecosystems at different elevations at Mt. Kilimanjaro (Tanzania). *Oecologia* 201, 1089–1107. <https://doi.org/10.1007/s00442-023-05353-6>
- Creamer, R.E., Stone, D., Berry, P., Kuiper, I. (2016). Measuring respiration profiles of soil microbial communities across Europe using MicroResp™ method. *Appl Soil Ecol, Soil biodiversity and ecosystem functions across Europe: A transect covering variations in bio-geographical zones, land use and soil properties* 97, 36–43. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.08.004>
- da Rocha, U.N., Andreote, F.D., de Azevedo, J.L., van Elsas, J.D., van Overbeek, L.S. (2010). Cultivation of hitherto-uncultured bacteria belonging to the Verrucomicrobia subdivision 1 from the potato (*Solanum tuberosum* L.) rhizosphere. *J Soils Sediments* 10, 326–339. <https://doi.org/10.1007/s11368-009-0160-3>
- Danielson, R.E., Mcginnis, M.L., Holub, S.M., Myrold, D.D. (2020). Soil fungal and prokaryotic community structure exhibits differential short-term responses to timber harvest in the Pacific Northwest. *Pedosphere* 30, 109–125. [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(19\)60827-1](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(19)60827-1)
- Dasgupta, D., Brahmaprakash, G.P. (2021). Soil Microbes are Shaped by Soil Physico-chemical Properties: A Brief Review of Existing Literature. *IJPSS* 31, 59–71. <https://doi.org/10.9734/ijpss/2021/v33i130409>

- de Rigo, D., Enescu, C., Houston Durrant, T., Caudullo, G. (2016). *Quercus cerris* in Europe: distribution, habitat, usage and threats, in: San-Miguel-Ayanz, J., de Rigo, D., Caudullo, G., Houston Durrant, T., Mauri, A. (Eds.), European Atlas of Forest Tree Species. Publ. Off. EU, Luxembourg, p. e01b479+.
- Degens, B.P., Harris, J.A. (1997). Development of a physiological approach to measuring the catabolic diversity of soil microbial communities. *Soil Biol Biochem* 29, 1309–1320. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(97\)00076-X](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(97)00076-X)
- Delmont, T.O., Robe, P., Cecillon, S., Clark, I.M., Constancias, F., Simonet, P., Hirsch, P.R., Vogel, T.M. (2011). Accessing the Soil Metagenome for Studies of Microbial Diversity. *Appl Environ Microbiol* 77, 1315–1324. <https://doi.org/10.1128/AEM.01526-10>
- Deng, J., Bai, X., Zhou, Y., Zhu, W., Yin, Y. (2020a). Variations of soil microbial communities accompanied by different vegetation restoration in an open-cut iron mining area. *Sci Total Environ* 704, 135243. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135243>
- Deng, J., Zhou, Y., Zhu, W., Yin, Y. (2020b). Effects of afforestation with *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations combined with enclosure management on soil microbial community. *PeerJ* 8, e8857. <https://doi.org/10.7717/peerj.8857>
- Dennis, P.G., Miller, A.J., Hirsch, P.R. (2010). Are root exudates more important than other sources of rhizodeposits in structuring rhizosphere bacterial communities? *FEMS Microbiol Ecol* 72, 313–327. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2010.00860.x>
- Dimroth, P. (2004). Molecular Basis for Bacterial Growth on Citrate or Malonate. *EcoSal Plus* 1, 10.1128/ecosalplus.3.4.6. <https://doi.org/10.1128/ecosalplus.3.4.6>
- Dong, X., Liu, C., Ma, D., Wu, Y., Man, H., Wu, X., Li, M., Zang, S. (2021). Organic Carbon Mineralization and Bacterial Community of Active Layer Soils Response to Short-Term Warming in the Great Hing'an Mountains of Northeast China. *Front Microbiol* 12, 802213. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.802213>
- Dövényi, Z. (2010). Magyarország Kistájainak Kataszttere 1. MTA Földrajztudományi Kutatóintézet, Budapest.
- Dray, S. (2016). packfor: Forward Selection with permutation (Canoco p.46) version 0.0-8 from R-Forge. <https://rdrr.io/rforge/packfor/>.
- Dube, F., Zagal, E., Stolpe, N., Espinosa, M. (2009). The influence of land-use change on the organic carbon distribution and microbial respiration in a volcanic soil of the Chilean Patagonia. *For. Ecol. Manag.* 257, 1695–1704. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.01.044>
- Ducousso, A., Bordács, S. (2004). EUFORGEN Technical Guidelines for genetic conservation and use for pedunculate and sessile oaks (*Quercus robur* and *Q. petraea*). International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy.
- Dukunde, A., Schneider, D., Schmidt, M., Veldkamp, E., Daniel, R. (2019). Tree Species Shape Soil Bacterial Community Structure and Function in Temperate Deciduous Forests. *Front Microbiol* 10. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01519>

- Dunnett, C.W. (1955). A Multiple Comparison Procedure for Comparing Several Treatments with a Control. *Journal of the American Statistical Association* 50, 1096–1121. <https://doi.org/10.1080/01621459.1955.10501294>
- Eilers, K.G., Debenport, S., Anderson, S., Fierer, N. (2012). Digging deeper to find unique microbial communities: The strong effect of depth on the structure of bacterial and archaeal communities in soil. *Soil Biol Biochem* 50, 58–65. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.03.011>
- Epron, D., Le Dantec, V., Dufrene, E., Granier, A. (2001). Seasonal dynamics of soil carbon dioxide efflux and simulated rhizosphere respiration in a beech forest. *Tree Physiology* 21, 145–152. <https://doi.org/10.1093/treephys/21.2-3.145>
- Escobar-Zepeda, A., Vera-Ponce de León, A., Sanchez-Flores, A. (2015). The Road to Metagenomics: From Microbiology to DNA Sequencing Technologies and Bioinformatics. *Front. Genet.* 6, 1–15. <https://doi.org/10.3389/fgene.2015.00348>
- Evangelou, M.W.H., Ebel, M., Hommes, G., Schaeffer, A. (2008). Biodegradation: The Reason for the Inefficiency of Small Organic Acids in Chelant-Assisted Phytoextraction. *Water Air Soil Pollut* 195, 177–188. <https://doi.org/10.1007/s11270-008-9738-4>
- FAO and UNEP (2020). The State of the World's Forests 2020: Forests, biodiversity and people, The State of the World's Forests (SOFO). FAO and UNEP, Rome, Italy. <https://doi.org/10.4060/ca8642en>
- Farrelly, V., Rainey, F.A., Stackebrandt, E. (1995). Effect of genome size and rrn gene copy number on PCR amplification of 16S rRNA genes from a mixture of bacterial species. *Appl Environ Microbiol* 61, 2798–2801.
- Feinstein, L.M., Sul, W.J., Blackwood, C.B. (2009). Assessment of Bias Associated with Incomplete Extraction of Microbial DNA from Soil. *Appl Environ Microbiol* 75, 5428–5433. <https://doi.org/10.1128/AEM.00120-09>
- Fernández-Calviño, D., Rousk, J., Brookes, P.C., Bååth, E. (2011). Bacterial pH-optima for growth track soil pH, but are higher than expected at low pH. *Soil Biol Biochem* 43, 1569–1575. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.04.007>
- Fierer, N., Bradford, M.A., Jackson, R.B. (2007). Toward an Ecological Classification of Soil Bacteria. *Ecology* 88, 1354–1364. <https://doi.org/10.1890/05-1839>
- Fierer, N., Ladau, J., Clemente, J.C., Leff, J.W., Owens, S.M., Pollard, K.S., Knight, R., Gilbert, J.A., McCulley, R.L. (2013). Reconstructing the Microbial Diversity and Function of Pre-Agricultural Tallgrass Prairie Soils in the United States. *Science* 342, 621–624. <https://doi.org/10.1126/science.1243768>
- Freedman, D., Pisani, R., Purves, R. (2007). *Statistics*, 4th ed. ed. W.W. Norton & Co: New York.
- Fricker, M.D., Lee, J.A., Bebbler, D.P., Tlalka, M., Hynes, J., Darrah, P.R., Watkinson, S.C., Boddy, L. (2008). Imaging complex nutrient dynamics in mycelial networks. *J. Microsc* 231, 317–331. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2818.2008.02043.x>
- Führer, E. (2017). Magyarország erdészeti tájai, I. Nagyalföld erdészeti tájcsoport. Nemzeti Élelmiszerlánc-biztonsági Hivatal, Budapest.

- Füzy, A., Parádi, I., Kelemen, B., Kovács, R., Cseresnyés, I., Szili-Kovács, T., Árendás, T., Fodor, N., Takács, T. (2023). Soil biological activity after a sixty-year fertilization practice in a wheat-maize crop rotation. *PLOS ONE* 18, e0292125. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0292125>
- Garland, J.L., Mills, A.L. (1991). Classification and Characterization of Heterotrophic Microbial Communities on the Basis of Patterns of Community-Level Sole-Carbon-Source Utilization. *Appl Environ Microbiol* 57, 2351–2359. <https://doi.org/10.1128/aem.57.8.2351-2359.1991>
- Gazdag, O., Kovács, R., Parádi, I., Füzy, A., Ködöböcz, L., Mucsi, M., Szili-Kovács, T., Inubushi, K., Takács, T. (2019). Density and Diversity of Microbial Symbionts under Organic and Conventional Agricultural Management. *Microb Environ* 34, 234–243. <https://doi.org/10.1264/jsme2.ME18138>
- Gencsi, L., Vancsura, R. (1997). *Dendrológia*, 2. ed. Mezőgazda Kiadó, Budapest.
- Gere, R., Kočíš, M., Židó, J., Gömör, D., Gömör, E. (2022). Differential Effects of Tree Species on Soil Microbiota 45 Years after Afforestation of Former Pastures. *Diversity* 14, 515. <https://doi.org/10.3390/d14070515>
- Girden, R.E. (1992). ANOVA. SAGE Publications, Inc. <https://doi.org/10.4135/9781412983419>
- Gobet, A., Boetius, A., Ramette, A. (2014). Ecological coherence of diversity patterns derived from classical fingerprinting and Next Generation Sequencing techniques. *Environ Microbiol* 16, 2672–2681. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12308>
- Graham, C.T., Wilson, M.W., Gittings, T., Kelly, T.C., Irwin, S., Quinn, J.L., O’Halloran, J. (2017). Implications of afforestation for bird communities: the importance of preceding land-use type. *Biodivers Conserv* 26, 3051–3071. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-0987-4>
- Gramss, G., Voigt, K.-D., Bergmann, H. (2004). Plant availability and leaching of (heavy) metals from ammonium-, calcium-, carbohydrate-, and citric acid-treated uranium-mine-dump soil. *J Plant Nutr Soil Sci* 167, 417–427. <https://doi.org/10.1002/jpln.200421353>
- Gu, Z., Eils, R., Schlesner, M. (2016). Complex heatmaps reveal patterns and correlations in multidimensional genomic data. *Bioinformatics* 32, 2847–2849. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btw313>
- Guazzaroni, M.-E., Beloqui, A., Golyshin, P.N., Ferrer, M. (2009). Metagenomics as a new technological tool to gain scientific knowledge. *World J Microbiol Biotechnol* 25, 945–954. <https://doi.org/10.1007/s11274-009-9971-z>
- Guo, X., Zhou, Y. (2021). Effects of Land Use Patterns on the Bacterial Community Structure and Diversity of Wetland Soils in the Sanjiang Plain. *J Soil Sci Plant Nutr* 21, 1–12. <https://doi.org/10.1007/s42729-020-00309-8>
- Gupta, S., Kumar, M., Kumar, J., Ahmad, V., Pandey, R., Chauhan, N.S. (2017). Systemic analysis of soil microbiome deciphers anthropogenic influence on soil ecology and ecosystem functioning. *Int. J. Environ. Sci. Technol.* 14, 2229–2238. <https://doi.org/10.1007/s13762-017-1301-7>

- Handelsman, J. (2004). Metagenomics: Application of Genomics to Uncultured Microorganisms. *Microbiol Mol Biol Rev* 68, 669–685. <https://doi.org/10.1128/MBR.68.4.669-685.2004>
- Handelsman, J., Rondon, M.R., Brady, S.F., Clardy, J., Goodman, R.M. (1998). Molecular biological access to the chemistry of unknown soil microbes: a new frontier for natural products. *Chemistry & Biology* 5, R245–R249. [https://doi.org/10.1016/S1074-5521\(98\)90108-9](https://doi.org/10.1016/S1074-5521(98)90108-9)
- Hartmann, M., Howes, C.G., VanInsberghe, D., Yu, H., Bachar, D., Christen, R., Henrik Nilsson, R., Hallam, S.J., Mohn, W.W. (2012). Significant and persistent impact of timber harvesting on soil microbial communities in Northern coniferous forests. *ISME J* 6, 2199–2218. <https://doi.org/10.1038/ismej.2012.84>
- Henneron, L., Cros, C., Picon-Cochard, C., Rahimian, V., Fontaine, S. (2020). Plant economic strategies of grassland species control soil carbon dynamics through rhizodeposition. *J Ecol* 108, 528–545. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13276>
- Herlemann, D.P.R., Labrenz, M., Jürgens, K., Bertilsson, S., Waniek, J.J., Andersson, A.F. (2011). Transitions in bacterial communities along the 2000 km salinity gradient of the Baltic Sea. *ISME J* 5, 1571–1579. <https://doi.org/10.1038/ismej.2011.41>
- Hirsch, P.R., Mauchline, T.H., Clark, I.M. (2010). Culture-independent molecular techniques for soil microbial ecology. *Soil Biol Biochem* 42, 878–887. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.02.019>
- Holubík, O., Podrázský, V., Vopravil, J., Khel, T., Remeš, J. (2014). Effect of agricultural lands afforestation and tree species composition on the soil reaction, total organic carbon and nitrogen content in the uppermost mineral soil profile. *Soil and Water Research* 9, 192–200. <https://doi.org/10.17221/104/2013-SWR>
- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P. (2008). Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal* 50, 346–363. <https://doi.org/10.1002/bimj.200810425>
- Houston, A.P.C., Visser, S., Lautenschlager, R.A. (1998). Microbial processes and fungal community structure in soils from clear-cut and unharvested areas of two mixedwood forests. *Can. J. Bot.* 76, 630–640. <https://doi.org/10.1139/b98-048>
- Huntley, B. (1993). Species-Richness in North-Temperate Zone Forests. *J Biogeogr* 20, 163–180. <https://doi.org/10.2307/2845669>
- Huse, S.M., Welch, D.M., Morrison, H.G., Sogin, M.L. (2010). Ironing out the wrinkles in the rare biosphere through improved OTU clustering: Ironing out the wrinkles in the rare biosphere. *Environmental Microbiology* 12, 1889–1898. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2010.02193.x>
- Illumina (2023). 16S Metagenomic Sequencing Library Preparation. https://support.illumina.com/downloads/16s_metagenomic_sequencing_library_preparation.html.
- Insam, H. (2001). Developments in soil microbiology since the mid 1960s. *Geoderma* 100, 389–402. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(01\)00029-5](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(01)00029-5)
- IPPC (2024). IPCC Annual Report 2023 – Protecting the world’s plant resources from pests.

