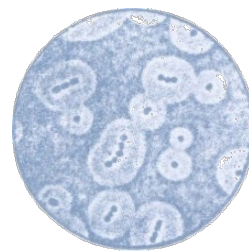




Eötvös Loránd Tudományegyetem
Természettudományi Kar



Szuróczki Sára

**A FERTŐ MIKROBAKÖZÖSSÉGEINEK ÖSSZETÉTELE A
NÁDAS BORÍTOTTSÁG FÜGGVÉNYÉBEN**

Doktori értekezés

A Környezettudományi Doktori Iskola vezetője:

Prof. Dr. Turányi Tamás

egyetemi tanár

(ELTE TTK Kémiai Intézet, Fizikai Kémiai Tanszék)

A Környezetbiológia Doktori Program vezetője:

Dr. Tóth Erika

habilitált egyetemi docens

(ELTE TTK Biológiai Intézet, Mikrobiológiai Tanszék)

Témavezető:

Dr. Tóth Erika

habilitált egyetemi docens

(ELTE TTK Biológiai Intézet, Mikrobiológiai Tanszék)

Budapest, 2021

Tartalom

I. RÖVIDÍTÉSJEGYZÉK.....	4
II. BEVEZETÉS.....	6
III. CÉLKITŰZÉS.....	7
IV. IRODALMI ÁTTEKINTÉS.....	8
IV.1. A szikes tavak jellemzői.....	8
IV.2. A Fertő jellemzése.....	9
IV.2.1. A Fertő kialakulása.....	9
IV.2.2. A Fertő vízszabályozása.....	9
IV.2.3. A Fertő vizének limnológiai jellemzése.....	11
IV.2.4. A Fertő üledékére jellemző fizikai és kémiai változók.....	14
IV.2.5. A Fertő élővilága.....	15
IV.3. A Fertőn végzett korábbi mikrobiológiai vizsgálatok.....	19
IV.4. A vízi növényzet hatása tavak baktériumközösségeire.....	21
V. ALKALMAZOTT ANYAGOK ÉS MÓDSZEREK.....	31
V.1. Mintavétel.....	31
V.2. Fizikai és kémiai változók meghatározása.....	34
V.3. A mikrobiális közösség elemzésére alkalmazott módszerek.....	34
V.3.1. A mikrobiális közösségek összetételének meghatározása új generációs DNS-amplikon szekvenálással.....	34
V.3.2. A mikrobiális közösségek összetételének meghatározása tenyésztési módszerekkel.....	36
V.4. A Fertő vizéből izolált, tudomány számára nézve új baktériumtaxonok polifázikus vizsgálata.....	43
V.4.1. A baktériumtörzsek DNS alapú vizsgálata.....	43
V.4.2. A baktériumtörzsek fenotípusos tulajdonságainak vizsgálata.....	45
VI. EREDMÉNYEK ÉS ÉRTÉKELÉSÜK.....	49
VI.1. Fertő vizében mért fizikai és kémiai változók.....	49
VI.2. A Fertő mikrobiális közösségeinek összetétele.....	50
VI.2.1. Az amplikon szekvenálás eredményei alapján becsült mikrobiális fajsám és diverzitás értékek a Fertő esetében.....	50
VI.2.2. A Fertőből tenyésztési módszerekkel kimutatható különböző anyagcserével rendelkező baktériumcsoportok.....	55
VI.2.3. A Fertő vizéből és üledékéből kimutatható Bacteria közösségek összetétele a nádas borítottság függvényében.....	57
VI.2.4. A Fertő vizéből és üledékéből kimutatható Archaea közösségek összetétele a nádas borítottság függvényében.....	76

VI.2.5. A késő őszi és a nyári időszak mikrobaközösségeinek összevetése a Fertő esetében.....	82
VI.2.6. A Fertő planktonikus mikrobaközösségei által hasznosított szubsztrátok	83
VI.2.7. A Fertő esetében kimutatható anyagkörforgalmi ciklusok.....	88
VI.3. A Fertő vizéből származó, tudomány számára új baktériumtaxonok polifázikus vizsgálatainak eredményei	92
VI.3.1. <i>Arundinibacter roseus</i> gen. nov. sp. nov.	93
VI.3.2. <i>Phragmitibacter flavus</i> gen. nov. sp. nov.	99
VII. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK ÖSSZEGZÉSE	105
VIII. ÖSSZEFOGLALÁS	107
IX. SUMMARY	109
X. IRODALOMJEGYZÉK.....	111
XI. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	138
XII. FÜGGELÉK	139
XII.1. A közösségi DNS minták 16S rRNS génjének felszaporítása során használt primerek szekvenciái	139
XII.2. A közösségi DNS minták 16S rRNS génjének amplifikálása.....	139
XII.3. A Biolog EcoPlate szénforrásai	140
XII.4. A baktériumtörzsek 16S rRNS génjének felszaporítása során használt primerek szekvenciái	140
XII.5. A baktériumtörzsek 16S rRNS génjének amplifikálása.....	141
XII.6. A reakcióelegy összetétele ARDRA vizsgálathoz	141
XII.7. Az agaróz-gélelektroforézis során használt anyagok.....	141
XII.8. API 50 CH teszt	142
XII.9. A Fertő vizéből izolált ARDRA csoportrepresentáns, illetve a csoportokon kívül eső baktériumtörzsek rendszertani helyzete	143

I. RÖVIDÍTÉSJEGYZÉK

Rövidítés	Feloldás	Magyar fordítás
ACE	abundance-based coverage estimator	menyiségen alapuló lefedettséget becslő index
AAP	aerobic anoxygenic phototrophic	aerob anoxigenikus fototróf
AL	aminolipid	aminolipid
ANOSIM	analysis of similarities	hasonlóságok elemzése
API	analytical profile index	analitikaiprofil-index
ARDRA	amplified ribosomal DNA restriction analysis	amplifikált riboszómális DNS restrikciós analízise
AWCD	average well colour development	átlagos színfejlődés
BP	basepair	bázispár
CCA	canonical correspondence analysis	kanonikus korrespondancia analízis
CDOM	coloured dissolved organic matter	színes oldott szerves anyag
DOC	dissolved organic carbon	oldott szerves szén
DOM	dissolved organic material	oldott szerves anyag
DPG	diphosphatidylglycerol	difoszfatidilglicerol
DSMZ	Deutsche Sammlung von Mikroorganismen und Zellkulturen	Mikroorganizmusok és Sejt kultúrák Német Gyűjteménye
GL	glycolipid	glikolipid
HPLC	high pressure liquid chromatography	nagy hatékonyságú folyadékkromatográfia
LB	Luria–Bertani (agar)	Luria–Bertani (agar)
MA	MacConkey agar	MacConkey agar
MHA	Mueller–Hinton agar	Mueller–Hinton agar
MPN	most probable number	legvalószínűbb (sejt)szám
NCBI	National Center for Biotechnology Information	Nemzeti Biotechnológiai Információs Központ (USA)
NGS	next-generation DNA sequencing	új generációs DNS-szekvenálás
MK	menaquinone	menakinon
NMDS	non-metric multidimensional scaling	nem metrikus sokdimenziós skálázás
OTU	operational taxonomic unit	operatív taxonómiai egység

PC	principal component	főkomponens
PCA	principal component analysis	főkomponens elemzés
PCR	polymerase chain reaction	polimeráz láncreakció
PE	phosphatidylethanolamine	foszfatidiletanolamin
PL	phospholipid	foszfolipid
PG	phosphatidylglycerol	foszfatidilglicerol
PMEA	phosphatidyl-methylethanolamine	foszfatidilmetiletanolamin
ROS	reactive oxygen species	reaktív oxigén gyökök
PSer	phosphatidylserine	foszfatidilszerin
RTA	real time analysis	valós idejű elemzés
SIMPER	similarity percentages	százalékos hasonlóság
SMA	sorbitol MacConkey agar	sorbitol MacConkey agar
sp.	species	faj
spp.	species pluralis	fajok
TEM	transmission electron microscopy	transzmissziós elektronmikroszkóp
TKE	-	telepképző egység
TC	total carbon	összes szén
TOC	total organic carbon	összes szerves szén
TN	total nitrogen	összes nitrogén
TP	total phosphorus	összes foszfor
T-RFLP	terminal restriction fragment length polymorfism	terminális restrikciós fragmens hossz polimorfizmus
TSA	tryptone soya agar	tripton szója agar
TSS	total suspended solids	összes lebegőanyag-tartalom
VBNC	viable but noncultivable	életképes, de nem tenyészhető

II. BEVEZETÉS

A Fertő Európa legnyugatibb fekvésű szikes tava. Vize sekély, enyhén alkalikus, sótartalma jelentős, főleg nátrium, magnézium, hidrogén-karbonát, szulfát és klorid ionokat tartalmaz nagy koncentrációban. A tó teljes területének körülbelül 55%-át nádas (*Phragmites australis*) fedi, amelyben ún. belső tavak alakultak ki. A tó nyílt vizének és belső tavainak hasonló az ionösszetétele, pH-ja és vezetőképessége, viszont az átlátszóságuk, színük nagymértékben különbözik. A belső tavak és nádasok vize a bomló növényi maradványokból származó színes, oldott szerves anyagok (humanyagok) miatt barna színű.

A fitoplankton által megkötött szén jelentős része (~50%) a mikrobiális hurkon halad át, melyben a heterotróf baktériumok asszimilálják az oldott szerves szénvegyületeket (DOC, dissolved organic carbon) és juttatják el a heterotróf és mixotróf egysejtűekhez, illetve a magasabb trofítási szintekhez. A vízben oldott szerves szénvegyületek ezért kulcsszerepet töltenek be a vízi ökoszisztémákban, elsődleges tápanyagforrásként szolgálnak a vízben élő heterotróf baktériumok számára.

A növényborítottság növekedése nem csak a vízben oldott szerves anyagok mennyiségének növekedését jelenti, hanem a szerves anyag készlet összetételének és biológiai hozzáférhetőségének változását is a környezeti tényezőktől és a vízi makrofitonok típusától függően. Egy tó növényborítottságának növekedése a baktériumok mennyiségének és aktivitásának növekedését, a mikrobiális közösségek diverzitásának változását is eredményezheti.

A litorális rendszerek esetében a szerves szénvegyületek döntő hányada a fitoplankton helyett a vízi makrofitontól származik, viszont a bakterioplankton anyagforgalmi jelentősége alig ismert. A bakterioplankton aktivitását szabályzó környezeti tényezők megismerése azonban elengedhetetlen a vízi ökoszisztémák működésének megértéséhez. Jelen dolgozat középpontjában a Fertő áll, amely esetében nádassal borított és nyílt vízi területek egyaránt előfordulnak.

III. CÉLKITŰZÉS

A magyarországi tavak közül a Fertő bizonyult az egyik legmegfelelőbbnek ahhoz, hogy megfigyeljük, hogy a nádas milyen hatást gyakorol egy tó mikrobaközösségre: területének több mint felét nádas fedi, ugyanakkor nyílt vízi résszel is rendelkezik, ezáltal e két élőhelytípus mikrobiális közösségei összevethetőek. A Fertő vizére és üledékére jellemző Bacteria közösség összetételéről elsősorban régebbi, tenyésztéses eredmények állnak rendelkezésünkre, az Archaea közösséggel kapcsolatban pedig eddig még nem történtek kutatások. Az elmúlt évtizedben a nagy áteresztőképességű molekuláris biológiai módszerek fejlődésének köszönhetően viszont lehetőség nyílt arra, hogy a mikrobiális közösséget alkotó taxonok összetételét, diverzitását részletesebben megismerhessük. Új generációs szekvenálás segítségével számos eddig ismeretlen prokarióta taxont térképeztek fel, amelyek nagy része tenyésztésbe nem vonható. Egyes taxonok jellemzése gyakran csak genomi szekvenciájuk alapján lehetséges. Továbbá az Archaea közösség ilyen mélységű feltárása jelenleg csak molekuláris technikákkal lehetséges.

Viszonylag kevés olyan tanulmány található ahol nagy áteresztőképességű új generációs szekvenálással vizsgálták a nádas mikrobaközösségre kifejtett hatását, ezért a Fertőn végzett kutatásunk során az alábbi célokat tűztük ki:

1. Fertőre jellemző Bacteria és Archaea közösségek összetételének és diverzitásának vizsgálata a nádas borítottság függvényében egy nyílt vízi (B0) és két, nádassal borított mintavételi ponton (Kis-Herlakni belső tó és nádas) (a) molekuláris biológiai és (b) tenyésztéses módszerekkel.
2. A planktonikus és üledékét alkotó mikrobaközösségek összetételének összehasonlítása.
3. A Fertőre jellemző mikrobaközösség összetételének vizsgálata a késő őszi és a nyári időszak függvényében.
4. A Fertőre jellemző különböző anyagcseréjű baktériumcsoportok mennyiségének feltárása.
5. A Fertőre jellemző planktonikus mikrobaközösség szubsztráthasznosítási képességének vizsgálata a nádas jelenlétének figyelembe vételével.
6. A Fertő tápelem-körforgalmi ciklusaiban (szén, nitrogén és kén körforgalomban) résztvevő mikroorganizmusok szerepének becslése.
7. Mivel a Fertő tenyészhető baktériumközösségét korábban csak magas szervesanyag-tartalmú táptalajokon vizsgálták, ezért feltételeztük, hogy a tenyésztés során általunk alkalmazott alacsonyabb szervesanyag-tartalmú táptalajokon a tudomány számára nézve eddig ismeretlen fajokat is tenyésztésbe fogunk vonni. Ezért célul tűztük a tenyésztés során esetlegesen izolált, a tudomány számára nézve új baktériumtaxonok azonosítását és jellemzését.

IV. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

IV.1. A szikes tavak jellemzői

A mérsékelt, illetve nedves éghajlatú övekre az ún. nyitott, lefolyásos állóvizek a jellemzőek, míg a zárt, lefolyástalan tavak a sztyeppék, puszták kísérői, ritkán fordulnak elő a mérsékelt éghajlati övben (Pannonhalmi és Sütő, 2007). Ilyen zárt sztyepp tavak közé tartozik Európa legnagyobb sekély, alkalikus, szikes állóvize, a Fertő.

A sós állóvizek kategóriájában a szikes vizek vízkémiai tulajdonságaik alapján jól elkülöníthető csoportot képeznek (Halmos, 2014). Domináns kationként a Na^+ , anionként a $\text{HCO}_3^-/\text{CO}_3^{2-}$, Cl^- és SO_4^{2-} ionokat tartalmazhatják (Sorokin és Kuenen, 2005), de Boros és Kolpakova definíciója szerint (2018) a szikes tavakban elsősorban inkább a Na^+ és $\text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-}$ ionok dominálnak (>25 ‰). Vízük alkalikus, a karbonátok által pufferolt magas pH értékük független a víz napszakos és szezonális változásaitól (Kirschner és mtsai, 2001; Felföldi, 2020). Kialakulásuk során fontos, hogy a talajvíz Na^+ ionokban gazdag, Ca^{2+} és Mg^{2+} ionokban pedig szegény legyen (Sorokin és mtsai, 2014). Általában száraz területeken találhatóak, ahol az evaporációs ráta nagy, amely megkönnyíti a sók felhalmozódását. A hiposzalin (sótartalom: 35-50 g L⁻¹) és mezoszalin (50-250 g L⁻¹) szikes tavakban magas bakteriális produkció figyelhető meg, és a diverz, haloalkalofil mikrobiális közösség aktivitásának köszönhetően a szén, nitrogén és kén körforgalom teljes. Hiperszalin (sótartalom > 250 g L⁻¹) körülmények között a mikrobiális diverzitás viszont néhány sótoleráns mikroba taxonra korlátozódik (Mesbah és mtsai, 2007), a szén és nitrogén ciklus feltehetően csak részlegesen megy végbe (Sorokin és Kuenen, 2005). A szikes tavakban a tápanyagtartalom általában magas [pl. az ortofoszfát koncentrációja 0,2 – 3,0 mg L⁻¹, az oldott szerves széntartalom 20-1000 mg L⁻¹ között mozog, átlagos értéke 90 mg L⁻¹ (Boros és mtsai, 2017; 2020)], amely tényezők kedvezően hatnak a baktériumok növekedésére. Viszont a vizekre relatíve alacsony N/P arány jellemző, amely részben az ammónia alkalikus körülmények között végbemenő volatilizációjának köszönhető (Boros és mtsai, 2008).

Szikes tavak a világban több helyen is kialakultak, amelyeknek planktonikus és üledékét alkotó mikrobaközösségét tenyésztéses és tenyésztéstől független módszerekkel is feltárták. Ilyen tavak találhatóak a Kenyán és Tanzánián áthúzódó Rift Valley területén (Lake Magadi, Rees és mtsai, 2004, Lake Bogoria, Harper és mtsai, 2003; Lake Elmenteita, Mwirichia és mtsai, 2010; 2011; Lake Nakuru, Luo és mtsai, 2013), Észak-Kelet Mongóliában (Sorokin és mtsai, 2004), belső Mongóliában (Kína, Baer Soda Lake, Zhang és mtsai, 2001; Ma és mtsai, 2004), a Dél-Kelet Szibériában található Kulunda sztyeppen (Oroszország) (Kulunda Lake, Foti és mtsai,

2007; 2008). Szikes tavak közé tartozik az indiai Lonar Lake (Wani és mtsai, 2006; Joshi és mtsai, 2008), az Egyiptomban található Wadi An Natron (Mesbah és mtsai, 2007), a törökországi Lake Van (Tomonaga és mtsai, 2012), a Kaliforniai Mono Lake (Hollibaugh és mtsai, 2001; Humayoun és mtsai; 2003) és a washingtoni Soap Lake (USA) (Dimitru és mtsai, 2008). A Magyarországon található szikes tavaink közül a legnagyobbak a Velencei-tó és a Fertő (Boros, 2002).

IV.2. A Fertő jellemzése

IV.2.1. A Fertő kialakulása

A Würm-jégkorszak alatt (kb. 115.000 - 10.000 évvel ezelőtt) a Fertő és a környező területek magasabban, nagyjából a Parndorfi-fennsík szintjén (tengerszint feletti magassága 160-180 m) helyezkedtek el. A tó kialakulása csupán mintegy 13.000 évvel ezelőtt kezdődött el tektonikus mozgások révén (<http://www.nationalpark-neusiedlersee-seewinkel.at/a-fertoe-to-es-nadasa.html>). A Kisalföld medencéje, a Nagyalfölddel egyidőben a harmadidőszakban lesüllyedt, és a medencéhez tartozó ún. pontuszi tábla különböző méretű süllyedéseiből keletkezett a Fertő medencéje a Hansággal együtt (Károlyi, 1955). Az első süllyedések következtében a mai Hanságban létrejött egy vízfelület, majd egy következő a Fertőtől délre. A déli rész lesüllyedése végül a mai tómeder kialakulásához vezetett, de azzal a következménnyel járt, hogy a sekélyebb Hanság elkezdett feltöltődni (<http://www.nationalpark-neusiedlersee-seewinkel.at/a-fertoe-to-es-nadasa.html>).

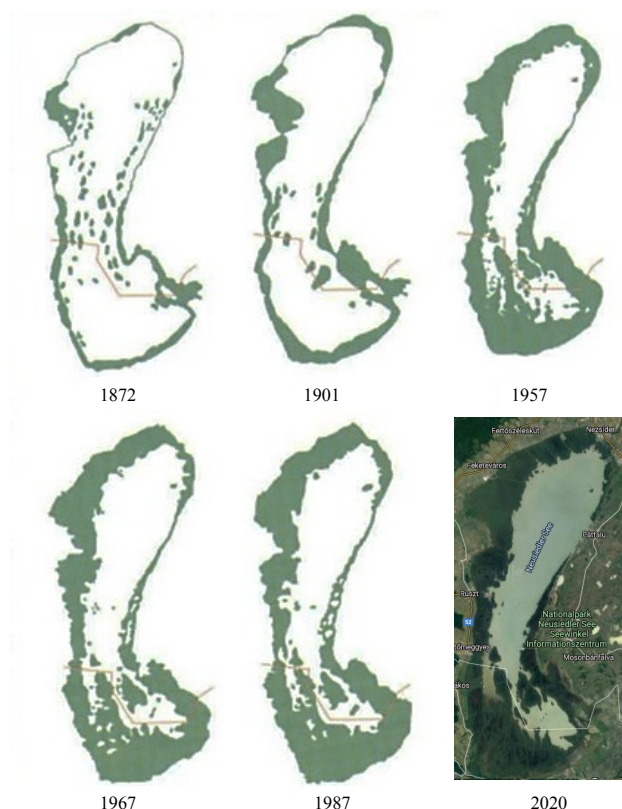
Az őszállapotban a Fertő táplálója a Vulka és kisebb patakok (Rákos, Bozi és Balfi patak) voltak. Az Ikva eredetileg szintén a Fertőbe ömlött, a XVIII. század végén azonban csatornázták és a Répcébe vezették (Pannonhalmi és Sütő, 2007).

A Fertő időnként teljesen kiszáradt, máskor pedig nagy kiterjedésű volt és elárasztotta a környező községeket. A feljegyzések szerint 1693-ban, 1738-42-ben, 1811-ben, és utoljára 1868-ban a tó teljesen kiszáradt (Pannonhalmi és Sütő, 2007).

IV.2.2. A Fertő vízszabályozása

A szabályozási, azaz lecsapolási törekvések 1870-es évektől kezdődtek, amikor tervbe vették a Hanság és a Fertő teljes lecsapolását a Rábca és a Hanság csatorna kiépítésével. Az 1904. évi XXXIX. törvénycikk viszont ezt törölte, és elrendelte a Hanság csatorna építésének befejezését és a kapcsolódó zsilipek építését. A két zsilip 1908-ban, illetve 1912-ben épült meg (Pomogyi

és Fertőszéli zsilipek) (Pinczés, 1995). A jelenlegi leeresztő zsilipet a Fertőújlak közvetlen közelében található Mexikópusztán 1930-ban építették. A Fertőszéli zsilip megépítését követően egészen 1964-ig a tó vízszintjét viszonylag alacsonyan tartották. Ennek következményeként erőteljes nádasodási folyamat indult meg. A XIX. század végén mintegy 60 km² volt a nádas összterülete, amely gyakorlatilag 80 év alatt megháromszorozódott (Pinczés, 1995) (1. ábra). A vízszint szabályozását és a zsilip kezelését jelenleg az 1965 januárjától elfogadott előírás szerint végzik, amely ugyan növelte a nádas területén a feltöltődés folyamatát, azonban lelassította a nád terjedését (Takáts, 1987).



1. ábra. A nád terjeszkedése a Fertőn Pannonhalmi (1999) alapján. Balról jobbra: 1872-es, 1901-es, 1957-es, 1967-es és 1987-es és 2020-as állapot.

A nádszállító csatornák jelenlegi hálózatát a Nádgazdaság hozta létre a régi árokhálózatra települve (Pinczés, 1995). Ahol a nádasok vízcsereje megoldatlan, ott a pangó víz tápanyagban feldúsul és oxigénben szegény lesz. Az ilyen területeken a nád mocsarasodik, erősen megritkul és berohad. Végül a nádas nem vesz részt az öntisztító folyamatokban, és maga is közvetlen okozója lesz a vízminőség romlásnak. Ennek elkerülésére a csatornák kotrását rendelték el (Pinczés, 1995).

Az Országos Környezet-és Természetvédelmi Hivatal 19/1977. sz. határozatában a Fertő-tó Tájvédelmi Körzet létesítésével védetté nyilvánította a Fertőt és környékét. 1991-ben a Környezetvédelmi Minisztérium 2/1991. (II.9.) KTM rendeletében ezen tájvédelmi körzet átszervezésével azt Fertő-tavi Nemzeti Parkká nyilvánította (Pinczés 1995). 1994-ben pedig hozzácsatolták a Hanság-Tájvédelmi Körzetet és megalakult a Fertő-Hanság Nemzeti Park. 2001 decemberében mind a magyar, mind az osztrák oldalon, az egész Fertő-táj elnyerte a világörökségi címet (Pannonhalmi és Sütheő, 2007).

IV.2.3. A Fertő vizének limnológiai jellemzése

Az osztrák-magyar határon fekvő Fertő kiterjedése 309 km², hossza 35 km, szélessége 8-9 km, legkisebb szélessége 7 km, legnagyobb szélessége 15 km (Pinczés, 1995). A Magyarország és Ausztria közötti határvonalat az e célból létrehozott betonsziget, a B0 pont jelképezi (2. ábra). A Fertő átlagos mélysége 1,3 m, vizének pH értéke pedig 7,8 és 9,3 között ingadozik (Bullerjahn és mtsai, 2019). A tó a vízforgalom szempontjából a szemisztatikus (átmeneti vízforgalmi) vizek közé tartozik, teljesen azonban csak 110-120 évente száradt ki (Felföldy, 1981). A tó sekélysége miatt hőmérséklete gyorsan képes változni (Reitner és mtsai, 1999). Lefolyástalan tó, és mivel párolgása több, mint a reá hulló csapadék, ezért



2. ábra. B0 határpont a Fertőn.
(Fotó: Sári Eszter)

sótartalma jelentős (800-2500 mg L⁻¹). Szalinitás szempontjából viszont a hiposzalin tavak közé tartozik. Főleg nátrium (41– 2170 mg L⁻¹), magnézium (14-317 mg L⁻¹), hidrogén-karbonát (99 – 1935 mg L⁻¹) és klorid (44 – 868 mg L⁻¹) ionokat tartalmaz magas koncentrációban (Wolfram és mtsai, 2014). A tó szulfátion-tartalma is számottevő, amelynek koncentrációját nagyban befolyásolja a vízszint ingadozása (220 – 790 mg L⁻¹). A magasabb értékek a vegetációs periódus második felében figyelhetőek meg, amikor a vízszint alacsonyabb (Ágoston-Szabó és Dinka, 2006). A víz ortofoszfátion tartalma 0,03 - 1,51 mg L⁻¹, ammóniumion és szulfidion koncentrációja pedig 0,18 – 0,46 mg L⁻¹ és 2,2-19,0 mg L⁻¹ (Ágoston-Szabó és Dinka, 2009). A tavat az osztrák oldalon található Vulka és a magyar oldalon található Rákos-patakon kívül a

csapadék és a Dunának a Fertőtől északra fekvő kavicsstakarójából szivárgó talajvize táplálja (Varga, 1962).

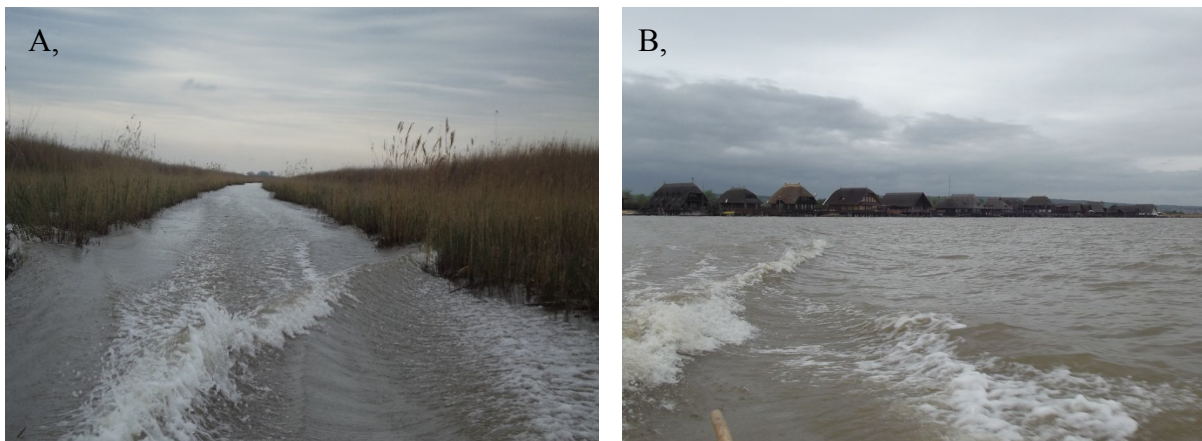
A tavat a tótípustani fogalmak szempontjából a fertők közé soroljuk, és a feltöltő szukcessziós folyamat előrehaladott állapotában van (Andrikovics és Berczik, 1975). Dévai és mtsai (1998) jellemzés szerint a fertők nagy vagy közepes kiterjedésű, sekély (átlagosan 1–2 m mély), területüknek több mint 1/3-a dús mocsári- és helyenként lápi növényzettel borított, de emellett kisebb-nagyobb hinaras és nyíltvízes foltokkal is tarkított, mozaikos felépítésű, de emellett jól elkülönülő nagyobb víztájakkal jellemezhető állóvizek. Vízforgalmuk általában szemisztatikus, esetenként azonban ki is száradhatnak. Rendszerint sekélytavak vagy közepes méretű kistavak feltöltődésével keletkeznek. A Fertő teljes területének körülbelül 55%-át (Pretzer és mtsai, 2017), a magyar tórésznek pedig 85%-át (75 km²) nádas (*Phragmites australis*) fedi, amelyben ún. belső tavak alakultak ki (Dokulil, 1979). Ilyen belső tó például a Herlakni-tó, Kis-Herlakni-tó (3. ábra), Átjáró-tó vagy a Hidegségi-tó (Buczko, 1989). Ennek ellenére a Fertő egységes tórendszernek tekinthető, melyet három szerkezeti alrendszer alkot: a nyílt víz, a nádas, és a belső tavak (Borsodi, 1992).



3. ábra. Fertőn kialakult belső tó (Kis-Herlakni-tó). (Fotó: Sári Eszter)

Az egyes magyarországi területen található belső tavakat maximum 3 méter széles, mesterséges csatornák köthetik össze a nyílt vízzel (4.A ábra). A nyílt víznek és a belső tavaknak hasonló az ionösszetétele, pH-ja és vezetőképessége, viszont átlátszóságuk nagyban különbözik (Dinka és mtsai, 2004). A Fertő nyílt vize igen kis átlátszóságú a magas lebegőanyag-tartalom miatt, ami annak köszönhető, hogy a szél könnyen fel tudja keverni a tó sekély víztestét (Somogyi és

mtsai, 2010). Ez megakadályozza, hogy alámerült növényi vegetáció, illetve algavirágzások alakuljanak ki. A szél által folyamatosan felkevert üledék viszont jelentős térbeli és kémiai heterogenitást okozhat a vízoszlopban, amely további ökológiai niche-eket teremthet a bakterioplankton számára (Pretzer és mtsai, 2017). A vízben felkavarodó üledékrészesek “hot-spot”-ként szolgálhatnak a mikrobák szaporodásához, illetve a különböző funkcióval rendelkező mikroorganizmusok asszociációjához. A szabadon élő mikroorganizmusokhoz képest a lebegő partikulumokon található mikrobák - a biofilm-szerű képződményekhez hasonlóan - szelektív előnnyel bírhatnak a magasabb tápanyag és szervesanyag-forrás miatt (Amalfitano és mtsai, 2017). A belső tavak és nádasok a makrofiton vegetáció következtében védettebbek a szél hatására történő felkeveredéstől, ezáltal vizük átlátszóbb, azonban a bomló növényi (pl. nád) maradványokból származó színes, oldott szerves anyagok miatt színük barna (Schauer és mtsai, 2015) és DOC (dissolved organic carbon, oldott szerves szén) tartalmuk is szignifikánsan magasabb a nyílt vízhez képest (Schauer és mtsai, 2015).



4. ábra. (A) A Fertő magyarországi területén található belső tavakat csatornák köthetik össze egymással. (B) A Fertőrákosi-öböl. (Fotó: Sári Eszter)

A Fertő vidék az ország más vidékéhez képest rendkívül szeles. Az uralkodó szélirány ÉNy-DK-i. Az évi átlagos sebesség 7-8 km/óra. A vízmozgások és a mederalakulás szempontjából az ÉNY-É-i, kisebb súllyal a D-DK iránytartományból fújó szelek a jelentősek (Pannonhalmi és Sütő 2007). Mivel az ÉNy-i szelek iránya majdnem párhuzamos a Fertő hossz tengelyével, ezért erős és állandó szél esetében 8-9 órán belül 20-25 cm-es vízszintnövekvés alakulhat ki a déli part nyílt területein (Padisák, 1993a). A Fertőrákosi-öböl (4.B ábra) az északi szelek hatására erősen feltöltődő jellegű (Pinczés 1995). A D-DK-i szelek hatására keltett áramlások a hordalék eltávolítás szempontjából kedvezőek.

IV.2.4. A Fertő üledékére jellemző fizikai és kémiai változók

A Fertő üledékében a pH, redoxpotenciál és a hőmérséklet csökken az üledék mélységével, míg az elektromos vezetőképesség, a kationok (Na^+ , Ca^{2+} , K^+ , Mg^{2+}) és Cl^- koncentrációja növekszik (Ágoston-Szabó és Dinka; 2009). Az intersticiális víz pH-ja az üledékben 0-20 cm mélyen 7,6, 20-40 cm mélyen pedig 7,4 körüli. A redoxpotenciál a mélység függvényében 0 mV-ról -120 mV-ra csökken. Az elektromos vezetőképesség pedig a mélyebb rétegek felé haladva $3,7 \text{ mS cm}^{-1}$ -ről $6,1 \text{ mS cm}^{-1}$ -re nő. Az üledék SO_4^{2-} koncentrációja a mélységgel csökken ($470 - 100 \text{ mg L}^{-1}$), és ezzel parallel nő az S^{2-} koncentrációja ($20 - 160 \text{ mg L}^{-1}$), ami a Fertő üledékében végbemenő egyik fő folyamatnak, a szulfát-redukciónak köszönhető. A N-tartalmú szerves anyagok (pl. aminok, amidok) degradációjának eredményeképpen az intersticiális vízben az NH_4^+ ionok dominanciája figyelhető meg, amely az ammonifikációs folyamatok gyakoriságára utal. Az NH_4^+ és NO_3^- koncentrációja a mélységgel növekszik a Fertő üledékében (NH_4^+ : $0,2 - 8 \text{ mg L}^{-1}$, NO_3^- : $0,25 - 1,1 \text{ mg L}^{-1}$). A PO_4^{3-} koncentrációja $1-6 \text{ mg L}^{-1}$ érték között mozog. Az üledék szervesanyag-tartalma magas, $220 - 400 \text{ mg L}^{-1}$ TOC koncentráció (total organic carbon, összes szerves szén) jellemző rá, ami az üledék összes széntartalmának (TC, total carbon) 37-53%-át teszi ki (Ágoston-Szabó és Dinka; 2009). Ágoston-Szabó és Dinka (2009) a Fertő esetében pozitív korrelációt találtak a mikrobiális aktivitás és az üledék TOC koncentrációja között.

Az összes szerves anyag, összes szerves szén (TOC), összes nitrogén (TN) és összes foszfor (TP) koncentrációja szignifikánsan magasabb volt az üledékben a Fertő azon részén ahol a nádas bomlásnak indult, mint az egészséges nádas tartalmazó területeken (Ágoston-Szabó és Dinka, 2006). Különbséget találtak az intersticiális vízben mért szulfid koncentrációban és redoxpotenciál értékekben is. A bomló nádas tartalmazó területek esetében magasabb szulfid és alacsonyabb szulfát koncentráció, illetve redoxpotenciál érték volt jellemző az üledékre, amely jelentős szulfát-redukciós tevékenységre utal. A foszfátion felszabadulását az üledékben erősen befolyásolta a szulfát koncentráció és a hőmérséklet: az üledék intersticiális vizében mért PO_4^{3-} koncentráció magasabb volt nyáron, amikor a SO_4^{2-} koncentrációjának csökkenése nagyobb mértékű volt (Ágoston-Szabó és Dinka, 2006). Az egészséges nád gyökerei nagyobb hatékonysággal szállítanak oxigént a rizoszférába, mint a bomló egyedek gyökerei, és a szerves anyagok mineralizációja anaerob körülmények között (alacsonyabb redoxpotenciál) lassú, ezért a bomló nádas területén holt szerves anyag felhalmozódás kezdődött el (Ágoston-Szabó és Dinka, 2009).

IV.2.5. A Fertő élővilága

A Kárpát-medence egyik legjelentősebb madárélőhelye a Fertő nádasa. Élőhelyül szolgál mind a fészkelő, mind az átvonuló madaraknak. A nádasban telepesen költ a nagy kócsag (*Egretta alba*), vörös gém (*Ardea purpurea*), kanalasgém (*Platalea leucorodia*, 5. ábra), a nyári lúd (*Anser anser*) és az üstökösréce (*Netta rufina*). A ragadozó madarak közül ugyancsak a nádasban költ a barna rétihéja (*Circus aeruginosus*) és rétisas (*Haliaeetus albicilla*). A nádi énekesmadarak közül legjellegzetesebb a fülemülesitke (*Acrocephalus melanopogon*). Gyakori a nádi tücsökmadár (*Locustella luscinioides*), a nádírigó (*Acrocephalus arundinaceus*), a cserregő nádiposzáta (*Acrocephalus scirpaceus*), a szegélyekben pedig a foltos nádiposzáta (*Acrocephalus schoenobaenus*) és a kékbegy (*Luscinia svecica*). A vonulási időszakban vetési ludak (*Anser fabalis*), nagy lilikek (*Anser albifrons*) több tízezres csapatai, a ritka madarak közül pedig a rétisas (*Haliaeetus albicilla*), a halászsas (*Pandion haliaetus*), a vörösnyakú lúd (*Branta ruficollis*), a kékes rétihéja (*Circus cyaneus*) és a vándorsólyom (*Falco peregrinus*) tartózkodnak itt (Dékányi, 2011).



5. ábra. Fiatal kanalasgémek szállnak le a Fertőn (https://de.wikipedia.org/wiki/Neusiedler_See).

A nyílt víz legfontosabb halfaja a planktonfogyasztó szélhajtó kűsz (*Alburnus alburnus*) és garda (*Pelecus cultratus*), a bentoszfogyasztó karikakeszeg (*Blicca bjoerkna*), dévérkeszeg (*Abramis brama*) és vágódurbincs (*Gymnocephalus cernua*), valamint a csúcsragadozó süllő (*Sander lucioperca*) és a harcsa (*Silurus glanis*). A nádas övben és szegélyén az őshonos halfauna leggyakoribb képviselői a bodorka (*Rutilus rutilus*), a vörös szárnyú keszeg

(*Scardinius erythrophthalmus*), a ponty (*Cyprinus carpio*), az ezüstkárász (*Carassius gibelio*), a csapósügér (*Perca fluviatilis*), a csuka (*Esox lucius*) és a compó (*Tinca tinca*) (Wolfram és mtsai, 2014).

Értékes és fajgazdag a vízi gerinctelen fauna is. Nagy faj- és egyedszámban fordulnak elő a nádi bagolylepkék (*Archanara* spp.). A Kárpát-medencét nyugatról megkerülő vonuló lepkefajok is sokszor útba ejtik a Fertő térségét, mint például a halálfejes lepke (*Acherontia atropos*) vagy a folyófüszender példányok (*Herse convolvuli*). Jelentős állománya van a védett lápi szitakötőnek (*Leucorrhinia pectoralis*) a Fertő egyes víztestjein. A *Lepidocyrtus peisonis* nevezetű ugróvillást (*Collembola*) pedig a Fertő nádasából származó példányok alapján írták le (http://fhnp.nemzetipark.gov.hu/?pg=menu_129). A zooplankton alkotó szervezetek közül az evezőlábú rákok (Copepoda) a nádassal borított területeken, míg az ágascsapú rákok (Cladocera) a nyílt vízi területeken fordulnak elő nagyobb számban (Pretzer és mtsai, 2017).

A Fertőn végzett algológiai vizsgálatok szerint a fitoplankton összetétele eltérő a nyílt területeken, a belső tavakban és a félig zárt, átmeneti jellegű területeken (Padisák, 1981). Padisák (1981) előzetes vizsgálatai alapján a szürkés vizű nyílt területeken a *Chlorococcales* fajok voltak jellemzőek az év nagy részében. Az átmeneti jellegű területeken a *Chlorococcales* és a *Cryptophyceae* fajok egyenlő arányban jelentek meg, a sötétebb vizű belső tavakban pedig a *Cryptophyceae* fajok voltak meghatározóak. Továbbá vizsgálatai során a cianobaktériumok nagyobb arányát tapasztalta a belső tavakban, mint a nyílt vízi területeken. Egyedül a *Cyclotella meneghiniana* faj volt kimutatható közel azonos mértékben mindhárom területről (Padisák, 1981).

A Fertő nyílt vízi területein végzett hosszútávú megfigyelések (1968-1990) eredményei alapján Padisák és Dokulil (1991) megállapították, hogy a kovaalgák képviselik a nyílt vízi területeken a legjelentősebb planktonikus csoportot. *Cyclotella* fajok (főleg a *Cyclotella meneghiniana*), kistermetű *Centrales* fajok (a *Centrales* rend a jelenlegi rendszertan szerint a *Coscinodiscophyceae* osztálynak feleltethető meg), *Chaetoceros muellerii*, *Synedra acus*, kisméretű *Fragilaria* fajok (főként *Fragilaria construens*), kisméretű *Navicula* fajok, kisméretű *Nitzschia* fajok, *Surirella peisonis* és a *Campylodiscus clypeus* tartoznak a legjelentősebb nyílt vízi kovaalgák közé. Ezen taxonok esetében a szezonális nem volt határozottan kimutatható, csak a *Chaetoceros muellerii* és a *Surirella peisonis* fajok mutatkoztak leginkább nyári fajoknak, a kisméretű *Nitzschia* fajok pedig inkább tavasszal és ősszel jelentkeztek nagyobb abundanciában. Ennek hátterében a nyílt víz állandó zavarossága áll, ami folytonos fénylimitációt okoz. Mivel a nagyméretű kovaalgák, illetve kovaalga láncok időszakosan

kiülepednek a vízből, ezért planktonikus mennyiségük függ a meteorológiai viszonyoktól. Ezt alátámasztja az a megfigyelés, hogy mennyiségük pozitív korrelációt mutat a víz szesztontartalmával (Padisák és Dokulil, 1991).

Somogyi és mtsai (2010) későbbi vizsgálatai szerint a Fertő nyílt vízének fitoplankton közösségét a vegetációs periódusban főként pikocianobaktériumok (domináns taxonként a *Cyanobium gracile*) és meroplaktonikus kovamoszatok (főként *Campylodiscus clypeus* és *Cyclotella* spp.) alkotják (Somogyi és mtsai, 2010). Télen pedig a Chlorophyta phylum képviselői is elterjedhetnek (Bullerjahn és mtsai, 2019). A 2016 telén történt mintavétel során a fitoplankton ezen phylum képviselői mellett főként nanoplanktonikus szervezetek dominanciája jellemezte (domináns fajok: *Cryptomonas ovata* és *Peridinium inconspicuum*) (Bullerjahn és mtsai, 2019).

A mesterséges csatornában a vegetációs periódusban epifitikus kovamoszatok (*Diatoma tenuis*, *Fragilaria ulna*), Cryptophyta (*Cryptomonas ovata*, *Cryptomonas reflexa*) és Chlorophyta taxonok (*Carteria* sp., *Spirogyra* sp.) képviselői jelentek meg nagy számban. A pikofitoplankton abundanciája és a teljes fitoplankton biomasszához való hozzájárulása szignifikánsan alacsonyabb volt a mesterséges csatornában, mint nyílt vízben vagy a belső tavakban (Somogyi és mtsai, 2010).

A Fertő három déli öblének (Rucás-öböl, Hegykői-öböl, Madárvárta-öböl) fitoplanktonját főként *Chrysophyta* és *Chlorophyta* szervezetek képviselik nagy fajszámban (Padisák, 1988). A fitoplankton biomassza nagyfokú változatosságot mutatott évről évre, de az egyes hónapok között is voltak eltérések. Akár egy nagyságrendbeli különbség is megfigyelhető volt két héten belül. A legnagyobb biomassza értékek általában tavasszal vagy nyáron voltak tapasztalhatóak. A déli öblökben a fitoplankton biomassza nagy részét kovaalgák és zöld algák alkották (Padisák, 1988).

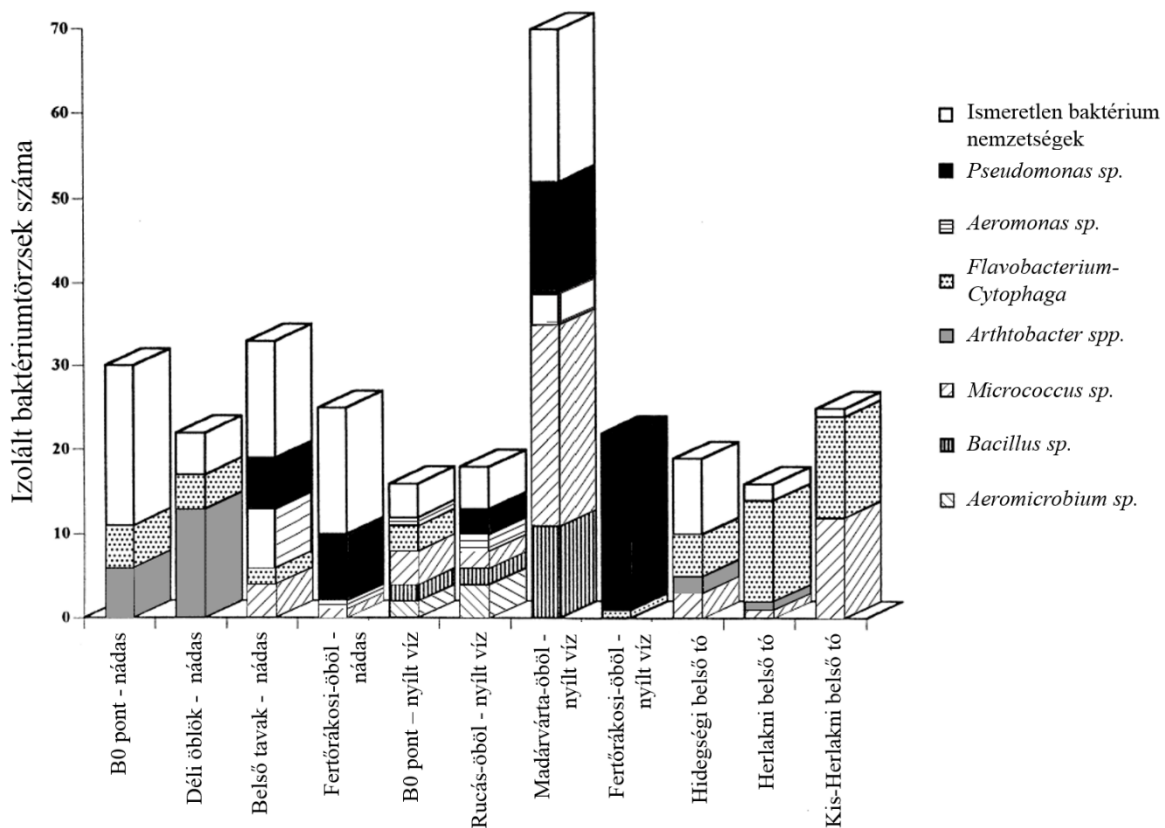
Hét belső tó (Herlakni-tó, Kis-Herlakni-tó, Hidegségi-tó, Nagyhatár-tó, Átjáró-tó, Óberlakni-tó, Pittner-tó) fitoplanktonjának szezonális változásait vizsgálva Padisák (1983) jelentős különbségeket talált az egyes tavakban uralkodó fajok tekintetében (Padisák, 1983). Főként r-strategista taxonok (*Cryptomonas*, *Rhodomonas*, *Chlamydomonas*) képviselőit mutatta ki, amelyek könnyen tudnak alkalmazkodni a gyakran változó környezeti körülményekhez. Ennek háttérében azt feltételezte, hogy bár ezek a belső tavak védve vannak a szél üledékfelkeverő hatásától, egyéb vízmozgások mégis hatással vannak rájuk. Az észak-északnyugati szél hatására a Fertő nyílt területeiről a víz a déli nádas öv irányába áramlik, majd a nádas területén lévő víz az ott élő fitoplanktonnal együtt tovább áramolhat a tó déli részébe. Ezáltal a kis déli tavak medencéjét feltöltheti a tőlük északra található nádas vize. Déli irányú szél esetében vagy

miután az északi szél megállt a vízáramlat ellentétes lesz. Az ilyen vízáramlatok pedig a környezeti körülmények gyakori változását eredményezik (Padisák, 1983). Padisák vizsgálatait 12 belső tó tanulmányozásával folytatta (Padisák, 1993a; Padisák, 1993b). Megállapította, hogy a kis felülettel rendelkező belső tavakban a nem planktonikus szervezetek (epipelon vagy perifiton eredetű szervezetek, mint például a nagy kovaalgák, fonalas zöld algák) akár 40%-át is képezhetik a fitoplanktonnak. A fenéig átlátszó barna vizű belső tavakban körülbelül 50%-ban a planktonikus ostoros szervezetek [főként *Cryptomonas* (pl. *C. ovata*, *C. erosa*) és *Rhodomonas* fajok (pl. *R. lacustris*, *R. minuta*, *R. minuta* var. *nannoplanctica*)] alkotják a fitoplanktont. Viszont a nagyobb méretű belső tavakban, ahol a víztest a szervesanyagok miatt zavaros, aktívan nem mozgó planktonikus algák, főként kovaalgák vannak jelen (*Chaetoceros muellerii*, *Cyclotella meneghiniana*, *Nitzschia acicularis*, és egyéb kisméretű *Nitzschia* fajok). Ezen megfigyelés alól csak a Ruster-Poschen képez kivételt, amelynek barna vize fenéig átlátszó, de mégis nagy arányban tartalmaz aktív mozgásra nem képes kokkoidális zöld algákat. A fitoplankton biomassza nyár közepén vagy végén volt a legmagasabb. A nyílt vízi területekkel ellentétben a belső tavak fitoplankton összetétele szezonális változásokat mutatott. Habár a szezonális változás meglehetősen kiszámíthatatlannak bizonyult, mivel minden egyes évben más faj képezte a fitoplankton biomassza legjelentősebb részét (Padisák, 1993a; Padisák 1993b). Somogyi és mtsai (2010) későbbi vizsgálatait során a belső tavakból pikocianobaktériumok, Heterokontophyta és Cryptophyta taxonok képviselőit mutatták ki a vegetációs periódusban (Somogyi és mtsai, 2010).

Somogyi és mtsai (2011) szerint a pikofitoplankton magas abundanciája (a teljes fitoplankton biomasszájának akár a 80%-át is meghaladhatja a nyílt vízben és a belső tavakban) annak köszönhető, hogy a Fertőben a vízoszlop turbiditásának növekedésével a pikoalgák maximális abundanciája, illetve a fitoplankton biomasszából való részesedése növekszik. A feltételezések szerint ez a turbid környezet miatt lecsökkent predációs nyomásnak és a limitált fénymenyiségnek köszönhető. Valószínűleg a fikocianint tartalmazó pikocianobaktériumok tudnak a legjobban érvényesülni, mivel a magas turbiditásnak és színes oldott szerves anyagok nagy koncentrációjának köszönhetően a víz alatti fény spektrumában vöröseltolódás figyelhető meg (Stomp és mtsai; 2007; Felföldi és mtsai, 2020).

IV.3. A Fertőn végzett korábbi mikrobiológiai vizsgálatok

A tó baktériumközösségével már korábbi kutatások is foglalkoztak, viszont a vizsgálatok során főként tenyésztéses technikákat alkalmaztak. Borsodi (1990) a Fertő magyarországi nyílt vízi régióját vizsgálva (B0 határtörés pont, Fertőrákosi-beltó, Rucás, Madárvárta) megállapította, hogy a bakterioplankton legtömegesebb taxonjai a *Pseudomonas alcaligenes* (főként a Fertőrákosi-beltavat borító jégtakaró alól izolálták), a *Micrococcus varians*, a *Micrococcus agilis*, valamint faji szinten nem azonosított *Flavobacterium* nemzetséghez tartozó szervezetek (6. ábra). A *Micrococcus* nemzetség tagjait mind a viharos körülmények okozta felkeveredett vízből, mind pedig a szélszélű időszak letisztult vizéből egyaránt kimutatták. Alacsonyabb gyakorisággal jelentek meg a mind a négy mintavételi helyen előforduló *Aeromonas hydrophila*, és a felkeveredett, sok iszapot tartalmazó vízmintákból izolált *Bacillus sphaericus* és *Bacillus pumilus* fajok (6. ábra). Megállapították, hogy a Fertő nyílt vizéből előkerülő taxonok nagy része alkalmazkodott a magas sókoncentrációhoz (akár 15 w/v% NaCl koncentrációhoz) és magas pH-értékekhez (pH 9 és 11-hez) (Borsodi 1990).



6. ábra. A Fertő vizéből tenyésztésbe vont baktérium nemzetségek megoszlása az egyes mintavételi pontok között (Borsodi és mtsai, 1998).

A belső tavak (Kis-Herlakni, Herlakni és Hidegségi tavak) planktonikus baktériumközösségeit Kurdi és Borsodi (1995) vizsgálta. A tenyésztésbe vont törzsek között *Micrococcus varians* (23%-os részarányal), *Flavobacterium odoratum* és *Flavobacterium breve* fajok (10-10%-os részarányal) jelentek meg nagy számban, amelyek respiratorikus anyagcseréjűek és a tó szikes vizéhez adaptálódva magas só- és pH tűréssel jellemezhető szervezetek voltak. A *Micrococcus varians* képviselői zömmel a Kis-Herlakni belső tóból kerültek elő. A *Flavobacterium* nemzetség képviselői mindhárom tóban jelentős arányban voltak jelen (6. ábra). Az izolált törzsek 5-10%-át a mindhárom tóból kimutatott *Arthrobacter*, a Herlakni-tóból izolált *Flectobacillus* nemzetség tagjai, a Hidegségi és a Herlakni-tóból izolált *Flexibacter aurantiacus* és a Kis-Herlakni és a Hidegségi-tóból azonosított *Cytophaga aquatilis* fajok alkották. Az izolált törzsek 3%-át képviselő *Pseudomonas* fajokat csak a Hidegségi-tóból azonosították. Az azonosított baktériumfajok száma a legdélebbre fekvő és a legszélesebb nádas övvel körülvett, a nyílt víztől leginkább elkülönült Hidegségi-tóban volt a legmagasabb (Kurdi és Borsodi, 1995).

A nádas epifita baktériumközösségeiként Borsodi és mtsai (1998) főként az *Arthrobacter sp.*, *Micrococcus sp.*, *Flavobacterium spp.* és *Pseudomonas sp.* képviselőit izolálták az alábbi pontokról: B0 határtörés pont, belső tavak, déli részen található öblök, Fertőrákosi-öböl (6. ábra). Az epifita baktériumközösség kevésbé tűnt diverznek. A belső tavak és a Fertőrákosi-öbölhöz közeli nádasok biofilm közösségei magasabb fajszámmal rendelkeztek, mint a nyílt vízi nádasok epifita közösségei.

A Fertő üledékének tenyészhető baktériumközösségeire is irányultak korábbi kutatások. Borsodi és Sallai (1997) a nyílt víz (Fertőrákosi-öböl, Madárvárta öböl), a belső tavak (Herlakni-tó, Kis-Herlakni-tó) és a nádas régió (Fertőrákosi-öböl nádasa, egy nyugati mintavételi pont, Herlakni csatorna és Homoki ferde) fenéküledékéből vettek mintát. A tenyésztésbe vont baktériumok között a legnagyobb részarányal a *Bacillus pumilus* (23%), 11-12%-os gyakorisággal a *B. pseudofirmus*, *B. horikoshii*, *B. alcalophilus* képviselői voltak jelen, melyek valamennyi mintavételi helyen domináns pozíciót foglaltak el. A *B. licheniformis* a Fertőrákosi-öbölben, a *B. simplex* a Kis-Herlakni tó területén volt jellegzetes. Rajtuk kívül még a *B. circulans*, *B. flexus*, *B. clarkii*, *B. clausii* fajokat mutatták ki. Az izolált törzsek 7%-át a *Kytococcus sedentarius* faj reprezentánsaiként azonosították. Az azonosított baktériumfajok száma a Fertőrákosi-öböl nádásában és a Kis-Herlakni-tó esetében volt a legmagasabb, a nyugati nádas mintavételi pontokon pedig a legalacsonyabb. Az NaCl és pH tolerancia tesztek alapján az NaCl hiánya a nyílt vízzel kapcsolatban álló területeken korlátozta leginkább a

baktériumok növekedését, illetve kifejezett alkalofil jelleget mutató baktériumtörzseket is itt találtak legnagyobb gyakoriággal. A sóhiányt legjobban a belső-tavi törzsek tolerálták. A fakultatív és obligát alkalofil baktériumok egyúttal mérsékelt halofilek is voltak, mivel a legintenzívebb szaporodást 5-7, esetenként 10%-os NaCl koncentráció mellett és pH 9,0 vagy e feletti értékeken mutatták. Az egyes területek mikrobaközösségeinek összetételében jellegzetes különbségeket nem találtak, amit az akkori magas vízállással magyaráztak.

Az izolált alkalofil *Bacillus*-ok enzimaktivitásainak vizsgálata alapján egy szacharoklasztikus és egy proteolitikus csoportot különítettek el (Borsodi és Sallai, 1998). Az első csoportra intenzív glükóz értékesítés (oxidatív, fermentatív és aerob savképzés egyaránt) és az α -amiláz enzim hiánya volt jellemző. A másik csoportot kizárólag aerob anyagcserét folytató, kifejezetten alkalofil sajátosságokat mutató baktériumfajok alkották, amelyek a glükózt nem, ellentétben a keményítőt nagy százalékos arányban hasznosították, továbbá depolimerizációs aktivitással rendelkeztek. A biokémiai tesztek során az összes baktériumtörzsről vonatkozóan 90-100%-ban kazeáz és zselatináz enzimaktivitást tapasztaltak. Észterázt (Tween 80 hidrolízis) a vizsgált baktériumfajok több, mint 80%-a termelt. A *Bacillus* fajok ciszteinből történő kénhidrogén felszabadítása alacsony százalékos értéket mutatott, ezért feltételezték, hogy az izolált baktériumtörzsek a szervetlen kénforrás helyett a szerves kénforrásokra támaszkodnak inkább. A nitrát disszimilatorikus redukcióját a törzsek 23%-a mutatta, a fenil-alanin deaminációt pedig csak 9%, amelyet a Fertőben akkoriban rendelkezésre álló magas szervetlen nitrogéntartalommal magyaráztak.

IV.4. A vízi növényzet hatása tavak baktériumközösségeire

A vízi növények kulcsszerepet töltenek be a litorális rendszerek ökoszisztémájában. Nagyban befolyásolják a tápanyag ciklust, ami szorosan kapcsolódik a tavak eutrofizációs folyamataihoz. Ugyanakkor számos módon pufferelek a tavi ökoszisztémákat, mint például hidrogénkarbonát fogyasztással, tápanyag felvétellel vagy allelopátiával (Zhao és mtsai, 2013). Az egyes növényfajok különböznek fiziológiai összetételükben, és a növények kora, leveleinek formája is meghatározó tényező lehet (Fan és mtsai, 2016). A magasabb növények sekély tavakban csökkentik a szél üledékfelkeverő hatását (Mentes és mtsai, 2017).

A vízi makrofita növények befolyásolni képesek a mikrobiális közösségek szaporodását, abundanciáját, aktivitását. Jelenlétük növeli a tavak horizontális heterogenitását, ezáltal különböző mikro niche-eket teremtenek a mikroorganizmusok számára is (Zeng és mtsai, 2012). Felületet biztosítanak a biofilm képződéshez, ezáltal növelik a mikrobiális diverzitást (Pang és

mtsai; 2016). Az növények szárán, levelein található epifiton baktériumközösség pedig diverzebb és jóval különbözőbb lehet, mint a növényt körülvevő planktonikus baktériumközösség (Fan és mtsai, 2016).

