

**Eötvös Loránd Tudományegyetem**  
**Biológia Doktori Iskola (Dr. Erdei Anna)**  
**Kísérletes Növénybiológia Doktori Program (Dr. Szigeti Zoltán)**

**Doktori (PhD) értekezés**

**Pikoeukarióta algák jelentősége sekély tavakban: téli dominancia és  
taxonómiai unikalitás**

**Somogyi Boglárka**

**Témavezető: Dr. Vörös Lajos**  
az MTA doktora, tudományos tanácsadó



**MTA Balatoni Limnológiai Kutatóintézet, Tihany**

**2010**

**A dolgozatban alkalmazott rövidítések és jelölések:**

PAR (photosynthetically active radiation) - fotoszintetikusán aktív sugárzás

LM (light microscope) - fénymikroszkóp

SEM (scanning electron microscope) - pásztázó elektronmikroszkóp

TEM (transmission electron microscope) - transzmissziós elektronmikroszkóp

FISH (fluorescent in situ hybridization) - fluoreszcens „in situ” hibridizáció

PCR (polymerase chain reaction) - polimeráz láncreakció

DGGE (denaturing gradient gel electrophoresis) - denaturáló grádiens gélelektroforézis

$K_d$  (vertical attenuation coefficient) - vertikális extinkciós koefficiens

$P_{max}$  (maximum photosynthetic rate) - maximális fotoszintetikus ráta

$I_k$  (light saturation parameter) - fényteltési paraméter

$I_{opt}$  (optimal light intensity) - optimális fényintenzitás

$\alpha$  (light utilization parameter) - fényhasznosítási koefficiens

OMSZ - Országos Meteorológiai Szolgálat

**Nemzetségnév rövidítések:**

*C.* - *Cylindrospermopsis*

*Ca.* - *Campylodiscus*

*Chl.* - *Chlorella*

*Cho.* - *Choricystis*

*Chp.* - *Chloroparva*

*M.* - *Mychonastes*

*Me.* - *Meyerella*

*N.* - *Nannochloris*

*Nps.* - *Nannochloropsis*

*P.* - *Picochlorum*

*Ps.* - *Pseudodyctiosphaerium*

*R.* - *Rhodomonas*

**Alga törzsgyűjtemények kódjai:**

ACT - Algal Culture Tihany (MTA, Balatoni Limnológiai Kutatóintézet)

SAG - Sammlung von Algenkulturen Göttingen (Németország)

UTEX - Culture Collection of Algae at the University of Texas at Austin (USA)

# Tartalomjegyzék

<b>Bevezetés</b> .....	<b>4</b>
<b>Irodalmi áttekintés</b> .....	<b>6</b>
Az autotróf pikoplankton felfedezése és jelentősége .....	6
<i>Az autotróf pikoplankton felfedezése</i> .....	6
<i>Az autotróf pikoplankton tengerekben és tavakban</i> .....	7
<i>A pikoalgák azonosítása molekuláris biológiai módszerekkel</i> .....	9
<i>Az autotróf pikoplankton hozzájárulása a planktonikus elsődleges termeléshez</i> .....	11
<i>Az autotróf pikoplankton égvöi megosztottsága tengerekben és óceánokban</i> .....	13
<i>Az autotróf pikoplankton szezonális dinamikája mérsékelt égvöi tavakban</i> .....	14
A pikoekarióta algák előfordulása és taxonómiája.....	15
<i>Tengerek és tavak pikoekarióta algái</i> .....	15
<i>A pikoekarióta algák taxonómiája tengerekben</i> .....	17
<i>A pikoekarióta algák taxonómiája tavakban (morfológia vs. filogenetika)</i> .....	19
Az autotróf pikoplankton hazai vizekben.....	25
<i>Az autotróf pikoplankton a Balatonban</i> .....	25
<i>Az autotróf pikoplankton Duna-Tisza közti szikes tavakban</i> .....	26
<i>Az autotróf pikoplankton más tavakban</i> .....	27
<i>Az autotróf pikoplankton folyóvizekben</i> .....	28
<i>A pikocianobaktérium közösség diverzitása sekély tavakban</i> .....	28
<b>Célkitűzés</b> .....	<b>30</b>
<b>Anyag és Módszer</b> .....	<b>31</b>
Mintavételi helyek és időpontok.....	31
Terepi mérések .....	32
Az a-klorofill koncentráció meghatározása .....	34
<i>Spektrofotometria</i> .....	34
<i>Spektrofluorimetria</i> .....	34
Az autotróf pikoplankton mennyiségi és minőségi vizsgálata .....	35
A fitoplankton biomassa meghatározása .....	36
A piko- és nanoplankton elsődleges termelésének meghatározása .....	37
<i>A fotoszintézis mérése <sup>14</sup>C módszerrel</i> .....	37
<i>A pikoplankton és a nanoplankton részesezésének meghatározása</i> .....	38
<i>A fotoszintézis-fényintenzitás görbék illesztése</i> .....	39
<i>A fitoplankton elsődleges termelésének becslése</i> .....	40
Algatörzsek izolálása, fenntartása és szaporítása .....	41
A pikoekarióta algatörzsek azonosítása.....	42
A pikoekarióta algatörzsek morfológiai jellemzése .....	45
Az izolált algatörzsek fotoszintézisének mérése .....	45