- ISO 10694:1995 (1995). Soil Quality—Determination of Organic and Total Carbon after Dry Combustion (Elementary Analysis).
- ISO 13878:1998 (1998). Soil Quality—Determination of Total Nitrogen Content by Dry Combustion (“elemental Analysis”).
- Jaeger, C.H., Lindow, S.E., Miller, W., Clark, E., Firestone, M.K. (1999). Mapping of Sugar and Amino Acid Availability in Soil around Roots with Bacterial Sensors of Sucrose and Tryptophan. *Appl Environ Microbiol* 65, 2685–2690. <https://doi.org/10.1128/AEM.65.6.2685-2690.1999>
- Járó, Z. (1963). *Talajtípusok*. Országos Erdészeti Igazgatóság, Budapest.
- Jarvis, P.G., Leverenz, J.W. (1983). Productivity of Temperate, Deciduous and Evergreen Forests, in: Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (Eds.), *Physiological Plant Ecology IV: Ecosystem Processes: Mineral Cycling, Productivity and Man’s Influence*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 233–280. https://doi.org/10.1007/978-3-642-68156-1_9
- Johnson, D., Booth, R.E., Whiteley, A.S., Bailey, M.J., Read, D.J., Grime, J.P., Leake, J.R. (2003). Plant community composition affects the biomass, activity and diversity of microorganisms in limestone grassland soil. *Eur J Soil Sci* 54, 671–678. <https://doi.org/10.1046/j.1351-0754.2003.0562.x>
- Jones, D.L., Hodge, A., Kuzyakov, Y. (2004). Plant and mycorrhizal regulation of rhizodeposition. *New Phytologist* 163, 459–480. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01130.x>
- Kaiser, K., Wemheuer, B., Korolkow, V., Wemheuer, F., Nacke, H., Schöning, I., Schrumpf, M., Daniel, R. (2016). Driving forces of soil bacterial community structure, diversity, and function in temperate grasslands and forests. *Sci Rep* 6, 33696. <https://doi.org/10.1038/srep33696>
- Kátai, J. (2011). *Talajökológia. Az Agrármérnöki MSc szak tananyagfejlesztése*.
- Kembel, S.W., Waters, I., Shay, J.M. (2008). Short-term effects of cut-to-length versus full-tree harvesting on understorey plant communities and understorey-regeneration associations in Manitoba boreal forests. *For. Ecol. Manag.* 255, 1848–1858. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.12.006>
- Khmelevtsova, L.E., Sazykin, I.S., Azhogina, T.N., Sazykina, M.A. (2022). Influence of Agricultural Practices on Bacterial Community of Cultivated Soils. *Agriculture* 12, 371. <https://doi.org/10.3390/agriculture12030371>
- Klimek, B., Chodak, M., Jaźwa, M., Solak, A., Tarasek, A., Niklińska, M. (2016). The relationship between soil bacteria substrate utilisation patterns and the vegetation structure in temperate forests. *Eur J Forest Res* 135, 179–189. <https://doi.org/10.1007/s10342-015-0929-4>
- Kowalchuk, G.A., Speksnijder, A.G.C.L., Zhang, K., Goodman, R.M., van Veen, J.A. (2007). Finding the Needles in the Metagenome Haystack. *Microb Ecol* 53, 475–485. <https://doi.org/10.1007/s00248-006-9201-2>

- Kruskal, J.B. (1964). Nonmetric multidimensional scaling: A numerical method. *Psychometrika* 29, 115–129. <https://doi.org/10.1007/BF02289694>
- Kruskal, W.H., Wallis, W.A. (1952). Use of Ranks in One-Criterion Variance Analysis. *Journal of the American Statistical Association* 47, 583–621. <https://doi.org/10.1080/01621459.1952.10483441>
- Labouyrie, M., Ballabio, C., Romero, F., Panagos, P., Jones, A., Schmid, M.W., Mikryukov, V., Dulya, O., Tedersoo, L., Bahram, M., Lugato, E., van der Heijden, M.G.A., Orgiazzi, A. (2023). Patterns in soil microbial diversity across Europe. *Nat Commun* 14, 3311. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-37937-4>
- Lalor, B.M., Cookson, W.R., Murphy, D.V. (2007). Comparison of two methods that assess soil community level physiological profiles in a forest ecosystem. *Soil Biol Biochem* 39, 454–462. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.08.015>
- Lan, J., Wang, S., Wang, J., Qi, X., Long, Q., Huang, M. (2022). The Shift of Soil Bacterial Community After Afforestation Influence Soil Organic Carbon and Aggregate Stability in Karst Region. *Front Microbiol* 13. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.901126>
- Landesman, W.J., Freedman, Z.B., Nelson, D.M. (2019). Seasonal, sub-seasonal and diurnal variation of soil bacterial community composition in a temperate deciduous forest. *FEMS Microbiol Ecol* 95, fiz002. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiz002>
- Láng, F. (2007). *Növényélettan*. ELTE Eötvös Kiadó Kft., Budapest.
- Lauber, C.L., Hamady, M., Knight, R., Fierer, N. (2009). Pyrosequencing-Based Assessment of Soil pH as a Predictor of Soil Bacterial Community Structure at the Continental Scale. *Appl Environ Microbiol* 75, 5111–5120. <https://doi.org/10.1128/AEM.00335-09>
- Lehman, R.M., Colwell, F.S., Ringelberg, D.B., White, D.C. (1995). Combined microbial community-level analyses for quality assurance of terrestrial subsurface cores. *J Microbiol Methods* 22, 263–281. [https://doi.org/10.1016/0167-7012\(95\)00012-A](https://doi.org/10.1016/0167-7012(95)00012-A)
- Lencinas, M.V., Martínez Pastur, G., Gallo, E., Cellini, J.M. (2014). Decreasing negative impacts of harvesting over insect communities using variable retention in southern Patagonian forests. *J Insect Conserv* 18, 479–495. <https://doi.org/10.1007/s10841-014-9661-5>
- Lenth, R.V., Bolker, B., Buerkner, P., Giné-Vázquez, I., Herve, M., Jung, M., Love, J., Miguez, F., Riebl, H., Singmann, H. (2023). emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means.
- Leuschner, C., Hartevelde, M., Hertel, D. (2009). Consequences of increasing forest use intensity for biomass, morphology and growth of fine roots in a tropical moist forest on Sulawesi, Indonesia. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 129, 474–481. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2008.10.023>
- Lewandowski, T.E., Forrester, J.A., Mladenoff, D.J., D’Amato, A.W., Fassnacht, D.S.A., Padley, E., Martin, K.J. (2019). Do biological legacies moderate the effects of forest harvesting on soil microbial community composition and soil respiration. *For. Ecol. Manag.* 432, 298–308. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.09.020>
- Li, B.-B., Roley, S.S., Duncan, D.S., Guo, J., Quensen, J.F., Yu, H.-Q., Tiedje, J.M. (2021). Long-term excess nitrogen fertilizer increases sensitivity of soil microbial community to

- seasonal change revealed by ecological network and metagenome analyses. *Soil Biol Biochem* 160, 108349. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108349>
- Li, K., Han, X., Ni, R., Shi, G., de-Miguel, S., Li, C., Shen, W., Zhang, Y., Zhang, X. (2021). Impact of *Robinia pseudoacacia* stand conversion on soil properties and bacterial community composition in Mount Tai, China. *Forest Ecosystems* 8, 19. <https://doi.org/10.1186/s40663-021-00296-x>
- Liu, J., Yang, Z., Dang, P., Zhu, H., Gao, Y., Ha, V.N., Zhao, Z. (2018). Response of soil microbial community dynamics to *Robinia pseudoacacia* L. afforestation in the loess plateau: a chronosequence approach. *Plant Soil* 423, 327–338. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3516-2>
- Lladó, S., López-Mondéjar, R., Baldrian, P. (2017). Forest Soil Bacteria: Diversity, Involvement in Ecosystem Processes, and Response to Global Change. *Microbiol Mol Biol Rev* 81, e00063-16. <https://doi.org/10.1128/MMBR.00063-16>
- López-Mondéjar, R., Voříšková, J., Větrovský, T., Baldrian, P. (2015). The bacterial community inhabiting temperate deciduous forests is vertically stratified and undergoes seasonal dynamics. *Soil Biol Biochem* 87, 43–50. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.04.008>
- Ludwig, W., Schleifer, K.H. (1994). Bacterial phylogeny based on 16S and 23S rRNA sequence analysis. *FEMS Microbiol Rev* 15, 155–173. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.1994.tb00132.x>
- Lynch, M.D.J., Neufeld, J.D. (2015). Ecology and exploration of the rare biosphere. *Nat Rev Microbiol* 13, 217–229. <https://doi.org/10.1038/nrmicro3400>
- Ma, C., Zhang, W., Wu, M., Xue, Y., Ma, L., Zhou, J. (2013). Effect of aboveground intervention on fine root mass, production, and turnover rate in a Chinese cork oak (*Quercus variabilis* Blume) forest. *Plant Soil* 368, 201–214. <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1512-0>
- Madsen, E.L. (2008). *Environmental Microbiology*. Blackwell Publishing.
- Maillard, F., Leduc, V., Bach, C., Reichard, A., Fauchery, L., Saint-André, L., Zeller, B., Buée, M. (2019). Soil microbial functions are affected by organic matter removal in temperate deciduous forest. *Soil Biol Biochem* 133, 28–36. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.02.015>
- Maillard, F., Leduc, V., Bach, C., Thébault, E., Reichard, A., Morin, E., Saint-André, L., Zeller, B., Buée, M. (2023). Aboveground organic matter removal reshapes soil microbial functional group balance in temperate forests. *Appl Soil Ecol* 184, 104776. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2022.104776>
- Mailloux, R.J., Bériault, R., Lemire, J., Singh, R., Chénier, D.R., Hamel, R.D., Appanna, V.D. (2007). The Tricarboxylic Acid Cycle, an Ancient Metabolic Network with a Novel Twist. *PLOS ONE* 2, e690. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000690>
- Majer, A. (1973). Célállományok jellemzése, in: Danszky, I. (Ed.), *Erdőművelés - Irányelvek, Eljárások, Technológiák*. Mezőgazdasági Könyvkiadó Vállalat, Budapest, p. 926.
- Mardis, E.R. (2008). The impact of next-generation sequencing technology on genetics. *Trends Genet* 24, 133–141. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2007.12.007>

- Martinović, T., Kohout, P., López-Mondéjar, R., Algora Gallardo, C., Starke, R., Tomšovský, M., Baldrian, P. (2022). Bacterial community in soil and tree roots of *Picea abies* shows little response to clearcutting. *FEMS Microbiology Ecology* 98, fiac118. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiac118>
- McCulley, R.L., Archer, S.R., Boutton, T.W., Hons, F.M., Zuberer, D.A. (2004). Soil Respiration and Nutrient Cycling in Wooded Communities Developing in Grassland. *Ecology* 85, 2804–2817. <https://doi.org/10.1890/03-0645>
- Megyes, M., Borsodi, A.K., Árendás, T., Márialigeti, K. (2021a). Variations in the diversity of soil bacterial and archaeal communities in response to different long-term fertilization regimes in maize fields. *Appl Soil Ecol* 168, 104120. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2021.104120>
- Megyes, M., Borsodi, A.K., Árendás, T., Márialigeti, K. (2021b). Influence of fertilizers and cropping systems on soil bacterial diversity of long-term maize and wheat fields. *Acta Microbiologica et Immunologica Hungarica* 68, 96–97. <https://doi.org/10.1556/030.68.2021.001>
- Meylan, S., Porter, C.B.M., Yang, J.H., Belenky, P., Gutierrez, A., Lobritz, M.A., Park, J., Kim, S.H., Moskowitz, S.M., Collins, J.J. (2017). Carbon Sources Tune Antibiotic Susceptibility in *Pseudomonas aeruginosa* via Tricarboxylic Acid Cycle Control. *Cell Chem Biol* 24, 195–206. <https://doi.org/10.1016/j.chembiol.2016.12.015>
- Michéli, E., Fuchs, M., Hegymegi, P., Stefanovits, P. (2006). Classification of the Major Soils of Hungary and their Correlation with the World Reference Base for Soil Resources (WRB). *Agrokémia és Talajtan* 55, 19–28. <https://doi.org/10.1556/agrokem.55.2006.1.3>
- MSZ 20135:1999 (1999). A talaj oldható tápelemtartalmának meghatározása.
- MSZ 21470/2-81 (1981). Környezetvédelmi talajvizsgálatok.
- MSZ-08-0205:1978 (1978). A talaj fizikai és vízgazdálkodási tulajdonságainak vizsgálata.
- MSZ-08-0206-1:1978 (1978). A talaj egyes kémiai tulajdonságainak vizsgálata. Általános előírások. A talajminta előkészítése.
- MSZ-08-0206-2:1978 (1978). A talaj egyes kémiai tulajdonságainak vizsgálata. Laboratóriumi vizsgálatok. (pH-érték, szódában kifejezett fenoltalein lúgosság, vízben oldható összes só, hidrolitos (γ^1 -érték) és kicserélődési aciditás (γ^2 -érték)).
- MSZ-08-0210:1977 (1977). A talaj szerves szén tartalmának meghatározása.
- Mukherjee, S., Juottonen, H., Siivonen, P., Quesada, C.L., Tuomi, P., Pulkkinen, P., Yrjälä, K. (2014). Spatial patterns of microbial diversity and activity in an aged creosote-contaminated site. *The ISME Journal* 8, 2131–2142. <https://doi.org/10.1038/ismej.2014.151>
- Myrold, D.D., Zeglin, L.H., Jansson, J.K. (2014). The Potential of Metagenomic Approaches for Understanding Soil Microbial Processes. *Soil Sci. Soc. Am. j.* 78, 3–10. <https://doi.org/10.2136/sssaj2013.07.0287dgs>
- Nguyen, C. (2009). Rhizodeposition of Organic C by Plant: Mechanisms and Controls, in: Lichtfouse, E., Navarrete, M., Debaeke, P., Véronique, S., Alberola, C. (Eds.),

- Sustainable Agriculture. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 97–123. https://doi.org/10.1007/978-90-481-2666-8_9
- Oksanen, J., Simpson, G.L., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O’Hara, R.B., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., Caceres, M.D., Durand, S., Evangelista, H.B.A., FitzJohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M.O., Lahti, L., McGlenn, D., Ouellette, M.-H., Cunha, E.R., Smith, T., Stier, A., Braak, C.J.F.T., Weedon, J. (2022). *vegan: Community Ecology Package*.
- Oliver, D.P., Bramley, R.G.V., Riches, D., Porter, I., Edwards, J. (2013). Review: soil physical and chemical properties as indicators of soil quality in Australian viticulture: Indicators for soil quality. *Aust J Grape Wine Res* 19, 129–139. <https://doi.org/10.1111/ajgw.12016>
- Orwin, K.H., Buckland, S.M., Johnson, D., Turner, B.L., Smart, S., Oakley, S., Bardgett, R.D. (2010). Linkages of plant traits to soil properties and the functioning of temperate grassland. *J Ecol* 98, 1074–1083. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01679.x>
- Oulas, A., Pavlouidi, C., Polymenakou, P., Pavlopoulos, G.A., Papanikolaou, N., Kotoulas, G., Arvanitidis, C., Iliopoulos, I. (2015). Metagenomics: Tools and Insights for Analyzing Next-Generation Sequencing Data Derived from Biodiversity Studies. *Bioinform Biol Insights* 9, BBI.S12462. <https://doi.org/10.4137/BBI.S12462>
- Pascual, J.A., Garcia, C., Hernandez, T., Moreno, J.L., Ros, M. (2000). Soil microbial activity as a biomarker of degradation and remediation processes. *Soil Biol Biochem* 32, 1877–1883. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00161-9](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00161-9)
- Paul, E.A. (Ed.) (2015). *Soil microbiology, ecology and biochemistry*, Fourth edition. ed. Academic Press is an imprint of Elsevier, Waltham, MA.
- Pham, V.H.T., Kim, J. (2012). Cultivation of unculturable soil bacteria. *Trends in Biotechnology* 30, 475–484. <https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2012.05.007>
- Plassart, P., Prévost-Bouré, N.C., Uroz, S., Dequiedt, S., Stone, D., Creamer, R., Griffiths, R.I., Bailey, M.J., Ranjard, L., Lemanceau, P. (2019). Soil parameters, land use, and geographical distance drive soil bacterial communities along a European transect. *Sci Rep* 9, 605. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-36867-2>
- Prodan, A., Tremaroli, V., Brolin, H., Zwinderman, A.H., Nieuwdorp, M., Levin, E. (2020). Comparing bioinformatic pipelines for microbial 16S rRNA amplicon sequencing. *PLoS ONE* 15, e0227434. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0227434>
- QGIS.org (2023). QGIS Geographic Information System.
- Quast, C., Pruesse, E., Yilmaz, P., Gerken, J., Schweer, T., Yarza, P., Peplies, J., Glöckner, F.O. (2012). The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools. *Nucleic Acids Research* 41, D590–D596. <https://doi.org/10.1093/nar/gks1219>
- Quince, C., Walker, A.W., Simpson, J.T., Loman, N.J., Segata, N. (2017). Shotgun metagenomics, from sampling to analysis. *Nat Biotechnol* 35, 833–844. <https://doi.org/10.1038/nbt.3935>
- R Core Team (2022). *R: A language and environment for statistical computing*.