A növényfajok kémiai összetétele, amely különböző típusú szubsztrátok kibocsátását eredményezi, szintén befolyásolhatja a mikrobák által elérhető ökológiai niche tartományokat (Zeng és mtsai, 2012). Néhány vízi növényfajból származó molekula antimikrobiális hatású lehet. A vízililiom például antociánt termel (Fossen és mtsai, 1998), amely szintén befolyással lehet a mikrobaközösség szerkezetére. Smolders és mtsai (2000) szerint az alámerülő vízi makrofita növények leveleinek fenoltartalma szignifikánsan alacsonyabb, mint a víz felszínén úszó vagy a vízből kiemelkedő növényeké. Ezzel ellentétben kimutatták, hogy az alámerülő füzéres süllőhínár (*Myriophyllum spicatum*, 7.A ábra) által termelt polifenolos allelokemikáliák és az érdes tócsagaz (*Ceratophyllum demersum*, 7.B ábra) által termelt vegyületek szignifikánsan gátolják a heterotróf baktériumok növekedését (Hempel és mtsai, 2009; Fan és mtsai, 2016). A békaszőlőfélék (*Potamogeton spp.*, 7.C ábra) allelopatikus aktivitása alacsonyabb volt, mint az előbbi növényeké (Fan és mtsai, 2016).



7. ábra. (A) *Myriophyllum spicatum* (https://de.wikipedia.org/wiki/%C3%84hriges_Tausendblatt), (B) *Ceratophyllum demersum* (https://de.wikipedia.org/wiki/Raues_Hornblatt), (C) *Potamogeton crispus* (https://fr.wikipedia.org/wiki/Potamot_cr%C3%A9pu).

A közönséges nád [*Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Steudel, 8. ábra] egy kozmopolita emergens makrofita, amely magas ellenállóképességgel rendelkezik. Rendkívül produktív növényfaj, széles földrajzi elterjedéssel jellemezhető. Gyakran sűrű, klonális állományokat képez a tavak part menti övezetében, édesvízi mocsarakban, vizes élőhelyeken, folyók és csatornák mentén (Borsodi és mtsai, 2005; Wetzel, 2001). A vízi növényekből (például a nádasból) származó bomló növényi anyagok jelentős részét képezik az autochton detritusznak, amely később a vizes élőhelyek üledékének szerves anyagát fogják képezni. A lesüllyedt növényi anyagok degradációjának korai szakaszában domináns lebontó szervezetekként

szerepet játszanak az extracelluláris enzimaktivitással rendelkező gombák. A második szakaszban a cellulóz és a rekalcitráns anyagok (hemicellulóz, lignin) lebontása révén a baktériumok fokozott aktivitása megfigyelhető meg (Borsodi és mtsai, 2005). A szennyező anyagok mechanikai szűrésével és ülepítésével a nádas fontos szerepet tölt be a tavak természetes öntisztulási folyamatában (Borsodi és mtsai, 2007). Emellett a vízi növényzet a tápanyagokon kívül nehézfémeket és más szervesetlen illetve szerves szennyező anyagokat is képes megkötni. (Pang és mtsai, 2016).



8. ábra. Közönséges nád (*Phragmites australis*) a Fertőn. (Fotó: Sári Eszter)

A nád gyökér exudátumai képesek befolyásolni a rizoszféra mikrobaközösségét. Ezen vegyületek összetétele és mennyisége viszont függ növény fejlődési állapotától és a környezeti hatásoktól. Duan és mtsai (2009) például kimutatták, hogy a gyökér exudátumok acetáttartalma a *Phragmites australis* növekedésével egyidejűleg szignifikánsan megnő. Az acetát pedig a metanogén szervezetek számára szubsztrátként szolgál. Soni és Dahiya (2015) a *P. karka* levél extraktumának antimikrobiális hatását vizsgálták. Másodlagos anyagcseretermékeként flavonoidok és szteroidok jelenlétét mutatták ki. Tanninok, szaponinok és alkaloidok jelenlétét viszont nem detektálták. Megfigyeléseik szerint a levélkivonat gátolta az egyes klinikai izolátumok növekedését. Zhai és mtsai (2013) szerint a *Phragmites australis* gyökérváladékai fontos szénforrásként szolgálhatnak a denitrifikáló baktériumok számára alacsony szervesanyag-tartalmú, nitrátban gazdag vizek kezelésekor. Egy mikroszennyezők kezelésére létrehozott vizes élőhelyen ecetsav és borostyánkősav alkották a *Phragmites australis* gyökér exudátumának fő összetevőit (Wu és mtsai, 2017). Mellettük oxálsav, szacharóz és glükóz vegyületeket is azonosítottak. Az almasav, malonsav és propionsav jelenlétét nem mutatták ki.

A detritusz dekompozíciója során keletkezett DOM (dissolved organic material, oldott szerves anyag) fényelnyelő színes frakciója a CDOM (colored dissolved organic mater, színes oldott szerves anyag) (Harvey és mtsai, 2015), amelyet bomló növényi anyagok alkotnak (Haggard és mtsai, 2013). Számos édesvízi tóban a színes oldott szerves vegyületek alkotják a DOC fő frakcióját (Masin és mtsai, 2008). A CDOM szignifikáns szerepet tölt be az édesvízi ökoszisztémákban. V.-Balogh és munkatársai (2006) a sekély, nádassal fedett Kis-Balatont tanulmányozták stabil izotópos technikával. Kutatásuk során kimutatták, hogy aerob körülmények között 1 g nád levélből 20 mg DOC keletkezik és 200 mg CDOM, anaerob körülmények között pedig 30 mg DOC és 200 mg CDOM. A CDOM a víz optikai tulajdonságát is megváltoztatja, mivel elnyeli a látható és az ultraibolya sugárzásokat (Mentes és mtsai, 2017). A CDOM-ot alkotó huminanyagok (kinonokat, fenolokat, katekolokat és cukor csoportokat tartalmazó színes makromolekulák) többnyire savas karakterű polimerek, a növényi biomassza lebomlása során keletkeznek (Haggard és mtsai, 2013). A huminanyagok a vizes élőhelyek nagy részén a DOC-nak akár 40-60%-át is alkotják (Thurman, 1985). E vegyületek egy része nitrogént tartalmazhat (Schulten és mtsai, 1995). A huminanyagok közé tartoznak például a fulvosavak és a huminsavak. A fulvosavak oldódása nem függ a pH-tól, míg a huminsavak pH 2 érték alatt nem oldékonyak, pH 13 értéken viszont teljes az oldódásuk. Ezért minél magasabb a víz pH-ja, annál több aromás és alifás huminsav kerül oldott fázisba (Boros és mtsai, 2020). A huminanyagok a rekalitráns vegyületek közé tartoznak, mivel az aromás szerkezetük miatt nehezebben bomlanak le. Egyes baktériumok viszont tudják hasznosítani őket fő energia és szénforrásként (Moran és Hodson, 1990; Stepanauskas és mtsai, 2000; Reitner és mtsai, 1999), továbbá redox tulajdonságuknak köszönhetően az anaerob mikrobiális fermentáció során terminális elektron akzeptorként is szerepelhetnek. Huminanyagokat redukáló baktériumfaj például a *Schewanella oneidensis* (Klűpfel és mtsai, 2014). A redukált huminanyagok pedig az időszakosan anoxikus rendszerekben újra oxidálódhatnak amint oxigén éri őket (Klűpfel és mtsai, 2014). A Fertő ausztriai részén található Ruster-Poschen belső tó esetében a huminanyagok a DOC tömegének 32,5%-át alkották (Reitner és mtsai, 1997a), nyílt vízi területeken pedig 37,2-43,6%-át (Illmitzi-öböl, Reitner és mtsai, 1997b) vagy 40-50%-át tették ki (Reitner és mtsai, 1999).

A vízi makrofitonok árnyékoló hatásuk következtében és a belőlük származó CDOM fényabszorpciója miatt a vízben limitálják az elérhető fény mennyiségét. A fénylimitáció következtében csökkenhet a fitoplankton oxigéntermelése. Továbbá a CDOM biológiai degradációja is oxigén igényes folyamat (Mentes és mtsai, 2017). Ezért a vízi makrofiton vegetációnak kettős hatása lehet a bakterioplanktonra: direkt módon szén- és tápanyagforrást

biztosít a mikrobák számára, az algák növekedésének gátlásával pedig indirekt módon csökkenti a víz oxigén koncentrációját és az algák által extracellulárisan kibocsátott tápanyagok koncentrációját (Sigeo, 2005).

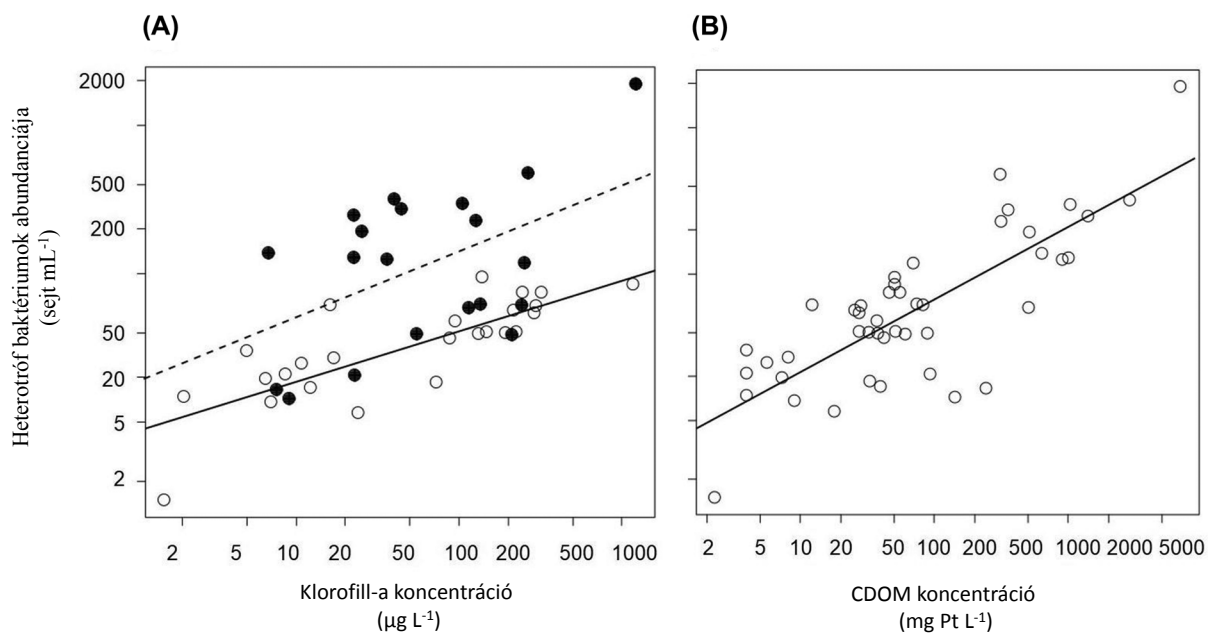
Az UV fény hatására a CDOM degradálódik, és a fotokémiai reakciók során toxikus reaktív oxigén gyökök (például szinglet oxigén, peroxil gyökök, hidroxil gyökök, szuperoxid, hidrogén-peroxid gyökök és huminanyagok szerves gyökei) szabadulhatnak fel, amelyek toxikus hatással vannak egyes mikroorganizmusokra (Haggard és mtsai, 2013). Ezek a gyökök végül hidrogén-peroxid képződéshez vezetnek, aminek a koncentrációja természetes vizekben elérheti az 1-2 μM -t. Ezen kívül stabil szemikinoid csoportokat és oxidált fenolokat is azonosítottak, amelyek közül a metoxifenolok erősen toxikusak. Ha a környezetben szabad Fe(II) is jelen van, akkor a Fenton-reakció során a hidrogén-peroxiddal reagálva hidroxil gyökök képződnek. A sejtek a reaktív oxigén gyökök (ROS, reactive oxygen species) semlegesítésére különböző enzimeket termelnek, mint például a szuperoxid diszmutázt, katalázt, aszkorbát-oxidázt és peroxidázt. Viszont amikor a ROS termékek magas koncentrációja meghaladja a sejtek védekezési képességét, az a membránok, DNS és fehérjék károsodásához vezet. A CDOM és az UV fény együttesen kifejtett gátló hatását vizsgálták egy vízvirágzást okozó, nitrogén-fixáló cianobaktérium fajon (*Aphanizomenon flos-aquae*) Haggard és mtsai (2013). Kísérletük során megállapították, hogy az árpasszalma, illetve a közeli vizes élőhelyre jellemző két növény [*Scirpus acutus* és *Typha latifolia* (széleslevelű gyékény)] gátolja ezen cianobaktérium növekedését, mivel növekedési rátáját negatívan befolyásolta az UV fény és a kibocsátott CDOM.

Szabó-Tugyi és mtsai (2019) 2014 nyarán 26 különböző tavat vizsgáltak. Halastavakat, a Balatont, több szikes tavat és a Fertőt mintavételezték. Ezen tavak a trofitás és a CDOM koncentrációja alapján széles skálát fedtek le. A Balaton tápanyagszegény tóként volt jellemezhető (a szerves tápanyagok, DOC, CDOM koncentrációja és a fitoplankton biomassza alacsony volt). A Fertőt ehhez hasonló fitoplankton biomassza (8-24 $\mu\text{g L}^{-1}$), szerves tápanyag (összes nitrogén: 0,9-2 mg L^{-1} , összes foszfor 0,0045-0,06 mg L^{-1}) és DOC (16-41 mg L^{-1}) tartalom jellemezte, viszont CDOM értékei jelentősen magasabbnak bizonyultak (18-247 mg Pt L^{-1}). A Fertővel összevetve hasonló DOC koncentrációval és sokkal alacsonyabb CDOM koncentrációval (26-83 mg Pt L^{-1}) voltak jellemezhetőek a halastavak. A szikes tavakban pedig ezen értékek a legmagasabbnak bizonyultak (akár 1000 mg L^{-1} , 7000 mg Pt L^{-1} és 1200 $\mu\text{g L}^{-1}$).

Pozitív összefüggést tapasztaltak a heterotróf baktériumok abundanciája és a klorofill-a koncentráció között, a kapcsolat erősségét viszont befolyásolta a CDOM koncentráció (9.A

ábra). Az aerob anoxikus fototróf (AAP) baktériumok abundanciája is növekedett a klorofill-a koncentráció növekedésével, amit a CDOM koncentráció szintén befolyásolt: bizonyos CDOM koncentráció alatt ($51,81 \text{ mg Pt L}^{-1}$) szignifikáns pozitív összefüggést mutattak ki, az ennél magasabb CDOM értékű pontoknál pedig az összefüggés szintén pozitív volt, de nem szignifikáns (Szabó-Tugyi és mtsai 2019).

Megfigyelésük során a heterotróf baktériumok abundanciája szignifikánsan nőtt a CDOM koncentráció növekedésével (9.B ábra). Szignifikáns pozitív összefüggést találtak a CDOM értékek és az aerob anoxikus fototróf (AAP) baktériumok abundanciája között is. A pozitív kapcsolat erősségét befolyásolta a klorofill-a koncentráció is: magasabb klorofill-a koncentráció esetén ($40 \mu\text{g L}^{-1}$ felett) erősebb összefüggést tapasztaltak, ami valószínűleg a magasabb primer produkció hatásának volt köszönhető. Az AAP baktériumok bakterioklorofill-a tartalmú aerob fakultatív fototróf baktériumok. Sötétben szerves szubsztrátokat hasznosítanak, míg nappal anoxigenikus fotoszintézisre képesek (Szabó-Tugyi és mtsai, 2019). Sötétebb vizű tavakban kisebb a fotikus réteg és a vörös/infravörös sugarak nagyobb arányban vannak jelen, amelyet az AAP baktériumok hasznosítani tudnak (Eiler és mtsai, 2009). A fényenergia szintén hozzájárulhat olyan nehezen bontható komplex szerves molekulák metabolizálásához, mint a CDOM (Masin és mtsai, 2008).



9. ábra. Szabó-Tugyi és mtsai (2019) alapján (A) a heterotróf baktériumok abundanciája és a klorofill-a koncentráció közötti összefüggés. A fehér, illetve fekete pontok azon mintavételi helyeket jelzik, ahol a CDOM koncentráció $56,1 \text{ mg Pt L}^{-1}$ alatt, illetve fölött volt. (B) A heterotróf baktériumok és a CDOM koncentráció közötti összefüggés.

A Fertőhöz hasonlóan a sekély szikes vizű Velencei-tóra is jellemző a nagy kiterjedésű náddal borított felület. A tó két főbb területre osztható fel: a nagyobb, nyílt vizű keleti partra és egy kisebb, nádassal borított természetvédelmi területre a nyugati öbölben (10. ábra). A nyugati részben kisebb belső tavak találhatóak, amelyeket csatornák kötnek össze (Ács és mtsai, 2003).



10. ábra. Légifelvétel a Velencei-tóról (https://de.wikipedia.org/wiki/Velencer_See#/media/).

Ács és mtsai (2003) a nádas felszín alatti biofilm rétegének baktériumközösségét vizsgálták tenyésztéses módszerekkel. A fajgazdagság valamivel magasabb volt a délnyugati parton, mint az északkeletin, a baktériumok abundanciája viszont a délnyugati parttól az északkeleti part felé nőtt. A tenyésztett baktériumtörzsek között főként *Pseudomonas*, *Acinetobacter*, *Shewanella* és *Agrobacterium*, *Aeromonas* és *Bacillus* nemzetségek tagjai szerepeltek.

Borsodi és mtsai (2007) később a nád szárán kialakult, vízfelszín feletti biofilm réteget alkotó baktériumközösséget vizsgálták tenyésztéses módszerekkel. A fürdetői mintavételi helyről (keleti oldalon található nyílt vízi területről) izolált baktériumok nagyobb metabolikus potenciállal rendelkeztek a tó középső részéről (Gárdony) és a nyugati részéről (Lángi-tisztás) izolált baktériumokkal szemben. Ezek a törzsek a fenotípusos tulajdonságaik alapján el is különböztek a Gárdonyi- és a Lángi-tisztásról származó törzsektől. Ellentétben a nyugati és a középső részen tapasztalt relatíve magasabb bakteriális diverzitással, a nyílt vízből (Fürdető) csak 10 képviselőjét tudták izolálni a kozmopolita édesvízi Gamma és Alphaproteobacteria osztályoknak. A tó ezen részén jellemző a magas alkalinitás és só koncentráció, továbbá a szél által keltett hullámozás is erősebb, amely a nád felületén kialakult biofilmet folyamatos mechanikai sérülésnek teszi ki.

Pang és mtsai (2016) egy mérsékelt eutróf édesvízi tó (Lake Hongze) három növényfajának epifiton baktériumközösségeit vizsgálva (*Myriophyllum verticillatum*, füzéres süllőhínár; *Nymphoides peltata*, tündérfátyol; és *Trapa japonica*, japán sulyom) különbséget találtak a növények mikrobaközösségei között, és azonos növényfajon belül a levelet, szárát, illetve a gyökeret alkotó taxonok között is. Továbbá magasabb mikrobiális sejtszámokat tapasztaltak az alámerült növényfaj levelein a vízfelszínen úszókéhoz képest. A levelek epifiton baktériumközösségei közötti különbséget azzal magyarázták, hogy az *N. peltatum* és a *T. japonica* levelei mindig a víz felszínén úsznak, míg a *M. verticillatum* egy szubmerz növény faj. A vízáramlásból, megvilágításból és a tápanyagok koncentrációjából fakadó különbségek pedig különböző baktériumtaxonok megjelenésének kedveznek. Ennek megfelelően a két úszó növényfaj gyökerének mikrobaközösségei kevésbé tértek el egymástól. A denitrifikáló baktériumközösséget vizsgálva a *M. verticillatum* levelén és gyökerén főleg a *Rhodobacter* taxon volt abundáns, míg a legtöbb makrofiton mintán az *Acinetobacter* és a *Pseudomonas* nemzetségek jelentek meg nagyobb számban (Pang és mtsai, 2016).

A vízi növények gyökerei a mikrobiális közösség összetételét gyökér exudátumok kibocsátásával és mikrokozmoszokban az oxigén koncentráció változtatásával befolyásolják. A növények gyökerei különböző ionokat, vizet, enzimeket, nyálkát, illetve elsődleges és másodlagos anyagcseretermékeket bocsáthatnak ki. Egyes másodlagos anyagcseretermékek toxikusak is lehetnek a mikrobák számára. A gyökér exudátumok egy részét a mikrobák energia és tápanyagforrásként tudják hasznosítani. A komplex mikrobiális interakciók a rizoszférában különböző mechanizmusok által szignifikáns hatást gyakorolnak a növények növekedésére, egészségére, úgy mint a tápanyagok mineralizációjával, vitamin előállításával, kompetitív fajok növekedésének gátlásával (Zhao és mtsai, 2013).

A vízi növényekből származó szerves anyagok nagyobb C/N aránnyal rendelkeznek és sokkal inkább ellenállóbbak a mikrobiális bontásnak a fitoplankton eredetűekhez képest (Fan és Xing, 2016). Továbbá megfigyelések szerint egy tó makrofiton dominálta részének üledékére magasabb TOC és TN koncentráció jellemző, mint a nyílt vízi részre (Fan és Xing, 2016).

A Fertőhöz hasonlóan a sekély, szikes vizű Velencei-tóból Micsinai és mtsai (2003) az egészséges és a bomló nád rizómáján élő baktériumközösséget vonták tenyésztésbe, és jelentős különbségeket találtak a kettő között. Az egészséges növényeket összel főként fakultatív fermentatív, növényeken gyakran megtalálható baktériumok kolonizálták, mint például az *Erwinia billingiae*, *Aeromonas sorbia*, *Pantotea agglomerans* és *Pseudomonas azotoformans*, nyáron pedig a *Kocuria rosea* és változatos *Bacillus* fajok voltak jellemzőek. Az izolált törzsek

nagy aránya mutatott erős fermentációs aktivitást a D-glükóz oxidatív és fermentatív értékesítésének vizsgálata során (Hugh-Leifson teszt). Ez az arány a bomló nád rizómájáról izolált törzseknél alacsonyabb volt, amelyről ősszel inkább szaprotróf, üledékből vagy a vízmintából gyakran kimutatott baktériumokat vontak tenyésztésbe: *Acinetobacter* spp., *Aeromonas hydrophila*, *Curtobacterium luteum* és *Agrobacterium vitis*. Nyáron a *Kocuria rosea* mellett a *Dietzia maris* és a *Bacillus cohnii* fajokat izolálták.

Az nád rizoszférájában a fermentatív Clostridiumok és a szulfát-redukáló baktériumok legvalószínűbb sejszáma pedig egy-két nagyságrenddel nagyobb volt, mint a nádas nélküli üledékmintáké. A Clostridiumok közül a *C. bif fermentans*, *C. putrificum* – *sporogenes* csoportot és a *C. scatologenes* fajokat vonták tenyésztésbe. Gázkromatográfiás méréssel kimutatták, hogy a *Clostridium* izolátumok főbb fermentációs terméke az ecetsav volt, amelyet a szulfát-redukáló baktériumok tovább hasznosíthatnak elektrondonorként. Közülük a *Desulfovibrio alcoholivorans*-t, *D. burkinensis*-t és a *Desulfotomaculum* nemzetség egy tagját azonosították (Borsodi és mtsai, 2003).

Zhao és mtsai (2013) a Lake Taihu (Kína) rizoszféra mintáinak baktériumközösségeit vizsgálták. A tó három különböző makrofiton borítású területét mintázták [érdes tócsagaz (*Ceratophyllum demersum*), csavartlevelű valiznéria (*Vallisneria spiralis*), fodros békaszőlő (*Potamogeton crispus*)], negatív kontrolnak pedig egy makrofiton nélküli terület üledékét. A T-RFLP (terminal restriction fragment length polymorfizm - terminális restrikciós fragmens hossz polimorfizmus) mintázatok és a klón könyvtárak eredményei alapján a három alámerült makrofiton borítottságú hely jelentősen különbözött a makrofiton nélküli mintavételi helytől. A molekuláris klónozás eredményei alapján a fodros békaszőlő és a csavartlevelű valiznéria rizoszférájában a Deltaproteobacteria és a Betaproteobacteria osztályok képviselői jelentek meg számottevően. A fodros békaszőlő rizoszférájában a Gammaproteobacteria osztály alacsonyabb arányban volt jelen. Ez a növény növeli a foszfor és a fenolos vegyületek koncentrációját, amely gátló hatással lehetett a Gammaproteobacteria osztályra. Az érdes tócsagaz rizoszférájában az Acidobacteria phylum volt abundáns. A makrofiton nélküli helyen a Chloroflexi és a Bacteroidetes phylum képviselői nagyobb számban jelentek meg, mint a másik három mintavételi ponton, a Nitrospirae phylum pedig a nyílt vízi ponton nem jelent meg, míg a makrofiton borítottságú helyeken igen. Számos szekvencia specifikusan volt jellemző az adott növény rizoszférájára: például a fodros békaszőlő rizoszférájára a Desulfurellales, míg a csavartlevelű valiznériáéra a Sphingobacteriales rend volt jellemző. Végül pedig a három rizoszféra minta diverzebb baktériumközösséggel rendelkezett, mint a makrofiton nélküli terület (Zhao és mtsai, 2013).

Pang és mtsai (2016) egy mérsékelten eutróf édesvízi tó (Lake Hongze) füzéres süllőhínár (*Myriophyllum verticillatum*) által borított és egy nyílt vízi régiójának üledékalkotó baktériumközösségei között jelentős különbséget találtak. Egyes taxonok (Epsilonproteobacteria, 'BD2-11 terrestrial group', 'Candidatus' Acetothermus, Prosthecomicrobium, 'SubsectionI FamilyI' és 'vadinBC27 wastewater-sludge group') nagyobb arányban voltak jelen a növényzettel borított mintavételi helyen, mint a nyílt vízi üledékben, míg más taxonok a nyílt vízi üledékben voltak abundánsabbak ('Subgroup 19', 'Candidate division OD1', Verrucomicrobium és 'Kazan-3B-09'). A nitrifikáló baktériumtaxonok relatív abundanciája pedig ötször magasabb volt a nyílt vízi üledékben, mint a füzéres süllőhínárossal borított helyen (Pang és mtsai, 2016).

V. ALKALMAZOTT ANYAGOK ÉS MÓDSZEREK

V.1. Mintavétel

A mintavétel 2015. november 10-én és 2016. július 18-án történt a Fertő három különböző élőhelyének vízteréből és üledékéből: az osztrák-magyar határon található nyílt vízi B0 pontról (É. sz. 47,73459°; K. h. 16,71941°), a Kis-Herlakni belső tóból (É. sz. 47,68460°; K. h. 16,70272°) és a Külső-övcatorna mentén elhelyezkedő nádas vizéből (É. sz. 47,654321°; K. h. 16,72517°) (11-14. ábra). A minták kódolását az 1. táblázat tartalmazza. A mintavételek 10-14 óra között zajlottak. A vízmintákat vízoszlop mintavevővel gyűjtöttük (integrált mintavevő, hossz: 2 m, belső átmérő: 5 cm), amellyel a teljes vízoszlopot mintáztuk. A kémiai és mikrobiológiai vizsgálatokhoz az egyes mintavételi helyszínekről két almintát vettünk. Az alminták térfogata függött a mintavételi helyszínek vízmélységétől. A legmagasabb vízállást a novemberi B0 vízminta esetében tapasztaltuk, ekkor 150 cm mély volt a Fertő vize, így egy alminta térfogata ~2,9 L volt. A legalacsonyabb vízállást júliusban a nádas mintavételi ponton tapasztaltuk, ekkor a vízmélység csak 80 cm volt, így egy alminta térfogata ~1,5 L volt. Az így kapott kompozit mintából (3 - 5,8 L) a mikrobiológiai vizsgálatokhoz 1,5 liternyit gyűjtöttünk autoklávban sterilizált csavarkupakos üvegekbe. Az üledékek mintázása steril üledék mintavevő henger (hossz:~ 15 cm, átmérő: 5 cm) segítségével történt. A mintákat a laboratóriumba szállítás során, majd a feldolgozásig 6-8°C-on tároltuk. Az üledékoszlopok felső 10 cm-es rétegét (~ 500 cm³) steril körülmények között homogenizáltuk. A mintákat 72 órán belül feldolgoztuk.

1. táblázat. A Fertőből származó minták, és azok kódolása.

	Víz		Üledék	
	November	Július	November	Július
Nyílt víz (B0)	B0w-Nov	B0w-Jul	B0s-Nov	B0s-Jul
Kis-Herlakni belső tó (KH)	KHw-Nov	KHw-Jul	KHs-Nov	KHs-Jul
Nádas (R)	Rw-Nov	Rw-Jul	Rs-Nov	Rs-Jul



11. ábra. A Fertő (Neusiedler See) műholdas felvétele és az általunk vizsgált mintavételi pontok. B0: nyílt víz, KH: Kis-Herlakni tó, R: nádas.



12. ábra. A Fertőn nyílt vízi B0 pontja.



13. ábra. A Fertő egyik belső tava a Kis-Herlakni-tó (KH).



14. ábra. A Fertőt borító nádas a Külső-övesatornánál (R).

V.2. Fizikai és kémiai változók meghatározása

A fizikai és kémiai változókat az ELKH Balatoni Limnológiai Kutató Intézet munkatársai mérték.

Mindegyik mintavételi helyszínen megmérték a víz mélységét és Secchi-átlátszóságát Felföldy (1974) alapján. A víz hőmérsékletét, pH értékét és a vezetőképességet WTW pH315i, illetve Hanna HI9033 terepi mérőműszer segítségével határozták meg. Az víz lebegőanyag-tartalmát gravimetriásan mérték (Eaton és mtsai, 1995). A CDOM (coloured dissolved organic matter, színes oldott szerves anyag; platina szín [mg Pt L^{-1}]) meghatározása Tugyi és mtsai (2019) által ismertetett módon történt. A platina szín meghatározása során a vízminták színét (adott hullámhosszon történő fényelnyelésüket) platinavegyületet tartalmazó standard oldatával hasonlítják össze, mivel az hasonló spektrális tulajdonsággal rendelkezik, mint a vízben található huminanyagok. Az abszorbancia értékeket Cuthbert és del Giorgio (1992) által meghatározott egyenlet alapján Pt-egységekké számították át. A vízminták szulfát koncentrációját a Standard Methods (Eaton és mtsai, 2005) előírásai alapján határozták meg.

V.3. A mikrobiális közösség elemzésére alkalmazott módszerek

V.3.1. A mikrobiális közösségek összetételének meghatározása új generációs DNS-amplikon szekvenálással

A vízmintákból 250-250 mL-t 0,22 μm pórusátmérőjű szűrőn (GSWP típusú kevert cellulóz membránfilter, Millipore, Billerica, MA, USA) átszűrtük, majd azokat feldolgozásig -20°C -on tároltuk. A steril körülmények között homogenizált üledékmintákból 1,5-1,5 g-ot szintén 20°C -on lefagyasztottunk. A közösségi DNS-t a membránfilterekből és az üledékmintákból Ultraclean[®] PowerSoil DNA Isolation Kit (MoBio, Carlsbad, CA, USA) segítségével a gyártó utasításai szerint vontuk ki, azzal a módosítással, hogy a mechanikai sejtfeltárást 2 percen keresztül 30 Hz-en Mixer Mill MM400 típusú sejtmalomban (Retsch, Haan, Germany) való rázatással végeztük.

A Bacteria és Archaea taxonok azonosításához polimeráz láncreakcióval a 16S rRNS-t kódoló génjének V3-V4 szakaszát szaporítottuk fel. A Bacteria taxonok kimutatásához B341F (Herlemann és mtsai, 2011) és módosított B805NR (Apprill és mtsai, 2015), az Archaea taxonok kimutatásához pedig A519F (Teske és Sorensen, 2007) és Arch855R (Yoshida és mtsai, 2005) primereket alkalmaztunk. A felszaporított szekvenciák 5' végére Fluidigm CS1 és CS2 univerzális szekvenciákat kapcsoltunk (Függelék XII.1.). A PCR reakcióelegy összetételét

és a hőprofilját a Függelék XII.2. pontja alatt tüntettük fel. Az amplifikációt három párhuzamos reakcióban végeztük el. A PCR során kapott DNS koncentrációt Qubit™ dsDNA HS Assay Kit alkalmazásával az Invitrogen™ Qubit™ 2.0 Fluorometer készüléken ellenőriztük, majd $50 \text{ ng } \mu\text{L}^{-1}$ végkoncentrációra állítottuk be.

Az amplikon könyvtárak tisztítását, minőség-ellenőrzését, koncentrációjának meghatározását és DNS-szekvenálását a Michigan State University (USA) Research Technology Support Facility, Genomics Core laboratóriuma végezte. A szekvenálás $2 \times 250 \text{ bp}$ „paired end” eljárásban történt az Illumina által gyártott standard v2, 500 cycle MiSeq platformon.

A szekvenálást követő bioinformatikai elemzéseket Dr. Szabó Attila (ELTE Mikrobiológiai Tanszék munkatársa) végezte Benedek és mtsai (2019) szerint. Röviden összefoglalva, az elemzés mothur v1.42.1 (Schloss és mtsai, 2009) szoftverrel a MiSeq SOP (http://www.mothur.org/wiki/MiSeq_SOP, letöltés ideje 2019.03.08) alapján történt, azzal a különbséggel, hogy a 'deltaq' paramétert 10-re változtattuk a 'make.contigs' parancsban, hogy csökkentsük a mesterséges diverzitást az elemzés során. A kimérák detektálására a UCHIME (Edgar és mtsai, 2011) szoftvert használtuk, a singleton szekvenciákat pedig Kunin és mtsai (2010) javaslatai alapján eltávolítottuk. A taxonómiai besorolást 1000 iteráció alapján számolt legalább 80%-os bootstrap konfidencia érték alkalmazásával az ARB-SILVA SSU Ref NR 132 adatbázisa (Quast és mtsai, 2013) alapján végeztük. A Tindall és mtsai (2010) által javasolt 97%-os szekvenciahasonlósági küszöbérték alapján határoztuk meg az operatív taxonómiai egységeket (operational taxonomic unit, OTU). A szekvenciák elérhetőek az NCBI SRA (Sequence Read Archive) adatbázisában a PRJNA598938 BioProjekt ID alatt.

A mintákból kimutatott OTU-k egyenletes eloszlásának meghatározásához a Shannon-Weaver és inverz Simpson (1/D) indexeket, a minták fajgazdagságának becsléséhez pedig a Chao-1 és ACE fajszámbecslő értékeket alkalmaztuk, amelyeket a mothur v1.41.1 segítségével számítottunk ki. Ezen indexek meghatározásához a szekvenciákat újra mintavételeztük a legalacsonyabb szekvencia számú minta esetében tapasztalt leolvasási érték alapján. A szekvenciák száma tehát mindegyik minta esetében azonos volt a legalacsonyabb szekvencia számú mintavételi pont szekvencia számával. Ez a Bacteria domén esetében 14.448 db, az Archaea domén esetében pedig 1.229 db szekvenciát jelentett. Az ACE index (average-based coverage estimator – mennyiségen alapuló lefedettséget becsülő index) nem csak a fajok előfordulását, hanem azok mennyiségét is figyelembe veszi. A becslés a ritka fajok ($n \leq 10$) gyakorisága alapján a nem észlelt fajok számára is következtet (Kim és mtsai, 2017). A Chao-1 index szintén mennyiségi alapon becsüli meg a minták fajszámát. Azon a felvetésen alapul, hogyha egy 'hiperdiverz' mintában nagyon sok fajt nem észleltünk, akkor jobb megadni a

fajgazdagság pontos alsó határát, mint egy pontatlan fajszámbecslő értéket. A becslés a nem észlelt fajok számára az egy (singleton) és kettő (doubleton) egyed által képviselt fajok számából következtet (Gotelli és Chao, 2013). Jelen esetben a szekvenciák újra mintavételezése során kapott singleton és doubleton szekvenciák alapján számoltunk. Az egyes minták fajszámbecslő, illetve diverzitás indexei közötti szignifikáns eltéréseket kétmintás párosítatlan t-próbával határoztuk meg a Past 2.17c program (Hammer és mtsai, 2001) segítségével. A telítési görbéket az újra mintavételezett OTU számok alapján kalkuláltuk.

A víz és üledékminták mikrobaközösségeinek összevetését Bray-Curtis hasonlóság alkalmazásával one-way ANOSIM (analysis of similarities – hasonlóságok elemzése) teszttel határoztuk meg Past 3 szoftverben (Hammer és mtsai, 2001). A közösség összetételének vizuális ábrázolásához Excel programot használtunk. Az OTU-k egyes minták közötti eltérését NMDS (non-metric multidimensional scaling – nem metrikus sokdimenziós skálázás) ordinációval szemléltettük, amelyet R programban (R Core Team, 2017) a vegan (Oksanen és mtsai, 2017) és a ggplot2 (Wickham, 2009) programcsomag alkalmazásával hoztunk létre. SIMPER teszttel (similarity percentages – százalékos hasonlóság) meghatároztuk az egyes minták közti közösség szerkezeti eltérésekért minimum 30%-ban felelős OTU-kat.

V.3.2. A mikrobiális közösségek összetételének meghatározása tenyésztéses módszerekkel

V.3.2.1. A különböző anyagcserével jellemezhető baktériumcsoportok mennyiségének meghatározása MPN módszer segítségével

Határhígítási (MPN: most probable number - legvalószínűbb sejtszám) módszer alkalmazásával, mikrotiter lemez segítségével (Rowe és mtsai, 1977) elvégeztük az aerob módon növekvő heterotróf baktériumok és fermentatív savtermelő baktériumok legvalószínűbb milliliterenkénti sejtszámának [MPN mL⁻¹] becslését.

○ Heterotróf baktériumok mennyiségének meghatározása

A heterotróf baktériumok milliliterenkénti MPN értékének meghatározásához módosított R2A levesben (Reasoner and Geldreich, 1985) [pH-t 8,5-re állítottuk, a desztillált vizet B0 vízzel helyettesítettük, amelyet autoklávban sterilizáltunk (121°C, 1 atm túlnyomás, 20 perc)] 8 tagú, tízszeres hígítási sorozatot készítettünk 5 párhuzamos reakcióban. A mikrotiter lemezeket 23°C-on 1 hétig inkubáltuk. Az abszorbancia adatokat 720 nm-en TECAN Sunrise Microplate Reader készülékkel olvastuk le.

- A fermentatív baktériumok mennyiségének meghatározása

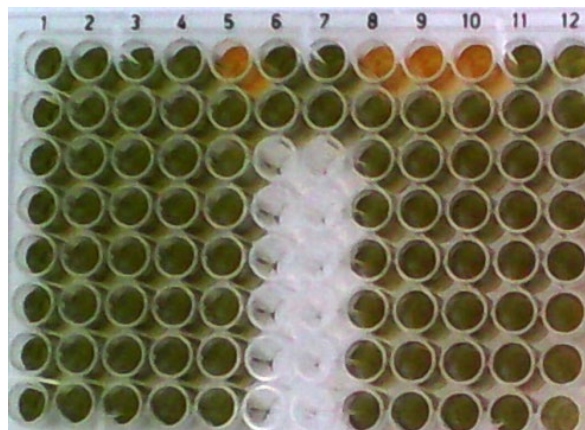
A fermentatív savtermelő baktériumok legvalószínűbb sejtszámának [MPN mL⁻¹] meghatározásához savtermelő levest alkalmaztuk.

A savtermelő leves összetétele:

Kazein pepton	3 g
Élesztőkivonat	1,5 g
KH ₂ PO ₄	1,2 g
Glükóz	6,5 g
Na ₂ CO ₃	2 g
Brómtimolkék	32 mg
Desztillált víz	1000 mL
pH	8,5
121°C-on, 1 atm túlnyomáson 20 percig sterilizálva	

A mintákból 8 tagú, tízszeres hígítási sorozatot készítettünk 5 párhuzamos reakcióban. Az inkubálás anaerob körülmények között történt 2 hétig 23°C-on az Anaerocult® A Mini (Merck) gázfejlesztő rendszerben. A pozitív reakciót a brómtimolkék indikátor sárga színű átcsapása jelezte (15. ábra), amelyet szabad szemmel olvastunk le.

Az üledékminták esetében az eredményeket MPN g száraz anyag⁻¹ mértékegységben fejeztük ki. Az üledékminták szárazanyag-tartalmának meghatározásához azokat 70°C-on 30 percig, majd 120°C-on 120 percig hőlégmentizátorban szárítottuk. A legvalószínűbb sejtszám értékeket Garthright és Blodgett (2003) kalkulátora alapján határoztuk meg. Az egyes minták milliliterenkénti MPN értékei közötti szignifikáns eltérést kétmintás párosítatlan t-próbával határoztuk meg a Past 2.17c program (Hammer és mtsai, 2001) segítségével.



15. ábra. Savtermelő leves mikrotiter lemezben. A pozitív reakciót a brómtimolkék indikátor sárga színű átcsapása jelezte.

V.3.2.3. Baktériumtörzsek izolálása és azonosítása

- *A tenyésztés során alkalmazott táptalajok és tenyésztési technikák*

A hat vízminta tenyészhető baktériumközösségének meghatározásához módosított R2A (Reasoner és Geldreich, 1985) táptalajt (a táptalajok elkészítéséhez desztillált víz helyett a Fertő nyílt vízi mintavételi pontjáról (B0) és a Kis-Herlakni tóból (KH) származó vizet használtunk, a pH-t 8,0-8,5 érték közé állítottuk), valamint Kéki és mtsai (2013) alapján szerves anyagokat alacsony koncentrációban tartalmazó módosított M4 médiumot (pH: 8,5) alkalmaztunk.

A módosított M4 táptalaj összetétele:

- Nyomelem oldat

FeSO ₄ x 7H ₂ O	2,0 g
H ₃ BO ₃	0,03 g
MnCl ₂ x 4H ₂ O	0,1 g
CoCl ₂ x 6H ₂ O	0,19 g
NiCl ₂ x 6H ₂ O	0,024 g
CaCl ₂ x 2H ₂ O	0,002 g
ZnSO ₄ x 7H ₂ O	0,144 g
Na ₂ MoO ₄ x 2H ₂ O	0,036 g
EDTA	5,2 g
Desztillált víz	1000 mL
pH	6,0

121°C-on, 1 atm túlnyomáson 20 percig sterilizálva

- Vitamin oldat:

4-aminobenzoésav	40 mg
D (+)-Biotin	10 mg
Nikotinsav	100 mg
Ca-D-(+)-pantotenát	50 mg
Piridoxin-hidroklorid	100 mg
Tiamin-hidroklorid	100 mg
Desztillált víz	1000 mL
pH 7,0-7,2	7,0-7,2

0,22 µm porúsátmérőjű polikarbonát filteren átszűrve, 4°C-on, sötétben tárolva

- 100X-os töménységű „Mixed Carbon” oldat:

Na-acetát	0,5 g
Na-formiát	0,5 g
Na-perszulfít	0,5 g
Na-szukcinát	0,5 g
α -D-glukózamin	0,5 g
Glükóz	0,5 g
Glicerol	0,5 g
Etanol	0,5 g
Desztillált víz	100 mL

0,22 μ m pórusátmérőjű polikarbonát filteren átszűrve, 4°C-on, sötétben tárolva

- M4 táptalaj

Nyomelem oldat	24 mL
NaHCO ₃	2 g
Agar/ Gelrite®	16 g / 14 g
Fertő víz	954 mL
pH	8,0-8,5
121°C-on, 1 atm túlnyomáson 20 percig sterilizálva	
Vitamin oldat	12 mL
100X-os töménységű „Mixed Carbon” oldat	10 mL

A hat vízminta tenyésztendő baktériumközösségének meghatározásához kétféle tenyésztési technikát alkalmaztunk. (1) A mintákat a standard mikrobiológiai szabályoknak megfelelően (Sanders, 2012) hígítási sor készítését követően direkt szélesztettük R2A és M4 táptalajokra. A táptalajok szilárdításához agar-agart vagy gellángumit (Gelrite®) alkalmaztunk. Az inkubálás 23°C-on 3 hétig tartott. (2) A minták dúsításához 25-25 mL vízmintát adtunk 200 mL M4 tápleveshez. Mindegyik minta dúsításához a táplevesekben saját mintavételi helyszínről származó vizet (B0, KH, R) használtunk desztillált víz helyett. Az inkubálás 23°C-on 3 hétig tartott. A mintákból 100-100 μ l-t szélesztettünk az agar-agart vagy gellángumit tartalmazó M4 médiumra. Az agar, illetve gellángumi lemezek inkubálása 23°C-on 2 hétig tartott. A táptalajokról a baktériumtörzseket random módon izoláltuk, ezt követően a mikrobiológia szabályainak megfelelően tisztítottuk (Sanders, 2012).

- *DNS izolálás a baktériumtörzsekből*

A baktériumtörzsekből a DNS kivonás Szuróczki és mtsai (2016) alapján történt. 600 µl-es Eppendorf-csövekbe 100-100 µl DEPC-cel (diethyl-pirokarbonát) kezelt RN-áz mentes vizet (dH₂O) pipettáztunk, majd mindegyik csőbe 100 µl steril üvegyöngyöt tettünk. Ezt követően a tisztított, fiatal (48-72 órás) baktériumtenyészetekből egy kacsnyi mennyiséget szuszpendáltunk az Eppendorf-csövekben lévő folyadékba, majd MM301 típusú sejtmalommal (Retsch, Haan, Germany) 2 percen keresztül 30 Hz-en rázattuk őket. A sejtfeltárás után a csöveket centrifugáltuk (5000 x g), majd a nyers lizátumot PCR készülékben (GeneAmp PCR System 2700) 5 percen át 98°C-on denaturáltuk. Ezt követte a csövek 5 percen át történő centrifugálása (10000 x g). A DNS mintákat feldolgozásig -20°C-on tároltuk.

- *A baktériumtörzsek 16S rRNS génjének felszaporítása*

A polimeráz láncreakció során a 16S rRNS-t kódoló gént Kalwasińska és mtsai (2015) alapján a 27F és 1492R primerek (Függelék XII.4.) segítségével GeneAmp PCR System 2700 készülékben szaporítottuk fel. Az alkalmazott polimeráz-láncreakció összetételét és hőprofilját a Függelék XII.5. pontja alatt tüntettük fel. A PCR terméket agaróz gélelektroforézis segítségével ellenőriztük: 2,5 µl DNS festéket (ECO Safe Nucleic Acid Staining Solution 20000X; Pacific Image Electronics) tartalmazó 1%-os agaróz gélben 20 percig, 100 V-on, TBE pufferben futtattuk a termékeket. A molekulásúly markerként EcoRI+HindIII Marker 3-at (Thermo Scientific) használtunk. A DNS festékekkel megfestett PCR termékeket áteső ultraibolya fényben detektáltuk.

- *Baktériumtörzsek csoportosítása ARDRA módszerrel*

A baktériumtörzsek ARDRA csoportosítása és faji szintű azonosítása Szuróczki és mtsai (2016) alapján történt. Az ARDRA (amplified ribosomal DNA restriction analysis - amplifikált riboszómális DNS restrikciós analízise) során a baktériumtörzsek 16S rRNS génjének felszaporított szakaszait *MspI* (HpaII) (hasítási hely: GG↓CC) és *BsuRI* (HaeIII) (hasítási hely: C↓CGG) restrikciós enzimekkel hasítottuk.

A reakcióelegyet 37°C-on 3 órán keresztül inkubáltuk, amelynek az összetételét a Függelék XII.6. pontja alatt tüntettük fel. A kapott DNS szakaszokat agaróz gélelektroforézis segítségével szétválasztottuk: 2%-os agaróz gélben 80 V feszültségen, TBE pufferben, 80 percig futtattuk, GeneRuler 100 bp DNA Ladder (Thermo Scientific) molekulásúly marker használata mellett, így a különböző nagyságú DNS szakaszok elváltak egymástól. Az agaróz gél és a TBE oldat összetételét a Függelék XII.7. pontja alatt tüntettük fel. Az eredményt lefényképeztük, a vizsgált

törzseket hasítási mintázatuk alapján csoportosítottuk. Kiválasztottuk a csoportrepresentáns, valamint a csoportokon kívül eső baktériumtörzseket, amelyeknek elvégeztük 16S rRNS gén alapú faji azonosítását.

- *A baktériumtörzsek 16S rRNS génjének bázissorrend elemzése és a kapott szekvencia adatok kiértékelése*

A PCR termékek tisztítását, törzseink 16S rRNS génjének szekvenálását és a kapilláris elektroforézist az LGC Genomics GmbH (Berlin, Németország) végezte.

A törzseink faji szintű meghatározásához a kapott szekvenciákat Chromas v.2.6.5 programcsomag (Technelysium Pty Ltd, Tewantin, Ausztrália) segítségével ellenőriztük, javítottuk majd az EzBioCloud (Yoon és mtsai, 2017) adatbázisában lévő baktériumtörzsek szekvenciáival összehasonlítva azonosítottuk azokat.

V.3.2.4. A Fertőre jellemző planktonikus mikrobaközösség szubsztráthasznosítási képességének vizsgálata

- *Az izolált baktériumtörzsek cellulóz és nádkivonat hasznosításának vizsgálata*

Az ARDRA csoportok reprezentánsain vizsgáltuk azok cellulóz és nádkivonat hasznosítását.

- Cellulóz hasznosítás vizsgálata

A cellulóz-bontás megállapításához cellulóz papírcsíkot tartalmazó táplevest alkalmaztunk.

Cellulóz-tartalmú tápleves összetétele:

Élesztőkivonat	5 g
CaCO ₃	1 g
Cellulóz filter (Munktell Ahlstrom)	1 db / cső
Desztillált víz	1000 mL
pH	8,4-8,5

121°C-on, 1 atm túlnyomáson 20 percig sterilizálva

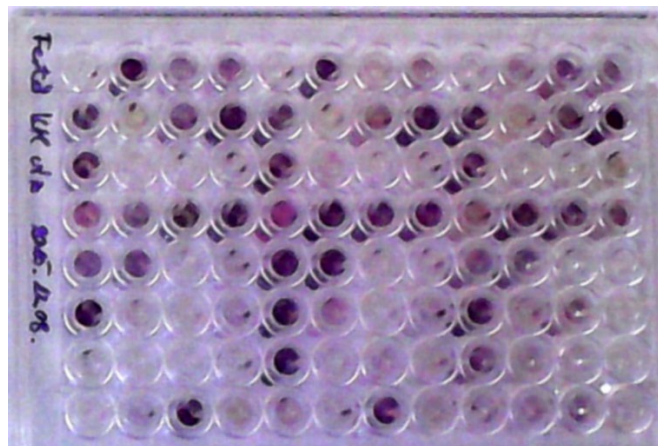
Az inkubálási idő letelte után (5 hét, 23°C) detektáltuk a cellulóz papírcsíkok szabad szemmel látható degradációját (pozitív reakció).

○ Nádkivonat hasznosítás vizsgálata

A nád (*Phragmites australis*) hasznosításának vizsgálatához Gordon és Mihm (1957) táptalaját alkalmaztuk, amely nádkivonatot (2 w/v%) tartalmazott egyedüli szénforrásként (pH: 8,4-8,5). A nádkivonat előállításához 65 g nedves nádat és 200 mL tóvizet melegítettünk 70°C-on 20 percig, majd a nádat dörzsmozsárban pépesítettük, és azt a tó vizével együtt szűrőn (pórus átmérő: 1 mm) átszűrtük. Az inkubációs idő letelte után (3 hét, 23°C) szabad szemmel figyeltük meg a táptalajon az egyedi baktériumtörzsek növekedését (pozitív reakció).

• *A planktonikus mikrobaközösségek szénforráshasznosítási profiljának meghatározása*

A vízminták baktériumközösségeinek szénforráshasznosítási profilját Biolog® EcoPlate segítségével teszteltük (Gryta és mtsai, 2014), amely 31 különböző szénforrást tartalmaz három párhuzamos reakcióban. Továbbá kontrolént három szénforrás nélküli zseb is található rajta (16. ábra). Az egyes szénforrásokat a Függelék XII.3. pontja alatt soroltuk fel. Az inkubálás 23°C-on, 7 napig történt. Az abszorbancia adatokat 590 nm-en TECAN Sunrise Micropalpe Reader készülék segítségével 0, 24, 48, 72, 120 és 168 óra elteltével olvastuk le. A zsebek optikai denzitásának értékeit egyenként korrigáltuk az által, hogy kivontuk belőlük az üres zsebekben mért és a 0. órában mért denzitási értékeket. A 120 óra elteltével mért optikai denzitás értékek bizonyultak a legalkalmasabbnak a szénforráshasznosítás méréséhez, ezért a továbbiakban ezekkel az értékekkel számoltunk. Az átlagos színfejlődési értéket (AWCD, average well colour development) Gryta és mtsai (2014) alapján számoltuk. A diverzitás indexek meghatározása, illetve a főkomponens analízis Past 2.17c program segítségével történt.



16. ábra. 31 különböző szénforrást tartalmazó Biolog® EcoPlate. A szénforrások hasznosulását az oxidált állapotba került tetrazólium-ibolya redox-indikátor jelzi.

V.4. A Fertő vizéből izolált, tudomány számára nézve új baktériumtaxonok polifázikus vizsgálata

Kutatásunk során két új baktérium nemzetséget vizsgáltunk polifázikus taxonómiai eljárással, amelynek eredményeit tudományos folyóiratokban is közöltünk. Az egyik új baktérium nemzetség három baktériumtörzsének (DMA-K-7a^T, DMA-K-1, DMG-N-1) polifázikus vizsgálata együtt zajlott azok legközelebbi rokonaival, amelyek a következők voltak: *Rhabdobacter roseus* JCM30685^T, *Dyadobacter sediminis* JCM 30073^T és *Dyadobacter ginsengisoli* DSM 21015^T. A másik új baktérium nemzetség képviselőjének (MG-N-17^T törzs) polifázikus vizsgálata pedig együtt történt a *Verrucomicrobium spinosum* DSM 4136^T törzssel.

V.4.1. A baktériumtörzsek DNS alapú vizsgálata

A baktériumtörzsek teljes 16S rRNS génjének meghatározása

A 16S rRNS gén teljes szekvenciájának elemzését a V.3.2.3. fejezetben leírtak alapján végeztük el. Az alkalmazott primerek itt a 27F, 519R és 785F voltak (szekvenciájukat a Függelék XII.4. pontja tartalmazza). A PCR termékek tisztítását, törzseink 16S rRNS génjének szekvenálását és a kapilláris elektroforézist az LGC Genomics GmbH (Berlin, Németország) végezte. A törzsek legközelebbi rokonait az EzBioCloud adatbázisa (Yoon és mtsai, 2017) alapján azonosítottuk. Az általunk izolált új baktériumtörzsek és legközelebbi rokonaik 16S rRNS génszekvenciáit a SILVA projekt algoritmusát alkalmazva illesztettük (<http://www.arb-silva.de>; Quast és mtsai, 2013). Az illesztést manuálisan ellenőriztük, majd a filogenetikai elemzést MEGA 6.06 programcsomag (Tamura és mtsai, 2013) segítségével végeztük el. Az evolúciós távolságok számolása Kimura (Kimura, 1980) kétparaméteres modellje alapján történt. A filogenetiai dendrogramokat a maximum-likelihood (Felsenstein 1981), neighbour-joining (Saitou és Nei, 1987) és maximum-parsimony (Kannan és Wheeler, 2012) módszerekkel számoltuk. A maximum-likelihood módszer esetében az invariáns helyek figyelembe vételével diszkrét gamma-eloszlást alkalmaztunk. A neighbour-joining módszernél szintén diszkrét gamma-eloszlást alkalmaztunk, és a szubsztitúciók esetében a tranzíciókat és transzverziókat is figyelembe vettük. A maximum-parsimony technikával készült dendogramnál az SPR (Subtree-Pruning-Regrafting, a fa összes lehetséges részfáját áthelyezzük az összes lehetséges helyre) stratégiát választottunk (Swofford és mtsai, 1993). A Bootstrap értékeket 1000 ismétlés alapján számítottuk (Felsenstein, 1981).

A baktériumtörzsek genomi szekvenciájának meghatározása

A típus-törzsek (DMA-K-7a^T, MG-N-17^T) teljes genomi szekvenciájának meghatározásához a törzsekből a DNS izolálás a DNeasy PowerLyzer Kit-tel történt a gyártó protokollja szerint, azzal a módosítással, hogy a mechanikai sejtfeltárást 2 percen keresztül 30 Hz-en Mixer Mill MM301 típusú sejtmalomban (Retsch, Haan, Germany) való rázatással végeztük. A DNS koncentrációját Qubit™ dsDNA HS Assay Kit segítségével ellenőriztük, majd 50 ng µL⁻¹-es végkoncentrációra állítottuk be.

A szekvenciák tisztítását, minőség-ellenőrzését, koncentráció meghatározását a Michigan State University (USA) Research Technology Support Facility, Genomics Core laboratóriuma végezte Illumina MiSeq platformon „standard v2 chemistry” alkalmazásával. A bázispárok azonosítása Illumina Real Time Analysis (RTA) v1.18.54 által történt, és az RTA eredményét Illumina Bcl2fastq v2.19.1 alkalmazásával FastQ formátumban kódolták. A bioinformatikai elemzést Dr. Szabó Attila és Gorkhmaz Abbaszade (ELTE Mikrobiológiai Tanszék munkatársai) végezték Chun és mtsai (2018) alapján. A szekvenciák minőségét FasQC programcsomaggal teszteltük (Andrews, 2010). A szekvenciák de novo illesztése SPAdes v3.12.0 alkalmazásával történt (careful mode) (Bankevich és mtsai, 2012), amelyeknek a minőségét QUAST 4.6.3 programmal (Gurevich és mtsai, 2013) ellenőriztük, lefedettségét pedig BMap-el kalkuláltuk (Bushnell, 2014). Csak az 500 bázispárnál hosszabb kontigokat tartottuk meg a további elemzéshez. A szekvenciák lehetséges szennyezettségét ContEst16S szoftverrel (Lee és mtsai, 2017) ellenőriztük. A típus-törzsek (DMA-K-7a^T, MG-N-17^T) Sanger és a teljes genom szekvenálás során kapott 16S rRNS génszekvenciáit összehasonlítottuk. A törzsek genomszekvenciáinak G+C arányát (dezoxi-guanozin és dezoxi-timidin) a SPAdes v3.12.0 programmal határoztuk meg.

DNS-DNS hibridizációs vizsgálat

A DMA-K-7a^T, DMG-N-1 és DMA-K-1 törzsek DNS-DNS hibridizációját (De Ley és mtsai, 1970; Huss és mtsai, 1983) a DSMZ (Deutsche Sammlung von Mikroorganismen und Zellkulturen) laboratórium végezte el Dr. Peter Schumann irányításával.

V.4.2. A baktériumtörzsek fenotípusos tulajdonságainak vizsgálata

A baktériumtörzsek fenotípusos vizsgálatát R2A (pH 8,5, desztillált vízzel és 1 w/v% NaCl-el kiegészített) táptalajon 23°C-on növekedett törzseken végeztük el.

A baktériumsejtek morfológiai sajátosságainak vizsgálata

1. Az telepek morfológiáját 3 napos inkubációs idő után határoztuk meg sztereomikroszkóp segítségével.
2. A fiatal (72 órás) sejtek morfológiáját (méret, forma, csoportosulás) Nikon 80i fénymikroszkópban vizsgáltuk kristályibolya - és Gram-festett (Claus, 1992) preparátumokon. A transzmissziós elektronmikroszkópos vizsgálatokat (TEM) Dr. Bóka Károly végezte az ELTE TTK Növényiszervezettani Tanszékén található Hitachi 7100 TEM készüléken.
3. A sejtek aktív mozgásképességét félszilárd (0,4 w/v% agar tartalmú) R2A táptalajon figyeltük meg.