Statisztikai eljárások .....	47
<b>Eredmények .....</b>	<b>48</b>
A vizsgált tavak fizikai és kémiai környezete .....	48
A fitoplankton mennyiségi és minőségi viszonyai a vizsgált tavakban .....	49
<i>A fitoplankton biomassza (a-klorofil) a Balatonban .....</i>	<i>49</i>
<i>A pikofitoplankton szezonális dinamikája a Balatonban.....</i>	<i>51</i>
<i>A fitoplankton biomassza (a-klorofil) a Duna-Tisza közti szikes tavakban.....</i>	<i>54</i>
<i>A pikofitoplankton szezonális dinamikája a Duna-Tisza közti szikes tavakban .....</i>	<i>55</i>
<i>A fitoplankton biomassza (a-klorofil) a Fertő különböző területein (2004) .....</i>	<i>57</i>
<i>A pikofitoplankton szervezetek mennyisége a Fertő különböző területein (2004) .....</i>	<i>58</i>
<i>A fitoplankton biomassza (a-klorofil) a Fertőben (2008-2009) .....</i>	<i>61</i>
<i>A pikofitoplankton szezonális dinamikája a Fertőben (2008-2009).....</i>	<i>62</i>
Az izolált pikoalga törzsek fotoszintézisének fény- és hőmérséklet függése.....	65
Az autotróf pikoplankton részesevé a planktonikus elsődleges termelésből .....	68
<i>A fotoszintézis fényintenzitás függése.....</i>	<i>68</i>
<i>A pikoplankton részesevé a fitoplankton elsődleges termeléséből.....</i>	<i>76</i>
A pikoekarióta algaközösség diverzitása Duna-Tisza közti szikes tavakban .....	80
<i>Az izolált pikoekarióta törzsek morfológiai és filogenetikai jellemzése .....</i>	<i>80</i>
<i>A Chloroparva pannonica részletes morfológiai és filogenetikai leírása .....</i>	<i>85</i>
<b>Az eredmények megvitatása .....</b>	<b>89</b>
Az autotróf pikoplankton mennyiségi viszonyai és szezonális dinamikája .....	89
A mennyiséget és a szezonális dinamikáját befolyásoló tényezők.....	93
Az autotróf pikoplankton részesevé az elsődleges termelésből télen .....	101
A Duna-Tisza közti szikes tavak pikoekarióta algatörzsei .....	105
<i>A Choricystis törzsek .....</i>	<i>105</i>
<i>A Mychonastes/ Korschpalmella/ Pseudodictyosphaerium törzsek .....</i>	<i>109</i>
<i>Az új alganemzetség (Chloroparva pannonica) .....</i>	<i>111</i>
<i>A pikoekarióta algaközösség diverzitása.....</i>	<i>115</i>
<b>Összefoglalás .....</b>	<b>118</b>
<b>Summary .....</b>	<b>119</b>
<b>Irodalom .....</b>	<b>120</b>
<b>Az értekezés alapjául szolgáló közlemények .....</b>	<b>136</b>
<b>Az értekezés témájában megjelent további közlemények.....</b>	<b>137</b>
<b>Köszönetnyilvánítás.....</b>	<b>138</b>
<b>Függelék.....</b>	<b>139</b>