- Raghavendra, M., Sharma, M.P., Ramesh, A., Richa, A., Billore, S.D., Verma, R.K. (2020). Soil Health Indicators: Methods and Applications, in: Rakshit, A., Ghosh, S., Chakraborty, S., Philip, V., Datta, A. (Eds.), Soil Analysis: Recent Trends and Applications. Springer, Singapore, pp. 221–253. https://doi.org/10.1007/978-981-15-2039-6_13
- Ramond, E., Gesbert, G., Rigard, M., Dairou, J., Dupuis, M., Dubail, I., Meibom, K., Henry, T., Barel, M., Charbit, A. (2014). Glutamate Utilization Couples Oxidative Stress Defense and the Tricarboxylic Acid Cycle in *Francisella* Phagosomal Escape. PLOS Pathogens 10, e1003893. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1003893>
- Ranjan, K., Paula, F.S., Mueller, R.C., Jesus, E. da C., Cenciani, K., Bohannan, B.J.M., Nüsslein, K., Rodrigues, J.L.M. (2015). Forest-to-pasture conversion increases the diversity of the phylum Verrucomicrobia in Amazon rainforest soils. Front Microbiol 6, 779. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00779>
- Ranjard, L., Poly, F., Nazaret, S. (2000). Monitoring complex bacterial communities using culture-independent molecular techniques: application to soil environment. Research in Microbiology 151, 167–177. [https://doi.org/10.1016/S0923-2508\(00\)00136-4](https://doi.org/10.1016/S0923-2508(00)00136-4)
- Ranjard, L., Richaume, A. (2001). Quantitative and qualitative microscale distribution of bacteria in soil. Research in Microbiology 152, 707–716. [https://doi.org/10.1016/S0923-2508\(01\)01251-7](https://doi.org/10.1016/S0923-2508(01)01251-7)
- Ren, C., Wang, T., Xu, Y., Deng, J., Zhao, F., Yang, G., Han, X., Feng, Y., Ren, G. (2018). Differential soil microbial community responses to the linkage of soil organic carbon fractions with respiration across land-use changes. For. Ecol. Manag. 409, 170–178. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.11.011>
- Rognes, T., Flouri, T., Nichols, B., Quince, C., Mahé, F. (2016). VSEARCH: a versatile open source tool for metagenomics. PeerJ 4, e2584. <https://doi.org/10.7717/peerj.2584>
- Romanowicz, K.J., Freedman, Z.B., Upchurch, R.A., Argiroff, W.A., Zak, D.R. (2016). Active microorganisms in forest soils differ from the total community yet are shaped by the same environmental factors: the influence of pH and soil moisture. FEMS Microb Ecol 92, fiw149. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiw149>
- Roy, M.-È., Surget-Groba, Y., Delagrangé, S., Rivest, D. (2021). Legacies of forest harvesting on soil properties along a chronosequence in a hardwood temperate forest. For. Ecol. Manag. 496, 119437. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119437>
- Royston, J.P. (1982). Algorithm AS 181: The W Test for Normality. Applied Statistics 31, 176. <https://doi.org/10.2307/2347986>
- Sait, M., Davis, K.E.R., Janssen, P.H. (2006). Effect of pH on Isolation and Distribution of Members of Subdivision 1 of the Phylum Acidobacteria Occurring in Soil. Appl Environ Microbiol 72, 1852–1857. <https://doi.org/10.1128/AEM.72.3.1852-1857.2006>
- Savill, P.S. (2004). Temperate and mediterranean forests | Temperate Broadleaved Deciduous Forest, in: Burley, J. (Ed.), Encyclopedia of Forest Sciences. Elsevier, Oxford, pp. 1398–1403. <https://doi.org/10.1016/B0-12-145160-7/00179-4>
- Schloss, P.D., Westcott, S.L., Ryabin, T., Hall, J.R., Hartmann, M., Hollister, E.B., Lesniewski, R.A., Oakley, B.B., Parks, D.H., Robinson, C.J., Sahl, J.W., Stres, B., Thallinger, G.G., Van

- Horn, D.J., Weber, C.F. (2009). Introducing mothur: open-source, platform-independent, community-supported software for describing and comparing microbial communities. *Appl Environ Microbiol* 75, 7537–7541. <https://doi.org/10.1128/AEM.01541-09>
- Segura, C., Jiménez, M.N., Fernández-Ondoño, E., Navarro, F.B. (2021). Effects of Afforestation on Plant Diversity and Soil Quality in Semiarid SE Spain. *Forests* 12, 1730. <https://doi.org/10.3390/f12121730>
- Shapiro, S.S., Wilk, M.B. (1965). An Analysis of Variance Test for Normality (Complete Samples). *Biometrika* 52, 591–611.
- Shen, C., Ge, Y., Yang, T., Chu, H. (2017). Verrucomicrobial elevational distribution was strongly influenced by soil pH and carbon/nitrogen ratio. *J Soils Sediments* 17, 2449–2456. <https://doi.org/10.1007/s11368-017-1680-x>
- Siegenthaler, A., Skidmore, A.K., de Groot, G.A., Laros, I., Rousseau, M., Duan, Y. (2024). Temperate tree microbiomes: divergent soil and phyllosphere microbial communities share few but dominant taxa. *Plant Soil* 496, 319–340. <https://doi.org/10.1007/s11104-023-06364-1>
- Siles, J.A., Cajthaml, T., Filipová, A., Minerbi, S., Margesin, R. (2017). Altitudinal, seasonal and interannual shifts in microbial communities and chemical composition of soil organic matter in Alpine forest soils. *Soil Biol Biochem* 112, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.04.014>
- Simeone, M.C., Zhelev, P., Kandemir, G. (2019). EUFORGEN Technical Guidelines for genetic conservation and use of Turkey oak (*Quercus cerris*). European Forest Institute.
- Sitzia, T., Cierjacks, A., de Rigo, D., Caudullo, G. (2016). *Robinia pseudoacacia* in Europe: distribution, habitat, usage and threats, in: San-Miguel-Ayanz, J., de Rigo, D., Caudullo, G., Houston Durrant, T., Mauri, A. (Eds.), *European Atlas of Forest Tree Species*. Publ. Off. EU, Luxembourg, p. e014e79+.
- Sleator, R.D., Shortall, C., Hill, C. (2008). Metagenomics. *Lett Appl Microbiol* 47, 361–366. <https://doi.org/10.1111/j.1472-765X.2008.02444.x>
- Smenderovac, E., Webster, K., Caspersen, J., Hazlett, P., Morris, D., Basiliko, N. (2017). Does intensified boreal forest harvesting impact soil microbial community structure and function? *Can J For Res* 47. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2016-0468>
- Smercina, D.N., Evans, S.E., Friesen, M.L., Tiemann, L.K. (2019). To Fix or Not To Fix: Controls on Free-Living Nitrogen Fixation in the Rhizosphere. *Appl Environ Microbiol* 85, e02546-18. <https://doi.org/10.1128/AEM.02546-18>
- Šnajdr, J., Dobiášová, P., Urbanová, M., Petránková, M., Cajthaml, T., Frouz, J., Baldrian, P. (2013). Dominant trees affect microbial community composition and activity in post-mining afforested soils. *Soil Biol Biochem, Special Issue: Interactions of Soil Minerals with Organic Components and Microorganisms VII and Enzymes in the Environment IV* 56, 105–115. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.05.004>
- Soleimani, A., Hosseini, S.M., Massah Bavani, A.R., Jafari, M., Francaviglia, R. (2019). Influence of land use and land cover change on soil organic carbon and microbial activity in the

- forests of northern Iran. *CATENA* 177, 227–237.
<https://doi.org/10.1016/j.catena.2019.02.018>
- Soliman, T., Yang, S.-Y., Yamazaki, T., Jenke-Kodama, H. (2017). Profiling soil microbial communities with next-generation sequencing: the influence of DNA kit selection and technician technical expertise. *PeerJ* 5, e4178. <https://doi.org/10.7717/peerj.4178>
- Staley, J.T., Konopka, A. (1985). Measurement of in situ activities of nonphotosynthetic microorganisms in aquatic and terrestrial habitats. *Annu Rev Microbiol* 321–346.
<https://doi.org/10.1146/annurev.mi.39.100185.001541>
- Stanek, M., Kushwaha, P., Murawska-Włodarczyk, K., Stefanowicz, A.M., Babst-Kostecka, A. (2023). *Quercus rubra* invasion of temperate deciduous forest stands alters the structure and functions of the soil microbiome. *Geoderma* 430, 116328.
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2023.116328>
- Stark, J.M., Firestone, M.K. (1995). Mechanisms for soil moisture effects on activity of nitrifying bacteria. *Appl Environ Microbiol* 61, 218–221.
<https://doi.org/10.1128/aem.61.1.218-221.1995>
- Stefanovits, P. (1992). Talajtan. Mezőgazda Kiadó, Budapest.
- Stefanovits, P., Michéli, E. (2005). A talajok jelentősége a 21. században. MTA Társadalomkutató Központ, Budapest.
- Stefanowicz, A.M., Kapusta, P., Błońska, A., Kompała-Bąba, A., Woźniak, G. (2015). Effects of *Calamagrostis epigejos*, *Chamaenerion palustre* and *Tussilago farfara* on nutrient availability and microbial activity in the surface layer of spoil heaps after hard coal mining. *Ecological Engineering* 83, 328–337.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.06.034>
- Stefanowicz, A.M., Kapusta, P., Stanek, M., Rola, K., Zubek, S. (2022). Herbaceous plant species support soil microbial performance in deciduous temperate forests. *Sci Total Environ* 810, 151313. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.151313>
- Stefanowicz, A.M., Kapusta, P., Stanek, M., Rożek, K., Rola, K., Zubek, S. (2023). Herbaceous plant species and their combinations positively affect soil microorganisms and processes and modify soil physicochemical properties in a mesocosm experiment. *For. Ecol. Manag.* 532, 120826. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.120826>
- Struecker, J., Joergensen, R.G. (2015). Microorganisms and their substrate utilization patterns in topsoil and subsoil layers of two silt loams, differing in soil organic C accumulation due to colluvial processes. *Soil Biol Biochem* 91, 310–317.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.09.011>
- Sun, R., Zhang, P., Riggins, C.W., Zabaloy, M.C., Rodríguez-Zas, S., Villamil, M.B. (2019). Long-Term N Fertilization Decreased Diversity and Altered the Composition of Soil Bacterial and Archaeal Communities. *Agronomy* 9, 574.
<https://doi.org/10.3390/agronomy9100574>
- Szabó, I.M. (1992). Az általános talajtan biológiai alapjai. Magyar Mezőgazdasági Kiadó Kft., Budapest.

- Szili-Kovács, T. (2004). Szubsztrát indukált respiráció a talajban. *Agrokémia és Talajtan* 53, 195–214. <https://doi.org/10.1556/agrokem.53.2004.1-2.14>
- Szili-Kovács, T., Bárány Á., Füzy A., Takács T., Krett G., Kovács R., Borsodi A. (2017). Mikrobiális anyagcsere aktivitás-mintázat és mikorrhiza gomba kolonizáció elemzése három szikes tó melletti talaj rizoszférában. *Agrokem* 66, 149–164. <https://doi.org/10.1556/0088.2017.66.1.9>
- Szodfridt, I. (1967). Csertölgy, in: Keresztesi, B. (Ed.), *A Tölgyek*. Akadémiai Kiadó, Budapest, p. 658.
- Thoms, C., Gattinger, A., Jacob, M., Thomas, F.M., Gleixner, G. (2010). Direct and indirect effects of tree diversity drive soil microbial diversity in temperate deciduous forest. *Soil Biol Biochem* 42, 1558–1565. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.05.030>
- Thoms, C., Gleixner, G. (2013). Seasonal differences in tree species' influence on soil microbial communities. *Soil Biol Biochem* 66, 239–248. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.05.018>
- Torsvik, V., Goksøyr, J., Daae, F.L. (1990). High diversity in DNA of soil bacteria. *Appl Environ Microbiol* 56, 782–787.
- Torsvik, V., Øvreås, L. (2002). Microbial diversity and function in soil: from genes to ecosystems. *Curr Opin Microbiol* 5, 240–245. [https://doi.org/10.1016/S1369-5274\(02\)00324-7](https://doi.org/10.1016/S1369-5274(02)00324-7)
- Torsvik, V.L. (1980). Isolation of bacterial DNA from soil. *Soil Biol Biochem* 12, 15–21. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(80\)90097-8](https://doi.org/10.1016/0038-0717(80)90097-8)
- Tóth, B. (1967). Kocsányostölgy, in: Keresztesi, B. (Ed.), *A Tölgyek*. Akadémiai Kiadó, Budapest, p. 658.
- Tozer, D.C., Burke, D.M., Nol, E., Elliott, K.A. (2010). Short-term effects of group-selection harvesting on breeding birds in a northern hardwood forest. *For. Ecol. Manag.* 259, 1522–1529. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.01.028>
- Tringe, S.G., Hugenholtz, P. (2008). A renaissance for the pioneering 16S rRNA gene. *Curr Opin Microbiol* 11, 442–446. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2008.09.011>
- Tsilingiridis, G., Papakostas, K. (2014). Investigating the relationship between air and ground temperature variations in shallow depths in northern Greece. *Energy* 73, 1007–1016. <https://doi.org/10.1016/j.energy.2014.07.004>
- Ujvári, G., Borsodi, A.K., Megyes, M., Mucsi, M., Szili-Kovács, T., Szabó, A., Szalai, Z., Jakab, G., Márialigeti, K. (2020). Comparison of Soil Bacterial Communities from Juvenile Maize Plants of a Long-Term Monoculture and a Natural Grassland. *Agronomy* 10, 341. <https://doi.org/10.3390/agronomy10030341>
- USDA (1951). Soil survey manual. U.S. Department of Agriculture.
- van Elsas, J.D., Boersma, F.G.H. (2011). A review of molecular methods to study the microbiota of soil and the mycosphere. *Eur J Soil Biol* 47, 77–87. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2010.11.010>

