

EÖTVÖS LORÁND TUDOMÁNYEGYETEM TERMÉSZETTUDOMÁNYI KAR
MIKROBIOLÓGIAI TANSZÉK

CSITÁRI BIANKA

AZ OLDOTT ANYAGOK EREDETE ÉS HATÁSA SZIKES TAVAINKBAN

PHD ÉRTEKEZÉS

DOI: 10.15476/ELTE.2022.156



ELTE KÖRNYEZETTUDOMÁNYI DOKTORI ISKOLA

KÖRNYEZETBIOLÓGIA DOKTORI PROGRAM

TÉMAVEZETŐ:

DR. FELFÖLDI TAMÁS

EGYETEMI DOCENS

KÜLSŐ KONZULENS:

DR. SZÉKELY ANNA JÚLIA

EGYETEMI DOCENS

BUDAPEST

2022

*„Megelevenedik sok régi emlék, elmosódott képek új színeket nyernek,
régi szavak szólnak elő a csendből százszor és ezerszer.
Ilyenkor az álmodozás szétnő, s az elmúlt idők fölé emelkedik,
kijavít hibákat, miket a lelkiismeret eléje tesz,
mint szabó elé a rosszul varrt ruhát.
Csak ilyenkor lehet mindent előlről kezdeni s másképpen,
megnyugtatóbban rendezni rég elvégzett dolgokat,
csak ilyenkor lehet színes csodává álmodni a múltat,
s igaznak, szépnek hinni a jövőt.”*

Wass Albert

Tartalomjegyzék

Tartalomjegyzék	3
Legfontosabb rövidítések jegyzéke	5
1. Bevezetés	6
2. Irodalmi áttekintés	7
2.1 A világ sós tavai	7
2.2 A szikes tavak	9
2.2.1 Elterjedésük és kialakulásuk.....	9
2.2.2 Ionösszetételük	11
2.2.3 Kiskunsági szikes tavak kialakulása és földtani jellemzői.....	13
2.2.6 A kiskunsági szikesek élővilága	14
2.3 A szikes tavak anyagforgalma	17
2.3.1 A globális szénkörforgalom és a kontinentális vizek szerepe a szén ciklusban	17
2.3.2 Tavak oldott szerves anyag forrása és összetétele.....	19
2.3.3 Az általános nitrogén körforgalom legfőbb folyamatai	20
2.3.4 Szikes tavak egyedi anyagforgalmi ciklusa	22
3. Célkitűzések	23
4. Anyag és módszer	23
4.1 Baktériumtörzsek anionokhoz való adaptációjának vizsgálata	23
4.1.1 Mintavétel	23
4.1.2 Izolálás és fenntartás	25
Törzsek izolálásához használt táptalaj összetétele (literenként)	27
Törzsek fenntartásához használt táptalaj összetétele	27
4.1.3 Törzsek azonosítása	28
4.1.4 Sótolerancia-teszt.....	28
4.1.5 Adatelemzés	29
4.2 A szén dinamikája	30
4.2.1 Mintavétel	30
4.2.2 CDOM, DOC és TSS mérések	31
4.2.3 Fluoreszcencia gerjesztés-emissziós mátrix spektroszkópia.....	31
4.2.4 Az EEMs mérés eredményének elemzése	32
4.3 A nitrogén különböző formáinak átalakulási folyamatai	32
4.3.1 Mintavétel	32
4.3.2 Laboratóriumi mintafeldolgozás	34
4.3.3 Kémiai paraméterek meghatározása.....	34
5. Eredmények	38
5.1 Baktériumtörzsek anionokhoz való adaptációjának vizsgálata	38
5.1.1 A tavak fizikokémiai paraméterei	38
5.1.2 A tavak ionösszetétele.....	39
5.1.3 Törzsek izolálása és taxonómiai azonosítása	39
5.1.4 Sótolerancia teszt.....	42
5.1.5 Sópreferencia súlyozott növekedési értékek alapján	45
5.2 A szén dinamikája	48
5.2.1 A zavaros és a színes szikesek szezonális összehasonlítása a fizikokémiai paramétereken keresztül.....	48
5.2.2 A DOM összetétele és eredete	48
5.3 A nitrogén különböző formáinak átalakulási folyamatai	51

5.3.1 A szezonális hatása a fizikokémiai paraméterekre, a nitrogénformák mennyiségére és a baktériumközösség összetételére.....	51
5.3.2 A funkciógének kópiaszámának szezonális változása és befolyásoló tényezői	54
6. <i>Eredmények értékelése</i>	56
6.1 Baktériumtörzsek anionpreferenciája	56
6.2 A DOM eredete és típusa szikes tavainkban	59
6.3 A nitrogén különböző formáinak átalakulási folyamatai.....	62
7. <i>A doktori értekezés tézisei</i>	64
8. <i>Összefoglalás</i>	65
9. <i>Summary</i>	66
10. <i>Köszönetnyilvánítás</i>	67
11. <i>Irodalomjegyzék</i>.....	68
12. <i>Függelék</i>.....	83

Legfontosabb rövidítések jegyzéke

- CDOM – „colored dissolved organic matter”, színes oldott szerves anyag
- dNTP – deoxynucleoside triphosphate, dezoxinukleotid-trifoszfát
- DOC – „dissolved organic carbon”, oldott szerves szén
- DIC – „dissolved inorganic carbon”, oldott szervetlen szén
- DOM – „dissolved organic matter”, oldott szerves anyag
- EEMs – „fluorescence excitation emission matrix spectroscopy”, fluoreszcencia gerjesztés-emissziós mátrix spektroszkópia
- FI – „fluorescence index”, fluoreszcencia index
- FISH – „fluorescence in situ hybridization”, fluoreszcens in situ hibridizáció
- FRESH – „freshness index”, frissességi index
- HIX – „humification index”, humifikációs index
- NMDS – „non-metric multi-dimensional scaling”, nem metrikus sokdimenziós skálázás
- OD – optikai denzitás
- PCR – „polymerase chain reaction”, polimeráz-lánreakció
- PgC – „petagram of carbon”, petagram szén
- rRNS – riboszomális ribonukleinsav
- TOC – „total organic carbon”, összes szerves szén
- TSS – „total suspended solids”, összes szuszpendált szilárd anyag

1. Bevezetés

A szélsőséges környezeti feltételek egyedi ökoszisztémát hoznak létre, amelyekhez a mikroorganizmusok változatos stratégiákkal alkalmazkodnak (Shu és mtsai, 2022). A szikes tavak magas pH értéke és sókoncentrációja, változó vízmélysége, valamint időszakos kiszáradása kiváló lehetőséget nyújt a mikroorganizmus közösségek számos szélsőséges és változó körülményhez való alkalmazkodásának, és az általuk katalizált tápanyagciklusoknak a tanulmányozására.

Európán belül szikes tavakkal, vagyis magas pH-jú, nátrium- és karbonátionokban gazdag vizes élőhelyekkel a Kárpát-medencében (Magyarország, Ausztria, Szerbia) találkozhatunk. Sótartalmuk az évszak és a vízszint függvényében a hipo- és a mezozalin tartományok között változik (Felföldi és mtsai, 2009; Boros és mtsai, 2014). A régióon belül a szikes tavak fő sókomponense a nátrium-hidrogén-karbonát, nátrium-klorid és a nátrium-szulfát (Boros és mtsai, 2014; Felföldi és mtsai, 2016).

A szikes tavak haloalkalofil prokarióta közösségeknek adnak otthont, amelyek kulcsszerepet játszanak számos olyan az élet szempontjából meghatározó elemkörforgalomnak, mint a szén és a nitrogén ciklus (Sorokin és mtsai, 2015). A sekély tavak átlagos oldott szerves szén (DOC) koncentrációja 6,6 mg/L, ami kétszer olyan magas, mint a mély tavaké (Chen és mtsai, 2015). Ehhez képest a szikes tavak 90 mg/L átlagos DOC-koncentrációval rendelkeznek, ami még a tipikusan magas eutróf tavakhoz, mocsarakhoz vagy lápokhoz hasonlítva is extrémnek számít (Boros és mtsai, 2020). Az oldott szerves anyag (DOM) mennyiségileg a legjelentősebb szerves szénkészlet a vízi rendszerekben (Williamson és mtsai, 1999). A mai napig számos kérdés tisztázatlan a szikes tavak nitrogén körforgalmát illetően. Korábbi kutatások eredményei alapján elmondható, hogy a magas sótartalom hatással van a nitrogén körforgalom oxidatív részére a nitrifikáció gátlásával (Sorokin és mtsai, 2005). Továbbá nem csupán a nitrifikáció, de a nitrogén-fixáció is limitált (Sorokin és mtsai, 2015).

A meglévő ismereteink alapján számos kérdés merül fel a tavakkal kapcsolatban. A só típusa meghatározó szereppel bír-e? Minek köszönhető a magas oldott szerves anyag koncentráció? Az elemek anyagforgalmára milyen hatással vannak a különleges körülmények? Ezek megválaszolása az alaptudás bővítését szolgálják, illetve a gyakorlati hasznosíthatóságuk sem elhanyagolható.

2. Irodalmi áttekintés

2.1 A világ sós tavai

A világ sós tavainak ökoszisztémái jelentős turisztikai, kulturális, gazdasági, rekreációs, tudományos, természetvédelmi és ökológiai értékkel bírnak (Boros és Kolpakova, 2018). Definíció szerint a sós tavak sókoncentrációja 3 g/L-nél kezdődik (Hammer, 1986; Csitári és mtsai, 2022). A tengervizeknél valamivel kisebb sótartalommal az Antarktiszon lévő tavak rendelkeznek, valamint a Kaszpi-tenger, a Kaliforniában elhelyezkedő Salton-tó és a Kárpát-medence szikesei. A sókoncentráció felső határának képviselői a Holt-tenger (lásd *2.1. kép*), az észak-afrikai szikes tavak és a kínai Quinghai-tó. A sós tavak víztestjébe külső forrásból való befolyás érkezik, pl. folyó táplálhatja őket, azonban kifolyás nincsen, azaz vízvesztés csupán párolgás és elszivárgás útján valósul meg. Így a tavak betöményednek és egyes esetekben teljesen ki is száradhatnak a szárazabb éghajlatú területeken. Heves esőzések azonban újra feltölthetik a tómedret. Fizikai és kémiai karakterüket a helyi geomorfológiai viszonyok, a medence jellemzői, továbbá a evaporáció mértéke és a csapadék mennyisége határozza meg (Stenger-Kovács és mtsai, 2014).



2.1. kép: A sós tavak csoportjába tartozó Holt-tenger

(Forrás: <https://www.britannica.com/place/Dead-Sea/Climate-and-hydrology>)

A tavakat nyolc fő ion mennyisége alapján különíthetjük el: Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , K^+ , HCO_3^- , CO_3^{2-} , Cl^- és SO_4^{2-} . Ám a tömény sós vizekben magas lehet a kation-anion összeférhetetlenség, azaz magas HCO_3^- és CO_3^{2-} koncentrációk alacsony Ca^{2+} és Mg^{2+} mennyiséggel párosulnak, magas SO_4^{2-} koncentráció alacsony Ca^{2+} koncentrációhoz vezet, míg a Ca^{2+} mint domináns ion általában korrelál a magas Cl^- koncentrációval (Boros és Kolpakova, 2018). A sós tavakat két kategóriába lehet sorolni a bennük megtalálható anionok alapján, az egyik típus a tengerekhez hasonló anionokkal, a másik ettől eltérőekkel rendelkezik. Azokat a tavakat, amelyek magas karbonátion koncentrációval, így magas pH-val is rendelkeznek, szikes vagy alkalikus tavaknak nevezzük. A karbonátion a nagyrészt karbonátásványokból (kalcit, aragonit, dolomit) álló üledékes kőzetekből származik. A karbonátos kőzetek átmenetet képeznek a csak kalcitból álló mészkő és a dolomitásványban gazdag dolomit között. Ezek azonban a két fő alkotóásvány mellett egyéb sókat és agyagásványokat is tartalmazhatnak. Az agyagásványok kation-kicserélő képességük és vízzel való érintkezéskor tapasztalt duzzadókéességük miatt pufferelő hatással bírnak, azaz a savas és lúgos hatásokat tompítani képesek, illetve tápelemek és toxikus anyagok megkötésére alkalmasak. A kationokban és karbonátionban gazdag rendszer megakadályozza a rendszer elsavanyosodását, így amíg ezek jelen vannak, a pH nem csökken. A pufferrendszerek hatékonysága a közeg kémhatásától is függ. Különböző pH-értékeken, különböző pufferanyag játssza a főszerepet, lúgos pH esetén pl. a Na(H)CO_3 (Salek és mtsai, 2015).

A különböző sók koncentrációja befolyásolja a tó vizének egyéb fizikai-kémiai tulajdonságait, pl. a sókoncentráció növekedésével a víz oxigénoldhatósága és fagyáspontja csökken, sűrűsége pedig nő. Az oldott sók is módosíthatják a rendelkezésre álló tápanyagok mennyiségét (Shadrin, 2018). A sókoncentráció és összetétel azonban közvetlenül befolyásolja a vízi élőlényeket is. A megnövekedett sótartalom csökkentheti a makrofiták abundanciáját és diverzitását, valamint leegyszerűsítheti a táplálékhálózati struktúrát (Hammer és Heseltine, 1988; Felföldi, 2020). A bakterioplankton alapvető szerepet játszik a szikes vizes élőhelyek biokémiai folyamataiban (Waiser és Robarts, 2009; Felföldi, 2020). Ugyanakkor a baktériumok kis méretüknél fogva különösen érzékenyek az ozmotikus és ionos változásokra, így a sókoncentráció és az ionösszetétel különösen fontos szelektív erő, amely módosítja a vízi mikrobaközösségek abundanciáját, összetételét és aktivitását (Székely és Langenheder, 2014). Annak ellenére, hogy a különféle ionok nyilvánvalóan fontosak az általános sejtfolyamatokban (Rosenberg és mtsai, 2013), a sótartalom-tolerancia vizsgálatok általában csak a teljes

sókoncentráció hatására koncentrálnak, és elsősorban NaCl tartalmú oldatokkal kísérleteznek.

2.2 A szikes tavak

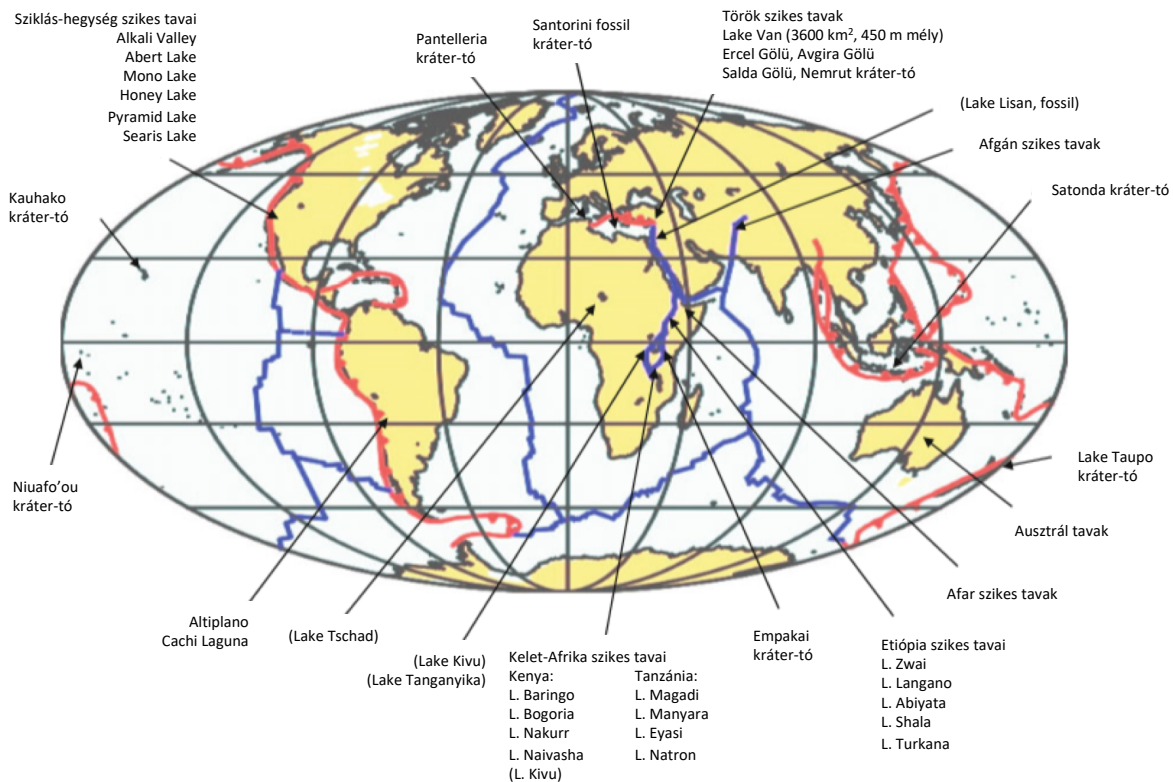
2.2.1 Elterjedésük és kialakulásuk

A szikes tavak általában olyan sekély tavak, amelyek szélsőséges fizikai és kémiai paraméterekkel, különleges biogeokémiai ciklusokkal és egyedi közösségekkel rendelkeznek. Definíció szerint azok a tavak, amelyekben a Na^+ és a $\text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-}$ az első a domináns ionok sorában (Boros és mtsai, 2018). A szikes tavak két típusa fordul elő: a zavaros és a színes, példa a két típusra az 2.2. képen látható. A zavaros turbiditását a víztestben lévő szuszpendált szerves partikulomok adják. Míg a színes barna színét elsősorban az oldott szerves anyagok és huminanyagok. Mindkét típus jellemzően hipertrófnak tekinthető a szerves növényi tápanyagok és a klorofill-a koncentrációja alapján (Boros és mtsai, 2016).



2.2. kép: A szikes tavak két típusa: zavaros és színes (Forrás: saját készítésű kép, 2017)

A szárazföldi szikes tavak szinte minden kontinensen előfordulnak (Hammer, 1986; Waiser és Robarts, 2009; Sorokin és mtsai, 2014). A 2.1. ábrán látható aktív tektonikus és vulkáni zónákat (kék és piros vonal) tanulmányozva megfigyelhető, hogy a szikes tavak eloszlását nagymértékben befolyásolják ezek elhelyezkedései. A térképen jelölt tavak közül egyesek korábbi részletesebb kutatások részét képezték, pl. a Mono-tó, Nátron-tó vagy a Van-tó (Schagerl, 2016), azonban egy részük még megismerésre és tanulmányozásra vár.



2.1. ábra: Szikes tavak csoportjainak globális eloszlása és kapcsolatuk a tektonikus lemezekkel (Kempe és Kazmierczak, 2011)

A szikes kémiai karakter kialakulását tekintve a szikes tavakat két csoportra lehet osztani. Az első csoportba az általában nagyobb kiterjedéssel rendelkező tavak tartoznak. A tavak kőzetlemezek tektonikus mozgásainak és a vulkanikus tevékenység következtében létrejött vulkáni formációknak köszönhetően kialakult zárt medencében helyezkednek el (Kent és Louie, 2013). Ezek az ún. endorheikus medencék vagy lefolyástalan medencék olyan hidrológiailag zárt rendszerek, melyek esetében a felszíni víz más külső víztestbe történő lefolyása korlátozott, így vízvesztés csupán párolgás útján jön létre. Ennek hatására sok esetben a különböző ásványi sók és a szennyező anyagok a tavakban felgyülemlenek (Litchfield, 2011; Philip és Mosha, 2012). Sótartalmuk az évszak és a vízszint függvényében változik a hipo- és a mezoszalin tartomány között (Felföldi és mtsai, 2009; Boros és mtsai, 2014). Magas nátriumion (Na^+) és karbonátion ($\text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-}$) koncentrációval bírnak, ami lúgos pH-t eredményez (Boros és Kolpakova, 2018). Európán belül az ilyen vizes élőhelyek a Kárpát-medencében (Magyarország, Ausztria és Szerbia) található meg. Lefolyástalan medencében fekvő tó az Aral-tó és a Kaszpi-tenger is, mely a sós tavak csoportjába tartozik (Wang és mtsai, 2018). A kialakulást tekintve a második csoportba azok a tavak tartoznak, amelyek vulkanikus kráterekben vagy kalderákban alakulnak ki, ezek

jellemzően kisebb kiterjedésűek és alkalikus természetűek. Ezzel a típussal Hawaii-on, Izlandon, Görögországban, Indonéziában és Kenyában is találkozhatunk. Megállapíthatjuk, hogy a szikesekre jellemző kémiai paraméterek különböző éghajlati, geológiai és morfológiai körülmények között is létrejöhetnek, azonban függ a víztestbe beáramló ionok mennyiségétől.

2.2.2 Ionösszetételük

A sókoncentráció és az ionösszetétel tekintetében a szikes tavak jelentősen eltérhetnek egymástól (Waiser és Robarts, 2009; Boros és Kolpakova, 2018). A vízvezető terület sajátosságain túl számos további folyamat, köztük antropogén és éghajlati tényezők is hozzájárulhatnak a tavak magas és gyakran változó sótartalmához. Például a sekély szikes tavak különösen ki vannak téve a csapadék és párolgás által kiváltott vízszint-ingadozás hatásának, az aszályok pedig a sótartalom drasztikus növekedéséhez, sőt időszakos teljes kiszáradáshoz vezetnek (Hammer, 1986; Waiser és Robarts, 2009; Schagerl, 2016; Szabó és mtsai., 2020), ahogyan az a 2.3. képen is látható.



2.3. kép: Kiskunsági szikes tó (Zab-szék), valamint a tó kiszáradás idején

(Forrás: saját készítésű kép, 2017)

A párolgás okozta koncentrációnövekedés következtében bizonyos típusú sók kicsapódhatnak, míg mások oldatban maradnak, tovább módosítva az ionos összetételt. Az elsőként kicsapódó só jellemzően mész (CaCO_3), ezt követi a dolomit [$\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$], majd a gipsz ($\text{CaSO}_4 \times \text{H}_2\text{O}$), végül egyéb sók (Waiser és Robarts, 2009; Schagerl, 2016). Ezért a legtöbb szikes vízben a Na^+ , és csak néhány tó esetén a Ca^{2+} és Mg^{2+} kation a meghatározó. Az anionok esetében azonban figyelemre méltó diverzitás tapasztalható: a szikes tavakban a HCO_3^- és a CO_3^{2-} , továbbá a SO_4^{2-} szintén sok szikes tóban van jelen viszonylag magas koncentráció értékben (Wetzel, 2001; Boros és Kolpakova, 2018). Más ionos formájú elemek, mint a nitrogén, foszfor, vas, mangán, szilícium, biológiai jelentőséggel bírnak (pl. a legtöbb tó esetében a fitoplankton növekedésének legfontosabb korlátozó tényezője a foszfor), de a teljes sótartalomhoz való hozzájárulásuk elhanyagolható (Wetzel, 2001). A NaHCO_3 a szikes tavak és meder fő sókomponense a Kiskunságban, míg kisebb részben NaCl is jelen van (Boros és mtsai, 2014). A Vajdaság szikes vizei körülbelül ugyanolyan arányban tartalmazznak NaHCO_3 -ot, NaCl -ot és Na_2SO_4 -ot (Boros és mtsai, 2014). Ezzel szemben az erdélyi sós tavakban egyértelműen a NaCl dominál, és a víz szulfáttartalma is jelentős, különösen a mélyebb rétegekben (Máthé és mtsai, 2014; Felföldi és mtsai, 2016).

A Kárpát-medencében található szikes tavak többsége limnológiai értelemben nem nevezhető tónak, ezek helyes megnevezése: asztatikus (szezonálisan kiszáradó) vizes élőhely (Boros és mtsai, 2013). Ez alól kivételt képeznek a nagyobb területen elterülő szikes típusú sekély tavak, melyek nem száradnak ki, ilyen a Fertő-tó és Velencei-tó, illetve az utóbbi években szikes karakterét egyre inkább visszanyerő Szelidi-tó (Boros és mtsai, 2013; Boros Emil, szóbeli közlés).

A táplálékhálózat csúcsát a zooplankton jelenti, halak általában nem találhatóak a tavakban (Horváth és mtsai, 2013), ami az időszakos kiszáradásnak köszönhető (kivétel nagyobb tavak, pl. hazánkban a Fertő és Velencei-tó). A környezeti tényezők dinamikus változása nemcsak a zooplankton mennyiségét befolyásolják, hanem a baktériumközösség összetételére és a biogeokémiai ciklusokra is nagymértékben hatással lehetnek (Szabó és mtsai, 2020), ezekről a változókról jelenleg keveset tudunk. Azonban korábbi kutatások megerősítik, hogy a világ egyik legproduktívabb vizes élőhelyének tekinthetők ezek a tavak a nagymennyiségben jelenlévő szervesanyagoknak köszönhetően, pl. ortofoszfát (Boros és mtsai, 2021). Továbbá az elsődleges termelők (cianobaktériumok, eukarióta zöldalgák és szemesostorosok) a karbonátionokból korlátlan mennyiségű a CO_2 érhető el (Somogyi és mtsai, 2017). Elsősorban alkalofil

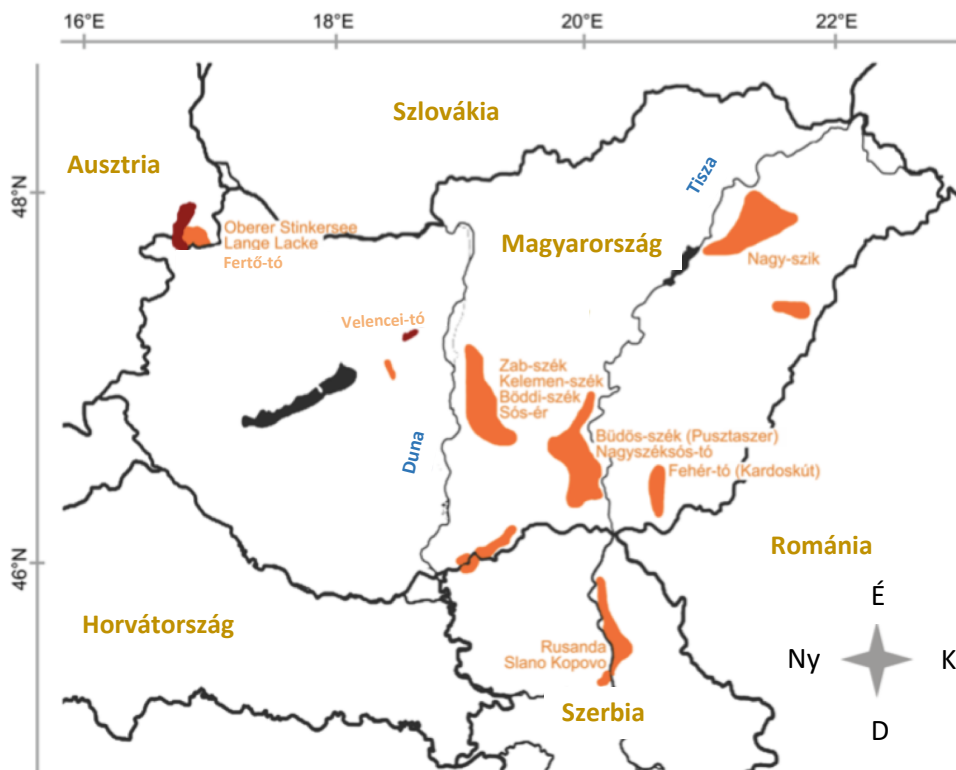
prokarióta szervezetek millióinak teremtenek otthont a szikes tavak, valamint a planktonikus baktériumközösségek számára is, amelyek képesek megbirkózni a szikes tavakban zajló szélsőséges körülményekkel (Boros és Kolpakova, 2018). A tavakban ezen kívül megfigyelhető planktonikus algavirágzás is. A pikocianobaktériumok, valamint a pikoeukarióta algák (fitoplankton) más vízi környezetekhez képest rendkívül nagy számban mutatkoznak (Felföldi és mtsai, 2009; Somogyi és mtsai, 2009; Somogyi és mtsai, 2022), elsősorban az egész évben jelen lévő magas tápanyagtartalom (szervetlen nitrogén és foszfor) miatt, amelynek forrása legfőképp a vándorló madarak ürüléke és a parti növényzetből származó bomló növényi anyagok (Boros és mtsai, 2017; Szabó és mtsai, 2020; Boros és mtsai, 2021). Egyes tavak a cianobaktérium tömegprodukciónak köszönhetően ideális helyet biztosítanak a modern sztramatolitok tanulmányozására (Litchfield, 2011). Azonban a különleges környezeti feltételek a szikes tavak mikrobiális elemkörforgalmát is egyedivé teszik (Szabó és mtsai, 2017). Ami egyrészt a Ca^{2+} hiányával magyarázható, mely oldott állapotban lévő foszfor felesleghez vezet, továbbá a lúgos kémhatás és a nagy szervetlen szénkoncentráció. Az ammónium-N jelenléte többnyire mérgező, illékony ammónia és metil-amin formában toxikus az élő szervezetek számára (Sorokin és mtsai, 2015).

2.2.3 Kiskunsági szikes tavak kialakulása és földtani jellemzői

A Kiskunsági szikes tavak Magyarországon, a Duna-Tisza közén helyezkednek el a Kiskunsági Nemzeti Park területén. A Kárpát-medencén belül található szikes tavak elhelyezkedését a 2.2. *ábra* mutatja be.

Ez a terület a mérsékelt övben található, melyre az időjárás változékonysága jellemző. A változékonyság oka az, hogy éghajlatunkra három éghajlattípus is hatással van: a mediterrán, a kontinentális és az óceáni, melyek a hőmérséklet ingadozásáért és a csapadék eloszlásáért felelősek. A Duna-Tisza köze a mérsékelt száraz és meleg éghajlati klímaterületbe tartozik (Országos Meteorológiai Szolgálat, (met.hu) adatai alapján). A Duna-Tisza közén a medence aljzatát a Közép-magyarországi törési öv két részre szeli. A medence aljzatát gránit, nagymennyiségű mezozoós mészkő, valamint ópaleozoós kristályos képződmények alkotják. Ezeket sekélytengeri üledékek, lajta és szarmata mészkövek lerakódása figyelhető meg. A területen látható hordalékúpok a pliocénben megjelent Duna hordalékának hátrahagyásával épültek fel, míg a medencét a Duna árteréből származó futóhomok és lösz töltötte fel. Az esőzések miatt megemelkedő talajvízszint a mélyebb területeken sekély tavakat hozott létre, megindítva ezzel a

karbonátképződést. Ezeknek a tavaknak a legnagyobb része a lecsapolásoknak köszönhetően napjainkban eltűnt, egykori jelenlétüket a visszamaradt kivált karbonátiszap jelzi.



2.2. ábra: A Kárpát-medence szikes tavai (Felföldi, 2020)

2.2.6 A kiskunsági szikesek élővilága

Az Alföld nagyobbik részének természetes növényzete az erdőssztyepp, ahol nagy kiterjedésű szikes, lösz- és homokpuszták, ligetes és zárt erdők váltakoznak rétekekkel, mocsarakkal, lápokkal és folyómenti ártéri növényzettel. A kontinentális jellegű pannon homokbuckások számos endemikus flóra- és faunaelemnek, értékes reliktumfajoknak az otthonai (Nagy és mtsai, 2008). Az endemikus növényfajok az elszigeteltségből adódóan rokon fajaiktól eltérő irányba fejlődtek. Általában kis területen elterjedtek, s erősen kötődnek a kialakulásukat eredményező környezeti feltételekhez. Egyes homoki endemikus fajok speciális igényűek, csak a Duna-Tisza közén, meszes homokon fordulnak elő. Míg más fajokkal a sziklagyepekben és a sztyeppréteken találkozhatunk (Molnár, 2003).

A XX. század elején még nagy kiterjedésű, ritkás növényzetű homoki élőhelyek kiterjedése csökkent, az élővilág összetétele megváltozott. Az intenzív mező- és erdőgazdálkodás, az útépítések és az inváziós fajok terjedése is veszélyezteti a

megmaradt állományokat (Molnár, 2003). A területeken zajló vízrendezések, öntözések, továbbá a csapadék mennyiségének csökkenése miatt az alföldi területeken csökkent a talajvízszint, melynek hatására a mocsarak, lápok és gyepek jelentős része kiszáradt. A gyepek területén zajló építkezések és útépítések tovább csökkentik azok mennyiségét. Az utak építése az egyes élőhelyek fragmentációjához vezetnek. Elzárva ezzel egyes fajok vonulási útját, környékükön megnőnek az antropogén hatások, a taposás és a légszennyezés is. Ezeken kívül a műtrágyázás hatására is csökkenhet jelentősen a gyepek fajszáma, de hasonló hatást válthatnak ki az egyes gyomirtó- és rovarölő szerek használata. Azonban változást a kaszálás és legeltetés felhagyása is előidézhet, ezért kiemelt jelentőségű a területek megfelelő mértékű kaszálása és legeltetése (Nagy és mtsai, 2008). Az elmúlt kétszáz évben így harmincnál is több őshonos növényfaj tűnt el véglegesen Magyarország flórájából. A homoki flóra kipusztult fajainak pontos száma nem ismert, de több, mint egy tucatnyi faj tűnt el bizonyítottan a Kiskunság területéről (Boros, 2002).