## Bevezetés

Amikor az emberek többsége a tavi életre gondol, elsősorban nagyobb méretű állatok (halak, kagylók, esetleg kétéltűek) és vízinövények jelennek meg lelki szemei előtt. A kutatók azonban a méretspektrum ellenkező végébe tartozó élőlényeket is tanulmányozzák, a vizek legparányibb képviselőit. A fitoplankton a vízben lebegő apró algák összességét jelenti, és ezen algák közül a legkisebbek, amelyek a pikofitoplankton kategóriába tartoznak, alig 1-2  $\mu\text{m}$  nagyságúak (Callieri, 2008). A kicsinységnek megvannak a maga előnyei, ugyanakkor hátrányai is. Előnyként említhetjük például a sejtek relatíve nagy felszín-térfogat arányát, mely segítségével hatékonyabban képesek a tápanyagok felvételére, vagy méretükből adódó kisebb süllyedési sebességüket, amely igen fontos szempont a vízi környezetben, ahol a fény mennyisége a mélyebb vízrétegekben limitált. Méretük hátránya lehet viszont, hogy hely hiányában csak korlátozott mennyiségű tápanyagot képesek raktározni (Weisse, 1993). Ezen kis szervezetek felfedezése csak a múlt század végén (az 1980-as évek) történt meg, elsőként a tengerekben és óceánokban, majd alig pár évvel később édesvizekben is (Johnson & Sieburth, 1979; Waterbury *et al.*, 1979; Vörös, 1987-88). Azóta számos kutatás irányult a pikoalgák taxonómiájának, ökológiájának és jelentőségének tisztázására. Például napjainkra már nyilvánvalóvá vált, hogy számottevő szerepet töltenek be a planktonikus fotoszintézisben és oxigéntermelésben nemcsak az óceánokban, de az édesvizekben is (Platt *et al.*, 1983; Vörös *et al.*, 1991; Agawin *et al.*, 2000). Annak ellenére, hogy a kutatások a pikoalgák meglepően nagy diverzitását tárták fel, tudásunk még napjainkban is igen korlátozott. Különösen igaz ez az édesvizekre, amelyekkel jelentősen kevesebb tanulmány foglalkozik. Nem tudjuk, hogy pontosan milyen taxonok fordulnak elő, ezek milyen szerepet játszanak tavainkban, és melyek azok a faktorok, amelyek meghatározzák elterjedésüket. A technika – elsősorban a DNS alapú molekuláris technikák – fejlődésével egyre újabb kérdések vetődnek fel, tengerekben és óceánokban olyan algcsoportok létezését mutatta meg, melyek az idáig ismeretlenek voltak (Vaulot *et al.*, 2008).

Hazánkban – az MTA Balatoni Limnológiai Kutatóintézetben – már a tengeri pikoalgák felfedezését követően (Európában elsőként) megindult édesvizekben, elsősorban a Balatonban történő vizsgálatok (Vörös, 1987-88). Hamarosan kiderült, hogy a pikoalgák a Balatonban is nagy számban vannak jelen és a planktonikus elsődleges termelés igen jelentős részét adják (Vörös *et al.*, 1991). Az elmúlt időszakban más hazai tavakban, köztük az európai mértékkel mérve is egyedülálló és különleges szikes tavainkban is

bebizonyosodott jelentőségük (Vörös *et al.*, 2005). Ugyanakkor a limnológiai kutatások (és nem csak a pikoalgák kutatása) ez idáig világszerte a tavak produktívabb, nyári időszakára korlátozódtak, a téli víz alatti világ tanulmányozása csak az elmúlt években került a tudomány látóterébe. E terület jelentőségét jelzi az is, hogy 2008-ban rendezték meg Finnországban az első konferenciát, amely a tavak téli kutatásával foglalkozik (First International Winter Limnology Symposium). A pikoeukarióta algák téli megjelenését a Balatonban 2003-ban fedezték fel (Mózes & Vörös, 2004). Az alacsony hőmérséklet és a fényszegény környezet ellenére egy gazdag pikoalga népesség alakult ki a tóban, amelynek tagjai különböztek a nyári időszakra jellemző pikoalgáktól. Felfedezésüket követően a Balatoni Limnológiai Kutatóintézetben a téli pikoalga közösség tagjainak, a pikoplankton szezonális dinamikájának, valamint a szezonalitást meghatározó tényezőknek a megismerésére kutatássorozat kezdődött, amelybe kapcsolódva 2004 szeptemberében e témával kezdtem foglalkozni és ezen kutatások eredményei képezik dolgozatom anyagát.