A baktériumtörzsek ökológiai toleranciájának vizsgálata

1. A baktériumsejtek anaerob növekedését Anaerocult® A Mini (Merck) gázfejlesztő rendszerben 2 hétig tartó inkubáció során figyeltük meg.
2. A vizsgált baktériumtörzsek hőmérsékleti optimumának és toleranciájának megállapításához azokat 1 hétig 5, 10, 15, 23, 28, 30, 35, 37, 40, illetve 45°C -on R2A táptalajon (Reasoner és Geldreich, 1985) inkubáltuk.
3. A baktériumtörzsek pH optimumát és toleranciáját pH 5-12-ig vizsgáltuk (1,0 lépésekben) R2A leves tenyészetekben 1 héten keresztül. A táplevesek pH-ját 1N HCl és 1N NaOH oldattal állítottuk be.
4. A sótűrés vizsgálatához 0, 1, 2, 3, 5, illetve 7,5% (w/v) NaCl tartalmú R2A leveseket alkalmaztunk. Az inkubáció 1 hétig tartott.
5. A vizsgált törzsek növekedését többféle táptalajon teszteltük: húspepton agaron (DSMZ médium 1; pH 8,5), tripton szója agaron (TSA; DSMZ médium 545; pH 8,5), Luria–Bertani agaron (LB; DSMZ medium 381; pH 8,5), MacConkey agaron (MA; Oxoid; pH 8,5), sorbitol MacConkey agaron (SMA; Oxoid; pH 8,5), Mueller–Hinton agaron (MHA; Oxoid; pH 8,5) és az V.3.2.4. fejezetben említett nádkivonat táptalajon.

A baktériumtörzsek biokémiai vizsgálata

Mindegyik biokémiai teszthez a táptalajok pH értékét 8,5-re állítottuk és NaCl tartalmát 1%-ra (w/v) egészítettük ki abból a célból, hogy a baktériumtörzsek optimális növekedési tartományában végezzük el a tesztek. A tesztek eredményeit 1 hét inkubálás után (23°C) olvastuk le. Ez alól az oxidáz és kataláz teszt volt a kivétel, ahol 3 napos tenyészeteket teszteltünk.

A következő biokémiai tesztek végeztük el a vizsgált baktériumtörzseinken:

1. Kataláz aktivitás (Cowan és Steel, 1974)
2. Oxidáz teszt (Tarrand és Gröschel, 1982)
3. D-glükóz oxidatív és fermentatív értékesítésének vizsgálata (Hugh és Leifson, 1953)
4. Kénhidrogén termelés kimutatása ciszteinekből (Smibert és Krieg, 1994)
5. Indolképzés triptofánból (Smibert és Krieg, 1994)
6. Voges-Proskauer és metil vörös reakció (Vaughn és mtsai, 1939)
7. Nitrát redukció (Smibert és Krieg, 1994)
8. Denitrifikációs aktivitás (Smibert és Krieg, 1994)
9. Ammonifikációs aktivitás (Smibert és Krieg, 1994)
10. Foszfátáz aktivitás (Smibert és Krieg, 1994)
11. Keményítő hidrolízis (Smibert és Krieg, 1994)
12. Ureáz aktivitás (Smibert és Krieg, 1994)
13. Zselatináz aktivitás (Smibert és Krieg, 1994)
14. Kazein hidrolízise (Smibert és Krieg, 1994)
15. Tween 80, 60, 20 hidrolízise (Sierra, 1957)
16. Eszkulin hidrolízise (Smibert és Krieg, 1994)
17. DNS hidrolízise (Smibert és Krieg, 1994)
18. Tirozin hidrolízise (Smibert és Krieg, 1994)
19. Celluláz aktivitás (Atlas, 1993)
20. Kitináz aktivitás (Atlas, 1993)

Gyors diagnosztikai eljárások

1. API 50 CH gyorsdiagnosztikai teszt 49 különböző szénforrásból mutatja ki a baktériumok savképzését. A tesztet a gyártó (bioMérieux) utasításai szerint végeztük, kivéve hogy a szuszpenziók pH értékét 8,5-re állítottuk és a tesztek kiértékelése 48, illetve 72 órán át tartó inkubáció után történt. A tesztben szereplő szénforrásokat a Függelék XII.8. pontja alatt tüntettük fel.

A baktériumtörzsek pigment tartalmának vizsgálata

A flexirubin-típusú pigmentek jelenlétét 20%-os (w/v) KOH oldattal vizsgáltuk (Reichenbach és mtsai, 1992). A karotenoid-típusú pigmenteket Gosink és mtsai (1998) alapján 95%-os (v/v) etanolban extraháltuk, majd abszorpciós spektrumukat (300-700 nm) spektrofotométerrel vettük fel (Lambda 35, Perkin Elmer).

Kemotaxonómiai markerek vizsgálata

A kemotaxonómiai vizsgálatokhoz a baktériumsejtekből nagy mennyiségű biomasszát termeltünk: a törzseket R2A táplevesben (pH 8,5) 3-4 napig inkubáltuk (23°C) lombik-rázató állványban. A kemotaxonómiai vizsgálatokat a DSMZ (Deutsche Sammlung von Mikroorganismen und Zellkulturen) laboratórium végezte el Dr. Peter Schumann irányításával. A következő vizsgálatokat végezték el a baktériumtörzseken:

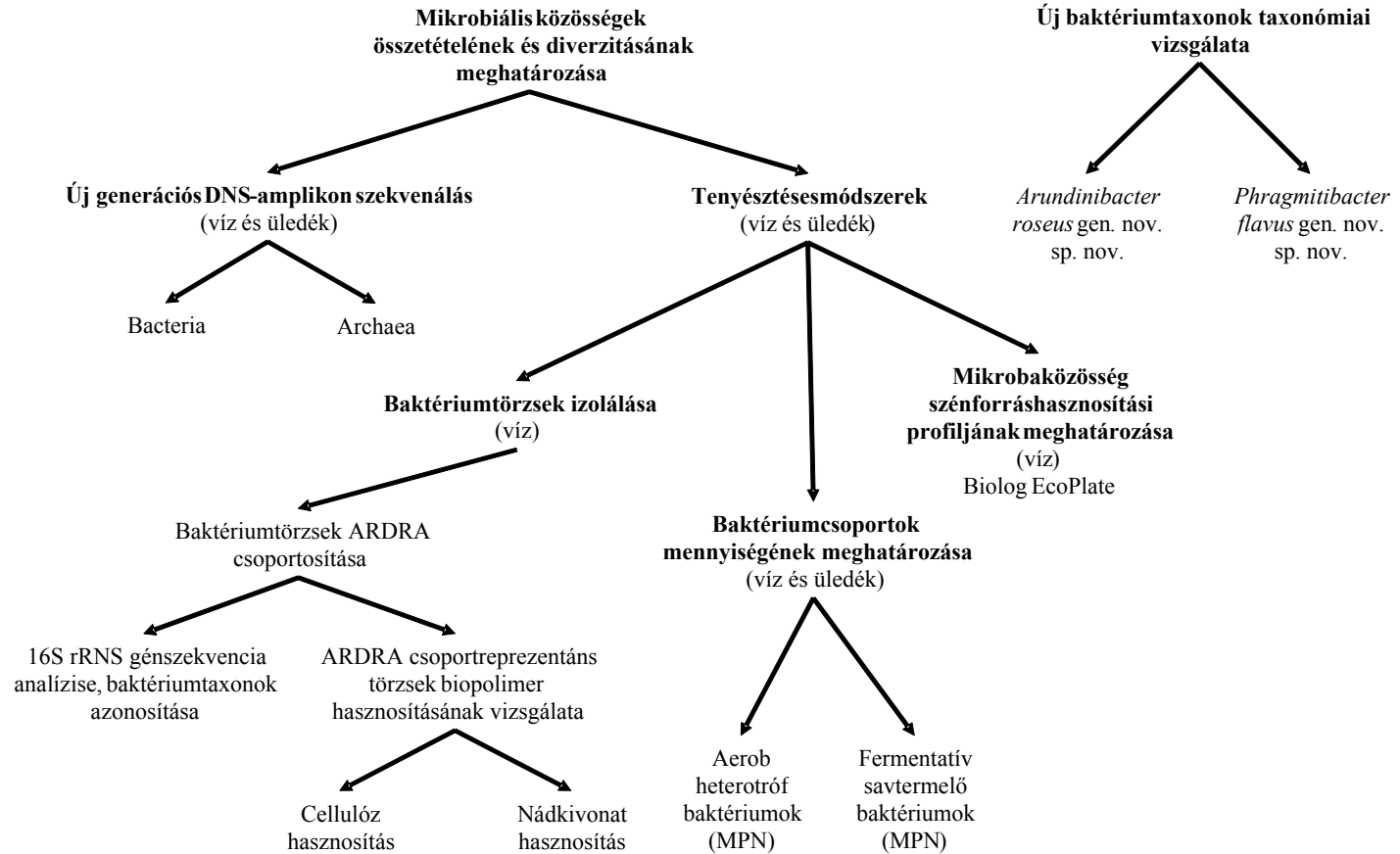
1. A bakteriális izoprenoid kinonok azonosítása (Collins, 1977), valamint elemzése HPLC (high pressure liquid chromatography) (Shimadzu LC 20A) és elektronütköztetési tömegspektroszkópia (Singlequad 320) segítségével (Groth és mtsai, 1997) történt.
2. A poláris lipidek vizsgálata (Minnikin és mtsai, 1979) során az izolált poláris lipideket kétdimenziós vékonyréteg kromatográfia alkalmazásával választottuk el egymástól. A foltok elválasztásához ninhidrint (Sigma), molibdénkéket (Sigma), anisaldehyd reagenst (Sigma), α -naphthol reagenst (Sigma) és etanos molibdofoszforsavat (Sigma) használtak (Embley és Wait, 1994).
3. Membrán zsírsavak kimutatása (Stead és mtsai, 1992) MIDI mikrobiális azonosító rendszer (Library TSBA40, 4.10; Sherlock programcsomag v 6.1) segítségével történt.

A Fertőn végzett vizsgálatokat a 17. ábra foglalja össze.

MINTAVÉTEL
(2015. november 10. és 2016. július 18.)
víz és üledék

Fizikai és kémiai változók meghatározása
(víz)

- pH
Hőmérséklet
Vezetőképesség
Víznyomás
Secchi-átlátszóság
CDOM
TSS
Szulfát



17. ábra. A Fertőn elvégzett vizsgálatok összefoglalása.

CDOM: coloured dissolved organic matter, TSS: total suspended solids, ARDRA: amplified rDNA restriction analysis, MPN: most probable number

VI. EREDMÉNYEK ÉS ÉRTÉKELÉSÜK

VI.1. Fertő vízében mért fizikai és kémiai változók

A Fertő novemberben és júliusban mért általános fizikai és kémiai változóit a 2. táblázat tartalmazza. A Kis-Herlakni belső tó (KH) és a nádas (R) mintavételi pontok hasonló fizikai és kémiai tulajdonságokkal rendelkeztek a két mintavétel során. A nyílt vízben (B0) ezen értékek eltérőek voltak a két nádassal borított területhez képest. A B0 ponton, ahol az erős szél miatt a víz gyakran felkeveredik, magasabb TSS koncentrációt mértünk a KH és R mintákhoz képest, bár az eltérés nem volt szignifikáns (t-próba: 0,120). A Secchi-átlátszóság viszont szignifikánsan alacsonyabb volt (t-próba: $p = 0,005$) a nyílt vízben, mint a nádassal borított területeken. Ezen élőhelyek fenéig átlátszóak voltak, mivel itt a szél hatása a vegetáció miatt kevésbé tudott érvényesülni. A színes oldott szerves anyagok (CDOM) mennyisége (platina-szín) a B0 pontban volt a legalacsonyabb, míg a belső tó és a nádas vízében szignifikánsan nagyobb értékeket tapasztaltunk (t-próba: $p = 0,004$), amely a szerves növényi anyagok bomlásából a víztestbe kerülő huminanyagoknak volt köszönhető. Ezen növényi anyagok a víztestet barnásra színezik (Schauer és mtsai, 2015; Haggard és mtsai, 2013). A KH és R pontok a Secchi-átlátszóság és a CDOM értékek alapján nem különböztek egymástól (t-próba: $p = 0,333$ és $0,757$). A szulfácion koncentrációja a nyílt vízben szignifikánsan magasabb volt, mint a nádassal borított területeken (t-próba: 0,012).

2. táblázat. A Fertő vízében mért fizikai és kémiai változók. CDOM: coloured dissolved organic matter (színes oldott szerves anyagok), TSS: total suspended solids (összes lebegőanyag-tartalom).

Minta	Hőmérséklet (°C)	pH	Vezetőképesség ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	Vízmélység (cm)	Secchi- átlátszóság (cm)	CDOM (mg Pt L ⁻¹)	TSS (mg L ⁻¹)	Szulfát (mg L ⁻¹)
B0w-Nov	9,8	9,67	1920	150	27	20,77	39,20	363
B0w-Jul	18,2	9,00	1944	130	18	20,77	56,63	301
KHw-Nov	9,9	9,15	2080	100	100	122,29	1,76	229
KHw-Jul	20,2	8,40	2410	80	70	164,24	1,47	198
Rw-Nov	10,7	9,17	2000	110	110	128,16	3,16	232
Rw-Jul	21,2	8,50	2450	135	100	182,70	3,42	246

A Fertő vízében mért fizikai és kémiai változók hasonlóak voltak a korábbi mérések során tapasztalt értékekhez (Ágoston-Szabó és Dinka, 2006; Somogyi és mtsai, 2010; 2016; Felföldi, 2020). A Kis-Herlakni belső tó és a nádas vize Hessen és Tranvik (1998) besorolása alapján a magas CDOM tartalmú (> 100 Pt egység) vizek közé tartozik. Édesvizekben a CDOM-ot főként

a bomló növényi anyagokból felszabaduló tanninok vagy ligninek alkotják (Salve és mtsai, 2012; Zhao és mtsai, 2016). Boros és mtsai (2020) a *Phragmites australis* bomlása során megnövekedett CDOM koncentrációt vizsgálták laboratóriumi körülmények között. Megfigyelésük során 29 nap múlva a kezdeti 40 mg Pt L⁻¹ CDOM koncentráció 1190 mg Pt L⁻¹-ra emelkedett. Megállapították, hogy a nádas egységnyi szárazanyag-tartalomra vonatkoztatva 1136 mg Pt változást tud okozni. Ezen értékek alacsonyabbak voltak az általuk szintén vizsgált sziki káka (*Bolboschoenus maritimus*) CDOM kibocsátásánál, amelynél a 29. napon a CDOM koncentráció 3900 mg Pt L⁻¹-ra emelkedett, amely egységnyi szárazanyag-tartalomra vonatkoztatva 2676 mg Pt változást okozott. Boros és mtsai (2020) a nád DOC kibocsátását is mérték (82 mg L⁻¹), amelynél magasabb DOC kibocsátásról számoltak be az *Eupatorium adenophora*, a vadrizs (*Zizania latifolia*) és a pulykaorrú keserűfű (*Polygonum orientale*) estében.

A Kis-Herlakni belső tó és a nádas vizében mért alacsonyabb szulfátion koncentráció jelentős szulfát-redukciós tevékenységre utal. Borsodi és mtsai (2003) megállapították, hogy a nád rizoszférájában a szulfát-redukáló baktériumok legvalószínűbb sejtszáma egy-két nagyságrenddel nagyobb, mint a nádas nélküli üledékmintáké. Ágoston-Szabó és Dinka (2006) pedig magasabb szulfid és alacsonyabb szulfátion koncentrációt tapasztaltak a Fertő azon részén ahol a nádas bomlásnak indult, mint az egészséges nádat tartalmazó területeken. Megállapítható, hogy a nád jelenléte növeli a víz CDOM koncentrációját, illetve közvetve csökkenti a víz TSS és szulfát koncentrációját és növeli annak Secchi-átlátszóságát.

VI.2. A Fertő mikrobiális közösségeinek összetétele

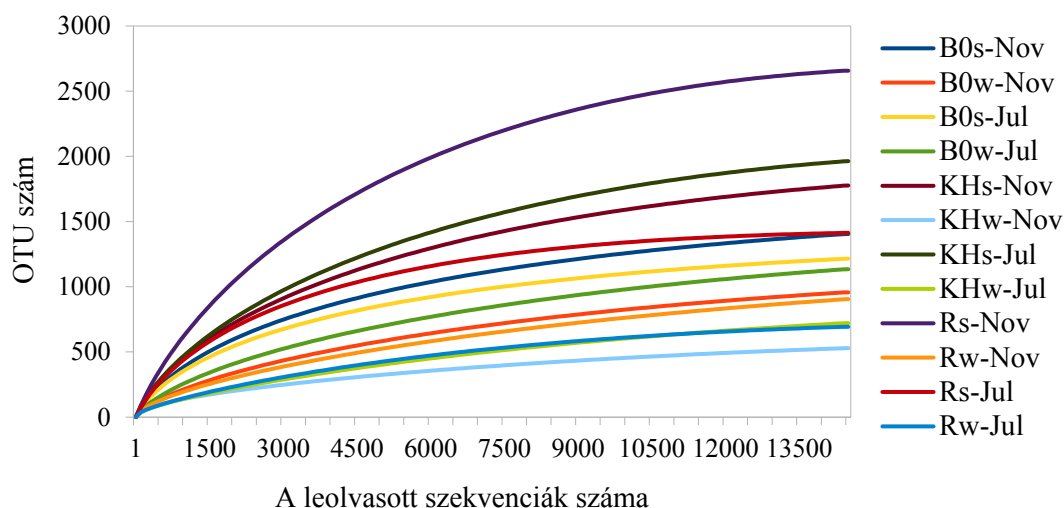
VI.2.1. Az amplitikon szekvenálás eredményei alapján becsült mikrobiális fajszám és diverzitás értékek a Fertő esetében

Az amplitikon szekvenálás során a szekvenciák minőségi szűrése után 295.504 Bacteria (a vízmintákból összesen 162.338 db, az üledékmintákból pedig 133.166 db) és 36.550 Archaea (a vízmintákból 7.256 db, az üledékmintákból 29.294 db) részleges 16S rRNS génszekvenciáját azonosítottunk. Archaea közösség meghatározása során alacsony szekvenciaszámokat kaptunk a B0w-Nov és KHw-Nov minták esetében (3. táblázat), ezért ezek a minták nem szerepeltek az OTU szintű kiértékelés során. A Good's coverage érték (amely megbecsüli, hogy a szekvenálás során kapott fajszám hány százalékát fedi le a teljes minta fajszámának) (3. táblázat) és az OTU telítési görbék alapján megállapítottuk, hogy a szekvenálás reprezentatívan kimutatta az összes főbb taxon jelenlétét (18-19. ábra). Az amplitikon szekvenálás során 55 Bacteria phylumot

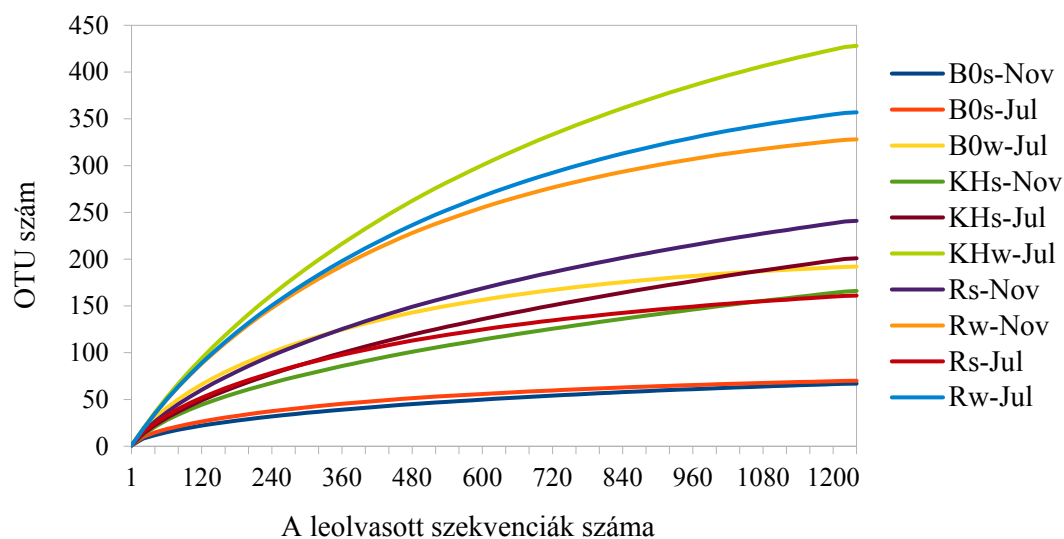
azonosítottunk, amelyek közül sok phylum kizárólag nem-tenyésztett képviselőket tartalmazott. Az Archaea doménből 8 phylumot azonosítottunk.

3. táblázat. Az amplitikon szekvenálás során kapott szekvenciák száma és Good's coverage értéke a Bacteria és Archaea közösség esetében. A B0w-Nov és KHw-Nov minták alacsonyabb szekvenciaszámmal rendelkeztek, ezért ezek a minták nem szerepeltek az értékelés során.

Minta	B0w-Nov	B0w-Jul	KHw-Nov	KHw-Jul	Rw-Nov	Rw-Jul	B0s-Nov	B0s-Jul	KHs-Nov	KHs-Jul	Rs-Nov	Rs-Jul
Bacteria												
Szekvencia-szám	25199	26964	28556	28203	35683	17733	31036	29062	23629	18736	16255	14448
Good's coverage (%)	97,7	97,4	98,6	97,9	97,2	98,9	97,4	98,1	96,9	97,1	97,7	99,3
Archaea												
Szekvencia-szám	526	1229	280	2432	1242	1556	4573	2143	6838	8661	4530	2549
Good's coverage (%)	-	97,2	-	97,1	94,4	96,2	99,5	99,1	99,2	99,4	98,8	99,1

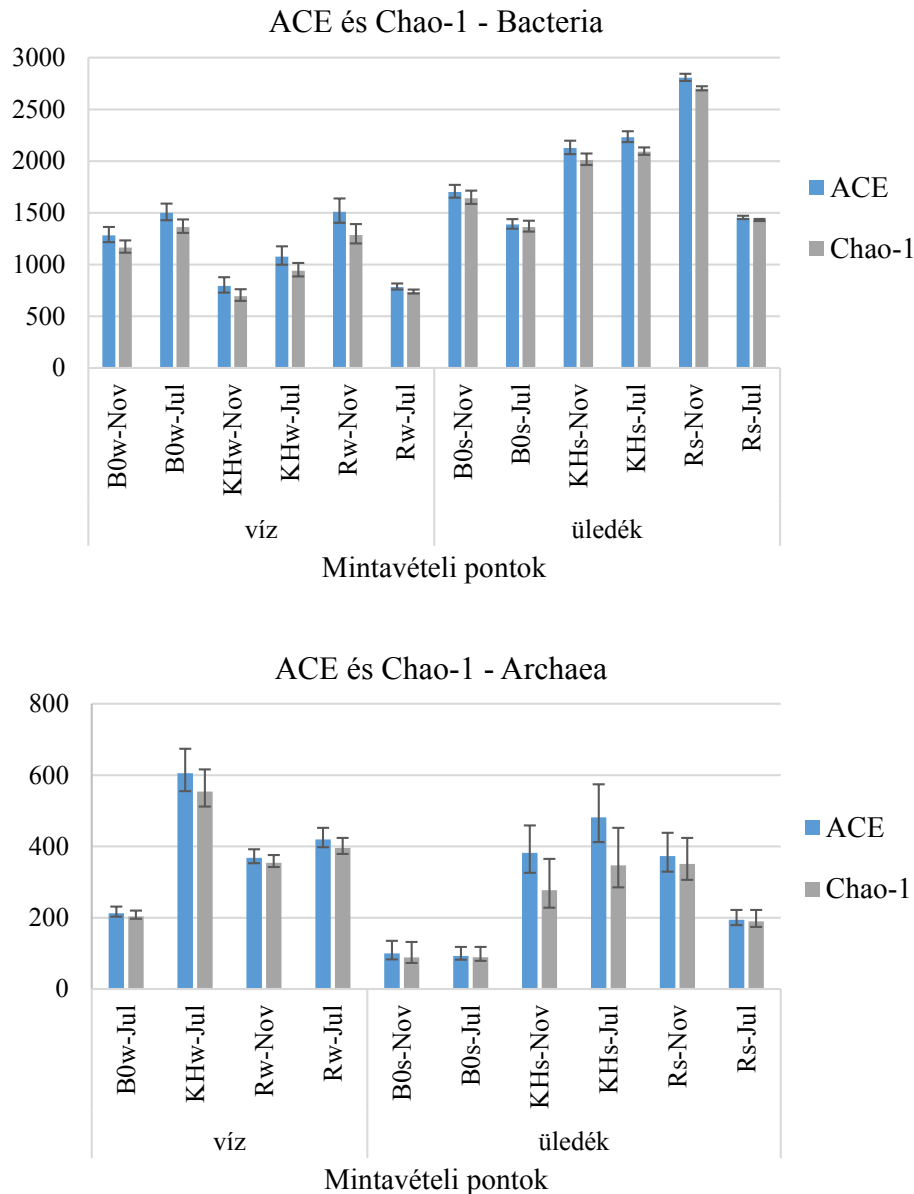


18. ábra. A Fertő víz- és üledékmintáiban található Bacteria OTU-k telítési görbéi a 16S rRNS gén amplitikon szekvenálási eredményei alapján a B0, KH és R mintavételi pontokon.



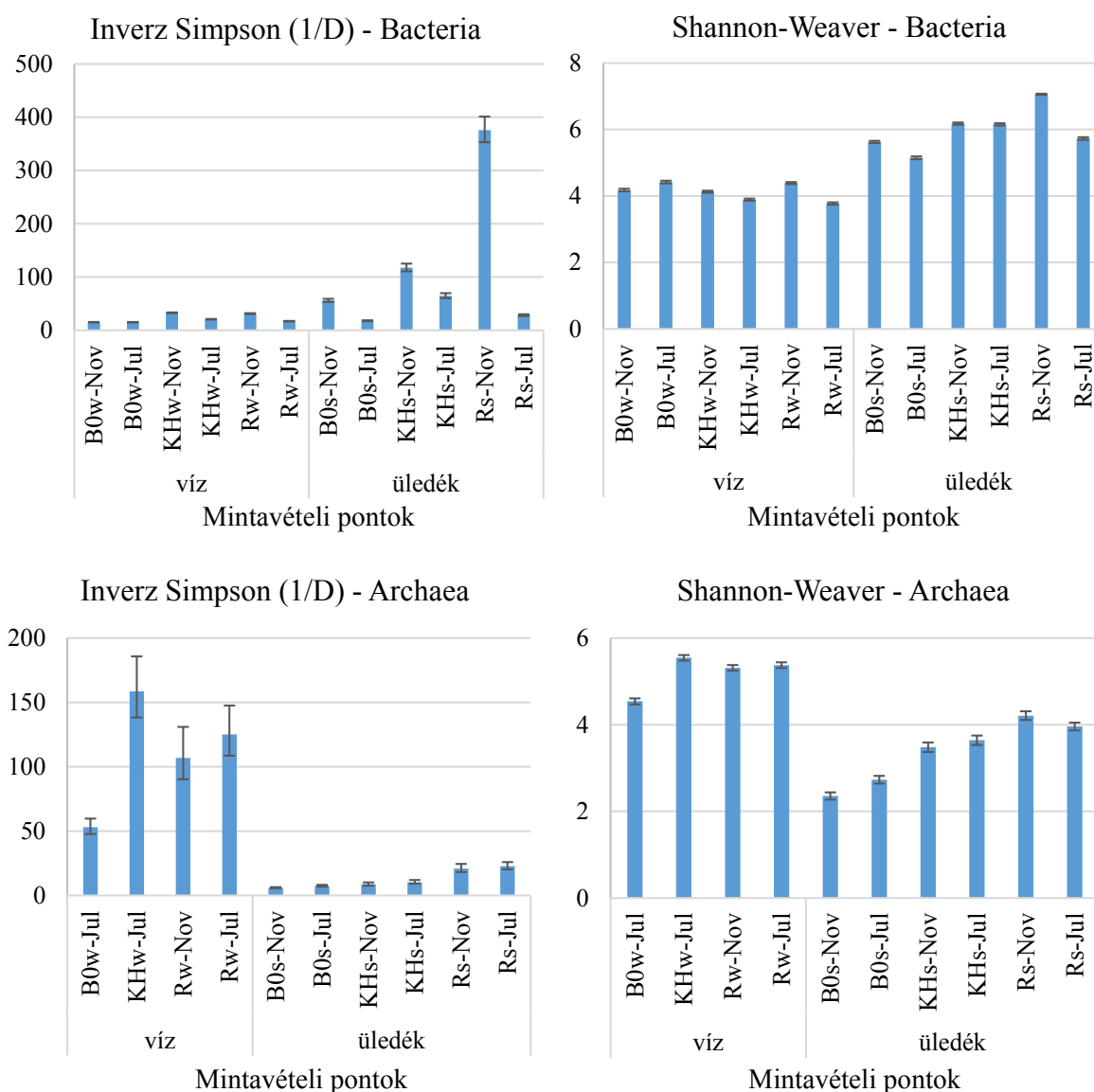
19. ábra. Fertő víz- és üledékmintáiban található Archaea OTU-k telítési görbéi a 16S rRNS gén amplitikon szekvenálási eredményei alapján a B0, KH és R mintavételi pontokon.

Az ACE és Chao-1 indexek alkalmazásával a minták fajgazdagságát becsültük meg. A Bacteria közösség esetében a legmagasabb Chao-1 és ACE fajszámbecslő értékeket az Rw-Nov és B0w-Jul vízmintáknál és az Rs-Nov és KHs-Jul üledékmintáknál tapasztaltuk (20. ábra). Az Archaea közösség esetében a nádassal borított területek szignifikánsan magasabb (t-próba: $p < 0,001$) fajgazdagságát tapasztaltunk a nyílt vízi területhez képest. Ez a vízminták és az üledékminták esetében is egyaránt megfigyelhető volt (20. ábra).



20. ábra. A Fertő B0, KH és R pontjain a víz- és üledékmintáiban található Bacteria és Archaea közösségek fajgazdagsága (ACE és Chao-1 indexek) a 16S rRNS gén amplikon szekvenálása alapján 95%-os konfidencia intervallumokkal. Az Archaea közösség esetében a B0w-Nov és KHw-Nov minták alacsonyabb szekvenszámokkal rendelkeztek, ezért ezek a minták nem szerepeltek az értékelés során.

A Shannon-Weaver és az inverz Simpson (1/D) indexek értékei annál magasabbak, minél nagyobb egy minta fajszáma és a fajok egyenletes megoszlása. Ezen indexek értékei a vízminták Bacteria közösségei esetében hasonlóak voltak (21. ábra). Az üledékminták esetében az inverz Simpson index szignifikánsan magasabb (t-próba: $p < 0,001$) értéket mutatott a nádas üledékében a novemberi mintavétel során a többi mintához képest. Az Archaea közösség esetében a két mintavétel során szignifikánsan magasabb (t-próba: $p \leq 0,001$) értékeket tapasztaltunk a nádasal borított mintavételi pontokon a nyílt vízi területhez képest, amely a vízminták, és az üledékminták esetében is egyaránt megfigyelhető volt (21. ábra).



21. ábra. A Fertő B0, KH és R pontjain a víz- és üledékmintáiban található Bacteria és Archaea közösségek diverzitás indexei [Inverz Simpson (1/D) és Shannon-Weaver index] a 16S rRNS gén amplikon szekvenálása alapján 95%-os konfidencia intervallumokkal. Az Archaea közösség esetében a B0w-Nov és KHw-Nov minták alacsonyabb szekvenszámmal rendelkeztek, ezért ezen minták nem szerepeltek az értékelés során.

Az eredmények alapján feltételezhetjük, hogy a növényi anyagok növelik az Archaea közösség diverzitását. Ellentétben a Fertőn tapasztaltakkal, a Lake Taihu nyílt vízi területének üledékében az Archaea phylum diverzitása magasabb volt, mint a makrofitonnal borított (*Nymphoides peltata* és *Potamogeton malaiianus*) részen, habár az eltérés nem volt szignifikáns (Fan és Xiang, 2016).

Borsodi és mtsai (2003) a Velencei-tó vizét és üledékét alkotó mikrobaközösség funkcionális diverzitását vizsgálták a nyílt vízi és nádassal borított területeken. A víz és az üledékminták eltértek egymástól diverzitás értékeik alapján. A mintavételi pontok esetében viszont az évszakai különbségek kifejezettebbek voltak, mint a lokális különbségek. A Fertő Bacteria közössége esetében szintén nem tapasztaltunk kifejezett különbségeket az egyes mintavételi helyszínek között, de mivel Borsodi és mtsai (2003) diverzitás vizsgálataikhoz Biolog GN2 plate-et alkalmaztak, ezért nehéz összehasonlítani a két vizsgálat eredményeit.

Az ACE és Chao-1 fajszámbecslő, továbbá a Shannon-Weaver és inverz Simpson (1/D) indexek értékei szignifikánsan magasabbak voltak ($p < 0,01$) a Bacteria közösség esetében a Fertő üledékmintáiban, mint a vízmintáiban, ellentétben az Archaea közösséggel, ahol ennek fordítottját tapasztaltuk ($p < 0,05$). Megfigyelések szerint az üledékek sokkal diverzebb baktériumközösséggel rendelkeznek, mint más élőhelytípusok (Lozupone és Knight, 2007). A vízoszlophoz képest a tavak üledékében a szedimentáció miatt magasabb a szervesanyag-tartalom, amely gyakran erőteljes heterotróf aktivitást eredményez (Imai, 1987). Az elérhető szénforrások mennyisége pedig befolyásolja a Bacteria közösség biodiverzitását (Sigeo, 2005). Néhány korábbi tanulmány során szintén azt tapasztalták, hogy a tavak üledékei diverzebb Bacteria közösséggel rendelkeztek az Archaea szervezetekhez képest (Mesbah és mtsai, 2007; Schwarz és mtsai, 2007; Zhang és mtsai, 2015). A tavak üledékeiben található Archaea közösség összetételére befolyással lehet a sótartalom és az elérhető tápanyagok mennyisége (Swan és mtsai, 2010; Jiang és mtsai, 2007). Swan és mtsai (2010) feltételezése alapján a Fertő üledékében található szénforrások magas koncentrációja kedvezőtlenül hathat az Archaea szervezetek megjelenésére. Továbbá relatív gyakoriságuk az eddigi megfigyelések szerint alacsony volt mérsékelt sótartalmú, szikes tavakban (sótartalom: $1-2 \text{ g L}^{-1}$) (Szabó és mtsai, 2017; Korponai és mtsai, 2019; Szabó és mtsai, 2020).

Ha a novemberi és júliusi minták ACE és Chao-1 fajszámbecslő, illetve a Shannon-Weaver és inverz Simpson (1/D) indexeinek értékeit vetjük össze, akkor a Bacteria közösségek esetében a vízmintákban csak az inverz Simpson index volt szignifikánsan magasabb novemberben a

júliusi értékekhez képest ($p < 0,05$). Az üledékmintákban viszont mind a négy index szignifikánsan magasabb volt novemberben ($p < 0,05$). Az Archaea közösségek esetében nem tapasztaltunk szignifikáns különbséget a novemberi és júliusi minták értékei között, ami a vízminták és az üledékminták esetében is egyaránt megfigyelhető volt.

Mivel csak két mintavételi időpont állt rendelkezésünkre, ezért szeretnénk megjegyezni, hogy a mintavételek közötti időbeli heterogenitás pontosabb feltárásához további vizsgálatok szükségesek.

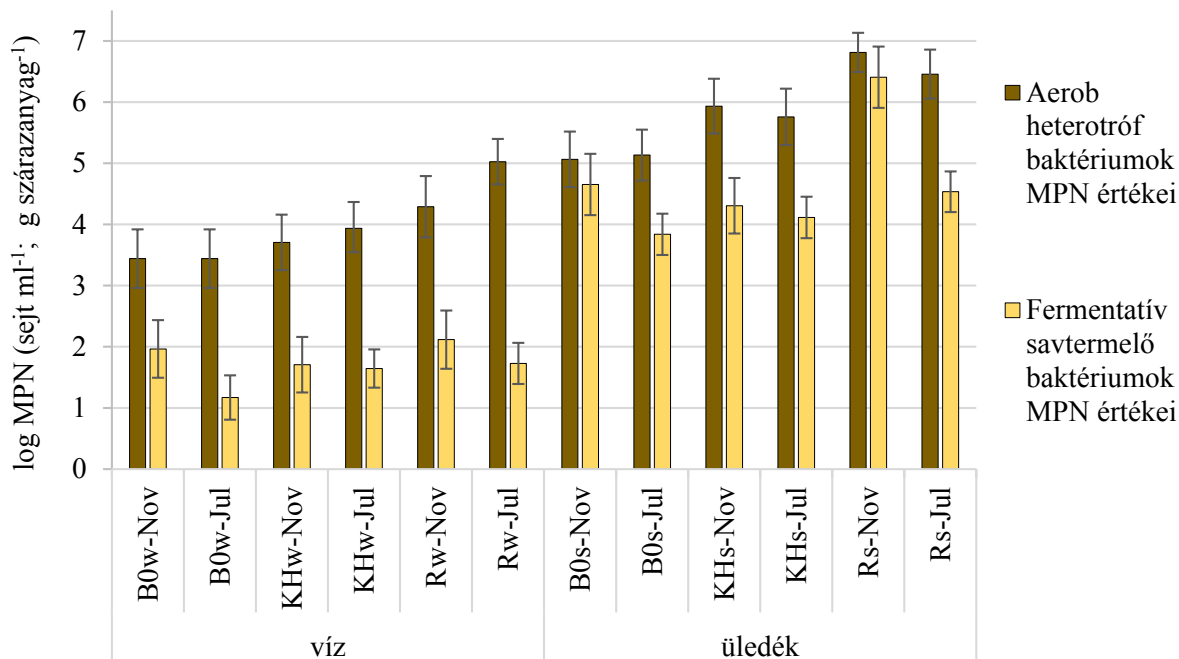
VI.2.2. A Fertőből tenyésztési módszerekkel kimutatható különböző anyagcserével rendelkező baktériumcsoportok

VI.2.2.1. Aerob körülmények között növekvő heterotróf baktériumok MPN értékei

A vízminták esetében a júliusi nádas (Rw-Jul) mintavételi ponton becsültük a legmagasabb heterotróf MPN értéket (10^5 MPN mL⁻¹), a legalacsonyabbat pedig a novemberi és júliusi B0 ponton tapasztaltuk (10^3 MPN mL⁻¹) (22. ábra). A heterotróf baktériumok MPN értékei szignifikánsan magasabbak voltak a náddal borított területeken (KH, R), mint a nyílt vízben (t-próba: $p = 0,014$). Azonos MPN értéket tapasztaltunk a nyílt vízben novemberben és júliusban, ellentétben a KH és R mintavételi pontokkal, ahol júliusban megnőtt a heterotróf baktériumok száma. Viszont ez az eltérés nem volt szignifikáns (t-próba: $p = 0,198$).

Az üledékminták esetében a legmagasabb legvalószínűbb heterotróf sejtszám értékeket a nádas mintákban (Rs) (10^6 MPN g szárazanyag⁻¹), a legalacsonyabbakat pedig szintén a B0 pont esetében (10^5 MPN g szárazanyag⁻¹) tapasztaltuk (22. ábra). A heterotróf baktériumok MPN értékei szignifikánsan magasabbak voltak a náddal borított területek üledékeiben (KH, R), mint a nyílt víz üledékében (t-próba: $p < 0,001$). A B0 pont júliusi MPN értéke szinte alig változott a novemberi értékhez képest, míg a náddal borított területeken júliusra lecsökkent a heterotróf baktériumok száma, de ez az eltérés szintén nem volt szignifikáns (t-próba: $p = 0,439$).

Az eredmények alapján megállapítható, hogy a nádas jelenlétének pozitív hatása van az aerob heterotróf baktériumok mennyiségére. Kwon és Je (2002) egy szikes mocsár esetében szintén hasonló következtetéseket vontak le, mivel a mocsár náddal borított területén a heterotróf baktériumok csíraszám 2-6-szor magasabb volt, mint a nyílt területen (Kwon és Je, 2002). Szabó-Tugyi és mtsai (2019) 26 magyarországi sekély tó vizsgálata során pedig azt tapasztalták, hogy a heterotróf baktériumok abundanciája szignifikánsan nőtt a tavak CDOM koncentrációjának növekedésével.



22. ábra. Az aerob körülmények között növekvő heterotróf és a fermentatív savtermelő baktériumok MPN értékei (95%-os konfidencia intervallumokkal) a Fertő B0, KH és R mintavételi pontjain.

VI.2.2.2. Fermentatív savtermelő baktériumok MPN értékei

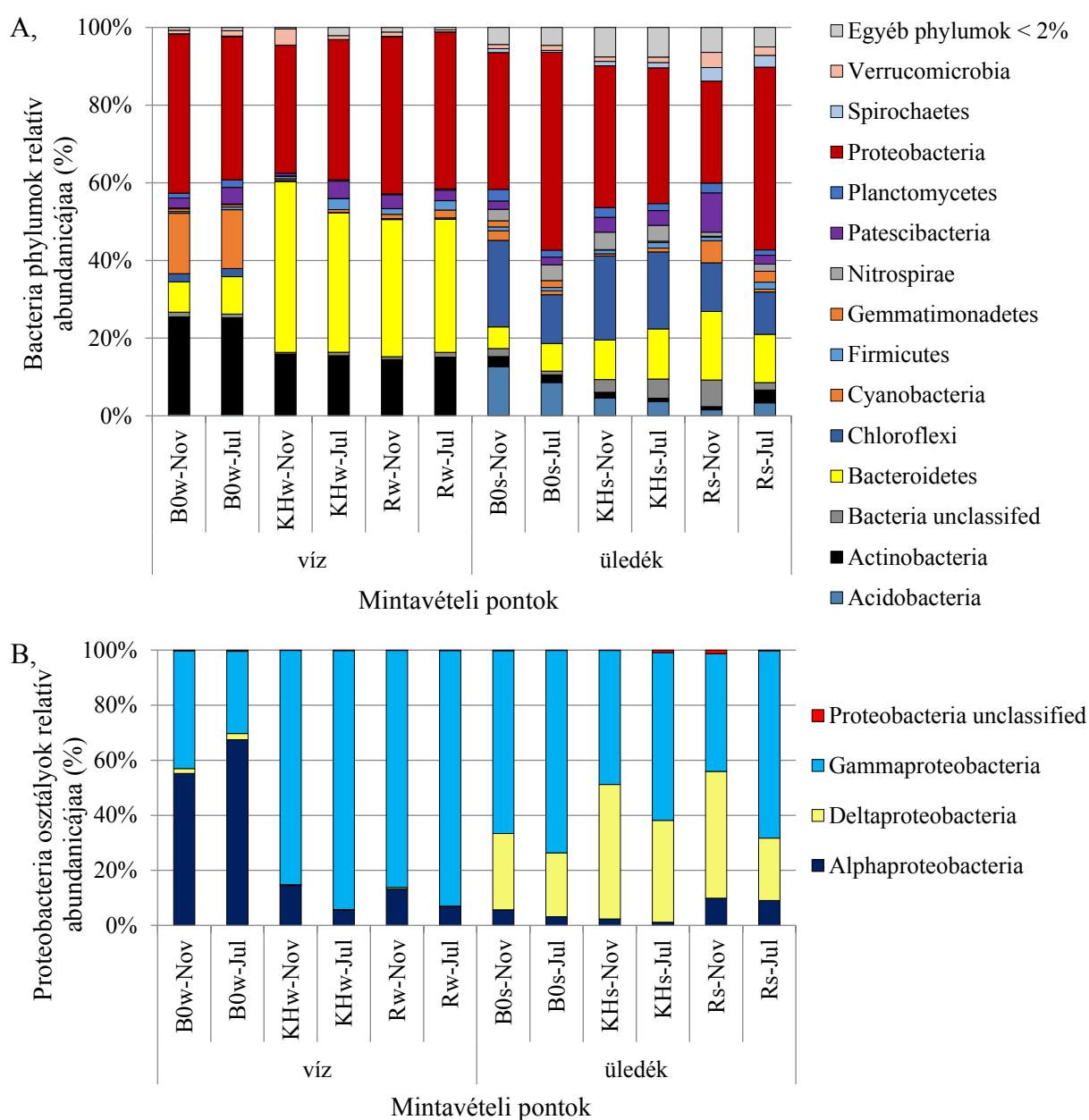
A fermentatív savtermelő baktériumok MPN értékei a vízminták esetében 10^1 - 10^2 MPN mL⁻¹ között, az üledékminták esetében pedig 10^3 - 10^6 MPN g szárazanyag⁻¹ között mozogtak, ami szignifikáns különbség (t-próba: $p < 0,001$). Nem tapasztaltunk jelentős különbséget a nyílt vízi és a náddal borított területek MPN értékei között (t-próba vízminták esetében: $p = 0,327$; üledékminták esetében: $p = 0,208$). Mindegyik mintavételi ponton magasabb értékeket tapasztaltunk novemberben, mint júliusban (22. ábra).

Kevés irodalmi adat áll rendelkezésünkre az édesvízi savtermelő baktériumok sejtszámaival kapcsolatban, viszont anaerob szennyvíztisztító rendszerekben, ahol a szerves anyagok koncentrációja jóval magasabb, számuk elérheti a 10^9 sejt mL⁻¹ értéket (Lalbahadur, 2005).

VI.2.3. A Fertő vizéből és üledékéből kimutatható Bacteria közösségek összetétele a nádas borítottság függvényében

A Fertő vizéből kimutatható Bacteria közösségek összetétele a nádas borítottság függvényében

A bakterioplanktonot alkotó phylumok közül a Proteobacteria, Bacteroidetes és az Actinobacteria phylumok bizonyultak dominánsnak (23.A ábra). Az Proteobacteria törzsön belül az Alphaproteobacteria osztály volt domináns a nyílt vízben (55-67%), míg a Kis-Herlakni belső tó és a nádas esetén a Gammaproteobacteria osztály képviselői jelentek meg magas relatív abundanciával (85-94%) (23.B ábra).



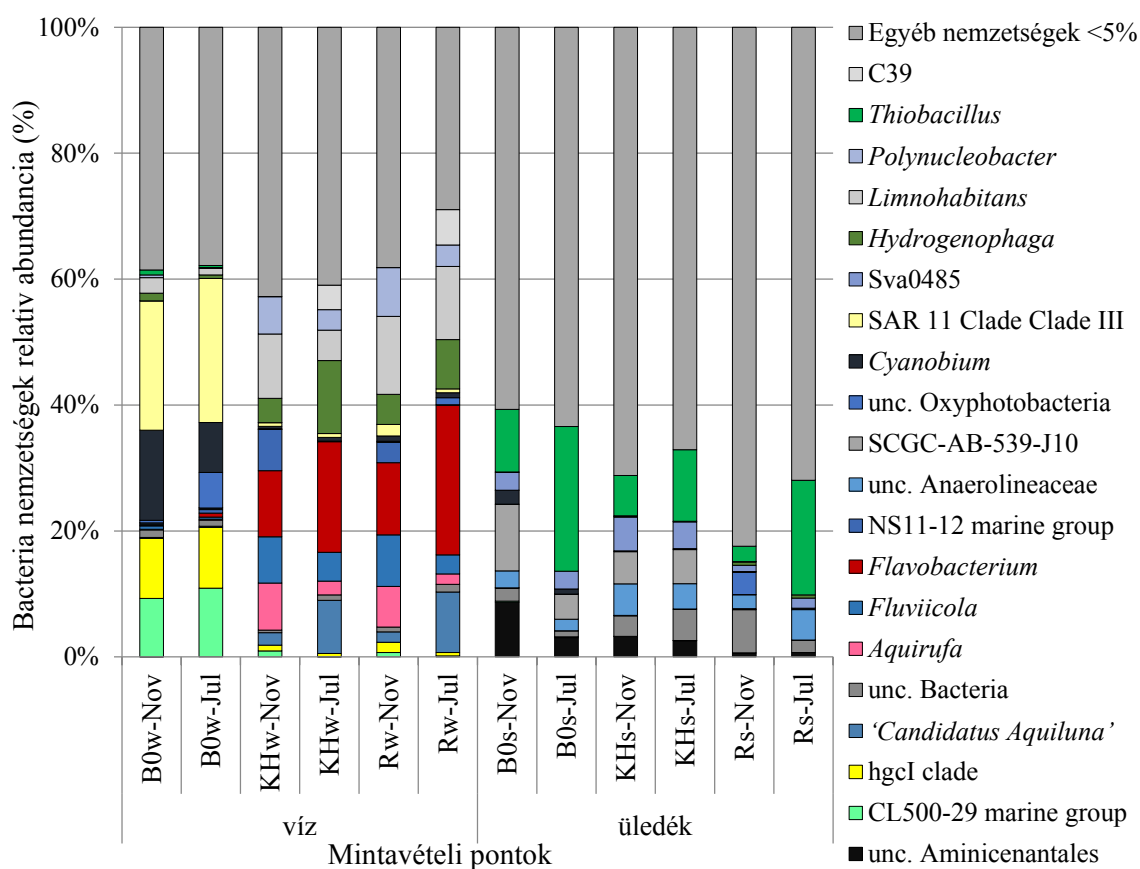
23. ábra. (A) Fertő vizét és üledékét alkotó Bacteria phylumok, illetve a (B) Proteobacteria osztályok megoszlása az ampliton szekvenálás eredményei alapján a B0, KH és R mintavételi pontokon.

A Kis-Herlakni belső tó vizében és a nádas mintavételi területen az Actinobacteria és a Cyanobacteria phylumok relatív gyakorisága alacsonyabb, a Bacteroidetes törzs relatív gyakorisága pedig magasabb volt a nyílt vízben tapasztaltakhoz képest.

Ha az eredmények részletesebb felbontását nézzük, akkor a SAR11 klád III: alcsoportja (Proteobacteria phylum, Alphaproteobacteria osztály), a *Cyanobium gracile* taxon (Cyanobacteria phylum), a hgcI klád (acTH1) és a CL500-29 marine group (acIV) (Actinobacteria phylum) nagyobb arányban volt jelen a nyílt vízben, mint a Kis-Herlakni belső tó és nádas területén (24. ábra).

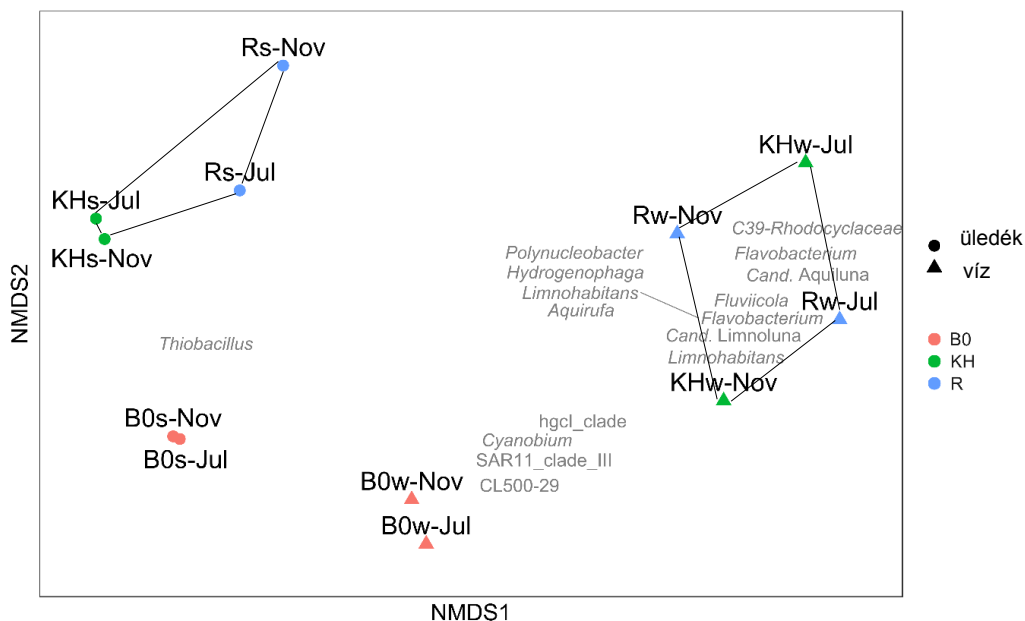
A következő taxonok pedig inkább a makrofíton borítottságú területeken fordultak elő: *Polynucleobacter*, *Limnohabitans*, *Hydrogenophaga* (Proteobacteria phylum, Gammaproteobacteria osztály), *Flavobacterium*, *Fluviicola*, *Aquirufa* (Bacteroidetes phylum), ‘*Candidatus Aquiluna*’ (Actinobacteria phylum). Ezen taxonokat a nyílt vízben (B0) nem, vagy csak elhanyagolható mennyiségben detektáltuk (24. ábra).

Tehát a phylumok, illetve a nemzetségek szintjén a náddal borított területek planktonikus baktériumközösségei összetételükben hasonlóak voltak, és eltértek a nyílt víz esetében tapasztaltat közösség-összetételtől.



24. ábra. Fertő vizét és üledékét alkotó Bacteria nemzetségek megoszlása az amplikon szekvenálás eredményei alapján a B0, KH és R mintavételi pontokon. Unc: unclassified.

A közösségek összetételének különbségeit az NMDS (non-metric multidimensional scaling - nem metrikus sokdimenziós skálázás) analízissel is szemléltettük, amely elemzésnél az ordináció a Bray-Curtis távolságmátrix alapján számolt rang-jellegű értékeken alapszik. Az NMDS ordináció alapján a Kis-Herlakni belső tavi és a nádas mintavételi pontok planktonikus baktériumközösségének összetétele szintén jelentősen különbözött a nyílt víztől (25. ábra). Ezt a különbséget okozhatja a nádasból származó bomló szervesanyagok magas koncentrációja, mivel a CDOM (színes oldott szerves anyagok) koncentrációja szignifikánsan nagyobb volt a nádassal borított területeken, mint a nyílt vízben.



25. ábra. Az amplikon szekvenálás során a Fertő B0, KH és R mintavételi pontjain megfigyelhető baktériumközösség OTU összetételének ábrázolása NMDS ordináció mentén. SIMPER analízis alapján szürkével jelöltük az egyes minták közti közösségszerkezeti eltérésekért minimum 30%-ban felelős OTU-kat. A Kis-Herlakni belső tavi és a nádas mintavételi pontok elkülönültek a nyílt víztől.

- *A nyílt vízből (B0w) kimutatott Bacteria közösség összetétele az amplikon szekvenálás eredményei alapján*

A nyílt vízben domináns nemzetséggént a SAR11 klád III: alcsoportja (21-23%) jelent meg (Proteobacteria phylum, Alphaproteobacteria osztály) (24. ábra). A SAR 11 klád ezen alcsoportja két kisebb csoportra osztható: a túlnyomórészt mezohalin környezetekből származó szekvenciákat tartalmazó IIIa, és az édesvízi IIIb (LD12) leszármazási vonalra (Grote és mtsai, 2012). Ezen szervezetek kis sejttér-fogattal rendelkeznek és az oligotróf élőhelyekhez adaptálódtak (Salcher és mtsai, 2011). A nyílt vízben a makrofítonból származó szubsztrátok

koncentrációja (Pt-szín) alacsony volt a két nádassal borított mintavételi helyhez viszonyítva, ami pozitív hatással lehetett a SAR11 III. alcsoport abundanciájára ezen az élőhelyen.

A nyílt vízben a másik domináns csoportot *Cyanobium gracile* pikocianobaktérium (Cyanobacteria phylum) alkotta. Somogyi és mtsai (2010) ezen taxon dominanciáját szintén megfigyelték egy áprilisi mintavétel során a Fertő nyílt vizében: a cianobaktériumokból létrehozott klón könyvtár 96%-a ehhez a fajhoz tartozott a részleges 16S rRNS génszekvenciája alapján. Felföldi és mtsai (2011) sikeresen izolálták is ezen taxont a Fertő vizéből. A pikofitoplankton magas abundanciáját és túlsúlyát (több, mint 80%-át tették ki a fitoplankton biomasszájának) Somogyi és mtsai (2010) a nyílt vízben egy korábbi tanulmányuk során detektálták, amely jelenséget a víz zavarosságával (alacsony Secchi-átlátszóság), a lecsökkent predációs nyomással (zooplankton táplálékszerzésének visszaesésével) és a fény-limitációval magyarázták. Ha megnő az olyan kisebb méretű lebegőanyagok koncentrációja, amelyek egy mérettartományba esnek az ostoros szervezetek táplálkozása során kiszűrt baktériumokkal, akkor azok relatíve kevesebb baktériumsejtet tudnak kiszűrni (Pfundl és Boenigk, 2006). Továbbá mivel a pikoplankton alkotó sejtek felület/térfogat aránya nagyobb, ezért feltételezik, hogy sikeresebben tudják hasznosítani a limitált fény mennyiséget (Raven, 1998). Az előbbieket igazolva, a *Cyanobium* nemzetséget csak elhanyagolható arányban (0-1%) mutattuk ki a Kis-Herlakni belső tó és a nádas területén, ahol a lebegőanyag koncentrációja alacsony, a víz Secchi-átlátszósága pedig magas volt.

Az Actinobacteria phylumot nagyrészt tenyésztésbe nem vont csoportok (a hgcI klád és a 'CL500-29 marine group') alkották (24. ábra). A planktonikus aktinobaktériumokra kis sejt méretüknek és ellenállóbb sejt felszerelésüknek köszönhetően valószínűleg kevésbé hat a predációs nyomás (Szabó és mtsai, 2017; 2020), ami a phylum képviselőinek nagyobb arányban történő előfordulását eredményezheti. Míg a hgcI klád (más néven acTH1 klád) egy édesvízi mikroorganizmusokat tartalmazó (Zwart és mtsai, 2002) csoport, addig a 'CL500-29 marine group'-ot (más néven acIV kládot) (Newton és mtsai, 2011) változatos vizes élőhelyekről mutatták ki [ultraoligotróf tavak (Urbach és mtsai, 2001), oligoszalin tavak (Liu és mtsai, 2013), deltatorkolatú folyó (Stepanauskas és mtsai, 2003), Balti-tenger (Lindh és mtsai, 2015a)]. Lindh és mtsai (2015b) kísérleteik során negatív összefüggést tapasztaltak az oldott szerves anyagok mennyisége ($6 \text{ mg C} \times \text{L}^{-1}$), valamint a 'CL500-29 marine group' és a hgcI klád közösségen belüli relatív gyakorisága között. Ezt feltehetően alátámasztják a mi eredményeink is: a Fertő nyílt vizénél egy nagyságrenddel magasabb CDOM értékű Kis-Herlakni-tónak és a nádasnak vizéből csupán elenyésző arányban (0-2%) mutattuk ki ezt a két csoportot. Korponai és mtsai (2016) szintén hasonló összefüggést tapasztalt e két csoport kapcsán egy zavaros és egy színes

vizű szikes tó vizsgálata során: míg az oldott, színes szerves anyagokban gazdag Sós-érből szinte teljesen hiányoztak, addig a zavaros vizű Zab-székben akár a baktériumközösség 5- 12%-át is kitették. Ezért feltételezéseink szerint a magas CDOM koncentráció negatív hatással van hgcI klád és 'CL500-29 marine group' képviselőnek megjelenésére. Wu és mtsai (2007) az acIV-B csoportot szintén nagyobb arányban mutatták ki a Lake Taihu turbid, nyílt vizéből, mint a békaszőlővel borított mintavételi pontjától.

- *A Kis-Herlakni belső tóból (KHw) és a nádasból (Rw) kimutatott Bacteria közösség összetétele az amplikon szekvenálás eredményei alapján*

A Kis-Herlakni belső tó és a nádas minták vizében domináns *Flavobacterium* nemzetség (Bacteroidetes phylum) tagjai gyakoriak édesvizekben, talajban, de tengervízből is izolálták már őket (McBride, 2014). Kemoorganotróf szervezetekként számos képviselőjükre jellemző a makromolekulák (poliszacharidok, fehérjék) és a rekalcitráns szerves vegyületek felhasználása (Berg és mtsai, 2009). A nehezebben bontható szerves vegyületek hasznosítása során szerzett előny további niche-k elérését teszi számukra lehetővé, amely hasznos lehet a nádassal borított területeken való túléléshez (Fan és Xiang, 2016). Gyakran különböző felületekhez kötötten találhatóak meg, amelyek lehetnek algasejtek, halak vagy akár szerves detritusz (McBride, 2014).

A *Fluviicola* nemzetség (Bacteroidetes phylum) is főként a makrofiton dominanciájú mintavételi helyeken jelent meg. Képviselőiket számos más vízmintából is kimutatták (Pitt és mtsai, 2019), köztük egy magas huminanyag-tartalmú tóból is (Burkert és mtsai, 2003).