2.4. kép: Természetvédelmi célú legeltetés alanyai a Kiskunsági Nemzeti Parkban

(Forrás: saját készítésű kép, 2017)

A területen korábban fellelhető, azonban mára eltűnt fajok: tollas gyöngyvessző, osztrák sárkányfű, leánykőkörcsin, piros kígyószisz, kapotnyak, ibolyás nőszőfű (Molnár, 2003). Mindezek miatt az Európai Unió a pannon homokbuckást a kiemelten fontos élőhelyek közé sorolta, védelmét speciális programokkal támogatja (pl. Natura

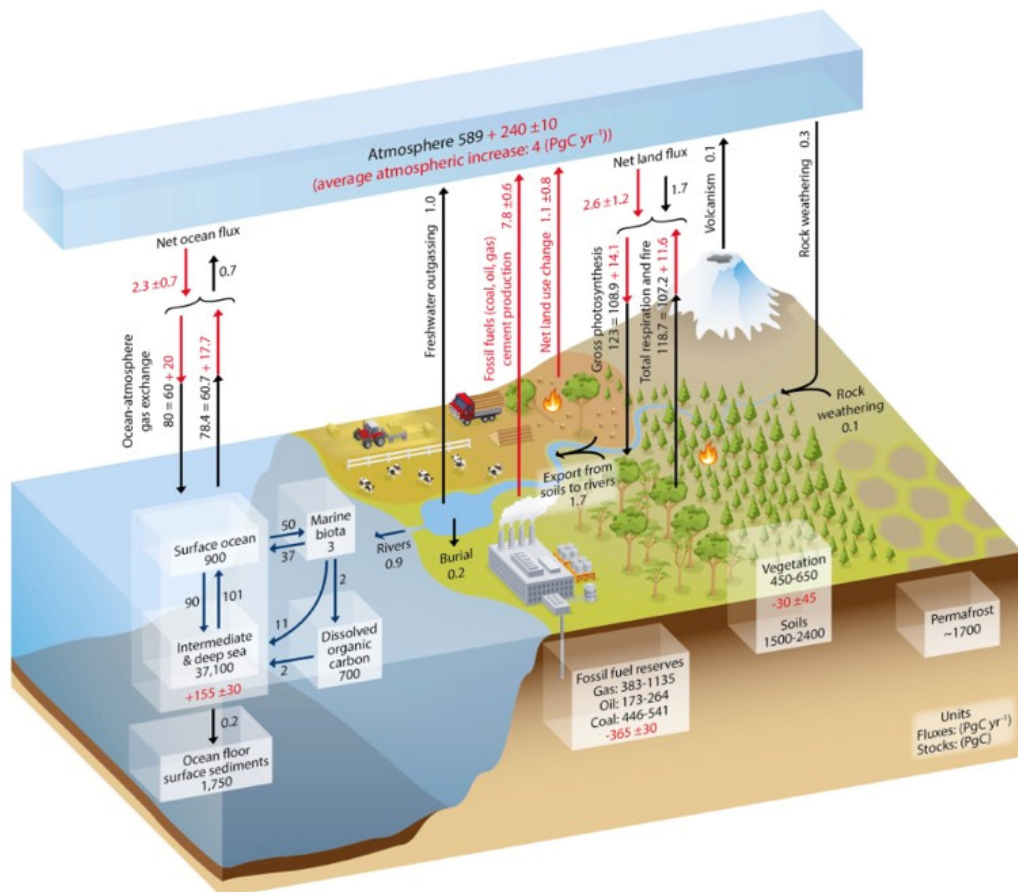
2000), melyek legfőbb célja a természetes élőhelyek és fajaik megőrzése és restaurációja. A természet védelméről szóló LIII. törvény (1996) értelmében a természetközeli állapotú gyeppek természeti területként kezelendők, melynek során gyepgazdálkodás a gyeptípushoz igazodó legeltetéssel, kaszálással, valamint a vegyi anyagok mérsékelt bevitelével történhet (Kelemen, 1997). A kiskunsági szikesek esetén a biodiverzitás megőrzése érdekében a legeltetést bivalyokkal végzik (2.4. kép).

A Fekete-tengeren és a Földközi-tengeren áthaladó afrikai-eurázsiai vándorló vízimadarak számára a kiskunsági szikes puszták és tavak fontos szaporodási- és pihenőhelyként funkcionálnak (Boros és mtsai, 2008, 2016). Számos veszélyeztetett lúdfaj, mint a vörösnyakú lúd (*Branta ruficollis*) és a kis lilik (*Anser erythropus*) is, akár többezres számban jelen lehetnek egy-egy tó körül. A terület fészkelőhelyként is funkcionál a gólyatöcs (*Himantopus himantopus*), a gulipán (*Recurvirostra avosetta*), a pirolábú cankó (*Tringa totanus*), a széki lile (*Charadrius alexandrius*) és a nagy goda (*Limosa limosa*) számára (Boros, 2002). Ugyancsak ehhez az élőhelytípushoz köthető a székicsér (*Glareola pratincola*) és az ugartyúk (*Burhinus oedicnemus*) költése, de a fészkelő túzok (*Otis tarda*) populációja is jelentős (Kelemen, 1997). A nyílt puszták ideális terepet kínálnak a ragadozó madarak számára így kisebb számban ugyan, de a területet vándorsólyom (*Falco peregrinus*), hamvas rétihéja (*Circus pygargus*), kékes rétihéja (*Circus cyaneus*), parlagi sas (*Aquila helica*), barna rétihéja (*Circus aeruginosus*) és rétisas (*Haliaeetus albicilla*) egyedei pásztázzák élelem után kutatva. A nemzeti park területén lehetőség van megfigyelésükre és tanulmányozásukra. A vízimadarak egyes tavakat jobban preferálnak, míg másokat kisebb mértékben látogatnak. Nagy számuknak és a tavak relatíve kis méretének köszönhetően hatással lehetnek a tavak foszfor és nitrogén körforgalmára a tavakba juttatott madárürüléken keresztül (Boros és mtsai, 2021). A megnövekedett szerves anyag mennyisége befolyásolhatja továbbá a körforgalmakban résztvevő szervezetek mennyiségét és arányát. A nemzeti park őrei minden évben nyomon követik a tavakat látogató madarakat, számukat és a fajok arányát dokumentálják. Évente általában két csúcspont figyelhető meg a madarak számát tekintve, egy február-március környékén és egy nyáron, júliusban (Boros és mtsai, 2021). A madárcsúcsok időpontját tartalmazó sokéves adatsor lehetőséget adhat a globális klímaváltozás és hőmérsékletváltozás kutatására, azok eltolódása információt adhat a változás mértékéről.

2.3 A szikes tavak anyagforgalma

2.3.1 A globális szénkörforgalom és a kontinentális vizek szerepe a szén ciklusban

A biológiai aktivitás meghatározza a Föld felszíni környezetének kémiai szerkezetét és fejlődését. A biológiai evolúciót és az ökoszisztémák működését nagymértékben a geofizikai és a geológiai folyamatok is befolyásolják. Azonban az élet kulcsfontosságú tápanyagainak körforgalmában mind a mikroorganizmusoknak, mind a makroorganizmusoknak szerepük van (Sorokin és mtsai, 2014). A mikrobiális tevékenység nagymértékben meghatározza a biogeokémiai ciklusok folyamatait. A globális klímaváltozásnak a mikrobiális tápanyagciklusra gyakorolt következményeiről jelenleg keveset tudunk.



2.3. ábra: A globális szénkörforgalom sematikus ábrája (Forrás: AR5 IPCC jelentés, 471. oldal).

Az ábrán látható számok rezervoárokból fellelhető szénkészletet adják meg PgC-ben (1 PgC = 10¹⁵ gC) és a szén fluxusának mértékét évente (PgC/yr). A fekete számok és nyilak az ipari forradalom előtti időszakot (18. század), míg a piros színek a 2000–2009 közötti időszakban bekövetkezett átlagos éves antropogén fluxust jelölik (AR5 IPCC jelentés)

Az elmúlt évszázadokban a rezervoárokból tárolt szén mennyisége és fluxusa nagymértékben változott az emberi tevékenységnek köszönhetően, az egyes rezervoárok

a 2.3. ábrán figyelhető meg. A szárazföld, az óceán és a légkör szén-körforgalmának tanulmányozásának legújabb modelljei azt mutatják, hogy a bioszféra évente több mint 400 milliárd tonna szén-dioxidot tart körforgalomban: a földfelszín és az óceánok 212 milliárd tonna szén-dioxidot nyelnek el, és 206 milliárd tonna mennyiséget bocsátanak ki minden évben (Schlesinger és Bernhardt, 2013). Az emberi tevékenység mintegy 10 milliárd tonna szén-dioxidot bocsát ki, ebből évente mintegy fele halmozódik fel a légkörben. A másik felét a szárazföld és az óceán abszorbeálja, amelynek 80%-ának útja ismert, azonban a többi még ismeretlen (Biddanda, 2017).

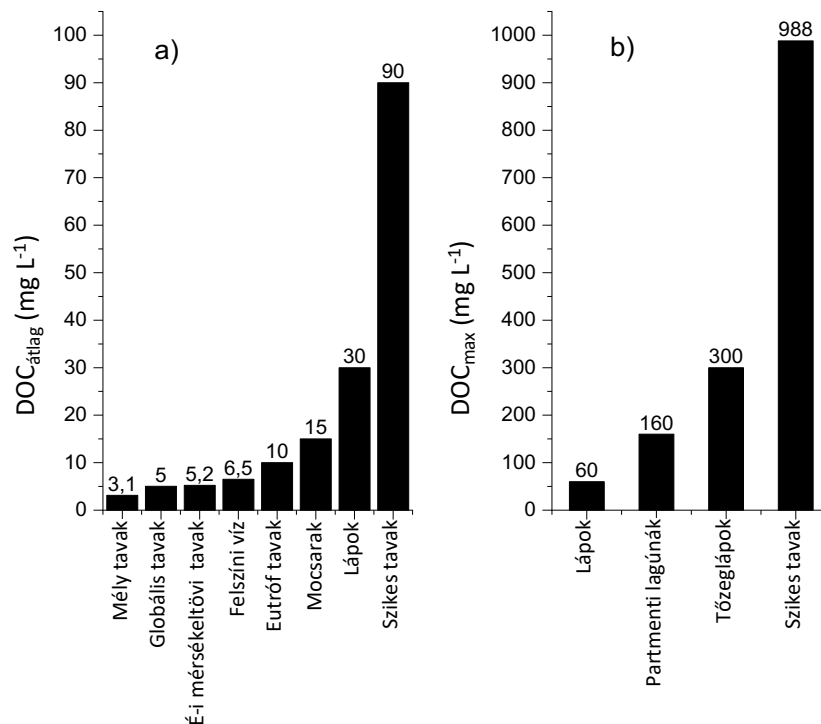
A kontinentális tavak, folyók, patakok, tározók, vizes élőhelyek és torkolatok a Föld felszínének kevesebb mint 4%-át fedik le, azonban meghatározó szerepet játszanak a globális szén körforgalomban (Verpoorter és mtsai, 2014). Becslések szerint a kontinentális vizek által kibocsátott szén mennyisége megközelíti a Föld szárazföldi felszínén és az óceánokban élő szervezetek által elnyelt nettó szénmennyiségét. Ezen felül, az édesvizek évente több szenet tárolnak az üledékekben, mint a hatalmas óceáni aljzat (Battin és mtsai, 2009; Aufdenkampe és mtsai, 2011). Az óceánokban tárolt oldott szerves szén (DOC) a szénraktárak közül az egyik legjelentősebb elemnek számít, mennyisége megközelíti a légkörben tárolt szén mennyiségét. A légkörben lévő gázok mennyiségét azonban a mikrobák által termelt üvegházhatású gázok is növelik, mint például a CO_2 és a CH_4 . Az infravörös hullámhosszú fény elnyelésével és visszasugárzásával a Föld felszínére növelik a globális átlaghőmérsékletet. Noha a CH_4 a légkörben a CO_2 -nál kisebb mennyiségben van jelen, üvegházhatása sokkal nagyobb mértékű, több mint 20-szor hatékonyabb a hőcsapdázásában, mint a CO_2 (Madigan és mtsai, 2019). A változó éghajlat nagy kockázatot jelent az édesvízi ökoszisztémákra nézve: a víztest nagy ütemben melegszik, meghaladja a légkör és az óceánok vízének melegedését. Ezért alapvető fontosságú, az édesvizek globális hatásának felmérése a szén-ciklusban.

A szárazföldi és vízi növények, erdők, gyepek és mezőgazdasági növények nagy mennyiségű szerves szenet tárolnak. Ugyanakkor több szén van jelen a humusznak nevezett holt szerves anyagban, mint az élő szervezetekben. A humusz olyan nehezen lebomló szerves anyagok keveréke, amelyek elsősorban elhalt növényi részekből és mikroorganizmusokból állnak (Watanabe és Kuwatsuka, 1991). A szerves vegyületek biológiai szintézisét fototróf és kemolitotróf szervezetek végzik CO_2 -fixációval. A legtöbb szerves vegyület fotoszintézisből származik, így a fototróf szervezetek képezik a szén-ciklus alapját. Az aerob fototróf organizmusoknak két csoportja van: a szárazföldön

domináns növények és a vízi környezetben élő mikroorganizmusok. A szén redox ciklusa a fény energiájával vezérelt CO₂-fixációval indul, mely során szerves anyag keletkezik (CH₂O). A szerves anyagok biológiai degradációja útján CO₂ és CH₄ keletkezik. A CO₂-ot aerob és anaerob légzés útján állítják elő. A metánt metanotróf szervezetek CO₂-dá oxidálják vagy diffúzióval távozik a víztestből. A szerves vegyületekben tárolt C végül CO₂-dá alakul bezárva ezzel a ciklust (Madigan és mtsai, 2019).

2.3.2 Tavak oldott szerves anyag forrása és összetétele

A tavak globális DOC koncentrációjának átlaga 5,02 mg/L, a koncentrációt az éghajlati tényezők és a vízgyűjtő jellemzői befolyásolják (Sobek és mtsai, 2007; Chen és mtsai, 2015a). Bár a sekély tavak átlagosan kétszer olyan magas DOC-koncentrációt mutatnak, mint a mély tavak (6,56 és 3,12 mg/L), a szikes tavak ehhez képest 90 mg/L átlagos DOC-koncentrációval rendelkeznek, amely az eutróf tavakhoz, mocsarakhoz vagy lápokhoz hasonlítva is extrémnek számít, lásd 2.4. ábra (Downing és mtsai, 2006; Verpoorter és mtsai, 2014). A szikes tavak egyes mérései nagy valószínűséggel a világrekordot képviselik a DOC-koncentráció tekintetében, mivel esetenként 1 g/L-hez közeli értékeket is mértek (Boros és mtsai, 2016).



2.4. ábra: A kontinentális vizek világszerte mutatott DOC-koncentrációjának átlaga (a) és maximuma (b) (Boros és mtsai, 2020)

Az oldott szerves anyag (DOM) mennyiségileg a legjelentősebb szerves szénkészlet a vízi rendszerekben, amely vagy szárazföldi forrásokból (azaz allochton) vagy a fitoplankton és a makrofitonok által *in situ* termelt biológiai anyagból (azaz autochton) származik (Williamson és mtsai, 1999; Zhang és mtsai, 2013). A szárazföldi DOM felszíni beáramlással, valamint talajvíz szivárgással juthat el a felszíni vizekbe (Wetzel, 2001; Grabs és mtsai, 2012; Einarsdottir és mtsai, 2017). Ezért a vizek DOM mennyiségét és minőségét nem csak a belső folyamatok, hanem a vízgyűjtő terület jellemzői (pl. növényzet, talajtípus és hidrológiai viszonyok) is befolyásolják (Kothawala és mtsai, 2014; Sepp és mtsai, 2019).

Kontinentális vizek esetén a DOM-ban az oldható huminanyagok (azaz a flavosavak és huminsavak) dominálnak (15–80%). A pH befolyásolja a huminsavak oldhatóságát, valamint a huminanyagok minőségét, mivel az aromásabb és alifásabb vegyületek oldódnak magasabb pH-n (Aiken és mtsai, 1985; Baglieri és mtsai, 2014). A huminanyagok aromás vegyületük révén viszonylag ellenállóak a mikrobiális lebontással szemben (Kellerman és mtsai, 2015). Ezért az allochton DOM magas huminanyag-tartalma magasabb rekalcitranciára utal, mint a fitoplanktonból származó autochton DOM (Tranvik, 1988; Wetzel, 2001). A növényi eredetű CDOM a partmenti vegetációból (azaz makrofitonokból) származhat (Lapierre és Frenette, 2009).

2.3.3 Az általános nitrogén körforgalom legfőbb folyamatai

A nitrogén szerves és szervetlen vegyületek formájában és különböző oxidációs állapotokban vesz részt az elemkörforgalomban, fő rezervoárjai a talaj, a talajvíz, a légkör és a bioszféra. A N-körforgalmat nagy mértékben befolyásolják a prokarióta szervezetek aktivitása, illetve különböző szervezetek közötti kölcsönhatások (Sorokin és mtsai, 2014). A N-körforgalom lépései többnyire asszimilatórikus vagy disszimilatórikus célból végbemenő oxidációs és redukciós enzimreakciókból állnak. Az asszimilatórikus folyamatok (nitrogén fixáció, az ammónia asszimiláció és az asszimilatórikus nitrát redukció) által élő sejtek anyagaiként beépülő molekulák keletkeznek. A nitrogén szerves vegyületekben javarészt aminosavakban és peptidekben fordul elő. Az élő sejtek alkotóelemeként megtalálhatóak alacsonyabb- és magasabbrendű élőlényekben egyaránt. A folyamatot immobilizációnak nevezzük, mely során mikroorganizmusok ammóniumiont és nitrátiont vesznek fel környezetükből. Elpusztulásukkor a szerves nitrogén szervetlen nitrogénformává alakul. A degradáció vagy másnéven mineralizáció (ammonifikáció) során szaprotróf baktériumok és gombák enzimatis reakciói révén a

szerves nitrogén ammóniává (NH_3) alakul. Az ammónia mikroorganizmusok szénvázába közvetlenül beépülő szerves vegyület, ezért energiaigény szempontjából előnyben részesített nitrogénforrás. Nitrogénhiányos környezetben a légkörben található háromszoros kovelens kötéssel rendelkező nitrogén-molekulát egyes mikroorganizmusok képesek ammóniává redukálni, azonban a háromszoros kötés redukív hasításának folyamata rendkívül energiaigényes folyamat. A nitrogénhiányos környezet általában megnöveli a biológiai nitrogén-fixáció mértékét, ezeken az élőhelyekben a nitrogént fixáló baktériumok száma nagy. A nitrogén-fixációt a nitrogenáz enzim katalizálja és a *nifH* gén kódolja.

Az asszimilatórikus folyamatok döntő részben prokarióta szervezetek aktivitása által vezérelt lépések, ez ugyancsak igaz a disszimilatórikus folyamatokra, mint például a nitrifikáció, denitrifikáció, nitrát légzés és az anaerob ammónia-oxidáció. A nitrifikáció két lépésből áll, első lépésként ammónia-oxidáló baktériumok vagy Archaea-k az ammóniát nitritionná (NO_2^-) oxidálják, e folyamatot az ammónia-monooxygenáz (AMO) enzim katalizálja, amelyet az *amoA* gén kódol (Liu és mtsai, 2018). Míg második lépésben a nitrit-oxidáló aerob kemolitotrófok a nitritiont nitrátiónná (NO_3^-). A folyamat kiindulási pontja, az ammónia természetes környezetekben (pl. tavakban) általában ammonifikációs folyamatokból származik, vagy egyes esetekben diffúzióval kerül oda anoxikus környezetből. Magas pH mellett azonban az ammónium-ion ammóniává alakul, ami megváltoztatja biológiai hozzáférhetőségét, ugyanis az ammónia-oxidáló baktériumok és Archaea-k az ammóniához férnek hozzá. Alkalikus környezetben az ammónia a sejtmembránon diffúzióval is bejuthat a sejtekbe, de rendszerint az ammónia felvételét segítő transzporterek útján épül be.

Létezik azonban olyan szervezet is, amely az ammóniát egy lépésben képes nitrátiónná oxidálni, erre a folyamatra (comammox) a tudomány jelen állása szerint csak a *Nitrospira* nemzetség képes (Daims és mtsai, 2015; Palomo és mtsai, 2019).

A N_2O nagyon erős üvegházhatású gáz, noha a légkörben lévő tartózkodási ideje körülbelül 100 év, hozzájárulása azonban a felmelegedéshez körülbelül 300-szorosa a CO_2 -nak. Az ózonnal reakcióba lépve csökkenti annak mennyiségét a légkörben, mely növeli az UV sugárzás átjutását a Föld felszínére. Így a denitrifikáció hozzájárul a globális felmelegedéshez. Ezen túl a savaseső kialakulásában is szerepet játszik (Al-Ghussain, 2019).

A vizes élőhelyek elsődleges termelését általában az elérhető foszfor és nitrogén mennyisége korlátozza. Emberi tevékenység hatására és különleges környezeti feltételek

mellett azonban ez az arány megváltozhat. A tápanyagokban gazdag városi szennyvízkibocsátás eutrofizációt okoz. A szennyvíz ugyanis a természetes vizekhez viszonyítva sokkal magasabb N és P koncentrációval rendelkezik, mely a cianobaktériumok elszaporodásához vezetett (Moss és mtsai, 2013). Az eutrofizációt a P mennyiségének növekedéséhez kapcsolják, azonban az elszaporodott cianobaktériumok nitrogén fixációja miatt a N mennyisége is megnőtt. Mivel az N-fixáló szervezetek sokoldalúak, mindenütt jelen vannak, ezért széles körben úgy gondolják, hogy a N-fixálás kompenzálja a N-hiányt a vizes élőhelyeken, azonban ez a folyamat nem minden esetben következik be.

2.3.4 Szikes tavak egyedi anyagforgalmi ciklusa

A szikes tavak különféle haloalkalofil prokarióta közösségeknek ad otthont, amelyek az élet szempontjából meghatározó elemkörforgalmakban vesznek részt, mint a szén, nitrogén és a kén, az elemkörforgalmakban résztvevő szervezeteket a 2.9. ábra mutatja be. A szikes tavak különleges kémiai körülményei egyedivé teszik őket az elemek körforgása tekintetében, a tavakban végbemenő folyamatokat a nátrium-karbonátok fő fizikai-kémiai jellemzői határozzák meg, amelyek befolyásolják az ozmotikus adaptációhoz szükséges energia mennyiségét. Ezen túl befolyásoló tényező például a Ca^{2+} ion hiánya, amely oldható foszfor felesleghez vezet vagy az alkalikus pH és magas szerves szénkoncentráció, amely előnyös az autotróf szervezetek számára (Sorokin és mtsai, 2015). A magas sótartalom hatással van a nitrogén körforgalom oxidatív részére a nitrifikáció gátlásával (Sorokin és mtsai, 2005). A mai napig számos kérdés merül fel a szikes tavak nitrogén körforgalmát illetően, nem csupán a nitrifikáció, de a nitrogénfixáció is limitált, aerob körülmények között nem sikerült eddig leírni. A folyamatban résztvevő szervezeteket üledékből kimutatták ki korábban (Sorokin és mtsai, 2015). Ezen túl a szikes tavak ammónia oxidációja sem ismert. A szikes tavak anyagforgalmának ismerete a világ néhány kutatócsoportjának eredményeire korlátozódik, a kiskunsági szikes tavak szén és nitrogén ciklusa nem ismert.

3. Célkitűzések

A doktori kutatómunkám célkitűzései és kérdései a következők voltak:

1. A sós és szikes tavakban élő baktériumok sós környezethez való adaptációjának tesztelése. Ennek a vizsgálatnak a célja az volt, hogy meghatározzuk a szikes tavakban előforduló három különböző fő anion (CO_3^{2-} + HCO_3^- , Cl^- és SO_4^{2-}) hatását az ezekből és más sós tavakból izolált baktériumtörzsekre. Ennek érdekében sótolerancia tesztekét végeztünk különböző sókoncentrációjú és ionösszetételű táplevesekkel.
 - Befolyásolja-e az anion típusa a sós élőhelyeken előforduló baktériumközösségek összetételét illetve az adaptációt?
2. A szikes tavak extrém magas szerves anyag tartalommal rendelkeznek, azonban ezek forrása kevésbé ismert. Ezért kutatásunk során a szikes tavak DOC és CDOM értékeinek változását és eredetét egy zavaros és egy színes szikes tó szezonális monitorozásával vizsgáltuk, két külön évben. Azt feltételeztük, hogy a szikes tavak CDOM-koncentrációját pozitívan befolyásolja a lokális talajvíz allochton CDOM-koncentrációja és a makrofita borítás mértéke.
 - Mi lehet a szikes tavak magas DOC és CDOM koncentrációjának forrása?
3. A szikes tavak rendkívül magas szerves anyag koncentrációja ismert, viszont a nitrogénformák mennyisége, átalakulási folyamatai és a nitrogén ciklusa és az ebben résztvevő funkciógének mennyisége, továbbá ezek befolyásoló tényezői nem.
 - Milyen mértékben vannak jelen nitrogén-fixációs és ammónia-oxidációs folyamatok a kiskunsági szikes tavakban?

4. Anyag és módszer

4.1 Baktériumtörzsek anionokhoz való adaptációjának vizsgálata

4.1.1 Mintavétel

Baktériumtörzsek izolálásának földrajzi elhelyezkedése a *4.1. ábrán* látható, koordinátáit és a mintavétel időpontját a *4.1. táblázat* foglalja össze, a mintavétel folyamatát pedig a *4.1. kép* mutatja be. Különböző ionösszetételű sós és szikes vizek kerültek kiválasztásra, mindhárom mintavételi helyszín a Kárpát-medencén belül

helyezkedik el. Az „A” betűvel ellátott mintavételi helyszín a Kiskunsági Nemzeti Park területén található. A „B” jelölésű mintavételi helyszín a Vajdaság területén, míg a térképen a „C” pont Erdély területén található.



4.1. ábra: A baktériumtörzsek izolálásához választott mintavételi helyek

(Készítette: Bedics Anna)

A. Két szikes tó a Kiskunságban (Magyarország): Sós-ér és Zab-szék, magas nátrium-hidrogén-karbonát tartalommal (Boros és mtsai, 2014).

B. Két szikes tó a Vajdaságban (Szerbia): Ruzsanda és Sós kopó, körülbelül egyenlő arányban nátrium-hidrogén-karbonáttal, nátrium-kloriddal és nátrium-szulfáttal (Boros és mtsai, 2014).

C. Két erdélyi sós tó (Románia): Medve-tó és Vörös-tó, amelyekben a nátrium-klorid dominál (Borsodi és mtsai, 2013; Máthé és mtsai, 2014; Andrei és mtsai, 2015; Felföldi és mtsai, 2016).

A törzsek izolálásához a Kiskunság régióban található Zab-szék és Sós-ér szikes tavak vizéből vettünk mintákat 2016. október 18-án, míg a vajdasági Ruzsanda és Sós kopó tavakból származó mintákat 2018. május 17-én gyűjtöttük be.

4.1. Táblázat: A mintavételi helyek koordinátái és a mintavétel időpontja

Tó neve (Régió)	Mintavételi pontok koordinátái	Mintavétel időpontja
Zab-szék (Kiskunság)	46,829055, 19,175115	2016.10.18.
Sós-ér (Kiskunság)	46,789017, 19,144650	2016.10.18.
Ruzsanda (Vajdaság)	45,526986, 20,297049	2018.05.17.
Sós kopó (Vajdaság)	45,628891, 20,204604	2018.05.17.
Medve-tó (Erdély)	46,603792, 25,085541	2009-2013
Vörös-tó (Erdély)	46,606408, 25,084397	2009-2011

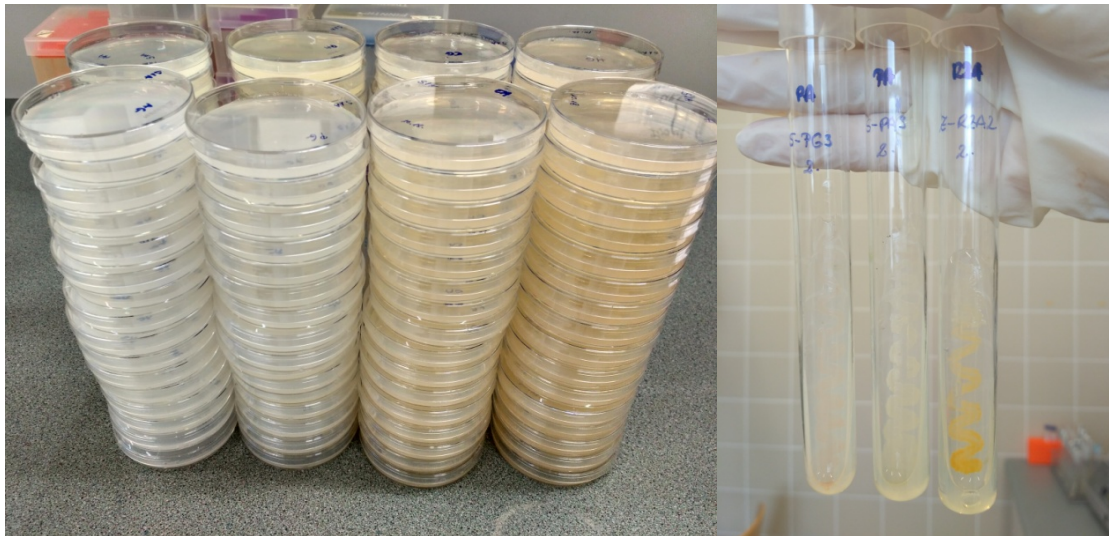


4.1. kép: Kiskunsági színes szikes tó (Sós-ér) mintavétele (saját készítésű kép, 2017).

A mintákat a begyűjtést követően hűtve tároltuk, illetve 24 órán belül laboratóriumi körülmények között dolgoztuk fel. Az erdélyi Medve-tóból és a Vörös-tóból izolált baktériumtörzseket a Sapientia Erdélyi Magyar Tudományegyetem (Csíkszereda, Románia) Biomérnöki Tanszékének törzsgyűjteményéből kaptuk. A kiskunsági és a vajdasági régióból gyűjtött minták esetében a környezeti változókat (vízmélység, Secchi-mélység, hőmérséklet, pH és szalinitás) Pálffy és mtsai (2014) által részletesen leírt módszerekkel, helyszíni és laboratóriumi mérésekkel határoztuk meg, míg az erdélyi tavak esetében irodalmi adatokat vettünk összehasonlítás céljából.

4.1.2 Izolálás és fenntartás

A Sós-ér és Zab-szék esetén a törzsek izolálásához saját tervezésű táptalajokat (4.2. kép) alkalmaztunk, melyek összetétele a 4.2. táblázatban található. Mintavételt követően a vízmintákból hét tagból álló tízes léptékű hígítási sort készítettünk, melyeket három párhuzamos ismétlésben a különböző táptalajokon szélesztettünk, majd ezeket 15 °C-on inkubáltuk.



4.2. kép: Baktériumtörzsek izolálása (Forrás: saját készítésű képek, 2017)

A táptalajok összetételének (4.2 táblázat) megalkotása közben és az inkubálás alatt figyelembe vettük a tavak fizikokémiai tulajdonságait (Schmidt 2003; Boros és mtsai, 2014), mint például a szalinitást, ionösszetételt, pH-t, tápanyagtartalmat és a mintavételi napon mért vízhőmérsékletet. Így az általánosan alkalmazott táptalajösszetevők mellett tartalmaztak egy általunk készített szikes-sós alapot, melyet a táptalajokhoz adva 8 g/L NaHCO_3 , $2,7 \text{ g/L Na}_2\text{CO}_3 \times 10 \text{ H}_2\text{O}$, 1 g/L NaCl végkoncentrációt értünk el. A hozzáadott karbonátionok és hidrogén-karbonát ionok biztosították az általunk elérni kívánt 9,5-ös pH értéket, valamint pufferelték a közeget.

Az egyedi összetevők esetén, mint például aminosavak kiválasztásánál egy korábbi kutatás Ecoplate mérési eredményeire hagyatkoztunk (Szuróczi és mtsai, 2020). Továbbá makrofiton eredetű szerves anyagoknak és a madárürülék jellemző összetevőinek (fehérjék, húgysav) hozzáadásával is készítettünk táptalajokat.