## Irodalmi áttekintés

### Az autotróf pikoplankton felfedezése és jelentősége

#### *Az autotróf pikoplankton felfedezése*

A piko méretű algák jelenlétét természetes vizeinkben már az autotróf pikoplankton kifejezés megalkotása előtt megfigyelték. Több mint 160 évvel ezelőtt, Nägeli leírta az első pikoekarióta zöldalgát [*Stichococcus bacillaris* (Nägeli) Nägeli], majd mintegy 75 évvel később az első pikocianobaktérium (*Synechocystis salina* Wislouch) leírása is megtörtént (Nägeli, 1849; Wislouch, 1924). Az édesvizek közül elsőként 1955-ben, svéd szubarktikus tavakban jelezték 1-2 mikrométeres algák („mikroalgák”) előfordulását (Rodhe, 1955).

Csak jóval később, a kvantitatív vizsgálatokat lehetővé tévő epifluoreszcens mikroszkópi technikák alkalmazása révén vált ismertté a pikoalgák általános elterjedtsége, amely az autotróf pikoplankton fogalmának megalkotásához vezetett. Az 1970-es évek végén két amerikai laboratórium közel egy időben jelezte apró, 1-2  $\mu\text{m}$  átmérőjű pikocianobaktériumok széleskörű előfordulását a különböző tengerekben és óceánokban (Johnson & Sieburth, 1979; Waterbury *et al.*, 1979). Tengeri felfedezésüket követően hamarosan az is nyilvánvalóvá vált, hogy az autotróf pikoplankton nemcsak a sós, hanem az édesvizekben is igen jelentős szerepet tölt be (Craig, 1984; Vörös, 1987-88).

A pikoalgák elterjedtségének felfedezése teljesen átalakította a vízi táplálékhálózatokról és anyagforgalomról alkotott képet, amely a mikrobiális hurok („microbial loop”) koncepciójának megalkotásához vezetett (Azam *et al.*, 1983). Ettől az időtől kezdve az autotróf pikoplankton megnevezést olyan planktonikus fotoautotróf mikroorganizmusok megjelölésére használják, melyek átmérője nem haladja meg a két mikrométert (Sieburth *et al.*, 1978). Napjainkban ugyanakkor számos szerző a három mikrométert tartja a pikoplankton kategória felső mérethatárának, amely valószínűleg az eukarióta pikoalgák nagyobb méretével áll összefüggésben (Vaulot *et al.*, 2008). A tanulmányok az 1980-as, 1990-es években elsősorban a pikoplankton mennyiségi és minőségi viszonyaira, szerepére (a fitoplankton biomasszájából és az elsődleges termelésből való részesedésükre), valamint szezonális dinamikájára koncentráltak, a századfordulótól azonban a pikoalgák taxonómiai és filogenetikai vizsgálata került előtérbe (Callieri, 2008; Vaulot *et al.*, 2008).

### *Az autotróf pikoplankton tengerekben és tavakban*

A pikoplankton méretkategóriába tartozó autotróf mikroorganizmusok egyaránt lehetnek prokarióták (pikocianobaktériumok) és eukarióták. Az eukarióta pikoalgák mérete általában meghaladja a pikocianobaktériumokét, mennyiségük azonban rendszerint egy nagyságrenddel kisebb (Callieri, 2008). A pikocianobaktériumokat pigment-összetételük alapján három további nagy csoportra különítik el (MacIsaac & Stockner, 1993). A fikoeitrin pigment dominanciájú pikocianobaktériumok kékesibolya gerjesztőfény hatására sárgán fluoreszkálnak, a fikocianin pigment dominanciájú pikocianobaktériumok ezzel szemben vörös autofluoreszcenciát mutatnak. A pigment dominancia viszonyok nem teszik lehetővé az egyes pikocianobaktérium nemzetségek (pl. *Synechococcus*, *Synechocystis* és *Cyanobium* nemzetség) megkülönböztetését, ugyanakkor nagyon jól indikálják a vizalatti fényviszonyokat. A harmadik csoport tagjai a fikobiliprotein hiányos pikocianobaktériumok - más néven proklorofiták - (*Prochlorococcus* nemzetség), melyek fikoeitrin vagy fikocianin helyett (divinil) b-klorofill járulékos pigmentet tartalmaznak, ezért az eukarióta pikoalgákhoz hasonló mélyvörös autofluoreszcenciát mutatnak (MacIsaac & Stockner, 1993; Partensky *et al.*, 1999).