A *Limnohabitans* nemzetség (Proteobacteria phylum, Gammaproteobacteria osztály) az édesvízi mikrobaközösség jellegzetes tagja, és jellemző rá, hogy gyorsan felhasználja a kis molekulatömegű oldott szerves szénforrásokat, mint például a fruktózt, glükózt, mannózt és bizonyos aminosavakat (pl. L-alanint) (Jezbera és mtsai, 2012). Az úgynevezett R-BT065 kládja például fitoplankton-eredetű anyagokat (exudátumokat) fogyaszt (Pernthaler, 2013). Tavakban a bakterioplankton leggyorsabban szaporodó képviselői közé tartozik (Salcher és mtsai, 2019), ezért valószínűleg fontos szerepet játszik az édesvízi rendszerekben a szerves anyagok feldolgozásában (Kasalický és mtsai, 2010).

A *Polynucleobacter* nemzetség (Gammaproteobacteria osztály) egyik alfaja (*P. nessarius* spp. *asymbioticus*: PnecC) nagy mennyiségben fordul elő aerob és huminanyagban gazdag élőhelyeken (Jezberová és mtsai, 2010). Gyorsan képes szaporodni megemelkedett allochton DOC koncentráció mellett. Kis molekulatömegű szerves savakat asszimilál, mint például a huminsavak bomlástermékeként keletkezett acetátot (Newton és mtsai, 2011).

A *Hydrogenophaga* nemzetség (Gammaproteobacteria osztály) tagjait más magyarországi szikes tavakból (Zab-szék, Sós-ér, Nagy-Vadas, Kelemen-szék, Velencei-tó, Büdös-szék) is leírták (Korponai és mtsai, 2016; Rusznyák és mtsai, 2008; Borsodi és mtsai 2016; Borsodi és mtsai 2007; Szabó és mtsai 2015; Bell és mtsai, 2018; Felföldi, 2020). A nemzetség képviselői kemoorganotróf vagy fakultatív kemolitotróf szervezetek, képesek elektron donorként a hidrogént (kivéve a *H. atypica* faj), terminális elektron akzeptorként pedig az oxigént vagy a nitrátot használni (*H. taeniospiralis*) (Willems és mtsai, 1989).

Összeségében azon csoportok, amelyek alacsonyabb oldott szerves anyag koncentrációt (pl. LD12, acTH1, acIV) és/vagy magasabb TSS koncentrációt preferálnak (pl. *Cyanobium*), inkább a nyílt vízben jelentek meg számottevően, míg azon taxonok, amelyek képesek lehetnek szénforrásként hasznosítani a színes oldott szerves anyagokat (pl. *Flavobacterium*, *Hydrogenophaga*) inkább a nádassal borított területeken fordultak elő. A nádas árnyékoló hatása pedig negatívan befolyásolhatta fényenergiát hasznosító mikrobák (pl. *Cyanobium*) relatív gyakoriságát.

- *Eredményeink összevetése a Fertőn korábban végzett molekuláris mikrobiológiai vizsgálatokkal*

Mentes (2019) 2015 augusztusában mintázta a Fertő B0 pontjának és Kis-Herlakni belső tavának planktonikus baktériumközösségeit. A B0 ponton a mi eredményeinkhez hasonlóan az Actinobacteria és Proteobacteria phylumok képviselői voltak számottevőek. A nyílt vízben hasonlóan abundáns csoportokként a SARIII klád, hgcI klád és a 'CL500-29 marine group' tagjai jelentek meg. Ami azt mutatja, hogy a Fertő nyílt vize stabil baktériumközösséggel rendelkezik. Mintavételük során a Kis-Herlakni belső tóban szintén a Bacteroidetes és Proteobacteria phylumok képviselői jelentek meg nagy számban. Viszont 2015 augusztusában a *Cryomorphaceae* család egy ismeretlen nemzetsége volt számottevő, továbbá az MWH-UniP1 vízi csoportot, az *Algoriphagus* nemzetséget és az NS3a képviselőit mutatták ki nagyobb arányban. A mi mintavételeink során ezen taxonokat szintén detektáltuk, bár relatív gyakoriságuk nem haladta meg az 5%-ot. A belső tó baktériumközössége tehát kevésbé stabil, ami valószínűleg a változékonyabb környezeti tényezőknek (pl. nádas bomlása a vegetációs periódus után) köszönhető.

Bullerjahn és mtsai (2019) 2016 februárjában vizsgálták a nyílt vizű Fertőrákosi-öböl planktonikus, illetve a jégtakaróból kimutatható baktériumközösségeit. A vízmintákban a Proteobacteria és Bacteroidetes dominanciáját figyelték meg, továbbá a leggyakoribb OTU a *Rivulariaceae* családba tartozó cianobaktérium volt, amely taxon a jégtakaróban nem volt jelen.

A Fertő jegének baktériumközösségét főként a Bacteroidetes phylum alkotta, és a legabundánsabb OTU a *Flavobacterium frigidarium* volt. A B0 vízmintánkban a Proteobacteria phylum szintén nagyobb arányban fordult elő, viszont a Bacteroidetes phylum relatív gyakorisága alacsony volt. A *Rivulariaceae* család képviselőit mi nem mutattuk ki mintavételünk során, a *Flavobacterium* nemzetség jelenléte pedig inkább a nádassal borított területekre volt jellemző.

- *Eredményeink összevetése más makrofiton borítottságú tavak planktonikus baktériumközösségeivel*

Más kutatások is különbséget tapasztaltak a nyílt vízi és makrofitonnal borított területek planktonikus baktériumközösségei között. Wu és mtsai (2007) egy makrofiton borítottságú sekély, szubtrópusi eutróf tó (Lake Taihu, Kína) bakterioplanktonját vizsgálták molekuláris klónozással: a szubmerz békaszőlő fajok (*Potamogeton* spp.) által borított East Bay-t és a hipertróf Meilinag Bay-t, amelyen hiányzott a vízi növényzet, de gyakoriak voltak rajta a *Microcystis* spp. vízvirágzások. A kanonikus korrespondencia analízis (CCA – canonical correspondence analysis) során a baktériumközösség összetételét meghatározó fő tényező a makrofiton borítottság volt, majd a Secchi-átlátszóság és a klorofill-a koncentráció. Habár mindkét élőhelytípuson az Actinobacteria phylum képviselői jelentek meg nagy arányban, a bakterioplankton összetétele mégis különbözött phylum és subphylum szinten. Az Actinobacteria, Betaproteobacteria és Verrucomicrobia taxonok magasabb arányban voltak jelen a békaszőlős helyen, míg az Alphaproteobacteria, Gammaproteobacteria, Cyanobacteria és Planctomycetes taxonok a nyílt vízben jelentek meg magasabb arányban.

Zeng és mtsai (2012) pár évvel később szintén a Lake Taihu bakterioplanktonját vizsgálták molekuláris klónozással, viszont ők más makrofiton borítottságú területeket mintavételeztek egy éven keresztül: tündérfátyolt (*Nymphoides peltata*), *Zizania caduciflora*-t, érdes tócsagazt (*Ceratophyllum demersum*), *Vallisneria spirulosa*-t, illetve negatív kontrollként egy makrofiton nélküli, turbid, magas alga biomasszával jellemezhető területet. A makrofitontól mentes területen főként a Cyanobacteria phylum képviselői jelentek meg nagy számban. A makrofitonnal borított helyek baktériumközösségei ettől jelentősen különböztek: a *Z. caduciflora* borítottságú helyszínen például a Bacteroidetes phylum jóval alacsonyabb arányban jelent meg. A vízi növényvel borított helyeken a cianobaktériumok alacsony arányban jelentek meg, ami magyarázható azzal, hogy a vízi növényzet limitálja a fotoszintézishez szükséges fény mennyiségét. Mindegyik makrofiton borítottságú hely egyedi baktériumközösséggel rendelkezett. Az adott makrofiton faj mikrobiális közösségmódosító

hatásának mértékét viszont csökkentette a mintavételi helyek közti szabad vízáramlás és az évszakonként változó hőmérséklet.

A tündérfátyolnak, *Zizania caduciflora*-nak és az érdes tócsagaznak a bakterioplankton összetételre gyakorolt hatását mikrokozmosz kísérletekben is tesztelték. A mikrokozmosz minták baktériumközössége szignifikánsan különbözött egymástól. A negatív kontrolban és az érdes tócsagazt tartalmazó mikrokozmoszban az Actinobacteria és az Alphaproteobacteria phylum képviselői jelentek meg nagy arányban. A *Z. caduciflora*-t tartalmazó mikrokozmoszokban Betaproteobacteria osztály, azon belül is a Burkholderiales rend volt abundáns. Az OD1 és TM7 filotípusokat csak az tündérfátyolt tartalmazó mikrokozmoszban mutatták ki. A makrofiton biomassza mennyisége is hatással volt a baktériumközösség összetételére, amiből arra következtettek, hogy a növényzet sűrűségétől is függ a mikrobákra gyakorolt hatás (Zeng és mtsai, 2012).

Fan és mtsai (2016) a Lake Taihu makrofitonok által dominált részének bakterioplanktonját, és az ott található hosszú és éles levelű *Potamogeton malianus* és az apróbb, tüskeszerűen vékony levelekből álló érdes tócsagaz epifitikus baktériumközösségét vizsgálták. A két növényfaj epifitikus baktériumközössége egymástól különbözött: a *P. malianus*-on a Proteobacteria phylum magasabb arányban volt jelen, míg az érdes tócsagazon a Cyanobacteria és az Actinobacteria phylumok jelentek meg nagyobb arányban. A bakterioplanktont pedig főként az Actinobacteria phylum alkotta.

Ha a Lake Taihu vizének vizsgálata során kapott eredményeket hasonlítjuk össze a Fertő vizével, akkor a Lake Taihu nyílt vízi részén a Cyanobacteria phylum szintén domináns volt (Wu és mtsai, 2007; Zeng és mtsai, 2012; Li és mtsai, 2016). A *Potamogeton* spp. fajokkal fedett területén pedig a molekuláris klónok nagyobb része tartozott az Actinobacteria phylumba a nyílt vízi területhez képest (Wu és mtsai, 2007). A *Zizania caduciflora*, *Nymphoides peltata* és *Vallisneria spirulosa* növényfajokkal borított vízmintákban szintén az Actinobacteria phylum képviselői jelentek meg számottevően (Zeng és mtsai, 2012). Ezzel ellentétben a Fertő vizében e taxon a nyílt vízben jelent meg nagyobb relatív gyakorisággal, amely a phylumot alkotó szervezetek metabolikus diverzitásával magyarázható. A Lake Taihu nyílt vízi részén a Proteobacteria phylum szintén domináns volt (Li és mtsai, 2016). A Proteobacteria phylumon belül az a *Pelagibacteraceae*, *Commamonadaceae* és *Methylophilaceae* család tagjait detektálták. Az Actinobacteria phylumot legnagyobb arányban pedig az acI-A klád ismeretlen nemzetsége képviselte. Ezen taxonok közül a *Methylophilaceae* család tagjait kimutattuk a Fertő vizéből, de nem csak a nyílt vízi részen, hanem a KH és R mintavételi helyszíneken is.

Mentes és mtsai (2017) a nyílt vízre és különböző makrofiton vegetációval jellemezhető (*Phragmites australis*, *Nymphaea alba* és *Utricularia vulgaris*) kisebb belső tavakra tagolódott mezotróf, semleges vagy enyhén alkalikus vizű Kolon-tó baktériumközösségeit vizsgálták. Megállapították, hogy a belső tavak különböző baktériumközösséggel rendelkeznek, mivel a közösség szerkezetét befolyásolta a makrofiton vegetáció jelenléte és annak típusa. A közösséges rencét (*Utricularia vulgaris*) például alacsonyabb C/N arány és magasabb foszfortartalom jellemzi (Adamec, 1992). Foszfortartalmának 60-80%-át ortofoszfát alkotja (Kovács és Istvánovics 1994), amelyet könnyen hasznosítanak a mikroorganizmusok (Sigeo, 2005). Hamarabb lebomolhat, mint a vízililiom vagy a nád. Az így felszabadult nagy mennyiségű szerves anyag és az rence oxigént fogyasztó, apró vízi állatokat csapdába ejtő szerve (Adamec 2011) anoxikus körülményeket okozott a Kolon-tó vizében, amely negatív hatással volt a bakterioplankton diverzitására (Mentes és mtsai, 2017). A rencét tartalmazó belső tó alsó vízrétegében a Chlorobi phylum képviselői jelentős mennyiségben (54%) voltak jelen, a metilotrófok pedig hiányoztak. Klüpfel és mtsai (2014) azt tapasztalták, hogyha anaerob légzés során a huminanyagok elektronakceptorként funkcionálnak, akkor az kompetitíven gátolja a széndioxidra történő elektrontranszfert, ezáltal csökkenti a metán képződését. A rencével borított területeken még a *Flavobacterium* nemzetség képviselői jelentek meg nagyobb arányban. A *Bacteriovorax*, *Methylobacter* és *Limnohabitans* nemzetségek jellegzetesek voltak a vízililiommal fedett kolon-tavi belső tóra. Míg a *Crenothrix* és a *Methylocaldum* nemzetségeket csak a nyílt vízi területről mutatták ki. A Rhizobiales rendbe tartozó tenyésztett képviselőket nem tartalmazó nemzetség pedig szignifikánsan nagyobb arányban volt jelen a nádas öv felszíni vízrétegében (Mentes és mtsai, 2017).

A phylumok szintjén hasonlóak voltak a Fertő nyílt vizének és nádassal borított területeinek baktériumközösségei a Kolon-tó ezen élőhelytípusainál tapasztalt baktériumközösségeihez képest, habár az egyes phylumok relatív gyakorisága különbözött: a Kolon-tó nyílt vizében a Cyanobacteria phylum, nádassal borított részén pedig a Bacteroidetes phylum relatív mennyisége alacsonyabb volt a Fertőben megfigyelt arányokhoz képest. A Kolon-tó baktérium nemzetségei közül a *Flavobacterium*, *Polynucleobacter* és *Limnohabitans* nemzetségek a nyílt vízi és a nádassal borított területein egyaránt megjelentek, ellentétben a Fertőnél tapasztaltakkal, ahol ezek a nemzetségek inkább a nádassal borított területek vízmintáiban fordultak elő. Megjegyzendő, hogy a Kolon-tó nyílt vizének és a nádassal fedett rész vízmintájának pH értékei (pH 7,11-7,64) és vezetőképesség értékei (388-494 $\mu\text{S cm}^{-1}$) (Mentes és mtsai, 2017) a mintavétel időpontjában alacsonyabbak voltak a Fertő vizében mért értékeknél. Továbbá a Kolon-tó nyílt vize hasonló CDOM koncentrációval (124-126 mg L^{-1})

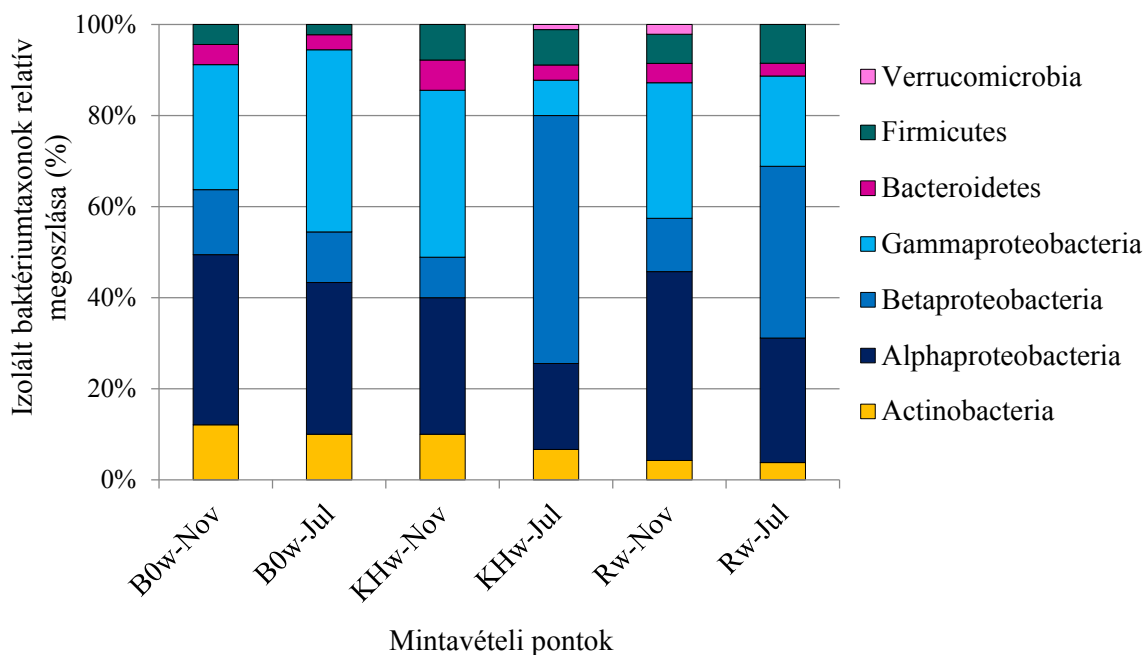
rendelkezett, mint novemberben a Kis-Herlakni belső tó (KH) és a nádas (R) mintavételi pontok (123 és 128 mg L⁻¹; 2. táblázat).

Összességében tehát elmondható, hogy a Bacteria taxonok abundanciájára hatással volt a makrofiton jelenléte, mivel jelentős különbségeket tapasztaltak a nyílt vízi és a makrofitonnal borított területek taxon összetételében. Viszont ez a hatás a növényfajok típusától, illetve a tavak fizikai és kémiai sajátosságaitól is függött.

- *Fertő vizének tenyészthető mikrobiális diverzitása*

Összesen 559 baktériumtörzset vontunk tenyésztésbe a Fertő vizéből (B0w-Nov: 91, B0w-Jul: 90, KHw-Nov: 90, KHw-Jul: 90, Rw: Nov 94, Rw-Jul: 104; összesen 275-öt a novemberi és 284-et a júliusi mintavételből), amelyeket 213 különböző ARDRA csoportba tudtunk sorolni a restriktív enzimekkel történt hasítási mintázatuk alapján. Az azonosított törzsek nagy részének 16S rRNS génszekvenciája az EzBioCloud adatbázisban található referencia törzsek szekvenciáival 98-100%-os hasonlósági fokot mutatott. Ez alól 40 törzs volt kivétel, amelyeknél ez az érték 98% alatti volt, ezért a tudományra nézve új baktériumtaxonokat képviselnek. A Fertő vizéből izolált ARDRA csoportrepresentáns, illetve ARDRA csoporton kívül eső baktériumtörzsek rendszertani helyzetét a függelék XII.9. pontja tartalmazza. A baktériumtörzsek 16S rRNS génszekvenciái elérhetőek az NCBI GenBank adatbázisban a MG799124, MG799125, MG799128-MG799131 és a MH091349-MH091574 azonosító számok alatt.

Tenyésztéssel összesen 5 phylum képviselőit azonosítottuk a Fertő vizéből (26. ábra). A Proteobacteria képviselőit mindegyik mintavételi ponton nagy arányban vontunk tenyésztésbe. Az Actinobacteria, Bacteroidetes és Firmicutes phylumok képviselőit is azonosítottuk. A Verrucomicrobia phylumot csak a Kis-Herlakni belső tó és a nádas vizéből tudtuk kimutatni. Habár ez a phylum az édesvízi baktériumközösségeket általában kiegészíti (Newton és mtsai, 2011), képviselőit nehéz tenyésztésbe vonni, mivel sokan szigorúan anaerob életmódot folytatnak (Schlesner és mtsai, 2006).

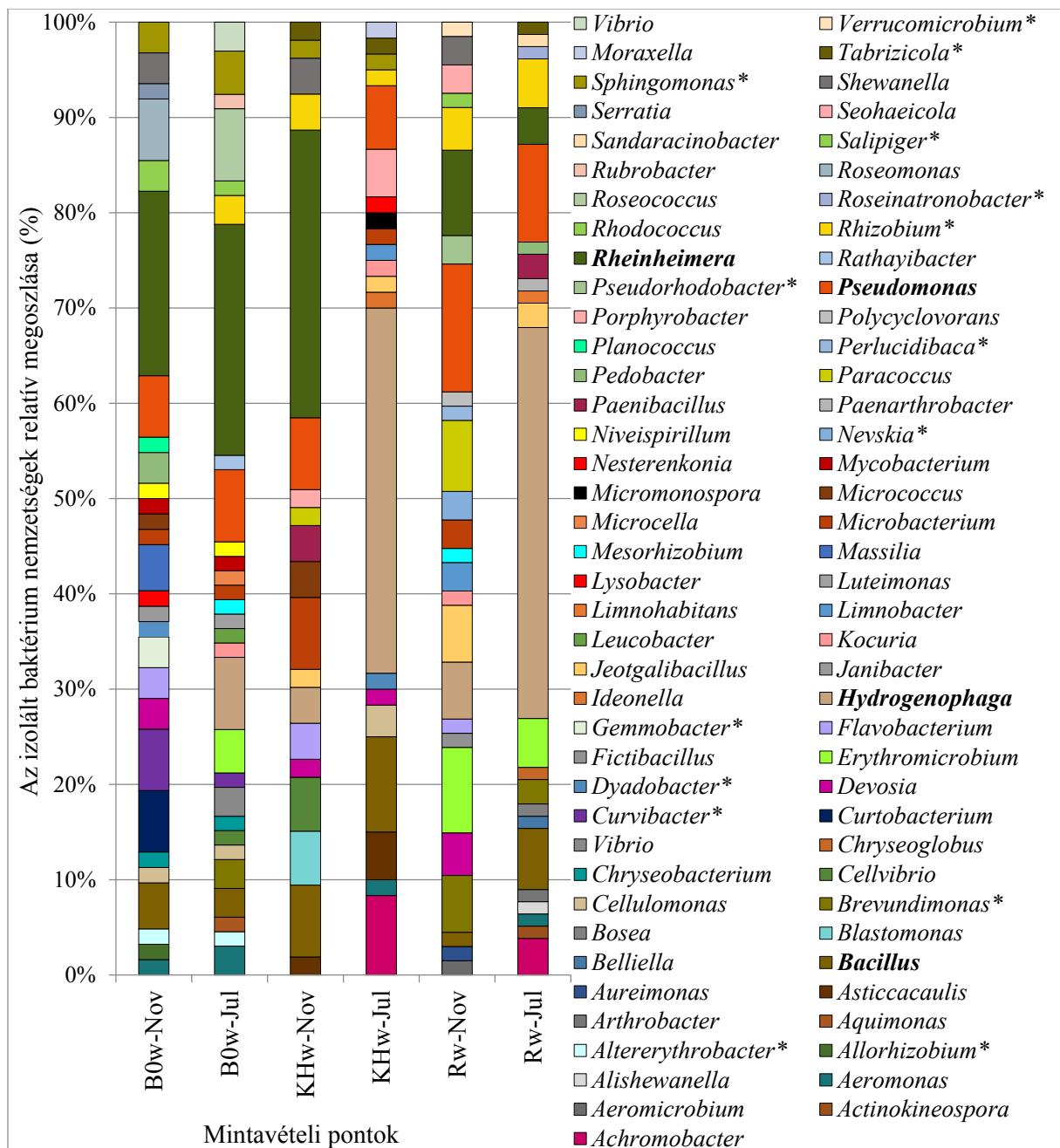


26. ábra. A Fertő vizéből tenyésztésbe vont magasabb rendszertani egységek (phylum, osztály) megoszlása a B0, KH és R mintavételi pontokon.

Összesen 83 baktérium nemzetséget azonosítottunk a Fertő vizéből. Az izolált törzsek aerob vagy fakultatív anaerob anyagcserével rendelkeznek. A legtöbbjük kemotróf, de fakultatív fototróf mikroorganizmusokat is sikerült tenyésztésbe vonni. A fakultatív fototróf mikroorganizmusokat mindegyik mintavételi helyszínről izoláltunk (*Erythromicrobium*, *Porphyrobacter*, *Roseococcus* nemzetségek típus törzseivel mutattak legnagyobb hasonlósági fokot a részleges 16S rRNS génszekvenciájuk alapján). Az egyes mintavételi pontokról izolált baktérium nemzetségek megoszlását a 27. ábrán szemléltettük.

Novemberben a nyílt vízből és a Kis-Herlakni belső tóból a *Rheinheimera* nemzetség (12 és 16 izolátum), a nádas vizéből pedig a *Pseudomonas* taxon képviselőit izoláltuk (9 izolátum) legnagyobb számban. A *Curtobacterium*, *Curvibacter* és *Roseomonas* nemzetségeket (4-4 izolátum) csak a nyílt vízből vontuk tenyésztésbe, míg a *Blastomonas* (3 izolátum), *Cellvibrio* (3 izolátum), *Erythromicrobium* (6 izolátum) és *Paracoccus* (5 izolátum) nemzetségeket csak a nádassal borított KH és R pontokról izoláltuk.

Júliusban a nyílt vízből szintén a *Rheinheimera* nemzetség tagjait mutattuk ki legnagyobb számban (16 izolátum), de a *Roseococcus* és *Pseudomonas* nemzetségek (5-5 izolátum) is jelentős részét képviselték a tenyésztésbe vont törzseknek. A belső tó és a nádas esetében a *Hydrogenophaga* nemzetség (23 és 32 izolátum), *Bacillus* (6 és 5 izolátum) és az *Achromobacter* (5 és 3 izolátum) nemzetség tagjai mutatkoztak nagy számban.



27. ábra. A Fertő vizéből közvetlen szélesztéssel izolált baktérium nemzetségek megoszlása a B0, KH és R mintavételi pontokon.

*A tudomány számára eddig ismeretlen baktériumtaxonok. Vastagított betűtípussal a 10, vagy annál nagyobb százalékos arányban tenyésztésbe vont nemzetségeket jelöltük.

A Fertő vizéből izolált egyes taxonokat (*Flavobacterium*, *Hydrogenophaga*, *Curvibacter*, *Limnohabitans*) gyakran vonják tenyésztésbe más édesvízi közegekből is. A *Rheinheimera* nemzetség képviselőiként mi a *R. soli*, *R. chironomi*, *R. mesophila* és *R. nanhaiensis* fajokat azonosítottuk. Ezen nemzetséget irodalmi adatok alapján változatos környezetekből izolálták (pl. árvaszűnyog petéje, Halpern és mtsai, 2007; talaj, Ryu és mtsai, 2008; peszticidekkel szennyezett homokos talaj, Kumar és mtsai, 2015; vizes környezetek, Giovannoni és mtsai,

2005; Zhou és mtsai, 2009). Magyarországi vizekből szintén kimutatták ezen nemzetség képviselőit: a Hévízi-tó üledékéből tenyésztéses vizsgálatokkal Krett és mtsai (2009, 2013), a Kelemen-szék és Nagy-Vadas szikes tavak nádasának perifitonjáról Rusznyák és mtsai (2008), egy alkalikus és magas sótartalmú Hármaskörös holtág üledékéből Borsodi és mtsai (2016) írták le jelenlétüket. Ezen aerob, kemoheterotróf baktériumok jelen környezetekben széles szubsztráthasznosítási képességüknek köszönhetően (Brettar és mtsai, 2002) valószínűleg erőteljesen hozzájárulnak a tó szerves anyag dekompozíciójához.

A *Hydrogenophaga* nemzetség képviselőiként a *Hydrogenophaga flava*, *H. palleronii*, *H. taeniospiralis* és *H. atypica* fajokat azonosítottuk. Ezen nemzetséget magas relatív abundanciában amplikon szekvenálással is kimutattuk.

A *Pseudomonas* nemzetség tagjait a nádas vizéből tenyésztettük ki magasabb számban. A *Pseudomonas* fajokat gyakran izolálják talaj, édesvízi és növényi mintákból (Borsodi és mtsai, 2007). Ezen nemzetség bizonyos tagjait a velencei-tavi nádas perifitonjáról (Ács és mtsai, 2003), illetve egy algavirágzás során a környező szikes tavakból (Korponai és mtsai, 2019) szintén nagy számban vonták tenyésztésbe. Mérsékelt sós vizekben a cellulózbontó *Pseudomonas* törzsek fontos szerepet töltenek be az elhullott *Phragmites* levelek kezdeti bontási szakaszában (Tanaka, 1993). A nemzetség tagjai elősegítik a növények növekedését, és fontos szerepet játszanak a szerves anyagok mineralizációjában, mivel jól tolerálják a magas szerves anyag koncentrációt és változatos lebontó anyagcserével rendelkeznek (Tao és mtsai, 2014; Wand és mtsai, 1997). A nádas vizéből izolált *P. protegens* például egy széles körben elterjedt, növényvédő hatással rendelkező baktérium, ami 2,4-diacetil-klór-glukolin és a pyoluteorin biokontrol vegyületek termelésére képes (Ramette és mtsai, 2011). A nyílt vízből izolált *P. coleopterorum* irodalmi adatok alapján celluláz aktivitással rendelkezik (Menéndez és mtsai, 2015), amellyel szerepet játszhat a növényi anyagok degradációjában. Hat törzset *P. anguilliseptica* fajként azonosítottunk, amely taxon gyakran megtalálható halak pikkelyein (Berthe és mtsai, 1995). A novemberi vízmintákból a fakultatív pszichrofil és alkalofil *P. alcaliphila* baktériumfajt (Yumoto és mtsai, 2001) is tenyésztésbe vontuk.

A Fertő nádasának vizéből kimutatott *Kocuria* nemzetség képviselőit a Kelemen-szék nádasának perifitonjáról, a Velencei-tó nádasának perifitonjáról illetve rizómájáról, és a soroksári Duna-ág keskenylevelű gyékényének rizoplánjáról is izolálták (Rusznyák és mtsai, 2008, Borsodi és mtsai, 2007; Micsinai és mtsai, 2003; Kovács és mtsai, 1999).

A B0 és R pontok vizéből kimutatott anoxigenikus fototróf baktériumokat magába foglaló *Rhodobacter* nemzetség a Böddi-széken és a Büdös-széken (Borsodi és mtsai, 2013; Szabó és mtsai, 2015) is megjelent. A szikes tavakból gyakran izolált, glükózidáz aktivitással rendelkező

Cellulomonas nemzetséget (Sorokin és mtsai, 2014) a Fertő nyílt vizén kívül a Kelemen-székből és Nagy-Vadasból is kimutatható volt (Rusznyák és mtsai, 2008). A Kelemen-széken detektált *Paracoccus*, *Pseudomonas*, *Nesterenkonia*, *Planococcus*, *Cellvibrio*, *Dyadobacter*, *Pedobacter* nemzetségek, továbbá a Nagy-Vadasból kimutatott *Paracoccus*, *Shewanella*, *Microbacterium*, *Nesterenkonia*, *Sphingomonas*, *Cellvibrio*, *Aquimonas* nemzetségek megjelentek a Fertő vizében is (Rusznyák és mtsai, 2008). Végül pedig a Velencei-tóból kimutatott *Aeromonas*, *Shewanella*, *Paenibacillus*, *Micrococcus*, *Microbacterium* taxonokat (Borsodi mtsai, 2007) szintén izoláltuk a Fertő vizéből.

A B0 mintavételi pontról tenyésztésbe vont két baktériumtörzs részleges 16S rRNS génszekvenciája magas hasonlósági fokot mutatott (99,81%) a *Vibrio cholerae* CECT 514^T törzssel. A *Vibrio cholerae* fajt korábban is detektálták a Fertő vizéből (Pretzer és mtsai, 2017; Kirschner és mtsai 2008; Schauer és mtsai, 2015). Pretzer és mtsai (2017) magas számban (5×10^4 TKE L⁻¹; TKE: telepképző egység) figyelték meg őket a nyílt víz, a nádas és a köztes régiók területén. A zooplanktonot alkotó rákok, planktonikus algák, makroalgák, kagylók és makrofitonok szolgálhatnak élőhelyül a *V. cholerae* fajnak és biztosíthatnak biofilm képződéshez felületet (Pretzer és mtsai, 2017). A *V. cholerae* elterjedésében fontos szerepet játszó tényezőnek tartották a víz hőmérsékletét, lebegőanyag-tartalmát, a Cladocera fajok abundanciáját és a víz ammónium koncentrációját (Schauer és mtsai, 2015). A Fertő szalinitása és alkalikus pH-ja ideális a *V. cholerae* szaporodásához (Kirschner és mtsai, 2008). A nádas állományban számos mikroökológiai niche tud megjelenni, ami diverzifikációra, a *V. cholerae* törzsek gyakoribb genetikai rekombinációjára, majd a létrejött változatok természetes szelekciójára ad lehetőséget (Pretzer és mtsai, 2017). A genetikai variánsok messzibb vidékekre történő elterjedését a madarak (a Fertő Közép-Európa legnagyobb madárvédelmi területe) és az emberek teszik lehetővé (Pretzer és mtsai, 2017).

A tenyésztési technikákkal kimutatott baktériumközösségek összetételében nem tapasztaltunk jelentős különbségeket a nádas borítottság függvényében, habár egyes baktériumfajokat csak a nyílt vízből vagy csak a KH és R pontokról mutattunk ki. Ennek oka, hogy a környezeti minták baktériumközösségeinek csak kis százaléka vonható tenyésztésbe. Viszont kimutathatóak voltak olyan baktériumfajok, amelyek részt vehetnek a nádas dekompozíciós folyamatában.

Ha az alkalmazott táptalajokat hasonlítjuk össze, akkor a KHw-Nov minta kivételével minden esetben az M4 táptalajon magasabb ($4,07-6,27 \log$ TKE mL⁻¹) csíraszámértéket becsültünk, mint az R2A táptalajon ($3,62 - 6,10 \log$ TKE mL⁻¹). A vízminták közvetlen szélesztése során az R2A táptalajokról összesen 207, a M4 táptalajokról pedig 184 baktériumtörzset vontunk

tenyésztésbe. Shannon-Weaver diverzitás indexek alapján az R2A táptalajról diverzebb baktériumközösséget tenyésztettünk ki, bár az eltérés nem volt jelentős [$H(R2A) = 3,305$; $H(\text{gelrite}) = 3,093$]. Viszont a tudományra nézve új taxonok nagy részét (40 baktériumtörzs közül 27 törzset) az M4 táptalajról izoláltunk, tehát ez a táptalaj alkalmas lehet új taxonok tenyésztésbe vonására.

Ha az alkalmazott szilárdító ágenseket hasonlítjuk össze, akkor minden esetben az agarral szilárdított táptalajokon magasabb csíraszámértékeket becsültünk ($4,12 - 6,27 \log \text{TKE mL}^{-1}$), mint a gellán gumival szilárdítottakon ($3,62 - 6,13 \log \text{TKE mL}^{-1}$), habár az eltérés nem volt szignifikáns (t-próba: $p = 0,22$). A vízminták közvetlen szélesztése során az agarral szilárdított táptalajokról összesen 195, a gelrite-al szilárdított táptalajokról pedig 196 baktériumtörzset vontunk tenyésztésbe. Shannon-Weaver diverzitás indexek alapján az agarral szilárdított táptalajról diverzebb baktériumközösséget izoláltunk, bár ez az eltérés itt sem volt jelentős [$H(\text{agar}) = 3,416$; $H(\text{gelrite}) = 3,205$].

A dúsító tenyészeteknek köszönhetően pedig számos olyan taxont tudtunk tenyésztésbe vonni, amelyeket direkt szélesztéssel nem mutattunk ki: az *Aureimonas*, *Gemmobacter*, *Hyphomonas*, *Luteolibacter*, *Methyloversatilis*, *Pannonibacter*, *Azoarcus*, *Lunatimonas*, *Mongoliitalea*, *Paracoccus*, *Seohaecicola* és *Sphingosinicella* taxonok rokonait. Ezek általában lassan növekvő baktériumok, és a meghosszabbított inkubációs idő elősegítette az izolálásukat.

- *Az amplikon szekvenálással kimutatott baktériumközösség összevetése a tenyésztés során kimutatott baktériumközösség összetételével*

Az új generációs szekvenálás során a Proteobacteria phylumot szintén magas abundanciában azonosítottuk, viszont az Actinobacteria és a Bacteroidetes phylumok képviselői nagyobb arányban alkották a baktériumközösséget, mint ahogy azt a tenyésztéses eljárással kimutattuk. Természetesen tenyésztéstől független módszerrel több baktérium phylumot azonosítottunk mint tenyésztéses technikával.

Az amplikon szekvenálás során kimutatott nemzetségeknek 7,6%-át vontuk sikeresen tenyésztésbe az R2A és M4 táptalaj alkalmazásával. A *Hydrogenophaga* nemzetség, amely júliusban 12% és 8%-ban volt jelen a Kis-Herlakni belső tó és a nádas vizében, tenyésztéses eljárásunk során szintén nagy arányát képviselte az erről a két a mintavételi helyszínről júliusban izolált baktériumtörzseknek (38 és 41%). Az amplikon szekvenálás során nagyobb arányban kimutatott baktérium nemzetségek közül néhányat sikerült tenyésztésbe vonnunk (pl. *Flavobacterium*, *Limnohabitans*), viszont ezek csak kis százalékát képezték (1,4% és 0,2%) a

tenyésztendő baktériumközösségnek. A többi tenyésztésbe vont baktérium nemzetség relatív abundanciája az amplikon szekvenálás során 5% alatti volt.

Előzetes becslések alapján a Földön élő baktériumoknak körülbelül 99%-át nem tudjuk tenyésztésbe vonni (Vartoukian, 2016). Ezen baktériumok egy része VBNC (viable but noncultivable - életképes, de nem tenyésztendő) állapotban van (Xu és mtsai, 1982). Ennek különböző okai lehetnek: mint például a nem megfelelő táptalaj alkalmazása, vagy ha a baktériumok életciklusának nyugalmi szakaszát nem tudjuk megszakítani, de van olyan is, hogy az adott baktérium csak szintróf partner jelenlétében képes szaporodni, és növekedéséhez különleges tápanyagok, jelmolekulák szükségesek. A mikrobák tenyésztését gátolhatja, ha azok növekedéséhez szükséges specifikus körülmények nem egyeznek meg az inkubációs körülményekkel, ha a tápanyagokért verseny folyik az együtt növekvő mikroorganizmusok között, vagy jelen vannak más mikrobák által kibocsátott baktericidok, illetve antimikrobiális szubsztrátok találhatóak a tápközegben (Vartoukian, 2016).

Több kutatás is irányult a tenyésztendő diverzitás növelésére, viszont ennek sikeressége nagyban függ a környezet típusától is. Általánosságban elmondható, hogy az alacsony tápanyag-koncentrációjú környezetekből (pl. ultra-oligotróf magashegységi tavakból) alacsony számban, míg a magas tápanyag-koncentrációjúakból (pl. széklet mintából) magasabb számban tudunk baktériumokat tenyésztésbe vonni (Puspita és mtsai, 2012). Környezeti minták esetében a sejtszámlálás során megfigyelt baktériumok mennyiségének csak 0,001-15%-a tenyésztendő (Tamaki és mtsai, 2005). Édesvízi mintákból Bruns és mtsai (2003) módosított szintetikus tápleves alkalmazásával a mikroszkópos sejtszámlálás során tapasztalt baktériummennyiségnek csak 0,1-5,6%-át vonták tenyésztésbe. Mi a vízmintákból az amplikon szekvenálással kimutatott nemzetségeknek 7,6%-át vontuk sikeresen tenyésztésbe R2A és módosított M4 táptalaj alkalmazásával. Az antarktisi talaj, illetve szabad szemmel látható édesvízi biofilm minták esetében a tenyésztésbe vont és a szekvenálással kimutatott baktérium nemzetségek között 17,1-22,2%-os egyezés volt. Ehhez Tytgat és mtsai (2014) 'Marine agar 2216'-ot, R2A-t, tízszeresére hígított R2A-t és PYGV 97 (Pepton-Élesztő-Glükóz-Vitamin) táptalajokat alkalmaztak. Egy másik kutatás során a tengervízből klónozással és amplikon szekvenálással kimutatott baktérium nemzetségeknek 33%-át vonták tenyésztésbe nyolc különböző oligotróf táptalaj alkalmazásával (Na és mtsai; 2011). Eevers és mtsai (2016) endofita baktériumokat tenyésztettek tízszeresére hígított '869 medium'-on növénykivonat hozzáadásával, illetve hozzáadása nélkül. A piroszekvenálással és a tenyésztéssel kimutatott baktérium nemzetségek között alacsony átfedést tapasztaltak, viszont ha a piroszekvenálással kapott első 10 legabundánsabb nemzetség tenyésztendőségét nézték, akkor ezen nemzetségeknek 88,5-97,0%-

át sikerült tenyésztésbe vonniuk. Tehát a tenyészhető diverzitást nagyban befolyásolja az alkalmazott táptalaj típusa, továbbá érdemes többféle táptalajt is alkalmazni a vizsgálat során.

- *A tenyésztési eredményeink összevetése a Fertőn végzett korábbi tenyésztési vizsgálatokkal*

A Fertőn végzett korábbi vizsgálatok alapján a nyílt víz tenyészhető bakteriális vízi közösségeit a *Pseudomonas*, *Micrococcus* és *Flavobacterium* nemzetségekbe sorolható fajok alkották legnagyobb számban (Borsodi és mtsai, 1998). Ezen nemzetségeket mi is kimutattuk a nyílt vízből, de lényegesen kisebb arányban (a nyílt vízi izolátumok 0-2%-a).

Kurdi és Borsodi (1995) a belső tavak planktonikus baktériumközösségét alkotó *Micrococcus* és a *Flavobacterium* nemzetségek tagjait izolálták nagy számban, míg a Kis-Herlakni belső tóból izolált törzseink között jelenleg csak 0-3%-ban voltak jelen ezen nemzetségek.

Borsodi és mtsai (1998) munkássága alapján a nádas epifitikus mikrobaközösségét nagy részben *Arthrobacter*, *Pseudomonas* és *Flavobacterium* nemzetségek alkották, amely nemzetségek közül a *Pseudomonas* nemzetség képviselőit jelen kutatás során szintén nagyobb számban izoláltuk (15 és 13%) a nádas vizéből.

A Fertőn végzett korábbi tanulmányok és a mi eredményeink közötti eltérés oka lehet egyrészt, hogy a mintavételek között két évtized telt el, másrészt az alkalmazott táptalajok (nutrient és keményítő-kazein agar), tenyésztési technikák és a baktériumok faji szintű azonosításának módja szintén különbözött az általunk alkalmazottól. A kutatásunk során alkalmazott technikák a tenyészhető baktériumközösségek szélesebb spektrumát volt képesek feltárni, korábban ennyiféle baktériumfajt a Fertőből nem sikerült tenyésztésbe vonni.

A Fertő üledékéből kimutatott Bacteria közösségek összetétele a nádas borítottság függvényében

A fajszámbecslő (ACE és Chao-1), továbbá a Shannon-Weaver és inverz Simpson (1/D) indexek értékei (20-21. ábra) szignifikánsan magasabbak voltak ($p < 0,01$) a Bacteria közösség esetében a Fertő üledékmintáiban, mint a vízmintáiban. Az üledékminták baktériumközösségeinek összetétele szintén nagyban eltért a vízmintákétól. A Fertő üledékében a Proteobacteria, Chloroflexi, Bacteroidetes és Acidobacteria phylumok képviselői jelentek meg nagy számban (23.A ábra), ezzel szemben a vízmintákban a Chloroflexi és Acidobacteria phylumok képviselőit relatíve alacsonyabb számban mutattuk ki. Az üledékmintákban a Proteobacteria törzsön belül a Gammaproteobacteria (43-74%) és a Deltaproteobacteria (23-

49%) osztályok képviselői voltak számottevőek, ellentétben a vízmintákkal, ahol a Gammaproteobacteria osztály (30-94%) mellett az Alphaproteobacteria osztály (5-67%) jelent meg nagyobb relatív gyakorisággal (23.B ábra).

Az ANOSIM teszt alapján az egyes vízminták és az ugyanarról a területről származó üledékminták baktériumközösségei szignifikánsan különböztek egymástól ($p < 0,01$; $R = 0,98$). A SIMPER teszt alapján az üledékmintákban található *Thiobacillus* nemzetség domináns jelenlétének volt köszönhető ez különbség (25. ábra).

Ha a nádas borítottság függvényében vizsgáljuk az egyes phylumok relatív abundanciáját, akkor az üledékminták esetében nem tapasztaltunk jelentős eltéréseket a két előhelytípus között. Viszont ha nemzetség szinten nézzük a baktériumközösségek összetételét, akkor a B0 pont üledékében a Dehalococcoidia osztály SCGC-AB-539-J10 képviselője és az Aminicenantales rend ismeretlen képviselője magasabb arányban volt jelen, mint a Kis-Herlakni belső tó és a nádas üledékmintáiban (24. ábra).

Az NMDS ordináción az egyes mintavételi helyekről származó üledékminták elváltak egymástól (25. ábra), ami viszont nem egy-egy taxon domináns jelenlétének volt köszönhető, hanem valószínűleg az 5% relatív abundancia alatti taxonok összetételének, mivel ezen taxonok összességében 61-82%-át tették ki az üledékmintáknak (24. ábra).

Az nádas üledékmintáinak (Rs) baktériumközössége esetében phylum szinten jelentősebb volt a novemberi és júliusi időpont közötti különbség, mint a nyílt víz és a belső tó esetében (23.A ábra és 25. ábra). A novemberi nádas üledékmintájának (Rs-Nov) baktériumközössége a többi mintától is különbözött, mivel e minta esetében magasabb volt a Patescibacteria phylum, és alacsonyabb a Proteobacteria phylum relatív gyakorisága.

A *Thiobacillus* nemzetség tagjai (Proteobacteria phylum, Gammaproteobacteria osztály) szulfidot vagy elemi ként oxidálnak, továbbá a fakultatív anaerob képviselői képesek nitrátot vagy vasat is elektron-akceptorként használni (Orlygsson és Kristjansson, 2014). *Thiobacillus* nemzetség domináns megjelenéséből arra következtethetünk, hogy tagjai valószínűleg szerepet játszanak a Fertő kén körforgalmában.

Az SVA0485 taxon (Proteobacteria phylum, Deltaproteobacteria osztály) a Kis-Herlakni belső tó üledékében volt abundáns (24. ábra). Ezen taxont többen is kimutatták különböző üledékmintákból; köztük az utolsó jégkorszak alatt, kb. 25.000 éve képződött argentin tó üledékéből (Vuillemin és mtsai, 2016), szulfidban gazdag fekete iszapú tengeri mintákból

(Tanner és mtsai, 2000) és a Szent Anna-tó üledékéből (Felföldi és mtsai, 2016). Bar-Or és mtsai (2015) feltételezése szerint a csoport a vas(III) és a szulfát redukciójában vesz részt.

Az *Anaerolineaceae* család (Chloroflexi phylum) egy ismeretlen nemzetsége kimutatható volt mindegyik mintavételi hely üledékéből. A család tagjai szigorúan anaerob, pigmentet nem képző, fotoszintézisre nem képes (Yamada és mtsai, 2006) organotróf szervezetek. Általában édesvízi üledékből (Wise és mtsai, 1997), eleveniszapból (Bradford és mtsai, 1996) és óceáni vízmintából (Giovannoni és mtsai, 1996) mutatták ki őket, valószínűleg a Fertő üledékben lévő szerves anyagokat használják fel anyagcseréjük során.

A Dehalococcoidia osztály képviselői (Chloroflexi phylum) tengeri és édesvízi környezetekben egyaránt megtalálhatóak (Swan és mtsai, 2011; Martinez-Garcia és mtsai, 2012). Az SCGC-AB-539-J10 Dehalococcoidia baktériumnak a teljes genom elemzése alapján valószínűleg változatos zsírsavak és/vagy szerkezetileg hasonló szubsztrátok oxidálásában lehet szerepe. Ezért anaerob környezetekben az elsődleges fermentáló szervezetek által lebontott nagy molekulású összetett szerves polimerekből képződő monomereket (pl. zsírsavakat) hasznosíthatják. Aromás vegyületek oxidálásához szükséges géneket is megtalálták genomjában (Wasmund és mtsai, 2014). Ezek alapján feltételezhetjük, hogy a SCGC-AB-539-J10 Dehalococcoidia baktérium a Fertő üledékében részt vehet a szerves anyagok lebontásában. Az *Aminicenantales* nemzetség (Acidobacteria phylum) képviselőit legnagyobb mennyiségben alacsony oxigén-koncentrációjú, nem sós vagy alacsony sótartalmú környezetekből, illetve szénhidrogéneket tartalmazó helyekről mutatták ki (Farag és mtsai, 2014). Képviselőik előfordulhatnak még tengeri környezetekben (hidrotermális kúrtók, korallok felszíne; Farag és mtsai, 2014) és egyéb vizes élőhelyeken is (pl. anoxikus szulfid- és kén-tartalmú forrásban, Youssef és mtsai, 2012; Szent Anna-tó üledékében, Felföldi és mtsai, 2016).

- *Eredményeink összevetése más makrofíton borítottságú tavak üledékének baktériumközösségeivel*

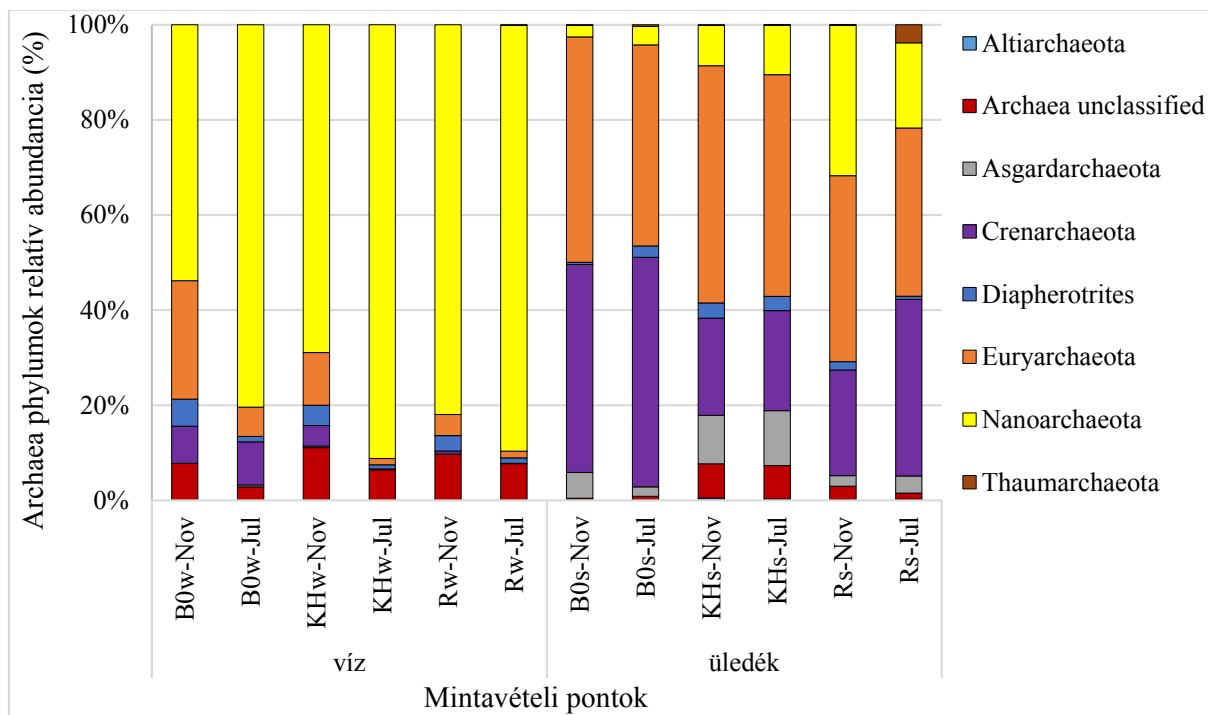
Zhao és mtsai (2013) a Lake Taihu makrofítonnal borított (*Potamogeton crispus*, *Ceratophyllum demersum*), illetve nyílt vízi területének üledékét vizsgálták. A növényekkel borított rész rizoszférájában az Acidobacteria, Betaproteobacteria és Deltaproteobacteria taxonok képviselői jelentek meg számottevően. A Fertőben a Deltaproteobacteria osztály a Kis-Herlakni belső tó üledékében szintén abundánsabb volt, mint a nyílt víz üledékében. Viszont Zhao és mtsai (2013) megfigyelésével ellentétesen a B0 üledékében az Acidobacteria phylum magasabb arányban volt jelen, mint a Fertő nádassal borított területein.

Pang és mtsai (2016), akik a Lake Hongze nyílt vizének és a *Myriophyllum verticillatum*-al borított területének üledékét vizsgálták, szintén az Acidobacteria phylum nyílt vízi dominanciáját tapasztalták. Az Acidobacteria phylum változatos fiziológiai tulajdonságokkal rendelkező baktériumokat foglal magába, amelyeket főként talajmintákból és vizes környezetekből mutattak ki (Zhao és mtsai, 2013). Míg a Fertőből az phylumon belül az *Aminicenantales* nemzetség képviselőjét, addig Pang és mtsai (2016) az tenyésztett képviselőket nem tartalmazó ODP1230B23.02 csoportot detektálták legnagyobb arányban. Ez utóbbi csoportot csak kis százalékban (<0,1%) mutattuk ki a Fertő üledékmintáiból. A Bacteroidetes phylum viszont a Lake Hongze és a Lake Taihu nyílt vízi területének üledékmintáira volt jellemző, ellentétben a Fertővel, ahol ez a phylum inkább a nádassal borított területeken volt abundáns. Ezen eltérések azzal magyarázhatóak, hogy az egyes növények különbözhetnek az általuk kibocsátott kémiai anyagokban, tápanyagtartalmukban és C/N, C/P arányukban (Enríquez és mtsai, 2013). Ugyanakkor tény, hogy a nyílt vízi területek üledékei a növényekkel borított területek üledékeitől minden esetben jelentős eltérést mutattak.

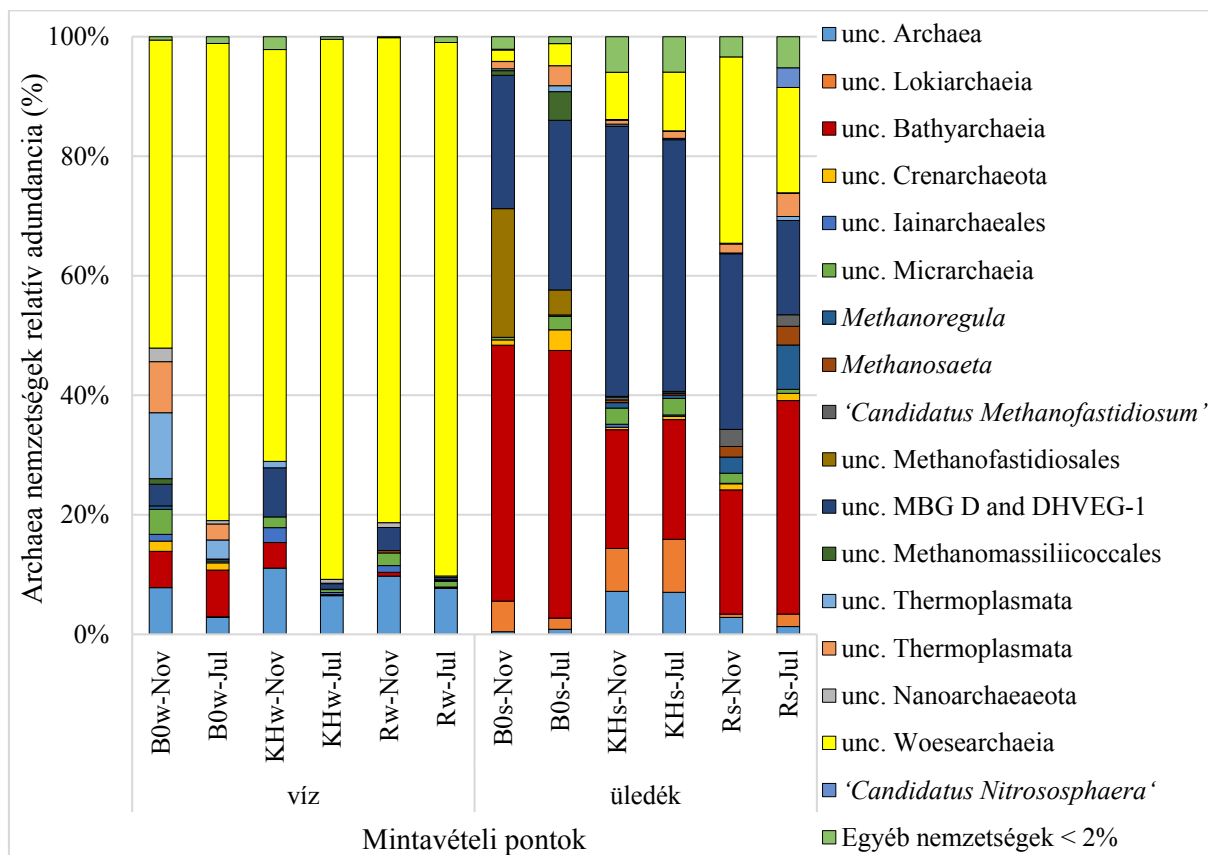
VI.2.4. A Fertő vizéből és üledékéből kimutatható Archaea közösségek összetétele a nádassal borítottság függvényében

A Fertő vizéből kimutatható Archaea közösségek összetétele a nádassal borítottság függvényében
Mindegyik vízmintában a Nanoarchaeota (53-91%) phylum bizonyult dominánsnak. Az Euryarchaeota (11-25%), Crenarchaeota (0,2-8%), Diapherotrites (1-6%) és egy ismeretlen Archaea phylum képviselőit szintén detektáltuk (28. ábra).

A Woesearchaeia osztályba tartozó ismeretlen nemzetség mindhárom mintavételi ponton domináns volt. A Thermoplasmata, Crenarchaeota és Bathyarchaeia taxonokba tartozó ismeretlen nemzetségek nagyobb arányban jelentek meg a B0 pont vízmintáiban, mint a nádassal borított területeken (29. ábra). Lehetséges, hogy ezen taxonok elterjedését gátolta a bomló növényi szerves anyagok magas koncentrációja. Swan és mtsai (2010) feltételezése szerint a szénforrások magas koncentrációja kedvezőtlenül hathat az Archaea szervezetek megjelenésére.

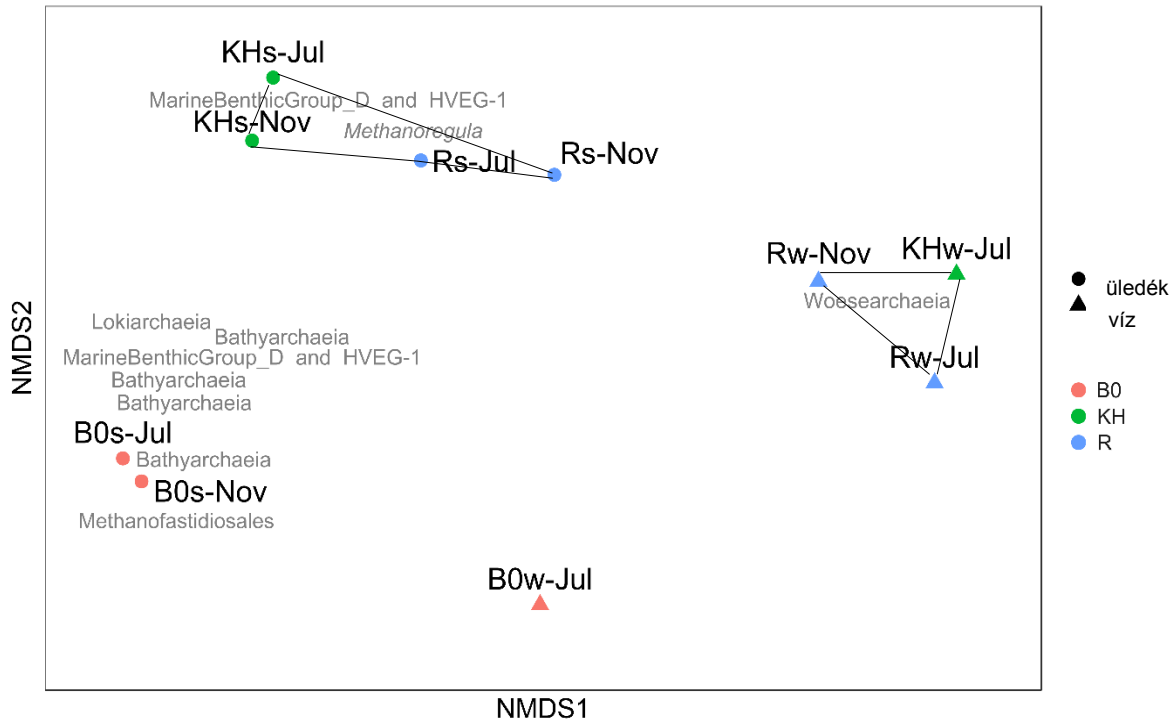


28. ábra. Fertő vizét és üledékét alkotó Archaea phylumok megoszlása az amplicon szekvenálás eredményei alapján a B0, KH és R mintavételi pontokon.