- Vandamme, P., Sutcliffe, I. (2021). Out with the old and in with the new: time to rethink twentieth century chemotaxonomic practices in bacterial taxonomy. *Int J Syst Evol Microbiol* 71, 005127. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.005127>
- Várallyay, Gy. (2002). A mezőgazdasági vízgazdálkodás talajtani alapjai. Egyetemi jegyzet. FVM Vízgazd. Osztály, Budapest-Gödöllő.
- Venter, J.C., Remington, K., Heidelberg, J.F., Halpern, A.L., Rusch, D., Eisen, J.A., Wu, D., Paulsen, I., Nelson, K.E., Nelson, W., Fouts, D.E., Levy, S., Knap, A.H., Lomas, M.W., Nealson, K., White, O., Peterson, J., Hoffman, J., Parsons, R., Baden-Tillson, H., Pfannkoch, C., Rogers, Y.-H., Smith, H.O. (2004). Environmental Genome Shotgun Sequencing of the Sargasso Sea. *Science* 304, 66–74. <https://doi.org/10.1126/science.1093857>
- Wang, Q., Garrity, G.M., Tiedje, J.M., Cole, J.R. (2007). Naïve Bayesian Classifier for Rapid Assignment of rRNA Sequences into the New Bacterial Taxonomy. *Appl Environ Microbiol* 73, 5261–5267. <https://doi.org/10.1128/AEM.00062-07>
- Ward, D.M., Weller, R., Bateson, M.M. (1990). 16S rRNA sequences reveal numerous uncultured microorganisms in a natural community. *Nature* 345, 63–65. <https://doi.org/10.1038/345063a0>
- West, A.W., Sparling, G.P. (1986). Modifications to the substrate-induced respiration method to permit measurement of microbial biomass in soils of differing water contents. *J Microbiol Methods* 5, 177–189. [https://doi.org/10.1016/0167-7012\(86\)90012-6](https://doi.org/10.1016/0167-7012(86)90012-6)
- Westcott, S.L., Schloss, P.D. (2017). OptiClust, an Improved Method for Assigning Amplicon-Based Sequence Data to Operational Taxonomic Units. *mSphere* 2, e00073-17. <https://doi.org/10.1128/mSphereDirect.00073-17>
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*, 2nd ed. ed. se R! Springer International Publishing: Imprint: Springer, Cham. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4>
- Wickham, H., François, R., Henry, L., Müller, K., Vaughan, D., Software, P., PBC (2023). *dplyr: A Grammar of Data Manipulation*.
- Woese, C. (1987). Bacterial Evolution. *Microbiol Rev* 51, 221–271. <https://doi.org/10.1128/mr.51.2.221-271.1987>
- Woese, C.R., Fox, G.E. (1977). Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: The primary kingdoms. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 74, 5088–5090. <https://doi.org/10.1073/pnas.74.11.5088>
- Wommack, K.E., Bhavsar, J., Ravel, J. (2008). Metagenomics: Read Length Matters. *Appl Environ Microbiol* 74, 1453–1463. <https://doi.org/10.1128/AEM.02181-07>
- Wu, R., Cheng, X., Han, H. (2019). The Effect of Forest Thinning on Soil Microbial Community Structure and Function. *Forests* 10, 352. <https://doi.org/10.3390/f10040352>
- Wu, S.-H., Huang, B.-H., Huang, C.-L., Li, G., Liao, P.-C. (2018). The Aboveground Vegetation Type and Underground Soil Property Mediate the Divergence of Soil Microbiomes and the Biological Interactions. *Microbial Ecology* 75. <https://doi.org/10.1007/s00248-017-1050-7>

- Xu, Y., Wang, T., Li, H., Ren, C., Chen, J., Yang, G., Han, X., Feng, Y., Ren, G., Wang, X. (2019). Variations of soil nitrogen-fixing microorganism communities and nitrogen fractions in a *Robinia pseudoacacia* chronosequence on the Loess Plateau of China. CATENA 174, 316–323. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2018.11.009>
- Yang, J., Lan, L., Jin, Y., Yu, N., Wang, D., Wang, E. (2022). Mechanisms underlying legume–rhizobium symbioses. J Int Plant Biol 64, 244–267. <https://doi.org/10.1111/jipb.13207>
- Yang, Q., Zheng, F., Jia, X., Liu, P., Dong, S., Zhang, J., Zhao, B. (2020). The combined application of organic and inorganic fertilizers increases soil organic matter and improves soil microenvironment in wheat-maize field. J Soils Sediments 20, 2395–2404. <https://doi.org/10.1007/s11368-020-02606-2>

XII. MELLÉKLETEK

1. melléklet: A vizsgált erdőállományokat magába foglaló erdőtömb elhelyezkedése három különböző felvételi időszakban [Jelmagyarázat: A – második katonai felmérés, Magyar Királyság (1819-1869); B - Magyarország katonai felmérése (1941); C - Google műholdkép (2022.07.01)].
Források: <https://maps.arcanum.com/hu/> és <https://erdoterkep.nebih.gov.hu/>.



2. melléklet: A vizsgált erdőállományok botanikai felvételezése, 2019-2021 években. Jelmagyarázat: ET1: fiatal tölgyes erdőállomány; EA1: akácos erdőállomány; ET2: ET2 tölgyes erdőállomány; A szint: lombkoronaszint; B szint: cserjeszint; C szint: gyepszint.

	ET1			ET2			EA1		
	2019	2020	2021	2019	2020	2021	2019	2020	2021
A szint									
<i>Celtis occidentalis</i> L.									x
<i>Fraxinus excelsior</i>							x	x	x
<i>Quercus cerris</i>		x							
<i>Robinia pseudoacacia</i>							x	x	x
B szint									
<i>Acer pseudoplatanus</i>	x	x	x						
<i>Berberis vulgaris</i> L.		x							
<i>Celtis occidentalis</i>	x	x	x						
<i>Clematis vitalba</i>		x	x						
<i>Crataegus monogyna</i>		x							
<i>Fraxinus angustifolius</i>	x	x	x	x	x				
<i>Fraxinus excelsior</i>			x	x		x	x		
<i>Fraxinus ornus</i>				x	x	x			
<i>Ligustrum vulgare</i> L.		x	x						
<i>Prunus serotina</i>	x	x	x						
<i>Quercus cerris</i>	x	x	x						
<i>Quercus petraea</i>				x		x			
<i>Quercus robur</i>	x	x	x		x				
<i>Rhamnus catharticus</i>	x		x						
<i>Robinia pseudoacacia</i>	x	x	x			x		x	x
<i>Rosa canina</i>	x	x	x						
<i>Sambucus nigra</i>			x				x	x	x
<i>Ulmus minor</i> Mill.		x	x						
C szint									
<i>Acer campestre</i> L.						x			
<i>Acer pseudoplatanus</i>	x	x							
<i>Agropyron repens</i>	x	x	x						
<i>Ailanthus altissima</i> (Mill.) Swingle						x			
<i>Ajuga chamaepytis</i>	x				x	x			
<i>Alliaria petiolata</i>				x					
<i>Amaranthus blitoides</i>				x					
<i>Amaranthus chlorostachys</i>				x					
<i>Amaranthus retroflexus</i>				x	x				
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>				x					
<i>Anagallis arvensis</i>				x	x				
<i>Arctium lappa</i>	x			x	x	x		x	x
<i>Arenaria serpyllifolia</i> L.						x			

	ET1			ET2			EA1		
	2019	2020	2021	2019	2020	2021	2019	2020	2021
<i>Asclepias syriaca</i> L.					X	X			
<i>Ballota nigra</i>					X	X	X	X	X
<i>Bilderdykia convolvulus</i>				X		X			
<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) R. et Sch.						X			
<i>Brassica oleracea</i> L.			X						
<i>Bromus sterilis</i>	X			X	X	X	X	X	X
<i>Calamagrostis epigeios</i>	X	X	X		X	X			
<i>Cannabis sativa</i>				X					
<i>Capsella bursa-pastoris</i>				X		X			
<i>Carduus acanthoides</i>	X	X	X	X	X	X			
<i>Carex pairae</i>	X		X		X	X		X	X
<i>Celtis occidentalis</i>	X	X	X	X	X	X			
<i>Chaenorrhinum minus</i>				X					
<i>Chenopodium album</i>				X	X	X			
<i>Chenopodium hybridum</i>				X					
<i>Cirsium arvense</i>	X	X	X	X	X	X			
<i>Cirsium vulgare</i>	X	X	X		X	X			
<i>Clematis vitalba</i>	X	X	X		X	X	X	X	X
<i>Consolida regalis</i> S. F. Gray					X	X			
<i>Convolvulus arvensis</i>	X	X	X	X	X	X			
<i>Conyza canadensis</i>	X			X	X	X			
<i>Crataegus monogyna</i>	X								
<i>Crepis pulchra</i> L.					X				
<i>Cynodon dactylon</i>				X					
<i>Cynoglossum officinale</i>				X	X				
<i>Echinochloa crus-galli</i>				X					
<i>Epilobium obscurum</i> Schreb.					X	X			
<i>Euphorbia cyparissias</i>	X	X	X	X		X			
<i>Falcaria vulgaris</i> Bernh.			X						
<i>Fraxinus angustifolius</i>		X			X				
<i>Fraxinus excelsior</i> L.								X	X
<i>Fraxinus ornus</i> L.						X			
<i>Galium aparine</i>	X	X	X	X		X	X	X	X
<i>Geum urbanum</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Hieracium sabaudum</i>				X					
<i>Hypericum hirsutum</i> L.						X			
<i>Inula conyza</i>	X		X		X	X			
<i>Juglans nigra</i>	X	X	X						
<i>Lactuca quercina</i>			X				X		X
<i>Lactuca serriola</i>		X	X	X	X			X	

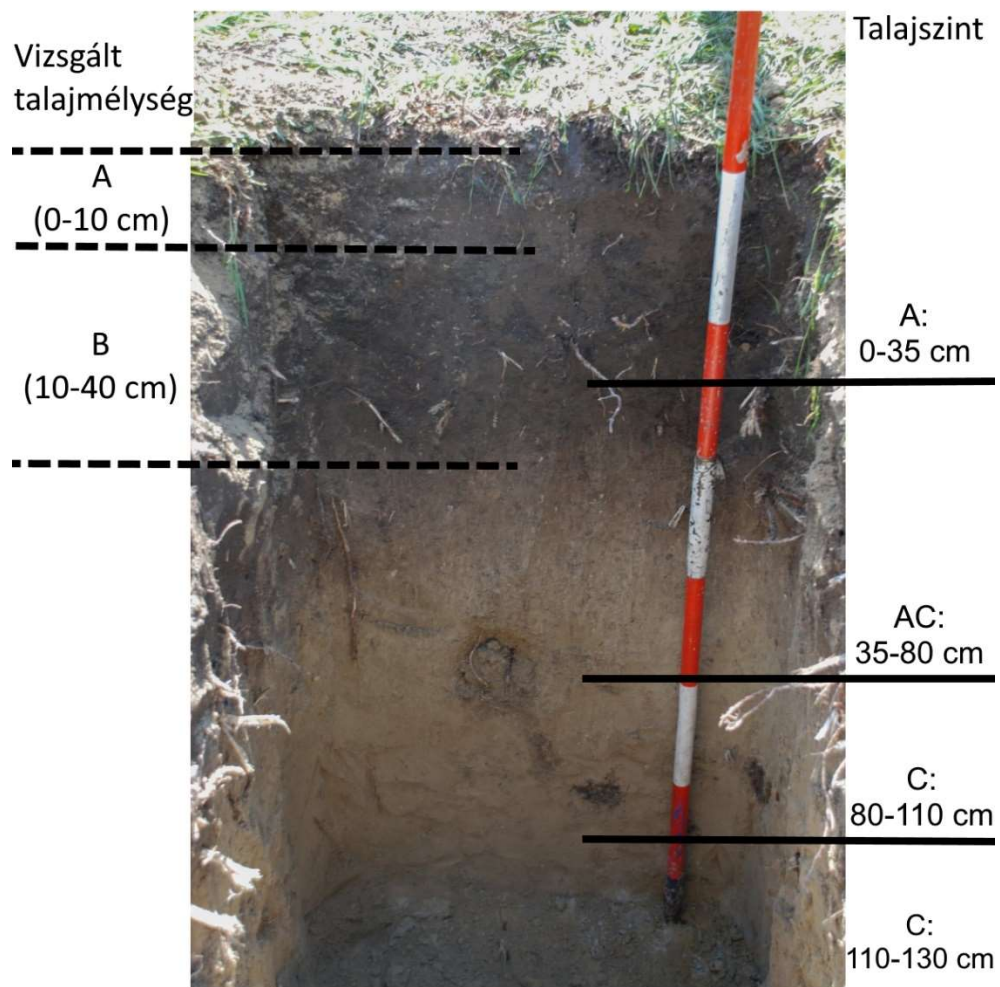
	ET1			ET2			EA1		
	2019	2020	2021	2019	2020	2021	2019	2020	2021
<i>Lamium purpureum</i>				X					
<i>Lathyrus tuberosus</i>	X		X			X			
<i>Leonurus cardiaca</i>	X			X	X	X			
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.							X		
<i>Lithospermum officinale</i> L.		X	X						
<i>Matricaria maritima</i> L. subsp. <i>inodora</i> (L.) Soó			X		X	X			
<i>Medicago lupulina</i>				X					
<i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke		X	X						
<i>Melica transilvanica</i>	X								
<i>Morus alba</i> L.							X		
<i>Oryzopsis virescens</i>				X	X	X			
<i>Panicum miliaceum</i>				X					
<i>Physalis alkekengi</i> L.									X
<i>Picris hieracioides</i>	X				X	X			
<i>Plantago major</i> L.					X				
<i>Poa nemoralis</i>				X	X	X			X
<i>Poa pratensis</i>	X	X	X		X				
<i>Populus</i> sp.					X				
<i>Portulaca oleracea</i>				X					
<i>Prunus serotina</i>		X							
<i>Prunus spinosa</i>	X	X	X		X				
<i>Quercus cerris</i>	X	X	X			X			X
<i>Quercus robur</i>		X	X						
<i>Reseda lutea</i>	X	X	X		X				
<i>Rhamnus catharticus</i>		X							
<i>Robinia pseudoacacia</i>				X	X				
<i>Rosa canina</i>				X	X				
<i>Rubus caesius</i>		X	X				X	X	X
<i>Rubus fruticosus</i>	X								
<i>Rumex patientia</i> L.						X			
<i>Rumex</i> sp.					X				
<i>Senecio vulgaris</i>				X					
<i>Solanum nigrum</i>				X	X				
<i>Solidago canadensis</i>				X	X	X			
<i>Sonchus oleraceus</i>	X			X					
<i>Sorghum halepense</i> (L.) Pers.					X	X			
<i>Stenactis strigosa</i>	X				X	X			
<i>Taraxacum officinale</i>		X		X				X	
<i>Torilis japonica</i> (Houtt.) DC. s.str.					X				
<i>Tragopogon dubius</i> Scop.		X	X						

	ET1			ET2			EA1		
	2019	2020	2021	2019	2020	2021	2019	2020	2021
<i>Urtica dioica</i>							x	x	x
<i>Verbascum lychnitis</i> L.					x				
<i>Verbena officinalis</i> L.					x	x			
<i>Viola arvensis</i>				x					
<i>Vulpia myuros</i> (L.) C. C. Gmel.							x		

3. melléklet: Az erdőállományokban gyűjtött talajminták kódolása, valamint a mintagyűjtések időpontjai. Jelmagyarázat: ET1: fiatal tölgyes erdőállomány; EA1: akácos erdőállomány; ET2: ET2 tölgyes erdőállomány; A: 0–10 cm talajmélység; B: 10–40 cm talajmélység; mintavétel időpontja (ééhh).