A táptalajokhoz $0,5 \text{ g/L KH}_2\text{PO}_4$ oldatot adtunk és 20 g/L agarral vagy 14 g/L gelzánnal szilárdítottuk meg őket. Utóbbit megfelelő szilárdulását $0,75 \text{ g/L MgSO}_4 \times 7 \text{ H}_2\text{O}$ és $0,5 \text{ g/L CaCl}_2 \times 2 \text{ H}_2\text{O}$ oldattal segítettük. A kinőtt telepeket megszámloltuk, majd a különböző színű és morfológiájú telepeket izoláltuk, tisztítottuk, ezt követően átozással tartottuk fenn őket, ferde agaron (lásd 4.2 kép) (Csitári és mtsai, 2018). A Vajdaságból származó törzseket Bedics Anna izolálta.

4.2. táblázat: Az izolált törzsek izolálásához, illetve fenntartásához használt táptalajok összetétele mintavételi helyenként.

Táptalaj kódja	Törzsek izolálásához használt táptalaj összetétele (literenként)	Törzsek fenntartásához használt táptalaj összetétele (literenként)
Kiskunság	0,5 g húspepton 1 g glükóz 0,5 g élesztőkivonat 0,2 g NaNO ₃ 0,2 g NH ₄ Cl 0,5 g KH ₂ PO ₄ 14/20 g agar/gelzán pH 9,5	5 g pepton 3 g húspepton 8 g NaHCO ₃ 2,7 g Na ₂ CO ₃ × 10 H ₂ O 1 g NaCl 0,5 g KH ₂ PO ₄ 15 g agar pH 9,5
	0,5 g húspepton 0,5 g húgysav 0,2 g NH ₄ Cl 0,5 g KH ₂ PO ₄ 14/20 g agar/gelzán pH 9,5	
	0,2 g L-szerin 0,25 g L-aszparagin 0,35 g L- arginin 0,75 g glikogén 0,5 g KH ₂ PO ₄ 14/20 g agar/gelzán pH 9,5	
	1 g D-cellobióz 0,5 g/L huminsav 0,5 g KH ₂ PO ₄ 14/20 g agar/gelzán pH 9,5	
	0,5 g élesztőkivonat 0,5 g proteóz-pepton 0,5 g kazaminosav 0,5 g glükóz 0,5 g vízdoldható keményítő 0,3 g Na-piruvát 0,5 g KH ₂ PO ₄ 14/20 g agar/gelzán pH 9,5	
Vajdaság	5 g pepton 3 g húspepton 5 g Na ₂ SO ₄ 2,5 g NaCl 2,5 g NaHCO ₃ 15 g agar pH 9,0	5 g pepton 3 g húspepton 5 g Na ₂ SO ₄ 2,5 g NaCl 2,5 g NaHCO ₃ 15 g agar pH 9,0
Erdély	5 g pepton 3 g húspepton 50 g NaCl 15 g agar pH 9,0	5 g pepton 3 g húspepton 50 g NaCl 15 g agar pH 9,0

4.1.3 Törzsek azonosítása

A törzsekből való DNS-kivonást a sejtek alkalikus lízisével végeztük. Első lépésként a kiválasztott törzsből egy kacsnyi mennyiséget 25 µL 0,5M NaOH oldatban szuszpendáltuk, ezt követően 15 percig szobahőmérsékleten inkubáltuk, majd 25 µL 1M TRIS [Trisz(hidroximetil)-aminometán-HCl; pH 8] hozzáadása után az oldatot 300 µL DEPC (diethyl-pirokarbonát) kezelt vízzel hígítottuk. A kapott DNS-ből a 16S rRNS gént PCR-rel amplifikáltuk a 27F (5' - AGA GTT TGA TCM TGG CTC AG – 3') és 1492R (5' - GGT TAC CTT GTT ACG ACT T - 3') primerekkel, egy korábbi kutatásban leírt módszert követve (Kalwasińska és mtsai, 2015). A PCR-termékeket az LGC Genomics (Berlin, Németország) tisztította és szekvenálta. A kromatogramokat manuálisan korrigáltuk a Chromas programmal (Technelysium Pty Ltd, South Brisbane, Ausztrália), a taxonómiai azonosításhoz pedig az EzBioCloud online szolgáltatását használtuk (Yoon és mtsai, 2017). A törzsek fajszintű azonosításához 97%-os 16S rRNS szekvencia hasonlóság feletti szintet használtunk (Tindall és mtsai, 2010). A kapott szekvenciákat GenBank adatbázisba deponáltuk: MK504162–MK504333. A törzsek azonosításának egy részét Bedics Anna végezte az ELTE Mikrobiológiai Tanszékén.

4.1.4 Sótolerancia-teszt

A sótolerancia-tesztet Felföldi Tamás és Bedics Anna végezte az ELTE Mikrobiológiai Tanszék laborjában. A teszt előtt a törzseket folyékony táplevesekbe vittük át, amelyek összetétele megegyezett a fenntartásukhoz használt szilárd táptalajjal (4.2. táblázat). 7 napos szobahőmérsékleten (~ 25 °C) történő inkubálás után a folyékony tenyészetek abszorbanciáját steril táplevessel 0,2-0,3 OD értékre standardizáltuk Biolog 21906 spektrofotométerrel (Kalifornia, USA). A sótolerancia-teszthez különböző koncentrációjú nátrium-kloridot, nátrium-hidrogén-karbonátot (nátrium-karbonáttal) vagy nátrium-szulfátot tartalmazó táplevest alkalmaztunk (4.3. táblázat), amelyeket az egyszerűség kedvéért „klorid”, „karbonát” és „szulfát” médiumként említünk a továbbiakban.

Ebben a kísérleti elrendezésben a nátrium-hidrogén-karbonát viszonylag korlátozott oldhatósága határozta meg az oldott só alkalmazott maximális koncentrációját. A kísérlet tervezésekor olyan koncentrációs értékeket választottunk, hogy azok adatelemzéskor összehasonlíthatók legyenek tömeg/térfogat% (azaz

szalinitás) és a molaritás szempontjából, 0,02 és 0,58 mol/L közötti értékek között, ezek a hiperszalín, mezoszalín és hiposzalín kategóriába estek (Hammer, 1986).

4.3. Táblázat: A sótolerancia-teszt során alkalmazott táplevesek sókoncentrációi a Hammer-féle osztályozás szerint (Hammer, 1986)

Moláris koncentráció	Tömegkoncentráció					
	Karbonát médium (NaHCO ₃ + Na ₂ CO ₃)		Klorid médium (NaCl)		Szulfát médium (Na ₂ SO ₄)	
[mol/L]	[g/L]	Szalinitás kategória	[g/L]	Szalinitás kategória	[g/L]	Szalinitás kategória
0,40	33,6	Mezoszalín	23,4	Mezoszalín	56,8	Hiperszalín
0,28	23,2		16,1	Hiposzalín	39,2	Mezoszalín
0,19	16,0	11,1	27,0			
0,13	11,0	7,7	18,6		Hiposzalín	
0,09	7,6	5,3	12,8			
0,06	5,2	3,6	8,8			

A nátrium-karbonátok pufferelő (azaz pH-emelő) hatásának minimalizálása érdekében az összes tápleves pH-ját 4 M NaOH-oldattal 9,0±0,2-re állítottuk. A különböző típusú sók mellett minden táptalaj tartalmazott nutrient alapot (DSMZ 1. tápleves, www.dsmz.de). Tehát a mérést a három különböző só egyikét tartalmazó táplevessel végeztük, és mindegyik táptalajtípus hat különböző sókoncentráció-érték sorozatból állt. A sótolerancia-tesztet 96 lyukú mikrotiter lemezekon végeztük 300 µl sótartalmú tápleves és 10 µL baktériumsejt-szuszpenzió felhasználásával. Sómentes kontrollként steril táplevest használtunk. A mikrotiter lemezeket 20 °C-on inkubáltuk és optikai denzitásukat (OD₅₉₀) 5, 12 és 21 nap elteltével Tecan Sunrise microplate olvasóval (Svájc) mértük. Az esetek többségében az abszorbancia értékek az inkubáció ötödik napja után nem nőttek szignifikánsan, ezért az ezen a napon mért adatokat használtuk fel az adatelemzéshez.

4.1.5 Adatelemzés

A mért OD értékeket normalizáltuk, azaz a mért OD értékből kivontuk az ugyanazon törzshöz tartozó OD értékek átlagát és elosztottuk azok szórásával. Majd a normalizált OD értékeket megszoroztuk az egyes táplevesek moláris koncentrációjával és ezeket összeadtuk az iontípusokon belül, ezáltal súlyozott növekedési értéket hoztunk létre minden egyes törzsre és aniontípusra (pl. karbonát, klorid és szulfát). Az egyes törzsek elsődleges anionpreferenciáját a tápleves aniontípusa alapján határoztuk meg, ahol a legnagyobb súlyozott növekedést mutatták. A származási hely hatását az egyes törzsek súlyozott növekedésére a különböző anionos tápközegekben Kruskal-Wallis

teszttel, míg a különböző csoportokat Dunn-teszttel hasonlítottuk össze, a p-értékeket Benjamini-Hochberg módszerrel állítottuk be. Hőtérképet állítottunk elő a z-score normalizált OD értékek vizualizálására, továbbá a klaszterek ($k = 3$) kapcsolatának feltárására a törzsek eredetével és taxonómiai hovatartozásával. A z-score normalizálást Microsoft Excel segítségével, míg az összes statisztikai elemzést és vizualizációt R-ben végeztük (R Core Team, 2015). A hőtérkép a ComplexHeatmap csomag segítségével készült.

4.2 A szén dinamikája

4.2.1 Mintavétel

A szén dinamikájának tanulmányozása érdekében a Kiskunsági Nemzeti Park területén elhelyezkedő, az első tanulmányban is mintázott két szikes tó szezonális mintavételét hajtottuk végre. 2017. márciustól novemberig kéthetente vettünk mintákat a színes Sós-érből és a zavaros Zab-székéből (a tavak koordinátáit a 4.1. táblázat tartalmazza), mely adatsort összehasonlításként egy korábbi év (2014) adatait is felhasználtuk. A tavakból gyűjtött minták a 4.4. képen láthatók. Míg a mintavétel helyszínei a 4.3. képen.



4.3. kép: Mintavételi helyek: Zab-szék, Sós-ér (Forrás: saját készítésű képek, 2016)

A Zab-szék 2017-ben két alkalommal, szeptember 11-én és 16-án kiszáradt, így a mintavétel nem volt kivitelezhető. A minták fizikokémiai paramétereinek szezonális monitorázását helyszíni és laboratóriumi mérésekkel végeztük. A helyszínen vízmélységet, MultiLine Handheld Meter model 340i, SenTix®41 elektródával pH-t, és

TetraCon®325 cell eszközzel (WTW, Weilheim in Oberbayern, Germany) fajlagos elektromos vezetőképességet mértünk. A mintákat a laboratóriumba való szállításig hűtve tároltuk.



4.4. kép: A Zab-székéből és Sós-érből gyűjtött minta (Forrás: saját készítésű kép, 2016)

4.2.2 CDOM, DOC és TSS mérések

A vízmintákat előzetesen hőkezelt és savval mosott GF-5 üvegszál szűrőkön (pórusméret = 0,4 μm) átszűrtük. A CDOM koncentrációját Pt (platina) egységekben (mg Pt/L) fejeztük ki UV 160A UV/VIS spektrofotométerrel (Shimadzu, Kiotó, Japán), abszorbancia (440 nm) méréssel (Cuthbert és del Giorgio, 1992). A DOC koncentráció méréshez a leszűrt mintákat savanyítottuk (pH 2-re HCl-dal), majd buborékoltattuk az oldott szervesetlen szén (DIC) eltávolítása céljából. Ezt követően a DOC koncentrációját termikus katalízissel mértük 1050 °C-on, platina patronnal ellátott, hordozógázként pedig szintetikus levegőt alkalmazó High TOC analyzer készülék segítségével (Elementar, Langenselbold, Németország). Az összes szuszpendált szilárd anyag (TSS) koncentrációjának meghatározásához előre lemért és szárított cellulóz-acetát szűrőkön (pórusméret = 0,45 μm) szűrtünk át 100–2000 ml vízmintát, majd ezeket kemencében szárítottuk 105 °C-on. Végül a szűrőket analitikai mérleg alkalmazásával lemértük. A méréseket az MTA Ökológiai Kutatóközpont Balatoni Limnológiai Intézet munkatársai végezték.

4.2.3 Fluoreszcencia gerjesztés-emissziós mátrix spektroszkópia

A Sós-ér és a Zab-szék 2017-es szezonális összehasonlítása során a DOM jellemzéséhez fluoreszcencia gerjesztés-emissziós mátrix spektroszkópiát (EEMs)

használtunk. A mintákat amintavétel napján 0,1 μm pórusméretű Millipore Isopore membránszűrőn (Merck, Németország) átszűrtük, és a szűrletet feldolgozásig égett üvegedényekben tároltuk 4 °C-on. A minták EEMs profilját Kothawala és mtsai szerint határoztuk meg (2014). A gerjesztés-emissziós mátrixokat (EEM) úgy határoztuk meg, hogy Lambda 40 UV-VIS spektrofotométerrel (Perkin Elmer, Waltham, MA, Egyesült Államok) megmértük az UV-látható abszorbancia spektrumokat, majd fluoreszcencia-spektrofotométerrel (SPEX FluoroMax-2) fluoreszcencia-emissziót mértünk (Horiba Jobin Yvon, Kiotó, Japán). A műszer gyártó által megadott korrekciós faktorait és a mért abszorbancia-spektrumokat használtuk a műszer és a szűrő torzításainak korrekciójához, míg a fluoreszcencia intenzitását a kontroll (Milli-Q) Raman területéhez kalibráltuk.

4.2.4 Az EEMs mérés eredményének elemzése

A 2017. évi szezonális mintavétel EEMs mérésének eredményeit a MATLAB szoftver segítségével elemeztük ki. Az elemzés során három mutatót fejeztünk ki: fluoreszcencia index (FI), frissességi index (FRESH) és humifikációs index (HIX). Az FI-t a DOM forrásának indikátoraként használják: a magas FI $\sim 1,8$ a DOM mikrobiális és algás eredetét jelzi, míg az alacsony FI $\sim 1,2$ a szárazföldi növényekből és a talajból származó DOM-ra utal. A FRESH indexet arra használják, hogy megbecsüljék a DOM keletkezésének idejét („frissesség”). Végül a HIX a DOM humifikációját (vagyis az aromás vegyületek mennyiségét) jelzi (Fellman és mtsai, 2010). A CDOM és DOC koncentrációinak összefüggéseit a TSS-szel, a vízmélységgel, a pH-val, a vezetőképességgel és az EEMs indexekkel havi átlagolt adatok alapján értékeltük, keresztkorrelációs elemzések segítségével (a Zab-szék 2017-ben történő kiszáradása kizárta ezeket az elemzéseket). A statisztikai számításokat az R 3.6.1 verziójával végeztük (R Core Team, 2015).

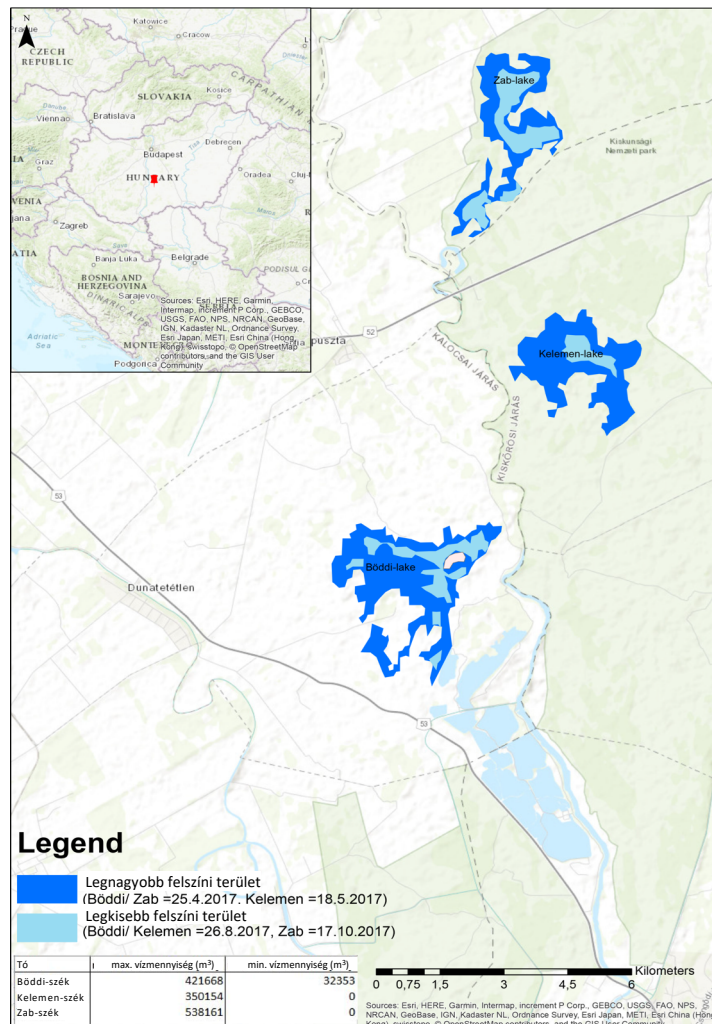
4.3 A nitrogén különböző formáinak átalakulási folyamatai

4.3.1 Mintavétel

2017. áprilisa és 2017. novembere között három szikes tóból gyűjtöttünk mintákat kétheti rendszerességgel. Az általunk választott tavak: a Zab-szék (46.827921, 19.173656), Kelemen-szék (46.788645, 19.172599) és a Böddi-szék (46.768616, 19.150190) mindegyike a Duna-Tisza közén, a Kiskunsági Nemzeti Park területén

található, elhelyezkedésük a 4.2. ábrán, a mintavételi helyszínek pedig a 4.5. képen láthatóak.

A vizsgálandó tavak kiválasztása korábbi kutatási eredményeket figyelembe véve történt annak érdekében, hogy hidrológiai és geológiai szempontból egymáshoz hasonlóak legyenek. A tavak a zavaros szikes tó kategóriába tartoznak, területük a nyári időszakban nagymértékben csökkenhet, akár teljesen ki is száradhatnak. A tavak 2017-es évi kiszáradásának mértéke a térképen figyelhető meg. A sötétkék terület a tavak legnagyobb kiterjedése területét, míg a világoskék a legkisebbet szimbolizálja. Kiszáradás esetén a tó mélysége minimálisra, néhány centiméteresre csökken, a mederben található víz nagymértékben keveredik az iszappal, melynek köszönhetően a mintavétel lehetetlenné válik. A Kelemen-szék és a Zab-szék kiszáradása miatt így, egyes esetekben, a mintavétel nem valósult meg.



4.2. ábra: Északról délre haladva a Zab-szék, Kelemen-szék és Böddi-szék elhelyezkedése (Készítette: Ursula Ronja Zellmer)

A tavakból 250 mL vízmintát gyűjtöttünk a molekuláris biológiai elemzésekhez. A helyszínen minden esetben mértünk vízmélységet, Secchi-átlátszóságot, hőmérsékletet, továbbá Wtw Multiline p4 multiméterrel a pH-t, oldott oxigéntartalmat, fajlagos elektromos vezetőképességet és a redoxpotenciált. A begyűjtött mintákat a mintavétel után hűtve tároltuk (4 °C-on). A DNS-alapú vizsgálatokra szánt minták az ELTE Mikrobiológiai Tanszék laborjában a mintavétel napján feldolgozásra kerültek.



4.5. kép: Mintavételi helyek: Zab-szék, Kelemen-szék és Böddi-szék (Forrás: saját készítésű képek, 2017)

4.3.2 Laboratóriumi mintafeldolgozás

A zooplankton hálón (40 μm) átszűrt mintából minden mintánál 30 mL mennyiséget 0,1 μm átmérőjű Millipore Isopore Membrane filteren keresztül sorszűrő segítségével átszűrtünk, az agyagásványok mennyisége miatt a szűrés 1-3 órát vett igénybe a tavak zavarosságától függően. A maradék vízmintát további koncentráció mérésekhez (TN, TP, ammónia és nitrát) megőriztük, továbbá a 0,1 μm -os szűrletet későbbi kémiai mérésekhez (DOC) -20°C-on tároltuk.

4.3.3 Kémiai paraméterek meghatározása

A különböző környezeti paraméterek szezonális változása nagymértékben befolyásolhatja a nitrogén körforgalomban résztvevő mikrobiális közösség összetételét, valamint az elérhető tápanyagok mennyiségét. Ezért a helyszínen mért változók mellett laboratóriumi körülmények között megmértük minden minta oldott szerves szén, totál foszfor (TP), totál nitrogén (TN) és ammónia koncentrációját standard módszerekkel. A méréseket az MTA Ökológiai Kutatóközpont Balatoni Limnológiai Intézet munkatársai végezték.

4.3.4 Amplikon szekvenálás

A mintákból a DNS-t a MoBio PowerSoil DNA Isolation Kit (Qiagen, Németország) használatával vontunk ki a gyártó utasításait követve, majd a következő lépésig -80°C -on tároltuk, annak érdekében, hogy a DNS koncentrációja ne csökkenjen. Majd PCR reakcióval a 16S rRNS gént felszaporítottuk Illumina primereket használva: 341F (5'ACACTCTTTCCCTACACGACGCTCTTCCGATCTNNNNCCTACGGGNGGCWGCAG-3') és 805NR (5'AGACGTGTGCTCTTCCGATCTGACTACNVGGGTATCTAATCC-3') (Herlemann és munkatársai, 2011, Apprill és mtsai, 2015).

A PCR elegy teljes térfogata $20\ \mu\text{L}$ volt és a következő komponenseket tartalmazta: $4\ \mu\text{L}$ 5xQ5 puffer, $0,5\ \mu\text{L}$ $10\ \mu\text{M}$ forward primer (illu-ada-341F), $0,5\ \mu\text{L}$ $10\ \mu\text{M}$ reverse primer (illu-ada-805NR), $2\ \mu\text{L}$ $2\ \text{mM}$ dNTP, $0,2\ \mu\text{L}$ $2\ \text{U}/\mu\text{L}$ Q5 HF DNS polimeráz, $1\ \mu\text{L}$ templát DNS és $11,8\ \mu\text{L}$ nukleáz-mentes víz. A PCR-t a következő hőprofilal végeztük: $98\ ^{\circ}\text{C}$ 30 s, 25 ciklus: $98\ ^{\circ}\text{C}$ 10 s, $48\ ^{\circ}\text{C}$ 30 s, $72\ ^{\circ}\text{C}$ 30 s, majd $4\ ^{\circ}\text{C}$ a minták PCR készülékből történő eltávolításáig. A reakciót a random variációk elkerülése érdekében mintánként két párhuzamos ismétlésben végeztük el. A két párhuzamosban kapott PCR termékeket ezután egyesítettük, majd agaróz gélelektroforézis módszerrel, 1%-os gélen ellenőriztük a megfelelő génszakasz jelenlétét. Azokat a mintákat, amelyek tartalmazták a PCR terméket mágneses gyöngyökkel (Agencourt AMPure, Kalifornia, USA) megtisztítottuk. A PCR reakciót számos esetben ismételni kellett, különböző hígításokat (10x, 20x) alkalmazva, azonban minden minta esetén sikerült PCR terméket kapnunk. Tisztítást követően Illumina index primereket kapcsolunk a PCR termékekhez, ez lehetővé teszi azt, hogy a minták egy elegyben való szekvenálása után az indexek segítségével az egyes mintákat azonosítani tudjuk a szekvenálási adatokból. A barcode PCR-hez elkészített elegy összetétele $20\ \mu\text{L}$ végtérfogat esetén a következő volt: $4\ \mu\text{L}$ 5xQ5 puffer, $1\ \mu\text{L}$ $5\ \mu\text{M}$ forward primer, $1\ \mu\text{L}$ $5\ \mu\text{M}$ reverse primer, $2\ \mu\text{L}$ $2\ \text{mM}$ dNTP, $0,2\ \mu\text{L}$ $2\ \text{U}/\mu\text{L}$ Q5 HF DNA polimeráz, $2\ \mu\text{L}$ PCR termék, $9,8\ \mu\text{L}$ nukleáz-mentes víz. A reakció a: $98\ ^{\circ}\text{C}$ 30s, 15 cycles of $98\ ^{\circ}\text{C}$ 10 s, $66\ ^{\circ}\text{C}$ 30 s, $72\ ^{\circ}\text{C}$ 30s PCR hőprofil követve végeztük. A mintákat ismételten ellenőriztük ellenőriztük agaróz gélelektroforézis módszerrel, 1%-os gélen, valamint tisztítottuktisztított formában a korábban említett módszer segítségével. A PCR termék koncentrációját Picogreen (Invitrogen) méréssel határoztuk meg, majd a már indexekkel rendelkező minták összemérése előtt kiszámoltuk a megfelelő bemérendő mennyiséget mintánként, melynek célja, hogy a minták ugyanolyan koncentrációban (ng) legyenek

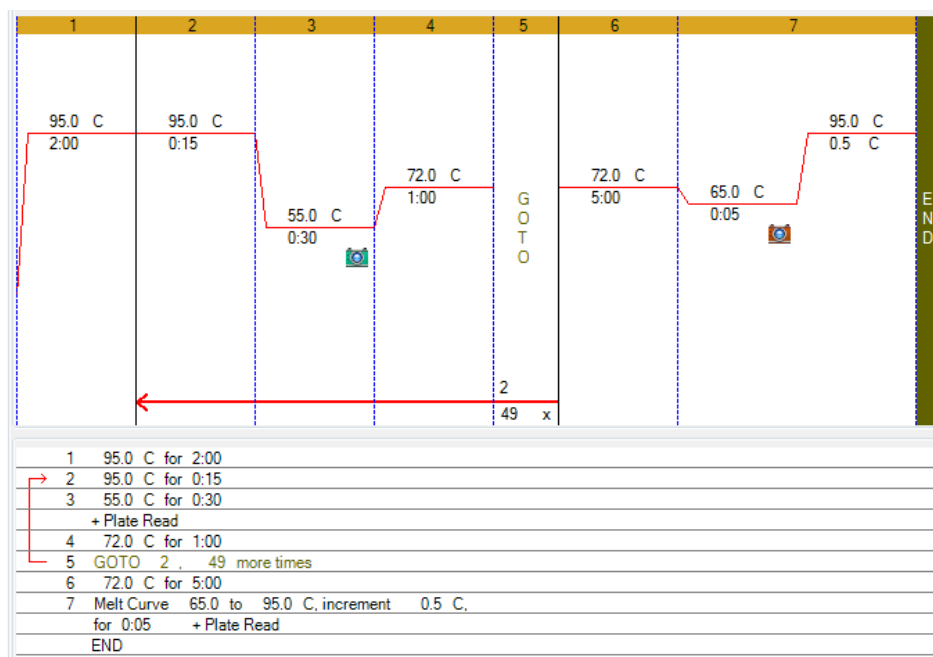
jelen az elegyben. A pool-t gélimetszős tisztítási módszerrel ismét megtisztítottuk. A szekvenálásra küldött mix koncentrációjának mérése ugyancsak Picogreen módszerrel történt. A minták 16S rRNS amplikon szekvenálását (Illumina MiSeq platformon) a SciLife Lab, Uppsala végezte 2018. márciusában. A szekvenációelemzést Mothur szofverrel végeztük. A baktériumközösség összetétele és a fizikokémiai paraméterek közötti összefüggések feltárására Permanova statisztikai tesztet alkalmaztunk.

4.3.5 Kvantitatív PCR

A nitrogén körforgalomban résztvevő funkciógének kvantifikációjához az ammónia monooxigenáz (*amoA*) és nitrogenáz (*nifH*) gének kópiaszámának mérése mellett döntöttünk annak érdekében, hogy az ammónia oxidáló baktériumközösség és a nitrogénfixálók relatív abundanciájának változását szezonálisan felmérjük. A nitrogén körforgalomban meghatározó szerepet játszó funkciógének relatív kópiaszámát kvantitatív PCR (qPCR) segítségével határoztuk meg. A qPCR méréshez a szekvenáláshoz is használt DNS-t használtuk az eredmények összehasonlíthatósága érdekében. A primereket korábbi kutatási eredmények alapján kerültek kiválasztásra (lásd 4.4. táblázat). A méréshez a Bio-Rad Laboratories CFX96 Optics Module Real-time Thermal Cycler (Kalifornia, USA) készülékét használtuk és a méréshez SYBR Green (TATAA) festéket használtunk.

A mintákat, a standard-eket és a kontrollt (nukleáz-mentes víz) is három párhuzamos ismétlésben mértük, majd a mérési eredmények átlagával számoltunk a későbbiekben, hogy megkapjuk a DNS egy mikroliterében lévő *nifH* és *amoA* gének kópiaszámát. A standard mindkét mérés esetén egy-egy baktériumtörzsből kivont DNS-ből nyert PCR termék volt (ezeket a funkciógén primerével történt PCR-el kaptuk). A *nifH* génhez a *Rhizobium leguminosarum* LMG 14904^T törzset, az *amoA*-hoz pedig egy referencia klónt (Nagymáté és mtsai, 2016) használtunk pozitív kontrollként. A standardA standard-eket az összes méréshez elegendő mennyiségben külön PCR csövekbe adagoltuk, a méréshez nyolctagú tízszeres hígítási sort készítettünk.

Számos tesztet végeztünk annak érdekében, hogy megtaláljuk az optimális annealációs hőmérsékletet mindkét funkciógénre. Az optimalizáció során 52°C és 58°C között 2°C-onként gradiens PCR-t futtattunk, majd gélelektroforézis segítségével határoztuk meg a legideálisabb annealációs hőmérsékletet (Sipos és mtsai, 2007), melyet később a qPCR mérésnél használtunk. A qPCR mérés során *nifH* génre használt hőprofil a 4.3. ábra szemlélteti, *amoA* esetén az annealációs hőmérséklet 56 °C volt.



4.3. ábra: A qPCR mérés hőprofilja *nifH* gén esetén (Forrás: saját készítésű kép, 2018)

A qPCR mérés során felmerülő inhibíció kiküszöbölésére pedig a mintákat különböző mértékben hígítottuk (5x, 10x, 20x, 50x), majd az eredmények alapján arra következtettünk, hogy 20x hígítás esetén merül fel a legkisebb mértékű inhibíció. Ezután a mintákat 20x-ára hígítottunk és minden méréshez elegendő mennyiséget mértünk külön PCR csövekbe, így nem veszítettünk a minták DNS koncentrációjából minden kiolvasztás és visszafagyasztás során, tehát a kapott eredmények összehasonlíthatóak egymással.

4.4. táblázat: A qPCR mérésekhez használt primerek szekvenciái

Funkciógén neve	Primerek	Szekvencia	Forrás
<i>amoA</i> gén	<i>amoA</i> -1F	5'-GGGGTTTCTACTGGTGGT-3'	Chen és mtsai, 2015b Liu és mtsai, 2011 Sajjai és mtsai, 2016
	<i>amoA</i> -2R	5'-CCCCTCKGSAAAGCCTTCTTC-3'	
<i>nifH</i> gén	<i>nifH</i> -F	5'-GGCAAGGGCGGTATCGGCAAGTC-3'	Frediansyah és Sudiana, 2013 Minerdi és mtsai, 2001
	<i>nifH</i> -R	5'-CCATCGTGATCGGGTCGGGATG-3'	

5. Eredmények

5.1 Baktériumtörzsek anionokhoz való adaptációjának vizsgálata

5.1.1 A tavak fizikokémiai paraméterei

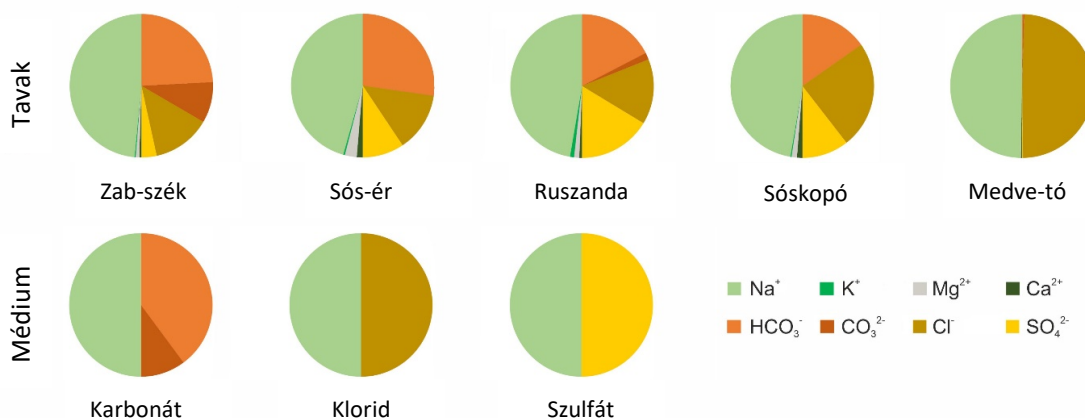
A mintavételi időpontokra vonatkozó, helyszínen és a laboratóriumban mért fizikai és kémiai paraméterek értékeit, valamint Borsodi és mtsai (2013), Máthé és mtsai (2014), Felföldi és mtsai (2016) által korábban mért, erdélyi tavakra vonatkozó adatokat a 5.1. táblázatban foglaltuk össze. A Medve-tó és Vörös-tó esetén átlagos adatokat tartalmaz a táblázat. A tavak többsége sekély, a Secchi-mélység adatok alapján zavarosak, valamint alkalikusak. Ez alól kivételt képez a Medve-tó, mely 7,1-es pH értéke alapján neutrális, azonban szalinitása 220 g/L koncentrációval a legnagyobb értéket veszi fel a kutatásban szereplő tavak közül. A szalinitás azonban egyes tavak esetében széles tartományban változhat, a szikes tavak esetében a szezonálisan előforduló kiszáradás miatt, illetve a Medve-tó felső néhány méteres rétege esetében a nyári intenzív fürdőzés okozta felkeveredés miatt (Borsodi és mtsai, 2013; Andrei és mtsai, 2015; Felföldi és mtsai, 2016).