A pikoplankton kifejezés eredetileg kizárólag a magányos, piko méretű sejtekre vonatkozott, ugyanakkor édesvizekben a mikrokolóniákat – amelyek akár 50 sejtet is tartalmazhatnak, és így szükségszerűen túllépjek a piko mérettartomány határát – is a pikoplankton kategóriában tartják számon (Stockner *et al.*, 2000). A kolónia képződés pontos okait még napjainkban sem ismerik, de számos tanulmány utal arra, hogy az nem feltétlenül egy adott fajra jellemző tulajdonság, hanem a kolóniák külső tényezők (pl. kifalás) hatására alakulnak ki (Callieri, 2008).

Az autotróf pikoplankton tavakban és tengerekben a fitoplankton elsődleges termeléséhez járul hozzá különböző mértékben. Az 1970-es, 80-as években megalkotott mikrobiális hurok („microbial loop”) modell szerint az autotróf pikoplankton produkciója a zooplanktonon - első lépésként a heterotróf nanoflagellátákon illetve a csillós egysejtűeken - keresztül lép be a táplálékhálózatba, ezért a mikrobiális anyagforgalomnak igen nagy ökológiai jelentősége van (Azam *et al.*, 1983; Callieri, 2008). Már a fitoplankton méret szerinti felosztásának (kategorizálásának) alapjául is a táplálékhálózatban betöltött szerepük szolgál (Callieri, 2008). A pikoalgák különösen oligotróf tavakban járulnak hozzá jelentős mértékben a planktonikus elsődleges termeléshez, ahol az összes produkció akár



70%-át is adhatják, a zooplankton számára a fő tápanyagforrást jelentve (Craig, 1984; Chang & Peterson, 1994; Malinsky-Rushansky *et al.*, 1997).

A pikoalgák táplálékhálózatban betöltött szerepe sok esetben még az elsődleges termelésben való részesevésükénél is nagyobb lehet. A nagyobb méretű algák egy része - pl. a kocsonyát képező fajok között találunk ilyeneket, de a fonalas kékalgák is nehézséget jelenthetnek - a zooplankton számára direkt úton elérhetetlen táplálékábízist képez (Reynolds, 2006). Meg kell azonban említeni, hogy egyes becslések szerint az emészthetetlen és a felvehetetlen algák által fixált szén jelentős része (20-40%) is a mikrobiális táplálékhálózaton - pontosabban a heterotróf baktériumokon - halad át (Cole *et al.*, 1988; Le *et al.*, 1994). Az autotróf pikoplankton, a heterotróf bakterioplankton és a mikrozooplankton közötti kölcsönhatás nagyon sokrétű (Stockner, 1988; Weisse, 1993; Callieri, 2008). A mikrozooplankton tagjai kifalásuk („grazing”) révén szerepet játszanak a bakterioplankton illetve a pikofitoplankton mennyiségének szabályozásában, miközben az őket elfogyasztó mezozooplankton révén kapcsot jelentenek a magasabb trofitású szintek felé (Bird & Kalff, 1984; Weisse, 1993; Callieri 2008). A zooplankton által kibocsátott oldott szerves vegyületek (DOC) vagy tápelemek (N, P) révén ugyanakkor pozitívan is befolyásolhatják a bakterioplankton és a fitoplankton mennyiségét (Riemann & Søndergaard, 1986). Mínthogy a pikofitoplankton tagjai nagy felszín-térfogat arányuknak köszönhetően a nagyobb algáknál hatékonyabban képesek a szerves növényi tápanyagok felvételére, éppen ezért a tápanyagokért folyó versengésben a bakterioplankton jelent igazi konkurenciát a pikofitoplankton számára (Weisse, 1993; Callieri, 2008).

A pikoalgák széleskörű tengeri elterjedésének felfedezését követően megindult taxonómiai hovatartozásuk vizsgálata is. Az 1980-as évek végén – morfológiai vizsgálatok alapján – úgy gondolták, hogy a tengerekben elsősorban a *Synechococcus* és *Synechocystis* nemzetségbe tartozó, míg édesvizekben a *Synechococcus* és *Cyanodictyon* nemzetségbe tartozó cianobaktériumok fordulnak elő (Stockner, 1988). Már ekkor számos, eltérő pikoekarióta taxont [Prasinophyceae (Chlorophyta), Cryptophyceae (Cryptophyta), Eustigmatophyceae (Heterokontophyta) valamint Chlorophyta fajok] írtak le a tengeri területekről, míg édesvizekben zöldalgákat (Chlorophyta) találtak (Stockner, 1988). Nem sokkal később Chisholm és munkatársai (1988) a tengerek eufotikus zónájának alsó határán olyan, az eukarióta algákhoz hasonló vörösen fluoreszkáló sejteket fedeztek fel, amelyek mérete kisebb volt az eukarióta pikoalgák méreténél.