29. ábra. Fertő vizét és üledékét alkotó Archaea nemzetségek megoszlása az amplicon szekvenálás eredményei alapján a B0, KH és R mintavételi pontokon. Unc: unclassified.

Az NMDS ordináció alapján a Kis-Herlakni belső tó és a nádas mintavételi pontok planktonikus Archaea közösségének összetétele jelentősen különbözött a nyílt víztől (30. ábra). A SIMPER teszt alapján a minták elkülönülését a Woeseearchaeia osztályba tartozó ismeretlen nemzetség jelenléte okozta.



30. ábra. Az amplitikon szekvenálás során a Fertő B0, KH és R mintavételi pontjain megfigyelhető Archaea közösség OTU összetételének ábrázolása NMDS ordináció mentén. A B0w-Nov és KHw-Nov minták alacsonyabb szekvencia számmal rendelkeztek, ezért ezen minták nem szerepeltek az értékelés során. A SIMPER analízis alapján szürkével jelöltük az egyes minták közti közösségszerkezeti eltérésekért minimum 30%-ban felelős OTU-kat. A Kis-Herlakni belső tavi és a nádas mintavételi pontok elkülönültek a nyílt víztől.

Woeseearchaeia osztály (Nanoarchaeota phylum) tagjai anaerob, fermentáló szervezetek. Elképzelhető, hogy szintróf életmódot folytatnak, de anyagcseréjük ismeretlen. Valószínűleg a vas és metán ciklusban vesznek részt (Gayner, 2018). A süllyedő szerves növényi anyagok mikrobiális légzés során történő lebontása anoxikus körülményeket képes okozni a nádas borítottságú területeken (Ulloa és mtsai, 2012), amely kedvez az anaerob anyagcserét folytató mikroorganizmusok (pl. Woeseearchaeia osztály képviselői) megjelenésének.

A nyílt vízben nagyobb arányban jelentek meg a Thermoplasmata (Euryarchaeota phylum) osztály képviselői. A Bg1 taxon teljes genom szekvenálása során hosszú szénláncú zsírsavak lebontásához szükséges géneket találtak bennük (Lin és mtsai, 2015) és lehetséges, hogy főbb szerepet töltenek be a szén-körforgalomban. Lin és mtsai (2015) úgy gondolták, hogy ezen szervezetek számára a szerves elektron akceptorok, mint a fumarát és a szerves szulfonátok

(humanyagok gyakori alkotói) fontosak lehetnek az anaerob légzés és a szén mineralizációja során. Az Euryarchaeota phylum képviselőit más sós környezetből Kalwasínska és mtsai (2019) és Barberan és mtsai (2011) is kimutatták.

A Micrarchaeia taxonról (Diapherotrites phylum) jelenleg hiányosak az ismereteink. Először folyóparti talajvízből írták le jelenlétüket (Gayner, 2018). Rinke és mtsai (2013) szerint a Diapherotrites phylum képviselői kis sejt- és genom mérettel rendelkeznek. Valószínűleg szabadon élő mikroorganizmusok (Youssef és mtsai, 2015; Castelle és mtsai, 2015).

A Fertőhöz hasonlóan vízi növényekkel borított területekkel rendelkező Lake Taihu nyílt vízi régiójának planktonikus Archaea közösségét főként Euryarchaeota és Crenarchaeota phylumok alkották (Li és mtsai, 2015). A B0 pont vízmintájában az Euryarchaeota phylum szintén nagy arányban volt jelen, viszont a Crenarchaeota phylumot onnan csak alacsony arányban mutattuk ki (7-9%). Az Euryarchaeota phylumot főként a *Methanosaeta* nemzetség és a *Methanomassiliicoccaceae* család egy ismeretlen nemzetsége képviselte a Lake Taihu nyílt vízi területén. A Fertő vizében ez a két taxon viszont csak alacsony arányban (0.1 – 1%) volt jelen. Chouari és mtsai (2015) szerint szinergista kapcsolat van a metanogén euryarchaeota szervezetek és a metánt szénforrásként hasznosító Crenarchaeota phylumok képviselői között. A Lake Taihu vizéből még a Parvarchaeota phylumot is viszonylag nagy arányban mutatták ki, amely phylumot a Fertő vizében mi nem detektáltuk.

A Balaton planktonikus Archaea közösségét – a Fertőhöz hasonlóan - szintén nagy arányban (>65%) alkotta a Woearchaeia taxon (Tóth és mtsai, 2020). A máriafürdői mintavételi ponton ezen kívül a Bathyarchaeia taxon volt abundáns, amely taxon a Fertő esetében főként a B0 ponton volt kimutatható. Ezen kívül a Balaton vizében alacsony arányban megjelentek az Altiarchaeota, Asgardaeota, Diapherotrites, Euryarchaeota és Traumarchaeota phylumok képviselői, amelyek közül a Fertő vizében csak a Diapherotrites és Euryarchaeota phylumok voltak kimutathatóak (28. ábra).

A Fertő üledékéből kimutatható Archaea közösségek összetétele a nádas borítottság függvényében

Az ACE és Chao-1 fajszámbecslő, továbbá a Shannon-Weaver és inverz Simpson (1/D) indexek értékei szignifikánsan alacsonyabbak voltak ($p < 0,05$) az Archaea közösség esetében a Fertő üledékmintáiban, mint a vízmintáiban (20-21. ábra). Az üledékmintákat alkotó Archaea közösség összetétele is jelentősen különbözött a vízmintákétól. Míg a Fertő vizében a Nanoarchaeota phylum bizonyult dominánsnak, addig az üledékmintákban az Euryarchaeota

(35-50%) és a Crenarchaeota (21-48%) phylumok szerepeltek nagyobb relatív abundanciával (28. ábra). A Crenarchaeota phylum tagjai a nyílt víz üledékében jelentek meg a legnagyobb arányban (44-48%). A Nanoarchaeota, Asgardarchaeota, Thaumarchaeota, Diapherotrites és Altiarchaeota phylumok képviselői szintén kimutathatóak voltak az üledékmintákból, amelyek közül az Asgardarchaeota, Thaumarchaeota és Altiarchaeota phylumokat nagyon alacsony százalékos arányban, vagy egyáltalán nem mutattuk ki a vízmintákból.

Ha az eredmények részletesebb felbontását nézzük, akkor a 'Marine Benthic Group D and DHVEG-1', a Bathyarchaeia osztályba, a Woearchaeia osztályba, a 'Candidatus Methanofastidiosales' rendbe és a Lokiarchaeia osztályba tartozó ismeretlen nemzetségek voltak a főbb közösségalkotó taxonok (29. ábra).

A nyílt víz üledékében a 'Candidatus Methanofastidiosales' rendbe (Euryarchaeota phylum) tartozó ismeretlen nemzetség képviselői jelentek meg magasabb arányban a Kis-Herlakni és a nádas mintavételi területekhez képest, míg az utóbbiakban a Woearchaeia osztályba tartozó ismeretlen nemzetséget (Nanoarchaeota phylum) mutattuk ki nagyobb arányban (29. ábra).

Az ANOSIM teszt alapján az egyes vízminták és az ugyanarról a területről származó üledékminták Archaea közösségei szignifikánsan különböztek egymástól ($p < 0,01$; $R = 0,83$). Az NMDS ordináción az egyes mintavételi helyekről származó üledékminták elváltak egymástól (30. ábra). A SIMPER teszt alapján a Bathyarchaeia osztályba tartozó ismeretlen nemzetségek a B0 pont üledékében, míg a 'Marine Benthic Group D and DHVEG-1' és *Methanoregula* taxonok a KH és R mintavételi területeken fordultak inkább elő (30. ábra).

A Bathyarchaeia (Crenarchaeota phylum) képviselői feammox szervezetek (anaerob ammónium-oxidáció a Fe(III) redukálása mellett) (Rios-Del Toro és mtsai, 2018), és Lyu és mtsai (2018) szerint a metanogenezisben is részt vesznek.

A 'MBG D and DHVEG-1' (Marine Benthic Group D and Deep-sea Hydrothermal Vent Euryarchaeota Group-1) (Euryarchaeota phylum) csoport tagjai genom szekvenálások alapján extracelluláris fehérjebontó enzimekkel rendelkező szervezetek (Lloyd és mtsai, 2013).

A Lokiarchaeia (Asgardarchaeota phylum) képviselői anaerob szervezetek (Salcher és mtsai, 2019), de ökofiziológiai jellemzőik és anyagcseréjük kevésbé ismert. Feltételezik, hogy metanogén-szerű anyagcserét folytatnak (Sousa és mtsai, 2016), mivel ehhez a taxonhoz tartozó szekvenciákat gyakran mutatnak ki anaerob és metántartalmú üledékekben (Lee és mtsai, 2018).

Az üledékminták Archaea közösség összetételét a növényi borítottság függvényében vizsgáló irodalmi adatok más tavak vonatkozásában jelenleg hiányosak, és főként a Lake Taihu-ra korlátozódnak. Fan és Xing (2016) szintén különbséget tapasztaltak a Lake Taihu nyílt vízi, gyakran cianobaktérium vízvirágzásnak kitett és a makrofitonnal borított részről (*Nymphoides peltata* és *Potamogeton malaiianus*) származó üledékminták Archaea közösségei között. A Crenarchaeota phylum tagjait nagyobb arányban mutatták ki a nyílt víz estében, mint a növényvel fedett területnél. A Fertő estében mi is ugyanezt tapasztaltuk. A Woeseearchaeia taxon jelenléte a Lake Taihu makrofitonnal borított részére volt jellemző, amely a Fertő nádassal fedett részén szintén nagyobb arányban jelent meg. Viszont az Euryarchaeota phylum a Lake Taihu makrofitonnal fedett részének üledékében volt abundánsabb, míg a Fertő esetében ez a phylum mindegyik mintavételi ponton jellegzetes volt. A Lake Taihu makrofitonnal borított területének üledékben jelentősen magasabb is volt a TOC és TN koncentráció, mint a nyílt vízi rész üledékében. A cianobaktériumok által uralt nyílt vízi üledékminták Archaea közösségei viszont a TP (total phosphorus - összes foszfor) koncentrációval korreláltak. Ez nem meglepő a vízvirágzás után felszabaduló magasabb foszfor mennyisége miatt.

A Kolon-tavon végzett előzetes eredmények alapján a nyílt vízi és a rencés (*Utricularia vulgaris*) területek üledékének Archaea közösségét a Bathyarchaeia és a Woeseearchaeia taxonok képviselői, míg a tündérrózsás (*Nymphaea alba*) terület üledékében a Bathyarchaeia mellett a 'Marine Benthic Group D and DHVEG-1' csoport képviselői jelentek meg nagyobb arányban. A makrofiton borítottság főként a tündérrózsás területen volt jelentős hatással az Archaea közösség összetételére (Korponai, szóbeli közlés). A Fertő üledékmintái esetében a Bathyarchaeia és 'Marine Benthic Group D and DHVEG-1' csoportok képviselőit szintén nagy arányban mutattuk ki, míg a Woeseearchaeia taxon jelenléte inkább a nádas üledékére volt jellemző.

Tehát megállapítható, hogy a planktonikus és az üledéket alkotó Archaea közösség összetételére hatással van a makrofiton jelenléte, mivel az egyes taxonok relatív gyakorisága, illetve a fajszámbecslő és diverzitás indexek értékei eltértek a nyílt vízi és a nádassal borított területeken.

VI.2.5. A késő őszi és a nyári időszak mikrobaközösségeinek összevetése a Fertő esetében

Az őszi és a nyári minták Bacteria közösségei között szignifikáns különbség csak nemzetség szinten volt megfigyelhető. A *Cyanobium gracile*, *Aquirufa*, *Polynucleobacter*, *Fluviicola* és az NS11-12 marine group nagyobb arányban volt jelen a novemberi, mint a júliusi vízmintavétel során, ellentétben a *Hydrogenophaga*, *Flavobacterium* és 'Candidatus Aquiluna' taxonokkal, amelyek relatív gyakorisága nyárra megnőtt.

A Fertő nyílt vizében található SAR11, acTH1 és acIV kládok tagjainak relatív abundanciája hasonló volt a novemberi és júliusi hónapban, tehát ezek a taxonok valószínűleg mindig jelen vannak ezen hónapokban. Li és mtsai (2016) kutatásuk során viszont azt tapasztalták, hogy a Lake Taihu -ben az acIV főleg ősszel volt jelen.

Az üledékminták esetében a *Thiobacillus* nemzetség tagjait júliusban nagyobb arányban mutattuk ki, mint novemberben (24. ábra).

Az Archaea közösség esetében az Euryarchaeota phylum képviselőit novemberben nagyobb arányban mutattuk ki a vízmintákból, mint júliusban. Ezzel ellentétesen a Nanoarchaeota phylum aránya nyárra megnövekedett (28. ábra). Ha az eredmények részletes felbontását nézzük, akkor a vízmintákban novemberben két ismeretlen nemzetség a Thermoplasmata osztályból, a 'Marine Benthic Group D and DHVEG-1' csoport képviselői, egy ismeretlen Archaea phylumba tartozó nemzetség, a Micrarchaeia osztályba tartozó ismeretlen nemzetség képviselői és az Iainarchaeales rend képviselői nagyobb számban jelentek meg, mint júliusban. Csak a Woearchaeia osztályba tartozó nemzetség volt abundánsabb a nyári mintavétel során, mint ősszel (29. ábra).

Az üledékminták esetében a Nanoarchaeota phylum csak novemberben a nádas területén jelent meg jelentősebb számban (32%), amely phylumot főként a Woearchaeia osztály alkotta. A 'Candidatus Methanofastidiosales' rendbe tartozó ismeretlen nemzetség tagjai pedig nagyobb arányban voltak jelen novemberben, mint júliusban (28. ábra).

Összességében elmondható, hogy a Bacteria és Archaea közösségek összetétele novemberben és júliusban különbözött egymástól. Míg a Bacteria közösségek esetében jelentős különbség csak nemzetség szinten volt megfigyelhető, az Archaea közösségre az évszakos változás nagyobb hatással volt: az egyes phylumok relatív abundanciája is eltérést mutatott a novemberi és a júliusi mintavétel során. Ez arra utal, hogy a Bacteria és Archaea domének közösségi összetételét más környezeti tényezők befolyásolják, ezáltal egy környezeten belül különböző ökológiai niche-eket tudnak elfoglalni (Berdjeb és mtsai, 2013). Schiaffino és mtsai (2016) patagóniai édesvízi tavak szezonális vizsgálatok során szintén azt tapasztalták, hogy az egyes

Bacteria phylumok hasonló relatív abundanciában jelentek meg a víztestben, míg az Archaea phylumok relatív abundanciája különbözött a négy évszak során. A redundancia analízis alapján az Archaea phylumok relatív abundanciáját leginkább a víz DOC koncentrációja és pH értéke befolyásolta (Schiaffino és mtsai, 2016). Mivel csak két mintavételi időpont állt rendelkezésünkre, ezért a mintavételek közötti időbeli heterogenitás pontosabb feltárásához további vizsgálatok szükségesek.

VI.2.6. A Fertő planktonikus mikrobaközösségei által hasznosított szubsztrátok

VI.2.6.1. A Fertő planktonikus mikrobaközösségeinek szénforráshasznosítása

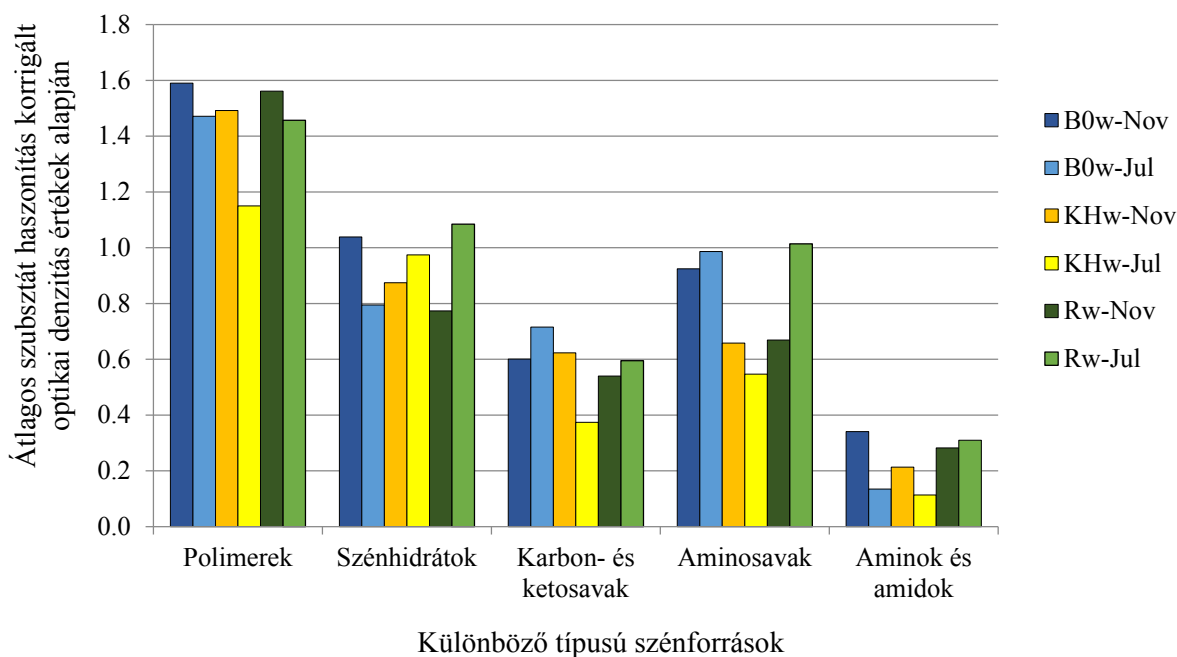
Gryta és mtsai (2014) az EcoPlate-ben található szénforrásokat öt csoportba osztották: polimerek, szénhidrátok, karboxil- és ketosavak, aminosavak, aminok és amidok. E csoportosítás alapján a novemberi és a júliusi mintavétel során mindegyik mintavételi helyszín planktonikus mikrobaközössége leginkább a polimereket (ezen belül is a poliolt mokekulákat: Tween 40-t, Tween 80) hasznosította (31. ábra). Ezért feltételezhetjük, hogy a Fertő mikrobaközössége aktív polimerbontó képességgel bír. A különböző Tween származékokat a mikrobák lipáz aktivitásának vizsgálatához is szokták alkalmazni. Az amplikon szekvenálás eredményei alapján ilyen szervezetként a SCGC-AB-539-J10 Dehalococcoidia baktériumot és a Thermoplasmata osztály képviselőit azonosítottuk, amelyek különböző zsírsavak és/vagy szerkezetileg hasonló szubsztrátok oxidálására képesek (Wasmund és mtsai, 2014; Lin és mtsai, 2015). A poliolo magas sókoncentráció esetén enzimstabilizáló hatással rendelkeznek (Banciu és Sorokin, 2013). A szerves anyagok mikrobiális bomlásával szabadulhatnak fel, majd szénforrásként hasznosulhatnak.

A szénhidrátok közül a D-cellobiózt, D-mannitolt és N-acetil-D-glükózamint (NAG) hasznosították a mikrobák nagyobb mértékben. A D-cellobióz hasznosítása csak a júliusi nádas területéről vett vízmintában volt kiemelkedően magas. Ez valószínűleg az ott nagyobb koncentrációban található növényi eredetű anyagok jelenlétének köszönhető, amit az ezen a területen mért magasabb CDOM érték is megerősít (2. táblázat). Az amplikon szekvenálás során a celluláz aktivitással rendelkező taxonokat (pl. *Ruminococcaceae*, *Fibrobacteraceae* és *Prevotellaceae*) is nagyobb arányban azonosítottuk a nádas vizéből. A D-cellobiózt és a NAG-t fontos forrásként írták le a bakteriális növekedés elősegítéséhez (Riemann és Azam, 2002; Sala és Güde, 2004). A NAG fő komponense a baktériumok, gombák és a zooplankton szerkezeti polimerjeinek (Sala és mtsai, 2006). Megtalálható a baktériumok sejtfalát alkotó mureinben, továbbá a kitinben, ami a zooplanktont alkotó szervezetek exoszkeletonjában (Sala és mtsai,

2005), illetve néhány algasejtben fedezhető fel (Rahman és Halfar, 2014). A NAG alga eredetű lektinekben is fellelhető (Singh és mtsai, 2015). A D-mannitol pedig növényi forrásból származhat (Cristea és mtsai, 2014), amelyet a Fertőben élő mikrobák szintén hasznosítani tudnak.

Magas sókoncentrációval jellemezhető környezetek esetében a mikroorganizmusok az aminosavszármazékokat hasznosíthatják saját ozmolaritásuk fenntartásához (Banciu és Sorokin, 2013).

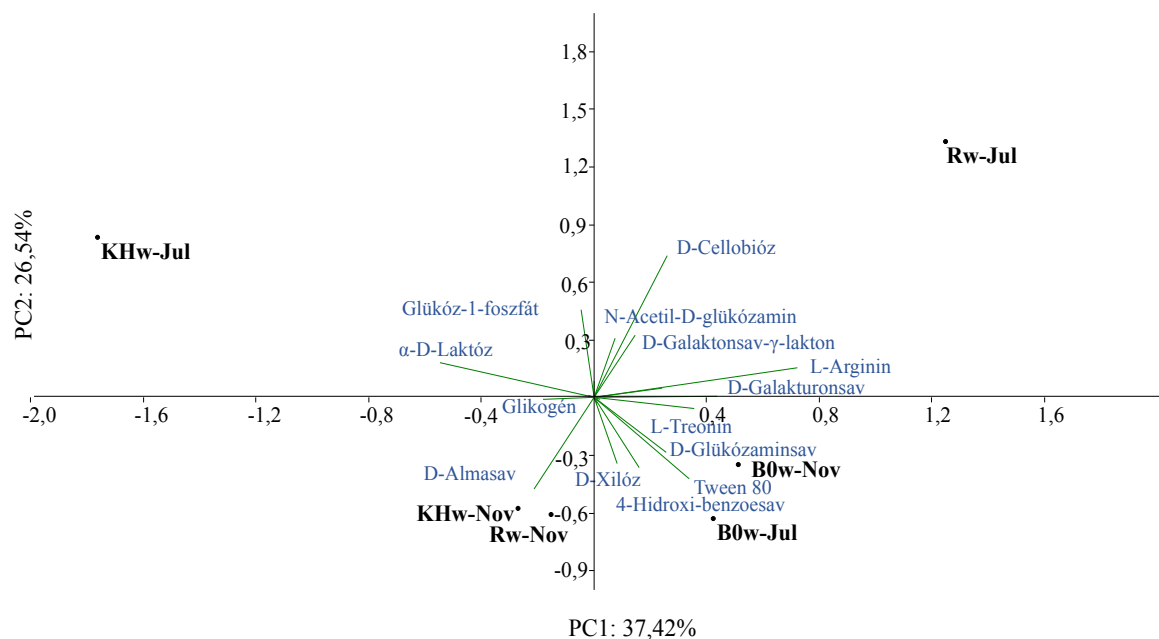
A legkevésbé hasznosított szubsztrátok az aminok és amidok voltak. A 2-hidroxi-benzoésav, γ -hidroxi-vajsav és feniletill-amin hasznosításának képessége szintén alacsony volt vagy hiányzott. Számos tanulmány szól arról, hogy más baktériumközösségek sem képesek hasznosítani a 2-hidroxi-benzoésavat (más néven szalicilsavat), mint például mérsékeltén sós heliotermikus tó (Cristea és mtsai, 2014), sós tó (Crognale és mtsai, 2013), hiperszalin tó (Phillips és mtsai, 2012), mezotróf és oligotróf édesvízi tavak (Dickerson és Williams, 2014) mikrobaközösségei.



31. ábra. A Fertő B0, KH és R vízmintavételi pontjain található mikrobák által különböző mértékben hasznosított szénforrástípusok az 590 nm hullámhosszon mért korrigált, átlagos optikai denzitás értékek alapján, amelyet Biolog EcoPlate alkalmazásával mértünk az inkubálás 5. napján (n=3).

A növényi eredetű szubsztrátok [L- aszparagin, L-arginin, L-szerin, D-almasav, 4-hidroxi benzoésav (amely algákban is megtalálható); Campbell és mtsai, 1997] hasznosítása szintén magas volt a három mintavételi ponton.

A főkomponens analízis eredményei alapján a B0 vízminta mikrobaközössége elkülönült a nád borította területek mikrobaközösségeitől a Tween 80, 4-hidroxibenzoészav, D-xilóz és D-glükózaminsav hasznosítása alapján (32. ábra). A D-almasavat főként a novemberi KH és R vízminták prokarióta közössége, míg az α -D-laktózt leginkább júliusban a Kis-Herlakni belső tó mikrobaközössége hasznosította. Az R vízminta mikrobaközösségei júliusban leginkább a cellobiózt, N-acetil-D-glükózamint és a D-galaktonsav- γ -laktont bontották. A főkomponens analízis alapján nyáron nagyobb különbségek voltak az egyes élőhelyek szénforráshasznosítási profiljában, mint télen.



32. ábra. A Fertő B0, KH és R vízmintavételi pontjain előforduló mikrobaközösségek Biolog EcoPlate-en vizsgált szénforráshasznosításának ábrázolása PCA (főkomponens analízis) ordináció mentén.

Borsodi és mtsai (2004) hasonló eredményeket kaptak a Fertő üledékéből tenyésztésbe vont baktériumközösség szubsztráthasznosítási képességének vizsgálata során, amit GP (Gram-pozitívan festődő) és GN (Gram-negatívan festődő) Biolog plate alkalmazásával határoztak meg. A leginkább hasznosított szubsztrátok a polimerek és a karbonsavak voltak, a legkevésbé hasznosítottak pedig az aminosavak és amidok. A Fertőhöz hasonlóan szikes vizű Velencei-tó vizéből, nád perifiton közösségéből és üledékmintájából tenyésztésbe vont törzsek a polimereket és a szénhidrátokat preferálták a legnagyobb mértékben a Biolog GN2 plate szubsztrátjai közül. A legkevésbé hasznosított szubsztrátok a víz- és üledékminták esetében az aminosavak és amidok (Borsodi és mtsai, 2003), a perifiton alkotó közösség esetében pedig az aminosavak mellett a karbonsavak voltak (Ács és mtsai, 2003; Borsodi és mtsai, 2007).

A legmagasabb AWCD (average well color development, átlagos színfejlődés) értéket a novemberi B0 pont és a júliusi nádas minták esetében tapasztaltuk (4. táblázat), ami azt mutatja, hogy nyílt víz és a nádas mikrobaközössége bír a legerősebb szénforráshasznosítási aktivitással. A szénforráshasznosítás mértéke függött az adott évszaktól is (pl. a polimereket novemberben nagyobb mértékben bontották a Fertő vizében található mikrobák). Ennek háttérében valószínűleg az egyes tápanyagok évszakos hozzáférhetősége áll. A júliusi Rw minták esetében tapasztalt magas szénforráshasznosítási aktivitást a nyáron nagyobb mennyiségben jelen lévő elhalt növényi szerves anyag okozhatta, míg a nyíltabb vízterekben az elpusztult nádból származó szerves anyagok csak a vegetációs periódus után válhatnak elérhetővé (pl. a novemberi B0 pont esetében). A legalacsonyabb diverzitást a júliusi Kis-Herlakni belső tó esetében tapasztaltuk (4. táblázat).

4. táblázat. A Fertőből származó vízminták szénforráshasznosítási profilja alapján számolt AWCD (average well colour development, átlagos színfejlődés) értékei, Shannon-diverzitása és Inverz Simpson (1/D) indexei az ötödik inkubációs nap értékei alapján.

	B0w-Nov	B0w-Jul	KHw-Nov	KHw-Jul	Rw-Nov	Rw-Jul
AWCD	0,92	0,85	0,80	0,68	0,76	0,93
Shannon-diverzitás (<i>H</i>)	3,16	3,19	3,13	3,00	3,17	3,14
Inverz Simpson (1/D)	0,048	0,046	0,050	0,059	0,048	0,049

V.2.6.2. A Fertő vizéből izolált baktériumtörzsek cellulóz és nádkivonat hasznosítása

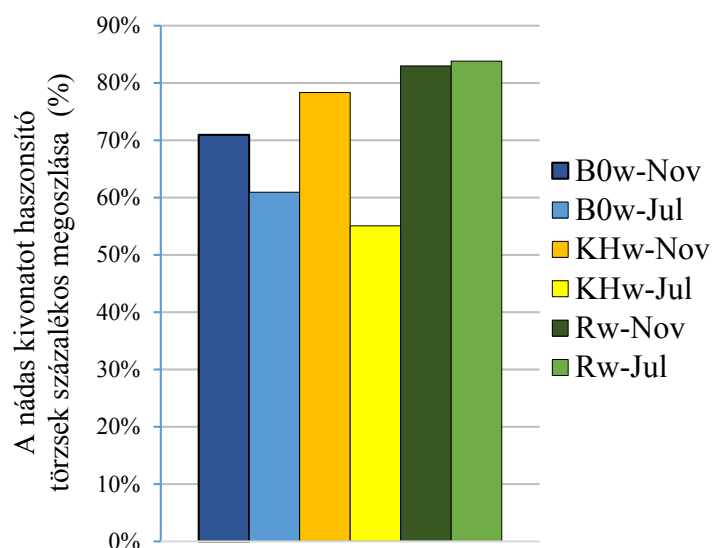
A Kis-Herlakni belső tó és a nádas mintavételi helyszíneken mért magas CDOM koncentráció miatt megvizsgáltuk, hogy az izolált törzsek milyen mértékben képesek hasznosítani a cellulózt és a nádkivonatot. Összesen 202 db ARDRA csoportreprezentáns törzs cellulóz és nádkivonat bontását teszteltünk.

- *A cellulóz hasznosítása az izolált baktériumtörzsek körében*

A vizsgált törzsek közül csak három törzs volt képes bontani a cellulózt egyedüli szénforrásként. Ezen törzsek a Kis-Herlakni belső tó és a B0 pont vizéből izolált *Cellulomonas oligotrophica* (J-MG-K-5, MG-B-3) és a Kis-Herlakni belső tó vizéből izolált *Cellvibrio mixtus* (MA-K-5) fajok rokonai voltak, amelyek cellulóz degradációs képességét mások is megfigyelték már (Hatayama és mtsai, 2013; Blackall és mtsai, 1985). Tiszta tenyészetekben kevésbé hatékony a cellulózbontás (Kato és mtsai, 2004) a cellulózbontó baktériumok konzorciumához képest, ahol biztosítottak az ehhez szükséges enzimek (Okeke és Lu, 2011).

- *A nádkivonat hasznosítása az izolált baktériumtörzsek körében*

Az izolált törzseknek majdnem háromnegyede (72%) növekedett az egyedüli szénforrásként csak nádkivonatot tartalmazó táptalajon (33. ábra), ami alapján feltételezzük, hogy az izolált törzsek szerepet játszanak a nád lebontásában. Továbbá ez megerősíti azt a feltevést, miszerint a CDOM szénforrásként szolgál a heterotróf baktériumok számára. A nádas mintavételi helyszínről novemberben és júliusban izolált törzsek 83%-a, illetve a belső tóból a novemberben izolált baktériumtörzsek 78%-a nőtt a nádkivonat táptalajon. A nyílt vízi mintában a *Massilia aurea* és *Pseudomonas peli* fajok hasznosították leginkább a nádkivonatot. A Kis-Herlakni belső tóból és a nádas mintavételi helyről izolált törzsek közül a *Jeotgalibacillus campisalis*, *Paracoccus marcusii*, *Pseudomonas azotoformans* és *Rhizobium ipomoeae* törzsek növekedtek leginkább a táptalajon. A mindhárom vízmintából izolált *Rhizobium rosettiformans* faj szintén jól tudta hasznosítani a nádkivonatot. A *Rhizobium ipomoeae* és *Paracoccus marcusii* fajok esetében Sheu és mtsai (2016) és Harker és mtsai (1998) is kimutatták, hogy képesek a nád alkotóelemét, a cellobiózt egyedüli szénforrásként hasznosítani.



33. ábra. A Fertő B0, KH és R vízmintavételi pontjairól izolált azon baktériumtörzsek százalékos aránya, amelyek képesek hasznosítani a nádkivonatot egyedüli szénforrásként

A B0 és a Kis-Herlakni belső tó esetében a novemberi mintavétel során izolált baktériumtörzsek magasabb százalékban nőttek a nádkivonat táptalajon, mint a júliusban izolált törzsek (33. ábra), ami azzal magyarázható, hogy novemberben a vegetációs időszak után nagyobb mennyiségű elhalt növényi szerves anyag van jelen a víztestben, és az elpusztult nádból származó szerves anyagok a nyíltabb vízterekben is elérhetővé válnak. A nádas mintavételi pont

esetében a két mintavételi időpontban izolált baktériumtörzsek majdnem azonos mértékben (83 és 84%) növekedtek ezen a táptalajon (33. ábra).

VI.2.7. A Fertő esetében kimutatható anyagkörforgalmi ciklusok

A Fertőből mindegyik mintavételi helyszínén kimutathatóak voltak a szén, nitrogén és kén ciklusban részt vevő mikroorganizmusok (34. ábra), ezáltal feltételezzük, hogy ezen ciklusok a B0, Kis-Herlakni és nádas mintavételi helyszíneken teljesen végbemennek, még ha nincs is minden folyamatra teljes rálátásunk.

A Fertőből metanogén szervezetként kimutathatóak voltak a tenyésztető képviselőket nem tartalmazó 'Candidatus Methanofastidiosales', a Methanomicrobiales rend képviselői, *Methanobacterium*, *Methanomassiliococcus*, *Methanolinea*, *Methanoregula*, *Methanospirillum*, *Methanosaeta* és a metilotróf metánt termelő *Methanomethylicus* taxonok (34. ábra). A képződött metánt hasznosító metilotróf szervezetek (*Methylobacterium*, *Methyloversatilis*, *Methylopumilus*, *Methylomonas*, *Methyloparacoccus*, *Methylocaldum*, *Methyloceanibacter*) is megjelentek a Fertő víz és üledékmintáiban (34. ábra).

A CO₂-fixáló szervezetek képviselőiként a nyílt vízből a *Synechococcus* nemzetséget, a nádassal borított mintavételi helyszínekről pedig a *Prochlorothrix*, *Beggiatoa*, *Chlorobium*, *Chloronema* nemzetségeket azonosítottuk. A keletkezett szerves anyagok lebontásában főként a heterotróf szervezetek játszanak fő szerepet, amely szervezeteket nagy számban mutattunk ki (pl. aerob heterotróf baktériumok: 10³-10⁵ MPN mL⁻¹ és 10⁵-10⁶ MPN g szárazanyag⁻¹; 22. ábra) a Fertőből (pl. *Micrococcus*, *Rheinheimera*, *Bacillus*, *Shewanella* nemzetségek).

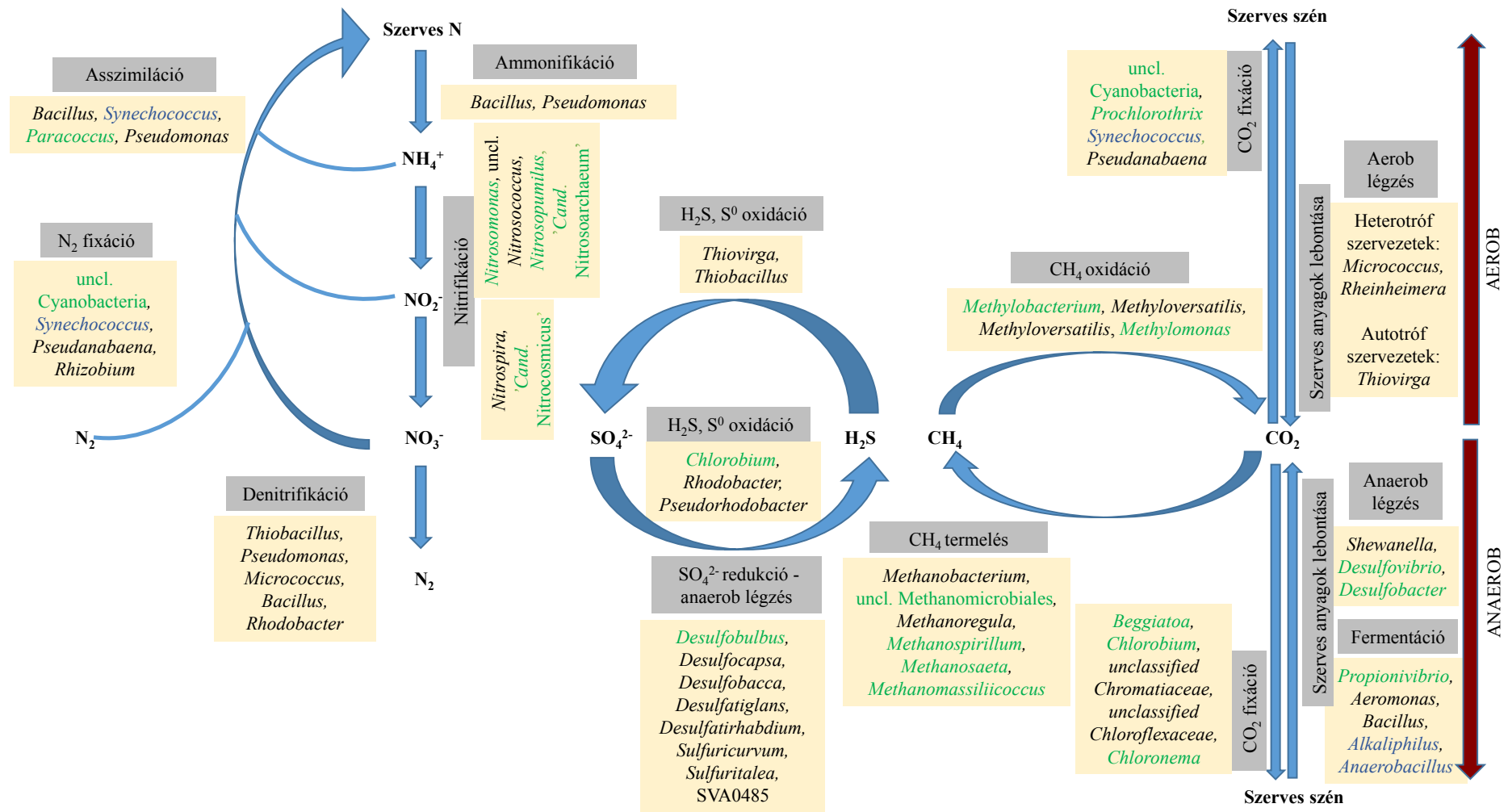
A Fertő vize szulfátionokban gazdag. Novemberben és júliusban koncentrációja 198-361 mg L⁻¹ között mozgott a vízmintákban (2. táblázat). A tó kén- és szerves anyag körforgalmának részeseiként kén- és szulfát-redukáló nemzetségek jelenlétét tapasztaltuk: *Desulfobacca*, *Desulfatiglans*, *Desulfocapsa*, *Desulfomicrobium*, *Desulfobulbus*, *Desulfatirhabdium*, SVA0485 (Deltaproteobacteria), *Sulfurifustis* (Gammaproteobacteria), *Sulfuricurvum*, *Sulfurimonas* (Epsilonbacteraeota) (34. ábra). Ezen szervezetek valószínűleg a hidrolizáló mikroorganizmusok által "előemésztett", majd lesüllyedt kisebb molekulatömegű szerves anyagokat (pl. a fermentatív baktériumok által termelt zsírsavakat) használják szénforrásként, miközben S⁰-t vagy SO₄²⁻-ot redukálva H₂S-t termelnek, amelyet az iszapban található különböző aerob és anaerob kén-oxidáló szervezetek hasznosíthatnak [pl. *Chlorobium*,

Thiovirga, *Thiocapsa* (Gammaproteobacteria; Eimhjellen, 1970), *Beggiatoa* (Jorgensen és Revsbech 1983) és *Thiobacillus* (Gammaproteobacteria)] (34. ábra).

A nitrogén fixációban esetlegesen szerepet játszó baktériumok közül a *Synechococcus* nemzetséget csak a B0 mintavételi pontról mutattuk ki, míg az unclassified Cyanobacteria taxont csak a nádas borítottságú helyszínekről azonosítottuk. Nitrifikáló baktériumokat (*Nitrospira*, unclassified *Nitrosococcus*) és archaeákat (*Nitrosopumilus*, 'Candidatus Nitrosoarchaeum', 'Candidatus Nitrocosmicus) egyaránt kimutattunk. A nitrifikációs folyamatokban résztvevő Archaea szervezetek jelenlétét viszont csak a náddal borított mintavételi helyeken tapasztaltuk (34. ábra). A nitrifikáló baktériumok lassan növekvő, aerob, kemolitotróf szervezetek, a nitrifikációs folyamatok pedig főként szuszpendált vagy leülepedett partikulumokon mennek végbe (Wang és mtsai, 2010). Szikes tavakban és talajokban az ammónia oxidációját a *Nitrosomonas halophila* faj extrém alkalotoleráns szubpopulációja szokta végezni, míg a nitrit oxidációját a mérsékelt alkalotoleráns *Nitrobacter alkalicus* faj (Sorokin és mtsai, 2014; Sorokin és Kuenen, 2005), bár az utóbbi jelenlétét a Fertőben mi nem tapasztaltuk.

Zhao és mtsai (2017) az ammónia-oxidáló mikrobák mennyiségét és összetételét vizsgálták a Lake Taihu egy makrofitontól mentes és két makrofitonnal fedett területének (*Zizania caldusiflora* és *Phragmites communis*) üledékmintáiban. A baktériumok *amoA* génjét nagyobb számban detektálták a makrofitonnal borított minták esetében, mint a nyílt vízi részen. Ammónia-oxidáló Archaea szervezatként mindhárom mintavételi ponton a *Nitrosotalea* nemzetséget mutatták ki legnagyobb arányban, míg az ammónia-oxidáló baktériumok közül a *Nitrosomonas europaea* taxon a *Z. caldusiflora*-val fedett és a nyílt vízi területeken, a *Nitrospira* nemzetség pedig a *P. communis*-al fedett területeken volt a legabundánsabb. A *Nitrosopulimus* taxont viszont a Fertőhöz hasonlóan a Lake Taihu esetében se mutatták ki a nyílt vízi területről.

Előbb említett tó esetében Zhao és mtsai (2013) a szulfát-redukcióban részt vevő *Desulfurellales* rend képviselőit csak a *Potamogeton crispus*-al fedett üledékmintákban mutatták ki. A mikrobák szulfát-redukciós aktivitását serkentik a magas koncentrációban jelenlévő, könnyen lebontható gyökér exudátumok, illetve ha a rizoszférában jelen lévő oxigén hatására a redukált kénvegyületek újra oxidálódnak (Zhao és mtsai, 2013).



34. ábra. A Fertő vizéből és üledékéből ampliton szekvenálással és tenyésztéssel kimutatott taxonok, amelyek feltételezhetően részt vesznek a szén, nitrogén és kén körforgalmában. Kék szín: csak a B0 mintavételi helyszínen volt jelen az adott taxon. Zöld szín: csak a nádassal borított mintavételi helyeken (KH, R) voltak jelen az adott taxonok. Fekete szín: mindhárom mintavételi helyen (B0, KH, R) kimutatható volt az adott taxon.

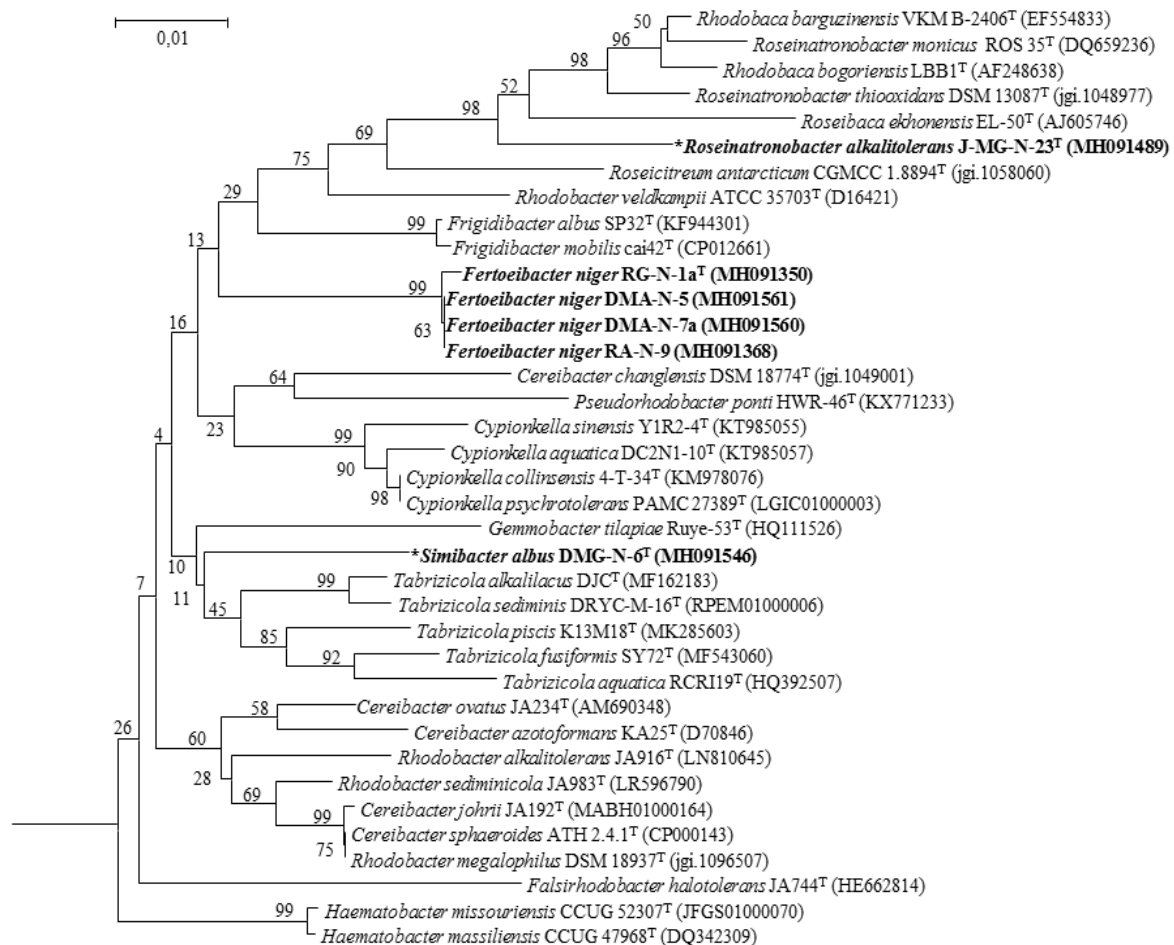
A Lake Taihu üledékmintáiban a metanogén szervezetek összetétele szintén különbözött a tó cianobaktérium vízvirágzásnak gyakran kitett és a makrofitonnal borított (*Nymphoides peltata* és *Potamogeton malaianus*) területeinek esetében: a nyílt vízi részeken a *Methanothermus* és *Methanocaldococcus*, a makrofitonnal borított területeken pedig a *Methanomassiliicoccus* nemzetség jelent meg szignifikánsan magasabb arányban (Fan és Xing, 2016).

Mivel a Fertő esetében az anyagkörforgalmi ciklusokban feltehetőleg szerepet játszó bizonyos taxonok esetében szintén különbségeket tapasztaltunk az egyes mintavételi helyek között (pl. csak a nyílt vízből vagy csak a nádassal borított mintavételi pontokról mutattuk ki őket; 34. ábra), ezért feltételezéseink szerint a makrofiton (jelen esetben nádas) jelenléte vagy annak hiánya befolyással lehet arra, hogy mely taxonok vesznek részt az egyes anyagkörforgalmi ciklusokban.

Mindazonáltal szeretnénk megjegyezni, hogy a vizsgált mintavételi pontok közötti térbeli heterogenitás feltárásához, a folyamatok pontosabb megismeréséhez további vizsgálatok szükségesek. Megjegyzendő továbbá, hogy a szél felkeverheti a nyílt vízi területet, de hatása csökken a belső tavakban és a nádas övezetében, továbbá az üledékminták összetétele is különböző lehet.

VI.3. A Fertő vizéből származó, tudomány számára új baktériumtaxonok polifázikus vizsgálatának eredményei

A Fertő vizéből izolált törzsek közül 40 törzs (B0 víz: 13, KH víz: 10 és R víz: 17 törzs) 16S rRNS génjének szekvenciája 98% alatti hasonlósági fokot mutatott az EzBioCloud adatbázisban (Yoon és mtsai, 2017) található referencia törzsek szekvenciáival (függelék XII.9.). Ezen törzsek a tudományra nézve új baktériumtaxonokat képviseltek, amelyek közül 6 törzs legközelebbi rokona fakultatív fototróf mikroba volt (35. ábra).



35. ábra. A Fertő vizéből izolált, fakultatív fototróf fajokkal rokonságban lévő, tudomány számára nézve új baktériumtörzseink és legközelebbi rokonaiknak 16S rRNS gén alapú neighbor-joining filogenetikai fája (*Rhodobacteraceae* család). Külcsoportként a *Rhodopseudomonas palustris* ATCC 17001^T (NR 115542) törzset alkalmaztuk, amelyet a filogenetikai fa nagyobb felbontása érdekében levágtunk a képről. A fán az 1000 ismétlés alapján számított bootstrap értékeket (csak az 50% fölöttieket) jelöltük. A bar 100 nukleotidonként egy szubsztitúciót jelöl. *Ezen fajok publikálása jelenleg folyamatban van.

A nádas vizéből izolált négy törzs (RG-N-1a^T, RA-N-9, DMA-N-7a, DMA-N-5) egy új baktérium nemzetség új faját képviselte, amelynek a *Fertoeibacter niger* nevet választottuk (Szuróczi és mtsai, 2021). A nemzetség neve az izolálás helyszínéről kapta a nevét (Fer. toe.

i. bac'ter. L. masc. n. *Ferto*; N.L. masc. n. *bacter*; N.L. masc. n. *Fertoebacter*: pálca alakú baktérium a Fertőből). A fajnév (ni'ger. L. masc. adj. *niger*: fekete) a táptalajon képzett telepek színére utal fény jelenlétében. Mind a négy törzs növekedett az egyedüli szénforrásként csak nádkivonatot tartalmazó táptalajon, ezért valószínűsíthető, hogy a törzsek szerepet töltenek be a nádból származó szerves anyagok biodegradációjában.

A dolgozatban két új baktérium nemzetség polifázikus taxonómiai vizsgálatának eredményeit részletezem. Az először ismertetésre kerülő új baktérium nemzetség három képviselőjét a Kis-Herlakni belső tóból (DMA-K-7a^T, DMA-K-1 törzsek), illetve a nádas vizéből (DMG-N-1 törzs) izoláltuk. A második új baktérium nemzetség képviselőjét (MG-N-17^T törzs) a nádas vizéből vontuk tenyésztésbe.

VI.3.1. Arundinibacter roseus gen. nov. sp. nov.

A *Cytophagaceae* (előzőleg '*Flexibacteraceae*') család a Cytophagales rendbe (Bacteroidetes törzs, Ludwig és mtsai, 2011) tartozik. A családot először Stanier (1940) írta le. Tagjait változatos környezetekből izolálták, mint például édesvízből (Larkin és Williams, 1978; Sheu és mtsai, 2013), ultratiszta hűtővízből (Táncsics és mtsai, 2010), talajból (Reddy és Garcia-Pichel, 2000), *Zea mays* száráról (Chelius és mtsai, 2002), pamut hulladékból (Weon és mtsai, 2005), eleveniszapból (Ryu és mtsai, 2006) és víztisztító telepről (Lu és mtsai, 2007). A sejtek Gram-negatív festődésű pálcák. A család fő légzési kinonja a menakinon-7 (MK-7), DNS G+C tartalma 34-65 mol% között mozog (Sheu és mtsai, 2013). A család eddigi összes ismert tagja heterotróf anyagcserével jellemezhető, nagy részük pedig aerob légző szervezet (McBride és mtsai, 2014).

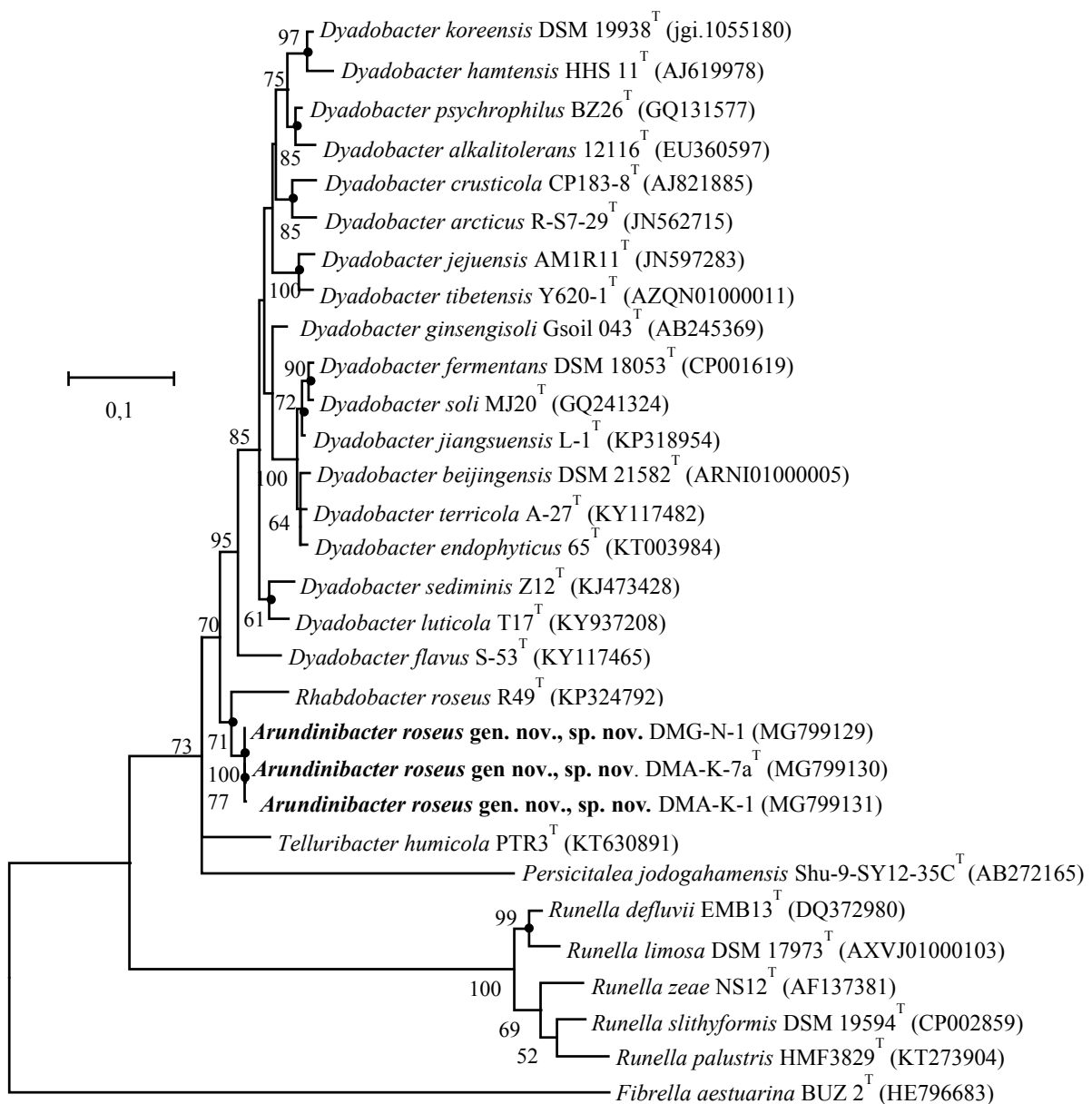
VI.3.1.1. A baktériumtörzsek DNS alapú vizsgálatának eredményei

A teljes 16S rRNS gén meghatározása

A DMA-K-7a^T 16S rRNS génje esetében 1449 bázispár, a DMA-K-1 és DMG-N-1 esetében 1452 bázispár hosszúságú szekvenciákat kaptunk. A szekvenciák elérhetőek az NCBI Genbank adatbázisában a MG799130, MG799131 és MG799129 azonosítók alatt. Törzseink egymással 100%-os (DMA-K-7a^T-DMA-K-1), illetve 99,93%-os hasonlóságot mutattak (DMA-K-7a^T-DMG-N-1, DMA-K-1-DMG-N-1) (1446/1447, illetve 1448/1449 bp) 16S rRNS génszekvenciájuk alapján.

Az általunk izolált törzsek és az EzBioCloud adatbázisban található legközelebbi rokonaik 16S rRNS génszekvenciáit összevetve megállapítottuk, hogy a DMA-K-7a^T, DMG-N-1 és

DMA-K-1 törzsek a *Cytophagaceae* családba tartoznak. A legmagasabb szekvenciahasonlósági fokot a *Rhodobacter roseus* R49^T (95,6%) baktériumfajjal mutatták, amelyet a *Dyadobacter sediminis* Z12^T (95,38%), *Dyadobacter koreensis* DSM 19938^T (95,10%), *Dyadobacter psychrophilus* BZ26^T (95,10%), *Dyadobacter flavus* S-53^T (95,04%) és *Dyadobacter ginsengisoli* Gsoil 043^T (95,02%) fajok követték. Más baktériumtaxonokkal alacsonyabb, mint 95%-os hasonlósági fokot mutattak. Törzseink filogenetikai helyzetét maximum likelihood fán szemléltettük (36. ábra), amelyen látható, hogy az általunk izolált törzsek a *Cytophagaceae* családon belül egy külön leszármazási vonalat alkotnak.



36. ábra. A DMA-K-7a^T, DMA-K-1, DMG-N-1 és legközelebbi rokonaik 16S rRNS gén alapú maximum likelihood filogenetikai fája. A fán az 1000 ismétlés alapján számított bootstrap értékeket (csak az 50% fölöttieket) jelöltük. A pontok azokat a helyeket jelölik, melyek mindhárom módszerrel ugyanazt az elágazást mutatták. A bar 10 nukleotidként egy szubsztitúciót jelöl.

A DMA-K-7a^T törzs genomanalízisének eredményei

A teljes genom szekvenálás összesen 44 kontigot eredményezett. Az N50 érték 374.148 bázispár volt. Az N50 statisztikai értéket de novo összeszerelés során szokták használni. Ha az összeillesztett kontigokat csökkenő sorrendbe rendezzük hosszúságuk alapján, akkor az N50 az a legrövidebb hosszúságú kontig lesz, amit ha a nála hosszabb kontigokkal összeadunk, akkor azok éppen le tudják fedni a genom méretének 50%-át (Chun és mtsai, 2018). A szekvenálás során a genom lefedettsége 83-szoros volt. A 16S rRNS gén egy kópiában található meg a genomban. A DMA-K-7a^T törzs Sanger szekvenálással kapott 16S rRNS génszekvenciája 100%-ban megegyezett a genom szekvenálás során illesztett. A baktériumtörzs génszekvenciájából kalkulált G+C tartalma 45,7% volt. A nyers szekvenciák elérhetőek az NCBI SRA (Sequence Read Archive) adatbázisában a PRJNA523093 BioProject ID alatt. A Whole Genome Shotgun projekt (teljes genom shotgun szekvenálási projekt) elérhető a DDBJ/ENA/GenBank adatbázisában a SMJU000000000 azonosító szám alatt. A dolgozatban a SMJU000000000.1 verziót ismerttettem.