5.1. táblázat: A mintavételi helyszínen, a mintavétel időpontjában mért fizikokémiai paraméterek (a Medve-tó Máthé és mtsai, 2014 és Felföldi és mtsai, 2016 mérési adatai, a Vörös-tó Borsodi és mtsai, 2013 eredményei)

Tó neve (Régió)	Mintavétel ideje	Vízmélység (cm)	Secchi- mélység (cm)	Hőmérséklet (°C)	pH	Szalinitás (g/L)
Zab-szék (Kiskunság)	2016.10.18.	15	2,5	10,8	9,6	5
Sós-ér (Kiskunság)	2016.10.18.	22	10,5	11	9,3	7,2
Ruszanda (Vajdaság)	2018.05.17.	15	2	23,9	9,6	15
Sóskopó (Vajdaság)	2018.05.17.	20	2	19	9	3,9
Medve-tó (Erdély)	2009-2013	1820	196	n.a.	7,1	220
Vörös-tó (Erdély)	2009-2011	80	-	n.a.	8,9	160

5.1.2 A tavak ionösszetétele

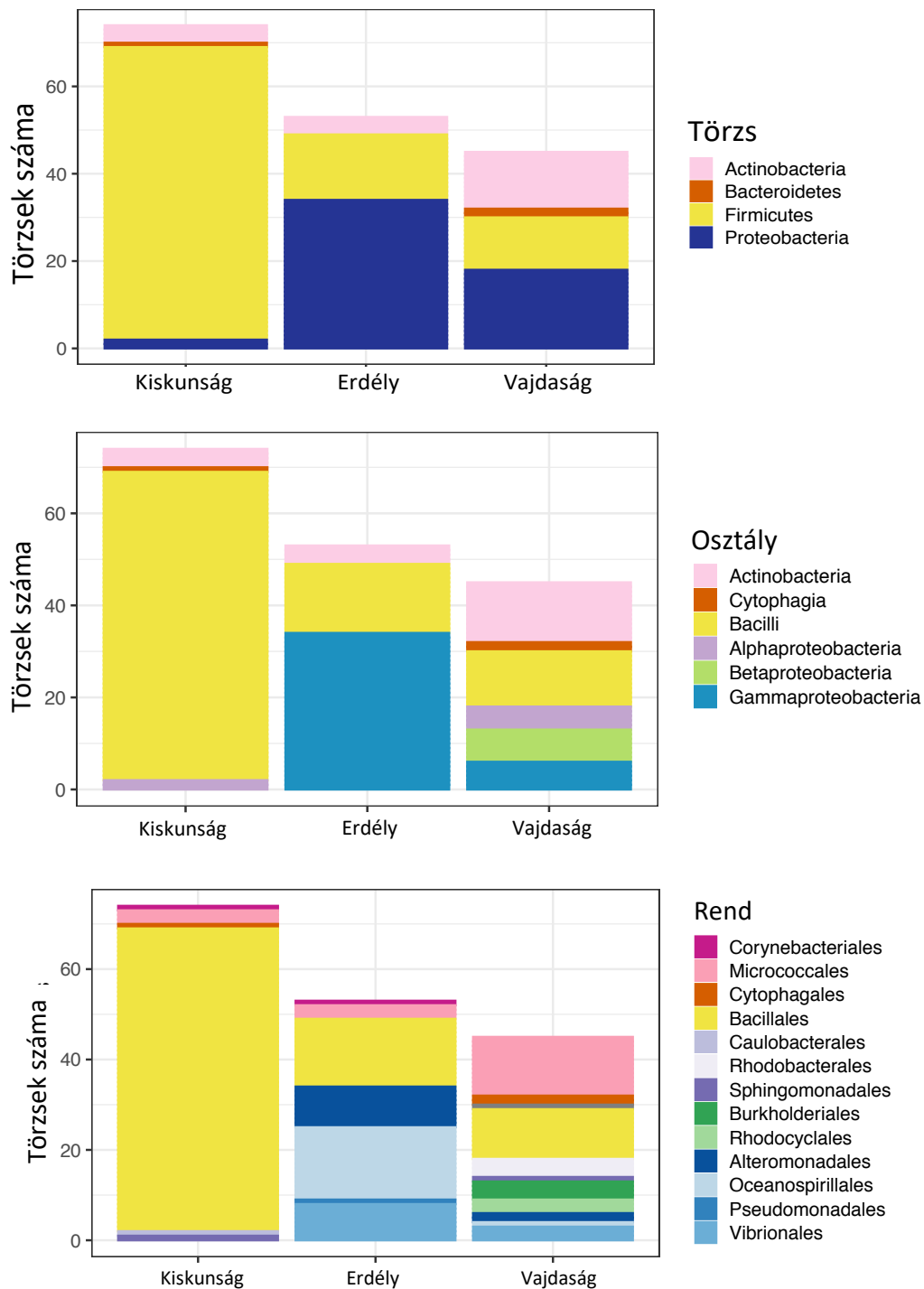
A vizsgált tavak ionösszetételét, valamint a sótolerancia-tesztnél használt táptalajok ionösszetételét az 5.1. ábra mutatja be. A Vörös-tó ionösszetétele feltételezésünk szerint megegyezik a Medve-tóéval, mivel a Vörös-tó vize a Medve-tóból ered. Valamennyi tó > 90 e% nátriumot tartalmaz kationként. Az erdélyi tavak szinte kizárólag kloridot tartalmaznak (a Medve-tó > 94 e%-ot, valamint a mélyebb rétegeiben ~ 4 e% szulfátot) anionként a vízben, míg a kiskunsági tavak ~ 26-27 e% kloridot és ~ 55-65 e% karbonátot (hidrogén-karbonát + karbonát). Alacsonyabb karbonátkoncentráció jellemző a vajdasági tavakra (~ 30-38 e%), közel megegyező kloridtartalommal (Ruszanda: 29 e% és Sós-kopó: 48 e%). A vajdasági szikes tavak szulfáttartalma a legmagasabb (Ruszanda: 33 e%, Sós-kopó: 21 e%), míg a kiskunsági tavakra mérsékelt értékek jellemzőek (Sós-ér: 19 e%, Zab-szék: 7 e%).



5.1. ábra: A tavak és táptalajok ionösszetétele (Készítette: Felföldi Tamás)

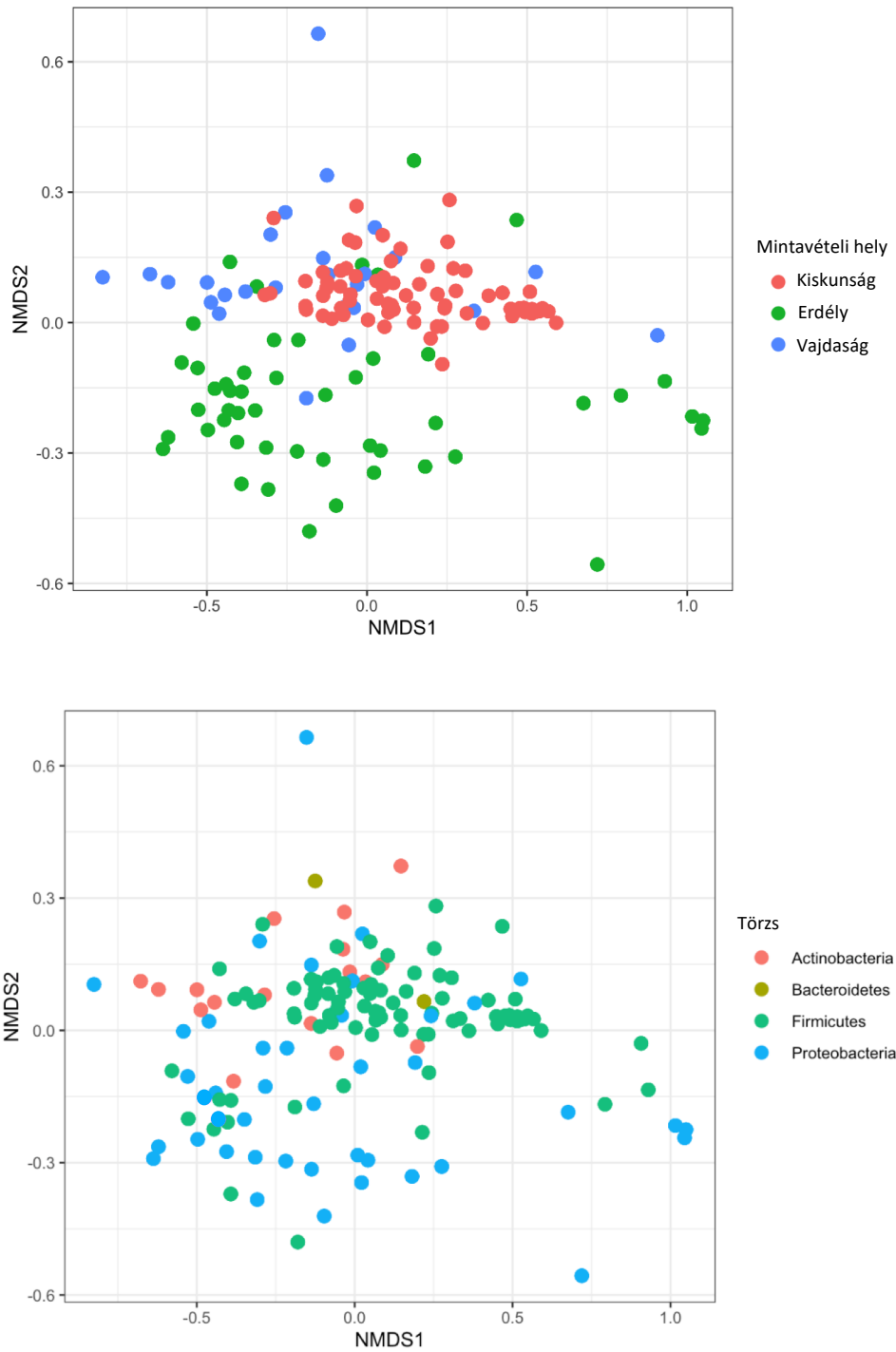
5.1.3 Törzsek izolálása és taxonómiai azonosítása

A kiskunsági szikes tavakból a baktériumtörzs izolálásához használt különböző táptalajok és szilárdító szerek nem eredményeztek jelentős különbséget a telepszámban. Különböző táptalajokról hasonló vagy ugyanazokat a törzseket izoláltuk. Emiatt a vajdasági szikesek esetében csak egyfajta táptalajt használtunk a törzsek izolálására.



5.2. ábra: A tenyésztés során azonosított baktériumtörzsek taxonómiai eloszlása régióként

Összesen 172 baktériumtörzset tanulmányoztunk ebben a kutatási projektben. Közülük 119 törzset a Kiskunságból és a Vajdaságból (74, illetve 45 törzs), míg 53 törzs olyan törzsgyűjteményből származott, amelyeket korábban erdélyi tavakból izoláltak (lásd Függelék 12.1. táblázat).



5.3. ábra: NMDS a tenyésztés során azonosított baktériumtörzsek mintavételi helyek szerinti, illetve taxonómiai csoportok közötti eloszlása

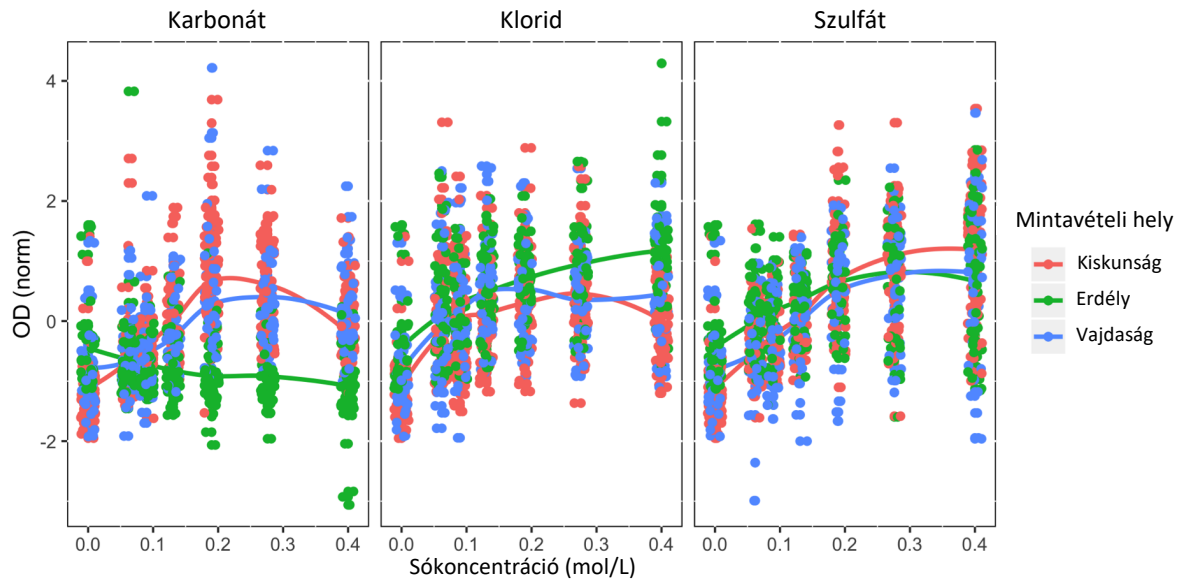
A legtöbb törzset faji szinten tudtuk azonosítani. A taxonómiai azonosítás eredményei alapján a baktériumtörzsek négy Phylumba tartoztak: Firmicutes, Proteobacteria, Actinobacteria és Bacteroidetes (5.2. és 5.3. ábra). Ez a négy törzs 6 osztályt, 13 rendet és 34 nemzetséget képviselt (5.2. ábra). Szinte az összes Firmicutes

törzs a Bacillales rendbe tartozott, a *Bacillus* és a *Salipaludibacillus* volt a leggyakoribb nemzetség (69, illetve 17 törzs a 93-ból). A Bacillales rend tagjai minden régióban figyelemre méltó számban (>24%) jelentek meg. A Bacillales azonban csak a kiskunsági szikes tavakból izolált gyűjteményben volt a leggyakoribb rend (a kiskunsági törzsek 90%-a), míg a vajdasági és erdélyi törzsek közül nagyobb számban (64%, illetve 40%) voltak jelen a Proteobaktériumok. Az erdélyi törzsgyűjteményben minden Proteobaktérium törzs a Gammaproteo-baktériumokhoz tartozott, míg a Vajdaságban az Alfa-, Béta- és Gammaproteo-baktériumok közel azonos arányban voltak képviselve (5.2. ábra). A kiskunsági törzsgyűjtemény mindössze két Alphaproteobacteria törzset és további öt olyan törzset tartalmazott, amelyek nem a Bacilli osztályba, hanem az Actinobacteria és a Cytophagia osztályába tartoztak. A vajdasági szikes tavakból a baktériumtörzsek legváltozatosabb csoportját izoláltuk 18 különböző nemzetséggel. Ebben a törzsgyűjteményben jelentős mennyiségben (29 %) Actinobacteria törzsek is jelen voltak, amelyeket elsősorban a *Nesterenkonia* nemzetség tagjai képviseltek.

Összességében elmondható, hogy a kiskunsági tavakból izolált törzsekhez képest nagyobb diverzitást tapasztaltunk a vajdasági és erdélyi mintákból izolált törzsek taxonómiája alapján (5.3. ábra). Azonban jól megfigyelhető, hogy az egyes tavakból származó törzsek taxonómiaiilag tavanként elkülönülnek, valamint a Kiskunságból és Vajdaságból származó törzsek taxonómialag részben átfednek.

5.1.4 Sótolerancia teszt

A kísérlet során összesen 3268 egyedi sótolerancia adatot kaptunk, 172 baktériumtörzs felhasználásával, 19 különböző ionösszetételt és/vagy sókoncentrációs közeget használva (6 karbonát, 6 klorid, 6 szulfát és 1 sómentes tápközeget). Az adatelemzés során azonban az adatok összevethetősége érdekében sónként 6 különböző koncentráción mért OD értékek eredményeit elemeztük. A mért OD adatok alapján általában arra lehet következtetni, hogy a vizsgált baktériumgyűjtemény tagjai intenzívebben növekedtek magasabb sókoncentráció-értékek mellett, vagyis mind a három régióból halofil fajokat izoláltunk. A törzsek növekedésének mértékét a különböző aniontípusokon és különböző koncentrációs értékeken a 5.4. ábrán mutatjuk be, izolálási forrásuk szerint rendezve.

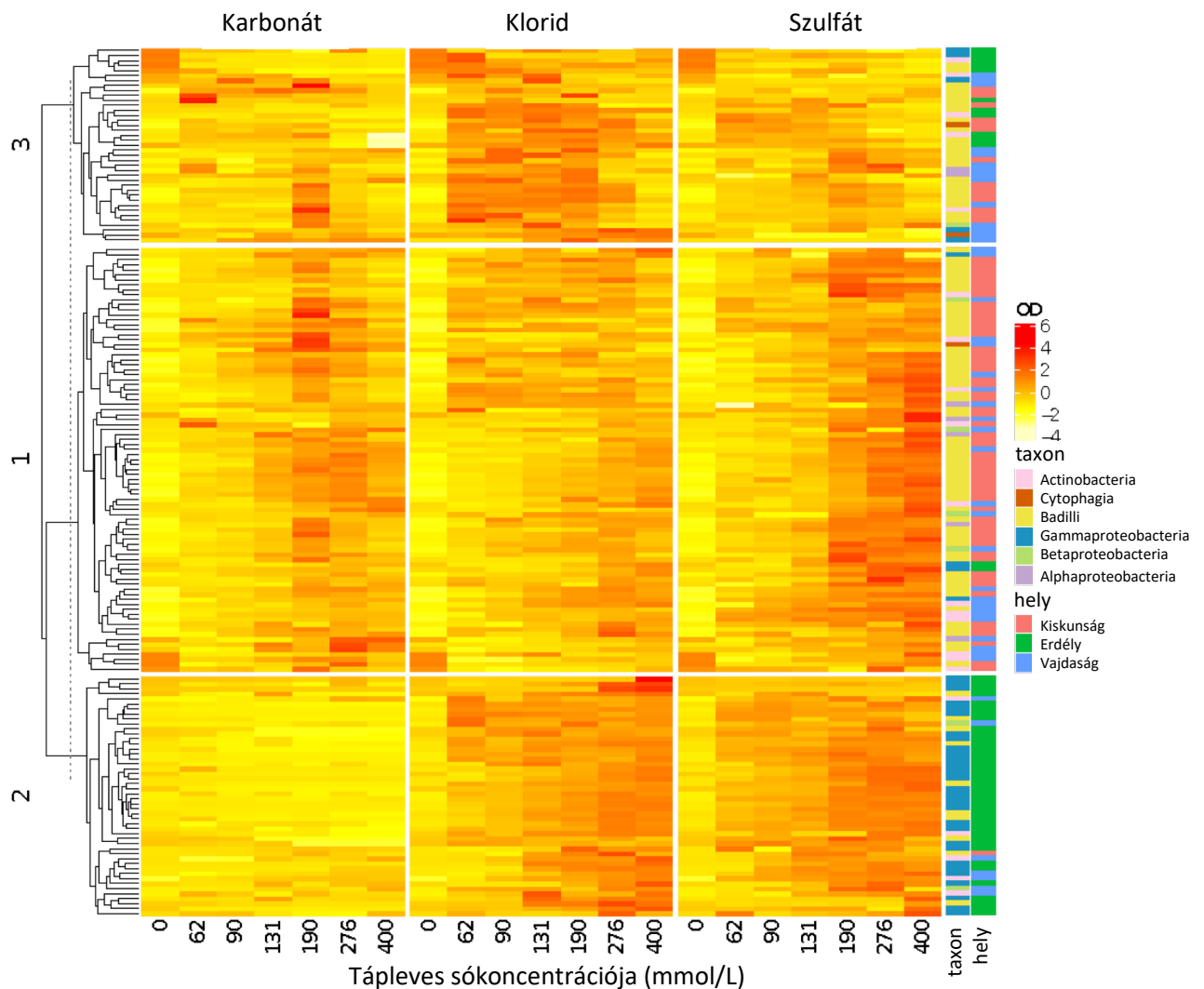


5.4. ábra: Normalizált OD értékek összehasonlítása só típusonként és tavanként

Általánosságban elmondható, hogy a kiskunsági és a vajdasági baktériumtörzsek jól alkalmazkodnak a karbonát-, klorid- és szulfátanionhoz is, míg az erdélyi tavakból izolált baktériumok adaptálódtak a legkevésbé a karbonáthoz, de klorid és szulfát jelenlétében jól növekedtek. A szulfáton való növekedés trendvonalának alakja (5.4 ábra) arra utal, hogy a szulfát hozzájárult a baktériumok szaporodáshoz ebben a vizsgálatban. A legnagyobb koncentrációjú NaCl-oldatok esetében találtuk a legnagyobb különbséget az Erdélyből és a Kiskunságból izolált törzsek növekedése között, ami valószínűleg annak tudható be, hogy az erdélyi törzsek többsége jól alkalmazkodott a hipersalin környezethez. Ezenkívül az erdélyi törzsek izolálására használt tápleves sókoncentrációja (50 g/L; amely közel megegyezik az izolálási forrás sókoncentrációjával) magasabb volt, mint a só-tűrési teszt során alkalmazott legmagasabb koncentráció (34 g/L). Ennek megfelelően az erdélyi törzsek mutatták a legintenzívebb növekedést a legnagyobb koncentrációjú NaCl-oldatokban (5.4. ábra). A kiskunsági és a vajdasági szikes tavakból izolált törzsek a legintenzívebb növekedést a 11-23 g/L tartományban mutatták, míg karbonát és klorid esetében (karbonát: 0,13-0,28 mol/L, klorid: 0,19-0,40 mol/L), amely valamivel magasabb volt, mint a törzsek izolálásához használt médium sókoncentrációja (ami hasonló volt az élőhely sótartalmához).

A karbonát tekintetében a legnagyobb eltérést a Kiskunság/Vajdaság és az erdélyi törzsek között a 0,19 mol/L oldat (16 g/L) esetében figyeltük meg, ennél a koncentrációnál nem volt szignifikáns különbség a vajdasági és a kiskunsági törzsek

között, míg a többi koncentrációérték esetében a különbség szignifikáns volt a két tó között (5.3. táblázat). A klorid és a karbonát esetében szignifikáns különbséget találtunk a Kiskunságból és Erdélyből, valamint a Vajdaságból és Erdélyből izolált baktériumtörzsek növekedése között. A szikes élőhelyekről származó törzsek sokkal jobban alkalmazkodtak a karbonáthoz (és hasonló növekedési intenzitást mutattak a kloridban is), míg az erdélyi törzsek a kloridionhoz adaptálódtak, és gyengén, vagy nem voltak képesek növekedni karbonáttartalmú közegben.



5.5. ábra: Hőterkép a sótolerancia teszt OD értékei alapján, a sárga-piros színskála a növekedés mértékének intenzitását, a további színek pedig a taxonomiai besorolást és az izolálás helyét jelzik.

A hőterkép három klasztere jellegzetes növekedési mintákat mutatott a három különböző anion típusú közegben (5.5. ábra). A törzsek növekedésének mértéke szerint három fő klasztert különböztettünk meg. Az 1. klaszter tagjai jól növekedtek magasabb koncentrációjú szulfát közegben, enyhe előnyben részesítették a karbonát köztes

koncentrációit, és viszonylag gyengén nőttek kloridos közegben. A származási régiót tekintve az ebbe a klaszterbe tartozó 76 törzsből 52 a Kiskunságból (28 a Sós-érből és 26 a Zab-székből), 22 a Vajdaságból (15 a Ruzandából és 7 a Sóskopóból) és csak 3 törzsből került izolálásra Erdélyből (2 a Medve-tóból és 1 a Vörös-tóból).

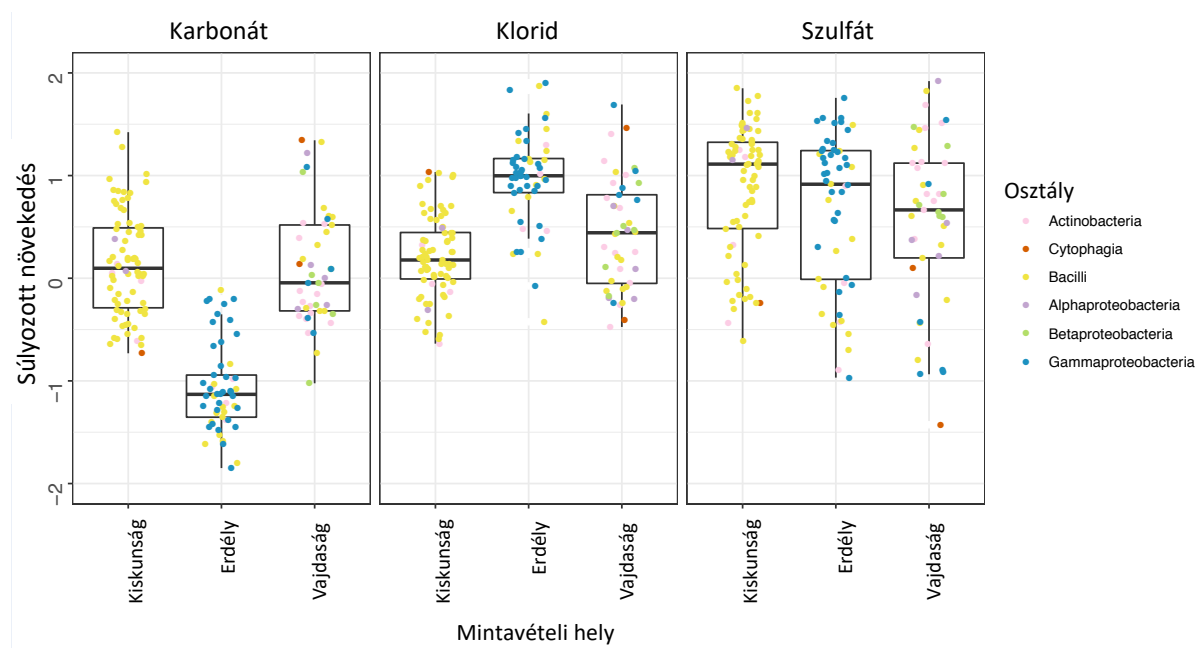
Taxonómiailag mind a hat osztály jelen volt az 1. klaszterben, de a Bacilli volt a legelterjedtebb (47 törzs), és az Actinobacteria törzsek többsége (11) is ebbe a csoportba csoportosult. Ezzel szemben a 2. klaszter törzsei gyenge növekedést mutattak karbonátos tápközegben és intenzív növekedést magasabb koncentrációjú klorid- és szulfátközegben. Ebben a klaszterben a törzsek többségét Erdélyből izolálták (55-ből 47, 32 a Medve-tóból és 15 a Vörös-tóból), és csak 7 a Vajdaságból és 1 a Kiskunságból. A 2. klaszter törzsek többsége a Gammaproteobacteria-hoz (32) tartozott, ezt követi a Bacilli (15), az Actinobacteria (6) és a Betaproteobacteria (2). Végül a 3. klaszter olyan törzseket tartalmazott, amelyek a legjobb növekedést mutatták közepes kloridkoncentráció mellett, és viszonylag rosszabb növekedést karbonátos és szulfátos tápközegben. Ebben a klaszterben a legtöbb törzset a Kiskunságból (21, ebből 9 a Sós-érből és 12 a Zab-székből) és a Vajdaságból (16, ebből 8 a Ruzandából és 8 a Sóskopóból) és csak hármat izoláltunk Erdélyből. Taxonómiailag a 3. klaszter hasonló volt az 1. klaszterhez, amelyben mind a hat osztály tagjai voltak, de a többség a Bacillihez (26), majd az Actinobacteria-hoz (4) tartozott.

5.1.5 Sópreferencia súlyozott növekedési értékek alapján

A három különböző sóban az egyes törzsek súlyozott növekedési értékeinek összehasonlítása alapján meghatározott sópreferencia azt mutatta, hogy a törzsek 59%-a szulfátban, 33%-a kloridban és 8%-a karbonátos tápközegben nőtt a legjobban (5.2. táblázat). Az összes törzs anionpreferenciájának és az egyes régiókból származó törzsek preferenciájának összehasonlítása a régiók között különbségeket mutatott. A kiskunsági törzsek között javarészt szulfátot preferáló törzsek voltak (azaz az összes törzs sópreferencia-eloszlása alapján a vártnál magasabb arányt mutattak: a kiskunsági törzsek 72%-a nőtt jobban szulfát táptalajon, míg az összes törzsnek csak 59%-a), míg kissé alulreprezentáltak voltak az erdélyi és vajdasági törzsek között. A kloridpreferencia az erdélyi törzsek között magasabb (49%, szemben az összes törzs 33%-ával), míg a kiskunsági törzseknél alacsonyabb volt (20%). Végül a karbonátpreferencia a vajdasági törzsek között mutatkozott magasabbnak (18%, míg az összes 8% volt), és hiányzott az erdélyi törzsek közül (5.2. táblázat). Mindeközben, ami a törzsek taxonómiai

hovatartozását illeti, nem találtunk lényeges felül- vagy alulreprezentáltságot a leggyakrabban előforduló taxonok (azaz az összes törzs több, mint 10%-át tartalmazó taxonok) esetében.

A törzsek átlagos súlyozott növekedési értéke is szignifikánsan különbözött a három só között (Kruskal-Wallis chi-négyzet = 135,64, $df = 2$, p -érték < 0,001), a karbonáton való növekedés lényegesen alacsonyabb volt, mint a kloridé és a szulfaté, és a törzsek növekedése szulfáton kissé, de szignifikánsan magasabb, mint a kloridé (5.3. táblázat). A karbonátot vagy kloridot tartalmazó táplevesekben való növekedés szignifikánsan különbözött az eltérő régiókból származó törzsek esetében is (Kruskal-Wallis chi-négyzet = 90,823, $df = 2$, p -érték < 0,001, és Kruskal-Wallis khi-négyzet = 57,529, $df = 2$, p -érték < 0,001). Mindeközben a súlyozott növekedés a szulfát közegben nem mutatott szignifikáns eltérést a származási régiótól függően (Kruskal-Wallis chi-négyzet = 5,0544, $df = 2$, p -érték = 0,0799) (5.6. ábra).



5.6 ábra: A törzsek súlyozott növekedési rátájának összehasonlítása só típusonként és élőhelyek szerint, a színek a szekvenálási eredmény szerinti osztályokba sorolást jelzik

5.2. táblázat: A különböző régiókból származó törzsek elsődleges anionpreferenciája maximális. súlyozott növekedési értékük alapján.

Mintavételi hely	Összes	Kiskunság	Erdély	Vajdaság
Összes törzs	172 (100%)	74 (100%)	53 (100%)	45 (100%)
Karbonát max.	14 (8%)	6 (8%)	0 (0%)	8 (18%)
Klorid max.	57 (33%)	15 (20%)	26 (49%)	16 (36%)
Szulfát max.	101 (59%)	53 (72%)	27 (51%)	21 (47%)

A Dunn-teszt utóelemzése kimutatta, hogy a kiskunsági és vajdasági törzsek összességében jobban növekedtek karbonátos tápközegben, mint az erdélyi törzsek (5.3. táblázat), míg az erdélyi törzsek kloridban jobban növekedtek, mint a vajdaságiak. A vajdaságiak is valamivel jobban növekedtek kloridban, mint a kiskunságiak. Továbbá a törzsek taxonómiai hovatartozása nem mutatott lényeges kapcsolatot a súlyozott növekedési értékükkel a különböző anionos tápközegekben, mivel egyetlen sóban sem lehetett kimutatni a taxonómiai látható klaszterezést a súlyozott növekedés mentén (azaz az azonos osztályba tartozó taxonok magas és alacsony értéket is mutattak) súlyozott növekedés ugyanazon só esetében, mint az 5.6. ábrán látható.

5.3. táblázat: A törzsek súlyozott növekedési értékeinek Dunn-teszttel végzett post-hoc analízisének eredményei, a három különböző só és a különböző régiókat összehasonlítva. A p-érték korrekció a Benjamini-Hochberg módszerrel történt. A szignifikáns korrigált p-értékek ($p < 0,05$) félkövér betűtípussal vannak kiemelve.