A transzmissziós elektron mikroszkópos (TEM) vizsgálatok alátámasztották, hogy kicsiny méretű (az addig ismert pikocianobaktériumoknál is kisebb) prokarióta sejtek

voltak jelen nagy mennyiségben, amelyeket *Prochlorococcus*-nak neveztek el, és a nagyobb méretű ismert proklorofitákkal egy törzsbe (Prochlorophyta) vagy rendbe (Prochlorales) soroltak (Chisholm *et al.*, 1988). Később (16S rDNS, *rpoC1* ill. *psbA* gének vizsgálatán alapuló) molekuláris biológiai módszerek alkalmazása révén kiderült, hogy a *Prochlorococcus*-ok legközelebbi rokonai egyes tengeri *Synechococcus*-ok, így a korábbi Prochlorales/Prochlorophyta kategória létjogosultságát veszítette (Partensky *et al.*, 1999). A *Prochlorococcus* nemzetség tagjai – amelyek kizárólag tengeri és óceáni területeken találhatóak meg – a máig ismert legkisebb fotoautotróf szervezetek (Callieri, 2008).

A pikocianobaktériumok filogenetikai rendszere ugyanakkor még napjainkban is folyamatosan változik. Úgy tűnik, hogy filogenetikailag (16S rDNS alapján) a tengeri és édesvízi *Synechococcus*, *Prochlorococcus* és *Cyanobium* nemzetségbe tartozó pikocianobaktériumok többsége a cianobaktériumokon belül egy többé-kevésbé szoros kládot alkot (pikofitoplankton klád, Urbach *et al.*, 1998). Az édesvízi *Synechococcus*-okat jelenleg 6 vagy 7 csoportba (klaszter) sorolják, és közéjük ékelődik be a tengeri *Synechococcus*-ok és *Prochlorococcus*-ok jól elkülönülő leszármazási vonala, melyet szintén számos csoport alkot (Urbach *et al.*, 1998; Robertson *et al.*, 2001; Crosbie *et al.*, 2003a).

Az elmúlt évek molekuláris biológiai kutatásai is igazolták, hogy a pikoeukarióta algák hasonló morfológiai karaktereik ellenére különböző rendszertani csoportokhoz tartoznak. Tengerekben és óceánokban ez idáig a Chlorophyta, Cryptophyta, Haptophyta és Heterokontophyta törzsből írtak le piko méretű képviselőket (Vaulot *et al.*, 2008). Az édesvizekben illetve sós tavakban a pikoeukarióta csoport tagjairól mindmáig kevesebbet tudunk. Az eddig vizsgált pikoeukarióták többsége a Chlorophyta törzsbe tartozónak bizonyult, ez idáig egyetlen Eustigmatophyceae (Heterokontophyta) fajt, a *Nannochloropsis limnetica* Krienitz, Hepperle, Stich & Weiler-t írták le (Krienitz *et al.*, 2000; Callieri, 2008). Az eukarióta pikoalgák taxonómiájáról a későbbiekben még bővebben lesz szó.

#### *A pikoalgák azonosítása molekuláris biológiai módszerekkel*

A pikoalgák pontos rendszertani meghatározása kicsiny méretük és szegényes morfológiai karaktereik miatt hagyományos mikroszkópos módszerekkel nem kivitelezhető (Callieri, 2008). Ugyanakkor az utóbbi két évtizedben rohamosan fejlődő molekuláris technikák napjainkban már nemcsak az izolált pikoalga törzsek pontos rendszertani meghatározását

teszik lehetővé, hanem a vízminták közvetlen DNS-alapú vizsgálatát is (Callieri, 2008; Le Gall *et al.*, 2008; Vaultot *et al.*, 2008).