DNS-DNS hibridizációs vizsgálat eredményei

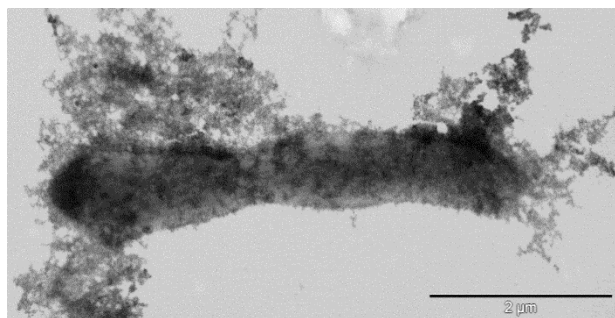
A DNS-DNS hibridizációs érték a DMA-K-7a^T és DMG-N-1 törzsek között 75,3% (ismétlés során 80,0%), a DMAK-7a^T és DMA-K-1 törzsek között 92,3% (ismétlés során 87,2%), és a DMA-K-1 és DMG-N-1 törzsek között 80,3% (ismétlés során 89,2%) volt. Ezen értékek az ad hoc bizottság (Wayne és mtsai, 1987) és Tindall és mtsai (2010) által javasolt 70%-os DNS-DNS hibridizációs küszöb értéknél magasabbak, tehát a DMA-K-7a^T, DMG-N-1 és DMA-K-1 törzsek azonos fajba tartoznak.

VI.3.1.2. A baktériumtörzsek fenotípusos tulajdonságai

A három baktériumtörzs (DMA-K-7a^T, DMA-K-1 és DMG-N-1) vizsgálata együtt zajlott a 16S rRNS génszekvenciájuk alapján legmagasabb hasonlósági fokot mutató baktériumfajokkal, amelyek a következők voltak: *Rhabdobacter roseus* JCM30685^T, *Dyadobacter sediminis* JCM 30073^T és *Dyadobacter ginsengisoli* DSM 21015^T.

A baktériumsejtek morfológiai sajátosságai

A DMA-K-7a^T, DMA-K-1 és DMG-N-1 törzseink Gram-negatívan festődő, szigorúan aerob, mozgásképtelen pálcák (2,50-5,92 µm hosszú és 0,35-0,52 µm átmérőjű) (37. ábra). R2A agar táptalajon sima, kerek, átlátszatlan, rózsaszín, konvex, ép szegélyű telepeket képeznek.



27. ábra. Transzmissziós elektronmikroszkóppal készült fotó a DMA-K-7a^T törzsről. Bar, 2 μm.

A baktériumtörzsek fiziológiai vizsgálatainak eredményei

A DMA-K-7a^T, DMA-K-1 és DMG-N-1 törzseink jól nőnek R2A, nutrient, TSA, MHA és LB agaron. Nem figyelhető meg növekedés MA és SMA agaron. A sejtek 5-37°C-on (optimum: 15-35°C), pH 7,0-11,0-en (optimum: pH 8,0-9,0) képesek növekedni. Képesek tolerálni a 4%-os (w/v) NaCl koncentrációt, de legjobban NaCl jelenléte nélkül nőnek. Legközelebbi rokonaiktól elkülönítő bélyeg a pH 6 értéken való növekedés hiánya és a szélesebb NaCl tolerancia tartomány (5. táblázat).

A baktériumtörzsek biokémiai aktivitása

Baktériumtörzseink az oxidáz, kataláz, foszfatáz, ureáz és α-amiláz teszten pozitív reakciót mutattak és képesek az eszkulin, Tween 80, 60, 20 hidrolízisére. Nem képesek anaerob módon növekedni, még nitrát jelenlétében sem. Nem termelnek indolt és H₂S-t. Nem rendelkeznek kazeáz, zselatináz, DN-áz, celluláz és kitináz aktivitással. Nem hidrolizálják a tirozint. Negatívak a Hugh-Leifson, metil-vörös és Voges-Proskauer teszteken. Az új baktériumtörzseinket a *Rhodobacter roseus* JCM30685^T, *Dyadobacter sediminis* JCM 30073^T és *ginsengisoli* DSM 21015^T törzsektől a keményítő, Tween 80, Tween 60 és urea bontás képessége különíti el (5. táblázat). Nem növekedtek az egyedüli szénforrásként csak nádkivonatot tartalmazó táptalajon.

Az API 50 CH teszten baktériumtörzseink jól bontják az eszkulint. Jól vagy gyengén bontják az L-ramnózt, metil-α-D-mannopiranozidot, metil-α-D-glukopiranozidot, N-acetil-glukózamint, D-mannózt szalicint, D-cellobiózt, maltózt, laktózt, melibiózt, szukrózt, trehalózt, melezitózt, raffinózt, gentiobiózt és turanózt. Variábilisek a D-xilóz, L-xilóz, D-lixóz, D-tagatóz, D-fukóz, L-fukóz és D-arabitol bontásában. Nem bontják a glicerolt, eritritolt, D-arabinózt, L-arabinózt, D-ribózt, D-adonitolt, D-glükózt, L-szorbózt, dulcitol, inozitolt, D-mannitolt, D-sorbitolt, amigdalint, arbutint, inulint, keményítőt, glikogént, xilitolt, L-arabitol, glukonátot, 2-ketoglukonátot, metil-β-D-xilopiranozidot, D-galaktózt, D-fruktózt és 5-

ketoglukonátot. A növényi eredetű szénforrások (pl. D-cellobióz, D-maltóz, D-xilóz, L-ramnóz, D-szacharóz, D-mannitol, L-arabinóz, xilitol, gentiobióz) nagy részét hidrolizálják baktériumtörzseink (5. táblázat).

5. táblázat. A vizsgált baktériumtörzsek elkülönítő bélyegei azok legközelebbi rokonaitól.

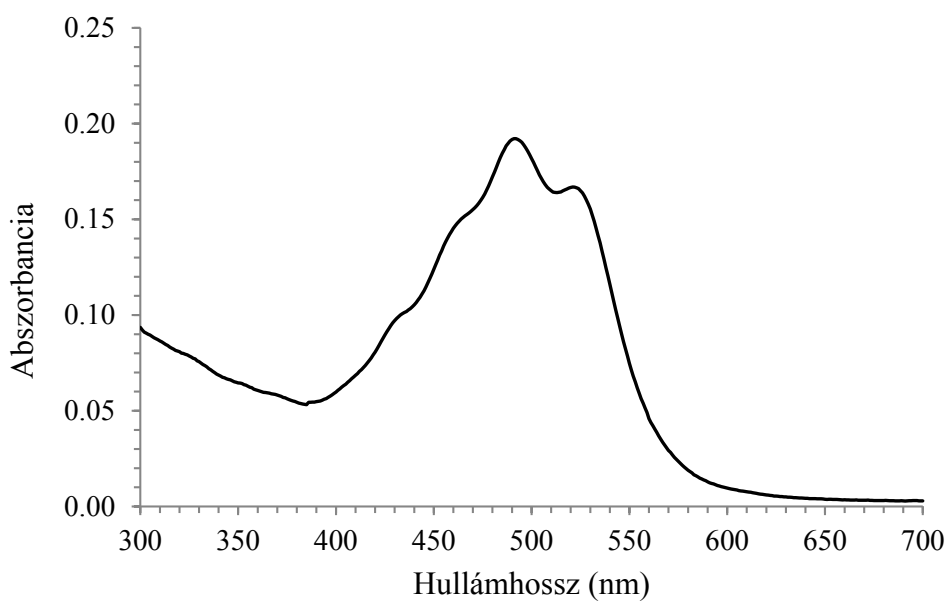
Törzsek: 1, DMA-K-7a^T; 2, DMA-K-1; 3, DMG-N-1; 4, *R. roseus* JCM 30685^T; 5, *D. sediminis* JCM 30073^T; 6, *D. ginsengisoli* DSM 21015^T. A zárójelben lévő eredmények irodalmi adatok (Dahal és Kim, 2016; Tian és mtsai, 2015; Liu és mtsai, 2006). +, Pozitív reakció; -, negatív reakció; gy+, gyengén pozitív. *Az irodalmi adatoktól eltérő eredményeket kaptunk. NA: nincs adat.

† PE, foszfatidiletanolamin; AL, azonosítatlan aminolipid; GL, azonosítatlan glikolipid; PL, azonosítatlan foszfolipid; L, azonosítatlan lipidek.

	1	2	3	4	5	6
Izolálási hely	Édesvíz	Édesvíz	Édesvíz	(Talaj)	(Talaj)	(Talaj)
Telep szín R2A agaron	Rózsaszín	Rózsaszín	Rózsaszín	Rózsaszín	Halványsárga	Sárga
Növekedés						
Hőmérsékleti tartomány (°C)	5-37	5-37	5-35	5-37*	5-35*	5-37*
Hőmérsékleti optimum (°C)	15-35	15-35	15-35	15-35*	10-28	10-28
PH tartomány	7-11	7-11	7-11	5-11*	6-11*	5-10*
PH optimum	8-9	8-9	8-9	7-9*	8-9*	6-8
NaCl tartomány (% w/v)	0-4	0-4	0-4	0-5	0-1*	0-2*
NaCl optimum (% w/v)	0-2	0-2	0-2	0-3	0-1	0-1
Hugh-Leifson oxidáció	-	-	-	+	-	+
Hugh-Leifson fermentáció	-	-	-	+	-	-
Hidrolízis:						
Keményítő	+	+	+	+	-	-
Tween 80	+	+	+	-	.*	-
Tween 60	+	+	+	-	-	-
Tween 20	+	+	+	+	-	-
Urea	+	+	+	-	-	-
Savképzés (API 50 CH)						
D-Cellobióz	+	+	gy+	+	+	+
D-Maltóz	+	+	gy+	+	+	+
D-Xilóz	gy+	gy+	-	-	+	+
L-Ramnóz	+	gy+	gy+	+	-	gy+
D-Szacharóz	+	+	gy+	+	+	+
D-Mannitol	-	-	-	-	-	-
L-Arabinóz	-	-	-	-	gy+	+
Xilitol	-	-	-	-	-	-
Gentiobióz	+	+	gy+	+	-	+
Flexirubin reakció	-	-	-	-	+	+
Főbb zsírsavak	C _{16:1ω7c} , izo-C _{15:0} , C _{16:1ω5c}	C _{16:1ω7c} , izo-C _{15:0} , C _{16:1ω5c}	C _{16:1ω7c} , izo-C _{15:0} , C _{16:1ω5c}	C _{16:1ω7c} , izo-C _{15:0} , C _{16:1ω5c}	C _{16:1ω7c} , izo-C _{15:0} , C _{16:1ω5c}	C _{16:1ω7c} , izo-C _{15:0} , C _{16:1ω5c}
Főbb poláris lipidek†	PE, AL, GL, L	NA	NA	(PE, PL, AL, L)	(PE)	NA
Főbb kinonok	MK-7	NA	NA	(MK-7)	(MK-7)	(MK-7)
DNS G+C tartalom (%)	45,7	NA	NA	(54,0)	(44,9)	(48 mol%)

A baktériumtörzsek pigment tartalmának vizsgálata

Törzseink a *Dyadobacter* nemzetségben megtalálható, de a *Rhabdobacter* nemzetségből hiányzó flexirubin-típusú pigmentet nem tartalmaznak. A karotinoid pigmentek jelenléte viszont kimutatható az UV-VIS spektrum alapján. Az elnyelési csúcsok 464 nm, 492 nm és 521 nm-en figyelhetőek meg (38. ábra).



38. ábra. A 95%-os (v/v) etanolban extrahált DMA-K-7a^T törzs UV-VIS spektruma.

A kemotaxonómiai markerek meghatározásának eredményei

A DMA-K-7a^T törzs fő izoprenoid kinonja a menakinon-7 (MK-7) (98,0%). Alacsony mennyiségben kimutatható az MK-6 (1,6%) és MK-8 (0,4%) is. A *Dyadobacter* és a *Rhabdobacter* nemzetség tagjaira mind jellemző az MK-7 jelenléte (Shen és mtsai, 2013; Dahal és Kim, 2016). A menakinon-6 kis mennyiségben kimutatható a *Rhabdobacter* nemzetségben is (Dahal és Kim, 2016).

A DMA-K-7a^T törzs fő poláris lipidjeként a foszfatidil-etanol-amin mutatható ki. A foszfatidil-szerin jelenléte is kimutatható, habár ez nem tekinthető fontos elkülönítő bélyegnek, mivel ez a lipid a foszfatidil-etanol-amin bioszintézisében is részt vehet. Viszont az azonosítatlan glikolipid jelenléte és egy azonosítatlan foszfolipid hiánya elkülöníti a DMA-K-7a^T törzset a legközelebbi rokonaitól (5. táblázat).

A DMA-K-7a^T, DMA-K-1, DMG-N-1 törzsek főbb citoplazmamembrán zsírsavai a C_{16:1ω7c}, izo-C_{15:0} és C_{16:1ω5c} zsírsavak voltak. A zsírsavak százalékos megoszlása hasonló volt baktériumtörzseink és legközelebbi rokonaik esetében.

Összességében elmondható, hogy a három általunk izolált törzs egymással nagyfokú hasonlóságot mutatott fiziológiai, biokémiai és kemotaxonómiai markereiket illetően. A szénforráshasznosítási és az enzimaktivitási tesztek, illetve a kinon, poláris lipid és G+C tartalom vizsgálata alapján elkülönültek a közeli rokon taxonoktól. Mivel a nádkivonat táptalajon törzseink nem növekedtek, de egyes növényi eredetű szénforrásokat hidrolizáltak, ezért lehetséges, hogy ezen törzsek a növényi anyagok biodegradációjának későbbi szakaszába kapcsolódnak be, amikor már a polimerek könnyen hasznosítható monomerekké bomlottak. A DMA-K-7a^T, DMA-K-1 és DMG-N-1 baktériumtörzseket egy új nemzetség új fajaként írtuk le, melynek az *Arundinibacter roseus* nevet választottuk (Szuróczki és mtsai, 2019). A nemzetség neve az izolálás helyszínére utal (A.run.di.ni.bac'ter. L. fem. n *arundo*, -inis; N.L. masc. n. *bacter*; N.L. masc. n. *Arundinibacter*: pálca alakú baktérium a nádasból). A fajnév ro'se.us. L. masc. adj. *roseus*: rózsaszín) a táptalajon képzett telepek színére utal.

VI.3.2. Phragmitibacter flavus gen. nov. sp. nov.

A *Verrucomicrobiaceae* család a Verrucomicrobiales rendbe (Verrucomicrobia törzs; Ludwig és mtsai, 2011) tartozik. A családot Ward-Rainly és mtsai (1995) írták le először (57. Validációs Lista). Tagjait változatos környezetekből izolálták, mint például édesvízből (Schlesner 1987; Staley 1976), szennyvízből (Hedlund és Gosink, 1996), eleveniszapból (Lee és mtsai, 2014) és talajból (Otsuka és mtsai, 2013a és b). A sejtek Gram-negatív festődésűek, néhány közülük prosztékát és fimbriát termel. A család képviselőinek G+C tartalma 54-60 mol% között mozog (Hedlund, 2010). A sejtek aerob vagy fermentatív módon gázképződés nélkül monoszacharidokat vagy diszacharidokat hasznosítanak szén és energiaforrásként (Hedlund, 2010).

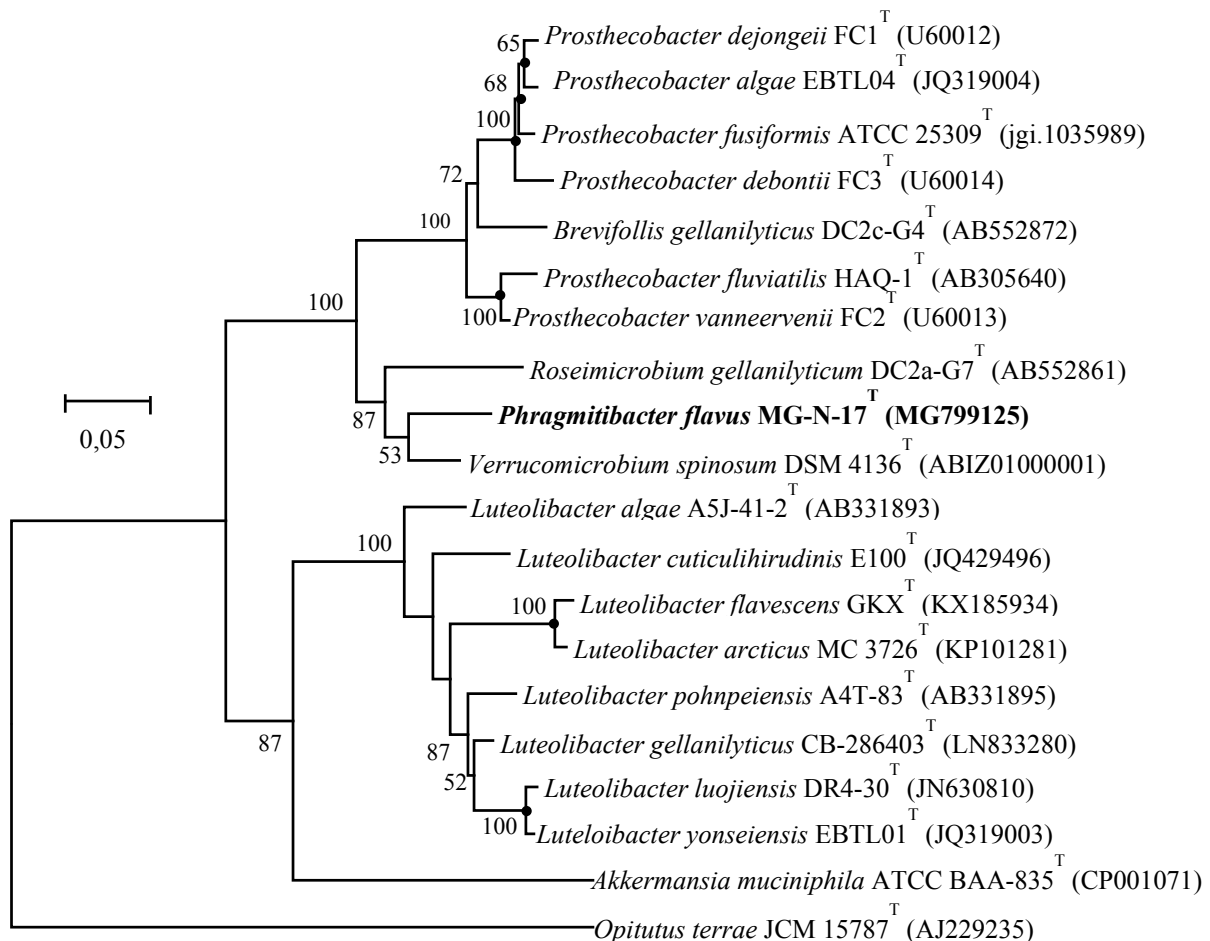
VI.3.2.1. A baktériumtörzs DNS alapú vizsgálatának eredményei

A teljes 16S rRNS gén meghatározása

Az MG-N-17^T 16S rRNS génje esetében 1480 bázispár hosszúságú szekvenciát kaptunk, amely elérhető az NCBI GenBank adatbázisában a MG799125 azonosítószám alatt. Az MG-N-17^T baktériumtörzs EzBioCloud adatbázisban található legközelebbi rokonainak 16S rRNS génszekvenciái alapján megállapítottuk, hogy törzsünk a *Verrucomicrobiaceae* családba tartozik. A legmagasabb szekvenciahasonlósági fokot a *Verrucomicrobium spinosum* DSM 4136^T (94,38%) baktériumfajjal mutatott, amelyet a *Roseimicrobium gellanilyticum* DC2a-G7^T (91,55%), *Prostheco bacter fluviatilis* HAQ-1^T (90,82%), *Prostheco bacter fusiformis* ATCC

25309^T (90,47%), *Prosthecobacter vanneervanii* FC1^T (90,45%) és *Prosthecobacter dejongeii* FC2^T (90,32%) törzsek következtek. Más baktériumtaxonokkal alacsonyabb, mint 90%-os hasonlósági fokot mutatott.

Az MG-N-17^T törzs filogenetikai helyzetét a 39. ábrán látható maximum-likelihood filogenetikai fán szemléltettük, ahol egy leszármazási ág alá tartozott a *V. spinosum* DSM 4136^T baktériumfajjal, viszont a leágazás bootstrap értéke alacsony volt (53%).



39. ábra. Az MG-N-17^T baktériumtörzs és legközelebbi rokonainak 16S rRNS gén alapú maximum likelihood filogenetikai fája. A fán az 1000 ismétlés alapján számított bootstrap értékeket (csak az 50% fölöttieket) jelöltük. A pontok azokat a helyeket jelölik, melyek mindhárom módszerrel ugyanazt az elágazást mutatták. A bar 100 nukleotidonként öt szubsztitúciót jelöl.

Az MG-N-17^T törzs genomanalízisnek eredményei

A teljes genom szekvenálás összesen 44 kontigot eredményezett. Az N50 érték 348.225 bázispár volt. A szekvenálás során a genom lefedettsége 56,5-szörös volt. A nyers szekvenciák elérhetőek az NCBI SRA (Sequence Read Archive) adatbázisában a PRJNA540970 BioProject ID alatt. A Whole Genome Shotgun projekt (teljes genom shotgun szekvenálás projekt) elérhető a DDBJ/ENA/GenBank adatbázisában a VAUV0100000000 azonosító szám alatt. A

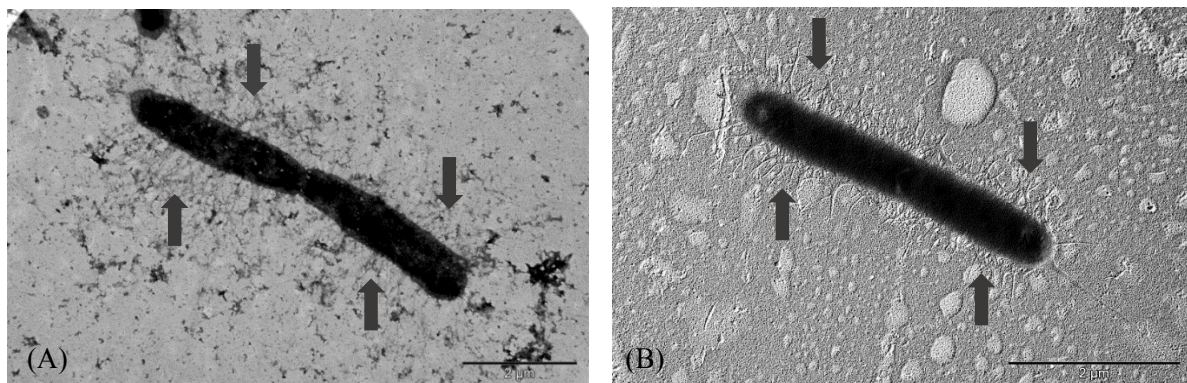
dolgozatban a VAUV0100000000.1 verziót ismertetem. A baktériumtörzs genomszekvenciájából kalkulált G+C tartalma 56,9% volt. A 16S rRNS gén egy kópiában található meg a genomban. A DMA-K-7a^T törzs Sanger szekvenálással kapott 16S rRNS génszekvenciája 99,93%-ban (1457/1476 bázispár) megegyezett a genom szekvenálás során illesztéssel.

VI.3.2.2. A baktériumtörzs fenotípusos tulajdonságai

Az MG-N-17^T baktériumtörzs vizsgálata együtt zajlott a 16S rRNS génszekvenciája alapján legmagasabb hasonlósági fokot mutató baktériumfajjal, amely a *Verrucomicrobium spinosum* DSM 4136^T volt.

A baktériumsejt morfológiai sajátosságai

Az MG-N-17^T baktériumtörzs Gram-negatívan festődő, szigorúan aerob, mozgásképtelen pálca alakú baktérium (2,28-3,23 µm hosszú és 0,42-0,72 µm átmérőjű). A baktériumsejt felszínét a disztális vég kivételével számos fimbria fedi (40. ábra). Nem fejleszt prosztékát, ami egy fontos megkülönböztető bélyeg a *Verrucomicrobium spinosum* DSM 4136^T törzstől. R2A agar táptalajon kicsi, sima, kerek, átlátszatlan, sárga, konvex, ép szegélyű telepeket képeznek, hosszabb inkubáció után (>1 hét, 28°C) pedig a telepek szélei átlátszóvá válnak.



40. ábra. Transzmissziós elektronmikroszkóppal készült fotók az MG-N-17^T törzsről. (A), osztódó MG-N-17^T sejtek. (B) Shadow-casting elektronmikroszkópos technikával készült fotó.

A baktériumsejt felszínét a disztális vég kivételével számos fimbria fedi, amelyeket nyilak jelölnek. Bar, (A) 2 µm; (B) 2 µm.

A baktériumtörzs fiziológiai vizsgálatainak eredményei

Az MG-N-17^T törzs jól nő R2A és M13 *Verrucomicrobium* médiumon. Gyenge növekedés figyelhető meg TSA agaron, és nem mutat növekedést nutrient, LB, MA, SMA és MHA agaron. Képes 15-35°C-on (optimum: 22-28°C) és pH 7,0-10,0-en (optimum: pH 8,0-9,0) növekedni.

Tolerálja a 2%-os (w/v) NaCl koncentrációt, de legjobban NaCl jelenléte nélkül növekszik. Az MG-N-17^T törzset elkülönítő bélyegek a *Verrucomicrobium spinosum* DSM 4136^T törzstől a következők: a pH 6 értéken való növekedés hiánya, a szűkebb hőmérsékleti tolerancia tartomány és a nutrient, Luria-Bertani, MacConkey és Mueller-Hinton agaron való növekedés hiánya (6. táblázat).

A baktériumtörzs biokémiai aktivitása

Az MG-N-17^T törzs az oxidáz, kataláz, ureáz és α -amiláz teszten pozitív reakciót mutatott és képes a Tween 60 és 20 hidrolízisére. Nem képes anaerob módon növekedni, még nitrát jelenlétében sem. Nem termel indolt és H₂S-t. Nem rendelkezik kazeáz, zselatináz, DN-áz, foszfátáz, celluláz és kitináz aktivitással. Nem hidrolizál Tween 80-t, eszkulint és tirozint. Negatív a Hugh-Leifson, metil-vörös és Voges-Proskauer tesztekben. Nem növekedett az egyedüli szénforrásként csak nádkivonatot tartalmazó táptalajon.

Az API 50 CH teszten az MG-N-17^T törzs jól bontja a D-galaktózt, D-glükózt, eszkulint, D-szukrózt, D-trehalózt és D-turanózt. Gyengén bontja a D-fruktózt, inozitolt, D-maltózt és gentiobiózt. Nem képes bontani a glicerolt, eritritolt, D-arabinózt, L-arabinózt, D-ribózt, D-xilózt, L-xilózt, D-adonitolt, metil- β -D-xilopiranozidot, D-mannózt, L-szorbózt, L-ramnózt, dulcitolt, D-mannitolt, D-szorbitolt, metil- α -D-mannopiranozidot, metil- α -D-glükopiranozidot, N-acetilglukózamint, amigdalint, arbutint, szalicint, D-cellobiózt, D-laktózt, D-melibiózt, inulint, D-melezitózt, D-raffinózt, keményítőt, glikogént, xilitolt, D-lixózt, D-tagatózt, D-fukózt, L-fukózt, D-arabitolt, L-arabitolt, glükonátot, 2-ketoglukonátot és 5-ketoglukonátot. A növényi eredetű szénforrások közül (pl D-cellobióz, D-maltóz, D-xilóz, L-ramnóz, D-szacharóz, D-mannitol, L-arabinóz, xilitol, gentiobióz) csak a D-maltózt, D-szacharózt és gentiobiózt hidrolizálta baktériumtörzsünk.

A *V. spinosum* DSM4136^T törzstől az MG-N-17^T baktériumtörzset a Tween 20, D-galaktóz és D-glükóz bontásának képessége, a glükóz oxidatív és fermentatív bontásának hiánya (Hugh-Leifson teszt), továbbá az eszkulin, zselatin, foszfát, D-xilóz, D-cellobióz, D-laktóz, D-melezitózt, D-melibióz, D-raffinóz és L-fukóz bontásának hiánya különíti el (6. táblázat).

Mivel az MG-N-17^T törzs nem növekedett az egyedüli szénforrásként csak nádkivonatot tartalmazó táptalajon, illetve a növényi eredetű szénforrásokat is csak alig hidrolizálta, ezért a törzs a nád bontásában valószínűleg nem tölt be fő szerepet.

6. táblázat. A vizsgált baktériumtörzset a legközelebbi rokonától elkülönítő bélyegek.

A zárójelben lévő eredmények irodalmi adatok (Sittig és Schlester, 1993).

+, Pozitív reakció; -, negatív reakció; gy+, gyengén pozitív. *Az irodalmi adatoktól eltérő eredményeket kaptunk a hőmérséklet tolerancia esetében (maximum 34°C) (Schlesner, 1987).

PG, foszfatidilglicerol; DPG, difoszfatidilglicerol; PE, foszfatidiletanolamin; PL, foszfolipid; GL, glikolipid; PMEa, foszfatidilmetiletanolamin.

	MG-N-17^T	<i>V. spinosum</i> DSM 4136^T
Izolálási hely	mezotróf tó	(eutróf tó)
Telep szín R2A agaron	sárga	halványsárga
Növekedés		
Hőmérsékleti tartomány (°C)	15-35	10-40*
Hőmérsékleti optimum (°C)	22-28	22-28
PH tartomány	7,0-10,0	6,0-10,0
PH optimum	8,0-9,0	7,0-8,0
Sejt méret (µm)	0,42-0,72 x 2,28-3,23	0,8-1,0 x 1,0-3,8
Proszteka jelenléte	-	+
Növekedés táptalajokon:		
TSA agar	gy+	+
Nutrient	-	+
Luria-Bertani	-	gy+
MacConkey	-	+
Mueller-Hinton	-	gy+
Hidrolízis:		
Eszkulin	-	+
Tween 20	+	-
Foszfatáz	-	+
Hugh-Leifson oxidáció.	-	+
Hugh-Leifson fermentáció.	-	+
Savképzés (API 50 CH):		
D-Galaktóz	+	-
D-Glükóz	+	-
D-Laktóz	-	+
D-Melibióz	-	+
D-Melezitóz	-	+
D-Raffinóz	-	+
D-Cellobióz	-	+
D-Maltóz	gy+	+
D-Xilóz	-	gy+
L-Ramnóz	-	-
D-Szacharóz	+	+
D-Mannitol	-	-
L-Arabinóz	-	-
Gentiobióz	gy+	+
Főbb zsírsavak	a-C _{15:0} , C _{16:0} , C _{16:1} ω5c, izo-C _{14:0}	a-C _{15:0} , C _{16:1} ω5c, izo-C _{14:0} , C _{16:0}
Főbb kinonok	MK-10, MK-11, MK-12, MK-9, MK-8	(MK9, MK10, MK10(H2))
Főbb poláris lipidek	PG, DPG, PE, PL, GL	(PMEa, PG)
DNS G+C tartalom (%)	56,9	(60,3)

A baktériumtörzs kemotaxonómiai markereinek vizsgálata

Az MG-N-17^T törzs fő izoprenoid kinonjai a menakinon-10 (MK-10) (37%) és MK-11 (32%). Alacsony mennyiségben kimutatható az MK-12 (14%), az MK-9 (11%) és az MK-8 (1%) is. Az MK-10 és MK-9 jelenléte általánosan, az MK-11 előfordulása pedig kis mennyiségben jellemző a *Verrucomicrobium* nemzetségre, viszont az MK-12 és MK-8 kinonokat eddig még nem detektálták ebben a nemzetségben (Sittig és Schlesner, 2010). A *Verrucomicrobium* genuszra jellemző MK-10(H₂) pedig nem volt kimutatható baktériumtörzsünkben.

Az MG-N-17^T törzs fő poláris lipidjeként a foszfatidilglicerolt, difoszfatidilglicerolt, foszfatidiletanolamint, két azonosítatlan foszfolipidet és négy azonosítatlan glikolipidet mutattunk ki. A foszfatidilglicerol a *Verrucomicrobium spinosum* DSM 4136^T törzs esetében szintén fő poláris lipid (Otsuka és mtsai, 2013b), viszont erre a taxonra jellemző másik poláris lipidet, a foszfatidilmetiletanolamint nem mutattuk ki az MG-N-17^T törzsből.

Az MG-N-17^T főbb citoplazmamembrán zsírsavai az anteizo-C_{15:0}, C_{16:0}, C_{16:1ω5c} és izo-C_{14:0} zsírsavak voltak. A három főbb zsírsav százalékos megoszlásában (C_{16:1ω5c}: 17,7 és 24,6%; C_{16:0}: 25,7 és 11,0%; izo-C_{14:0}: 9,0 és 12,7%) különbséget tapasztaltunk az MG-N-17^T és a *V. spinosum* DSM 4136^T törzsek között.

Összességében elmondható, hogy az MG-N-17^T törzs a szénforráshasznosítási és enzimaktivitási tesztek, illetve a kinonok, poláris lipidek, citoplazmamembrán zsírsavak százalékos eloszlása és a G+C tartalom vizsgálata alapján elkülönül a legközelebbi rokon taxontól. Az MG-N-17^T baktériumtörzset egy új nemzetség új fajaként írtuk le, melynek a *Phragmitibacter flavus* nevet választottuk (Szuróczki és mtsai, 2020). A nemzetség neve az izolálás helyszínére utal (Phag. mi. ti. bac'ter. L. masc. n. *phragmites*; N.L. masc. n. *bacter*; N.L. masc. n. *Phragmitibacter*: pálca alakú baktérium a nádasból). A fajnév (fla'vus. L. masc. adj. *flavus*: sárga) a táptalajon képzett telepek színére utal.

VII. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK ÖSSZEGZÉSE

- Bacteria és Archaea közösségek összetételére hatással volt a nádas jelenléte, mivel jelentős különbségeket tapasztaltunk a nyílt vízi és a két nádassal borított mintavételi terület prokarióta taxonjainak összetételében. Ennek hátterében a nádasból származó bomló szervesanyagok magasabb koncentrációja állhat, mivel a CDOM (színes oldott szerves anyagok) koncentrációja szignifikánsan magasabb volt a nádassal borított területeken, mint a nyílt vízben.
- A Fertő nádassal fedett területein az Archaea közösség fajgazdagsága, illetve diverzitása szignifikánsan magasabb volt a nyílt vízi területhez képest.
- A Fertőben található aerob heterotróf baktériumok mennyiségét is befolyásolta a nádas jelenléte, mivel azok szignifikánsan magasabb sejtszámát becsültünk a nádassal borított területeken.
- Az egyes vízminták és ugyanarról a területről származó üledékminták mikrobaközösségei szignifikánsan különböztek egymástól. Az ACE és Chao-1 fajszámbecslő, továbbá a Shannon-Weaver és inverz Simpson (1/D) indexek értékei szignifikánsan magasabbak voltak a Bacteria közösség esetében a Fertő üledékmintáiban, mint a vízmintáiban, ellentétben az Archaea közösséggel, ahol ennek fordítottját tapasztaltuk.
- A Bacteria és Archaea közösségek összetétele novemberben és júliusban különbözött egymástól. Míg a Bacteria közösségek esetében jelentős különbség csak nemzetség szinten volt megfigyelhető, addig az Archaea közösségre az évszakos változás nagyobb hatással volt, mivel az egyes phylumok relatív abundanciája is megváltozott.
- A Fertő planktonikus mikrobaközösségeire jellemző szénforráshasznosítási profil alapján az itt élő szervezetek főleg polimereket és szénhidrátokat hasznosítanak. A szénforráshasznosítási profil alapján a B0 vízminta mikrobaközössége elkülönül a nád borította területek mikrobaközösségeitől. A D-cellobióz hasznosítása a júliusi nádas területéről vett vízmintában kiemelkedően magas volt, ami valószínűleg az ott nagyobb koncentrációban található növényi eredetű anyagok jelenlétének köszönhető. A nyílt víz és a nádas mikrobaközössége bír a legerősebb szénforráshasznosítási aktivitással, amelynek mértéke függ az adott évszaktól.
- A Fertő vizéből izolált baktériumok szerepet játszanak a nádból származó szerves anyagok biodegradációjában: a törzsek majdnem háromnegyede képes volt hasznosítani egyedüli szénforrásként a nádkivonatot.

- A Fertőből kimutathatóak voltak a szén, nitrogén és kén ciklusban részt vevő mikroorganizmusok, ezáltal feltételezzük, hogy ezen ciklusok a B0, Kis-Herlakni és nádas mintavételi helyszíneken teljesen végbemennek.
- A Fertő vizéből a tudomány számára új baktériumtaxonok képviselőit vontuk tenyésztésbe. Ezek közül két új baktérium nemzetség képviselőit írtunk le a dolgozat részeként, melyeknek az *Arundinibacter roseus* és *Phragmitibacter flavus* neveket választottuk.

VIII. ÖSSZEFOGLALÁS

A Fertő Európa legnyugatibb fekvésű szikes tava. A tó teljes területének körülbelül 55%-át nádas fedi, amelyben ún. belső tavak alakultak ki. A litorális rendszerek esetében a szerves szénvegyületek döntő hányada a vízi makrofitontól származik. Ezen tavak esetében viszont a makrofitonnak (jelen esetben a nádasnak) a mikrobaközösség összetételére és azok metabolikus aktivitására gyakorolt hatása alig ismert.

Célunk volt, hogy feltárjuk a Fertő esetében a nádasnak a Bacteria és Archaea közösség diverzitására, összetételére és aktivitására gyakorolt hatását egy nyílt vízi (B0 pont) és két nádassal borított pont (Kis-Herlakni belső tó és nádas) összevetésével. A víz- és üledékmintavételek 2015 novemberében és 2018 júliusában történtek, ezáltal a késő őszi és nyári, illetve a planktonikus és az üledéket alkotó mikrobaközösség összetételét is összevetettük. Célunk volt továbbá, hogy a vízmintákból izolált baktériumtörzseket jellemezzük. Az alkalmazott módszereink között új generációs amplitikon szekvenálás, tenyésztési technikák, EcoPlate, MPN (the most probable number - legvalószínűbb (sejt)szám) módszer és polifázikus taxonómiai eljárások szerepeltek.

A nádas borítottság jelentősen befolyásolta a Fertő mikrobiális közösségének diverzitását, összetételét és aktivitását. Ennek hátterében a nád bomlásából származó magasabb oldott szervesanyag-tartalom állhat, mivel a Kis-Herlakni és a nádas mintavételi pontokon a CDOM (színes oldott szerves anyag) koncentrációja szignifikánsan nagyobb a nyílt vízéhez képest.

A növényi anyagok növelhetik az Archaea közösség fajgazdagságát, illetve diverzitását, mivel a nádassal borított területek esetében az ACE és Chao-1 fajszámbecslő, illetve a Shannon-Weaver és inverz Simpson (1/D) indexek értékei szignifikánsan magasabbnak bizonyultak a nyílt vízi területhez képest. Ez a vízminták és az üledékminták esetében is egyaránt megfigyelhető volt. A Bacteria közösségek esetében szignifikánsan magasabb diverzitást a nádas üledékében tapasztaltunk. A nád jelenlétének pozitív hatása volt a planktonikus és az üledéket alkotó aerob heterotróf baktériumok mennyiségére.

Az NMDS ordináció alapján a Kis-Herlakni belső tó és a nádas mintavételi pontok Bacteria és Archaea közösségeinek összetétele jelentősen különbözött a nyílt víztől. Azon csoportok, amelyek alacsonyabb oldott szerves anyag koncentrációt (pl. LD12, acTH1, acIV) és/vagy magasabb TSS koncentrációt preferáltak (pl. *Cyanobium*), inkább a nyílt vízben jelentek meg számottevően, míg azon taxonok, amelyek képesek lehetnek szénforrásként hasznosítani a színes oldott szerves anyagokat (pl. *Flavobacterium*, *Hydrogenophaga*) inkább a nádassal borított területeken fordultak elő.

A vízminták egyértelműen elkülönültek az üledékmintáktól a mikrobaközösség összetétele és a heterotróf illetve fermentatív savtermelő baktériumok MPN értékei alapján. A novemberben és júliusban vett minták közötti különbségek figyelemre méltóak voltak a prokarióta közösség összetételében.

Feltételezhetjük, hogy a nádas bomlása során felszabaduló nagy molekulatömegű makrovegyületek magasabb koncentrációja miatt a Fertő mikrobaközösségei aktív polimerbontó képességgel rendelkeznek. A D-cellobióz hasznosítása a júliusi nádas területéről vett vízmintában kiemelkedően magas volt. Az amplikon szekvenálás során a celluláz aktivitással rendelkező taxonokat (pl. *Ruminococcaceae*, *Fibrobacteraceae* és *Prevotellaceae*) is nagyobb arányban azonosítottuk a nádas vizéből. Az izolált törzsek feltehetőleg szerepet játszanak a nádból származó szerves anyagok lebontásában, mivel a törzsek nagy része (72%-a) képes volt hasznosítani egyedüli szénforrásként a nádkivonatot.

A Fertőből kimutatott taxonok alapján a tóban végbemehet a teljes szén, nitrogén és kén körforgalom, viszont a ciklusokban feltehetőleg szerepet játszó taxonok között eltéréseket tapasztaltunk a nyílt vízi és nádassal fedett mintavételi pontok között.

Munkánk során több, korábban tenyésztésbe nem vont, heterotróf vagy fakultatív fototróf baktériumot izoláltunk, amelyeknek szintén fontos metabolikus szerepe lehet a Fertőben. Ezek közül két új baktérium nemzetséget sikeresen jellemeztünk genetikai, genomikai, fenotípusos és kemotaxonómiai tulajdonságaik alapján.

IX. SUMMARY

Lake Fertő/Neusiedler See is the westernmost steppe lake of Europe. Extensive reed-stand covers 55% of the total lake area, encompassing several smaller open water bodies, i.e. inner ponds. A considerable amount of dissolved organic carbon originates from aquatic macrophytes in littoral systems. However, little is known about the effect of macrophytes (in this case the effect of reed) on the microbial community composition and metabolic activity in these kinds of lakes.

The aim of the present study was to reveal the effect of the reed on the diversity, community composition and activity of Bacteria and Archaea domains by comparing an open water (B0 site) and two reed-associated sites (Kis-Herlakni inner pond and reed-covered area). Samples were taken from the water and the sediment of Lake Fertő in November 2015 and July 2016. Therefore, the microbial community composition in late autumn and summer, and in the water and sediment samples were compared as well. Our aim was also to characterise the bacterial strains isolated from the water samples. Hence, 16S rRNA gene amplicon sequencing, cultivation of bacterial strains, EcoPlate, the most probable number (MPN) method and polyphasic taxonomic approach were applied.

The reed-coverage had significant effect on the diversity, community composition and activity of the microbial community in Lake Fertő, which may be due to the higher concentration of dissolved organic matter originating from the decomposition of reed. This assumption was also supported by the significantly higher concentration of CDOM (coloured dissolved organic matter) in the Kis-Herlakni inner pond and reed-covered area compared to the open water.

Plant-originated substrates could cause an increase in the species richness and diversity of archaeal communities, as the ACE and Chao-1 richness metrics and Shannon-Weaver and inverse Simpson's (1/D) indices were significantly higher in the water and sediment samples of the reed-associated areas than in the open water. In case of the bacterial community a notable elevated diversity was observed in the sediment of the reed-covered area. The presence of reed had a positive effect on the amount of aerobic heterotrophic bacteria in the water and sediment samples.

According to the results of NMDS ordination, the bacterial and archaeal community composition in the Kis-Herlakni inner pond and the reed-covered area was quite distinct from the microbial community composition of the open water. Those taxa which prefer a lower concentration of dissolved organic matter (e.g. LD12, acTH1, acIV) and/or higher concentration of TSS (*Cyanobium*) were detected more often in the open water, while those

taxa which could utilise CDOM as a carbon source (e.g. *Flavobacterium*, *Hydrogenophaga* and *Pseudomonas*) were abundant at the reed-associated sites during the two sampling times. The water samples were distinct from the sediment samples on the basis of the microbial community composition and the MPN values of the heterotrophic and fermentative acidogenic bacteria. Differences between the samples taken in November and July were notable in the prokaryotic community.

We hypothesise that the lake hosts active polymer decomposers, which could be due to the high concentration of high molecular weight compounds originated from the decomposition of reed. The utilisation of D-cellobiose was high in the reed-covered area in July. Sequence reads of cellulolytic bacteria (e.g. *Ruminococcaceae*, *Fibrobacteraceae* and *Prevotellaceae*) were also detected in higher numbers in the reed-covered area. Most of our isolated bacterial strains (72%) were able to grow on a medium containing reed extract as the sole carbon source and we hypothesise that they might have an actual role in the biodegradation of reed-derived organic matter.

On the basis of the results of amplicon sequencing, the carbon, sulphur and nitrogen cycles could be complete in Lake Fertő. However, the taxa that presumably play a role in these cycles were different between the open water and the reed-associated areas.

Some, previously uncultured, heterotrophic or facultatively phototrophic bacteria were also isolated, which may have important metabolic roles in Lake Fertő. Two new bacterial genera were described as a part of the thesis based on their genetic, genomic, phenotypic and chemotaxonomic characteristics.

X. IRODALOMJEGYZÉK

1. **Ács É., Borsodi A. K., Makk J., Molnár P., Mózes A., Rusznyak A., Reskóné N. M., Keve K. T.** (2003). Algological and bacteriological investigations on reed periphyton in Lake Velencei, Hungary. *Hydrobiol* 506:549-557.
2. **Adamec L.** (1992). Mineral nutrition of carnivorous plants: a review. *Ekol Pol* 40:147–92.
3. **Adamec L.** (2011). The smallest but fastest. Ecophysiological characteristics of traps of aquatic carnivorous Utricularia. *Plant Sign Behav* 6:640–6.
4. **Ágoston-Szabó E., Dinka M.** (2006). Changes in sediment and sediment interstitial water characteristics in Lake Fertő/Neusiedler See. *Opusc Zool* 35:3-17.
5. **Ágoston-Szabó E., Dinka M.** (2009). Some characteristics of the sediments of healthy and degraded reed stands at Lake Fertő/Neusiedler See. *Opusc Zool* 40:5-15.
6. **Amalfitano S., Corno G., Eckert E., Fazi S., Ninio S., Callieri C., ... & Eckert W.** (2017). Tracing particulate matter and associated microorganisms in freshwaters. *Hydrobiol* 800:145-154.
7. **Andrews S.** (2010). FastQC: A Quality Control Tool for High Throughput Sequence Data.
8. **Andrikovics S., Berczik Á.** (1975). Hidrobiológia – Zoológia. A Fertő-táj bioszféra. VITUKI pp. 423-537.
9. **Apprill A., McNally S., Parsons R., Weber L.** (2015). Minor revision to V4 region SSU rRNA 806R gene primer greatly increases detection of SAR11 bacterioplankton. *Aquat Microbial Ecol* 75:129-137.
10. **Atlas R. M.** (1993). Handbook of Microbiological Media. Szerkesztette L.C. Parks. Boca Raton, FL: CRC Press.
11. **Banciu H. L., Sorokin D. Y.** (2013). Adaptation in haloalkaliphiles and natronophilic bacteria. *Polyextremophiles*, Springer Netherlands pp. 121-178.
12. **Bankevich A., Nurk S., Antipov D., Gurevich A. A., Dvorkin M., Kulikov A. S., Lesin V. M., Nikolenko S. I., Pham S., Prjibelski A. D., Pyskhin A. V., Sirotkin A. V., Vyahhi N., Tesler G., Alekseyev M. A., Pevzner P. A.** (2012). SPAdes: a new genome assembly algorithm and its applications to single-cell sequencing. *J Comput Biol* 19:455–477.
13. **Barberan A., Fernández-Guerra A., Auguet J. C., Galand P. E., Casamayor E. O.** (2011). Phylogenetic ecology of widespread uncultured clades of the Kingdom Euryarchaeota. *Mol Ecol* 20:1988-1996.

14. **Bar-Or I., Ben-Dov E., Kushmaro A., Eckert W., Sivan O.** (2015). Methane-related changes in prokaryotes along geochemical profiles in sediments of Lake Kinneret (Israel). *Biogeosciences* 12:2847–2860.
15. **Bell T.A.S., Sen-Kilic E., Felföldi T., Vasas G., Fields M.W., Peyton B.M.** (2018) Microbial community changes during a toxic cyanobacterial bloom in an alkaline Hungarian lake. *Antonie van Leeuwenhoek* 111:2425-2440.
16. **Benedek K., Bálint J., Máthé I., Mara G., Felföldi T. Szabó A., Fazekas Cs., Albert Cs., Buckhowski R. W., Balog A.** (2019). Linking intraspecific variation in plant chemical defence with arthropod and soil bacterial community structure and N allocation. *Plant and Soil* 444:1-15.
17. **Berdjeb L., Pollet T., Chardon C., Jacquet S.** (2013). Spatio-temporal changes in the structure of archaeal communities in two deep freshwater lakes. *FEMS Microbiology Ecology* 86:215-230.
18. **Berg K. A., Lyra C., Sivonen K., Berg K. A., Lyra C., Sivonen K., Paulin L., Suomalainen S., Tuomi P., Rapala J.** (2009). High diversity of cultivable heterotrophic bacteria in association with cyanobacterial water blooms. *ISME J* 3:314-325.
19. **Berthe F. C., Michel C., Bernardet J. F.** (1995). Identification of *Pseudomonas anguilliseptica* isolated from several fish species in France. *Diseases Aquat Organisms* 21:151-155.
20. **Blackall L. L., Hayward A. C., Sly L. I.** (1985). Cellulolytic and dextranolytic Gram-negative bacteria: revival of the genus *Cellvibrio*. *J Appl Bacteriol* 59:81-97.
21. **Boros E.** (2002). Szikes Tavak. Környezetvédelmi Minisztérium, Természetvédelmi Hivatal. ISBN: 963 00 7168 1, 28.
22. **Boros E., Kolpakova M.** (2018). A review of the defining chemical properties of soda lakes and pans: an assessment on a large geographic scale of Eurasian inland saline surface waters. *PLoS ONE* 13:e0202205.
23. **Boros E., Nagy T., Pigniczki C., Kotymán L., Balogh K.V., Vörös L.** (2008). The effect of aquatic birds on the nutrient load and water quality of soda pans in Hungary. *Acta Zool Acad Sci Hung* 54:207–224.
24. **Boros E., V.-Balogh K., Csitári B., Vörös L., Székely A.** (2020). Macrophyte cover type and groundwater as the key drivers of the extremely high organic carbon concentration of soda pans. *Freshwater Biol* in press.

25. **Boros E., V.-Balogh K., Vörös L., Horvát Z.** (2017). Multiple extreme environmental conditions of intermittent soda pans in the Carpathian Basin (Central Europe). *Limnologica* 62:38-46.
26. **Borsodi A, Sallai K.** (1997). A Fertő fenéküledékének alkalofil baktérium közösségei. *Hidrológiai Közlöny* 77:259-263.
27. **Borsodi A, Sallai K.** (1998). Alkalofil Bacillus-ok szerepe a Fertő szervesanyag lebontási folyamataiban. *Hidrológiai Közlöny* 78:306-308.
28. **Borsodi A.** (1990). Számítógépes analízisek a Fertő-tó nyíltvízi régiójának baktériumközösségén. *Hidrológiai Közlöny* 70:173-192.
29. **Borsodi A.** (1992). A Fertő-tó nyíltvízi planktonikus baktériumközösségeinek speciesz-szintű numerikus analízise. Doktori értekezés, Mikrobiológiai Tanszék, Eötvös Loránd Tudományegyetem.
30. **Borsodi A. K., Farkas I., Kurdi P.** (1998). Numerical analysis of planktonic and reed biofilm bacterial communities of Lake Fertő (Neusiedlersee, Hungary/Austria). *Water Res* 32:1831-1840.
31. **Borsodi A. K., Knáb M., Czeibert K., Márialigeti K., Vörös L., Somogyi B.** (2013). Planktonic bacterial community composition of an extremely shallow soda pond during a phytoplankton bloom revealed by cultivation and molecular cloning. *Extremophiles* 17:575-584.
32. **Borsodi A. K., Micsinai A., Rusznyák A., Vladár P., Kovács G., Tóth E. M., Márialigeti K.** (2005). Diversity of alkaliphilic and alkalitolerant bacteria cultivated from decomposing reed rhizomes in a Hungarian soda lake. *Microbial Ecol* 50:9-18.
33. **Borsodi A. K., Rusznyák A., Molnár P., Vladár P., Reskóné M. N., Tóth E. M., Sipos R., Gedeon G., Márialigeti K.** (2007). Metabolic activity and phylogenetic diversity of reed (*Phragmites australis*) periphyton bacterial communities in a Hungarian shallow soda lake. *Microb Ecol* 53:612-620.
34. **Borsodi A. K., Szirányi B., Krett G., Márialigeti K., Janurik E., Pekár F.** (2016). Changes in the water quality and bacterial community composition of an alkaline and saline oxbow lake used for temporary reservoir of geothermal waters. *Environ Sci Pollut Res* 23:17676–17688.
35. **Borsodi A. K., Vladár P., Cech G., Gedeon G., Beszteri B., Micsinai A., Reskóné M. N., Márialigeti K.** (2003). Bacterial activities in the sediment of Lake Velencei, Hungary. *Hydrobiologia* 506:721-728.

36. **Bradford D., Hugenholtz P., Seviour E. M., Cunningham M. A., Stratton H., Seviour R. J., Blackall L. L.** (1996). 16S rRNA analysis of isolates obtained from Gram negative, filamentous bacteria micromanipulated from activated sludge. *Syst Appl Microbiol* 19:334-343.
37. **Brettar I., Christen R., Höfle M. G.** (2002). *Rheinheimera baltica* gen. nov., sp. nov., a blue-coloured bacterium isolated from the central Baltic Sea. *Int J Syst Evol Microbiol* 52:1851-1857.
38. **Bruns A., Nübel U., Cypionka H., Overmann J.** (2003). Effect of signal compounds and incubation conditions on the culturability of freshwater bacterioplankton. *Appl Environ Microbiol* 69:1980-1989.
39. **Buczko K.** (1989) About the spatial distribution of the algae and the quantitative development of the periphyton in the Hungarian part of Fertő (Neusiedler See). *Biologisches Forschungsinstitut für Burgenland, Illmitz, BFB-Bericht* 71:111-124.
40. **Bullerjahn G. S., McKay R. M. L., Bernát G., Prášilb O., Vörös L., Pálffy K., Tugyi N., Somogyi B.** (2020). Community dynamics and function of algae and bacteria during winter in central European great lakes. *J Great Lakes Res* 46:732-740.
41. **Burkert U., Warnecke F., Babenzien D. Zwirnmann E., Pernthaler J.** (2003). Members of a readily enriched beta-proteobacterial clade are common in surface waters of a humic lake. *Appl Environ Microbiol* 69:6550–6559.
42. **Bushnell B.** (2014). BBMap: a fast, accurate, splice-aware aligner (No. LBNL-7065E). Lawrence Berkeley National Lab.(LBNL), Berkeley, CA (United States).
43. **Campbell C. D., Grayston S. J., Hirst D. J.** (1997). Use of rhizosphere carbon sources in sole carbon source tests to discriminate soil microbial communities. *J Microbiol Methods* 30:33-41.
44. **Castelle C. J., Wrighton K. C., Thomas B. C., Hug L. A., Brown C. T., Wilkins M. J., Frischkorn K. R., Tringe S. G., Singh A., Markillie L. M., Taylor R. C., Williams K. H., Banfield J. F.** (2015). Genomic expansion of domain archaea highlights roles for organisms from new phyla in anaerobic carbon cycling. *Current Biology* 25:690-701.
45. **Chelius M. K., Henn J. A., Triplett E. W.** (2002). *Runella zae* sp. nov., a novel Gram-negative bacterium from the stems of surface-sterilized *Zea mays*. *Int J Syst Evol Microbiol* 52:2061–2063.
46. **Chen N., Yang J. S., Qu J. H., Li H. F., Liu W. J., Li B. Z., Wang E. T., Yuan H. L.** (2015). Sediment prokaryote communities in different sites of eutrophic Lake Taihu and their interactions with environmental factors. *World J Microbiol Biotechnol* 31:883-896.

47. **Chouari R., Guermazi S., Sghir A.** (2015). Co-occurrence of Crenarchaeota, Thermoplasmata and methanogens in anaerobic sludge digesters. *World J Microbiol Biotechnol* 31:805-812.
48. **Chun J., Oren A., Ventosa A., Christensen H., Arahal D. R., da Costa M. S., Rooney A. P., Yi H., Xu X. W., de Meyer S., Trujillo M. E.** (2018). Trujillo Proposed minimal standards for the use of genome data for the taxonomy of prokaryotes. *Int J Syst Evol Microbiol* 68:461–466.
49. **Claus D.** (1992). A standardized Gram staining procedure. *World J Microbiol Biotechnol* 8:451–452.
50. **Collins M. D., Pirouz T., Goodfellow M., Minnikin D. E.** (1977). Distribution of menaquinones in actinomycetes and corynebacteria. *Journal General Microbiol* 100:221-230.
51. **Cowan S. T., Steel K. J.** (1974). Manual for the Identification of Medical Bacteria, 2nd edn. Cambridge: Cambridge University Press.
52. **Cristea A., Andrei A. Ş., Baricz A. Muntean V., Banciu H. L.** (2014). Rapid assessment of carbon substrate utilization in the epilimnion of meromictic Ursu Lake (Sovata, Romania) by the biologic EcoPlate™ approach. *Studia Universitatis Babeş-Bolyai, Biologia* 59:41-53.
53. **Crognale S., Máthé I., Cardone V., Stazi S. R., Ráduly B.** (2013). Halobacterial community analysis of Mierlei saline lake in Transylvania (Romania). *Geomicrobiol J* 30:801-812.
54. **Cuthbert I. D., Del Giorgio P.** (1992). Toward a standard method of measuring color in freshwater. *Limnol Oceanogr* 37:1319–26.
55. **Dahal R. H., Kim J.** (2016). *Rhabdobacter roseus* gen. nov., sp. nov., isolated from soil. *Int J Syst Evol Microbiol* 66:308–314.
56. **De Ley J., Cattoir H., Reynaerts A.** (1970). The quantitative measurement of DNA hybridization from renaturation rates. *European J Biochem* 12:133-142.
57. **Dékány T.** (2011) A Fertő tó és vidéke. Világörökség. Corvina Kiadó, Budapest.
58. **Dévai Gy., Nagy S., Wittner I., Aradi Cs., Csabai Z., Tóth A.** (1998). A vízi és a vizes élőhelyek sajátosságai és tipológiája (Dévai Gy. szerk), KLTE Ökológiai Tanszéke, Hidrobiológiai Részleg, Debrecen.
59. **Dickerson T. L., Williams H. N.** (2014). Functional diversity of bacterioplankton in three North Florida freshwater lakes over an annual cycle. *Microbial Ecol* 67:34-44.