A. Az összes törzs súlyozott növekedésének összehasonlítása különböző típusú tesztközegekben.

Összehasonlítás	Z	P.unadj	P.adj
Karbonát - Klorid	8,0994	5,5251e-16	8,2876e-16
Karbonát - Szulfát	-11,297	1,3510e-29	4,0529e-29
Klorid - Szulfát	-3,1981	1,3834e-03	1,3834e-03

B. Különböző régiókból származó törzsek súlyozott növekedésének összehasonlítása a három aniont tartalmazó tesztközegben.

Összehasonlítás	Karbonát			Klorid			Szulfát		
	Z	P.unadj	P.adj	Z	P.unadj	P.adj	Z	P.unadj	P.adj
Kiskunság - Erdély	8,9376	3,9780e-19	1,1934e-18	-7,5117	5,8363e-14	1,7509e-13	1,3616	0,17332	0,2600
Kiskunság - Vajdaság	0,5148	6,0670e-01	6,0670e-01	-2,0201	4,3371e-02	4,3371e-02	2,1826	0,0291	0,0872
Erdély- Vajdaság	-7,4540	9,0521e-14	1,3578e-13	4,7844	1,7147e-06	2,5720e-06	0,8267	0,4084	0,4084

Általánosságban elmondható, hogy a kiskunsági és a vajdasági baktériumtörzsek jól alkalmazkodtak a karbonáthoz, kloridhoz és szulfáthoz, míg az erdélyi tavakból izolált baktériumok alkalmazkodtak a legkevésbé a karbonáthoz, de jól fejlődtek klorid és szulfát jelenlétében.

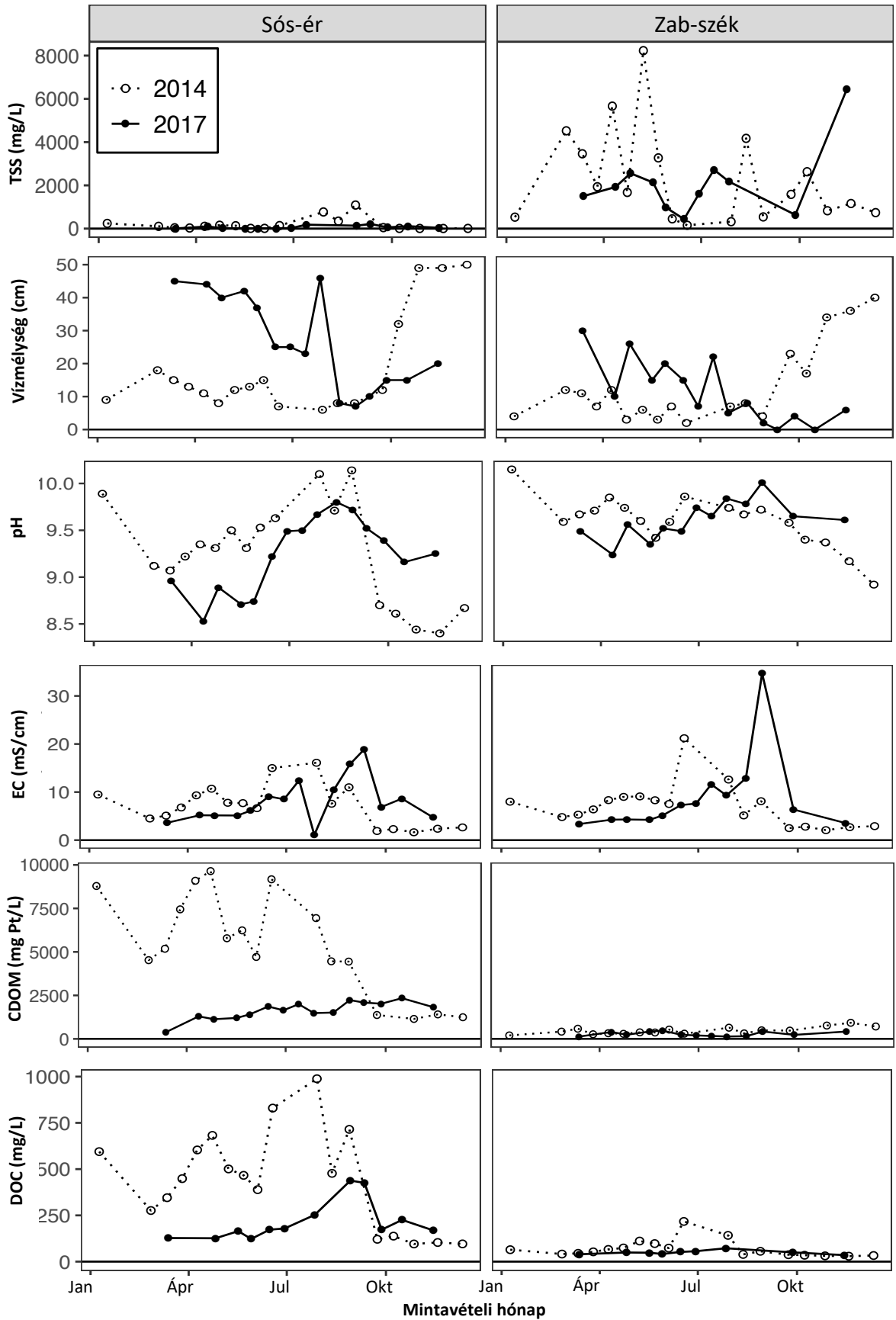
5.2 A szén dinamikája

5.2.1 A zavaros és a színes szikesek szezonális összehasonlítása a fizikokémiai paramétereken keresztül

A két mintavételi év időjárása jelentős mértékben eltért, ennek hatása megfigyelhető a tavak fizikokémiai változóiban mért értékein is (5.7. ábra). A vízmélység mindkét tóban nagy variációt mutatott, bár a Sós-ér valamivel mélyebb volt, mint a Zab-szék. A vízmélység változásai azt jelezték, hogy a két vizsgált év hidrológiája különböző mintákat követett, 2014. év elején mindkét tavat alacsony vízmélység jellemezte, amely szeptembertől októberig, majd év végéig növekedett. Eközben 2017-ben mindkét tó vízszintje magasabb volt az év elején, egészen augusztusig, amikor a vízszint csökkenni kezdett és alacsony is maradt a mintavételi időszak végéig. Azonban pH és vezetőképesség tekintetében a két év nem különbözött egymástól. Ahogy az definíció szerint elvárható volt (Boros és mtsai, 2013), a zavaros Zab-szék lényegesen nagyobb zavarosságot mutatott, mint a színes Sós-ér a mintavételi időszak nagy részében. A CDOM és a DOC egyaránt magasabb volt Sós-érben, mint Zab-székben. A CDOM és a DOC koncentrációja szintén különbözött a két év között, mindkét tó koncentrációértéke magasabb volt 2014-ben, mint 2017-ben. Pontosabban, a legmagasabb CDOM és DOC értékeket a Sós-ér esetében mértük 2014. január és augusztus között, ami megegyezik az adott év legalacsonyabb vízállási periódusával. Ebben az időszakban a CDOM átlagos koncentrációja 6 649 mg Pt/L és 563 mg/L volt DOC esetében, míg az év hátralévő részében 1 294 mg Pt/L és 111 mg/L volt a CDOM és DOC mért értéke.

5.2.2 A DOM összetétele és eredete

A két szikes tó az EEMs mérésből számított mutatók tekintetében is különbözött. A Sós-érnek magasabb volt a humifikációs indexe (HIX), míg a Zab-széknek magasabb volt a frissességi indexe (FRESH). Nyáron általában magasabb volt mindkét tó FRESH értéke, a Zab-széknel pedig kiemelkedő FRESH csúcs volt nyár elején (május 29.), ez az érték azt adja meg, mennyire frissen képződött a DOM, illetve potenciális indikátora lehet a fitoplankton és mikrobiális bloom-oknak. A HIX index allochton, szárazföldi eredetre utal, míg a FRESH index autochton, *in situ* biológiai úton keletkezett szerves anyagra utal, fitoplankton vagy makrofiták tekintetében (Fellman és mtsai, 2010). Tehát a DOM a Zab-szék esetében autochton, míg a Sós-ér esetében főleg allochton eredetű.

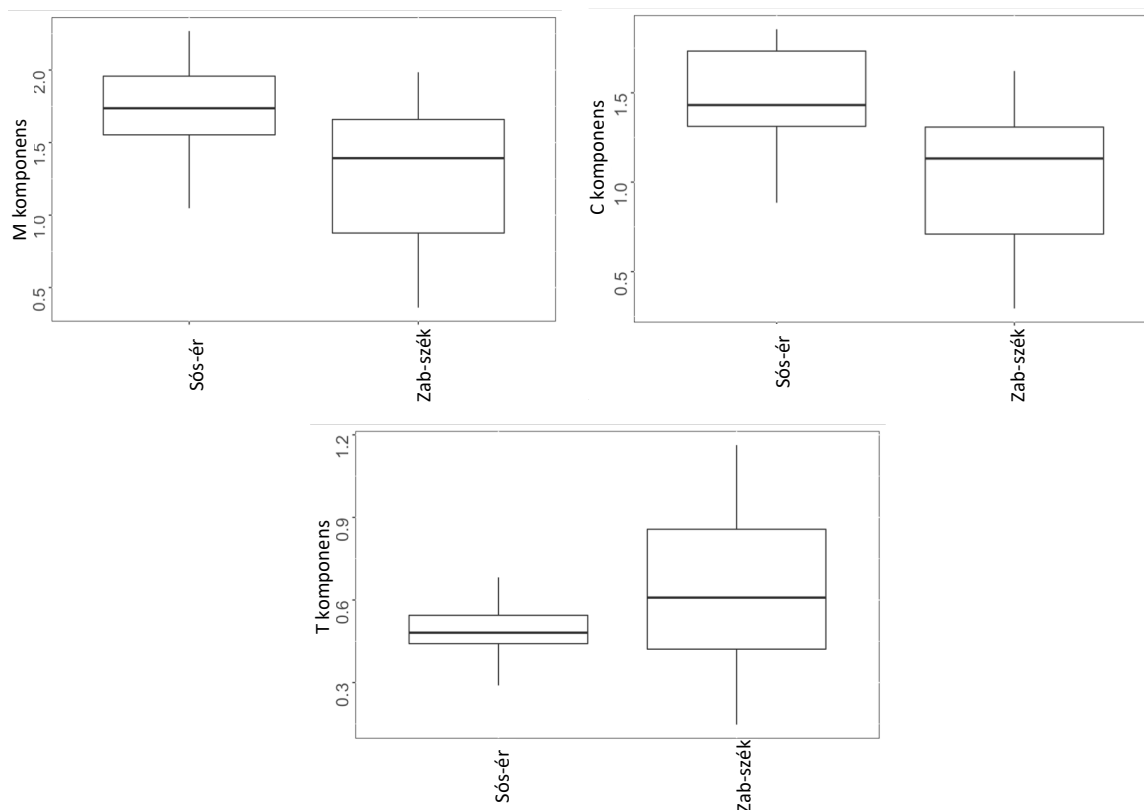


5.7. ábra: 2014-ben és 2017-ben mért fizikokémiai változók a Sós-ér és Zab-szék esetén

(Készítette: Székely Anna J.)

Érdekes módon a CDOM-mal való összefüggések tavanként eltértek: a Sós-érben a CDOM pozitívan korrelált a pH-val és a vezetőképességgel, valamint negatívan a mélységgel, míg a Zab-szék esetén a CDOM negatívan korrelált a pH-val és a vezetőképességgel, és pozitívan a mélységgel (lásd Függelék 12.3. táblázat).

Az EEMs mérési eredményének elemzése során nem csupán a DOM eredetét, hanem típusára is választ kaptunk az úgynevezett C, M és T komponensek elemzésével (5.8. ábra). A C és M komponensek huminanyag eredetű csúcsokat jelentenek, a T elem pedig fehérje eredetű csúcsot. Precízebben, a C komponens vaszkuláris növényi eredetű aromás anyag jelenlétét jelzi, ami a DOM pool nagyobb molekulatömegű frakciója. Míg a T komponens aminosavszerű (triptofán) anyagra utal a vízben, mely legtöbbször tengeri környezetekre jellemző. Az M komponens a kevésbé aromás, kisebb molekulatömegű szerves anyag jelenlétére ad következtetést (Fellman és mtsai, 2010). Eredményeink alapján a Sós-ér C és M értéke magasabb volt, mint a Zab-széké, azonban a Zab-szék T értéke magasabb volt. Tehát a Sós-ér DOM-ját legfőképp huminanyag eredetű vegyületek teszik ki, ezzel szemben a Zab-szék DOM-ja inkább fehérje típusú anyagokból épül fel.

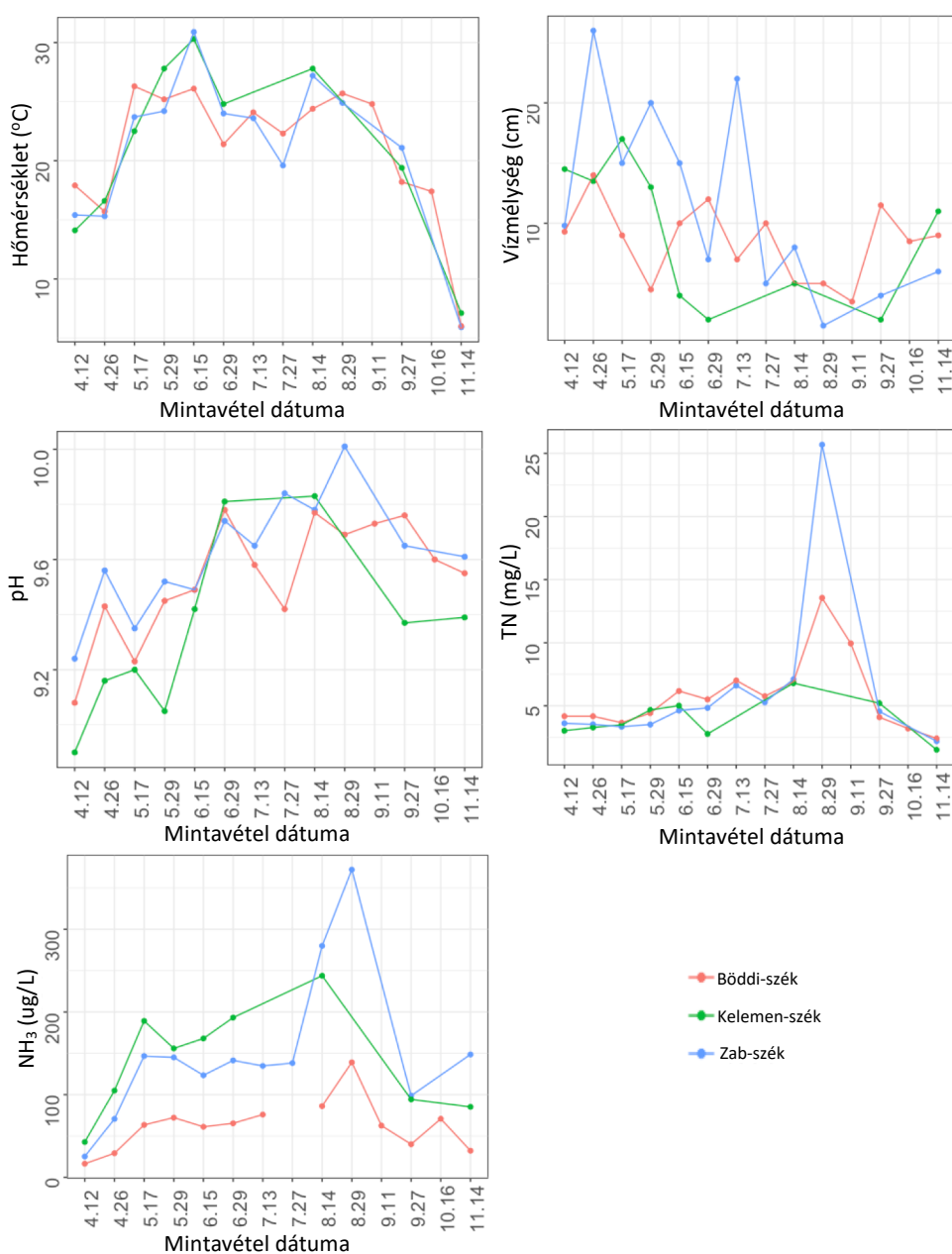


5.8. ábra: A Sós-ér és Zab-szék DOM összetételét jelző komponenseinek összehasonlítása

5.3 A nitrogén különböző formáinak átalakulási folyamatai

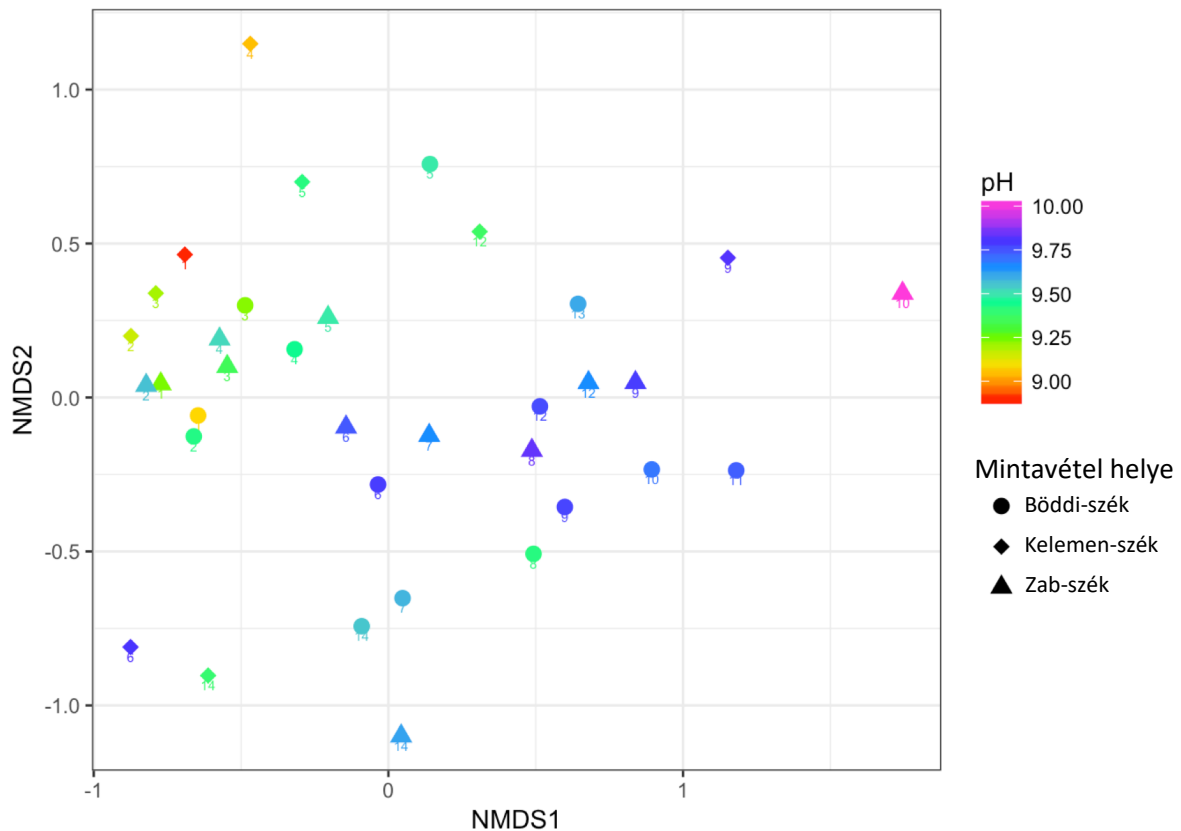
5.3.1 A szezonális hatása a fizikokémiai paraméterekre, a nitrogénformák mennyiségére és a baktériumközösség összetételére

Az áprilistól novemberig tartó időszak alatt összesen 14 alkalommal vettünk mintát a három zavaros szikes tóból. Ezalatt a Zab-szék kétszer, a Kelemen-szék pedig öt alkalommal száradt ki, a mérési eredményeket a *Függelék 12.5. táblázata* tartalmazza. A helyszíni mérések eredményeit és a szezonális változást az *5.9. ábra* mutatja be. A hőmérséklet növekedése az evaporáció mértékének növekedésén keresztül a tavak vízszintjének csökkenéséhez vezetett.



5.9. ábra: A különböző környezeti paraméterek szezonális változása a három szikes tóban

Az alacsonyabb vízszint a tavak betöményedéséhez, a sókoncentráció növekedéséhez vezethet, esetünkben a pH értékek emelkedése szinte azonnal követte a vízszint változását, míg a TN és NH₃ koncentráció értékek növekedése nyár végén volt jelentős. Az NH₃ koncentráció értékek nagyobb variációt mutattak a tavak között, a Böddi-szék alacsonyabb koncentrációval rendelkezett a Zab-székhez és Kelemen-székhez képest. A TN értékek a Böddi-szék és Zab-szék esetén kimagaslóak voltak az augusztus végi mintavételen (Kelemen-székéből ekkor nem történt mintavétel, mert ki volt száradva).

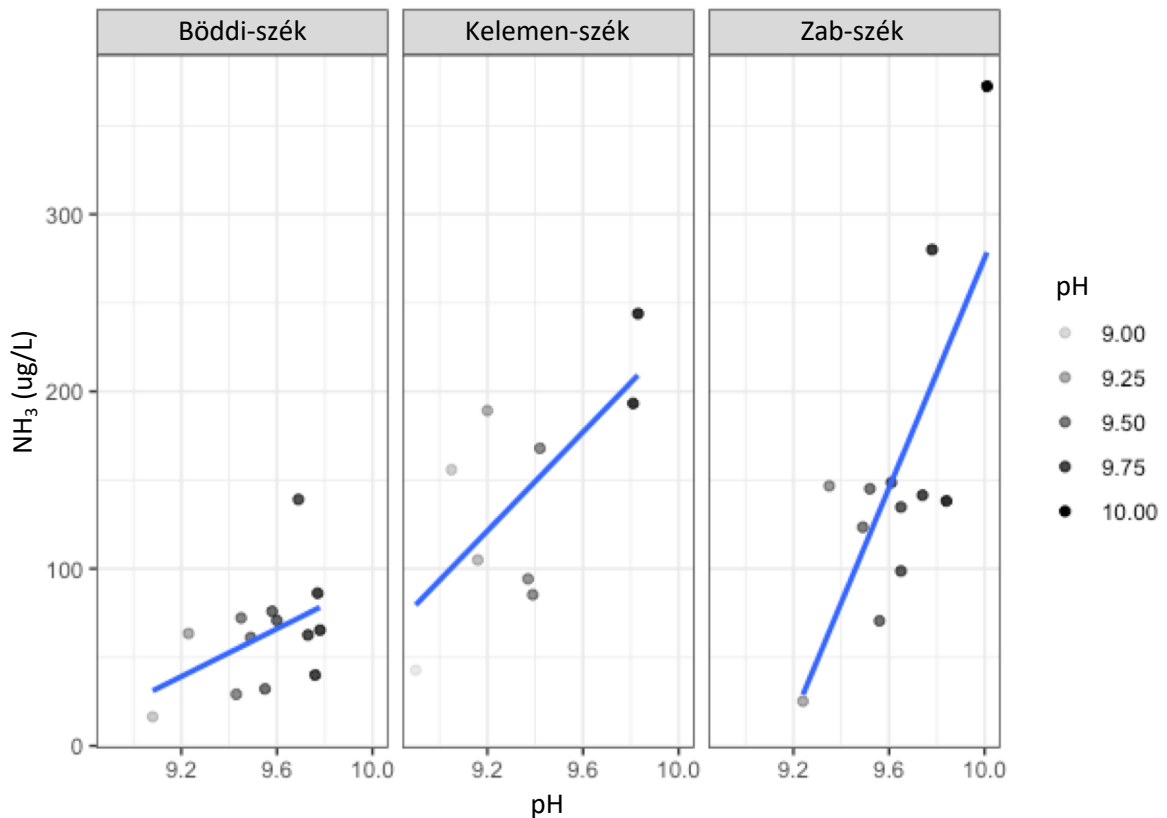


5.10. ábra: A baktériumközösség összetételének változása és a pH hatása a közösségre tavanként (OTU táblázat alapján)

A tavak vízmintáinak szekvenálási eredményei alapján információt kaptunk a mintavétel időpontjában jelenlévő baktériumközösség összetételéről. Az 5.10. ábrán látható, hogy a szezonális befolyásolta a közösség összetételét. A tavaszi és őszi vízminták az alacsonyabb pH értékek mellett hasonló közösségösszetétellel bírtak mindhárom tó esetén, míg a nyári betöményedés és magasabb pH értékek tavaszi-őszi időszakhoz képest eltérő közösséget alkottak. A Permanova elemzés arra utal, hogy a közösség összetételére mind a pH-nak ($p=0,001$), mind a tó identitásának ($p=0,005$)

szignifikáns hatása volt. A pH 14 százalékban magyarázza a közösség összetétele közötti varianciát, az, hogy a minta pontosan melyik zavaros szikes tóból származott pedig 11 százalékban.

A pH azonban nem csupán a baktériumközösség összetételére van hatással. A különböző nitrogénformák mennyisége és a környezeti változók közötti összefüggések keresése során a Spearman-féle korreláció analízis azt mutatta, hogy szignifikáns összefüggés ($t = 2.6766$, $df = 32$, $p\text{-value} = 0.0116$) van a pH és az NH_3 mennyisége között (5.11. ábra).

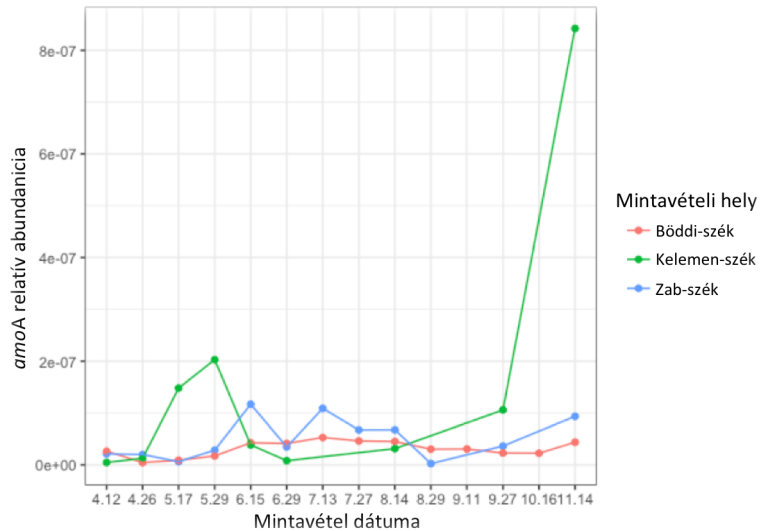


5.11. ábra: A pH hatása az ammónia mennyiségére a három szikes tóban, a szürke árnyalatai a különböző pH értékeket jelképezik, a kék vonal pedig a Spearman-féle korrelációt

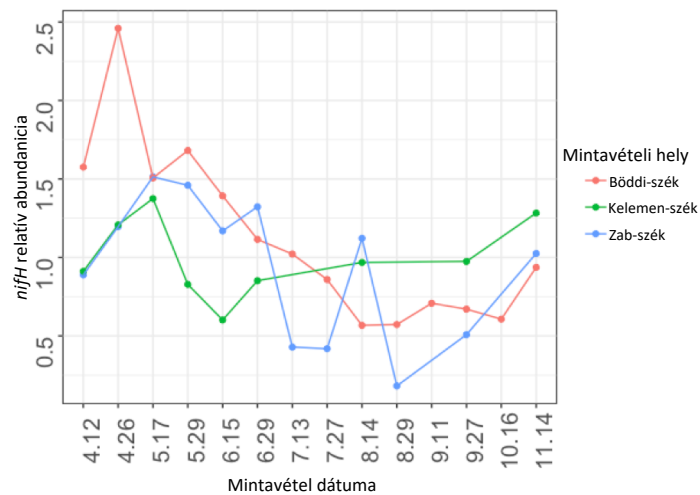
Mínél magasabb a pH, annál több az ammónia mennyisége a vízben, tehát a pH hozzájárul az $\text{NH}_4^+ \rightarrow \text{NH}_3$ konverzióhoz. Mivel az NH_3 vízben jól oldódó gáz (25 °C-on 31 g oldódik 100 mL-ben), ezért valószínűleg egy része a víztestben marad, másik része pedig elillan. Az NH_4^+ koncentrációjának pH miatti megváltozása befolyásolhatja a tó nitrogén körforgalmának dinamikáját.

5.3.2 A funkciógének kópiaszámának szezonális változása és befolyásoló tényezői

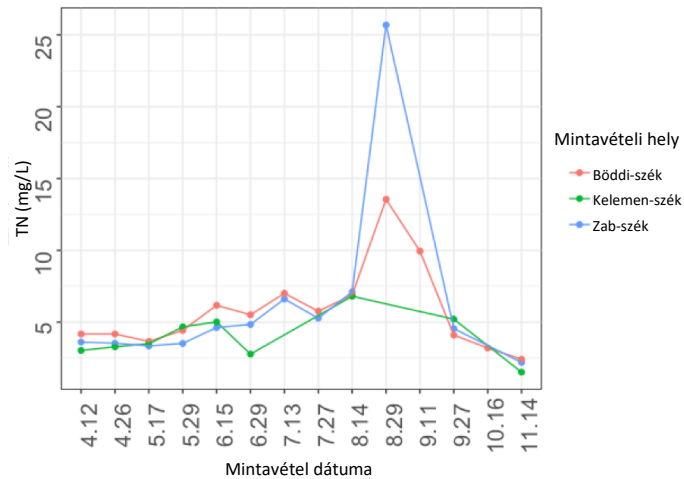
A feltételezésekkel ellentétben a qPCR mérés eredménye szerint a mintavételi időszak alatt az *amoA* és a *nifH* funkciógén kópiaszáma is alacsony volt (5.12. és 5.13. ábra). Az ammóniaoxidáló Archaea-k és a nitrogénfixáló szervezetek száma alacsony volt vagy egyáltalán nem voltak jelen a környezetben. Az amplikon szekvenálás eredményét vizsgálva azonban számos nitrogénfixáló szervezetet sikerült azonosítani, mint például a *Cyanobacteria*, *Rhizobium*, *Frankia*, *Holophaga* és az *Azospirillum*.



5.12. ábra: Az *amoA* funkciógén kópiaszámának szezonális változása

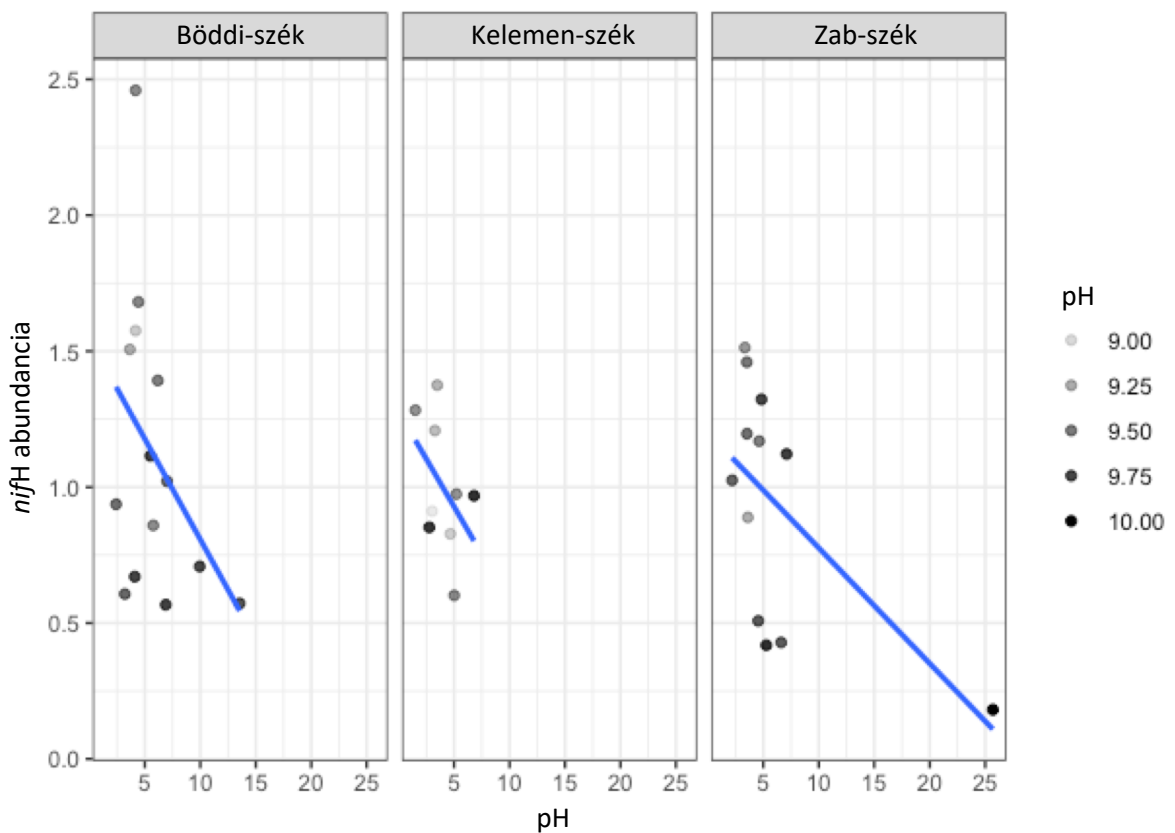


5.13. ábra: Az *nifH* funkciógén kópiaszámának szezonális változása



5.14. ábra: A TN koncentráció szezonális változása

Megfigyeltük továbbá, hogy marginális szignifikáns összefüggés van a TN és a *nifH* kópiaszáma között (5.15. ábra). Az alacsony TN koncentráció a nitrogénfixáló szervezetek magasabb számához vezet mindhárom tó esetén. A TN szezonális változását vizsgálva (5.14. ábra), a nyári időszakban, az alacsony vízállás és a betöményedés idején a TN kiugróan magas volt, ezzel ellentétben a *nifH* funkciógén kópiaszáma ebben az időszakban volt a legalacsonyabb (5.13. ábra).