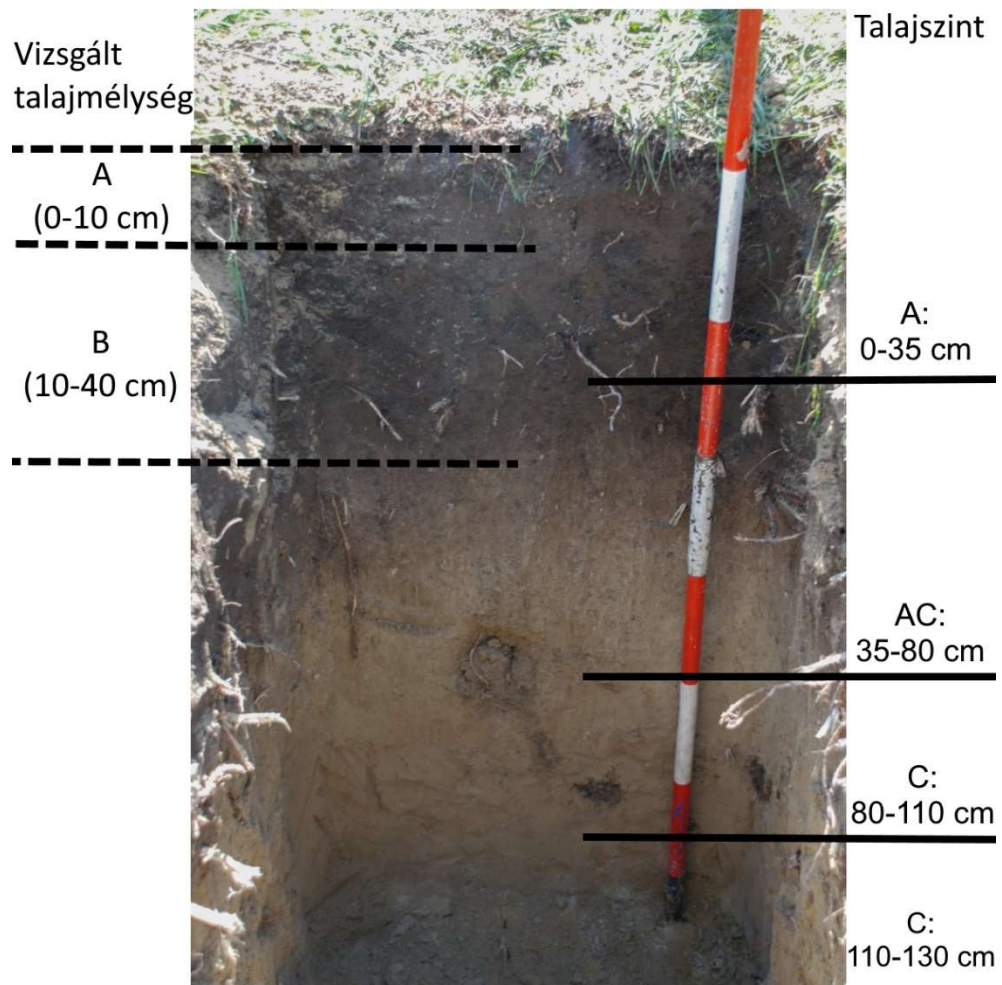
Dátum	Erdőállományok		
	Fiatal tölgyes	Akácos	Idős tölgyes
2018. március 31.	ET1A1803	EA1A1803	ET2A1803
	ET1B1803	EA1B1803	ET2B1803
2018. május 25.	ET1A1805	EA1A1805	ET2A1805
	ET1B1805	EA1B1805	ET2B1805
2018. június 27.	ET1A1806	EA1A1806	ET2A1806
	ET1B1806	EA1B1806	ET2B1806
2018. augusztus 27.	ET1A1808	EA1A1808	ET2A1808
	ET1B1808	EA1B1808	ET2B1808
2018. október 17.	ET1A1810	EA1A1810	ET2A1810
	ET1B1810	EA1B1810	ET2B1810
2019. április 26.	ET1A1904	EA1A1904	ET2A1904
	ET1B1904	EA1B1904	ET2B1904
2019. június 05.	ET1A1906	EA1A1906	ET2A1906
	ET1B1906	EA1B1906	ET2B1906
2019. július 09.	ET1A1907	EA1A1907	ET2A1907
	ET1B1907	EA1B1907	ET2B1907
2019. szeptember 16.	ET1A1909	EA1A1909	ET2A1909
	ET1B1909	EA1B1909	ET2B1909
2019. október 15.	ET1A1910	EA1A1910	ET2A1910
	ET1B1910	EA1B1910	ET2B1910
2020. április 27.	ET1A2004	EA1A2004	ET2A2004
	ET1B2004	EA1B2004	ET2B2004
2020. július 07.	ET1A2007	EA1A2007	ET2A2007
	ET1B2007	EA1B2007	ET2B2007
2020. október 06.	ET1A2010	EA1A2010	ET2A2010
	ET1B2010	EA1B2010	ET2B2010
2021. május 11.	ET1A2105	EA1A2105	ET2A2105
	ET1B2105	EA1B2105	ET2B2105
2021. július 26.	ET1A2107	EA1A2107	ET2A2107
	ET1B2107	EA1B2107	ET2B2107
2021. október 18.	ET1A2110	EA1A2110	ET2A2110
	ET1B2110	EA1B2110	ET2B2110

4. melléklet: Talajszelvény - Fiatal tölgyes erdőállomány (ET1), Ráckeresztúr, erdőrészlet azonosító: 6/E. Jelmagyarázat: A, AC, C: talajszelvény helyszíni vizsgálata során megállapított talajszintek; a vizsgálatokkal érintett talajmélységek: A: 0-10 cm; B: 10-40 cm.



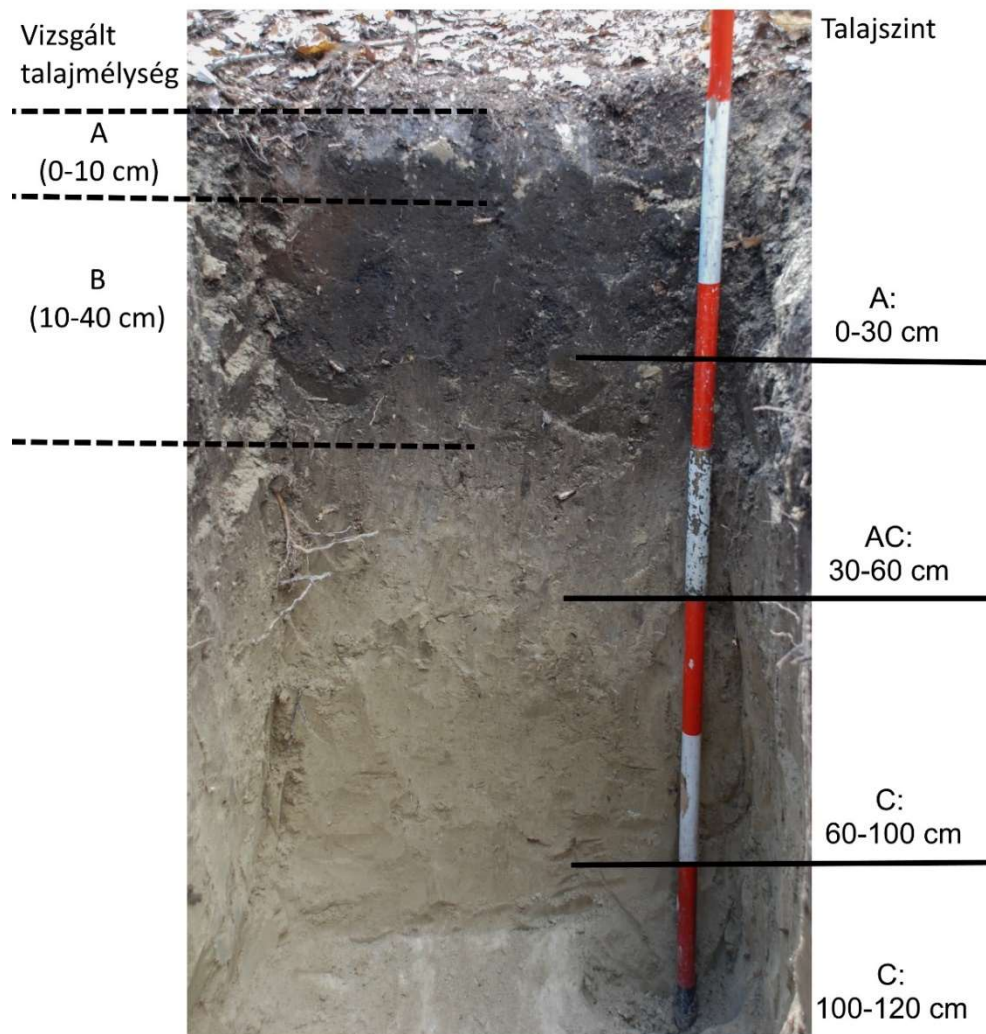
Fotó: Benke Attila

Talajszelvény - Akácos erdőállomány (EA1), Martonvásár, erdőrészlet azonosító: 30/E.
Jelmagyarázat: A, AC, C: talajszelvény helyszíni vizsgálata során megállapított talajsintek; a vizsgálatokkal érintett talajmélységek: A: 0-10 cm; B: 10-40 cm.



Fotó: Benke Attila

Talajszelvény - ET2 tölgyes erdőállomány (ET2), Ráckeresztúr, erdőrészlet azonosító: 5/C1.
Jelmagyarázat: A, AC, C: talajszelvény helyszíni vizsgálata során megállapított talajszintek; a vizsgálatokkal érintett talajmélységek: A: 0-10 cm; B: 10-40 cm.



Fotó: Benke Attila

5. melléklet: A mezőgazdasági tartamkísérlet területekről származó talajminták adatai. Jelmagyarázat: A1: trágyázatlan kukorica monokultúra; B1: kukorica monokultúra szerves és szervesetlen trágyázással; D1: kukorica monokultúra szervesetlen trágyázással; A5: trágyázatlan kukorica-őszi búza dikultúra; B5: kukorica-őszi búza dikultúra szerves és szervesetlen trágyázással; D5: kukorica-őszi búza dikultúra szervesetlen trágyázással; FL: bolygatatlan gyep; M: kukorica monokultúra; W: kukorica-őszi búza dikultúra; mintavétel ideje: ééhh; NPK: szervesetlen műtrágya (nitrogén, foszfor, kálium); IT: szerves istállótrágya; BBCH: gabonafélék fenológiai fázisainak nemzetközi besorolása (Megyes és mtsai., 2021a, 2021b).

Mintakód	Trágyázás	Termesztés	Mintavétel ideje	Növekedési fázis
A1-M-1803	Nincs	Kukorica monokultúra	2018. március	szántott
A1-M-1805	Nincs	Kukorica monokultúra	2018. május	BBCH 14-15
A1-M-1806	Nincs	Kukorica monokultúra	2018. június	BBCH 65
A1-M-1808	Nincs	Kukorica monokultúra	2018. augusztus	BBCH 87
A1-M-1810	Nincs	Kukorica monokultúra	2018. október	aratott
B1-M-1803	NPK-IT	Kukorica monokultúra	2018. március	szántott
B1-M-1805	NPK-IT	Kukorica monokultúra	2018. május	BBCH 14-15
B1-M-1806	NPK-IT	Kukorica monokultúra	2018. június	BBCH 65
B1-M-1808	NPK-IT	Kukorica monokultúra	2018. augusztus	BBCH 87
B1-M-1810	NPK-IT	Kukorica monokultúra	2018. október	aratott
D1-M-1803	NPK	Kukorica monokultúra	2018. március	szántott
D1-M-1805	NPK	Kukorica monokultúra	2018. május	BBCH 14-15
D1-M-1806	NPK	Kukorica monokultúra	2018. június	BBCH 65
D1-M-1808	NPK	Kukorica monokultúra	2018. augusztus	BBCH 87
D1-M-1810	NPK	Kukorica monokultúra	2018. október	aratott
A5-W-1803	Nincs	Kukorica-búza dikultúra	2018. március	BBCH 12-13
A5-W-1805	Nincs	Kukorica-búza dikultúra	2018. május	BBCH 75
A5-W-1806	Nincs	Kukorica-búza dikultúra	2018. június	BBCH 89
A5-W-1808	Nincs	Kukorica-búza dikultúra	2018. augusztus	aratott, szántott
A5-W-1810	Nincs	Kukorica-búza dikultúra	2018. október	aratott, szántott
B5-W-1803	NPK-IT	Kukorica-búza dikultúra	2018. március	BBCH 12-13
B5-W-1805	NPK-IT	Kukorica-búza dikultúra	2018. május	BBCH 75
B5-W-1806	NPK-IT	Kukorica-búza dikultúra	2018. június	BBCH 89
B5-W-1808	NPK-IT	Kukorica-búza dikultúra	2018. augusztus	aratott, szántott
B5-W-1810	NPK-IT	Kukorica-búza dikultúra	2018. október	aratott, szántott
D5-W-1803	NPK	Kukorica-búza dikultúra	2018. március	BBCH 12-13
D5-W-1805	NPK	Kukorica-búza dikultúra	2018. május	BBCH 75
D5-W-1806	NPK	Kukorica-búza dikultúra	2018. június	BBCH 89
D5-W-1808	NPK	Kukorica-búza dikultúra	2018. augusztus	aratott, szántott
D5-W-1810	NPK	Kukorica-búza dikultúra	2018. október	aratott, szántott
FL-1803	Nincs	Gyep	2018. március	-
FL-1805	Nincs	Gyep	2018. május	-
FL-1806	Nincs	Gyep	2018. június	-
FL-1808	Nincs	Gyep	2018. augusztus	-
FL-1810	Nincs	Gyep	2018. október	-

6. melléklet: A mintavételi időszakok napi átlaghőmérséklete (°C) a 2018-2021 évben. Rövidítések: ADT5: a mintavételek előtti öt nap napi átlaghőmérséklete (a mintavétel napját is beleszámoltuk).

Év	Hónap	ADT5
2018	Március	8,0
	Május	19,6
	Június	16,0
	Augusztus	20,3
	Október	12,2
2019	Április	15,5
	Június	20,4
	Július	21,4
	Szeptember	18,0
2020	Október	12,6
	Július	21,9
	Október	15,9
2021	Május	13,5
	Július	22,8
	Október	6,5

7. melléklet: A 2018. évi mintasor összefoglaló táblázata. A 16S rRNS amplikon szekvenálással kapott szekvenciaszám, Good-féle lefedettség index, bakteriális OTU szám, fajszámbecslő- és diverzitás indexek. Szekvenciaszámnál a zárójelben az adott könyvtárból származó összes szekvencia száma található. Fajszámbecslő- és diverzitás indexek esetében a zárójelben a becült index konfidenciaintervallumának alsó és felső korlátja található. Jelmagyarázat: ET1: fiatal tölgyes erdőállomány; EA1: akácos erdőállomány; ET2: ET2 tölgyes erdőállomány; A: 0–10 cm talajmélység; B: 10–40 cm talajmélység; dátum: ééhh.