60. **Dimitru P. A., Pinkart H. C., Peyton B. M., Mormile M. R.** (2008). Spatial and temporal patterns in the microbial diversity of a meromictic soda lake in Washington State. *Appl Environ Microbiol* 74:4877-4888.
61. **Dinka M., Ágoston-Szabó E., Berczik Á., Kutrucz G.** (2004). Influence of water level fluctuation on the spatial dynamic of the water chemistry at lake Fertó/Neusiedler See. *Limnol-Ecol Manag of Inland Waters* 34:48-56.
62. **Dokulil M.** (1979). Optical properties, colour and turbidity. In: Neusiedlersee: the limnology of a shallow lake in Central Europe, Löffler, H. (ed), Dr. W. Junk Publishers, The Hague-Boston-London (Springer Netherlands.) pp. 151-167.
63. **Duan X., Wang X., Ouyang Z.** (2009). Influence of common reed (*Phragmites australis*) on CH₄ production and transport in wetlands: results from single-plant laboratory experiments. *Water, Air, and Soil Poll* 197:185-191.
64. **Eaton A. D., Clesceri L. S., Greenberg A. E.** (1995). Standard methods for the examination of water and wastewater. 2-57.
65. **Eaton A. D., Clesceri L. S., Rice E. W.** (2005). APHA: standard methods for the examination of water and wastewater. Centennial Edition., APHA, AWWA, WEF, Washington, DC.
66. **Edgar E. C., Haas B. J., Clemente J. C., Quince C., Knight R.** (2011). UCHIME improves sensitivity and speed of chimera detection. *Bioinformatics* 27:2194–2200.
67. **Eevers N., Beckers B., de Beeck M. O., White J. C., Vangronsveld J., Weyens N.** (2016). Comparison between cultivated and total bacterial communities associated with *Cucurbita pepo* using cultivation-dependent techniques and 454 pyrosequencing. *Syst Appl Microbiol* 39:58-66.
68. **Eiler A., Beier S., Sawstrom C., Karlsson J., Bertilsson S.** (2009). High ratio of bacteriochlorophyll biosynthesis genes to chlorophyll biosynthesis genes in bacteria of humic lakes. *Appl Environ Microbiol* 75:7221–7228.
69. **Eimhjellen K. E.** (1970). *Thiocapsa pfennigii* sp. nov. a new species of the phototrophic sulfur bacteria. *Archiv Microbiol* 73:193-194.
70. **Embley T. M., Wait R.** (1994). Structural lipids of Eubacteria, In *Chemical Methods in Prokaryotic Systematics*, 141-147. Edited by M. Goodfellow & A. G. O'Donnell. New York: John Wiley and Sons.
71. **Enríquez S.C.M.D., Duarte C.M., Sand-Jensen K.A.J.** (1992). Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms: the importance of detritus C: N: P content. *Oecologia* 94:457-471.

72. **Fan X, Xing P.** (2016). Differences in the composition of archaeal communities in sediments from contrasting zones of Lake Taihu. *Frontiers Microbiol* 7:1-11.
73. **Fan Z., Han R. M., Ma J., Wang G. X.** (2016). Submerged macrophytes shape the abundance and diversity of bacterial denitrifiers in bacterioplankton and epiphyton in the Shallow Fresh Lake Taihu, China. *Environ Sci Pollut Res* 23:14102-14114.
74. **Farag I. F., Davis J. P., Youssef N. H., Elshahe, M. S.** (2014). Global patterns of abundance, diversity and community structure of the Aminicenantes (candidate phylum OP8). *PloS one* 9:e92139.
75. **Felföldi T, Somogyi B, Márialigeti K, Vörös L.** (2011). Notes on the biogeography of non-marine planktonic picocyanobacteria: re-evaluating novelty. *J Plankton Res* 33:1622-1626.
76. **Felföldi T.** (2020). Microbial communities of soda lakes and pans in the Carpathian Basin: a review. *Biologia Futura* 70:393-404.
77. **Felföldi T., Szabó A., Nagy H., Korponai J., Braun M., Márialigeti K., Máthé I.** (2016). Microbial ecology and paleolimnology: Bacterial community profiles of sediment layers in a crater lake. In: 16th International Symposium on Microbial Ecology (ISME-16). Montreal, Kanada, 2016.08.21-2016.08.26.
78. **Felföldy L.** (1974). A biológiai vízminősítés, Vízügyi Hidrobiológia. Vízügyi Dokumentációs és Tájékoztató Iroda (VIZDOK), Budapest.
79. **Felföldy L.** (1981). A vizek környezettana. Általános hidrobiológia. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest.
80. **Felsenstein J.** (1981). Evolutionary trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach. *J Mol Evol* 17:368–376.
81. **Fossen T., Larsen A., Andersen Ø. M.** (1998). Anthocyanins from flowers and leaves of *Nymphaea* × *marliacea* cultivars. *Phytochemistry* 48:823–827.
82. **Foti M. J., Sorokin D. Y., Lomans B., Mussman M., Zacharova E. E., Pimenov N. V., Kuenen J. G., Muyzer G.** (2007). Diversity, activity, and abundance of sulfate-reducing bacteria in saline and hypersaline soda lakes. *Appl Environ Microbiol* 73:2093–2100.
83. **Foti M. J., Sorokin D. Y., Zacharova E. E., Pimenov N. V., Kuenen J. G., Muyzer G.** (2008). Bacterial diversity and activity along a salinity gradient in soda lakes of the Kulunda Steppe (Altai, Russia). *Extremophiles* 12:133-145.
84. **Garthright W. E., Blodgett R. J.** (2003). FDA's preferred MPN methods for standard, large or unusual tests, with a spreadsheet. *Food Microbiol* 20:439-445.

85. **Gayner N. J.** (2018). River bank inducement influence on a shallow groundwater microbial community and its effects on aquifer reactivity. University of Wisconsin Milwaukee, UWM Digital Commons, Theses and Dissertations 1-138.
86. **Giovannoni S. J., Rappe M. S., Vergin K. L., Adair N. L.** (1996). 16S rRNA genes reveal stratified open ocean bacterioplankton populations related to the Green NonSulfur bacteria. *Proc Natl Acad Sci USA* 93:7979- 7984.
87. **Giovannoni S. J., Stingl U.** (2005). Molecular diversity and ecology of microbial plankton. *Nature* 437:343-348.
88. **Gordon R. E., Mihm J. M.** (1957). A comparative study of some strains received as nocardiae. *J Bacteriol* 73:15-27.
89. **Gosink J. J., Woese C. R., Staley J. T.** (1998). *Polaribacter* gen. nov., with three new species, *P. irgensii* sp. nov., *P. franzmannii* sp. nov. and *P. filamentus* sp. nov., gas vacuolate polar marine bacteria of the Cytophaga-Flavobacterium-Bacteroides group and reclassification of '*Flectobacillus glomeratus*' as *Polaribacter glomeratus* comb. nov. *Int J Syst Bacteriol* 48:223–235.
90. **Gotelli N. J., Chao A.** (2013). Measuring and estimating species richness, species diversity, and biotic similarity from sampling data. *Encyclopedia of Biodiversity*, Elsevier pp. 195-211.
91. **Griebler C.** (1996). Some applications for the DMSO-reduction method as a new tool to determine the microbial activity in water-saturated sediments. *Large Rivers* 405-410.
92. **Grote J., Thrash J. C., Huggett M. J., Lan Z. C., Carini P., Giovannoni S. J., Rappé M. S.** (2012). Streamlining and core genome conservation among highly divergent members of the SAR11 Clade. *Am Soc Microbiol* 3:e00252-12.
93. **Groth I., Schumann P., Rainey F. A., Martin K., Schuetze B., Augsten K.** (1997). *Demetria terragena* gen. nov., sp. nov., a new genus of actinomycetes isolated from compost soil. *Int J Syst Bacteriol* 47:1129-1133.
94. **Gryta A., Frąc M., Oszust K.** (2014). The application of the Biolog EcoPlate approach in ecotoxicological evaluation of dairy sewage sludge. *Appl Biochem Biotech* 174:1434-1443.
95. **Gurevich A., Saveliev V., Vyahhi N., Tesler G.** (2013). QUASt: quality assessment tool for genome assemblies. *Bioinformatics* 29:1072–1075.
96. **Haggard K. G., Geiger N. S., Hayes P. M., Milligan A. J.** (2013). Suppression of cyanobacterial growth of *Aphanizomenon flos-aquae* by vascular plant decomposition products in Upper Klamath Lake, Oregon. *Lake and Reservoir Management* 29:13-22.
97. **Halmos L.** (2014). Magyarország tengerei, a szikes tavak. *Természet Világa* 145.

98. **Halpern M, Senderovich Y., Snir S.** (2007). *Rheinheimera chironomi* sp. nov., isolated from a chironomid (Diptera; Chironomidae) egg mass. *Int J Syst Evol Microbiol* 57:1872-1875.
99. **Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D.** (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4:9.
100. **Harker M., Hirschberg J., Oren A.** (1998). *Paracoccus marcusii* sp. nov., an orange gram-negative coccus. *Int J Syst Evol Microbiol* 48:543-548.
101. **Harper D. M., Childress R. B., Harper M. M., Boar R. R., Hickley P., Mills S. C., Otieno N., Drane T., Vareschi E., Nasirwa O., Mwatha W. E., Darlington J. P. E. C., Escute-Gasulla X.** (2003). Aquatic biodiversity and saline lakes: lake Bogoria National Reserve, Kenya. *Aquatic Biodiversity* 259-276. Springer, Dordrecht.
102. **Harvey E. T., Kratzer S., Andersson A.** (2015). Relationships between colored dissolved organic matter and dissolved organic carbon in different coastal gradients of the Baltic Sea. *Ambio* 44:392-401.
103. **Hatayama K., Esaki K., Ide T.** (2013). *Cellulomonas soli* sp. nov. and *Cellulomonas oligotrophica* sp. nov., isolated from soil. *Int J Syst Evol Microbiol* 63:60-65.
104. **Hedlund B. P.** (2010). Phylum X. Verrucomicrobia phyl. nov. In: Krieg NR, Staley JT, Brown DR, Hedlund BP, Paster BJ (editors). *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*, 4, 2nd edn. New York: Springer pp. 795–841.
105. **Hedlund B. P., Gosink J. J., Staley J. T.** (1996). Phylogeny of *Prostheco bacter*, the fusiform caulobacters: members of a recently discovered division of the bacteria. *Int J Syst Bacteriol* 46:960–966.
106. **Hempel M., Grossart H. P., Gross E. M.** (2009). Community composition of bacterial biofilms on two submerged macrophytes and an artificial substrate in a pre-alpine lake. *Aquat Microb Ecol* 58:79 –94.
107. **Herlemann D. P., 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.
108. **Hessen D. O., Tranvik L. J.** (1998). Aquatic Humic Substances: Ecology and Biochemistry. Berlin: Springer.
109. **Hollibaugh J. T., Wong P. S., Bano N., Pak S. K., Prager E. M., Orrego C.** (2001). Stratification of microbial assemblages in Mono Lake, California, and response to a mixing event. *Hydrobiologia* 466:45-60.
110. **Hugh R., Leifson E.** (1953). The taxonomic significance of fermentative versus oxidative metabolism of carbohydrates by Gram negative bacteria. *J Bacteriol* 66:24-26.

111. **Humayoun S. B., Bano N., Hollibaugh J. T.** (2003). Depth distribution of microbial diversity in Mono Lake, a meromictic soda lake in California. *Appl Environ Microbiol* 69:1030-1042.
112. **Huss V. A. R., Festl H., Schleifer K. H.** (1983). Studies on the spectrophotometric determination of DNA hybridization from renaturation rates. *Syst Appl Microbiol* 4:184-192.
113. **Imai I.** (1987) Size distribution, number and biomass of bacteria in intertidal sediments and seawater of Ohmi Bay, Japan. *Bulletin Japan Soc Microbial Ecol* 2:1-11.
114. **Jezbera J., Jezberova J., Koll U., Horňák K., Šimek K., Hahn M. W.** (2012). Contrasting trends in distribution of four major planktonic betaproteobacterial groups along a pH gradient of epilimnion of 72 freshwater habitats. *FEMS Microbiol Ecol* 81:467–79.
115. **Jezberová J., Jezbera J., Brandt U., Lindström E. S., Langenheder S., Hahn M. W.** (2010). Ubiquity of *Polynucleobacter necessarius* ssp. *asymbioticus* in lentic freshwater habitats of a heterogenous 2000 km² area. *Environ Microbiol* 12:658-669.
116. **Jiang H. C., Dong H. L., Yu B. S., Liu X., Li Y., Ji S., Zhang C. L.** (2007). Microbial response to salinity change in Lake Chaka a hypersaline lake on Tibetan plateau. *Environ Microbiol* 9:2603–2621.
117. **Jones B. E., Grant W. D., Duckworth A. W., Owenson G. G.** (1998). Microbial diversity of soda lakes. *Extremophiles* 3:191-200.
118. **Jorgensen B. B., Revsbech N. P.** (1983). Colorless sulfur bacteria, *Beggiatoa* spp. and *Thiovulum* spp., in O₂ and H₂S microgradients. *Appl Environ Microbiol* 45:1261-1270.
119. **Joshi A. A., Kanekar P. P., Kelkar A. S., Shouche Y. S., Vani A. A., Borgave S. B., Sarnaik S. S.** (2008). Cultivable bacterial diversity of alkaline Lonar Lake, India. *Microb Ecol* 55:163-172.
120. **Kalwasińska A., Deja-Sikora E., Szabó A., Krawiec A., Felföldi T., Swiontek Brzezinska M., Walczak M.** (2019). Microbial communities of low temperature, saline groundwater used for therapeutical purposes in North Poland. *Geomicrobiol J* 36:212-223.
121. **Kalwasińska A., Felföldi T., Walczak M., Kosobucki P.** (2015). Physiology and molecular phylogeny of bacteria isolated from alkaline distillery lime. *Pol J Microbiol* 64:369-377.
122. **Kannan L., Wheeler W. C.** (2012). Maximum parsimony on phylogenetic networks. *Algorithms for Molecular Biol* 7:9.
123. **Károlyi Z.** (1955). A Hanság és a Fertő tó rendezési kérdéseinek fejlődése. *Vizügyi Közlemények* 3-4:291-332.

124. **Kasalický V., Jezbera J., Šimek K., Hahn M. W.** (2010). *Limnohabitans planktonicus* sp. nov., and *Limnohabitans parvus* sp. nov., two novel planktonic Betaproteobacteria isolated from a freshwater reservoir. *Int J Syst Evol Microbiol* 60:2710-2714.
125. **Kato S., Haruta S., Cui Z. J., Ishii M., Igarashi Y.** (2004). Effective cellulose degradation by a mixed-culture system composed of a cellulolytic *Clostridium* and aerobic non-cellulolytic bacteria. *FEMS Microbiol Ecol* 51:133-142.
126. **Kéki Zs., Grébner K., Bohus V., Márialigeti K., Tóth E.** (2013). Application of special oligotrophic media for cultivation of bacterial communities originated from ultrapure water. *Acta Microbiol Immunol* 60:345-357.
127. **Kim B. R., Shin J., Guevarra R. B., Lee J. H., Kim D. W., Seol K. H., Lee J. H., Kim H. B., Isaacson R. E.** (2017). Deciphering diversity indices for a better understanding of microbial communities. *J Microbiol Biotechnol* 27:2089-2093.
128. **Kimura M.** (1980). A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *J Molecular Evolution* 16:111-120.
129. **Kirschner A. K., Schlesinger J., Farnleitner A. H., Hornek R., Süß B., Golda B., Herzig A., Reitner B.** (2008). Rapid growth of planktonic *Vibrio cholerae* non-O1/non-O139 strains in a large alkaline lake in Austria: dependence on temperature and dissolved organic carbon quality. *Appl Environ Microbiol* 74:2004-2015.
130. **Kirschner A.K., Eiler A., Zechmeister T.C., Velimirov B., Herzig A., Mach R., Farnleitner A.H.** (2002). Extremely productive microbial communities in shallow saline pools respond immediately to changing meteorological conditions. *Environ Microbiol* 4:546-555.
131. **Klüpfel L., Piepenbrock A., Kappler A., Sander M.** (2014). Humic substances as fully regenerable electron acceptors in recurrently anoxic environments. *Nature Geoscience* 7:195-200.
132. **Korponai K., Szabó A., Somogyi B., Boros E., Borsodi A. K., Jurecska L., Vörös L., Felföldi T.** (2019). Dual bloom of green algae and purple bacteria in an extremely shallow soda pan. *Extremophiles* 23:467-477.
133. **Korponai K., Szabó A., Somogyi B., Vörös L., Vajna B., Boros E., Felföldi T.** (2016). A planktonikus bakteriális közösségek szezonális alakulása különböző karakterű szikes tavakban. *Hidrológiai Közöny* 96:44-52.
134. **Kovács A., Istvánovics V.** (1994). A víz alá merült makrofitonok szerepe a Kis-Balaton II. ütemének foszfor forgalmában [The role of submerged macrophytes in the phosphorous cycle of Kis-Balaton II.], MHT XII. Siófok: Országos Vándorgyűlése I. kötet.

135. **Kovács G., Burghardt J., Pradella S., Schumann P., Stackebrandt E., Máriaiget K.** (1999). *Kocuria palustris* sp. nov. and *Kocuria rhizophila* sp. nov., isolated from the rhizoplane of the narrow-leaved cattail (*Typha angustifolia*). *Int J Syst Evol Microbiol* 49:167-173.
136. **Krett G., Palatinszky M.** (2009). A polyphasic study on the species diversity of the sediment microbiota of Lake Hévíz. *Acta Microbiol Immunol* 56:339-355.
137. **Krett G., Vágány V., Makk J., Jáger K., Reskóné M., Máriaiget K., Borsodi A.** (2013). Phylogenetic diversity of bacterial communities inhabiting the sediment of Lake Hévíz—A comparison of cultivation and cloning. *Acta Microbiol Immunol* 60:211-235.
138. **Kumar A., Bajaj A., Kumar R. M., Kaur G., Kaur N., Singh N. K., Manickam N., Mayilraj S.** (2015). Taxonomic description and genome sequence of *Rheinheimera mesophila* sp. nov., isolated from an industrial waste site. *Int J Syst Evol Microbiol* 65:3666-3673.
139. **Kunin V., Engelbrektson A., Ochman H., Hugenholtz P.** (2010). Wrinkles in the rare biosphere: pyrosequencing errors can lead to artificial inflation of diversity estimates. *Environ Microbiol* 12:118–123.
140. **Kurdi P., Borsodi A.** (1995). A Fertő-tó nádasok övezte belső tavi planktonikus baktériumközösségeinek numerikus analízise. *Hidrológiai Közlöny* 75:238-244.
141. **Kwon K. K., Je J. G.** (2002). Preliminary studies on the relationship between reed and bacterial communities in the salt marsh environment of Namyang Bay, Korea. *Ocean and Polar Research* 24:47-53.
142. **Lalbahadur T.** (2005). Characterisation of the microbial communities present in an anaerobic baffled reactor utilising molecular techniques (Doctoral dissertation).
143. **Larkin J. M., Williams P. M.** (1978). *Runella slithyformis* gen. nov., sp. nov., a curved, nonflexible, pink bacterium. *Int J Syst Bacteriol* 28: 32–36.
144. **Lee I., Chalita M., Ha S. M., Na S. I., Yoon S. H., Chun J.** (2017) ContEst16S: an algorithm that identifies contaminated prokaryotic genomes using 16S RNA gene sequences. *Int J Syst Evol Microbiol* 67:2053–2057.
145. **Lee J., Park B., Woo S. G., Lee J., Park J.** (2014). *Prostheco bacter algae* sp. nov., isolated from activated sludge using algal metabolites. *Int J Syst Evol Microbiol* 64:663–667.
146. **Lee Y. M., Hwang K., Lee J. I., Mincheol K., Hwang C. Y., Noh H. J., Choi H., Lee H. K., Chun J., Hong S. G., Shin S. C.** (2018). Genomic insight into the predominance of candidate phylum Atribacteria JS1 lineage in marine sediments. *Frontiers Microbiol* 9:2909.

147. **Li J., Zhang J., Liu L., Fan Y., Li L., Yang Y., Lu Z., Zhang X.** (2015). Annual periodicity in planktonic bacterial and archaeal community composition of eutrophic Lake Taihu. *Sci Reports* 5:1-14.
148. **Lin X., Handley K. M., Gilbert J. A., Kostka J. E.** (2015). Metabolic potential of fatty acid oxidation and anaerobic respiration by abundant members of Thaumarchaeota and Thermoplasmata in deep anoxic peat. *ISME J* 9:2740-2744.
149. **Lindh M. V., Lefébure R., Degerman R., Lundin D., Andersson A., Pinhassi J.** (2015b). Consequences of increased terrestrial dissolved organic matter and temperature on bacterioplankton community composition during a Baltic Sea mesocosm experiment. *Ambio* 44:402- 412.
150. **Lindh M. V., Sjöstedt J., Andersson A. F., Baltar F., Hugerth L. W., Lundin D., Muthusamy S., Legrand C., Pinhassi J.** (2015a). Disentangling seasonal bacterioplankton population dynamics by high-frequency sampling. *Environ Microbiol* 17:2459-2476.
151. **Liu Q. M., Im W. T., Lee M., Yang D. C., Lee S. T.** (2006). *Dyadobacter ginsengisoli* sp. nov., isolated from soil of a ginseng field. *Int J Syst Evol Microbiol* 56:1939–1944.
152. **Liu Y., Yao T., Jiao N., Zhu L., Hu A., Liu X., Gao J., Chen Z. Q.** (2013). Salinity impact on bacterial community composition in five high-altitude lakes from the Tibetan Plateau, Western China. *Geomicrobiol J* 30:462- 469.
153. **Lloyd K. G., Schreiber L., Petersen D. G., Kjeldsen K. U., Lever M. A., Steen A. D., Stepanauskas R., Richter M., Kleindienst S., Lenk S., Schramm A., Jorgensen B. B.** (2013). Predominant Archaea in marine sediments degrade detrital proteins. *Nature* 496:215–218.
154. **Lozupone C. A., Knight R.** (2007). Global patterns in bacterial diversity. *Proc Nat Acad Sci* 104:11436-11440.
155. **Lu S., Lee J. R., Ryu S. H., Chung B. S., Choe W. S., Jeon C. O.** (2007). *Runella defluvii* sp. nov., isolated from a domestic wastewater treatment plant. *Int J Syst Evol Microbiol* 57:2600–2603.
156. **Ludwig W., Euzéby J., Whitman W. B.** (2011). Taxonomic outlines of the phyla Bacteroidetes, Spirochaetes, Tenericutes (Mollicutes), Acidobacteria, Fibrobacteres, Fusobacteria, Dictyoglomi, Gemmatimonadetes, Lentisphaerae, Verrucomicrobia, Chlamydiae, and Planctomycetes. In: Whitman W (editor). *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*, 4, 2nd edn. Baltimore: Williams & Wilkins pp. 21–24.

157. **Luo W., Kotut K., Krienitz, L.** (2013). Hidden diversity of eukaryotic plankton in the soda lake Nakuru, Kenya, during a phase of low salinity revealed by a SSU rRNA gene clone library. *Hydrobiologia*, 702:95-103.
158. **Lyu Z., Shao N., Akinyemi T., Whitman W. B.** (2018). Methanogenesis. *Current Biology* 28:727-732.
159. **Ma Y., Zhang W., Xue Y., Zhou P., Ventosa A., Grant W. D.** (2004). Bacterial diversity of the Inner Mongolian Baer Soda Lake as revealed by 16S rRNA gene sequence analyses. *Extremophiles* 8:45-51.
160. **Martinez-Garcia M., Swan B. K., Poulton N. J., Gomez M. L., Masland D., Sieracki M. E., Stepanauskas R.** (2012). High-throughput single-cell sequencing identifies photoheterotrophs and chemoautotrophs in freshwater bacterioplankton. *ISME J* 6:113–123.
161. **Masin M., Nedoma J., Pechar L., Koblížek, M.** (2008). Distribution of aerobic anoxygenic phototrophs in temperate freshwater systems. *Environ Microbiol* 10:1988–1996.
162. **McBride M. J.** (2014). The family Flavobacteriaceae. *The Prokaryotes*, Springer Berlin Heidelberg 4th ed. pp. 643-676.
163. **McBride M. J., Liu W., Lu X., Zhu Y., Zhang W.** (2014). The family *Cytophagaceae*. In: Rosenberg E., DeLong E. F., Sand L. and Stackebrandt E. (editors). *The Prokaryote, Prokaryotic Biology and Symbiotic Associations*, 4th ed. pp. 577–593.
164. **Menéndez E., Ramírez-Bahena M. H., Fabryová A., Igual J. M., Benada O., Mateos P. F., Peix A., Kolarik M., García-Fraile P.** (2015). *Pseudomonas coleopterorum* sp. nov., a cellulase-producing bacterium isolated from the bark beetle *Hylesinus fraxini*. *Int J Syst Evol Microbiol* 65:2852-2858.
165. **Mentes A.** (2019). Bomló növényi anyagok dominálta sekély tavak összehasonlító mikrobiológiai elemzése. Doktori értekezés, Mikrobiológiai Tanszék, Eötvös Loránd Tudományegyetem.
166. **Mentes A., Szabó A., Somogyi B., Vajna B., Tugyi N., Csitári B., Vörös L., Felföldi T.** (2017). Differences in planktonic microbial communities associated with three types of macrophyte stands in a shallow lake. *FEMS Microbiol Ecol* 94:1-12.
167. **Mesbah N. M., Abou-El-Ela S. H., Wiegel J.** (2007). Novel and unexpected prokaryotic diversity in water and sediments of the alkaline, hypersaline lakes of the Wadi an Natrun. Egypt. *Microbial Ecol* 54:598–616.
168. **Micsinai A., Borsodi A. K., Csengeri V., Horváth A., Oravec O., Nikolausz M., Reskóné N. M., Márialigeti K.** (2003). Rhizome-associated bacterial communities of healthy and declining reed stands in Lake Velencei, Hungary. *Hydrobiologia* 506:707-713.

169. **Minnikin D. E., Collins M. D., Goodfellow M.** (1979). Fatty acid and polar lipid composition in the classification of *Cellulomonas*, *Oerskovia* and related taxa. *J Appl Bacteriol* 47:87-95.
170. **Moran M. A., Hodson R. E.** (1990). Bacterial production on humic and nonhumic components of dissolved organic carbon. *Limnol Oceanogr* 35:1744-1756.
171. **Mwirichia R., Cousin S., Muigai A. W., Boga H. I., Stackebrandt E.** (2011). Bacterial diversity in the haloalkaline Lake Elmenteita, Kenya. *Curr Microbiol* 62:209-221.
172. **Mwirichia R., Muigai A. W., Tindall B., Boga H. I., Stackebrandt E.** (2010). Isolation and characterization of bacteria from the haloalkaline Lake Elmenteita, Kenya. *Extremophiles* 14:339-348.
173. **Na H., Kim O. S., Yoon S. H., Kim Y., Chun J.** (2011). Comparative approach to capture bacterial diversity of coastal waters. *J Microbiol* 49:729-740.
174. **Newton R. J., Jones S. E., Eiler A., McMahon K. D., Bertilsson S.** (2011) A guide to the natural history of freshwater lake bacteria. *Microbiol Mol Biol Rev* 75:14-19.
175. **Okeke B. C., Lu J.** (2011). Characterization of a defined cellulolytic and xylanolytic bacterial consortium for bioprocessing of cellulose and hemicelluloses. *Appl Biochem Biotechnol* 163:869-881.
176. **Oksanen J., Blanchet F. G., Kindt R., Legendre P., Minchin P. R., O'hara R. B., Wagner H.** (2017). Vegan: community ecology package. R package.
177. **Orlygsson J., Kristjansson J. K.** (2014). The family Hydrogenophilaceae. *The Prokaryotes*, Springer Berlin Heidelberg pp. 859-868.
178. **Otsuka S., Suenaga T., Vu H. T., Ueda H., Yokota A., Senoo K.** (2013b). *Brevifollis gellanilyticus* gen. nov., sp. nov., a gellan-gum- degrading bacterium of the phylum Verrucomicrobia. *Int J Syst Evol Microbiol* 63:3075–3078.
179. **Otsuka S., Ueda H., Suenaga T., Uchino Y., Hamada M., Yokota A., Senoo K.** (2013a). *Roseimicrobium gellanilyticum* gen. nov., sp. nov., a new member of the class Verrucomicrobiae. *Int J Syst Evol Microbiol* 63:1982-1986.
180. **Padisák J.** (1981). Seasonal changes of phytoplankton communities in the Hungarian part of Lake Fertő. *BFB-BERICHT* 42:39-50.
181. **Padisák J.** (1983). A comparison between the phytoplankton of some brown-water lakes enclosed with reed-belt in the Hungarian part of Lake Fertő. *BFB-BERICHT* 47:133-155.
182. **Padisák J.** (1988). The algal flora and phytoplankton biomass of the Hungarian part of Lake Fertő II.: Southern open bays. *BFB-Bericht* 68:145-157.

183. **Padisák J.** (1993a). Species composition, spatial distribution, and the seasonal and interannual dynamics of phytoplankton in brown-water lakes enclosed with reed-belts (Neusiedlersee/Fertő Austria/Hungary). *BFB-BERICHT* 79:13-29.
184. **Padisák J.** (1993b). Dynamics of phytoplankton in brown-water lakes enclosed with reed-belts (Fertő/Neusiedlersee; Hungary/Austria). *Verh Internat Verein Limnol* 25:675-679.
185. **Padisák J., Dokulil M.** (1991). A planktonikus diatómák mennyiségének szezonális és hosszú távú (1968–1990) változásai a Fertőben (Ausztria/Magyarország). *Bot Közl* 78(Suppl):77-85.
186. **Pang S., Zhang S., Lv X., Han B., Liu K., Qiu C., Wang C., Wang P., Toland H., He Z.** (2016). Characterization of bacterial community in biofilm and sediments of wetlands dominated by aquatic macrophytes. *Ecological Engineering* 97:242-250.
187. **Pannonhalmi M.** (1999). A Fertő tó vízgazdálkodása. *Vízügyi Közlemények* 81:277-294.
188. **Pannonhalmi M., Sütő L.** (2007). A Fertő múltja, jelene és jövője. *Édukovizig* 1-53.
189. **Pernthaler J.** (2013). Freshwater microbial communities. *The Prokaryotes, Prokaryotic Communities and Ecophysiology* 97-112.
190. **Pfandl K., Boenigk J.** (2006). Stuck in the mud: suspended sediments as a key issue for survival of chrysoomonad flagellates. *Aquat Microb Ecol* 45:89–99.
191. **Phillips K., Zaidan F., Elizondo O. R., Lowe K. L.** (2012). Phenotypic characterization and 16S rDNA identification of culturable non-obligate halophilic bacterial communities from a hypersaline lake, La Sal del Rey, in extreme South Texas (USA). *Aquatic Biosystems* 8:5.
192. **Pinczés E.** (1995). A Fertő-tó természet-és környezetbarát szabályozása. *Hidrológiai Közlöny* 75:233-237.
193. **Pitt A., Schmidt J., Koll U., Hahn M. W.** (2019). *Aquirufa antheringensis* gen. nov., sp. nov. and *Aquirufa nivalisilvae* sp. nov., representing a new genus of widespread freshwater bacteria. *Int J Syst Evol Microbiol* 69:2739-2749.
194. **Pretzer C., Druzhinina I. S., Amaro C., Benediktsdóttir E., Hedenstrom I., Hervio-Heath D., Huhulescu S., Schets F. M., Farnleitner A. H., Kirschner A. K. T.** (2017). High genetic diversity of *Vibrio cholerae* in the European lake Neusiedler See is associated with intensive recombination in the reed habitat and the long-distance transfer of strains. *Environ Microbiol* 19:328-344.
195. **Puspita I. D., Kamagata Y., Tanaka M., Asano K., Nakatsu C. H.** (2012). Are uncultivated bacteria really uncultivable? *Microbes Environ* 27:356-366.

196. **Quast C., Pruesse E., Yilmaz P., Gerken J., Schweer T., Yarza P., Peplies J., Glöckner F. O.** (2013). The Silva ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools. *Nucleic Acids Res* 41:D590–D596.
197. **Rahman M. A., Halfar J.** (2014). First evidence of chitin in calcified coralline algae: new insights into the calcification process of *Clathromorphum compactum*. *Scientific Reports* 4:6162.
198. **Ramette A., Frapolli M., Fischer-Le Saux M., Gruffaz C., Meyer J. M., Défago G., Sutra L., Moëgne-Loccoz Y.** (2011). *Pseudomonas protegens* sp. nov., widespread plant-protecting bacteria producing the biocontrol compounds 2, 4-diacetylphloroglucinol and pyoluteorin. *Syst Applied Microbiol* 34:180-188.
199. **Raven J. A.** (1998). The twelfth Transley lecture. Small is beautiful: the picophytoplankton. *Funct Ecol* 12:503-513.
200. **Reasoner D. J., Geldreich E. E.** (1985). A new medium for the enumeration and subculture of bacteria from potable water. *Appl Environ Microbiol* 49:1–7.
201. **Reddy G. S., Garcia-Pichel F.** (2005). *Dyadobacter crusticola* sp. nov., from biological soil crusts in the Colorado Plateau, USA and an emended description of the genus *Dyadobacter* Chelius and Triplett 2000. *Int J Syst Evol Microbiol* 55:1295–1299.
202. **Rees H. C., Grant W. D., Jones B. E., Heaphy S.** (2004). Diversity of Kenyan soda lake alkaliphiles assessed by molecular methods. *Extremophiles* 8:63-71.
203. **Reichenbach H.** (1992). The order *Cytophagales*. In: Balows A, Trüper HG, Dworkin M, Harder W, Schleifer KH *et al.* (editors). *The Prokaryotes*, 2nd ed, vol. 4. New York: Springer pp. 3631–3675.
204. **Reitner B., Herndl G. J., Herzig A.** (1997a). Role of ultraviolet-B radiation on photochemical and microbial oxygen consumption in a humic-rich shallow lake. *Limnology Oceanogr* 42:950-960.
205. **Reitner B., Herzig A., Herndl G. J.** (1997b). Microbial activity under the ice cover of the shallow Neusiedler See (Austria, Central Europe). *Hydrobiologia* 357:173-184.
206. **Reitner B., Herzig A., Herndl G. J.** (1999). Dynamics in bacterioplankton production in a shallow, temperate lake (Lake Neusiedl, Austria): evidence for dependence on macrophyte production rather than on phytoplankton. *Aquatic Microbial Ecol* 19:245-254.
207. **Riemann L., Azam F.** (2002). Widespread N-acetyl-D-glucosamine uptake among pelagic marine bacteria and its ecological implications. *Appl Environ Microbiol* 68:5554-5562.
208. **Rinke C., Schwientek P., Sczyrba A. Ivanova N. N., Anderson I. J., Cheng J. F., Darling A., Malfatti S., Swan B. K., Giess E. A., Dodsworth J. A., Hedlund B. P., Tsiamis**

- G., Sievert S. M., Liu W. T., Eisen J. A., Hallam S. J., Kyrpides N. C., Stepanauskas R., Rubin E. M., Hugenholtz P., Woyke T.** (2013). Insights into the phylogeny and coding potential of microbial dark matter. *Nature* 499:431-437.
209. **Rios-Del Toro E. E., Valenzuela E. I., López-Lozano N. E., Cortés-Martínez M. G., Sánchez-Rodríguez M. A., Calvario—Martínez O., Sánchez-Carrillo S., Cervantes F. J.** (2018). Anaerobic ammonium oxidation linked to sulfate and ferric iron reduction fuels nitrogen loss in marine sediments. *Biodegradation* 29:429-442.
210. **Rowe R., Todd R., Waide J.** (1977). Microtechnique for most-probable-number analysis. *Appl Env Microbiol* 33:675-680.
211. **Rusznayk A., Vladár P., Szabó G., Márialigeti K., Borsodi A. K.** (2008). Phylogenetic and metabolic bacterial diversity of *Phragmites australis* periphyton communities in two Hungarian soda ponds. *Extremophiles* 12:763-773.
212. **Ryu S. H., Chung B. S., Park M., Lee S. S., Lee S. S., Jeon C. O.** (2008). *Rheinheimera soli* sp. nov., a gammaproteobacterium isolated from soil in Korea. *Int J Syst Evol Microbiol* 58:2271-2274.
213. **Ryu S. H., Nguyen T. T., Park W., Kim C. J., Jeon C. O.** (2006). *Runella limosa* sp. nov., isolated from activated sludge. *Int J Syst Evol Microbiol* 56:2757–2760.
214. **Saitou N., Nei M.** (1987). The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution* 4:406-425.
215. **Sala M. M., Arin L., Balagué V., Felipe J., Guadayol Ò., Vaqué D.** (2005). Functional diversity of bacterioplankton assemblages in western Antarctic seawaters during late spring. *Marine Ecol Progress Series* 292:13-21.
216. **Sala M. M., Estrada M., Gasol J. M.** (2006). Seasonal changes in the functional diversity of bacterioplankton in contrasting coastal environments of the NW Mediterranean. *Aquatic Microbial Ecol* 44:1-9.
217. **Sala M. M., Güde H.** (2004). Ecto enzymatic activities and heterotrophic bacteria decomposing detritus. *Archiv für Hydrobiologie* 160:289-303.
218. **Salcher M. M., Andrei A. Ş., Bulzu P. A., Keresztes Z. G., Banciu H. L., Ghai R.** (2019). Visualization of Loki-and Heimdallarchaeia (Asgardarchaeota) by fluorescence in situ hybridization and catalyzed reporter deposition (CARD-FISH). *bioRxiv* 580431.
219. **Salcher M. M., Pernthaler J., Posch T.** (2011). Seasonal bloom dynamics and ecophysiology of the freshwater sister clade of SAR11 bacteria ‘that rule the waves’(LD12). *ISME J* 5:1242-1252.

220. **Salve P. R., Lohkare H., Gobre T., Bodhe G., Krupadam R. J., Ramteke D. S., Wate, S. R.** (2012). Characterization of chromophoric dissolved organic matter (CDOM) in rainwater using fluorescence spectrophotometry. *Bulletin Environ Contamin Toxicol* 88:215-218.
221. **Sanders E. R.** (2012). Aseptic laboratory techniques: plating methods. *J Visualized Exp* 1:1-18.
222. **Schauer S., Jakwerth S., Bliem R., Baudart J., Lebaron P., Huhulescu S., Kundi M., Herzig A., Farnleitner A. H., Sommer R., Kirschner A.** (2015). Dynamics of *Vibrio cholerae* abundance in Austrian saline lakes, assessed with quantitative solid-phase cytometry. *Environ Microbiol* 17:4366-4378.
223. **Schiaffino M. R., Sánchez M. L., Gereá M., Unrein F., Balagué V., Gasol J. M., Izaguirre I.** (2016). Distribution patterns of the abundance of major bacterial and archaeal groups in Patagonian lakes. *J Plankt Res* 38:64-82.
224. **Schlesner H.** (1987). *Verrucomicrobium spinosum* gen. nov., sp. nov.: a fimbriated prosthecate bacterium. *System Appl Microbiol* 10:54-56.
225. **Schlesner H., Jenkins C., Staley J. T.** (2006). The phylum Verrucomicrobia: a phylogenetically heterogenous bacterial group. *The Prokaryotes*, Springer, New York pp. 881-896.
226. **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 Microb* 75:7537-7541.
227. **Schulten H. R.** (1995). The three-dimensional structure of humic substances and soil organic matter studied by computational analytical chemistry. *Fres J Analyt Chem* 351:62-73.
228. **Schwarz J. I., Eckert W., Conrad R.** (2007). Community structure of Archaea and Bacteria in a profundal lake sediment Lake Kinneret (Israel). *Syst Appl Microbiol* 30:239-254.
229. **Shen L., Liu Y., Yao T., Wang N., Xu B., Jiao N., Liu H., Zhou Y., Liu X., Wang Y.** (2013). *Dyadobacter tibetensis* sp. nov., isolated from glacial ice core. *Int J Syst Evol Microbiol* 63:3636-3639.
230. **Sheu S. Y., Chen Y. S., Shiau Y. W., Chen W. M.** (2013). *Fluviimonas pallidilutea* gen. nov., sp. nov., a new member of the family *Cytophagaceae* isolated from a freshwater river. *Int J Syst Evol Microbiol* 63:3861-3867.

231. **Sheu S. Y., Chen Z. H., Young C. C., Chen W. M.** (2016). *Rhizobium ipomoeae* sp. nov., isolated from a water convolvulus field. *Int J Syst Evol Microbiol* 66:1633-1640.
232. **Sierra G.** (1957). A simple method for the detection of lipolytic activity of microorganisms and some observations on the influence of the contact between cells and fatty substrates. *Antonie van Leeuwenhoek* 23:15-22.
233. **Sigee D. C.** (2005). Freshwater microbiology: biodiversity and dynamic interactions of microorganisms in the aquatic environment. John Wiley & Sons, Ltd.
234. **Singh R. S., Thakur S. R., Bansal P.** (2015). Algal lectins as promising biomolecules for biomedical research. *Critical Reviews in Microbiol* 41:77-88.
235. **Sittig M., Schlesner H.** (1993). Chemotaxonomic investigation of various prosthecate and/or budding bacteria. *Syst Appl Microbiol* 16:92–103.
236. **Smibert R. M., Krieg N. R.** (1994). Phenotypic characterization. In *Methods for General and Molecular Bacteriology*, 607-654. Edited by P. Gerhardt, R. G. E. Murray, W. A. Wood & N. R. Krieg. Washington, DC: American Society for Microbiology.
237. **Smolders A. J. P., Vergeer L. H. T., van der Velde G., Roelofs J. G. M.** (2000). Phenolic contents of submerged, emergent and floating leaves of aquatic and semi-aquatic macrophyte species: why do they differ? *Oikos* 91:307–310.
238. **Somogyi B., Felföldi T., Dinka M., Vörös L.** (2010). Periodic picophytoplankton predominance in a large, shallow alkaline lake (Lake Fertő, Neusiedlersee). *Annales de Limnologie-International J Limn* 46:9-19.
239. **Somogyi B., Felföldi T., V.-Balogh K., Boros E., Pálffy K., Vörös L.** (2016). The role and composition of winter picoeukaryotic assemblages in shallow Central European great lakes. *J Great Lakes Res* 42:1420-1431.
240. **Somogyi B., Herzig A., Németh B., Vörös L.** (2011). Szervetlen lebegőanyagok hatása sekély tavak fitoplankton struktúrájára (különös tekintettel a pikoplanktonra). *Hidrológiai Közlöny* 91:72-74.
241. **Sorokin D. Y., Berben T., Melton E. D., Overmars L., Vavourakis C. D., Muyzer G.** (2014). Microbial diversity and biogeochemical cycling in soda lakes. *Extremophiles* 18:791-809.
242. **Sorokin D. Y., Gorlenko V. M., Namsaraev B. B., Namsaraev Z. B., Lysenko A. M., Eshinimaev B. T., Khmelenina V. N., Trotsenko Y. A., Kuenen J. G.** (2004). Prokaryotic communities of the north-eastern Mongolian soda lakes. *Hydrobiologia* 522:235-248.
243. **Sorokin D. Y., Kuenen J. G.** (2005). Chemolithotrophic haloalkaliphiles from soda lakes. *FEMS Microbiol Ecol* 52:287–295.

244. **Soni A., Dahiya P.** (2015). Screening of phytochemicals and antimicrobial potential of extracts of *Vetiver zizanoides* and *Phragmites karka* against clinical isolates. *Int J Appl Pharm* 7:22-24.
245. **Sousa F. L., Neukirchen S., Allen J. F., Lane N., Martin W. F.** (2016). Lokiarchaeon is hydrogen dependent. *Nat Microbiol* 1:1–3.
246. **Staley J. T., Bont J. A., Jonge K.** (1976). *Prostheco bacter fusiformis* nov. gen. et sp., the fusiform caulobacter. *Antonie van Leeuwenhoek* 42:333–342.
247. **Stanier R. Y.** (1940). Studies on the cytophagas. *J Bacteriol* 40:619–635.
248. **Stead D. E., Sellwood J. E., Wilson J., Viney I.** (1992). Evaluation of a commercial microbial identification system based on fatty acid profiles for rapid, accurate identification of plant pathogenic bacteria. *J Appl Microbiol* 72, 315-321.
249. **Stepanauskas R., Farjalla V. F., Tranvik L. J., Svensson J. M., Esteves F. A., Granéli W.** (2000). Bioavailability and sources of DOC and DON in macrophyte stands of a tropical coastal lake. *Hydrobiol* 436:241-248.
250. **Stepanauskas R., Moran M. A., Bergamaschi B. A., Hollibaugh J. T.** (2003). Covariance of bacterioplankton composition and environmental variables in a temperate delta system. *Aquatic Microb Ecol* 31:85-98.
251. **Stomp M., Huisman J., Stal L.J., Matthijs H.C.P.** (2007). Colorful niches of phototrophic microorganisms shaped by vibrations of the water molecule. *ISME J* 1:271–282
252. **Swan B. K., Ehrhardt C. J., Reifel K. M., Moreno L. I., Valentine D. L.** (2010). Archaeal and bacterial communities respond differently to environmental gradients in anoxic sediments of a California hypersaline lake, the Salton Sea. *Appl Environ Microbiol* 76:757-768.
253. **Swan B. K., Martinez-Garcia M., Preston C. M., Sczyrba A., Woyke T., Lamy D., Reinthaler T., Poulton N. J., Masland E. D. P., Gomez M. L., Sieracki M. E., DeLong E. F., Herndl G. J., Stepanauskas R.** (2011). Potential for chemolithoautotrophy among ubiquitous bacteria lineages in the dark ocean. *Science* 333:1296–1300.
254. **Swofford D. L., Begle P. D.** (1993). PAUP: phylogenetic analysis using parsimony. *Smithsonian Institution, Laboratory of Molecular Systematics*, Version 3.1. Washington, D.C. pp. 36–37.
255. **Szabó A., Korponai K., Kerepesi Cs., Somogyi B., Vörös L., Bartha D., Márialigeti K., Felföldi T.** (2017). Soda pans of the Pannonian steppe harbor unique bacterial communities adapted to multiple extreme conditions. *Extremophiles* 21:639-649.
256. **Szabó A., Korponai K., Somogyi B., Vajna B., Vörös L., Horváth Zs., Boros E., Szabó-Tugyi N., Márialigeti K., Felföldi T.** (2020). Grazing pressure-induced shift in

planktonic bacterial communities with the dominance of acIII-A1 actinobacterial lineage in soda pans. *Sci Rep* 10:1-12.

257. **Szabó A., Korponai K., Somogyi B., Vörös L., Jurecska L., Márialigeti K., Felföldi T.** (2015). Egy asztatikus szikes-tó planktonikus mikrobaközösségének taxonómiai és funkcionális genomikai analízise. *Hidrológiai Közlöny* 95:73-76.

258. **Szabó-Tugyi N., Vörös L., V.-Balogh K., Botta-Dukát Z., Bernát G., Schmera D., Somogyi B.** (2019). Aerobic anoxygenic phototrophs are highly abundant in hypertrophic and polyhumic waters. *FEMS Microbiol Ecol* 95:1-9.

259. **Szuróczki S., Abbaszade G., Buni D., Bóka K., Schumann P., Neumann-Schaal M., Vajna B., Tóth E.** (2021) *Fertoeibacter niger* gen. nov., sp. nov. a novel alkaliphilic bacterium of the family *Rhodobacteraceae*. *Int J Syst Evol Microbiol* 71:004762.

260. **Szuróczki S., Abbaszade G., Szabó A., Bóka K., Schumann P., Tóth E.** (2020). *Phragmitibacter flavus* gen. nov., sp. nov. a new member of the family *Verrucomicrobiaceae*. *Int J Syst Evol Microbiol* 70:2108-2114.

261. **Szuróczki S., Kéki Zs., Káli Sz., Lippai A., Márialigeti K., Tóth E.** (2016). Microbiological investigations on the water of a thermal bath at Budapest. *Acta Microbiol Immunol* 63:229-241.

262. **Szuróczki S., Khayer B., Spröer C., Toumi M., Szabó A., Felföldi T., Schumann P., Tóth, E.** (2019). *Arundinibacter roseus* gen. nov., sp. nov., a new member of the family *Cytophagaceae*. *Int J Syst Evol Microbiol* 69:2076-2081.

263. **Takáts T.** (1987). A Fertő-tó szerkezetéről. *Praenorica Folia Historico – naturaia II* 47-54.

264. **Tamaki H., Sekiguchi Y., Hanada S., Nakamura K., Nomura N., Matsumura M., Kamagata Y.** (2005). Comparative analysis of bacterial diversity in freshwater sediment of a shallow eutrophic lake by molecular and improved cultivation-based techniques. *Appl Environ Microbiol* 71:2162-2169.

265. **Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipski A., Kumar S.** (2013). MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Mol Biol Evol* 30:2725–2729.

266. **Tanaka Y.** (1993). Aerobic cellulolytic bacterialflora associated with decomposing Phragmites leaf litter in a seawater lake. *Hydrobiologia* 263:145–154.

267. **Táncsics A., Kéki Zs., Márialigeti K., Schumann P., Tóth E. M.** (2010). *Siphonobacter aquaeclarae* gen. nov., sp. nov., a novel member of the family 'Flexibacteraceae', phylum Bacteroidetes. *Int J Syst Evol Microbiol* 60:2567–2571.

268. **Tanner M. A., Everett C. L., Coleman W. J., Yang M. M., Youvan D. C.** (2000). Complex microbial communities inhabiting sulfide-rich black mud from marine coastal environments. *Biotechnology et Alia* 8:1-16.
269. **Tao Y., Zhou Y., He X., Hu X., Li D.** (2014). *Pseudomonas chengduensis* sp. nov., isolated from landfill leachate. *Int J Syst Evol Microbiol* 64:95-100.
270. **Tarrand J. J., Gröschel D. H. M.** (1982). Rapid, modified oxidase test for oxidase-variable bacterial isolates. *J Clin Microbiol* 16:772-774
271. **Teske A., Sorensen K. B.** (2007). Uncultured archaea in deep marine subsurface sediments: have we caught them all? *ISME J* 2:3-18.
272. **Thurman E. M.** (1985). Aquatic humic substances. In: *Organic Geochemistry of Natural Waters*. Netherlands: Springer, Dordrecht. pp. 273-361.
273. **Tian M., Zhang R. G., Han L., Zhao X. M., Lv J.** (2015). *Dyadobacter sediminis* sp. nov., isolated from a subterranean sediment sample. *Int J Syst Evol Microbiol* 65:827–832.
274. **Tindall B. J., Rosselló-Móra R., Busse H. J., Ludwig W., Kämpfer P.** (2010). Notes on the characterization of prokaryote strains for taxonomic purposes. *Int J Syst Evol Microbiol* 60:249–266.
275. **Tomonaga Y., Blättler R., Brennwald M. S., Kipfer R.** (2012). Interpreting noble-gas concentrations as proxies for salinity and temperature in the world’s largest soda lake (Lake Van, Turkey). *J Asian Earth Sci* 59:99-107.
276. **Tóth E., Toumi M., Farkas R., Takáts K., Somodi C., Ács É.** (2020). Insight into the hidden bacterial diversity of Lake Balaton, Hungary. *Biologia Futura* 71:383-391.
277. **Tytgat B., Verleyen E., Obbels D., Peeters K., de Wever A., D’hondt S., de Meyer T., van Criekinge W., Vyverman W., Willems A.** (2014). Bacterial diversity assessment in Antarctic terrestrial and aquatic microbial mats: a comparison between bidirectional pyrosequencing and cultivation. *PloS One* 9.
278. **Ulloa O., Canfield D. E., DeLong E. F., Letelier R. M., Stewart F. J.** (2012). Microbial oceanography of anoxic oxygen minimum zones. *Proceed Nat Acad Sci* 109:15996-16003.
279. **Urbach E., Vergin K. L., Young L., Morse A., Larson G. L., Giovannoni S. J.** (2001). Unusual bacterioplankton community structure in ultra-oligotrophic Crater Lake. *Limnol Oceanography* 46:557-572.
280. **V.-Balogh K., Présing M., Vörös L., Tóth N.** (2006). A Study of the decomposition of reed (*Phragmites australis*) as a possible source of aquatic humic substances by measuring the natural abundance of stable carbon isotopes. *Internat Rev Hydrobiol* 91:15-28.

281. **Varga L.** (1962). A Fertő-tó limnológiai sajátosságai. Magyar Hidrológiai Társaság – *Hidrológiai Tájékoztató Különlenyomat* 127-129.
282. **Vartoukian S. R.** (2016). Cultivation strategies for growth of uncultivated bacteria. *J Oral Biosci* 58:143-149.
283. **Vaughn R. H., Mitchell N. B., Levine M.** (1939). The Voges-Proskauer and methyl red reactions in the coli-aerogenes group. *J Am Water Works Assoc* 31:993-1001.
284. **Vuillemin A., Ariztegui D., Leavitt P. R., Bunting L.** (2016). Recording of climate and diagenesis through sedimentary DNA and fossil pigments at Laguna Potrok Aike, Argentina. *Biogeosciences* 13:2475-2492.
285. **Wand H., Laht T., Peters M., Becker P. M., Stottmeister U., Heinaru A.** (1997). Monitoring of biodegradative *Pseudomonas putida* strains in aquatic environments using molecular techniques. *Microbiol Ecol* 33:124-133.
286. **Wang H., Shen Z., Niu J., He Y., Hong Q., Wang Y.** (2010). Functional bacteria as potential indicators of water quality in Three Gorges Reservoir, China. *Environ Monit Assessm* 163:607-617.
287. **Wani A. A., Surakasi V. P., Siddharth J., Raghavan R. G., Patole M. S., Ranade D., Shouche Y. S.** (2006). Molecular analysis of microbial diversity associated with the Lonar soda lake in India: an impact crater in a basalt area. *Res Microbiol* 157:928-937.
288. **Ward-Rainey N., Rainey F. A., Schlesner H., Stackebrandt E.** (1995). Assignment of hitherto unidentified 16S rDNA species to a main line of descent within the domain bacteria. *Microbiology* 141:3247–3250.
289. **Wasmund K., Schreiber L., Lloyd K. G., Petersen D. G., Schramm A., Stepanauskas R., Jorgensen B. B., Adrian L.** (2014). Genome sequencing of a single cell of the widely distributed marine subsurface Dehalococcoidia, phylum Chloroflexi. *Int Syst Microb Ecol J* 8:383-397.
290. **Wayne L. G., Brenner D. J., Colwell R. R., Grimont P. A. D., Kandler O., Krichevsk M. I., Moore L. H., Moore W. E. C., Murray R. G. E., Stackebrandt E., Starr M. P., Trüper H. G.** (1987). Report of the ad hoc committee on reconciliation of approaches to bacterial systematics. *Int J Syst Evol Microbiol* 37:463–464.
291. **Weon H. Y., Kim B. Y., Kwon S. W., Park I. C., Cha I. B., Tindall B. J., Stackebrandt E., Trüper H. G., Go S. J.** (2005). *Leadbetterella byssophila* gen. nov., sp. nov., isolated from cotton-waste composts for the cultivation of oyster mushroom. *Int J Syst Evol Microbiol* 55:2297–2302.
292. **Wetzel RG.** *Limnology: Lake and River Ecosystems*. London: Academic Press, 2001.

293. **Wickham H.** (2009). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag, New York.
294. **Willems A., Busse J., Goor M., Pot B., Falsen E., Jantzen E., Hoste B., Gillis M., Kersters K., Auling G., De Ley J.** (1989). *Hydrogenophaga*, a new genus of hydrogen-oxidizing bacteria that includes *Hydrogenophaga flava* comb. nov. (formerly *Pseudomonas flava*), *Hydrogenophaga palleronii* (formerly *Pseudomonas palleronii*), *Hydrogenophaga pseudoflava* (formerly *Pseudomonas pseudoflava* and “*Pseudomonas carboxydoflava*”), and *Hydrogenophaga taeniospiralis* (formerly *Pseudomonas taeniospiralis*). *Int J Syst Evol Microbiol* 39:319-333.
295. **Wise M. G., McArthur J. V., Shimkets L. J.** (1997). Bacterial diversity of a Carolina bay as determined by 16S rRNA gene analysis: confirmation of novel taxa. *Appl Environ Microbiol* 63:1505-1514.
296. **Wolfram G., Déri L., Zech S.** [Szerk.] (2014). Fertő tó Stratégiai tanulmány – 1. fázis Tanulmány a Magyar - Osztrák Vízügyi Bizottság megbízásából. Bécs – Szombathely, pp. 250.
297. **Wu H., Wang X., He X., Zhang S., Liang R., Shen J.** (2017). Effects of root exudates on denitrifier gene abundance, community structure and activity in a micro-polluted constructed wetland. *Sci Total Environ* 598:697-703.
298. **Wu Q. L., Zwart G., Wu J., Kamst-van Agterveld M. P., Liu S., Hahn M. W.** (2007). Submersed macrophytes play a key role in structuring bacterioplankton community composition in the large, shallow, subtropical Taihu Lake, China. *Environ Microbiol* 9:2765-2774.
299. **Xu H. S., Roberts N., Singleton F. L., Attwell R. W., Grimes D. J., Colwell R. R.** (1982). Survival and viability of nonculturable *Escherichia coli* and *Vibrio cholerae* in the estuarine and marine environment. *Microbial Ecology* 8:313-323.
300. **Yamada T., Sekiguchi Y., Hanada S., Imachi H., Ohashi A., Harada H., Kamagata Y.** (2006). *Anaerolinea thermolimosa* sp. nov., *Levilinea saccharolytica* gen. nov., sp. nov. and *Leptolinea tardivitalis* gen. nov., sp. nov., novel filamentous anaerobes, and description of the new classes Anaerolineae classis nov. and Caldilineae classis nov. in the bacterial phylum Chloroflexi. *Int Syst Microb Ecol J* 56:1331-1340.
301. **Yoon S. H., Ha S. M., Kwon S., Lim J., Kim Y., Seo H., Chun J.** (2017). Introducing EzBioCloud: a taxonomically united database of 16S rRNA gene sequences and whole-genome assemblies. *Int J Syst Evol Microbiol* 67:1613–1617.

302. **Yoshida N., Yagi K., Sato D., Watanabe N., Kuroishi T., Nishimoto K., Yanagida A., Katsuragi T., Kanagawa T., Kurane R., Tani Y.** (2005). Bacterial communities in petroleum oil in stockpiles. *J Biosci Bioeng* 99:143-149.
303. **Youssef N. H., Rinke C., Stepanauskas R., Farag I., Woyke T., Elshahed M. S.** (2015). Insights into the metabolism, lifestyle and putative evolutionary history of the novel archaeal phylum 'Diapherotrites'. *Int Syst Microb Ecol J* 9:447-460.
304. **Youssef N., Steidley B. L., Elshahed M. S.** (2012). Novel high-rank phylogenetic lineages within a sulfur spring (Zodletone Spring, Oklahoma), revealed using a combined pyrosequencing-sanger approach. *Appl Environ Microbiol* 78:2677–2688.
305. **Yumoto I., Yamazaki K., Hishinuma M., Nodasaka Y., Suemori A., Nakajima K., Inoue N., Kawasaki K.** (2001). *Pseudomonas alcaliphila* sp. nov., a novel facultatively psychrophilic alkaliphile isolated from seawater. *Int Syst Microb Ecol J* 51:349-355.
306. **Zeng J., Bian Y., Xing P., Wu Q. L.** (2012). Macrophyte species drive the variation of bacterioplankton community composition in a shallow freshwater lake. *Appl. Environ. Microbiol* 78:177-184.
307. **Zhai X., Piwpuan N., Arias C. A., Headley T., Brix H.** (2013). Can root exudates from emergent wetland plants fuel denitrification in subsurface flow constructed wetland systems? *Ecol Engin* 61:555-563.
308. **Zhang J., Yang Y., Zhao L., Li Y., Xie S., Liu Y.** (2015). Distribution of sediment bacterial and archaeal communities in plateau freshwater lakes. *Appl Microbiol Biotechnol* 99:3291-3302.
309. **Zhang W., Mao W., Xue Y., Ma Y., Zhou P.** (2001). Diversity of alkaliphilic bacteria in Hailer soda lakes, Inner Mongolia Autonomous Region of China. *Biodivers Sci* 9:44-50.
310. **Zhao D., He X., Huang R., Yan W., Yu Z.** (2017). Emergent macrophytes modify the abundance and community composition of ammonia oxidizers in their rhizosphere sediments. *J Basic Microbiol* 57:625-632.
311. **Zhao D. Y., Liu P., Fang C., Sun Y. M., Zeng J., Wang J. Q., Ma T., Xiao Y. H., Wu Q. L.** (2013). Submerged macrophytes modify bacterial community composition in sediments in a large, shallow, freshwater lake. *Canadian J Microbiol* 59:237-244.
312. **Zhao Y., Song K., Wen Z., Li L., Zang S., Shao T., Li S., Du J.** (2016). Seasonal characterization of CDOM for lakes in semiarid regions of Northeast China using excitation–emission matrix fluorescence and parallel factor analysis (EEM–PARAFAC). *Biogeosci* 13:1635-1645.