5.15. ábra: A *nifH* funkciógén és a TN közötti összefüggés (Spearman's rank correlation ρ : $S = 8614.2$, p -value = 0.06853)

6. Eredmények értékelése

6.1 Baktériumtörzsek anionpreferenciája

Egy adott közösségből a baktériumoknak csak kis része vonható tenyésztésbe (Puspita és mtsai, 2012), mégis úgy véljük, hogy az általunk kitenyésztett baktériumtörzseknek szerepük lehet a sós és szikes tavak fő anyagforgalmi folyamataiban. A planktonikus baktériumközösség tenyésztéses alapú vizsgálatához hasonlítva a tenyésztéstől független, DNS alapú módszerekkel jóval nagyobb diverzitás kapható. Korábbi DNS alapú vizsgálatokkal hasonló szikes tavak mintáiból a Proteobacteria törzs tagjait, kiváltképp Alphaproteobacteria-t sikerült kimutatni, emellett az Actinobacteria és a Bacteroidetes jelenléte is számottevő volt (Szabó és mtsai, 2017). Továbbá más szikes tavakban időszakosan a Gammaproteobacteria tagjai jelentek meg nagy számban, esetenként pedig a Firmiutes és Verrucomicrobia törzsbe tartozó baktériumok voltak jelen a tóban (Korponai és mtsai, 2019). Az általunk izolált fajok néhány legközelebbi rokonát ugyanazokról az élőhelyekről vagy ugyanazon régió más élőhelyeiről korábban már izolálták és leírták, ilyen például a *Bacillus alkalisediminis* (Borsodi és mtsai, 2011), a *Nitriicola alkalilacustris* (Borsodi és mtsai, 2017) és *Rhodococcus sovatisensis* (Táncsics és mtsai, 2017). A Medve- és a Vörös-tóból főként a *Halomonas* nemzetség és egyéb Gammaproteobacteria tagok, valamint a Betaproteobacteria osztályba és a Bacteroidetes törzsbe tartozó baktériumok kerültek elő nagy számban molekuláris módszerek segítségével (Borsodi és mtsai, 2013; Máthé és mtsai, 2014; Felföldi és mtsai, 2016).

A legtöbb korábbi, a baktériumok sótoleranciára irányuló kutatás a növekedési limitre fókuszált, tanulmányunk ezzel ellentétben kevésbé szélsőséges sókoncentráció értékeken (0,06-0,4 M) tesztelte a növekedést. Ezek a koncentráció értékek a szikes tavakra és az erdélyi tavak felső rétegeire jellemzőek, ahonnan a vizsgált baktériumtörzseket izoláltuk. A vizsgálatban a táplevesek sótartalma nagyrészt hipo- és mezoszalin kategóriába esett, az egyetlen kivétel a legnagyobb koncentrációjú nátrium-szulfát közeg volt, amely megfelelt a hiperszalin környezetnek. Ez az eltérés a különböző anionos közegek sótartalmának egymáshoz igazításából adódott, ami az anionok moláris koncentrációja alapján történt, nem pedig a tömegben kifejezett sótartalom (azaz g/L) szerint. A választás oka az volt, hogy mind az ozmotikus stresszt, mind a mikrobák leggyakoribb adaptív stratégiáit pl. ionok kiszorítása a plazmamembránon keresztül ioncsatornákon és transzportereken keresztül (Banciu és Muntyan, 2015) a moláris

koncentráció, nem pedig a tömegkoncentráció határozza meg. A sótolerancia teszt szerint ebben a vizsgálatban szinte minden törzs a megemelt sókoncentrációt részesítette előnyben a kontroll tápközeggel szemben.

A szikes vízi élőhelyek a sótartalom és az ionösszetétel óriási változatosságát (pl. MgSO_4 , CaCl_2 és NaHCO_3) képviselik (Hammer, 1986; Waiser és Robarts, 2009; Oren, 2013). A különböző domináns ionokat tartalmazó sós környezetben élő szervezeteknek eltérő stratégiákkal kell megbirkózniuk az oldott ionok kedvezőtlen hatásaival szemben (Hallsworth és mtsai, 2007; Banciu és Muntyan, 2015; Sorokin és mtsai, 2015). A sós vízi élőhelyek ionösszetételének óriási sokfélesége ellenére a legtöbb sóadaptációs tanulmány csak a különböző NaCl koncentráció értékek biológiai hatására összpontosít, így a miénkhez hasonló tanulmány, ahol a sótoleranciát a NaCl-on kívüli sókra is feltárják nem igen készült korábban, azonban kulcsfontosságú a mikrobákra gyakorolt hatásának megértéséhez. Stevens és Cockell (2020) egyetlen *Bacillus subtilis* törzsrre nyolc különböző koncentrációjú sóoldatban határozta meg azt a legmagasabb moláris koncentrációt, ahol a növekedés még kimutatható. Ez a koncentrációs határ a NaCl esetében 2,5-szer magasabb volt, mint a Na_2SO_4 esetében. Hasonlóképpen Fox-Powell és Cockell (2018) egy *Marinococcus* törzs generációs idejét figyelte meg nátrium- és kloridiont tartalmazó tápközegben. Mindkét tanulmány arra a következtetésre jutott, hogy a fizikai-kémiai tulajdonságok önmagukban nem határozzák meg a növekedés határait, azonban az anionok és kationok kombinációja hatással volt a baktériumokra.

A legtöbb természetes sós tó nátriumion dominanciával rendelkezik (Hammer, 1986; Waiser és Robarts, 2009), ezért mi csak az oldott anionok (nevezetesen a klorid, szulfát és karbonátok) hatására koncentráltunk. Mivel az oldott Na-karbonátok magas koncentrációja növeli a pH-t, a változó pH esetleges zavaró hatásának elkerülése érdekében minden sótűrési tesztet lúgos körülmények között (pH ~ 9,0) végeztünk. Ennek ellenére a karbonát volt a legjelentősebb hatással a növekedésre, mivel a törzsek átlagosan szignifikánsan gyengébb növekedést mutattak ezekben a tápközegekben, mint a kloridban vagy a szulfátban, ami a karbonáthoz való széles körű alkalmazkodási képesség hiányára utal. Érdekes módon egyik törzs sem a legmagasabb karbonátkoncentrációjú tápközegben szaporodott a legnagyobb mértékben, hanem közepes koncentrációkon, ami arra utal, hogy a magas karbonátkoncentrációval való megbirkózás még a karbonáthoz adaptált mikroorganizmusok számára is kihívást jelent. A NaCl domináns sós tavakból izolált törzsek, amelyek csak elhanyagolható arányban (~1 e%) tartalmaztak karbonátot, nagyon gyengén nőttek karbonátos közegben, ami tovább erősíti azt az elképzelést, hogy

a karbonátokkal való megküzdés speciális fiziológiai alkalmazkodást igényel. Ugyanakkor az erdélyi tavakból izolált törzsek szignifikánsan jobb növekedést mutattak kloridos tápközegben, mint a karbonátban gazdag tavakból izolált törzsek. Mindeközben a törzsek összességében a szulfátos tápközegben nőttek a legjobban. A törzsek izolálási forrásai jelentős mennyiségű szulfátot tartalmaztak, amely mind a szerves anyagok lebomlásából (pl. a környező fák leveleiből vagy a partmenti makrofítákból), mind pedig az alapkőzetből való kioldódásból származhatott (a Medve-tó esetén a szulfátkoncentráció fokozatosan növekszik a mélységgel, valószínűleg a zöld kénbaktériumok aktivitása miatt; Máthé és mtsai, 2014; Andrei és mtsai, 2015; Felföldi és mtsai, 2016; Alexe és mtsai, 2017). A szulfát egyrészt esszenciális tápanyagként, másrészt magas koncentrációban az élőlények ozmotikus stressz okozójaként működhet (Mera és mtsai, 2016). A legtöbb tesztelt törzs intenzív növekedése szulfát jelenlétében azt sugallja, hogy ennek az anionnak a nagy koncentrációjához kellő mértékben alkalmazkodtak a törzsek az evolúció során. Ez a szulfát természetben való bőséges előfordulásával magyarázható, mivel ez a kén termodinamikailag legstabilabb formája oxikus körülmények között (Rabus és mtsai, 2013), valamint azzal, hogy a szulfát a mikroorganizmusok számára a leggyakoribb kénforrás. (Aguilar-Barajas és mtsai, 2011).

Az általunk izolált baktériumtörzsek a sóadaptáció széles skáláját mutatták. Például a szikes tavak régiójából származó törzsek mindhárom vizsgált só különböző koncentrációiban növekedtek, míg az erdélyi törzsek, bár többnyire gyengébb növekedést mutattak karbonátos közegben, azonban széles optimumtartományt szemléltettek a klorid és a szulfát tekintetében. Ez tükrözi a törzsek származási helyeinek sótartalmának térbeli és időbeli változékonyságát. Az egyes élőhelyekről izolált törzsek széles és változatos sótoleranciája azt sugallja, hogy a helyi mikrobiális közösségek jól alkalmazkodnak és ellenállóak az élőhelyükön lévő környezeti változásokkal szemben. Meg kell említeni, hogy összefüggés volt a sótűrésben megfigyelt különbségek és a törzsek taxonómiai hovatartozása között is. Ennek megfelelően azt állapítottuk meg, hogy a karbonáthoz való alkalmazkodás gyakrabban fordult elő a Bacilli törzseknél, mint más taxonoknál, míg a kloridhoz való adaptáció gyakrabban volt kimutatható a Proteobacteria, és különösen a Gammaproteobacteria törzseknél. Elmondható, hogy a sótartalommal kapcsolatos adaptív tulajdonságok filogenetikai komponenssel rendelkeznek, amely tükröződik a taxonómiában (Morrissey és Franklin, 2015). Ennek megfelelően a három különböző régióból izolált törzsgyűjtemény taxonómiai összetételében is jelentős eltérés mutatkozott, ami a lelőhelyeken jelenlévő szelektív erők különbségére utal. Ez nem

meglepő, mivel a sótartalom köztudottan az egyik legfontosabb környezeti tényező, amely a mikrobiális közösségek összetételét meghatározza filogenetikailag a sótartalom-preferencia révén (Tamames és mtsai, 2010; Székely és Langenheder, 2014; Herlemann és mtsai, 2016).

Eközben a sóstresszre adott válasz fajok közötti variabilitását is megfigyeltük ugyanazon faj különböző tulajdonságokat mutató törzseinél. Például a kiskunsági Zab-székéből izolált *Bacillus alkalisediminis* 9 törzse a hőtérképen három különböző klaszterbe csoportosult, és ezek között mindhárom sópreferencia típus (azaz karbonát, klorid és szulfát) azonosítható volt. A súlyozott növekedési értékek összehasonlítása alapján elmondható, hogy az egyes osztályokon belüli sópreferencia és -tolerancia nagy változatosságot mutatott.

Összefoglalva, eredményeink alátámasztják azt az elképzelést, hogy a sótartalom erős szelekciós tényező és az anion típusának meghatározó szerepe van, azonban azt is kimutattuk, hogy a baktériumok sótoleranciája filogenetikailag nem konzerválódott mélyen és még ugyanazon a baktériumfajon vagy nemzetségen belül is változhat. Továbbá a baktériumok többségének növekedését a magasabb szulfátkoncentráció fokozta.

6.2 A DOM eredete és típusa szikes tavainkban

A két tó szezonális összehasonlítása alapján mindkét tó esetén nagyon magas volt a CDOM és a DOC koncentrációja, a Sós-ér esetében ezek a koncentrációk rendkívül magasak voltak. A Zab-szék a Sós-érhez képest valamivel magasabb pH-értékkel bírt, illetve alacsonyabb vízmélysége következtében többször kiszáradt 2017-ben. A két tó a DOM minőségében is különbözött. A Sós-ér magas HIX index értékkel rendelkezett, ami növényi eredetű DOM-ot jelez, míg a Zab-szék magas FRESH indexe a frissen képződött DOM magas arányára utal.

Ezen túlmenően jelentős különbséget figyeltünk meg a két vizsgált év hidrológiájában, valamint az összesített CDOM- és DOC-koncentrációiban is, amelyek valószínűleg a mintavételi évek és az azt megelőző időszakok hőmérsékleti és csapadékviszonyok közötti különbségeiből adódnak. Figyelembe véve a talajvíz jelentőségét a szikes tavak hidrológiájában ebben a régióban (Mádl-Szőnyi és Tóth, 2009), a csapadékmennyiség csökkenése és a magas hőmérséklet kombinációja 2013-ban és 2014-ben a talajból való fokozott párolgást okozhatott, ami által csökkent a talajvíz szintje, és ennek következtében kisebb lehetett a talajvíz beáramlása a tavakba is. Ezzel

magyarázható a 2014. elején mindkét tóban mért alacsonyabb vízállás a hűvösebb és kevésbé száraz 2017. elején mért értékekhez képest. Az őszi vízszint azonban ellentétes tendenciát mutatott, azaz 2014-ben emelkedés és 2017-ben csökkenés volt megfigyelhető. Ez a 2014. második felében tapasztalt szokatlanul sok csapadékkal magyarázható. A Sós-ér 2014. évi alacsonyabb vízállás időszaka egybeesett a mért legmagasabb DOC és CDOM koncentrációkkal. Ebben az időszakban a tó átlagos DOC-koncentrációja 563 mg/L volt, ami több mint egy nagyságrenddel magasabb a vizes élőhelyek átlagánál, és még a szikes tavak között is figyelemre méltó (pl. Jirsa és mtsai, 2013; Boros és mtsai, 2017, Butturini és mtsai, 2020). A Sós-ér CDOM és DOC koncentrációi egyaránt negatívan korreláltak a vízmélységgel a vizsgálati időszak során, ami a tó betöményedésével magyarázható. Ezt támasztja alá a CDOM és a DOC pozitív korrelációja a vezetőképességgel és a pH-val, mivel mindkettő várhatóan növekedni fog a vízszint csökkenésével a szerves ionok koncentrációja miatt. A zavarosság pozitívan korrelált a DOC-cal, ami ugyancsak a betöményedéssel magyarázható, minél alacsonyabb a vízszint, annál nagyobb az agyagásványok denzitása és a DOC koncentrációja is. Másrészt a zavaros Zab-szék esetén a mélység, a CDOM és a DOC közötti összefüggés pozitív volt, ami arra utal, hogy valószínűleg maga a talajvíz volt a CDOM és a DOC elsődleges forrása. Érdekes módon a CDOM és a DOC eltérően korrelált a pH-val és a vezetőképességgel. A CDOM esetében a korrelációk negatívak voltak. Eközben a DOC esetében az összefüggések pozitív tartományban jelentek meg. Mivel a DOC mind a biológiailag könnyen hozzáférhető és nehezen lebomló szerves szén mérője, addig a CDOM inkább a rekalcitráns szerves szén tükrözi. A magasabb vezetőképesség mellett mért nagyobb DOC-tartalom lehetséges magyarázata az lehet, hogy a DOM biológiai lebomlását a tó sótartalma gátolja, ugyanis a só erős mikrobiális inhibitor lehet (Székely és mtsai, 2013). Azonban az is lehetséges, hogy a magasabb DOC, de alacsonyabb CDOM koncentrációk magas vezetőképesség mellett a frissen termelt DOM-ot tükrözik, ami a makrofita borítással együtt a fitoplankton és a mikrobiális közösségek DOM-ra gyakorolt hatására utal. Ezt a magyarázatot erősíti a két tó különböző mikrobaközössége (Szabó és mtsai, 2017), valamint a Zab-szék FI-index csúcsai, amelyek a fitoplankton és a mikrobiális virágzás potenciális indikátorai.

A szárazföldi vizekben a növényi eredetű CDOM vagy makrofitákból (V.-Balogh és mtsai, 2006), vagy a vízgyűjtő szárazföldi növényzetéből származik felszíni vagy talajvíz beáramlásán keresztül (azaz, allochton forrásból) (V.-Balogh és mtsai, 1998; Wetzell, 2001; Lapierre és Frenette, 2009; Einarsdottir és mtsai, 2017). Mivel a vizsgált

medencékbe vízfolyás nem lép be külső forrásból, a felszíni beáramlás szerepe a vízháztartásukban elhanyagolható (Boros és mtsai, 2013). Ezért a CDOM-tartalom várhatóan elsősorban a makrofitákból és a talajvíz beáramlásából származik. Korábbi kutatás eredményei alapján a szikes tavak CDOM-koncentrációja összefügg a talajvíz CDOM-koncentrációjával (Boros és mtsai, 2021). A felszín alatti vizek olyan mennyiségben tárolják és bocsátják ki a szenet a felszíni vizekbe, amelyek a globális költségvetés szempontjából jelentősek (Downing és Striegl, 2018), és a talaj széntartalmának beáramlása a tavakba jelentős lehet még azokban a tavakban is, ahol a felszíni víz beáramlása dominál (Einarsdottir és mtsai, 2017). A talajvíz beáramlása szikes tavak esetén jellemzően fontos szerepet játszik (Warren, 2006). Az ilyen talajvíz által vezérelt folyamatok fontosságát a Duna-Tisza köze szikes tavainak kialakulásával és hidrológiájával kapcsolatban is azonosították (Mádl-Szőnyi és Tóth, 2009; Simon és mtsai, 2011). A felszín alatti vizek hidrológiai jelentőségét tekintve nem meglepő, hogy a talajvíz CDOM tartalma magyarázza a szikes tavak CDOM koncentrációjának változásának jelentős részét. A Sós-ér és Zab-szék szezonális összehasonlítása során az EEMs által mért átlagos FI indexek 1,2-hez közelítettek, ami a növényi és talaj eredetű szerves anyagok jelenlétére utal (Fellman és mtsai., 2010), ez tovább erősíti a tavak DOM-jának részben szárazföldi eredetének feltételezését.

Összességében eredményeink azt mutatják, hogy az endorheikus víztestekben – különösen azokban, ahol nincs felszíni beáramlás – a talajvíz fontos szerves szénforrás lehet, amelyet figyelembe kell venni a szén-dioxid-háztartás számításánál. Megfigyeltük azt is, hogy a makrofiták nélkülözhetetlen forrásai a szerves szénnek, továbbá a fitoplankton és a mikrobiális közösség DOM-ra gyakorolt hatása számottevő lehet. Végül bebizonyítottuk, hogy a Kárpát-medence szikes tavaiban mért rekordmagas DOC értékek (0,5-1 g/L) a tavak különleges jellemzőinek kombinációjából ered, mint például a makrofita borításnak vagy a tartósan alacsony vízállásnak, ami az időjárási anomáliák következménye. Pontosabban megállapítottuk, hogy a magas szerves széntartalmú időszakok az extrém meleg és száraz évszakokat követik. Tekintettel arra, hogy az ilyen időjárási mintázatok gyakorisága a közeljövőben a folyamatban lévő éghajlatváltozás miatt megnövekedhet, a szikes tavak a szárazföldi szénkörforgalom egyre fontosabb gócpontjaivá válhatnak (Sobek és mtsai, 2006; Tranvik és mtsai, 2018), ami további tanulmányokat sürget a szikes tavak szén-biogeokémiájának feltárására.

6.3 A nitrogén különböző formáinak átalakulási folyamatai

A kiskunsági szikes tavak az extrém környezeti paraméterek, a speciális metabolikus folyamatok és fiziológiai jellemzőknek köszönhetően taxonómiailag és funkcionálisan is eltérnek a világ szikes tavaitól (Sorokin és mtsai, 2014; Szabó és mtsai, 2017). Esetünkben a tavak prokarióta közösségét nem a tó karaktere határozta meg, hanem a környezeti paraméterek (Felföldi, 2020), szignifikáns összefüggést találtunk a szezonális változás és a baktériumközösség összetételének szezonális változása között. Hasonló szezonális mintázatot figyeltünk meg mindhárom tó mikrobiális közösségének szerkezetében. Hasonló eredményre jutottak korábban Szabó és mtsai 2020 ugyanazon tavak vizsgálatánál.

Bár a tápanyagok koncentrációja magas egész évben, a N/P arány alacsony, részben az ammónia lúgos környezetben történő elillanása miatt (Boros és mtsai, 2008). Az általunk kapott szignifikáns összefüggést a pH és NH_3 koncentráció között korábbi kutatások is igazolták (Brennan, 2011). Vagyis a $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ egyensúlyára hatása van a magas pH-nak, azaz kedvez a toxikus NH_3 képződésének, és ezért potenciális N-vesztéséget okoz az ökoszisztémából (Sorokin és Kuenen, 2005), megváltoztatva ezzel a ciklusban lévő nitrogénformák arányát és abiotikus nitrogén vesztéséhez vezet. A N-vesztéshez az is hozzájárul, hogy a szerves nitrogénből ammonifikáció révén NH_3 keletkezhet, ami a magas pH hatására távozik a rendszerből. Ezért a szikes tavak nitrogénciklusa, különösen a hipersós tavakban, külsőleg biztosított NO_x^- forrástól függhet (Sorokin és Kuenen, 2005).

A nitrogén körforgalom folyamataiban (nitrogén-fixáció és nitrifikáció) résztvevő funkciógének (*nifH* és *amoA*) alacsony relatív kópiaszáma is arra utal, hogy a tavak általános nitrogén körforgalmától a szikes tavaké eltér. A nitrogénciklus feltehetően részben gátolva van, például a nitrifikáció magas sókoncentrációnál gátolt (Sorokin és mtsai, 1998). Illetve mivel a nitrogén-fixáció energiaigényes folyamat, ezért valószínűsíthető, hogy a nitrogén más formában kerül a környezetbe, például a vándorló madarak ürüléke által (Boros és mtsai, 2021), amely jellemzően ureában gazdag és hasznosítása kevesebb energiabefektetést igényel a mikrobáktól. Egy másik lehetséges magyarázat, hogy a nitrogén a korábban tárgyalt magas szerves anyag tartalomából kerül hasznosításra. Ezt az elméletet erősíti az a tény is, hogy a szekvenálási eredmények alapján a szerves nitrogént hasznosító *Nitriliruptor* nagy arányban volt jelen. Megfigyeltük ezen túl azt is, hogy a *nifH* gén relatív kópiaszáma és a TN mennyisége

között negatív korreláció van, vagyis a nitrogén fixáló szervezetek a nyári időszakban kevésbé játszanak szerepet. Ezt magyarázhatja az, hogy ebben az időszakban más oldott anyagokhoz hasonlóan mind a szerves és szervetlen nitrogénformák betöményednek és az energiaigényes nitrogén-fixáció irrelevánssá válik. Így nem véletlen, hogy nitrogénfixálók helyett a szerves nitrogént hasznosító szervezetek dominálnak a vizsgált szikesek prokarióta közösségeiben.

Azonban egy korábbi tanulmányban arról számolnak be, hogy heterotróf anaerob fermentatív haloalkalifilek (*Anaerobacillus diazotrophicus* és a *Natronobacillus azotifigans*) nitrogén fixációját figyelték meg szikes tavakban és talajokban. A nitrogénázt kódoló *nifH* gén mikrobiális aktivitását és jelenlétét két másik szikes tó anaerob szervezetében is kimutatták: a vasredukáló *Geoalkalibacter ferrihydriticus*-ban és a *Clostridium alkalicellulosi*-ban (Sorokin és mtsai, 2014). Továbbá számos szikes tó anoxigén fototróf képviselőjéről (Tourova és mtsai, 2007) és alkalofil cianobaktériumokról (*Spirulina*, *Arthrospira*, *Anabaenopsis*, *Cyanospira*) is megállapították, hogy a nitrogén fixációjáért felelősek (Sorokin és Kuenen, 2015). Esetünkben az amplikon szekvenálási eredmények alapján a tavakban cianobaktériumok, *Rhizobium*, *Frankia*, *Holophaga* és *Azospirillum* diazotróf szervezetek voltak jelen, azonban annak felderítése, hogy ezek a szervezetek részt vettek-e a nitrogén kötésben, további vizsgálatokat igényelne.

Összességében elmondható, hogy a szikes tavak baktériumközösségének összetételét a szezonális és ezáltal a környezeti paraméterek megváltozása (pH) nagymértékben befolyásolja. Az alacsony *amoA* és *nifH* gének relatív kópiaszáma a kiskunsági szikes tavak sajátos nitrogén körforgalmára utal. A *nifH* funkciógén relatív kópiaszáma és a TN koncentráció közötti szignifikáns negatív korreláció alapján elmondhatjuk, hogy a mikrobák a nitrogénfixálással szemben a szerves nitrogén hasznosítását részesítik előnyben.

7. A doktori értekezés tézisei

1. Befolyásolja-e az anion típusa a sós élőhelyeken előforduló baktériumközösségek összetételét illetve az adaptációt?

Az eltérő sóösszetételű sós és szikes tavakból izolált **baktériumtörzsek sótoleranciája nemcsak a közeg sókoncentrációjától, hanem a só anionösszetételétől is függ. Továbbá a törzsek növekedési képessége és anionpreferenciája összefüggött a természetes élőhelyük anionösszetételével.** A kloridot tartalmazó tavakból izolált baktériumtörzsek többsége a nagyobb kloridkoncentrációjú tápközeget, míg a jelentős mennyiségű karbonátsót tartalmazó szikes tóból izolált törzsek karbonátot tartalmazó tápközeget részesítették előnyben. Továbbá a legtöbb törzs növekedését a szulfát elősegítette, függetlenül azok eredetétől.

2. Mi lehet a szikes tavak magas DOC és CDOM koncentrációjának forrása?

A Kárpát-medence szikes tavaiban mért rekordmagas DOC értékek (0,5-1 g/L) a tavak különleges jellemzőinek kombinációjából ered, mint például a makrofita borításnak vagy a tartósan alacsony vízállásnak, ami az időjárási anomáliák következménye. A szikes tavak CDOM variációját nagymértékben befolyásolja a talajvíz és a makrofita borítás, illetve a fitoplankton és a mikrobiális közösség DOM-ra gyakorolt hatása. Továbbá kimutattuk, hogy a tavak a DOC és CDOM koncentrációinak változása összefügg a pH, a vezetőképesség és a vízmélység változásaival, és feltehetően befolyásolják a hidropériódusok éves változásai és a tó belső tulajdonságai is, mint például a zavarosság.

3. Milyen mértékben vannak jelen nitrogén-fixációs és ammónia-oxidációs folyamatok a kiskunsági szikes tavakban?

A szikes tavak nitrogén ciklusa eltért a tavak általános nitrogén ciklusától. **A nitrogén-fixációt kódoló *nifH* gén és az ammónia-oxidációért felelős *amoA* gén relatív kópiaszáma alacsony volt, valamint szignifikáns negatív korrelációt figyeltünk meg a nitrogén-fixáció funkciógén relatív kópiaszáma és az összes nitrogén koncentrációja között.** Így elmondható, hogy a szezonálisnak és a tavak nyári betöményedésének hatása volt a nitrogén körforgalomra.

8. Összefoglalás

A doktori disszertáció három fő tanulmány eredményeit mutatja be, amelyek szikes és sós tavakra fókuszáltak. A főbb kutatási kérdések a következők voltak: befolyásolja-e az anion típusa a tavakban élő mikroorganizmusok sókhoz való adaptációját, mi a tavak oldott szerves anyagának eredete és a nitrogén körforgalomban résztvevő funkciógének közül jelen volt-e az ammónia oxidációjáért felelős *amoA* és a nitrogén-fixáció *nifH* génje?

A kérdések megválaszolására irányuló legfontosabb kutatási módszerek: A baktériumok sótűrését sós és szikes tavakból izolált törzsekkel teszteltük. A táplevesek különböző anionokat (klorid, karbonát és szulfát) tartalmaztak eltérő koncentrációban, a növekedés mértékét OD méréssel vizsgáltuk. A tavak oldott szerves anyag forrását a minták szerves anyag profiljának feltérképezésével, EEMs méréssel határoztuk meg. Az *amoA* és *nifH* funkciógének kópiaszámát qPCR méréssel kaptuk meg.

Eredményeink azt mutatják, hogy a sós és szikes tavak a különleges környezethez, például a magas sókoncentrációhoz és különböző anionokhoz adaptálódott baktériumoknak ad otthont, ez utóbbi tulajdonság tóspecifikusan alakul ki egy adott élőhelyen. Az általunk vizsgált baktériumtörzsek sótoleranciája a só koncentrációjától és az anion típusától függött. Az éghajlati tényezők változása minden tó esetén hasonló hatást gyakorol földrajzi elhelyezkedéstől független. A nyári növekvő hőmérséklet a párolgás mértékének megváltozásán keresztül a vízszint csökkenéséhez vezet, ami magas pH-t és sókoncentrációt eredményez. A magas pH érték pedig befolyásolja az egyes oldott anyagok mennyiségét a vízben (ammónia). Ezen túl a magas sókoncentráció inhibitora lehet a tavak nitrifikációjának, ami egyedi nitrogén ciklust eredményez a szikes tavakban. Ezt támasztja alá az *amoA* és a *nifH* funkciógének alacsony relatív kópiaszáma is. A szerves nitrogén hasznosításának azonban meghatározó szerepe lehet a körforgalomban.

A szikes tavak zárt rendszerek (endorheikus), ezért a talajvíznek és a környező vegetációnak fontos szerepe van a tavak jellegének alakulásában, sekélységük és a kifolyás hiánya pedig rendkívül magas oldott szerves anyag koncentrációt hoz létre.

A Kárpát-medence szikes tavai az egyedülálló környezeti feltételeivel, mint például a kimagaslóan magas oldott szerves anyag koncentrációjával és egyedi tápanyag ciklusaival, kutatási projektek mintavételi helyszínei lehetnek az éghajlat változására és más környezeti problémák megoldására irányuló kezdeményezéseknek.

9. Summary

The doctoral thesis presents the results of three main studies that focused on soda and saline lakes. The main research questions were the following: does anion type have an influence on the adaptation of microorganisms living in lakes to salt, what is the origin of dissolved organic matter in lakes, and among the functional genes involved in the nitrogen cycle, were the ammonia oxidation related *amoA* gene and the *nifH* gene linked to nitrogen fixation presented?

The most important research methods to answer these questions were: The salt tolerance of bacteria was tested with strains isolated from soda and saline lakes. The growth media contained different anions (chloride, carbonate and sulphate) in different concentrations, the intensity of growth was determined using OD measurement. The source of the dissolved organic matter was identified with EEMs method by mapping the organic matter profile of the samples. The copy number of the *amoA* and *nifH* functional genes was obtained by qPCR measurements.

Our results show that soda and saline lakes give home to bacteria adapted to the special environment, such as high salt concentration and different anions, the salt preference of lake bacteria had developed lake-specifically in a given habitat. The salt tolerance of the bacterial strains depended on the concentration of salt and the type of anion. Changes in climatic factors have a similar effect on all lakes, regardless of geographical location. Rising temperatures in summer lead to lower water levels through changes in evaporation rates, resulting in high pH and salt concentrations. High pH value affects the amount of individual dissolved substances in the water (ammonia). In addition, high salt concentration can be an inhibitor of nitrification in lakes, which results in a unique nitrogen cycle in saline lakes. This idea is also supported by the low relative copy number of the functional genes *amoA* and *nifH*. However, the utilization of organic nitrogen can play a decisive role in the nitrogen cycle.

Saline lakes are closed systems (endorheic), therefore the groundwater and the surrounding vegetation play an important role in the development of their character. The shallowness and lack of outflow create an extremely high concentration of dissolved organic matter.

The soda lakes of the Carpathian Basin, with their unique environmental conditions, can serve as sampling sites for research projects about climate change and other environmental problems.