Mintakód	Szekvencia-szám	Good-féle lefedettség (%)	S _{obs} OTU-k száma	Fajszámbecslő indexek		Diverzitás indexek	
				Chao1	ACE	Inverz Simpson (1/D)	Shannon
ET1A1803	9879 (34294)	96	986	1364,8 (1273,4; 1485,4)	1378,6 (1301,5; 1474,5)	107,2 (102,6; 112,2)	5,55 (5,52; 5,58)
ET1B1803	9879 (42604)	95	1223	1891 (1749,4; 2070,7)	2254,8 (2133,3; 2392,6)	180,5 (172,8; 188,9)	5,96 (5,93; 5,99)
ET1A1805	9879 (38510)	95	1223	1818 (1692,5; 1977,1)	1832 (1727,5; 1958,1)	138,6 (132,2; 145,5)	5,85 (5,81; 5,88)
ET1B1805	9879 (38805)	97	948	1300,9 (1212,9; 1418,4)	1315,1 (1240,9; 1408,2)	99,9 (94,8; 105,7)	5,58 (5,55; 5,61)
ET1A1806	9879 (35738)	95	1184	1774,9 (1646,2; 1939,5)	2053,5 (1944,5; 2178,2)	143,3 (136,1; 151,3)	5,88 (5,85; 5,91)
ET1B1806	9879 (36203)	96	1068	1453,5 (1362,8; 1572,2)	1478,2 (1399,9; 1574,9)	113,1 (107,1; 119,8)	5,73 (5,7; 5,77)
ET1A1808	9879 (29409)	96	1183	1612,4 (1516,2; 1736,3)	1653,2 (1567,9; 1757,2)	182,4 (173,1; 192,8)	6,0 (5,98; 6,04)
ET1B1808	9879 (38875)	96	1028	1453,1 (1351,5; 1586,4)	1458,5 (1375,5; 1561,4)	138,9 (132,7; 145,7)	5,76 (5,73; 5,78)
ET1A1810	9879 (22659)	95	1259	1740,1 (1638,4; 1868,9)	1802,7 (1708,9; 1915,9)	131,9 (124; 141,1)	5,92 (5,89; 5,96)
ET1B1810	9879 (9879)	98	744	924,4 (873,6; 995,2)	1007,2 (946,6; 1086,1)	83,6 (79,8; 87,7)	5,26 (5,24; 5,29)
EA1A1803	9879 (31010)	95	1200	1803,1 (1677,4; 1961,9)	2258,6 (2132,7; 2401,4)	118,8 (113,4; 124,8)	5,74 (5,71; 5,77)
EA1B1803	9879 (79519)	95	1372	1991,5 (1863,2; 2153,3)	1954,6 (1857,4; 2071,1)	217,6 (207,4; 228,9)	6,19 (6,16; 6,22)
EA1A1805	9879 (38008)	94	1585	2176,1 (2062,3; 2316,9)	2249 (2146,3; 2370,6)	236,4 (222,5; 252,2)	6,38 (6,36; 6,42)
EA1B1805	9879 (44816)	95	1525	1794,4 (1693,4; 1922,9)	1807,4 (1723,8; 1908,6)	231,4 (220,2; 243,7)	6,21 (6,18; 6,24)
EA1A1806	9879 (29762)	94	1340	2073,9 (1925,9; 2259,1)	2532,5 (2400,5; 2681)	179,9 (171,1; 189,8)	6,07 (6,04; 6,1)
EA1B1806	9879 (26768)	94	1421	1997,2 (1882,9; 2139,9)	2102,8 (1993; 2233,6)	214,7 (203,9; 226,5)	6,2 (6,17; 6,23)
EA1A1808	9879 (22171)	95	1267	1742 (1641,4; 1869,7)	2159,6 (2050,2; 2284,3)	216,3 (206,6; 226,8)	6,11 (6,08; 6,14)
EA1B1808	9879 (34085)	94	1338	1988,3 (1858,1; 2151,2)	2528,1 (2395,5; 2677,2)	180,9 (170,3; 193,1)	6,09 (6,06; 6,12)
EA1A1810	9879 (27871)	95	1366	1865,2 (1763,2; 1993,4)	1942 (1846,1; 2057,2)	171,1 (162,9; 180,2)	6,08 (6,04; 6,11)
EA1B1810	9879 (35513)	95	1324	1874,3 (1760,9; 2017,2)	1930,5 (1829,7; 2051,4)	152,6 (142,9; 163,6)	6,03 (6,0; 6,06)
ET2A1803	9879 (38234)	96	976	1496,1 (1371,3; 1660,2)	1671,1 (1574,5; 1783,2)	105,6 (100,9; 110,7)	5,54 (5,51; 5,57)
ET2B1803	9879 (39988)	97	923	1243,7 (1160,5; 1356,1)	1238,9 (1172,6; 1322,8)	147,2 (141,2; 153,6)	5,71 (5,68; 5,74)
ET2A1805	9879 (45680)	97	932	1273,5 (1186,6; 1389,9)	1269,5 (1200,2; 1356,6)	76,2 (72,1; 80,8)	5,47 (5,43; 5,5)
ET2B1805	9879 (57500)	97	939	1343,9 (1243,1; 1478,1)	1326,1 (1248,2; 1423,6)	89,7 (85,2; 94,7)	5,49 (5,46; 5,53)
ET2A1806	9879 (45257)	95	1319	2007,8 (1865,8; 2186,6)	2294,3 (2177,8; 2426,4)	123,6 (116,5; 131,6)	5,95 (5,92; 5,98)

Mintakód	Szekvencia-szám	Good-féle lefedettség (%)	S _{obs} OTU-k száma	Fajszámbecslő indexek		Diverzitás indexek	
				Chao1	ACE	Inverz Simpson (1/D)	Shannon
ET2B1806	9879 (33148)	96	1156	1668,2 (1554,7; 1814)	1668,2 (1575,8; 1780,9)	128,9 (122,4; 136)	5,82 (5,78; 5,85)
ET2A1808	9879 (44498)	95	1222	1683 (1584,5; 1808,3)	1749,1 (1657,5; 1860,1)	38,1 (35,4; 41,1)	5,52 (5,47; 5,55)
ET2B1808	9879 (28667)	97	880	1324,1 (1213,1; 1472,2)	1523,2 (1429,6; 1632,6)	23,1 (21,6; 24,8)	5,01 (4,97; 5,06)
ET2A1810	9879 (38852)	97	901	1275,9 (1183,4; 1398,9)	1302,9 (1222,3; 1403,8)	35,9 (33,8; 38,3)	5,09 (5,05; 5,13)
ET2B1810	9879 (47797)	96	1048	1603,1 (1475,5; 1768,9)	1862,1 (1755,3; 1984,9)	98,6 (93,4; 104,3)	5,62 (5,59; 5,65)

8. melléklet: A 2019. évi mintasor összefoglaló táblázata. A 16S rRNS amplikon szekvenálással kapott szekvenciaszám, Good-féle lefedettség index, bakteriális OTU szám, fajszámbecslő- és diverzitás indexek. Szekvenciaszámnál a zárójelben az adott könyvtárból származó összes szekvencia száma található. Fajszámbecslő- és diverzitás indexek esetében a zárójelben a becült index konfidenciaintervallumának alsó és felső korlátja található. Jelmagyarázat: ET1: fiatal tölgyes erdőállomány; EA1: akácós erdőállomány; ET2: ET2 tölgyes erdőállomány; A: 0–10 cm talajmélység; B: 10–40 cm talajmélység; dátum: ééhh.

Mintakód	Szekvencia-szám	Good-féle lefedettség (%)	Sobs OTU-k száma	Fajszámbecslő indexek		Diverzitás indexek	
				Chao1	ACE	Inverz Simpson (1/D)	Shannon
ET1A1904	29384 (43527)	98	1929	2251,2 (2185,1; 2334,3)	2364,3 (2293,4; 2448,9)	149,2 (144,7; 154,1)	6,07 (6,05; 6,09)
ET1B1904	29384 (52080)	98	1642	2021,9 (1940; 2126,4)	2071,6 (1997,5; 2161,1)	144,6 (140,9; 148,5)	5,91 (5,89; 5,93)
ET1A1906	29384 (35300)	99	1750	1940,1 (1896,3; 1997,1)	2073,5 (2016,3; 2143,2)	163,4 (158,9; 168,1)	6,01 (5,99; 6,03)
ET1B1906	29384 (35611)	99	1619	1829,4 (1780; 1893,8)	1919,5 (1863,9; 1987,5)	101,4 (98,4; 104,6)	5,76 (5,74; 5,78)
ET1A1907	29384 (41962)	98	1734	1994,3 (1937,4; 2067,1)	2125,8 (2058,4; 2207,2)	134,8 (130,8; 139,1)	5,96 (5,94; 5,98)
ET1B1907	29384 (56225)	99	1418	1702,2 (1637,7; 1785,7)	1805 (1735,3; 1890)	34,7 (33,5; 36,1)	5,16 (5,14; 5,18)
ET1A1909	29384 (45559)	98	1973	2305,6 (2238,7; 2389,5)	2439,3 (2365; 2527,5)	102,9 (98,9; 107,4)	5,98 (5,96; 6,0)
ET1B1909	29384 (37405)	99	1626	1859,9 (1806,4; 1929,3)	1959,2 (1899; 2032,6)	133,5 (129,9; 137,4)	5,86 (5,84; 5,88)
ET1A1910	29384 (36274)	98	1948	2182,1 (2130,9; 2247,4)	2288,2 (2229,9; 2358,6)	177,9 (171,9; 184,4)	6,18 (6,16; 6,20)
ET1B1910	29384 (34863)	99	1715	1924,2 (1876,5; 1986)	2056,6 (1996,2; 2129,9)	141,7 (137,3; 146,5)	5,98 (5,96; 6,0)
EA1A1904	29384 (58066)	98	2322	2869,1 (2767,8; 2993,3)	2882,1 (2798,9; 2979,7)	340,2 (331,4; 349,5)	6,58 (6,57; 6,6)
EA1B1904	29384 (48568)	98	1975	2362,3 (2285,2; 2458,5)	2446,2 (2371,3; 2535,2)	151,3 (146,9; 155,9)	6,08 (6,06; 6,1)
EA1A1906	29384 (49993)	98	2123	2548,7 (2466,8; 2649,9)	2649,4 (2568,6; 2744,8)	252,7 (245,9; 259,9)	6,38 (6,36; 6,44)
EA1B1906	29384 (53101)	98	2084	2517,7 (2433,2; 2622,7)	2597,8 (2518,1; 2692,2)	219,4 (212,1; 227,2)	6,34 (6,33; 6,36)
EA1A1907	29384 (32456)	98	2163	2365,7 (2321,3; 2422,6)	2491,4 (2436,1; 2557,9)	258,4 (251,3; 265,9)	6,43 (6,41; 6,45)
EA1B1907	29384 (51260)	98	1908	2321,9 (2239,5; 2424,6)	2404,2 (2325,1; 2498,4)	163,8 (159,2; 168,8)	6,07 (6,06; 6,09)
EA1A1909	29384 (31324)	98	2258	2401,2 (2367,9; 2444,6)	2539,7 (2491,1; 2598,5)	298,7 (290,7; 307,1)	6,51 (6,49; 6,53)
EA1B1909	29384 (40594)	98	2231	2625,2 (2549,7; 2718,5)	2745,6 (2667,8; 2837,3)	239 (232,1; 246,4)	6,4 (6,38; 6,42)
EA1A1910	29384 (29384)	99	2217	2334,9 (2305,9; 2373,2)	2471,8 (2426,5; 2526,8)	202,1 (194,5; 210,3)	6,41 (6,39; 6,43)
EA1B1910	29384 (43050)	98	2183	2594,7 (2515,6; 2692,7)	2697,2 (2617,6; 2788,9)	234,8 (226,5; 243,7)	6,41 (6,39; 6,43)
ET2A1904	29384 (45398)	98	1937	2287,7 (2216,8; 2376,5)	2402,6 (2327,9; 2491,6)	134,8 (130,6; 139,4)	6,04 (6,02; 6,06)
ET2B1904	29384 (59977)	98	1612	2016,2 (1928,5; 2128,3)	2019,4 (1948,3; 2105,5)	95,5 (92,5; 98,7)	5,73 (5,71; 5,75)
ET2A1906	29384 (45144)	98	1789	2037,5 (1982,2; 2108,6)	2129 (2069,3; 2201,6)	182,8 (177,7; 188,1)	6,12 (6,1; 6,14)
ET2B1906	29384 (51459)	99	1026	1206,8 (1156,5; 1276,4)	1238,9 (1191,1; 1300,7)	22 (21,3; 22,8)	4,72 (4,69; 4,74)
ET2A1907	29384 (78693)	98	1275	1700 (1605,8; 1821)	1748,1 (1663,2; 1851,6)	11,3 (10,99; 11,6)	4,31 (4,29; 4,35)

Mintakód	Szekvencia-szám	Good-féle lefedettség (%)	S _{obs} OTU-k száma	Fajszámbecslő indexek		Diverzitás indexek	
				Chao1	ACE	Inverz Simpson (1/D)	Shannon
ET2B1907	29384 (35759)	98	2014	2292 (2234,7; 2364,3)	2439,2 (2370,5; 2521,2)	166,3 (160,5; 172,6)	6,18 (6,16; 6,2)
ET2A1909	29384 (31135)	99	1802	1944,2 (1908,9; 1991)	2053,9 (2006,6; 2112,2)	186,8 (181,6; 192,3)	6,16 (6,14; 6,18)
ET2B1909	29384 (39087)	99	1586	1782,5 (1734,9; 1845,3)	1845,3 (1795,4; 1907,4)	98,8 (95,5; 102,4)	5,81 (5,79; 5,83)
ET2A1910	29384 (56842)	98	1980	2402,1 (2318,9; 2505,9)	2485,5 (2405,7; 2580,2)	125,4 (121,1; 130,1)	6,07 (6,05; 6,09)
ET2B1910	29384 (46505)	98	1901	2225,9 (2157,9; 2311,8)	2314,5 (2246,1; 2396,5)	153,9 (149,4; 158,8)	6,09 (6,07; 6,11)

9. melléklet: A 2020. évi mintasor összefoglaló táblázata. A 16S rRNS amplikon szekvenálással kapott szekvenciaszám, Good-féle lefedettségi index, bakteriális OTU szám, fajszámbecslő- és diverzitás indexek. Szekvenciaszámnál a zárójelben az adott könyvtárból származó összes szekvencia száma található. Fajszámbecslő- és diverzitás indexek esetében a zárójelben a becült index konfidenciaintervallumának alsó és felső korlátja található. Jelmagyarázat: ET1: fiatal tölgyes erdőállomány, EA1: akácos erdőállomány, ET2: ET2 tölgyes erdőállomány, A: 0–10 cm talajmélység, B: 10–40 cm talajmélység, dátum: ééhh.

Mintakód	Szekvencia- szám	Good-féle lefedettség (%)	Sobs OTU-k száma	Fajszámbecslő indexek		Diverzitás indexek	
				Chao1	ACE	Inverz Simpson (1/D)	Shannon
ET1A2004	16852 (19029)	98	1480	1599,5 (1568,6; 1641,1)	1726,5 (1678,9; 1785,3)	161,4 (154,3; 169,3)	6,05 (6,03; 6,07)
ET1B2004	16852 (34549)	97	1452	1859,7 (1772,2; 1971,1)	1909,3 (1830,1; 2005,2)	136,9 (131,8; 142,4)	5,92 (5,89; 5,95)
ET1A2007	16852 (25160)	97	1513	1794,2 (1732,8; 1872,7)	1920,1 (1849,4; 2005,7)	179,5 (172,7; 186,8)	6,07 (6,05; 6,09)
ET1B2007	16852 (20730)	98	1325	1432,6 (1402,9; 1473,5)	1524,6 (1482,9; 1577,3)	137,9 (132,6; 143,7)	5,89 (5,87; 5,92)
ET1A2010	16852 (36412)	97	1480	1798,9 (1729,6; 1887,3)	1920,4 (1844,3; 2012,4)	173,1 (166,8; 179,9)	6,04 (6,02; 6,07)
ET1B2010	16852 (51261)	97	1380	1758,4 (1674,1; 1866,9)	1784,3 (1711,5; 1873,3)	126,4 (121,2; 132,2)	5,88 (5,85; 5,9)
EA1A2004	16852 (30060)	96	1979	2458,7 (2370,5; 2566,8)	2612,5 (2518,7; 2722,5)	270,1 (260,2; 280,6)	6,45 (6,43; 6,47)
EA1B2004	16852 (42936)	96	1860	2428,9 (2322,5; 2559,9)	2504 (2407,4; 2617,7)	210,9 (200,8; 222,1)	6,34 (6,32; 6,36)
EA1A2007	16852 (16852)	98	1663	1756 (1731; 1790,2)	1873,5 (1832,4; 1924,6)	217,9 (210,2; 226,2)	6,26 (6,23; 6,28)
EA1B2007	16852 (41031)	96	2020	2713,5 (2591,4; 2861,6)	2800,1 (2689,5; 2928,9)	251,3 (242,2; 261,2)	6,42 (6,4; 6,45)
EA1A2010	16852 (29805)	97	1612	1947,3 (1875,5; 2038,6)	2026,2 (1955,3; 2111,8)	260,6 (251,6; 270,3)	6,31 (6,29; 6,33)
EA1B2010	16852 (42477)	96	1820	2427 (2312,5; 2568,2)	2482,2 (2381,7; 2600,6)	198,9 (188,7; 210,2)	6,34 (6,32; 6,36)
ET2A2004	16852 (37461)	97	1497	1874,7 (1795,5; 1975,1)	2004,2 (1918,6; 2107,1)	96,6 (91,2; 102,5)	5,92 (5,9; 5,95)
ET2B2004	16852 (46693)	98	1089	1403,1 (1325,9; 1505,3)	1435,9 (1367,1; 1521,7)	50,6 (48,4; 53,1)	5,33 (5,29; 5,36)
ET2A2007	16852 (43795)	97	1718	2258,7 (2153,9; 2388,7)	2335,2 (2239,1; 2448,9)	92,9 (87,6; 98,9)	6,05 (6,02; 6,08)
ET2B2007	16852 (48575)	98	1235	1690,7 (1586,1; 1826,1)	1636,7 (1562; 1728,4)	55,9 (53,4; 58,8)	5,43 (5,4; 5,46)
ET2A2010	16852 (22459)	98	1459	1661,4 (1613,7; 1723,7)	1778,5 (1719,6; 1850,7)	210,3 (203,3; 217,9)	6,13 (6,11; 6,15)
ET2B2010	16852 (36188)	97	1488	1880,8 (1798,7; 1984,6)	2000 (1914,5; 2102,8)	130,8 (125,5; 136,7)	5,91 (5,89; 5,94)

10. melléklet: A 2021. évi mintasor összefoglaló táblázata. A 16S rRNS amplicon szekvenálással kapott szekvenciaszám, Good-féle lefedettség index, bakteriális OTU szám, fajszámbecslő- és diverzitás indexek. Szekvenciaszámnál a zárójelben az adott könyvtárból származó összes szekvencia száma található. Fajszámbecslő- és diverzitás indexek esetében a zárójelben a becült index konfidenciaintervallumának alsó és felső korlátja található. Jelmagyarázat: ET1: fiatal tölgyes erdőállomány; EA1: akácos erdőállomány; ET2: ET2 tölgyes erdőállomány; A: 0–10 cm talajmélység; B: 10–40 cm talajmélység; dátum: ééhh.