313. **Zhou M. Y., Chen X. L., Zhao H. L., Dang H. Y., Luan X. W., Zhang X. Y., He H. L., Zhou B. C., Zhang Y. Z.** (2009). Diversity of both the cultivable protease-producing bacteria and their extracellular proteases in the sediments of the South China Sea. *Microb Ecol* 58:582-590.
314. **Zwart G., Crump B. C., Kamst-van Agterveld M. P., Hagen F., Han S. K.** (2002). Typical freshwater bacteria: an analysis of available 16S rRNA gene sequences from plankton of lakes and rivers. *Aquat Microb Ecol* 28:141-155.

Internetes hivatkozások:

<http://www.nationalpark-neusiedlersee-seewinkel.at/a-fertoe-to-es-nadasa.html>

(utolsó látogatás: 2019.12.30.)

https://de.wikipedia.org/wiki/Neusiedler_See (utolsó látogatás: 2021.02.28.)

https://de.wikipedia.org/wiki/%C3%84hriges_Tausendblatt (utolsó látogatás: 2021.02.28.)

https://de.wikipedia.org/wiki/Raues_Hornblatt (utolsó látogatás: 2021.02.28.)

https://fr.wikipedia.org/wiki/Potamot_cr%C3%A9pu (utolsó látogatás: 2021.02.28.)

https://de.wikipedia.org/wiki/Velencer_See#/media (utolsó látogatás: 2021.03.02.)

http://www.mothur.org/wiki/MiSeq_SOP (letöltés ideje 2019.03.08.)

<http://www.arb-silva.de> (utolsó látogatás: 2019.10.24.)

http://fhnp.nemzetipark.gov.hu/?pg=menu_129 (utolsó látogatás: 2021.02.28.)

XI. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Szeretnék köszönetet mondani azoknak, akik nélkül a dolgozat nem készülhetett volna el.

Dr. Tóth Erikának, témavezetőmnek szakmai segítségéért, támogatásáért és értékes tanácsaiért. Köszönöm, hogy lehetőséget nyújtott a doktori kutatásom elvégzésére az ELTE Mikrobiológiai Tanszékén. Köszönöm, hogy már szakdolgozóként bekapcsolódhattam a kutatásokba, és ezáltal mindig volt lehetőségem fejlődni, új ismeretekre szert tenni.

Dr. Felföldi Tamásnak szakmai segítségéért, értékes tanácsaiért. A kutatás során szintén sokat tanulhattam tőle.

Korponai Kristófnak a mintavételekben, minták feldolgozásában és az eredmények értékelésében nyújtott segítségéért.

Dr. Márialigeti Károlynak, hogy lehetőséget nyújtott a doktori kutatásom elvégzésére az ELTE Mikrobiológiai Tanszékén.

Dr. Szabó Attilának az új generációs szekvenálásban és a bioinformatikai adatkezelésben nyújtott segítségéért. **Gorkhmaz Abbaszade**-nek az új baktériumtaxonok bioinformatikai analízisében nyújtott segítségéért.

Dr. Peter Schumannak és kollégáinak az új baktériumtaxonok kemotaxonómiai analízisében nyújtott segítségéért, **Dr. Bóka Károlynak** a mikroszkópos felvételekért.

Dr. Somogyi Boglárkának szakmai segítségéért. **Szabó-Tugyi Nórának**, **Németh Balásznak**, **Szabó Tímeának**, **Romsics Csabának**, **Mogyorósi Sándornak** és **Udvardy Ferencnek** a mintavételben nyújtott segítségükért, illetve a limnológiai változók méréséért.

Lippai Anettnek, aki a tenyésztéses vizsgálatokban, **Marwene Toumi**-nek, aki az új baktériumtaxonok fenotípusos vizsgálatában, illetve **Dr. Kéki Zsuzsának**, aki a DNS izolálásban segített.

A tanszéken szakdolgozó hallgatóknak: **Sári Eszternek**, aki a Kis-Herlakni belső tó tenyésztéses vizsgálatában nyújtott segítséget és a mintavételkor készített fotókat, **Káli Szandrának**, aki a Fertő tenyésztéses vizsgálatában, illetve **Sárány Orsolyának** és **Latifa Kazzazy**-nek, akik az új baktériumtaxonok fenotípusos vizsgálatában nyújtottak segítséget.

Köszönöm az **ELTE Mikrobiológiai Tanszék munkatársainak**, hogy bármikor fordulhattam hozzájuk segítségért.

Köszönöm **Balogh Lajosné Anikónak** és **Halász Zsuzsannának** a technikai segítségét.

Végül, de nem utolsó sorban **családomnak**, **páromnak** és **barátaimnak**, akik végig támogattak és biztattak tanulmányaim során.

XII. FÜGGELÉK

XII.1. A közösségi DNS minták 16S rRNS génjének felszaporítása során használt primerek szekvenciái

CS1-TS-B341F: 5'-ACACTGACGACATGGTTCTACACCTACGGGNGGCWGCAG-3'

CS2-TS-805NR: 5'-TACGGTAGCAGAGACTTGGTCTGACTACNVGGGTATCTAATCC-3'

CS1-TS-A519F: 5'-ACACTGACGACATGGTTCTACACAGCMGCCGCGGTAA-3'

CS2-TS-Arch855R: 5'-TACGGTAGCAGAGACTTGGTCTTCCCCCGCCAATTCCTTTAA-3'

XII.2. A közösségi DNS minták 16S rRNS génjének amplifikálása

A PCR reakcióelegy összetétele (Bacteria):

H ₂ O (DEPC-kezelt, RN-áz mentes, G-Biosciences, St. Louis, USA)	9,4 µl
5 x Phu HF Buffer (Thermo Scientific, Vilnius, Lithuania)	4,0 µl
dNTP (Thermo Scientific, Vilnius, Lithuania)	4,0 µl
BSA (Thermo Scientific, Vilnius, Lithuania)	0,4 µl
Forward primer (B341F) (IDT, Corallville, USA)	0,5 µl
Reverse primer (805NR) (IDT, Corallville, USA)	0,5 µl
Phusion Hot Start II polimeráz (2 U µl ⁻¹ , Thermo Scientific, Vilnius, Lithuania)	0,2 µl
DNS templát	1,0 µl
<hr/>	
ÖSSZTÉRFOGAT	20,0 µl

A PCR reakcióelegy összetétele (Archaea):

H ₂ O (DEPC-kezelt, RN-áz mentes, G-Biosciences, St. Louis, USA)	9,8 µl
5 x Phu HF Buffer (Thermo Scientific, Vilnius, Lithuania)	4,0 µl
dNTP (Thermo Scientific, Vilnius, Lithuania)	4,0 µl
BSA (Thermo Scientific, Vilnius, Lithuania)	0,4 µl
Forward primer (A519F) (IDT, Corallville, USA)	0,3 µl
Reverse primer (Arch855R) (IDT, Corallville, USA)	0,3 µl
Phu polimeráz (2 U µl ⁻¹ , Thermo Scientific, Vilnius, Lithuania)	0,2 µl
DNS templát	1,0 µl
<hr/>	
ÖSSZTÉRFOGAT	20,0 µl

A PCR reakció hőprofilja (Bacteria):

kezdeti denaturáció	98°C 5 min	} 25 ciklus
denaturáció	95°C 40 sec	
anelláció (primer kötődés)	55°C 30 sec	
extenzió	72°C 60 sec	
végző extenzió	72°C 10 min	

A PCR reakció hőprofilja (Archaea):

kezdeti denaturáció	98°C 5 min	} 25 ciklus
denaturáció	95°C 30 sec	
anelláció (primer kötődés)	55°C 30 sec	
extenzió	72°C 30 sec	
végző extenzió	72°C 10 min	

XII.3. A Biolog EcoPlate szénforrásai

A1 Víz	A2 β-Metil-D- glükózid	A3 D- Galaktonsa v- γ-lakton	A4 L-Arginin	A1 Víz	A2 β-Metil-D- glükózid	A3 D- Galaktonsa v- γ-lakton	A4 L-Arginin	A1 Víz	A2 β-Metil-D- glükózid	A3 D- Galaktonsa v- γ-lakton	A4 L-Arginin
B1 Piruvátsav - metilészter	B2 D-Xilóz	B3 D- Galakturon sav	B4 L- Asparagin	B1 Piruvátsav - metilészter	B2 D-Xilóz	B3 D- Galakturon sav	B4 L- Asparagin	B1 Piruvátsav - metilészter	B2 D-Xilóz	B3 D- Galakturon sav	B4 L- Asparagin
C1 Tween 40	C2 i-Eritritol	C3 2-Hidroxi- benzoészav	C4 L- Fenilalanin	C1 Tween 40	C2 i-Eritritol	C3 2-Hidroxi- benzoészav	C4 L- Fenilalanin	C1 Tween 40	C2 i-Eritritol	C3 2-Hidroxi- benzoészav	C4 L- Fenilalanin
D1 Tween 80	D2 D- Mannitol	D3 4-Hidroxi- benzoészav	D4 L-Szerin	D1 Tween 80	D2 D- Mannitol	D3 4-Hidroxi- benzoészav	D4 L-Szerin	D1 Tween 80	D2 D- Mannitol	D3 4-Hidroxi- benzoészav	D4 L-Szerin
E1 α- Ciklodextr in	E2 N-Acetil- D- glükózami n	E3 γ- Hidroxivaj sav	E4 L-Treonin	E1 α- Ciklodextr in	E2 N-Acetil- D- glükózami n	E3 γ- Hidroxivaj sav	E4 L-Treonin	E1 α- Ciklodextr in	E2 N-Acetil- D- glükózami n	E3 γ- Hidroxivaj sav	E4 L-Treonin
F1 Glikogén	F2 D- Glükózami nsav	F3 Itakonsav	F4 Glicil-L- glutaminsa v	F1 Glikogén	F2 D- Glükózami nsav	F3 Itakonsav	F4 Glicil-L- glutaminsa v	F1 Glikogén	F2 D- Glükózami nsav	F3 Itakonsav	F4 Glicil-L- glutaminsa v
G1 D- Cellobióz	G2 Glükóz-1- foszfát	G3 α- Ketovajsav	G4 Feniletila min	G1 D- Cellobióz	G2 Glükóz-1- foszfát	G3 α- Ketovajsav	G4 Feniletila min	G1 D- Cellobióz	G2 Glükóz-1- foszfát	G3 α- Ketovajsav	G4 Feniletila min
H1 α-D- Laktóz	H2 D,L-α- Glicerol- foszfát	H3 D- Almasav	H4 Putreszcín	H1 α-D- Laktóz	H2 D,L-α- Glicerol- foszfát	H3 D- Almasav	H4 Putreszcín	H1 α-D- Laktóz	H2 D,L-α- Glicerol- foszfát	H3 D- Almasav	H4 Putreszcín

XII.4. A baktériumtörzsek 16S rRNS génjének felszaporítása során használt primerek szekvenciái

27F 5'-AGA GTT TGA TCM TGG CTC AG-3'

1492R 5'-TAC GGY TAC CTT GTT ACG ACTT-3'

519R 5'-ATT ACC GCG GCT GCT GG-3'

785F 5'-GGATTAGATACCCTGGTA-3'

XII.5. A baktériumtörzsek 16S rRNS génjének amplifikálása

PCR reakcióelegy összetétele:

H ₂ O (DEPC-kezelt, RN-áz mentes)	31,6 µl
Dream Taq-puffer (Thermo Scientific)	5,0 µl
dNTP (Thermo Scientific)	10,0 µl
BSA (Thermo Scientific)	1,0 µl
27 F primer (0,2 µg µl ⁻¹)	0,5 µl
1492 R primer (0,2 µg µl ⁻¹)	0,5 µl
Dream Taq polimeráz (5U µl ⁻¹ , Thermo Scientific)	0,4 µl
DNS templát	1,0 µl
ÖSSZTÉRFOGAT	50,0 µl

A PCR reakció hőprofilja:

kezdeti denaturáció	98°C 5 min	} 32 ciklus
denaturáció	94°C 30 sec	
anelláció (primer kötődés)	52°C 30 sec	
extenzió	72°C 60 sec	
végső extenzió	72°C 10 min	

XII.6. A reakcióelegy összetétele ARDRA vizsgálathoz

H ₂ O (DEPC-kezelt, RN-áz mentes)	7,7 µl
10X Buffer R/Buffer Tango® (Thermo Scientific)	2,0 µl
restrikciós enzim (10 U µl ⁻¹ ; Thermo Scientific)	0,3 µl
DNS templát	10,0 µl
ÖSSZTÉRFOGAT	25,0 µl

XII.7. Az agaróz-gélelektroforézis során használt anyagok

A 1X TBE oldattal összetétele:

Tris	10,78 g l ⁻¹
Bórsav	5,5 g l ⁻¹
Na ₂ EDTA x H ₂ O	0,82 g l ⁻¹
pH 8,3	

Az agaróz gél összetétele:

TBE oldat	100 ml
Agaróz	1, ill. 2 g*
GR DNA Stain (Thermo Scientific)	2,5 µl

*Attól függően, hogy 1%-os vagy 2%-os gélt készítünk.

A töltőpuffer összetétele:

Glicerín (87 v/v%)	28,75 ml
Brómfenolkék (5 mM)	2,5 ml
Xilencianol (5 mM)	2,5 ml
dH ₂ O	16,25 ml

XII.8. API 50 CH teszt

API 50 CH					
1	Kontrol	18	Inozitol	35	D-melezitóz
2	Glicerín	19	D-mannitol	36	D-raffinóz
3	Eritritol	20	D-szorbitol	37	Keményítő
4	D-arabinóz	21	Metil- α -D-mannopiranozid	38	Glikogén
5	L-arabinóz	22	Metil- α -D-glukopiranozid	39	Xilitol
6	D-ribóz	23	N-acetil-glukózamin	40	Gentiobióz
7	D-xilóz	24	Amigdalín	41	D-turanóz
8	L-xilóz	25	Arbutin	42	D-lixóz
9	D-adonitol	26	Eszkulin	43	D-tagatóz
10	Metil- β -D-xilopiranozid	27	Szalicin	44	D-fukóz
11	D-galaktóz	28	D-cellobióz	45	L-fukóz
12	D-glukóz	29	D-maltóz	46	D-arabitol
13	D-fruktóz	30	D-laktóz	47	L-arabitol
14	D-mannóz	31	D-melibióz	48	Kálium-glukonát
15	L-szorbióz	32	D-szacharóz	49	Kálium-2-ketoglukonát
16	L-ramnóz	33	D-trehalóz	50	Kálium-5-ketoglukonát
17	Dulcitol	34	Inulin		

XII.9. A Fertő vizéből izolált ARDRA csoportreprezentáns, illetve a csoportokon kívül eső baktériumtörzsek rendszertani helyzete

A baktériumtörzsek 16S rRNS génjének bázissorrend elemzése során kapott legközelebbi rokon fajok, az azokhoz viszonyított hasonlóság fokok (%) és a baktériumfajok rendszertani helyzete. A vastagított betűtípussal jelölt törzsek legközelebbi rokonaikkal 98%-os hasonlósági fok alatti értéket mutattak. A baktériumtörzsek kódjai az izolálás részleteire utalnak: B: B0 mintavételi pontról izolált, K: Kis-Herlakni belső tóból izolált, N: nádas mintavételi pontról izolált, R: R2A táptalajról izolált, M: M4 táptalajról izolált, A: agarral szilárdított táptalajról izolált, G: gelrite-al szilárdított táptalajról izolált, D: dúsító levesből szélesztés után izolált, J: júliusi mintavétel során izolált baktériumtörzs.

Csoport-reprezentáns törzs	Szekven- ciahossz (nt)	A csoport tagjainak száma	GenBank azonosító szám	Legközelebbi rokon faj	Hasonlósági	
					fok (%)	Taxonómiai besorolás (EzBiocloud)
ACTINOBACTERIA						
RG-N-17b	1029	1	MH091352	<i>Aeromicrobium marinum</i> DSM 15272	100	Actinobacteria_c;Propionibacteriales;Nocardioideaceae
J-RA-N-2	924	1	MH091469	<i>Actinokineospora guangxiensis</i> Gk-6	100	Actinobacteria_c;Pseudonocardiales;Pseudonocardieaceae
RG-B-2	586	2	MH091364	<i>Curtobacterium flaccumfaciens</i> LMG 3645	99.49	Actinobacteria_c;Micrococcales;Microbacteriaceae
RA-B-7	1006	2	MH091401	<i>Curtobacterium flaccumfaciens</i> LMG 3645	99.90	Actinobacteria_c;Micrococcales;Microbacteriaceae
MA-B-16	992	1	MH091445	<i>Janibacter hoylei</i> DSM 21601	99.90	Actinobacteria_c;Micrococcales;Intrasporangiaceae
RA-N-3	989	1	MH091374	<i>Kocuria rhizophila</i> DSM 11926/ <i>Kocuria arsenatis</i> CM1E1	99.90	Actinobacteria_c;Micrococcales;Micrococcaceae
RG-B-14	736	1	MH091366	<i>Microbacterium trichothecenolyticum</i> DSM 8608	99.18	Actinobacteria_c;Micrococcales;Microbacteriaceae
RG-B-18	1009	1	MH091365	<i>Mycolicibacterium anyangense</i> QIA-38	100	Actinobacteria_c;Corynebacteriales;Mycobacteriaceae
MG-B-4b	928	1	MH091422	<i>Rhodococcus cerastii</i> C5	99.89	Actinobacteria_c;Corynebacteriales;Nocardieaceae
MG-B-9	970	1	MH091418	<i>Rhodococcus fascians</i> LMG 3623	98.86	Actinobacteria_c;Corynebacteriales;Nocardieaceae
RA-K-2b	879	6	MH091390	<i>Microbacterium kitamiense</i> Kitami C2	99.89	Actinobacteria_c;Micrococcales;Microbacteriaceae
MA-K-21	917	3	MH091438	<i>Micrococcus aloeverae</i> AE-6	100	Actinobacteria_c;Micrococcales;Micrococcaceae
MA-K-15	920	2	MH091439	<i>Nesterenkonia sandarakina</i> YIM 70009	100	Actinobacteria_c;Micrococcales;Micrococcaceae
DMG-K-6c	828	2	MH091549	<i>Chryseoglobus frigidaquae</i> CW1	99.40	Actinobacteria_c;Micrococcales;Microbacteriaceae

Csoport-reprezentáns törzs	Szekven- ciahossz (nt)	A csoport tagjainak száma	GenBank azonosító szám	Legközelebbi rokon faj	Hasonlósági	
					fok (%)	Taxonómiai besorolás (EzBiocloud)
J-MG-K-5	985	2	MH091495	<i>Cellulomonas oligotrophica</i> Kc5	99.70	Actinobacteria_c;Micrococcales;Cellulomonadaceae
J-RA-B-14	1008	1	MH091487	<i>Mycolicibacterium vaccae</i> ATCC 25954	98.91	Actinobacteria_c;Corynebacteriales;Mycobacteriaceae
J-RA-B-18	1050	1	MH091485	<i>Leucobacter tardus</i> K 70/01	99.81	Actinobacteria_c;Micrococcales;Microbacteriaceae
J-RG-B-15	1046	1	MH091462	<i>Rathayibacter oskolensis</i> DL-329	99.90	Actinobacteria_c;Micrococcales;Microbacteriaceae
J-MA-B-12	1490	1	MH091521	<i>Rubrobacter indicocéani</i> SCSIO 08198	98.32	Rubrobacteria;Rubrobacterales;Rubrobacteraceae
J-MA-B-15	1082	1	MH091520	<i>Microbacterium lacus</i> A5E-52	99.17	Actinobacteria_c;Micrococcales;Microbacteriaceae
J-MA-B-25	811	1	MH091516	<i>Microcella putealis</i> CV-2	99.01	Actinobacteria_c;Micrococcales;Microbacteriaceae
J-MG-B-9	1023	1	MH091498	<i>Kocuria rosea</i> DSM 20447	99.71	Actinobacteria_c;Micrococcales;Micrococcaceae
J-MG-B-18	1055	1	MH091502	<i>Rhodococcus qingshengii</i> JCM 15477/ <i>Rhodococcus degradans</i> CCM 4446	100	Actinobacteria_c;Corynebacteriales;Nocardiaceae
J-RA-K-14a	1041	1	MH091479	<i>Micromonospora phaseoli</i> CGMCC 4.7038	99.62	Actinobacteria_c;Micromonosporales;Micromonosporaceae
J-MA-K-5	988	1	MH091511	<i>Kocuria palustris</i> DSM 11925/ <i>Kocuria assamensis</i> S9-65	100	Actinobacteria_c;Micrococcales;Micrococcaceae
J-MA-K-16a	985	1	MH091513	<i>Microbacterium aurantiacum</i> IFO 15234	99.29	Actinobacteria_c;Micrococcales;Microbacteriaceae
J-MG-K-4	1028	1	MH091496	<i>Cellulomonas oligotrophica</i> Kc5	99.81	Actinobacteria_c;Micrococcales
J-RA-N-4	1028	1	MH091468	<i>Paenarthrobacter nitroguajacolicus</i> G2-1	99.71	Actinobacteria_c;Micrococcales;Micrococcaceae
J-MA-N-18	896	1	MH091507	<i>Arthrobacter agilis</i> DSM 20550	99.11	Actinobacteria_c;Micrococcales;Micrococcaceae
BACTEROIDETES						
DMA-N-10a	1460	1	MG799124	<i>Belliella baltica</i> DSM 15883	98.06	Cytophagia;Cytophagales;Cyclobacteriaceae
RA-B-19	1060	1	MH091404	<i>Chryseobacterium lathyri</i> RBA2-6	98.68	Flavobacteria;Flavobacteriales;Flavobacteriaceae
DMG-N-1	1452	2	MG799129	<i>Rhabdobacter roseus</i> R49	95.73	Cytophagia;Cytophagales;Cytophagaceae
MG-B-2	945	1	MH091423	<i>Flavobacterium acidificum</i> LMG 8364	99.89	Flavobacteria;Flavobacteriales;Flavobacteriaceae
MA-N-16	1034	2	MH091431	<i>Flavobacterium psychroterrae</i> CCM 8827	98.12	Flavobacteria;Flavobacteriales;Flavobacteriaceae
RA-B-13	997	2	MH091405	<i>Pedobacter seoulensis</i> THG-G12	98.50	Sphingobacteriia;Sphingobacteriales;Sphingobacteriaceae
RG-K-9	975	1	MH091354	<i>Flavobacterium saccharophilum</i> DSM 1811	99.69	Flavobacteria;Flavobacteriales;Flavobacteriaceae

Csoport-reprezentáns törzs	Szekven- ciahossz (nt)	A csoport tagjainak száma	GenBank azonosító szám	Legközelebbi rokon faj	Hasonlósági	
					fok (%)	Taxonómiai besorolás (EzBiocloud)
MG-K-3	812	1	MH091415	<i>Flavobacterium hibernum</i> DSM 12611	98.03	Flavobacteria;Flavobacteriales;Flavobacteriaceae
DMG-K-6b	973		MH091550	<i>Rhodobacter roseus</i> R49	94.75	
DMA-K-1	1452	3	MG799131	<i>Rhodobacter roseus</i> R49	95.66	Cytophagia;Cytophagales;Cytophagaceae
DMA-K-7a	1449		MG799130	<i>Rhodobacter roseus</i> R49	95.66	
RA-K-2a	886	1	MH091391	<i>Flavobacterium araucanum</i> DSM 24704	99.21	Flavobacteria;Flavobacteriales;Flavobacteriaceae
J-DMA-B-12	1464	2	MH091543	<i>Mongoliitalea lutea</i> MIM18	97.55	Cytophagia;Cytophagales;Cyclobacteriaceae
J-DMA-K-10a	1462	2	MH091541	<i>Flavobacterium tibetense</i> YH5	99.72	Flavobacteria;Flavobacteriales;Flavobacteriaceae
J-RA-B-4a	1071	1	MH091484	<i>Chryseobacterium lactis</i> NCTC 11390	98.79	Flavobacteria;Flavobacteriales;Flavobacteriaceae
J-RA-K-17	1453	1	MH091478	<i>Dyadobacter psychrophilus</i> BZ26	97.41	Cytophagia;Cytophagales;Cytophagaceae
J-MA-N-8	1460	1	MH091505	<i>Belliella baltica</i> DSM 15883	99.86	Cytophagia;Cytophagales;Cyclobacteriaceae
J-MG-N-13	1468	1	MH091493	<i>Pedobacter tournemirensis</i> TF5-37.2-LB10	98.01	Sphingobacteriia;Sphingobacteriales;Sphingobacteriaceae
J-DMA-N-1a	1468	1	MG799128	<i>Lunatimonas lonarensis</i> AK24	93.97	Cytophagia;Cytophagales;Cyclobacteriaceae
FIRMICUTES						
				<i>Bacillus cereus</i> ATCC 14579/		
RA-B-8	714	2	MH091400	<i>Bacillus paramycoides</i> NH24A2	100	Bacilli;Bacillales;Bacillaceae
				<i>Bacillus paranthracis</i> Mn5/		
				<i>Bacillus nitratireducens</i> 4049		
				<i>Bacillus zhangzhouensis</i> DW5-4/		
RA-B-4	1024	1	MH091402	<i>Bacillus safensis</i> subsp. <i>safensis</i> FO-36b/	100	Bacilli;Bacillales;Bacillaceae
				<i>Bacillus safensis</i> subsp. <i>osmophilus</i> BC09		
				<i>Bacillus zhangzhouensis</i> DW5-4/		
RA-N-15	966	1	MH091380	<i>Bacillus safensis</i> subsp. <i>safensis</i> FO-36b/	99.90	Bacilli;Bacillales;Bacillaceae
				<i>Bacillus safensis</i> subsp. <i>osmophilus</i> BC09		
MG-B-5a	980	1	MH091421	<i>Bacillus tequilensis</i> KCTC 13622/	99.90	Bacilli;Bacillales;Bacillaceae
				<i>Bacillus subtilis</i> subsp. <i>Inaquosorum</i> KCTC 13429		

Csoport-reprezentáns törzs	Szekven- ciahossz (nt)	A csoport tagjainak száma	GenBank azonosító szám	Legközelebbi rokon faj	Hasonlósági	
					fok (%)	Taxonómiai besorolás (EzBiocloud)
RG-N-12	1027	1	MH091353	<i>Fictibacillus phosphorivorans</i> Ca7/ <i>Fictibacillus nanhaiensis</i> JSM 082006	99.90	Bacilli;Bacillales;Bacillaceae
RA-N-7	728	7	MH091370	<i>Jeotgalibacillus campisalis</i> SF-57	100	Bacilli;Bacillales;Bacillaceae
RA-B-2	1075	1	MH091403	<i>Planococcus rifietoensis</i> M8	100	Bacilli;Bacillales;Planococcaceae
RA-K-12a	944	4	MH091397	<i>Bacillus horikoshii</i> DSM 8719	98.73	Bacilli;Bacillales;Bacillaceae
RA-K-15	869	1	MH091395	<i>Jeotgalibacillus campisalis</i> SF-57	99.54	Bacilli;Bacillales;Bacillaceae
RA-K-14a	885	2	MH091396	<i>Paenibacillus amylolyticus</i> NRRL NRS/ <i>Paenibacillus xylanexedens</i> B22a	100	Bacilli;Bacillales;Bacillaceae
J-RG-N-5c	1017	11	MH091450	<i>Bacillus atrophaeus</i> JCM 9070	99.90	Bacilli;Bacillales;Bacillaceae
J-RA-N-17a	992	2	MH091472	<i>Paenibacillus polysaccharolyticus</i> BL9	99.70	Bacilli;Bacillales;Bacillaceae
J-RA-K-11	972	1	MH091481	<i>Bacillus horikoshii</i> DSM 8719	99.28	Bacilli;Bacillales;Bacillaceae
PROTEOBACTERIA						
RA-N-19	1042	1	MH091377	<i>Brevundimonas denitrificans</i> TAR-002	99.81	Alphaproteobacteria;Caulobacterales;Caulobacteraceae
RA-N-13	741	1	MH091381	<i>Brevundimonas intermedia</i> ATCC 15262	99.87	Alphaproteobacteria;Caulobacterales;Caulobacteraceae
RA-N-16b	1085	1	MH091379	<i>Brevundimonas subvibrioides</i> ATCC 15264	98.80	Alphaproteobacteria;Caulobacterales;Caulobacteraceae
RA-N-4	719	1	MH091373	<i>Brevundimonas variabilis</i> ATCC 15255	97.07	Alphaproteobacteria;Caulobacterales;Caulobacteraceae
DMG-K-1b	966	4	MH091552	<i>Brevundimonas halotolerans</i> MCS 24	100	Alphaproteobacteria;Caulobacterales;Caulobacteraceae
MA-K-3	954	1	MH091437	<i>Asticcacaulis endophyticus</i> ZFGT-14	100	Alphaproteobacteria;Caulobacterales;Caulobacteraceae
J-MA-K-8	1051	3	MH091510	<i>Asticcacaulis excentricus</i> CB 48	100	Alphaproteobacteria;Caulobacterales;Caulobacteraceae
J-RG-B-9a	1423	2	MH091459	<i>Brevundimonas lutea</i> NS26	99.85	Alphaproteobacteria;Caulobacterales;Caulobacteraceae
J-RG-B-4	1425		MH091461		99.85	
J-RG-N-13	1020	1	MH091453	<i>Brevundimonas variabilis</i> ATCC 15255	98.82	Alphaproteobacteria;Caulobacterales;Caulobacteraceae
J-RA-N-7	1052	1	MH091466	<i>Brevundimonas subvibrioides</i> ATCC 15264	99.52	Alphaproteobacteria;Caulobacterales;Caulobacteraceae
MA-N-15	954	1	MH091432	<i>Aureimonas glaciei</i> B5-2	99.69	Alphaproteobacteria;Rhizobiales;Aurantimonadaceae
J-DMA-N-8	890	2	MH091532	<i>Bosea massiliensis</i> 63287	99.55	Alphaproteobacteria;Rhizobiales;Bosea_f

Csoport-reprezentáns törzs	Szekven- ciahossz (nt)	A csoport tagjainak száma	GenBank azonosító szám	Legközelebbi rokon faj	Hasonlósági	
					fok (%)	Taxonómiai besorolás (EzBiocloud)
MA-B-7b	1006	1	MH091440	<i>Devosia euplotis</i> LIV5	98.91	Alphaproteobacteria;Rhizobiales;Devosia_f
MA-N-18	703	4	MH091430	<i>Devosia limi</i> DSM 17137	98.72	Alphaproteobacteria;Rhizobiales;Devosia_f
RA-K-17	964	1	MH091394	<i>Devosia psychrophila</i> Cr7-05	98.03	Alphaproteobacteria;Rhizobiales;Devosia_f
J-DMA-B-8	1053	2	MH091542	<i>Devosia insulae</i> DS-56	98.86	Alphaproteobacteria;Rhizobiales;Devosia_f
J-MA-K-15b	1053	1	MH091514	<i>Devosia epidermidihirudinis</i> E84	98.29	Alphaproteobacteria;Rhizobiales;Devosia_f
MG-N-19	952	1	MH091411	<i>Mesorhizobium wenxiniae</i> WYCCWR 10195	98.12	Alphaproteobacteria;Rhizobiales;Phyllobacteriaceae
J-MA-B-3	700	1	MH091515	<i>Mesorhizobium albiziae</i> DSM 21822/ <i>Mesorhizobium olivaresii</i> CPS13	98.86	Alphaproteobacteria;Rhizobiales;Phyllobacteriaceae
RA-N-6	688	6	MH091371	<i>Rhizobium ipomoeae</i> shin9-1	99.85	Alphaproteobacteria;Rhizobiales;Rhizobiaceae
MA-N-3	1016	5	MH091428	<i>Rhizobium rosettiformans</i> W3	98.82	Alphaproteobacteria;Rhizobiales;Rhizobiaceae
MA-N-5	690	1	MH091427	<i>Rhizobium marinum</i> MGL06/ <i>Pseudorhizobium pelagicum</i> R1-200B4	99.57	Alphaproteobacteria;Rhizobiales;Rhizobiaceae
MA-B-12	697	1	MH091447	<i>Allorhizobium taibaishanense</i> ATCC 14971	97.85	Alphaproteobacteria;Rhizobiales;Rhizobiaceae
RG-K-17	948	4	MH091357	<i>Rhizobium rosettiformans</i> W3	99.26	Alphaproteobacteria;Rhizobiales;Rhizobiaceae
MA-K-9	925	1	MH091435	<i>Rhizobium ipomoeae</i> shin9-1	97.84	Alphaproteobacteria;Rhizobiales;Rhizobiaceae
J-RA-N-8	1052	26	MH091465	<i>Hydrogenophaga flava</i> NBRC 102514/	98.48	Alphaproteobacteria;Rhizobiales;Rhizobiaceae
J-RA-K-7	921		MH091474	<i>Hydrogenophaga luteola</i> THG-SQE7	99.57	
J-RA-N-11	957	24	MH091473	<i>Rhizobium nepotum</i> 39/7/ <i>Rhizobium rosettiformans</i> W3	98.75	Alphaproteobacteria;Rhizobiales;Rhizobiaceae
J-RG-N-6	1041	1	MH091449	<i>Rhizobium ipomoeae</i> shin9-1	98.08	Alphaproteobacteria;Rhizobiales;Rhizobiaceae
DMG-B-7	1028	3	MH091554	<i>Pannonibacter carbonis</i> Q4.6	98.74	Alphaproteobacteria;Rhizobiales;Stappia_f
J-DMA-B-10	942	1	MH091544	<i>Pannonibacter phragmitetus</i> DSM 14782	100	Alphaproteobacteria;Rhizobiales;Stappia_f
J-DMG-K-11	953	1	MH091528	<i>Pannonibacter phragmitetus</i> DSM 14782	99.68	Alphaproteobacteria;Rhizobiales;Stappia_f
DMG-K-10b	960	1	MH091553	<i>Hyphomonas neptunium</i> ATCC 15444/ <i>Hyphomonas hirschiana</i> VP5	99.58	Alphaproteobacteria;Rhodobacterales;Hyphomonadaceae

Csoport-reprezentáns törzs	Szekven- ciahossz (nt)	A csoport tagjainak száma	GenBank azonosító szám	Legközelebbi rokon faj	Hasonlósági	
					fok (%)	Taxonómiai besorolás (EzBiocloud)
J-DMG-N-1a	1009	5	MH091524	<i>Hyphomonas polymorpha</i> PS728	99.70	Alphaproteobacteria;Rhodobacterales;Hyphomonadaceae
DMA-B-3	1415		MH091572	<i>Tabrizicola alkalicus</i> DJC	98.63	
DMA-B-2a	1408		MH091573	<i>Tabrizicola alkalicus</i> DJC	98.63	
DMA-B-6	1407	4	MH091570	<i>Tabrizicola sediminis</i> DRYC-M-16	99.78	Alphaproteobacteria;Rhodobacterales;Rhodobacteraceae
DMG-B-4b	1407		MH091556	<i>Tabrizicola alkalicus</i> DJC	98.63	
MA-N-2a	1415	1	MH091429	<i>Salipiger marinus</i> CK-I3-6	96.39	Alphaproteobacteria;Rhodobacterales;Rhodobacteraceae
DMG-B-5	741	2	MH091555	<i>Frigidibacter albus</i> SP32/ <i>Defluviimonas alba</i> cai42	100	Alphaproteobacteria;Rhodobacterales;Rhodobacteraceae
DMA-N-5	1416	1	MH091561	<i>Pseudorhodobacter collinsensis</i> 4-T-34/ <i>Pseudorhodobacter psychrotolerans</i> PAMC 27389	96.25	Alphaproteobacteria;Rhodobacterales;Rhodobacteraceae
RA-N-9	1404	1	MH091368	<i>Pseudorhodobacter collinsensis</i> 4-T-34/ <i>Pseudorhodobacter psychrotolerans</i> PAMC 27389	96.18	Alphaproteobacteria;Rhodobacterales;Rhodobacteraceae
DMA-B-4	1025	1	MH091571	<i>Gemmobacter aquatilis</i> DSM 3857	99.02	Alphaproteobacteria;Rhodobacterales;Rhodobacteraceae
DMA-B-7	705	1	MH091569	<i>Gemmobacter aquatilis</i> DSM 3857	98.58	Alphaproteobacteria;Rhodobacterales;Rhodobacteraceae
DMG-N-8	1406	1	MH091545	<i>Tabrizicola sediminis</i> DRYC-M-16	99.78	Alphaproteobacteria;Rhodobacterales;Rhodobacteraceae
DMA-N-3	1417	1	MH091562	<i>Tabrizicola alkalicus</i> DJC	99.64	Alphaproteobacteria;Rhodobacterales;Rhodobacteraceae
RG-N-1a	1412		MH091350	<i>Pseudorhodobacter collinsensis</i> 4-T-34/	96.25	
DMA-N-7a	1408	2	MH091560	<i>Pseudorhodobacter psychrotolerans</i> PAMC 27389	96.18	Alphaproteobacteria;Rhodobacterales;Rhodobacteraceae
MA-N-6	1014	1	MH091426	<i>Paracoccus salipaludis</i> WN007	99.11	Alphaproteobacteria;Rhodobacterales;Rhodobacteraceae
MG-N-4b	1028	11	MH091409	<i>Paracoccus marcusii</i> DSM 11574	98.44	Alphaproteobacteria;Rhodobacterales;Rhodobacteraceae
MG-N-11a	994	2	MH091413	<i>Paracoccus hibiscisoli</i> THG-T2.31	100	Alphaproteobacteria;Rhodobacterales;Rhodobacteraceae
DMG-N-6	1410	1	MH091546	<i>Tabrizicola aquatica</i> RCRI19	96.47	Alphaproteobacteria;Rhodobacterales;Rhodobacteraceae
MA-B-3	741	2	MH091442	<i>Gemmobacter megaterium</i> DSM 26375	97.71	Alphaproteobacteria;Rhodobacterales;Rhodobacteraceae
RG-N-21	1027	2	MH091349	<i>Seohaecicola saemankumensis</i> SD-15	99.42	Alphaproteobacteria;Rhodobacterales;Rhodobacteraceae
RG-K-13b	1404	1	MH091359	<i>Tabrizicola aquatica</i> RCRI19	96.76	Alphaproteobacteria;Rhodobacterales;Rhodobacteraceae
RA-K-8	954	1	MH091386	<i>Paracoccus hibiscisoli</i> THG-T2.31	99.90	Alphaproteobacteria;Rhodobacterales;Rhodobacteraceae

Csoport-reprezentáns törzs	Szekven- ciahossz (nt)	A csoport tagjainak száma	GenBank azonosító szám	Legközelebbi rokon faj	Hasonlósági	
					fok (%)	Taxonómiai besorolás (EzBioCloud)
DMG-K-5	642	1	MH091551	<i>Gemmobacter aquatilis</i> DSM 3857	97.51	Alphaproteobacteria;Rhodobacterales;Rhodobacteraceae
J-RA-K-5	1408	1	MH091475	<i>Tabrizicola aquatica</i> RCRI19	98.05	Alphaproteobacteria;Rhodobacterales;Rhodobacteraceae
J-DMG-N-5	968	1	MH091523	<i>Paracoccus tibetensis</i> Tibet-S9a3	99.17	Alphaproteobacteria;Rhodobacterales;Rhodobacteraceae
J-MA-N-14	1408	1	MH091509	<i>Tabrizicola aquatica</i> RCRI19	97.33	Alphaproteobacteria;Rhodobacterales;Rhodobacteraceae
J-MG-N-23	1404	1	MH091489	<i>Roseinatronobacter thiooxidans</i> DSM 13087	97.19	Alphaproteobacteria;Rhodobacterales;Rhodobacteraceae
J-DMA-N-10	860	1	MH091535	<i>Seohaecicola saemankumensis</i> SD-15	99.53	Alphaproteobacteria;Rhodobacterales;Rhodobacteraceae
RA-B-9	1003	5	MH091399	<i>Roseomonas frigidaquae</i> CW67	98.11	Alphaproteobacteria;Rhodospirillales;Acetobacteraceae
RG-K-19	676	1	MH091356	<i>Roseomonas lacus</i> TH-G33	99.85	Alphaproteobacteria;Rhodospirillales;Acetobacteraceae
J-RG-B-1	1018	6	MH091464	<i>Roseococcus suduntuyensis</i> SHET	99.51	Alphaproteobacteria;Rhodospirillales;Acetobacteraceae
RA-B-12	1084	2	MH091406	<i>Niveispirillum cyanobacteriorum</i> TH16	98.34	Alphaproteobacteria;Rhodospirillales;Rhodospirillaceae
MG-B-15	1052	1	MH091424	<i>Altererythrobacter troitsensis</i> JCM 17037	100	Alphaproteobacteria;Sphingomonadales;Erythrobacteraceae
RA-N-11a	707	6	MH091383	<i>Erythromicrobium ramosum</i> DSM 8510	98.73	Alphaproteobacteria;Sphingomonadales;Erythrobacteraceae
RA-K-19	904	1	MH091392	<i>Porphyrobacter mercurialis</i> Coronado	99.34	Alphaproteobacteria;Sphingomonadales;Erythrobacteraceae
J-RA-K-4	1012	9	MH091476	<i>Porphyrobacter colymbi</i> JCM 18338	99.90	Alphaproteobacteria;Sphingomonadales;Erythrobacteraceae
J-MG-N-11	1039		MH091494	<i>Erythromicrobium ramosum</i> DSM 8510	99.04	
J-MG-N-20	1470		MH091491		98.49	
J-RA-K-13	1487	8	MH091480	<i>Achromobacter panacis</i> DCY105	98.49	Alphaproteobacteria;Sphingomonadales;Erythrobacteraceae
J-RA-N-19	1473		MH091471		98.49	
J-DMG-B-11	1017	4	MH091531	<i>Porphyrobacter tepidarius</i> DSM 10594	99.41	Alphaproteobacteria;Sphingomonadales;Erythrobacteraceae
J-MA-B-19	1428	1	MH091519	<i>Altererythrobacter epoxidivorans</i> CGMCC 1.7731	97.59	Alphaproteobacteria;Sphingomonadales;Erythrobacteraceae
DMA-N-2	710	1	MH091563	<i>Blastomonas fulva</i> T26/ <i>Blastomonas aquatica</i> PE4-5	99.15	Alphaproteobacteria;Sphingomonadales;Sphingomonadaceae
MA-B-2	1056	1	MH091443	<i>Sphingomonas endophytica</i> YIM 65583	97.53	Alphaproteobacteria;Sphingomonadales;Sphingomonadaceae
MA-B-14	1059	1	MH091446	<i>Sphingomonas faeni</i> MA-olki	99.53	Alphaproteobacteria;Sphingomonadales;Sphingomonadaceae
DMA-B-8a	1037	4	MH091568	<i>Sphingomonas koreensis</i> NBRC 16723	99.42	Alphaproteobacteria;Sphingomonadales;Sphingomonadaceae

Csoport-reprezentáns törzs	Szekven- ciahossz (nt)	A csoport tagjainak száma	GenBank azonosító szám	Legközelebbi rokon faj	Hasonlósági	
					fok (%)	Taxonómiai besorolás (EzBiocloud)
RG-K-6	877	3	MH091355	<i>Blastomonas fulva</i> T2/ <i>Blastomonas aquatica</i> PE4-5	99.77	Alphaproteobacteria;Sphingomonadales;Sphingomonadaceae
RA-K-7	977	1	MH091387	<i>Sphingomonas aestuarii</i> K4	99.90	Alphaproteobacteria;Sphingomonadales;Sphingomonadaceae
MG-K-13	959	1	MH091416	<i>Sphingomonas paucimobilis</i> NBRC 13935	97.91	Alphaproteobacteria;Sphingomonadales;Sphingomonadaceae
J-RG-B-9b	1034	2	MH091458	<i>Sphingomonas hunanensis</i> JSM 083058	100	Alphaproteobacteria;Sphingomonadales;Sphingomonadaceae
J-RA-B-9	1426	1	MH091482	<i>Sphingomonas asaccharolytica</i> NBRC 15499	97.02	Alphaproteobacteria;Sphingomonadales;Sphingomonadaceae
J-MA-K-16b	929	1	MH091512	<i>Sphingomonas mucosissima</i> DSM 17494	98.59	Alphaproteobacteria;Sphingomonadales;Sphingomonadaceae
J-MA-N-17	1423	1	MH091508	<i>Sandaracinobacter sibiricus</i> RB16-17	98.49	Alphaproteobacteria;Sphingomonadales;Sphingomonadaceae
J-DMA-N-1b	1058	1	MH091534	<i>Sphingosinicella soli</i> KSL-125	99.43	Alphaproteobacteria;Sphingomonadales;Sphingomonadaceae
RG-B-6	708	4	MH091362	<i>Curvibacter fontanus</i> AQ9	97.03	Betaproteobacteria;Burkholderiales;Comamonadaceae
DMG-B-1a	767	1	MH091557	<i>Hydrogenophaga palleronii</i> NBRC 102513	98.70	Betaproteobacteria;Burkholderiales;Comamonadaceae
RG-N-18	868	1	MH091351	<i>Hydrogenophaga taeniospiralis</i> NBRC 102512	98.50	Betaproteobacteria;Burkholderiales;Comamonadaceae
MG-N-2b	1039	1	MH091410	<i>Hydrogenophaga taeniospiralis</i> NBRC 102512	98.17	Betaproteobacteria;Burkholderiales;Comamonadaceae
MG-N-14	1021	1	MH091412	<i>Hydrogenophaga taeniospiralis</i> NBRC 102512	98.63	Betaproteobacteria;Burkholderiales;Comamonadaceae
MA-N-13	678	4	MH091433	<i>Limnobacter thiooxidans</i> CS-K2	100	Betaproteobacteria;Burkholderiales;Comamonadaceae
RA-K-18	614	1	MH091393	<i>Hydrogenophaga atypica</i> BSB 41.8/ <i>Hydrogenophaga defluvii</i> BSB 9.5	98.86	Betaproteobacteria;Burkholderiales;Comamonadaceae
DMG-K-8b	928	1	MH091548	<i>Hydrogenophaga flava</i> NBRC 102514	98.92	Betaproteobacteria;Burkholderiales;Comamonadaceae
J-RG-K-5	940	28	MH091457	<i>Hydrogenophaga flava</i> NBRC 102514	98.83	Betaproteobacteria;Burkholderiales;Comamonadaceae
J-RG-B-13	947		MH091463		98.63	
J-DMG-K-8a	942	18	MH091526	<i>Hydrogenophaga palleronii</i> NBRC 102513	98.72	Betaproteobacteria;Burkholderiales;Comamonadaceae
J-MA-N-2	1033	3	MH091506	<i>Hydrogenophaga taeniospiralis</i> NBRC 102512	98.06	Betaproteobacteria;Burkholderiales;Comamonadaceae
J-RA-B-16	1017	1	MH091486	<i>Hydrogenophaga taeniospiralis</i> NBRC 102512	99.51	Betaproteobacteria;Burkholderiales;Comamonadaceae
J-MA-B-20	953	1	MH091518	<i>Hydrogenophaga taeniospiralis</i> NBRC 102512	98.74	Betaproteobacteria;Burkholderiales;Comamonadaceae
J-MG-B-11	1474	1	MH091504	<i>Curvibacter delicatus</i> NBRC 14919	98.08	Betaproteobacteria;Burkholderiales;Comamonadaceae
J-RA-K-3	936	1	MH091477	<i>Ideonella dechloratans</i> CCUG 30898	98.07	Betaproteobacteria;Burkholderiales;Comamonadaceae

Csoport-reprezentáns törzs	Szekven- ciahossz (nt)	A csoport tagjainak száma	GenBank azonosító szám	Legközelebbi rokon faj	Hasonlósági	
					fok (%)	Taxonómiai besorolás (EzBiocloud)
J-DMA-K-8	1471	1	MH091537	<i>Ideonella dechloratans</i> CCUG 30898	97.30	Betaproteobacteria;Burkholderiales;Comamonadaceae
J-DMA-K-9	1009	2	MH091536	<i>Hydrogenophaga palleronii</i> NBRC 102513	98.61	Betaproteobacteria;Burkholderiales;Comamonadaceae
J-DMG-K-5b	944	1	MH091527	<i>Hydrogenophaga laconesensis</i> HWB-10	98.73	Betaproteobacteria;Burkholderiales;Comamonadaceae
J-RG-N-7	753	1	MH091448	<i>Hydrogenophaga taeniospiralis</i> NBRC 102512	98.38	Betaproteobacteria;Burkholderiales;Comamonadaceae
J-MG-N-21	1057	1	MH091490	<i>Limnohabitans planktonicus</i> II-D5	99.34	Betaproteobacteria;Burkholderiales;Comamonadaceae
MG-K-12b	851	1	MH091417	<i>Limnobacter thiooxidans</i> CS-K2	99.88	Betaproteobacteria;Burkholderiales;Limnobacter_f
J-DMA-K-4	990	3	MH091539	<i>Limnobacter thiooxidans</i> CS-K2	98.18	Betaproteobacteria;Burkholderiales;Limnobacter_f
RG-B-4	1019	4	MH091363	<i>Massilia aurea</i> AP13	99.80	Betaproteobacteria;Burkholderiales;Oxalobacteraceae
MA-B-18	947		MH091444		100	
J-DMA-K-2	976	7	MH091540	<i>Azoarcus communis</i> SWub3	99.59	Betaproteobacteria;Rhodocyclales;Zoogloaceae
DMA-N-7c	780	6	MH091558	<i>Methyloversatilis discipulorum</i> FAM1	100	Betaproteobacteria;Sterolibacterium_o;Sterolibacteriaceae
MG-B-14	1027	10	MH091425	<i>Rheinheimera chironomi</i> K19414	98.64	Gammaproteobacteria;Alteromonadales;Alishewanella_f
RA-B-1	654	3	MH091407	<i>Rheinheimera soli</i> BD-d46	98.47	Gammaproteobacteria;Alteromonadales;Alishewanella_f
RA-N-1	954	4	MH091384	<i>Rheinheimera soli</i> BD-d46	98.74	Gammaproteobacteria;Alteromonadales;Alishewanella_f
RA-K-9	986		MH091385	<i>Rheinheimera mesophila</i> IITR-13	98.98	
DMA-K-3	959	15	MH091567	<i>Rheinheimera soli</i> BD-d46	99.37	Gammaproteobacteria;Alteromonadales;Alishewanella_f
RA-K-1	948	1	MH091398	<i>Rheinheimera soli</i> BD-d46	98.42	Gammaproteobacteria;Alteromonadales;Alishewanella_f
DMA-K-5	911	5	MH091566	<i>Rheinheimera chironomi</i> K19414	98.46	Gammaproteobacteria;Alteromonadales;Alishewanella_f
J-RA-B-13	1031		MH091488		99.81	
J-MG-B-21	1005	14	MH091501	<i>Rheinheimera chironomi</i> K19414	98.71	Gammaproteobacteria;Alteromonadales;Alishewanella_f
J-RG-N-18b	1037		MH091451	<i>Rheinheimera aquimaris</i> SW-353/	98.94	
J-MG-B-6	1038	9	MH091499	<i>Rheinheimera nanhaiensis</i> E407-8	99.71	Gammaproteobacteria;Alteromonadales;Alishewanella_f
				<i>Rheinheimera mesophila</i> IITR-13		
J-DMG-B-3b	1069	1	MH091529	<i>Alishewanella agri</i> BL06	98.88	Gammaproteobacteria;Alteromonadales;Alishewanella_f
J-RA-N-1b	843	1	MH091470	<i>Alishewanella tabrizica</i> RCRI4	98.46	Gammaproteobacteria;Alteromonadales;Alishewanella_f

Csoport-reprezentáns törzs	Szekven- ciahossz (nt)	A csoport tagjainak száma	GenBank azonosító szám	Legközelebbi rokon faj	Hasonlósági	
					fok (%)	Taxonómiai besorolás (EzBiocloud)
RA-N-5	922	4	MH091372	<i>Shewanella putrefaciens</i> JCM 20190	99.89	Gammaproteobacteria;Alteromonadales;Shewanellaceae
RG-K-1	898	2	MH091360	<i>Shewanella putrefaciens</i> JCM 20190	99.22	Gammaproteobacteria;Alteromonadales;Shewanellaceae
DMG-N-3	957	1	MH091547	<i>Cellvibrio fibrivorans</i> R-4079	98.75	Gammaproteobacteria;Cellvibrionales;Cellvibrionaceae
RG-K-14	855	1	MH091358	<i>Cellvibrio diazotrophicus</i> E50	98.48	Gammaproteobacteria;Cellvibrionales;Cellvibrionaceae
MA-K-5	944	2	MH091436	<i>Cellvibrio mixtus subsp. Mixtus</i> ACM 2601	98.41	Gammaproteobacteria;Cellvibrionales;Cellvibrionaceae
J-MG-B-13	1084	2	MH091503	<i>Cellvibrio fibrivorans</i> R-4079	99.63	Gammaproteobacteria;Cellvibrionales;Cellvibrionaceae
RG-B-9	1017	1	MH091361	<i>Serratia fonticola</i> LMG 7882/ <i>Serratia glossinae</i> C1	99.80	Gammaproteobacteria;Enterobacterales;Yersiniaceae
RA-N-2	735	1	MH091376	<i>Nevskia ramosa</i> DSM 11499	97.82	Gammaproteobacteria;Nevskiales;Solimonadaceae
MA-N-12	934	1	MH091434	<i>Nevskia ramosa</i> DSM 11499	97.97	Gammaproteobacteria;Nevskiales;Solimonadaceae
RA-N-17	1020	1	MH091378	<i>Polycyclovorans algicola</i> TG408	98.53	Gammaproteobacteria;Nevskiales;Solimonadaceae
RA-N-20	1461	1	MH091375	<i>Perlucidibaca piscinae</i> IMCC1704	97.24	Gammaproteobacteria;Pseudomonadales;Moraxellaceae
J-MG-K-10	996	1	MH091497	<i>Moraxella osloensis</i> CCUG 350	99.20	Gammaproteobacteria;Pseudomonadales;Moraxellaceae
MG-B-6	702		MH091419	<i>Pseudomonas peli</i> R-20805	99.29	
MG-N-5	1046	12	MH091408	<i>Pseudomonas paralactis</i> WS4992	100	Gammaproteobacteria;Pseudomonadales;Pseudomonadaceae
RA-N-8	763		MH091369	<i>Pseudomonas granadensis</i> LMG 27940	100	
MA-B-5a	931		MH091441	<i>Pseudomonas coleopterorum</i> Esc2Am <i>Pseudomonas alcaliphila</i> JCM 10630/	99.89	
DMA-N-12b	752	1	MH091564	<i>Pseudomonas chengduensis</i> MBR/ <i>Pseudomonas oleovorans subsp. lubricantis</i> RS1	99.60	Gammaproteobacteria;Pseudomonadales;Pseudomonadaceae
DMA-B-11a	965	1	MH091574	<i>Pseudomonas anguilliseptica</i> DSM 12111	99.27	Gammaproteobacteria;Pseudomonadales;Pseudomonadaceae
RA-N-12	1066	2	MH091382	<i>Pseudomonas protegens</i> CHA0 <i>Pseudomonas rhodesiae</i> CIP 104664/	99.91	Gammaproteobacteria;Pseudomonadales;Pseudomonadaceae
MG-N-10	691	1	MH091414	<i>Pseudomonas grimontii</i> CFML 97-514	99.86	Gammaproteobacteria;Pseudomonadales;Pseudomonadaceae
RA-K-6	896	4	MH091388	<i>Pseudomonas floridensis</i> GEV388	98.99	Gammaproteobacteria;Pseudomonadales;Pseudomonadaceae
RA-K-3	851	2	MH091389	<i>Pseudomonas floridensis</i> GEV388	98.94	Gammaproteobacteria;Pseudomonadales;Pseudomonadaceae

Csoport-reprezentáns törzs	Szekven- ciahossz (nt)	A csoport tagjainak száma	GenBank azonosító szám	Legközelebbi rokon faj	Hasonlósági	
					fok (%)	Taxonómiai besorolás (EzBiocloud)
J-DMA-N-3	948	9	MH091533	<i>Pseudomonas chengduensis</i> MBR	99.37	Gammaproteobacteria;Pseudomonadales;Pseudomonadaceae
J-MG-N-15	974	8	MH091492	<i>Pseudomonas alcaliphila</i> JCM 10630	100	Gammaproteobacteria;Pseudomonadales;Pseudomonadaceae
J-DMG-B-12	976	6	MH091530	<i>Pseudomonas alcaliphila</i> JCM 10630	98.57	Gammaproteobacteria;Pseudomonadales;Pseudomonadaceae
J-RA-N-5	1013	2	MH091467	<i>Pseudomonas anguilliseptica</i> DSM 12111	99.11	Gammaproteobacteria;Pseudomonadales;Pseudomonadaceae
J-DMG-N-14a	1479	1	MH091525	<i>Pseudomonas oryzae</i> KCTC 32247	99.79	Gammaproteobacteria;Pseudomonadales;Pseudomonadaceae
J-RA-B-4b	759	1	MH091483	<i>Pseudomonas guineae</i> LMG 24016	97.76	Gammaproteobacteria;Pseudomonadales;Pseudomonadaceae
J-RG-K-8	859	1	MH091456	<i>Pseudomonas anguilliseptica</i> DSM 12111	98.95	Gammaproteobacteria;Pseudomonadales;Pseudomonadaceae
J-RG-K-9	996	1	MH091455	<i>Pseudomonas anguilliseptica</i> DSM 12111	99.10	Gammaproteobacteria;Pseudomonadales;Pseudomonadaceae
J-DMG-N-9b	822	1	MH091522	<i>Pseudomonas xanthomarina</i> DSM 18231	99.27	Gammaproteobacteria;Pseudomonadales;Pseudomonadaceae
J-RG-N-11	952	1	MH091454	<i>Pseudomonas otitidis</i> MCC10330	99.58	Gammaproteobacteria;Pseudomonadales;Pseudomonadaceae
J-RG-N-15	907	1	MH091452	<i>Pseudomonas guangdongensis</i> CCTCC AB 2012022	100	Gammaproteobacteria;Pseudomonadales;Pseudomonadaceae
J-MA-B-22	854	1	MH091517	<i>Pseudomonas anguilliseptica</i> DSM 12111	99.29	Gammaproteobacteria;Pseudomonadales;Pseudomonadaceae
J-MG-B-3	1047	2	MH091500	<i>Vibrio cholerae</i> CECT 514	99.81	Gammaproteobacteria;Vibrionales;Vibrionaceae
MG-B-5b	996	1	MH091420	<i>Lysobacter brunescens</i> KCTC 12130	99.60	Gammaproteobacteria;Xanthomonadales;Lysobacteraceae
J-RG-B-6	1011	1	MH091460	<i>Luteimonas terrae</i> KJ769177	100	Gammaproteobacteria;Xanthomonadales;Lysobacteraceae
DMA-N-7b	957	2	MH091559	<i>Aquimonas voraii</i> DSM 16957	99.37	Gammaproteobacteria;Xanthomonadales;Rhodanobacteraceae
RG-B-10	1000	5	MH091367	<i>Aeromonas veronii</i> CECT 4257/ <i>Aeromonas ichthiosmia</i> DSM 6393	100	Gammaproteobacteria;Aeromonadales;Aeromonadaceae
VERRUCOMICROBIA						
DMA-N-11	1481	1	MH091565	<i>Luteolibacter algae</i> A5J-41-2	96.51	Verrucomicrobiae;Verrucomicrobiales;Luteolibacter_f
MG-N-17	1480	1	MG799125	<i>Verrucomicrobium spinosum</i> DSM 4136	94.38	Verrucomicrobiae;Verrucomicrobiales;Verrucomicrobiaceae
J-DMA-K-7	1480	1	MH091538	<i>Luteolibacter algae</i> A5J-41-2	96.51	Verrucomicrobiae;Verrucomicrobiales;Luteolibacter_f