Az autotróf pikoplankton diverzitásának feltárásához az algatörzsek izolálása, majd morfológiai és molekuláris (elsősorban DNS alapú) jellemzése az egyik leggyakrabban alkalmazott módszer, mely az algák pontos meghatározását és genetikai diverzitásuk vizsgálatát teszi lehetővé (Callieri, 2008; Le Gall *et al.*, 2008; Vaultot *et al.*, 2008). A pikocianobaktérium törzsek esetében elsősorban a riboszómális RNS kis alegységét kódoló (16S rDNS) gént, valamint a fikocianin operont (*cpcBA*-IGS régiót) használják azonosításukhoz (Robertson *et al.*, 2001; Crosbie *et al.*, 2003a, Duleba *et al.*, 2008). A pikoeukariótáknál a szintén riboszómális RNS kis alegységét kódoló (18S rDNS) gént, valamint a RuBisCO, azaz a ribulóz-1,5-biszfoszfát karboxiláz-oxigenáz nagy alegységét kódoló (*rbcl*) gént használják elsősorban, esetenként még a kloroplasztisban található 16S rDNS gént is alkalmazzák (Diez *et al.*, 2001a; 2001b; Fuller *et al.*, 2006; Vaultot *et al.*, 2008, Felföldi *et al.*, 2009a). A 16S rDNS és a 18S rDNS gént általánosan konzervatív géneknek tartják, amelyek a legtöbb esetben alkalmasak a közeli rokon taxonok elkülönítésére (Vaultot *et al.*, 2008). Ráadásul, ezek a gének elméletileg nincsenek kitéve laterális géntranszfernek, amely félrevezető következtetéseket eredményezhetne (Vaultot *et al.*, 2008). Ugyanakkor bizonyos csoportoknál ezek a gének nem bizonyultak megfelelően variábilisnak, ez az oka a fentebb említett ún. fotoszintetikus gének (*cpcBA*-IGS régió, *rbcl* gén) alkalmazásának, amelynek hátránya viszont, hogy az adatbázisokban sokkal kevesebb szekvencia áll rendelkezésünkre (Vaultot *et al.*, 2008, Felföldi *et al.*, 2009a).

Nem minden algafaj vonható azonban laboratóriumi tenyésztés alá, valamint egyáltalán nem lehetünk biztosak abban, hogy az izolált algatörzsek domináns vagy akár fontos szerepet töltenek be a természetben. Ennek kiküszöbölése végett kezdték el alkalmazni azokat a technikákat, amelyek a vízminták közvetlen DNS-alapú molekuláris vizsgálatát teszik lehetővé. Ilyen, a környezeti mintából kivont DNS polimeráz láncreakcióval (PCR) történő felszaporításán, majd az egyes DNS szakaszok elválasztásán (és később szekvenálásán) alapuló, gyakran alkalmazott technika például a denaturáló grádiens gélelektroforézis (DGGE) vagy a klónkönyvtárak létrehozása (Diez *et al.*, 2001a; 2001b; Romari & Vaultot, 2004; Not *et al.*, 2007; Not *et al.*, 2008). Ezen technikák alkalmazása során az algatörzsek azonosításához hasonlóan alkalmazhatunk univerzális (16S és 18S rDNS), vagy fototróf specifikus (*cpcBA*-IGS régió, *rbcl* gén) primereket is. A fluoreszcens „in situ” hibridizáció (FISH) rRNS-t célzó, fluoreszcensen jelölt oligonukleotid próbák felhasználásával lehetővé teszi a környezeti minták taxonómiai

vizsgálatát anélkül, hogy a sejtekből a nukleinsav kivonására lenne szükség (Simon *et al.*, 1995; Guillou *et al.*, 1999; Not *et al.*, 2002; 2004; 2005; 2008).

Ugyanakkor e technika alkalmazását (különösen édesvizekben) korlátozza az a tény, hogy a kifejlesztett próbák általában csak nagyobb taxonómiai csoportokra specifikusak. Az elmúlt években egy újabb technikát kezdtek alkalmazni, amely a fluoreszcens „in situ” hibridizációval szemben könnyebb és gyorsabb kivitelezést biztosít. Ez a kvantitatív PCR technika, amely akár a FISH-hez kifejlesztett próbák felhasználásával az algaközösség egyes csoportjai mennyiségi viszonyainak vizsgálatát teszi lehetővé (Zhu *et al.*, 2005; Marie *et al.*, 2006). Medlin és munkatársai 2006-ban a DNS microarray (DNS chip) technikát alkalmazták a pikoeukarióta algaközösség diverzitásának feltárására, amely gyors, és (taxontól függően) specifikus azonosítást tett lehetővé környezeti mintákban (Medlin *et al.*, 2006).