Mintakód	Szekvencia-szám	Good-féle lefedettség (%)	Sobs OTU-k száma	Fajszámbecslő indexek		Diverzitás indexek	
				Chao1	ACE	Inverz Simpson (1/D)	Shannon
ET1A2105	15541 (15541)	99	1280	1305,9 (1295,6; 1322,9)	1358 (1337,1; 1386,7)	178,9 (172,7; 185,5)	5,97 (5,95; 6,0)
ET1B2105	15541 (25281)	98	1142	1314,1 (1268,1; 1376,7)	1367,5 (1319,6; 1428,4)	139,8 (134,9; 145,1)	5,79 (5,76; 5,81)
ET1A2107	15541 (21048)	98	1367	1494,6 (1461,5; 1539,3)	1608,5 (1560,7; 1668,1)	175,9 (169,6; 182,6)	6,01 (5,99; 6,04)
ET1B2107	15541 (17539)	99	1072	1133,7 (1113,5; 1163,7)	1196,8 (1166,8; 1237,1)	98,3 (94,1; 102,9)	5,61 (5,58; 5,68)
ET1A2110	15541 (24604)	97	1433	1688,7 (1630,9; 1763,3)	1797,5 (1732,1; 1877,3)	183,4 (176,9; 190,3)	6,03 (6,01; 6,06)
ET1B2110	15541 (25667)	98	1185	1362,7 (1316,4; 1425,2)	1423,8 (1374,3; 1486,3)	131,3 (125,6; 137,6)	5,82 (5,79; 5,84)
EA1A2105	15541 (18739)	98	1625	1742,3 (1712,3; 1782,5)	1856,8 (1812,3; 1911,8)	284,6 (275,5; 294,3)	6,34 (6,32; 6,37)
EA1B2105	15541 (18838)	98	1554	1685,8 (1652,9; 1729,7)	1808,4 (1760,4; 1867,6)	219,2 (210,8; 228,4)	6,2 (6,17; 6,22)
EA1A2107	15541 (16197)	98	1501	1541,6 (1527,8; 1562,6)	1632,3 (1602,7; 1670,6)	220,7 (212,7; 229,2)	6,22 (6,19; 6,24)
EA1B2107	15541 (19402)	98	1398	1503,3 (1474,8; 1542,4)	1599,4 (1558,2; 1651,2)	156,8 (150,8; 163,3)	5,98 (5,96; 6,01)
EA1A2110	15541 (25358)	97	1695	2004,6 (1940,3; 2085,6)	2144,5 (2070,7; 2232,9)	264,5 (255,3; 274,4)	6,34 (6,32; 6,36)
EA1B2110	15541 (18345)	98	1516	1612,5 (1586,4; 1648,5)	1718,8 (1678,1; 1769,7)	213,6 (206,3; 221,4)	6,17 (6,15; 6,19)
ET2A2105	15541 (16833)	98	1558	1596,2 (1583,1; 1616,3)	1683,9 (1655,3; 1720,9)	161,7 (153,4; 170,9)	6,2 (6,18; 6,23)
ET2B2105	15541 (16121)	99	907	945,7 (930,9; 969,6)	984,6 (962,5; 1015,6)	99,9 (96,4; 103,7)	5,49 (5,46; 5,52)
ET2A2107	15541 (21333)	98	1484	1649,4 (1609,2; 1702,4)	1755,8 (1704,6; 1818,9)	126,1 (119,6; 133,4)	6,02 (5,99; 6,04)
ET2B2107	15541 (40112)	98	1036	1389,1 (1303,7; 1501,8)	1425,1 (1348,5; 1520,5)	46,5 (44,5; 48,7)	5,19 (5,16; 5,22)
ET2A2110	15541 (27250)	97	1437	1719,5 (1657,2; 1799,3)	1841,5 (1770,9; 1926,9)	114,2 (109,9; 118,9)	5,81 (5,78; 5,83)
ET2B2110	15541 (18008)	99	651	700,1 (681,7; 729,4)	738,5 (712,9; 774,8)	23,1 (22,2; 23,9)	4,42 (4,39; 4,45)

11. melléklet: A vizsgált erdőállományok alól származó talajok átlagos szénforrás hasznosítás (respiráció) értéke $\mu\text{gCO}_2\text{-C g}^{-1} \text{h}^{-1}$ értékben kifejezve, 2018. Zárójelben dőlt betűvel a szórások vannak kifejezve Jelmagyarázat: ET1: fiatal tölgyes erdőállomány; EA1: akácos erdőállomány; ET2: ET2 tölgyes erdőállomány; A: 0–10 cm talajmélység; B: 10–40 cm talajmélység. A szénforrások jelmagyarázata az Anyagok és Módszerek IV.8. fejezetben található.

	EA1 A	EA1 B	ET1 A	ET1 B	ET2 A	ET2 B	Átlag A	Átlag B
Gal	0,90 (0,37)	0,61 (0,13)	0,82 (0,11)	0,42 (0,15)	0,88 (0,17)	0,73 (0,27)	0,86 (0,23)	0,59 (0,22)
Tre	1,09 (0,52)	0,49 (0,10)	0,76 (0,18)	0,34 (0,13)	0,88 (0,18)	0,67 (0,30)	0,91 (0,34)	0,50 (0,23)
Ara	1,32 (0,57)	0,66 (0,12)	0,88 (0,11)	0,44 (0,19)	1,01 (0,24)	0,79 (0,22)	1,07 (0,39)	0,63 (0,22)
Glc	1,73 (0,80)	0,77 (0,13)	1,19 (0,21)	0,54 (0,21)	1,39 (0,38)	0,87 (0,24)	1,44 (0,54)	0,73 (0,24)
Fru	1,54 (0,63)	0,76 (0,13)	1,06 (0,15)	0,50 (0,20)	1,15 (0,26)	0,86 (0,34)	1,25 (0,43)	0,71 (0,27)
Xyl	1,34 (0,49)	0,71 (0,10)	0,99 (0,09)	0,48 (0,20)	1,04 (0,22)	0,78 (0,22)	1,12 (0,33)	0,66 (0,21)
Rha	0,96 (0,18)	0,52 (0,10)	0,58 (0,08)	0,35 (0,14)	0,81 (0,15)	0,61 (0,23)	0,78 (0,21)	0,50 (0,19)
Man	1,33 (0,58)	0,67 (0,09)	0,87 (0,12)	0,44 (0,18)	1,11 (0,35)	0,79 (0,21)	1,10 (0,42)	0,64 (0,22)
Cit	1,23 (0,48)	0,58 (0,14)	0,72 (0,10)	0,41 (0,17)	1,66 (0,48)	1,02 (0,40)	1,20 (0,54)	0,67 (0,36)
Mal	2,24 (0,89)	0,85 (0,14)	1,13 (0,15)	0,58 (0,23)	1,74 (0,59)	1,11 (0,50)	1,70 (0,74)	0,84 (0,38)
Suc	1,93 (0,65)	0,67 (0,15)	0,85 (0,09)	0,43 (0,19)	1,28 (0,40)	1,01 (0,69)	1,35 (0,62)	0,70 (0,46)
Dhb	1,18 (0,39)	0,48 (0,11)	0,56 (0,09)	0,31 (0,10)	0,93 (0,20)	0,64 (0,23)	0,89 (0,36)	0,48 (0,20)
Ino	0,97 (0,43)	0,50 (0,08)	0,64 (0,13)	0,34 (0,13)	0,69 (0,22)	0,52 (0,18)	0,77 (0,30)	0,45 (0,15)
Mat	0,96 (0,17)	0,55 (0,11)	0,68 (0,10)	0,37 (0,13)	0,81 (0,15)	0,62 (0,21)	0,82 (0,18)	0,51 (0,18)
Sor	1,00 (0,31)	0,59 (0,11)	0,72 (0,09)	0,39 (0,15)	0,88 (0,27)	0,64 (0,20)	0,87 (0,25)	0,54 (0,18)
Gla	0,94 (0,22)	0,60 (0,13)	0,64 (0,12)	0,38 (0,13)	0,98 (0,24)	0,76 (0,23)	0,85 (0,24)	0,58 (0,22)
Ala	0,90 (0,26)	0,54 (0,12)	0,64 (0,10)	0,36 (0,14)	0,72 (0,29)	0,65 (0,33)	0,75 (0,24)	0,52 (0,24)
Lys	0,52 (0,15)	0,41 (0,11)	0,43 (0,07)	0,31 (0,12)	0,40 (0,11)	0,42 (0,18)	0,45 (0,12)	0,37 (0,14)
Gln	1,14 (0,36)	0,62 (0,20)	0,75 (0,11)	0,40 (0,16)	0,80 (0,15)	0,68 (0,33)	0,90 (0,28)	0,57 (0,24)
Arg	0,66 (0,20)	0,39 (0,09)	0,46 (0,09)	0,30 (0,11)	0,52 (0,18)	0,48 (0,20)	0,55 (0,18)	0,39 (0,15)
Glu	1,15 (0,31)	0,57 (0,12)	0,73 (0,10)	0,39 (0,14)	0,88 (0,13)	0,64 (0,25)	0,92 (0,26)	0,53 (0,20)
Asp	1,52 (0,63)	0,72 (0,10)	1,02 (0,10)	0,47 (0,17)	1,12 (0,53)	0,78 (0,28)	1,22 (0,50)	0,66 (0,23)
Ser	1,06 (0,26)	0,70 (0,13)	0,85 (0,09)	0,43 (0,16)	0,87 (0,16)	0,69 (0,32)	0,93 (0,20)	0,61 (0,24)
Átlag	1,20 (0,58)	0,61 (0,16)	0,78 (0,22)	0,41 (0,16)	0,98 (0,41)	0,73 (0,32)	0,99 (0,46)	0,58 (0,26)
	0,90 (0,52)		0,59 (0,27)		0,85 (0,39)		0,78 (0,43)	

12. melléklet: A vizsgált erdőállományok alól származó talajok átlagos szénforrás hasznosítás (respiráció) értéke $\mu\text{gCO}_2\text{-C g}^{-1} \text{h}^{-1}$ értékben kifejezve, 2019. Zárójelben dőlt betűvel a szórások vannak kifejezve Jelmagyarázat: ET1: fiatal tölgyes erdőállomány; EA1: akácos erdőállomány; ET2: ET2 tölgyes erdőállomány; A: 0–10 cm talajmélység; B: 10–40 cm talajmélység. A szénforrások jelmagyarázata az Anyagok és Módszerek IV.8. fejezetben található.

	EA1 A	EA1 B	ET1 A	ET1 B	ET2 A	ET2 B	Átlag A	Átlag B
Gal	1,22 (0,26)	0,58 (0,29)	0,95 (0,17)	0,40 (0,18)	1,06 (0,17)	0,44 (0,27)	1,09 (0,36)	0,47 (0,28)
Tre	1,19 (0,29)	0,47 (0,28)	0,81 (0,23)	0,33 (0,16)	0,91 (0,05)	0,34 (0,23)	0,98 (0,36)	0,38 (0,26)
Ara	1,36 (0,37)	0,59 (0,28)	0,96 (0,21)	0,40 (0,18)	1,20 (0,23)	0,48 (0,33)	1,19 (0,50)	0,49 (0,29)
Glc	2,11 (0,35)	0,70 (0,33)	1,46 (0,18)	0,50 (0,24)	1,56 (0,37)	0,52 (0,34)	1,75 (0,61)	0,57 (0,33)
Fru	1,68 (0,28)	0,68 (0,34)	1,16 (0,15)	0,47 (0,22)	1,23 (0,14)	0,46 (0,29)	1,38 (0,48)	0,54 (0,31)
Xyl	1,12 (0,35)	0,49 (0,23)	0,65 (0,19)	0,34 (0,16)	0,92 (0,15)	0,87 (0,35)	1,35 (0,50)	0,53 (0,38)
Rha	2,51 (0,28)	0,78 (0,33)	1,32 (0,20)	0,51 (0,22)	1,64 (0,30)	0,60 (0,34)	0,77 (0,32)	0,40 (0,27)
Man	1,82 (0,45)	0,58 (0,30)	0,90 (0,21)	0,37 (0,18)	1,23 (0,20)	0,43 (0,35)	1,17 (0,48)	0,48 (0,29)
Cit	0,96 (0,27)	0,45 (0,27)	0,63 (0,18)	0,34 (0,16)	0,73 (0,20)	0,31 (0,21)	0,91 (0,40)	0,57 (0,46)
Mal	0,57 (0,24)	0,35 (0,23)	0,46 (0,15)	0,31 (0,14)	0,58 (0,27)	0,28 (0,15)	1,86 (0,73)	0,63 (0,33)
Suc	1,32 (0,40)	0,47 (0,27)	0,77 (0,23)	0,36 (0,17)	0,88 (0,29)	0,33 (0,26)	1,34 (0,62)	0,46 (0,30)
Dhb	0,69 (0,23)	0,36 (0,23)	0,50 (0,16)	0,28 (0,14)	0,54 (0,21)	0,25 (0,17)	0,85 (0,33)	0,36 (0,20)
Ino	1,10 (0,21)	0,39 (0,16)	0,56 (0,14)	0,31 (0,13)	0,89 (0,17)	0,39 (0,23)	0,81 (0,33)	0,34 (0,24)
Mat	1,22 (0,35)	0,47 (0,29)	0,78 (0,22)	0,36 (0,18)	0,92 (0,25)	0,35 (0,27)	0,86 (0,28)	0,38 (0,26)
Sor	1,03 (0,25)	0,45 (0,28)	0,68 (0,17)	0,31 (0,15)	0,67 (0,20)	0,28 (0,19)	0,93 (0,31)	0,41 (0,29)
Gla	1,52 (0,35)	0,68 (0,41)	1,17 (0,22)	0,44 (0,22)	1,29 (0,39)	0,47 (0,33)	0,90 (0,34)	0,45 (0,27)
Ala	0,97 (0,24)	0,47 (0,29)	0,73 (0,21)	0,34 (0,17)	0,83 (0,13)	0,34 (0,26)	0,79 (0,32)	0,36 (0,23)
Lys	1,32 (0,40)	0,57 (0,28)	0,93 (0,13)	0,40 (0,20)	1,23 (0,29)	0,46 (0,32)	0,54 (0,22)	0,32 (0,19)
Gln	1,05 (0,22)	0,51 (0,33)	0,75 (0,18)	0,36 (0,18)	0,95 (0,19)	0,37 (0,25)	1,02 (0,44)	0,39 (0,24)
Arg	0,90 (0,33)	0,47 (0,26)	0,59 (0,17)	0,32 (0,16)	0,81 (0,09)	0,39 (0,28)	0,59 (0,24)	0,30 (0,20)
Glu	1,85 (0,40)	0,61 (0,30)	1,10 (0,14)	0,46 (0,22)	1,12 (0,40)	0,39 (0,29)	0,99 (0,39)	0,39 (0,25)
Asp	1,05 (0,33)	0,52 (0,29)	0,67 (0,18)	0,38 (0,18)	0,95 (0,10)	0,44 (0,29)	1,40 (0,63)	0,49 (0,29)
Ser	1,61 (0,39)	0,52 (0,28)	0,95 (0,15)	0,44 (0,19)	0,96 (0,08)	0,38 (0,23)	1,20 (0,49)	0,44 (0,25)
Átlag	1,31 (0,59)	0,53 (0,33)	0,87 (0,39)	0,38 (0,21)	1,06 (0,52)	0,42 (0,31)	1,07 (0,54)	0,44 (0,29)
	0,92 (0,62)		0,61 (0,39)		0,70 (0,53)		0,75 (0,54)	