10. Köszönetnyilvánítás

Köszönöm témavezetőmnek, Felföldi Tamásnak, hogy lehetőséget adott nekem a Mikrobiológiai Tanszéken való szakdolgozat írásra, majd kutatómunka végzésére. Hálás vagyok a doktori felvételi előtt, továbbá a doktoranduszi éveim alatt és után nyújtott kitartó segítségéért, mind a kutatómunka megtervezésében és kivitelezésében, konferenciákon való részvételek támogatásában és finanszírozásában, az eredmények értelmezésében és cikkírásban is. A mikrobiológia alapjainak megértését és a molekuláris biológia laboratóriumi módszereinek elsajátítását neki köszönhetem. Az általa szervezett mintavételek és a közös labormunka felejthetetlen élményt nyújtottak, ezek a mai napig a mindennapi motivációm alapjául szolgálnak. Kitartása és bizalma nélkül nem sikerült volna.

Köszönettel tartozom a Mikrobiológiai Tanszéknek a befogadásért, a tanszékvezetők támogatásáért, a Genomika labor tagjainak, vagyis Szabó Attilának, Márton Zsuzsannának és Nagy Hajnalkának a közös munkával töltött időért és szakmai tanácsaikért.

Köszönöm Boros Emilnek, a Kiskunsági Nemzeti Park parkőreinek, valamint a MTA ÖK Balatoni Limnológiai Intézet munkatársainak a mintavételi helyek kiválasztásában, a mintavételi helyek megközelítésében, a mintavételben és a kémiai mérésekben nyújtott segítséget.

Hálával tartozom külső konzulensemnek, Székely Annának, aki lehetőséget kínált nekem az Uppsalai Egyetemen való szakmai gyakorlat végzésére, ezáltal a mintáim feldolgozására és az eredmények kiértékelésére. Kutatóként kitartásával, ötleteivel és motivációjával példát mutatott nekem. Új laboratóriumi módszereket tanított, a statisztikai elemzések elsajátítását kurzusokkal és magyarázással töltött hosszú órákkal segítette fáradhatatlanul és végtelen türelemmel. Az élet minden területén támogatott, nemcsak szakmailag, hanem barátként is minden egyes nap.

Barátaim, Vass Máté, Molnár Nóra, Márton Zsuzsanna, Simon Barbara, Bedics Anna, Karólina Einarsdóttir, Annika Linkhorst és Léber Anna rengeteg lelkiert adtak a doktori képzés alatt, köszönöm, hogy mindig mellettem voltak.

Utoljára említve, de annál nagyobb hálával fordulok családomhoz, de legfőképp anyához, apához, Lillához és nagymamámhoz, akik biztató szavaikkal mindig emlékeztettek arra, hogy kitartással és szorgalommal bármi elérhető az életben.

11. Irodalomjegyzék

- Aguilar-Barajas, E., Díaz-Pérez, C., Ramírez-Díaz, M.I., Riveros-Rosas, H., Cervantes, C., (2011). Bacterial transport of sulfate, molybdate, and related oxyanions. *Biometals* 24: 687–707. <https://doi.org/10.1007/s10534-011-9421-x>.
- Aiken, G. R., McKnight, D. M., Wershaw, R. L., & Maccarthy, P. (1986). Humic substances in soil, sediment, and water. 1985. *Soil Science*, 142(5), 323.
- Alexe, M., Șerban, G., Baricz, A., Andrei, A.Ș., Cristea, A., Battes, K.P., Cîmpean, M., Momeu, L., Muntean, V., Porab, S.A., Banciu, H.L., (2017). Limnology and plankton diversity of salt lakes from Transylvanian Basin (Romania): A review. *J. Limnol.* 77: 17–34. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2017.1657>.
- Al-Ghussain, L. (2019). Global warming: review on driving forces and mitigation. *Environmental Progress & Sustainable Energy*, 38(1), 13-21.
- Andrei, A.Ș., Robeson II, M.S., Baricz, A., Coman, C., Muntean, V., Ionescu, A., Etiope, G., Alexe, M., Sicora, I.C., Podar, M., Banciu, H.L. (2015). Contrasting taxonomic stratification of microbial communities in two hypersaline meromictic lakes. *ISME J.* 9, 26–42. <https://doi.org/10.1038/ismej.2015.60>.
- Aufdenkampe, A. K., Mayorga, E., Raymond, P. A., Melack, J. M., Doney, S. C., Alin, S. R., ... Yoo, K. (2011). Riverine coupling of biogeochemical cycles between land, oceans, and atmosphere. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(1), 53–60. <https://doi.org/10.1890/100014>
- Baglieri, A., Vindrola, D., Gennari, M. & Negre, M. (2014). Chemical and spectroscopic characterization of insoluble and soluble humic acid fractions at different pH values. *Chemical and Biological Technologies in Agriculture* 1, 1–11.
- Banciu, H.L., Muntyan, M.S., (2015). Adaptive strategies in the double-extremophilic prokaryotes inhabiting soda lakes. *Curr. Opin. Microbiol.* 25, 73–79.

- <https://doi.org/10.1016/j.mib.2015.05.003>.
- Battin, T. J., Luysaert, S., Kaplan, L. A., Aufdenkampe, A. K., Richter, A., & Tranvik, L. J. (2009). The boundless carbon cycle. *Nature Geoscience*, 2(9), 598–600. <https://doi.org/10.1038/ngeo618>
- Biddanda, B. A. (2017). Global Significance of the Changing Freshwater Carbon Cycle Emerging Role of Freshwater in the Global Theater. 1–5. <https://doi.org/10.1029/2017EO069751>
- Boros, E. (2002). Szikes tavak. Környezetvédelmi Minisztérium Természetvédelmi Hivatala. ISBN: 963 00 7168 1 ISSN: 1587-8856
- Boros, E., Nagy, T., Pigniczki, Cs., Kotymán, L., V.-Balogh, K., 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.
- Boros, E., Ecsedi, Z., Oláh, J. (2013). Ecology and management of soda pans in the Carpathian Basin. (41), 1–129.
- Boros, E., Horváth, Zs., Wolfram, G., Vörös, L., (2014). Salinity and ionic composition of the shallow astatic soda pans in the Carpathian Basin. *Ann. Limnol. - Int. J. Lim.* 50, 59–69. <https://doi.org/10.1051/limn/2013068>.
- Boros, E., Pigniczki, Cs., Sápi, T., V.-Balogh, K., Vörös, L., Somogyi, B., (2016). Waterbird mediated productivity of two soda pans in the Carpathian Basin in Central Europe. *Waterbirds* 39, 388–401. <https://doi.org/10.1675/063.039.0408>.
- Boros, E., V.-Balogh, K., Vörös, L., Horváth, Zs., (2017). Multiple extreme environmental conditions of intermittent soda pans in the Carpathian Basin (Central Europe). *Limnologica* 62: 38–46. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2016.10.003>.
- 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(8), 1–20.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202205>

Boros, E., Balogh, K.V., Csitári, B., Vörös, L., Székely, A.J. (2020). Macrophytes and groundwater drive extremely high organic carbon concentration of soda pans. *Freshw. Biol.* 65, 1555–1568. <https://doi.org/10.1111/fwb.13521>.

Boros, E., Takács, A., Dobosy, P., & Vörös, L. (2021). Extreme guanotrophication by phosphorus in contradiction with the productivity of alkaline soda pan ecosystems. *Science of The Total Environment*, 793, 148300.

Borsodi, A., Pollák, B., Kéki, Zs., Ruzsnyák, A., Kovács, A.L., Spröer, C., Schumann, P., Márialigeti, K., Tóth E.M. (2011). *Bacillus alkalisediminis* sp. nov., an alkaliphilic and moderately halophilic bacterium isolated from sediment of extremely shallow soda ponds. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 61: 1880–1886. <https://doi.org/10.1099/ijms.0.019489-0>.

Borsodi, A.K., Felföldi, T., Máthé, I., Bognár, V., Knáb, M., Krett, G., Jurecska, L., Tóth, E.M., Márialigeti, K. (2013). Phylogenetic diversity of bacterial and archaeal communities inhabiting the saline Lake Red located in Sovata, Romania. *Extremophiles* 17, 87–98. <https://doi.org/10.1007/s00792-012-0496-2>.

Borsodi, A.K., Korponai, K., Schumann, P., Spröer, C., Felföldi, T., Márialigeti, K., Szili-Kovács, T., Tóth, E. (2017). *Nitrincola alkalilacustris* sp. nov. and *Nitrincola schmidtii* sp. nov., alkaliphilic bacteria isolated from soda pans, and emended description of the genus *Nitrincola*. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 67: 5159–5164. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.002437>.

Butturini, A., Herzsprung, P., Lechtenfeld, O. J., Venturi, S., Amalfitano, S., Vazquez, E., ... & Fazi, S. (2020). Dissolved organic matter in a tropical saline-alkaline lake of the East African Rift Valley. *Water Research*, 173, 115532.

- Brennan, R. B. (2011). Chemical Amendment of Dairy Slurry for the Control of Phosphorus in Runoff from Grassland.
- Chen, M., Zeng, G., Zhang, J., Xu, P., Chen, A., & Lu, L. (2015a). Global Landscape of Total Organic Carbon, Nitrogen and Phosphorus in Lake Water. *Scientific Reports*, 5, 1–7. <https://doi.org/10.1038/srep15043>
- Chen, Q., Ni, J., Ma, T., Liu, T., & Zheng, M. (2015b). Bioaugmentation treatment of municipal wastewater with heterotrophic-aerobic nitrogen removal bacteria in a pilot-scale SBR. *Bioresource technology*, 183, 25-32.
- Cuthbert, I.D. & del Giorgio, P. (1992). Toward a standard method of measuring color in freshwater. *Limnology and Oceanography* 37, 1319–1326.
- Csitári, B., Szabó, A., Bedics, A., Becker, B., Korponai, K., Boros, E., Vörös, L., Somogyi, B., Felföldi, T. (2018). Data regarding the planktonic bacteria with potential role in the transformation of nitrogen compounds in soda pans in Hungary. *Hidrol. Közl.* 98, 71–76.
- Csitári, B., Bedics, A., Felföldi, T., Boros, E., Nagy, H., Máthé, I., & Székely, A. J. (2022). Anion-type modulates the effect of salt stress on saline lake bacteria. *Extremophiles*, 26(1), 1-14.
- Daims, H., Lebedeva, E. V., Pjevac, P., Han, P., Herbold, C., Albertsen, M., ... & Wagner, M. (2015). Complete nitrification by *Nitrospira* bacteria. *Nature*, 528(7583), 504-509.
- Downing, J. A., Prairie, Y. T., Cole, J. J., Duarte, C. M., Tranvik, L. J., Striegl, R. G., ... Middelburg, J. J. (2006). The global abundance and size distribution of lakes, ponds, and impoundments. *Limnology and Oceanography*, 51, 2388–2397.
- Downing, J.A., Striegl, R.G. (2018). Size, age, renewal, and discharge of groundwater carbon. *Inland Waters* 8, 122–127.

- Einarsdottir, K., Wallin, M.B. & Sobek, S. (2017). High terrestrial carbon load via groundwater to a boreal lake dominated by surface water inflow. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 122, 15–29.
- Felföldi, T., Somogyi, B., Márialigeti, K., & Vörös, L. (2009). Characterization of photoautotrophic picoplankton assemblages in turbid, alkaline lakes of the Carpathian Basin (Central Europe). *Journal of Limnology*, 68(2), 385–395. <https://doi.org/10.3274/JL09-68-2-21>
- Felföldi, T., Ramganes, S., Somogyi, B., Krett, G., Jurecska, L., Szabó, A., Vörös, L., Márialigeti, K., Máthé, I. (2016). Winter planktonic microbial communities in highland aquatic habitats. *Geomicrobiol. J.* 33, 494–504. <https://doi.org/10.1080/01490451.2015.1059523>.
- Felföldi, T., (2020). Microbial communities of soda lakes and pans in the Carpathian Basin: a review. *Biol. Fut.* 71, 393–404. <https://doi.org/10.1007/s42977-020-00034-4>.
- Fellman, J.B., Hood, E. & Spencer, R.G.M. (2010). Fluorescence spectroscopy opens new windows into dissolved organic matter dynamics in freshwater ecosystems: A review. *Limnology and Oceanography* 55, 2452–2462.
- Fox-Powell, M.G., Cockell, C.S. (2018). Building a geochemical view of microbial salt tolerance: Halophilic adaptation of *Marinococcus* in a natural magnesium sulfate brine. *Front. Microbiol.* 9, 739. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00739>.
- Frediansyah, A., Sudiana, I. M. (2013). The Potential of *Paenibacillus* spp. as plant growth promoter in tropical peat ecosystem. *Widyariset*, 16(2), 201-210.
- Grabs, T., Bishop, K., Laudon, H., Lyon, S.W. & Seibert, J. (2012). Riparian zone hydrology and soil water total organic carbon (TOC): Implications for spatial variability and upscaling of lateral riparian TOC exports. *Biogeosciences* 9, 3901–

3916.

- Hallsworth, J., Yakimov, M., Golyshin, P., Gillion, J., D'auria, G., de Lima Alves, F., La Cono, V., Genovese, M., McKew, B.A., Hayes, S.L., Harris, G., Giuliano, L., Timmis, K.N., McGenity, T.J. (2007). Limits of life in MgCl₂-containing environments: chaotropy defines the window. *Environ. Microbiol.* 9: 801–813. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2006.01212.x>.
- Hammer, U.T. (1986). Saline Lake Ecosystems of the World. *Dr W. Junk Publishers*, Dordrecht.
- Hammer, U.T., Heseltine, J.M., (1988). Aquatic macrophytes in saline lakes of the Canadian prairies. *Hydrobiologia* 158, 101–116. <https://doi.org/10.1007/BF00026269>.
- 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. *The ISME journal*, 5(10), 1571-1579.
- Herlemann, D.P.R., Lundin, D., Andersson, A.F., Labrenz, M., Jürgens, K., (2016). Phylogenetic signals of salinity and season in bacterial community composition across the salinity gradient of the Baltic Sea. *Front. Microbiol.* 7: 1883. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01883>.
- Horváth, Z., Vad, C. F., Vörös, L., & Boros, E. (2013). The keystone role of anostracans and copepods in European soda pans during the spring migration of waterbirds. *Freshwater Biology*, 58(2), 430–440. <https://doi.org/10.1111/fwb.12071>
- Jirsa, F., Gruber, M., Stojanovic, A., Omondi, S.O., Mader, D., Körner, W., *et al.* (2013). Major and trace element geochemistry of Lake Bogoria and Lake Nakuru, Kenya, during extreme draught. *Chemie der Erde* 73, 275–282.
- 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. <https://doi.org/10.5604/17331331.1185236>.
- Kelemen, J. (1997). Irányelvek a füves területek természetvédelmi szempontú kezeléséhez. KTM Természetvédelmi Hivatalának tanulmánykötetei 4. *Természetbúvár Alapítvány Kiadó*, Budapest
- Kellerman, A.M., Kothawala, D.N., Dittmar, T. & Tranvik, L.J. (2015). Persistence of dissolved organic matter in lakes related to its molecular characteristics. *Nature Geoscience* 8, 454–457.
- Kempe, S., Kazmierczak, J. (2011). Soda Lakes. 10.1007/978-1-4020-9212-1_191.
- Kent, T., & Louie, J. N. (2013, November). Tectonic deformation of a lacustrine mudstone at Soda Lake geothermal field, western Nevada, USA, from 3D seismic interpretation. In 6th *International Applied Geochemistry Symposium* incorporating the 35th New Zealand Geothermal Workshop, 18–21 November, Rotorua, New Zealand (p. 7).
- 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*. Jul;23(4):467-477. doi: 10.1007/s00792-019-01098-4.
- Kothawala, D.N., Stedmon, C.A., Müller, R.A., Weyhenmeyer, G.A., Köhler, S.J. & Tranvik, L.J. (2014). Controls of dissolved organic matter quality: evidence from a large-scale boreal lake survey. *Global change biology* 20, 1101–14.
- Lapierre, J.F. & Frenette, J.J. (2009). Effects of macrophytes and terrestrial inputs on fluorescent dissolved organic matter in a large river system. *Aquatic Sciences* 71, 15–24.
- Litchfield, C. (2011). Sulfide mineral oxidation. *Encyclopedia of Earth Sciences Series*,

(V), 928. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9212-1>

- Liu, Z., Huang, S., Sun, G., Xu, Z., & Xu, M. (2011). Diversity and abundance of ammonia-oxidizing archaea in the Dongjiang River, China. *Microbiological research*, 166(5), 337-345.
- Liu, J., Yu, Z., Yao, Q., Sui, Y., Shi, Y., Chu, H., ... & Wang, G. (2018). Ammonia-oxidizing archaea show more distinct biogeographic distribution patterns than ammonia-oxidizing bacteria across the black soil zone of northeast China. *Frontiers in microbiology*, 9, 171.
- Madigan, M.T., Bender, K.S., Buckley, D.H., Sattley, W.M. and Stahl, D.A. (2019). Brock Biology of Microorganisms. 15th Edition. ISBN, 9781292235103. Pages, 1064.
- Mádl-Szőnyi, J. & Tóth, J. (2009). A hydrogeological type section for the Duna-Tisza Interfluve, Hungary. 961–980.
- Máthé, I., Borsodi, A.K., Tóth, E.M., Felföldi, T., Jurecska, L., Krett, G., Kelemen, Zs., Elekes, E., Barkács, K., Márialigeti, K. (2014). Vertical physico-chemical gradients with distinct microbial communities in the hypersaline and heliothermal Lake Ursu (Sovata, Romania). *Extremophiles* 18, 501–514. <https://doi.org/10.1007/s00792-014-0633-1>.
- Mera, R., Torres, E., Abalde, J., (2016). Effects of sodium sulfate on the freshwater microalga *Chlamydomonas moewusii*: implications for the optimization of algal culture media. *J. Phycol.* 52: 75–88. <https://doi.org/10.1111/jpy.12367>.
- Minerdi, D., Fani, R., Gallo, R., Boarino, A., & Bonfante, P. (2001). Nitrogen fixation genes in an endosymbiotic Burkholderia strain. *Applied and environmental microbiology*, 67(2), 725-732.
- Molnár, Zs. (2003). A Kiskunság száraz homoki növényzete. *Természetbúvár Alapítvány*

Kiadó, Budapest. pp. 159.

- Morrissey, E.M., Franklin, R.B. (2015). Evolutionary history influences the salinity preference of bacterial taxa in wetland soils. *Front. Microbiol.* 6: 1013. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01013>.
- Moss, B., Jeppesen, E., Søndergaard, M., Lauridsen, T. L., & Liu, Z. (2013). Nitrogen, macrophytes, shallow lakes and nutrient limitation: resolution of a current controversy? *Hydrobiologia*, 710(1), 3-21.
- Nagy, G. G., Déri, E., dr. Lengyel, Sz. (2008). Irányelvek a Pannon száraz lösz- és szikespuszta gyepek rekonstrukciójához és természetvédelmi szempontú kezeléséhez. Hortobágyi Nemzeti Park Igazgatóság, Debrecen
- Nagymáté, Z., Homonnay, Z. G., & Márialigeti, K. (2016). Investigation of Archaeal and Bacterial community structure of five different small drinking water networks with special regard to the nitrifying microorganisms. *Microbiological Research*, 188, 80-89.
- Oren, A., (2013). Life at high salt concentrations, intracellular KCl concentrations, and acidic proteomes. *Front. Microbiol.* 4: 315. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2013.00315>.
- Palomo, A., Dechesne, A., & Smets, B. F. (2019). Genomic profiling of *Nitrospira* species reveals ecological success of comammox *Nitrospira*. *BioRxiv*, 612226.
- Pálffy, K., Felföldi, T., Mentés, A., Horváth, H., Márialigeti, K., Boros, E., Somogyi, B. (2014). Unique picoeukaryotic algal community under multiple environmental stress conditions in a shallow, alkaline pan. *Extremophiles* 18, 111–119. <https://doi.org/10.1007/s00792-013-0602-0>.
- Philip, J. Y. N., & Mosha, D. M. S. (2012). Salt Lakes of the African Rift System. *A Valuable Research Opportunity for Insight into Nature's Concentrated Multi-*

- Electrolyte Science.*, 38(2), 1–13.
- Puspita, I.D., Kamagata, Y., Tanaka, M., Asano, K., Nakatsu, C.H. (2012). Are uncultivated bacteria really uncultivable? *Microbes Environ.* 27: 356–366. <https://doi.org/10.1264/jsme2.ME12092>.
- R Core Team (2017). A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org>
- Rabus, R., Hansen, T.A., Widdel, F. (2013). Dissimilatory sulfate- and sulfur-reducing prokaryotes. in: Rosenberg, E., DeLong, E.F., Lory, S., Stackebrandt, E., Thompson, F. (Eds.), The Prokaryotes, 4th edition - *Prokaryotic Physiology and Biochemistry*. Springer, pp. 309–404.
- Rosenberg, E., DeLong, E.F., Lory, S., Stackebrandt, E., Thompson, F. (2013). The Prokaryotes, 4th edition - *Prokaryotic Physiology and Biochemistry*. Springer, Berlin Heidelberg.
- Sajjai, S., Ando, A., Inukai, R., Shinohara, M., & Ogawa, J. (2016). Analysis of microbial community and nitrogen transition with enriched nitrifying soil microbes for organic hydroponics. *Bioscience, biotechnology, and biochemistry*, 80(11), 2247-2254.
- Salek, S. S., Van Turnhout, A. G., Kleerebezem, R., & Van Loosdrecht, M. C. M. (2015). pH control in biological systems using calcium carbonate. *Biotechnology and bioengineering*, 112(5), 905-913.
- Schagerl, M. (2016) Soda Lakes of East Africa. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-28622-8>
- Schlesinger, W. H., & Bernhardt, E. S. (2013). Biogeochemistry: An Analysis of Global Change, Third Edition. <https://doi.org/10.1016/C2010-0-66291-2>
- Schmidt A. (2003). Kiskunsági szikes tavak összehasonlító vízkémiai vizsgálata. *Természetvédelmi Közlemények*, 10: 153-162.

- Sepp, M., Kõiv, T., Nõges, P. & Nõges, T. (2019). The role of catchment soils and land cover on dissolved organic matter (DOM) properties in temperate lakes. *Journal of Hydrology* 570, 281–291.
- Shadrin, N.V. (2018). Hypersaline lakes as the polyextreme habitats for life. in: Zheng, M., Deng, T., Oren, A. (Eds.), *Introduction to Salt Lake Sciences*. Science Press, Beijing, pp. 180–187.
- Simon, Sz., Mádl-Szőnyi, J., Müller, I., & Pogácsás, Gy. (2011). Conceptual model for surface salinization in an overpressured and a superimposed gravity-flow field, Lake Kelemenszék area, Hungary. *Hydrogeology Journal* 19, 701–717.
- Sipos, R., Székely, A. J., Palatinszky, M., Révész, S., Márialigeti, K., & Nikolausz, M. (2007). Effect of primer mismatch, annealing temperature and PCR cycle number on 16S rRNA gene-targeting bacterial community analysis. *FEMS Microbiology Ecology*, 60(2), 341–350. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2007.00283.x>
- Sobek, A.S., Söderbäck, B., Karlsson, S., Andersson, E., Karlsson, S., Andersson, E., *et al.* (2006). A Carbon Budget of a Small Humic Lake : An Example of the Importance of Lakes for Organic Matter Cycling in Boreal Catchments A Carbon Budget of a Small Humic Lake : An Example of the Importance of Lakes for Organic Matter Cycling in Boreal Catchments. *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 35, 469–475
- Sobek, S., Tranvik, L.J., Prairie, Y.T., Kortelainen, P. & Cole, J.J. (2007). Patterns and regulation of dissolved organic carbon: An analysis of 7,500 widely distributed lakes. *Limnology and Oceanography* 52, 1208–1219.
- Somogyi, B., Felföldi, T., Vanyovszki, J., Ágyi, Á., Márialigeti, K., & Vörös, L. (2009). Winter bloom of picoeukaryotes in Hungarian shallow turbid soda pans and the role of light and temperature. *Aquatic Ecology*, 43(3), 735-744.

- Somogyi, B., Pálffy, K., Balogh, K. V., Botta-Dukát, Z., & Vörös, L. (2017). Unusual behaviour of phototrophic picoplankton in turbid waters. *PLoS ONE*, 12(3), 1–15. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174316>
- Somogyi, B., Felföldi, T., Boros, E., Szabó, A., & Vörös, L. (2022). Where the Little Ones Play the Main Role—Picophytoplankton Predominance in the Soda and Hypersaline Lakes of the Carpathian Basin. *Microorganisms*, 10(4), 818.
- Sorokin, D.Y., Muyzer, G., Brinkhoff, T., Kuenen, J.G., Jetten, M.S.M. (1998). Isolation and characterization of a novel facultatively alkaliphilic *Nitrobacter* species, *N. alkalicus* sp. nov. *Arch Microbiol* 170:345–352
- Sorokin, D.Y., Kuenen, J.G. (2005). Alkaliphilic chemolithotrophs from sodas lakes. *FEMS Microbiol Ecol* 52:287–295
- 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(5), 791–809. <https://doi.org/10.1007/s00792-014-0670-9>
- Sorokin, D. Y., Banciu, H. L., & Muyzer, G. (2015). Functional microbiology of soda lakes. *Current Opinion in Microbiology*, 25, 88–96. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2015.05.004>
- Stenger-Kovács, C., Lengyel, E., Buczkó, K., Tóth, F. M., Crossetti, L. O., Pellingner, A., ... Padisák, J. (2014) Vanishing world: Alkaline, saline lakes in Central Europe and their diatom assemblages. *Inland Waters*, 4(4), 383–396. <https://doi.org/10.5268/IW-4.4.722>
- Stevens, A.H., Cockell, C.S. (2020). A systematic study of the limits of life in mixed ion solutions: physicochemical parameters do not predict habitability. *Front. Microbiol.* 11: 1478. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01478>.
- Szabó, A., Korponai, K., Kerepesi, C., Somogyi, B., Vörös, L., Bartha, D., *et al.* (2017).

- Soda pans of the Pannonian steppe harbor unique bacterial communities adapted to multiple extreme conditions. *Extremophiles* 21, 1–11. <https://doi.org/10.3389/10.1007/s00792-017-0932-4>.
- 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, 19871. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-76822-8>.
- Székely, A. J., Berga, M., & Langenheder, S. (2013). Mechanisms determining the fate of dispersed bacterial communities in new environments. *ISME Journal*, 7(1), 61–71. <https://doi.org/10.1038/ismej.2012.80>
- Székely, A.J., Langenheder, S. (2014). The importance of species sorting differs between habitat generalists and specialists in bacterial communities. *FEMS Microbiol. Ecol.* 87, 102–112. <https://doi.org/10.1111/1574-6941.12195>.
- Szuróczki, S., Szabó, A., Korponai, K., Felföldi, T., Somogyi, B., Márialigeti, K., Tóth, E. (2020). Prokaryotic community composition in a great shallow soda lake covered by large reed stands (Neusiedler See/Lake Fertő) as revealed by cultivation- and DNA-based analyses, *FEMS Microbiology Ecology*, Volume 96, Issue 10. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiaa159>
- Tamames, J., Abellán, J.J., Pignatelli, M., Camacho, A., Moya, A. (2010). Environmental distribution of prokaryotic taxa. *BMC Microbiol.* 10: 85. <https://doi.org/10.1186/1471-2180-10-85>.
- Táncsics, A., Máthé, I., Benedek, T., Tóth, E.M., Atasayar, E., Spröer, C., Márialigeti, K., Felföldi, T., Kriszt, B. (2017). *Rhodococcus sovatisensis* sp. nov., an actinomycete isolated from the hypersaline and heliothermal Lake Ursu. *Int. J. Syst. Evol.*

- Microbiol.* 67: 190–196. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.001514>.
- Tindall, B.J., Rosselló-Mora, 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. <https://doi.org/10.1099/ijms.0.016949-0>.
- Tourova, T.P., Spiridonova, E.M., Berg, I.A., Slobodova, N.V., Boulygina, E.S., Sorokin, D.Y. (2007). Phylogeny and evolution of the family Ectothiorhodospiraceae based on comparison of 16S rRNA, *cbbL* and *nifH* genes. *Int J System Evol Microbiol* 57:2387–2398
- Tranvik, L. J. (1988). Availability of dissolved organic carbon for planktonic bacteria in oligotrophic lakes of differing humic content. *Microbial Ecology* 16, 311–322
- Tranvik, L.J., Cole, J.J. & Prairie, Y.T. (2018). The study of carbon in inland waters-from isolated ecosystems to players in the global carbon cycle. *Limnology and Oceanography Letters* 3, 41–48.
- V.-Balogh, K., Présing, M., Hiripi, L. & Vörös, L. (1998). Stable carbon and nitrogen isotope ratios of dissolved humic substances in a shallow reservoir covered by macrophytes. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 83, 203–206
- 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. *International Review of Hydrobiology* 91, 15–28.
- Verpoorter, C., Kutser, T., Seekell, D. A., & Tranvik, L. J. (2014). A global inventory of lakes based on high-resolution satellite imagery. *Geophysical Research Letters*, 41(18), 6396–6402. <https://doi.org/10.1002/2014GL060641>
- Waiser, M.J., Robarts, R.D. (2009). Saline Inland Waters. in: Likens, G.E. (Ed.), *Encyclopedia of Inland Waters, volume 2. Elsevier*, Amsterdam, pp. 634–644.

- Wang, J., Song, C., Reager, J. T., Yao, F., Famiglietti, J. S., Sheng, Y., ... Wada, Y. (2018). Recent global decline in endorheic basin water storages. *Nature Geoscience*, 11(12), 926–932. <https://doi.org/10.1038/s41561-018-0265-7>
- Warren, J.K. (2006). Depositional chemistry and hydrology, *Evaporites: Sediments, Resources and Hydrocarbons*. pp. 59–138. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Watanabe, A., Kuwatsuka, S. (1991) Triangular diagram for humus composition in various types of soils. *Soil Science and Plant Nutrition*, 37:1, 167-170, DOI: 10.1080/00380768.1991.10415023
- Wetzel, R.G. (2001). *Limnology: Lake and River Ecosystems.*, Third. Academic Press, San Diego.
- Williamson, C.E., Morris, D.P., Pace, M.L. & Olson, O.G. (1999). Dissolved organic carbon and nutrients as regulators of lake ecosystems: Resurrection of a more integrated paradigm. *Limnology and Oceanography* 44, 795–803.
- 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. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.001755>.
- Zhang, Y., Liu, X., Wang, M. & Qin, B. (2013). Compositional differences of chromophoric dissolved organic matter derived from phytoplankton and macrophytes. *Organic Geochemistry* 55, 26–37.