13. melléklet: A vizsgált erdőállományok alól származó talajok átlagos szénforrás hasznosítás (respiráció) értéke $\mu\text{gCO}_2\text{-C g}^{-1} \text{h}^{-1}$ értékben kifejezve, 2020. Zárójelben dőlt betűvel a szórások vannak kifejezve Jelmagyarázat: ET1: fiatal tölgyes erdőállomány; EA1: akácos erdőállomány; ET2: ET2 tölgyes erdőállomány; A: 0–10 cm talajmélység; B: 10–40 cm talajmélység. A szénforrások jelmagyarázata az Anyagok és Módszerek IV.8. fejezetben található.

	EA1 A	EA1 B	ET1 A	ET1 B	ET2 A	ET2 B	Átlag A	Átlag B
Gal	1,36 (0,30)	0,77 (0,25)	1,14 (0,45)	0,39 (0,09)	1,64 (0,36)	0,66 (0,27)	1,36 (0,41)	0,61 (0,27)
Tre	1,49 (0,64)	0,64 (0,30)	1,17 (0,41)	0,32 (0,06)	2,05 (0,50)	0,65 (0,31)	1,53 (0,62)	0,54 (0,29)
Ara	1,46 (0,36)	0,81 (0,33)	1,18 (0,36)	0,37 (0,08)	1,99 (0,54)	0,76 (0,35)	1,51 (0,52)	0,65 (0,34)
Glc	2,58 (0,71)	1,08 (0,47)	2,08 (0,81)	0,46 (0,14)	3,14 (0,86)	0,88 (0,33)	2,56 (0,87)	0,80 (0,42)
Fru	2,24 (0,65)	0,95 (0,32)	1,69 (0,69)	0,46 (0,12)	2,59 (0,76)	0,87 (0,42)	2,14 (0,77)	0,76 (0,37)
Xyl	1,73 (0,44)	0,89 (0,32)	1,62 (0,71)	0,41 (0,14)	2,36 (0,75)	0,83 (0,30)	1,87 (0,67)	0,71 (0,34)
Rha	0,97 (0,25)	1,56 (0,19)	0,75 (0,24)	0,30 (0,04)	1,44 (0,35)	0,72 (0,26)	1,02 (0,39)	0,53 (0,26)
Man	1,57 (0,39)	0,80 (0,34)	1,32 (0,44)	0,40 (0,10)	2,17 (0,66)	0,77 (0,31)	1,65 (0,59)	0,66 (0,32)
Cit	1,27 (0,37)	0,70 (0,31)	0,83 (0,19)	0,38 (0,06)	1,73 (0,50)	1,17 (0,48)	1,24 (0,50)	0,75 (0,46)
Mal	2,80 (0,84)	1,21 (0,62)	1,86 (0,75)	0,48 (0,14)	3,47 (0,89)	1,16 (0,48)	2,65 (1,03)	0,95 (0,56)
Suc	2,16 (0,97)	0,86 (0,48)	1,26 (0,48)	0,34 (0,08)	2,82 (0,67)	0,93 (0,69)	2,02 (0,95)	0,71 (0,54)
Dhb	1,20 (0,39)	0,54 (0,23)	0,64 (0,22)	0,26 (0,04)	1,43 (0,27)	0,74 (0,26)	1,06 (0,45)	0,51 (0,28)
Ino	1,21 (0,21)	0,59 (0,24)	0,90 (0,25)	0,29 (0,05)	1,14 (0,27)	0,43 (0,20)	1,08 (0,27)	0,44 (0,22)
Mat	1,10 (0,26)	0,58 (0,20)	0,92 (0,26)	0,33 (0,08)	1,64 (0,52)	0,61 (0,28)	1,19 (0,45)	0,51 (0,23)
Sor	1,22 (0,22)	0,65 (0,23)	1,03 (0,30)	0,36 (0,10)	1,62 (0,50)	0,62 (0,24)	1,26 (0,41)	0,54 (0,24)
Gla	1,26 (0,40)	0,64 (0,21)	0,88 (0,26)	0,37 (0,05)	1,74 (0,41)	0,76 (0,30)	1,26 (0,49)	0,59 (0,26)
Ala	1,12 (0,30)	0,56 (0,26)	0,81 (0,21)	0,34 (0,04)	1,13 (0,18)	0,50 (0,22)	1,01 (0,28)	0,47 (0,21)
Lys	0,64 (0,22)	0,35 (0,13)	0,51 (0,13)	0,28 (0,05)	0,66 (0,15)	0,32 (0,09)	0,60 (0,18)	0,32 (0,10)
Gln	1,59 (0,72)	0,68 (0,26)	1,02 (0,27)	0,32 (0,04)	1,81 (0,35)	0,66 (0,31)	1,45 (0,58)	0,56 (0,28)
Arg	0,73 (0,19)	0,37 (0,13)	0,58 (0,18)	0,26 (0,03)	0,95 (0,26)	0,38 (0,13)	0,73 (0,25)	0,34 (0,12)
Glu	1,36 (0,39)	0,67 (0,27)	1,07 (0,32)	0,33 (0,05)	1,88 (0,38)	0,71 (0,34)	1,40 (0,48)	0,57 (0,30)
Asp	2,57 (0,84)	0,96 (0,52)	1,67 (0,73)	0,48 (0,10)	2,08 (0,41)	0,74 (0,35)	2,11 (0,78)	0,73 (0,41)
Ser	2,03 (0,81)	0,78 (0,35)	1,33 (0,62)	0,43 (0,08)	2,11 (0,68)	0,70 (0,34)	1,80 (0,70)	0,64 (0,31)
Átlag	1,55 (0,76)	0,72 (0,32)	1,14 (0,59)	0,36 (0,10)	1,90 (0,83)	0,72 (0,38)	1,50 (0,78)	0,60 (0,35)
	1,14 (0,73)		0,75 (0,58)		1,24 (0,85)		1,03 (0,75)	

14. melléklet: A vizsgált erdőállományok alól származó talajok átlagos szénforrás hasznosítás (respiráció) értéke $\mu\text{gCO}_2\text{-C g}^{-1} \text{h}^{-1}$ értékben kifejezve, 2021. Zárójelben dőlt betűvel a szórások vannak kifejezve Jelmagyarázat: ET1: fiatal tölgyes erdőállomány; EA1: akácos erdőállomány; ET2: ET2 tölgyes erdőállomány; A: 0–10 cm talajmélység; B: 10–40 cm talajmélység. A szénforrások jelmagyarázata az Anyagok és Módszerek IV.8. fejezetben található.

	EA1 A	EA1 B	ET1 A	ET1 B	ET2 A	ET2 B	Átlag A	Átlag B
Gal	1,36 (0,29)	0,72 (0,61)	1,19 (0,26)	0,44 (0,34)	1,34 (0,39)	0,71 (0,37)	1,29 (0,35)	0,59 (0,26)
Tre	1,47 (0,35)	0,55 (0,75)	1,16 (0,25)	0,36 (0,37)	1,52 (0,43)	0,63 (0,45)	1,35 (0,48)	0,49 (0,24)
Ara	1,58 (0,25)	0,77 (0,66)	1,27 (0,27)	0,45 (0,35)	1,51 (0,41)	0,65 (0,45)	1,45 (0,40)	0,59 (0,24)
Glc	2,68 (0,50)	1,02 (1,25)	2,32 (0,68)	0,62 (0,65)	2,25 (0,66)	0,80 (0,59)	2,39 (0,73)	0,79 (0,34)
Fru	2,32 (0,31)	0,96 (1,00)	1,90 (0,69)	0,58 (0,47)	1,86 (0,56)	0,80 (0,52)	2,00 (0,64)	0,75 (0,31)
Xyl	1,74 (0,17)	0,83 (0,70)	1,62 (0,40)	0,51 (0,49)	1,72 (0,49)	0,74 (0,49)	1,68 (0,46)	0,66 (0,27)
Rha	0,95 (0,13)	0,56 (0,41)	0,74 (0,21)	0,32 (0,22)	1,06 (0,27)	0,72 (0,33)	0,91 (0,31)	0,50 (0,25)
Man	1,58 (0,26)	0,80 (0,67)	1,40 (0,39)	0,46 (0,39)	1,68 (0,50)	0,67 (0,50)	1,54 (0,44)	0,62 (0,25)
Cit	1,28 (0,20)	0,64 (0,56)	0,87 (0,24)	0,36 (0,22)	1,22 (0,34)	1,03 (0,36)	1,13 (0,37)	0,64 (0,39)
Mal	3,06 (0,72)	1,10 (1,53)	1,94 (0,49)	0,65 (0,50)	2,61 (0,73)	0,99 (0,71)	2,54 (0,86)	0,88 (0,36)
Suc	2,08 (0,46)	0,83 (1,02)	1,25 (0,27)	0,41 (0,36)	1,98 (0,79)	0,83 (0,56)	1,78 (0,78)	0,65 (0,40)
Dhb	1,06 (0,32)	0,47 (0,54)	0,60 (0,22)	0,27 (0,15)	1,03 (0,17)	0,58 (0,35)	0,90 (0,37)	0,41 (0,20)
Ino	1,26 (0,24)	0,48 (0,61)	0,85 (0,23)	0,31 (0,25)	0,84 (0,24)	0,38 (0,23)	0,98 (0,32)	0,37 (0,14)
Mat	1,06 (0,16)	0,51 (0,46)	0,92 (0,27)	0,34 (0,25)	1,08 (0,21)	0,57 (0,35)	1,01 (0,27)	0,45 (0,20)
Sor	1,18 (0,21)	0,57 (0,53)	0,96 (0,27)	0,37 (0,28)	1,18 (0,20)	0,61 (0,37)	1,10 (0,28)	0,49 (0,21)
Gla	1,30 (0,22)	0,66 (0,55)	0,89 (0,23)	0,41 (0,24)	1,31 (0,30)	0,72 (0,46)	1,17 (0,36)	0,56 (0,24)
Ala	1,05 (0,13)	0,48 (0,44)	0,82 (0,26)	0,33 (0,21)	0,94 (0,24)	0,46 (0,29)	0,93 (0,27)	0,41 (0,17)
Lys	0,52 (0,03)	0,29 (0,17)	0,45 (0,12)	0,27 (0,13)	0,45 (0,17)	0,36 (0,17)	0,47 (0,15)	0,29 (0,13)
Gln	1,50 (0,11)	0,56 (0,59)	1,13 (0,32)	0,41 (0,29)	1,27 (0,36)	0,60 (0,42)	1,29 (0,43)	0,50 (0,25)
Arg	0,69 (0,07)	0,34 (0,28)	0,55 (0,19)	0,27 (0,14)	0,59 (0,18)	0,36 (0,19)	0,60 (0,20)	0,31 (0,12)
Glu	1,42 (0,18)	0,54 (0,63)	1,16 (0,35)	0,40 (0,32)	1,19 (0,28)	0,62 (0,39)	1,25 (0,39)	0,50 (0,24)
Asp	1,94 (0,55)	0,83 (0,87)	1,62 (0,44)	0,53 (0,45)	1,57 (0,55)	0,57 (0,46)	1,69 (0,59)	0,63 (0,28)
Ser	2,01 (0,30)	0,77 (0,91)	1,51 (0,44)	0,53 (0,40)	1,58 (0,54)	0,71 (0,48)	1,69 (0,57)	0,66 (0,28)
Átlag	1,52 (0,77)	0,65 (0,25)	1,13 (0,54)	0,42 (0,18)	1,38 (0,65)	0,61 (0,37)	1,35 (0,68)	0,55 (0,29)
	1,11 (0,73)		0,75 (0,53)		1,02 (0,66)		0,96 (0,66)	

15. melléklet: Az intenzív mezőgazdasági kultúrák, a bolygatatlan gyepek, valamint az erdőállományok talajmintáinak főbb talajfizikai- és kémiai tulajdonságai. Jelmagyarázat: MA: kukorica monokultúra; 0–10 cm; 17S: 2017; talajminta (S); A1: trágyázatlan kukorica monokultúra; B1: kukorica monokultúra szerves és szervesetlen trágyázással; D1: kukorica monokultúra szervesetlen trágyázással; M: kukorica monokultúra; FL: bolygatatlan gyepek; EA1: akác erdőállomány; ET1: fiatal tölgyes erdőállomány; ET2: ET2 tölgyes erdőállomány; A: 0–10 cm talajmélység; dátum: ééhh; NA: nincs adat. A talajszelvény felvétel alapján: *: 0-30 cm; **: 0-35 cm (a teljes talajszelvény adatok a 3. táblázatban található). A talajfizikai- és kémiai paraméterek rövidítései a 4. táblázatnál található. (Mezőgazdasági adatok forrása: (Megyes és mtsai., 2021a; Ujvári és mtsai., 2020)).

	MA_17S	A1-M- 1803	B1-M- 1803	D1-M- 1803	FL- 1803	ET1A1803	EA1A1803	ET2A1803
pH H ₂ O	7,7	NA	NA	NA	NA	7,09	5,35	6,09
pH KCl	7,3	6,2	6,6	5,6	7,1	7,01	4,85	5,59
CaCO ₃ (%)	2,9	0,2	0,8	0	2,1	4,1	0	0
H (%)	NA	2,7	2,8	2,6	3,9	3,62	3,93	3,39
NO ₃ -N (mg/kg)	NA	1,2	3,7	1,9	2,8	3,24	2,79	2,11
AL-P ₂ O ₅ (mg/kg)	NA	128,7	232,3	225,3	104	64,9	103,5	100,7
AL-K ₂ O (mg/kg)	NA	296,8	410	458,8	233	234,2	254,1	257,3
AL-Na (mg/kg)	NA	10,8	29,1	10,9	25,7	43,65	59,75	46,45
TN (g/kg)	0,6	NA	NA	NA	NA	2,0	2,1	1,9
Agyag (%)	24,9	NA	NA	NA	NA	27*	33**	33*
Iszap (%)	45,6	NA	NA	NA	NA	44*	43**	42*
Homok (%)	29,4	NA	NA	NA	NA	29*	24**	26*