Internetes hivatkozások

Országos Meteorológiai Szolgálat honlapja: met.hu

<https://www.britannica.com/place/Dead-Sea/Climate-and-hydrology>

12. Függlék

12.1. táblázat: Baktériumtörzsek taxonómiai hovatartozása a 16S rRNS gén szekvenciaanalízise alapján

Törzs-kód	Izolálás helye	Szekvencia hossza (nt)	GenBank Acc. No.	Legközelebbi rokonfaj	Hasonlóság (%)	Taxonómia
Vf2-S025	Vörös-tó	1024	MK504162	<i>Salinivibrio costicola</i>	99,90	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Vibrionales; Vibrionaceae
Vecho-009B	Vörös-tó	991	MK504163	<i>Bacillus vietnamensis</i>	99,60	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
Visz4-H004	Vörös-tó	1087	MK504164	<i>Bacillus hwajinpoensis</i>	99,54	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
Vf-10	Vörös-tó	1029	MK504165	<i>Halomonas andensis/axialensis</i>	99,22	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Oceanospirillales; Halomonadaceae
Vf-18	Vörös-tó	988	MK504166	<i>Salinivibrio costicola</i>	100	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Vibrionales; Vibrionaceae
Vf-S043	Vörös-tó	1017	MK504167	<i>Chromohalobacter beijerinckii</i>	99,80	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Oceanospirillales; Halomonadaceae
Vecho-005B	Vörös-tó	1002	MK504168	<i>Bacillus vietnamensis</i>	99,60	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
Vf2-S012	Vörös-tó	980	MK504169	<i>Halomonas janggokensis</i>	99,49	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Oceanospirillales; Halomonadaceae
Vf2-S013	Vörös-tó	1056	MK504170	<i>Halomonas gomseomensis</i>	99,43	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Oceanospirillales; Halomonadaceae
Vf4-S041	Vörös-tó	968	MK504171	<i>Halomonas janggokensis</i>	100	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Oceanospirillales; Halomonadaceae
Vecho-012A1	Vörös-tó	1031	MK504172	<i>Bacillus hwajinpoensis</i>	99,52	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
VF2-S024	Vörös-tó	1049	MK504173	<i>Halomonas andensis</i>	99,43	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Oceanospirillales; Halomonadaceae
Vecho-012A2	Vörös-tó	993	MK504174	<i>Bacillus hwajinpoensis</i>	99,50	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
VII-S011	Vörös-tó	1032	MK504175	<i>Bacillus safensis/zhangzhouensis</i>	100	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
Vecho-012B1	Vörös-tó	1134	MK504176	<i>Bacillus hwajinpoensis</i>	99,56	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
Vecho-005A	Vörös-tó	1035	MK504177	<i>Bacillus vietnamensis</i>	99,61	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
Vecho-012B2	Vörös-tó	1087	MK504178	<i>Bacillus hwajinpoensis</i>	99,54	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
Vecho-003B	Vörös-tó	1070	MK504179	<i>Pseudomonas sabulinigri</i>	99,16	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Pseudomonadales; Pseudomonadaceae
MIH2-H001	Medve-tó	1063	MK504180	<i>Marinobacter adhaerens</i>	99,91	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Alteromonadales; Marinobacter f
MVIII4-B	Medve-tó	1048	MK504181	<i>Halomonas arcis</i>	99,04	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Oceanospirillales; Halomonadaceae

Törzs-kód	Izolálás helye	Szekvencia hossza (nt)	GenBank Acc. No.	Legközelebbi rokonfaj	Hasonlóság (%)	Taxonómia
MI4-S038	Medve-tó	1047	MK504182	<i>Halomonas ventosae</i>	99,90	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Oceanospirillales; Halomonadaceae
MIII2-S008	Medve-tó	1008	MK504183	<i>Marinobacter flavimaris/ adhaerens</i>	100	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Alteromonadales; Marinobacter f
MI3-H014	Medve-tó	1123	MK504184	<i>Marinobacter adhaerens</i>	99,73	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Alteromonadales; Marinobacter f
MIII2-S019	Medve-tó	1039	MK504185	<i>Halomonas arcis</i>	99,04	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Oceanospirillales; Halomonadaceae
MII-S016	Medve-tó	1025	MK504186	<i>Salinivibrio costicola</i>	99,90	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Vibrionales; Vibrionaceae
MII3-H007	Medve-tó	1033	MK504187	<i>Vibrio alginolyticus</i>	99,51	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Vibrionales; Vibrionaceae
MII2-S010	Medve-tó	1049	MK504188	<i>Halomonas alkaliphila</i>	99,52	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Oceanospirillales; Halomonadaceae
MVIII2-S004	Medve-tó	1089	MK504189	<i>Halomonas arcis</i>	98,99	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Oceanospirillales; Halomonadaceae
MIII2-S013	Medve-tó	1057	MK504190	<i>Halomonas arcis</i>	98,96	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Oceanospirillales; Halomonadaceae
MIII4-S018	Medve-tó	1013	MK504191	<i>Bacillus hwajinpoensis</i>	99,51	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
Misz3-S005	Medve-tó	989	MK504192	<i>Staphylococcus cohnii</i>	100	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Staphylococcaceae
MIII4-S017	Medve-tó	985	MK504193	<i>Bacillus hwajinpoensis</i>	99,49	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
MIII2-S015	Medve-tó	1073	MK504194	<i>Staphylococcus cohnii</i>	100	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Staphylococcaceae
MIII-C004	Medve-tó	960	MK504195	<i>Salinivibrio costicola</i>	99,05	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Vibrionales; Vibrionaceae
MVIII2-H003	Medve-tó	1056	MK504196	<i>Kocuria palustris</i>	100	Actinobacteria; Actinobacteria_c; Micrococcales; Micrococcaceae
MI1-S006	Medve-tó	1069	MK504197	<i>Pseudoalteromonas agarivorans/ distincta</i>	99,72	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Alteromonadales; Pseudoalteromonadaceae
MII3-H006	Medve-tó	1008	MK504198	<i>Pseudoalteromonas aliena</i>	99,03	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Alteromonadales; Pseudoalteromonadaceae
MI-C003	Medve-tó	978	MK504199	<i>Pseudoalteromonas aliena</i>	98,88	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Alteromonadales; Pseudoalteromonadaceae
MI1-S002	Medve-tó	1079	MK504200	<i>Marinobacter excellens</i>	99,35	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Alteromonadales; Marinobacter f
MII3-S032	Medve-tó	1079	MK504201	<i>Kocuria rosea</i>	99,81	Actinobacteria; Actinobacteria_c; Micrococcales; Micrococcaceae
MVIII3-S006	Medve-tó	1039	MK504202	<i>Halobacillus alkaliphilus</i>	99,33	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae

Törzs-kód	Izolálás helye	Szekvencia hossza (nt)	GenBank Acc. No.	Legközelebbi rokonfaj	Hasonlóság (%)	Taxonómia
MII-C001	Medve-tó	1079	MK504203	<i>Pseudoalteromonas aliena</i>	99,04	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Alteromonadales; Pseudoalteromonadaceae
MI5-H021A	Medve-tó	1088	MK504204	<i>Halomonas arcis</i>	98,99	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Oceanospirillales; Halomonadaceae
MII-C001A	Medve-tó	984	MK504205	<i>Salinivibrio costicola</i>	99,17	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Vibrionales; Vibrionaceae
MI5-H021B	Medve-tó	1065	MK504206	<i>Halomonas arcis</i>	98,97	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Oceanospirillales; Halomonadaceae
MVIII4-S009	Medve-tó	1014	MK504207	<i>Halobacillus litoralis</i>	99,70	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
MI1-S001	Medve-tó	955	MK504208	<i>Vibrio alginolyticus</i>	99,37	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Vibrionales; Vibrionaceae
MIII2-H004	Medve-tó	1048	MK504209	<i>Rhodococcus sovotensis</i>	100	Actinobacteria; Actinobacteria_c; Corynebacteriales; Nocardiaceae
MI2-S017	Medve-tó	1039	MK504210	<i>Halomonas andensis</i>	99,42	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Oceanospirillales; Halomonadaceae
MI1-S004	Medve-tó	1079	MK504211	<i>Pseudoalteromonas aliena</i>	99,04	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Alteromonadales; Pseudoalteromonadaceae
MI3-H013	Medve-tó	1069	MK504212	<i>Kocuria rosea</i>	99,81	Actinobacteria; Actinobacteria_c; Micrococcales; Micrococcaceae
MI-C002B	Medve-tó	1036	MK504213	<i>Vibrio alginolyticus</i>	99,42	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Vibrionales; Vibrionaceae
MII-C0010	Medve-tó	1034	MK504214	<i>Halomonas alkaliphila</i>	99,51	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Oceanospirillales; Halomonadaceae
S29	Sóskopó	1036	MK504215	<i>Nesterenkonia halobia</i>	97,87	Actinobacteria; Actinobacteria_c; Micrococcales; Micrococcaceae
S28	Sóskopó	1079	MK504216	<i>Hydrogenophaga taeniospiralis</i>	98,24	Proteobacteria; Betaproteobacteria; Burkholderiales; Comamonadaceae
S27	Sóskopó	896	MK504217	<i>Micrococcus yunnanensis</i>	100	Actinobacteria; Actinobacteria_c; Micrococcales; Micrococcaceae
S26	Sóskopó	1069	MK504218	<i>Azoarcus taiwanensis</i>	95,40	Proteobacteria; Betaproteobacteria; Rhodocyclales; Zoogloeaceae
S24	Sóskopó	1027	MK504219	<i>Bacillus zhangzhouensis</i>	99,90	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
S23	Sóskopó	1069	MK504220	<i>Bacillus altitudinis</i>	100	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
S22	Sóskopó	1039	MK504221	<i>Nesterenkonia aurantiaca</i>	99,71	Actinobacteria; Actinobacteria_c; Micrococcales
S21	Sóskopó	949	MK504222	<i>Hydrogenophaga taeniospiralis</i>	98,73	Proteobacteria; Betaproteobacteria; Burkholderiales; Comamonadaceae

Törzs-kód	Izolálás helye	Szekvencia hossza (nt)	GenBank Acc. No.	Legközelebbi rokonja]	Hasonlóság (%)	Taxonómia
S18	Sóskopó	1099	MK504223	<i>Hydrogenophaga taeniospiralis</i>	98,54	Proteobacteria; Betaproteobacteria; Burkholderiales; Comamonadaceae
S15	Sóskopó	999	MK504224	<i>Salipaludibacillus agaradhaerens</i>	99,40	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
S13	Sóskopó	935	MK504225	<i>Bacillus lindianensis</i>	99,68	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
S12	Sóskopó	978	MK504226	<i>Mongoliococcus roseus</i>	99,38	Bacteroidetes; Cytophagia; Cytophagales; Cyclobacteriaceae
S11	Sóskopó	966	MK504227	<i>Bacillus gibsonii</i>	99,79	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
S10	Sóskopó	918	MK504228	<i>Rheinheimera chironomi</i>	99,45	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Alteromonadales; Alishewanella f
S9	Sóskopó	1059	MK504229	<i>Azoarcus taiwanensis</i>	94,79	Proteobacteria; Betaproteobacteria; Rhodocyclales; Zoogloeaceae
S8	Sóskopó	1029	MK504230	<i>Hydrogenophaga taeniospiralis</i>	98,83	Proteobacteria; Betaproteobacteria; Burkholderiales; Comamonadaceae
S7	Sóskopó	953	MK504231	<i>Vibrio mimicus</i>	99,68	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Vibrionales; Vibrionaceae
S5	Sóskopó	970	MK504232	<i>Nesterenkonia aurantiaca</i>	99,79	Actinobacteria; Actinobacteria_c; Micrococcales; Micrococcaceae
S2	Sóskopó	771	MK504233	<i>Bacillus zhangzhouensis/safensis</i>	100	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
R39	Ruszanda	1019	MK504234	<i>Roseinatronobacter monicus</i>	97,94	Proteobacteria; Alphaproteobacteria; Rhodobacterales; Rhodobacteraceae
R38	Ruszanda	1044	MK504235	<i>Nesterenkonia sandarakina</i>	99,71	Actinobacteria; Actinobacteria_c; Micrococcales; Micrococcaceae
R37	Ruszanda	1048	MK504236	<i>Rhodobaca barguzinensis</i>	98,19	Proteobacteria; Alphaproteobacteria; Rhodobacterales; Rhodobacteraceae
R36	Ruszanda	959	MK504237	<i>Pararhodobacter aggregans</i>	98,81	Proteobacteria; Alphaproteobacteria; Rhodobacterales; Rhodobacteraceae
R35	Ruszanda	1062	MK504238	<i>Porphyrobacter neustonensis</i>	99,06	Proteobacteria; Alphaproteobacteria; Sphingomonadales; Erythrobacteraceae
R34	Ruszanda	1017	MK504239	<i>Roseinatronobacter thiooxidans/barguzinensis</i>	98,03	Proteobacteria; Alphaproteobacteria; Rhodobacterales; Rhodobacteraceae
R33	Ruszanda	1085	MK504240	<i>Azoarcus taiwanensis</i>	94,55	Proteobacteria; Betaproteobacteria; Rhodocyclales; Zoogloeaceae
R32	Ruszanda	1039	MK504241	<i>Nitrincola alkalilacustris</i>	100	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Oceanospirillales; Oceanospirillaceae
R30	Ruszanda	957	MK504242	<i>Nesterenkonia aurantiaca</i>	99,79	Actinobacteria; Actinobacteria_c; Micrococcales; Micrococcaceae

Törzs-kód	Izolálás helye	Szekvencia hossza (nt)	GenBank Acc. No.	Legközelebbi rokonfaj	Hasonlóság (%)	Taxonómia
R29	Ruszanda	914	MK504243	<i>Vibrio metschnikovii</i>	99,56	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Vibrionales; Vibrionaceae
R28	Ruszanda	1033	MK504244	<i>Nesterenkonia halobia</i>	97,87	Actinobacteria; Actinobacteria_c; Micrococcales; Micrococcaceae
R27	Ruszanda	961	MK504245	<i>Micrococcus yunnanensis</i>	100	Actinobacteria; Actinobacteria_c; Micrococcales; Micrococcaceae
R26	Ruszanda	1029	MK504246	<i>Alkalibacterium psychrotolerans</i>	99,90	Firmicutes; Bacilli; Lactobacillales; Carnobacteriaceae
R25	Ruszanda	1046	MK504247	<i>Salipaludibacillus neizhouensis</i>	98,18	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
R23	Ruszanda	1019	MK504248	<i>Nesterenkonia halobia</i>	97,64	Actinobacteria; Actinobacteria_c; Micrococcales; Micrococcaceae
R22	Ruszanda	1059	MK504249	<i>Vibrio metschnikovii</i>	99,62	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Vibrionales; Vibrionaceae
R21	Ruszanda	976	MK504250	<i>Alkalicoccus saliphilus</i>	100	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
R20	Ruszanda	946	MK504251	<i>Nesterenkonia aurantiaca</i>	99,79	Actinobacteria; Actinobacteria_c; Micrococcales; Micrococcaceae
R19	Ruszanda	920	MK504252	<i>Bacillus daqingensis</i>	99,67	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
R17	Ruszanda	939	MK504253	<i>Nesterenkonia pannonica</i>	99,79	Actinobacteria; Actinobacteria_c; Micrococcales; Micrococcaceae
R14	Ruszanda	803	MK504254	<i>Mongoliibacter ruber</i>	98,00	Bacteroidetes; Cytophagia; Cytophagales; Cyclobacteriaceae
R13	Ruszanda	919	MK504255	<i>Alkalimonas amyolytica</i>	99,78	Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Alteromonadales; Alishewanella f
R11	Ruszanda	1096	MK504256	<i>Bacillus aurantiacus</i>	97,99	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
R10	Ruszanda	927	MK504257	<i>Bacillus daqingensis/luteus</i>	99,68	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
R5	Ruszanda	957	MK504258	<i>Nesterenkonia sandarakina</i>	99,90	Actinobacteria; Actinobacteria_c; Micrococcales; Micrococcaceae
R1	Ruszanda	1072	MK504259	<i>Nesterenkonia aurantiaca</i>	99,63	Actinobacteria; Actinobacteria_c; Micrococcales; Micrococcaceae
ZRG14	Zab-szék	852	MK504260	<i>Bacillus alkalisediminis</i>	99,58	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZRG10	Zab-szék	871	MK504261	<i>Salipaludibacillus halalkaliphilus</i>	98,70	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZRG1	Zab-szék	845	MK504262	<i>Bacillus aurantiacus</i>	98,58	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZRA19	Zab-szék	792	MK504263	<i>Brevundimonas bullata</i>	99,75	Proteobacteria; Alphaproteobacteria; Caulobacterales; Caulobacteraceae
ZRA18	Zab-szék	791	MK504264	<i>Porphyrobacter neustonensis</i>	99,24	Proteobacteria; Alphaproteobacteria; Sphingomonadales; Erythrobacteraceae

Törzs-kód	Izolálás helye	Szekvencia hossza (nt)	GenBank Acc. No.	Legközelebbi rokonfaj	Hasonlóság (%)	Taxonómia
ZRA14	Zab-szék	824	MK504265	<i>Micrococcus luteus/ aloeverae/yunn anensis</i>	100	Actinobacteria; Actinobacteria_c; Micrococcales; Micrococcaceae
ZRA4	Zab-szék	852	MK504266	<i>Bacillus alkalisediminis</i>	99,88	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZPG13	Zab-szék	730	MK504267	<i>Salipaludibacillus agaradhaerens</i>	100	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZPG11	Zab-szék	1074	MK504268	<i>Salipaludibacillus halalkaliphilus</i>	99,16	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZPG9	Zab-szék	746	MK504269	<i>Salipaludibacillus halalkaliphilus</i>	99,72	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZPG8	Zab-szék	797	MK504270	<i>Bacillus alkalisediminis</i>	100	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZPG7	Zab-szék	770	MK504271	<i>Bacillus alkalisediminis</i>	98,70	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZPG4	Zab-szék	996	MK504272	<i>Salipaludibacillus agaradhaerens</i>	99,90	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZPG1	Zab-szék	846	MK504273	<i>Salipaludibacillus agaradhaerens</i>	99,29	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZPA11	Zab-szék	733	MK504274	<i>Salipaludibacillus aurantiacus</i>	97,95	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZPA9	Zab-szék	718	MK504275	<i>Bacillus aurantiacus</i>	97,63	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZPA7	Zab-szék	942	MK504276	<i>Anaerobacillus isosaccharinicus</i>	99,79	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZPA5	Zab-szék	844	MK504277	<i>Bacillus kiskunsagensis</i>	100	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZPA4	Zab-szék	842	MK504278	<i>Bacillus aurantiacus</i>	98,57	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZPA3	Zab-szék	844	MK504279	<i>Bacillus lindianensis</i>	99,64	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZHG2	Zab-szék	913	MK504280	<i>Salipaludibacillus agaradhaerens</i>	100	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZHA4	Zab-szék	1125	MK504281	<i>Bacillus lindianensis</i>	99,64	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZEG14	Zab-szék	966	MK504282	<i>Bacillus horikoshii</i>	99,17	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZEG12	Zab-szék	747	MK504283	<i>Salipaludibacillus aurantiacus</i>	97,99	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZEG10	Zab-szék	691	MK504284	<i>Salipaludibacillus aurantiacus</i>	97,82	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZEG7	Zab-szék	880	MK504285	<i>Bacillus populi</i>	97,48	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZEG5	Zab-szék	724	MK504286	<i>Anaerobacillus isosaccharinicus</i>	98,61	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZEG4	Zab-szék	852	MK504287	<i>Bacillus halmapalus</i>	97,17	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZEG3	Zab-szék	1052	MK504288	<i>Bacillus aurantiacus</i>	98,57	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZEA13	Zab-szék	854	MK504289	<i>Bacillus alkalisediminis</i>	99,88	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZEA10	Zab-szék	718	MK504290	<i>Bacillus aurantiacus</i>	99,16	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZEA7	Zab-szék	718	MK504291	<i>Bacillus aurantiacus</i>	97,91	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZAG7	Zab-szék	675	MK504292	<i>Bacillus alkalisediminis</i>	100	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZAG5	Zab-szék	857	MK504293	<i>Bacillus alkalisediminis</i>	99,88	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZAG2	Zab-szék	916	MK504294	<i>Bacillus alkalisediminis</i>	99,89	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
ZAA3	Zab-szék	849	MK504295	<i>Bacillus lindianensis</i>	99,53	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae

Törzs-kód	Izolálás helye	Szekvencia hossza (nt)	GenBank Acc. No.	Legközelebbi rokonfaj	Hasonlóság (%)	Taxonómia
ZAA2	Zab-szék	653	MK504296	<i>Bacillus alkalisediminis</i>	100	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SRG15	Sós-ér	1009	MK504297	<i>Polygonibacillus indicireducens</i>	99,40	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SRG12	Sós-ér	845	MK504298	<i>Bacillus aurantiacus</i>	98,58	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SRG6	Sós-ér	1005	MK504299	<i>Bacillus horikoshii</i>	98,50	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SRG4	Sós-ér	1008	MK504300	<i>Bacillus horikoshii</i>	98,61	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SRA14	Sós-ér	526	MK504301	<i>Bacillus aurantiacus</i>	98,85	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SRA13	Sós-ér	839	MK504302	<i>Bacillus horikoshii</i>	99,64	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SRA11	Sós-ér	852	MK504303	<i>Bacillus aurantiacus</i>	97,40	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SRA9	Sós-ér	845	MK504304	<i>Bacillus aurantiacus</i>	97,98	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SRA8	Sós-ér	825	MK504305	<i>Salipaludibacillus halalkaliphilus</i>	99,62	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SRA3	Sós-ér	801	MK504306	<i>Bacillus horikoshii</i>	99,25	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SPG13	Sós-ér	718	MK504307	<i>Bacillus aurantiacus</i>	99,16	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SPG11	Sós-ér	879	MK504308	<i>Bacillus populi</i>	97,36	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SPG10	Sós-ér	726	MK504309	<i>Bacillus cohnii</i>	96,69	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SPG9	Sós-ér	828	MK504310	<i>Dietzia maris</i>	100	Actinobacteria; Actinobacteria_c; Corynebacteriales; Dietziaceae
SPG4	Sós-ér	869	MK504311	<i>Salipaludibacillus agaradhaerens</i>	100	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SPG3	Sós-ér	822	MK504312	<i>Mongoliitalea lutea</i>	97,48	Bacteroidetes; Cytophagia; Cytophagales; Cyclobacteriaceae
SPA7	Sós-ér	848	MK504313	<i>Bacillus aurantiacus</i>	98,57	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SPA6	Sós-ér	962	MK504314	<i>Salipaludibacillus halalkaliphilus</i>	99,90	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SPA3	Sós-ér	741	MK504315	<i>Bacillus lindianensis</i>	99,33	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SHG1	Sós-ér	854	MK504316	<i>Bacillus horikoshii</i>	99,41	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SHA7	Sós-ér	668	MK504317	<i>Bacillus lindianensis</i>	99,55	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SHA6	Sós-ér	859	MK504318	<i>Jeotgalibacillus campisalis</i>	99,65	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SHA1	Sós-ér	1001	MK504319	<i>Bacillus horikoshii</i>	98,60	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SEG10	Sós-ér	718	MK504320	<i>Bacillus aurantiacus</i>	97,63	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SEG9	Sós-ér	747	MK504321	<i>Salipaludibacillus halalkaliphilus</i>	98,48	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SEG8	Sós-ér	852	MK504322	<i>Bacillus aurantiacus</i>	98,70	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SEG7	Sós-ér	900	MK504323	<i>Micrococcus aloeverae</i>	100	Actinobacteria; Actinobacteria_c; Micrococcales; Micrococcaceae
SEA12	Sós-ér	898	MK504324	<i>Micrococcus luteus</i>	100	Actinobacteria; Actinobacteria_c; Micrococcales; Micrococcaceae
SEA10	Sós-ér	733	MK504325	<i>Bacillus aurantiacus</i>	97,67	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae

Törzs-kód	Izolálás helye	Szekvencia hossza (nt)	GenBank Acc. No.	Legközelebbi rokonfaj	Hasonlóság (%)	Taxonómia
SEA9	Sós-ér	726	MK504326	<i>Bacillus lindianensis</i>	99,59	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SEA4	Sós-ér	845	MK504327	<i>Bacillus aurantiacus</i>	98,58	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SEA3	Sós-ér	851	MK504328	<i>Jeotgalibacillus campisalis</i>	99,65	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SEA1	Sós-ér	868	MK504329	<i>Bacillus halmapalus</i>	98,04	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SAA9	Sós-ér	674	MK504330	<i>Bacillus lindianensis</i>	99,41	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SAA7	Sós-ér	852	MK504331	<i>Bacillus lindianensis</i>	99,41	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SAA6	Sós-ér	829	MK504332	<i>Bacillus horikoshii</i>	100	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae
SAA5	Sós-ér	731	MK504333	<i>Salipaludibacillus agaradhaerens</i>	100	Firmicutes; Bacilli; Bacillales; Bacillaceae

12.2. táblázat: A Zab-szék és Sós-ér mért paramétereinek átlaga és szórása

Paraméter	Sós-ér				Zab-szék			
	2014		2017		2014		2017	
	Átlag	Szórás	Átlag	Szórás	Átlag	Szórás	Átlag	Szórás
TSS (mg/L)	180,8	293	68,7	71,1	2325,9	2201,9	2100,9	1618,3
Vízmélység (cm)	18,6	15,3	26,8	14,3	13,1	12,1	11,3	9,6
pH	9,26	0,54	9,23	0,40	9,60	0,28	9,61	0,21
Fajlagos elektromos vezetőképesség (mS/cm)	5,72	3,45	6,49	3,79	5,64	3,66	7,05	6,68
CDOM (mg Pt/L)	5888,7	2908,6	1628,2	508,7	470,4	200,8	279,1	127,3
DOC (mg/L)	437,3	268,5	214,6	108,4	69,1	48,0	49,4	10,8
FI	-	-	1,228	0,028	-	-	1,234	0,049
FRESH	-	-	0,608	0,030	-	-	0,736	0,091
HIX	-	-	17,47	1,689	-	-	7,143	1,436

12.3. táblázat: A két szikes tó CDOM koncentrációja, DOC koncentrációja és a környezeti paraméterek közötti keresztkorreláció eredményei. A szignifikáns összefüggések ($p < 0,05$) félkövér betűtípussal vannak kiemelve.

Paraméterek	CDOM			DOC		
	Sós-ér		Zab-szék	Sós-ér		Zab-szék
	2014	2017	2014	2014	2017	2014
TSS (mg/L)	0,316	0,598	0,355	0,737	0,745	0,122
Vízmélység (cm)	-0,750	-0,829	0,809	-0,758	-0,778	0,622
pH	0,778	0,563	-0,792	0,930	0,839	0,414
Fajlagos elektromos vezetőképesség (mS/cm)	0,802	0,660	-0,447	0,994	0,870	0,951
FI		-0,297			-0,568	
FRESH		0,181			0,809	
HIX		-0,225			-0,125	

12.4. táblázat: A nitrogénformák mennyiségének változása és a meghatározó tényezőinek tanulmányozására irányuló 2017-es szezonális mintavétel fizikokémiai paraméterei

Tó	Mintavétel időpontja (hónap.nap)	Viz-mélység (cm)	Secchi-mélység (cm)	pH	Hőmérséklet (°C)	Fajlagos elektromos vezetőképesség (mS/cm)	NH ₄ ⁺ (µg/L)	NH ₃ (µg/L)	TN (mg/L)	nifH (relatív kópiaszám)	amoA (relatív kópiaszám)
Böddi	4.12	9,3	2,8	9,08	17,9	6,42	56,6	16,43	4,17	6,55E-05	2,62E-08
Kelemen	4.12	14,5	2	8,9	14,1	3,2	253	42,7	3,03	1,77E-05	4,62E-09
Zab	4.12	9,8	1,5	9,24	15,4	4,26	76,6	25,2	3,61	2,44E-05	2,11E-08
Böddi	4.26	14	3	9,43	15,7	6,3	66,6	29,11	4,17	1,89E-05	4,48E-09
Kelemen	4.26	13,5	1	9,16	16,6	3,05	340	104,9	3,28	4,15E-05	1,25E-08
Zab	4.26	26	2	9,56	15,3	4,3	140	70,57	3,53	2,23E-05	1,98E-08
Böddi	5.17	9	4	9,23	26,3	6,59	123,3	63,4	3,66	2,94E-05	8,83E-09
Kelemen	5.17	17	1	9,2	22,5	3,06	440	189,17	3,49	3,51E-05	1,48E-07
Zab	5.17	15	1	9,35	23,7	4,22	273	146,66	3,34	1,05E-05	6,16E-09
Böddi	5.29	4,5	4,5	9,45	25,2	8,11	116,6	72,19	4,43	4,73E-05	1,71E-08
Kelemen	5.29	13	2	9,05	27,8	4,01	356,6	155,85	4,67	1,64E-05	2,03E-07
Zab	5.29	20	4	9,52	24,2	5,14	226,6	145,07	3,52	5,47E-05	2,82E-08
Böddi	6.15	10	6	9,49	26,1	12,7	93,3	61,12	6,17	6,76E-05	4,26E-08
Kelemen	6.15	4	4	9,42	30,3	7	245,6	167,91	5,02	5,50E-05	3,84E-08
Zab	6.15	15	4,5	9,49	30,9	7,3	170	123,37	4,63	7,64E-05	1,17E-07
Böddi	6.29	12	3	9,78	21,4	11,56	90	65,33	5,51	8,60E-05	4,12E-08
Kelemen	6.29	2	1	9,81	24,8	2,55	246,6	193,23	2,77	2,91E-05	7,94E-09
Zab	6.29	7	2,5	9,74	24	7,6	190	141,42	4,84	6,31E-05	3,45E-08
Böddi	7.13	7	0,5	9,58	24,1	19,1	113,3	75,89	7,01	0,000173	5,27E-08
Kelemen	7.13	Kiszáradt									
Zab	7.13	22	0,5	9,65	23,6	11,6	193,3	134,72	6,61	5,97E-05	1,09E-07
Böddi	7.27	10	1	9,42	22,3	11,2			5,76	0,0001554	4,61E-08
Kelemen	7.27	Kiszáradt									
Zab	7.27	5	5	9,84	19,6	9,3	190	138,19	5,27	5,54E-05	6,73E-08
Böddi	8.14	5	2,5	9,77	24,4	15,53	113	86,15	6,89	7,85E-05	4,50E-08
Kelemen	8.14	5	4,5	9,83	27,8	8,77	296	243,86	6,80	6,05E-05	3,12E-08
Zab	8.14	8	2,5	9,78	27,2	12,88	350	279,98	7,10	0,0001022	6,75E-08
Böddi	8.29	5	4	9,69	25,7	29,1	186,6	139,07	13,55	7,22E-05	3,02E-08
Kelemen	8.29	Kiszáradt									
Zab	8.29	1,5	1,5	10,01	24,9	34,7	436,6	372,19	25,69	1,96E-06	2,43E-09
Böddi	9.11	3,5	3,5	9,73	24,8	23,5	83,3333 33	62,56	9,94	8,15E-05	3,06E-08
Kelemen	9.11	Kiszáradt									
Zab	9.11	Kiszáradt									
Böddi	9.27	11,5	3,5	9,76	18,2	7,27	60	40	4,10	5,81E-05	2,28E-08
Kelemen	9.27	2	2	9,37	19,4	5,12	200	94,21	5,21	5,57E-05	1,06E-07
Zab	9.27	4	3	9,65	21,1	6,37	150	98,65	4,55	2,85E-05	3,62E-08
Böddi	10.16	8,5	3	9,6	17,4	10,78	125	70,76	3,2	4,33E-05	2,23E-08
Kelemen	10.16	Kiszáradt									
Zab	10.16	Kiszáradt									
Böddi	11.14	9	2	9,55	6	5,98	99	32,14	2,42	4,25E-05	4,36E-08
Kelemen	11.14	11	1	9,39	7,1	3,3	320	85,27	1,52	7,21E-05	8,42E-07
Zab	11.14	6	1	9,61	5,9	3,56	420	148,59	2,19	0,0001409	9,37E-08

ADATLAP

a doktori értekezés nyilvánosságra hozatalához

I. A doktori értekezés adatai

A szerző neve: Csitári Bianka

A doktori értekezés címe és alcíme: Az oldott anyagok eredete és hatása szikes tavainkban

A doktori iskola neve: Környezettudományi Doktori Iskola

A doktori iskolán belüli doktori program neve: Környezetbiológia

A témavezető neve és tudományos fokozata: Dr. Felföldi Tamás, egyetemi docens

A témavezető munkahelye: ELTE Mikrobiológiai Tanszék

A külső konzulens neve és tudományos fokozata: Dr. Székely Anna Júlia, egyetemi docens

A külső konzulens munkahelye: Department of Aquatic Sciences and Assessment, Swedish University of Agricultural Sciences

MTMT-azonosító: 10060287

DOI-azonosító: 10.15476/ELTE.2022.156

II. Nyilatkozatok

1. A doktori értekezés szerzőjeként

a) hozzájárulok, hogy a doktori fokozat megszerzését követően a doktori értekezésem és a tézisek nyilvánosságra kerüljenek az ELTE Digitális Intézményi Tudástárban. Felhatalmazom a Környezettudományi Doktori Iskola hivatalának ügyintézőjét Főrhéczné M. Andreát, hogy az értekezést és a téziseket feltöltse az ELTE Digitális Intézményi Tudástárba, és ennek során kitöltse a feltöltéshez szükséges nyilatkozatokat.

b) kérem, hogy a mellékelt kérelemben részletezett szabadalmi, illetőleg oltalmi bejelentés közzétételéig a doktori értekezést ne bocsássák nyilvánosságra az Egyetemi Könyvtárban és az ELTE Digitális Intézményi Tudástárban;

c) kérem, hogy a nemzetbiztonsági okból minősített adatot tartalmazó doktori értekezést a minősítés (dátum)-ig tartó időtartama alatt ne bocsássák nyilvánosságra az Egyetemi Könyvtárban és az ELTE Digitális Intézményi Tudástárban;

d) kérem, hogy a mű kiadására vonatkozó mellékelt kiadó szerződésre tekintettel a doktori értekezést a könyv megjelenéséig ne bocsássák nyilvánosságra az Egyetemi Könyvtárban, és az ELTE Digitális Intézményi Tudástárban csak a könyv bibliográfiai adatait tegyék közzé. Ha a könyv a fokozatszerzést követően egy évig nem jelenik meg, hozzájárulok, hogy a doktori értekezésem és a tézisek nyilvánosságra kerüljenek az Egyetemi Könyvtárban és az ELTE Digitális Intézményi Tudástárban.

2. A doktori értekezés szerzőjeként kijelentem, hogy

a) a ELTE Digitális Intézményi Tudástárba feltöltendő doktori értekezés és a tézisek saját eredeti, önálló szellemi munkám és legjobb tudomásom szerint nem sértem vele senki szerzői jogait;

b) a doktori értekezés és a tézisek nyomtatott változatai és az elektronikus adathordozón benyújtott tartalmak (szöveg és ábrák) mindenben megegyeznek.

3. A doktori értekezés szerzőjeként hozzájárulok a doktori értekezés és a tézisek szövegének plágiumkereső adatbázisba helyezéséhez és plágiumellenőrző vizsgálatok lefuttatásához.

Kelt: Stockholm, 2022.06.28.



a doktori értekezés szerzőjének aláírása