#### *Az autotróf pikoplankton hozzájárulása a planktonikus elsődleges termeléshez*

Az autotróf pikoplankton a vizek elsődleges szervesanyag termelésében igen jelentős szerepet játszik. Egyes oligotróf tengeri területeken az összes produkció akár 90%-át, míg oligotróf tavakban akár 70%-át is adhatja (Li *et al.*, 1983; Platt *et al.*, 1983; Stockner & Antia, 1986). Az Atlanti-óceán középő, oligotróf részén végzett mérések voltak az elsők, amelyek megerősítették, hogy a piko frakcióban aktív fotoszintézis mérhető és az a-klorofill nem a nagyobb algák sejttermelékének tulajdonítható, mint ahogy azt számos kutató korábban gondolta (Platt *et al.*, 1983). Eredményeik szerint az Atlanti-óceánban az 1 µm-nél kisebb algák a planktonikus elsődleges termelés mintegy 60%-át képezték (Platt *et al.*, 1983).

Később tengeri és édesvízi mérések alapján kimutatták, hogy a trofitás növekedésével a piko méretű algák részesedése a planktonikus algák összmelegéből, valamint az elsődleges termelésből csökken (Stockner & Antia, 1986; Hepperle & Krienitz, 2001). Li és munkatársai (1983) trópusi területeken 20-90%-os részesedést mértek, míg Glover és munkatársai (1985) az Atlanti-óceán északi részén 60-80%-os részesedést kaptak. Az Atlanti-óceán déli területein a pikoalgák részesedése a planktonikus elsődleges termelésből 12-83% között változott (Froneman *et al.*, 2001).

Agawin és munkatársai (2000) az irodalomban közölt adatsorok alapján megbecsülték a pikoplankton részesedését a planktonikus elsődleges termelésből az egész Föld óceánjaira és tengereire vonatkozóan. Az óceánok és tengerek felső 75 méterét

tekintve produktívnak részesedésük 39%-nak adódott (Agawin *et al.*, 2000). Az összegyűjtött adatsorok azt mutatták, hogy a pikoplankton dominál (> 50%) mind a biomassa, mind a produkció tekintetében az oligotróf (a-klorofill < 0,3 mg m<sup>-3</sup>) tápanyagban szegény és melegebb (> 26°C) vizekben. Ugyanakkor a biomassa és a produkció kevesebb, mint 10%-áért felelős az algában gazdagabb (a-klorofill < 5 mg m<sup>-3</sup>) és hideg vizekben (< 3 °C).

Édesvizekben a pikoalgák részesedése a planktonikus elsődleges termelésből a trofitás függvényében tág határok között változik (0-70%). Chang és Peterson (1994) az oligotróf, mély Tahoe-tóban (Kalifornia, USA) 34 és 69% közötti részesedést mértek, amely a vízmélységgel nem változott. Costella és munkatársai (1979) az oligotróf kanadai Great Central-tóban mélységintegráltan 16%-os, Munawar & Fahnenstiel (1982) a szintén észak-amerikai Superior-tó esetében a vízszlop eufotikus régiójára átlagosan mintegy 47%-os részesedést kaptak. Pick & Agbeti (1991) eredményei szerint a mezotróf Jack-tóban (Ontario, Kanada) a pikoalgák részesedése a planktonikus elsődleges termelésből 10 és 47% között változott. Schweizer & Heusel (1992) a hollandiai mezo-oligotróf mély Maarsseveen-tó esetében átlagosan mintegy 20%-os, az eutróf, sekély Loosdrecht-tó esetében kevesebb, mint 4%-os részesedést kaptak.

A rétegzettséget mutató mély tavakban és tengerekben a pikoplankton részesedése az elsődleges szervesanyag termelésből általában a növekvő mélységgel arányosan növekszik (Weisse, 1993; Callieri, 2008). A mély, oligotróf Little Round-tó (Kanada) vizsgálata során a pikoalgák részesedése az elsődleges termelésből a növekvő vízmélységgel nagymértékben változott (Craig, 1984). A vízfelszíni régiókban 26-65% között volt, öt méteres vízmélységben pedig mintegy 44-82% között. A maximális részesedést tíz méteres mélységben mérték, ahol 97% volt. A vízmélységgel a teljes planktonikus elsődleges termelés is csökkent, öt méteren már csak a fele volt a vízfelszíni régiókéénak. Ugyanakkor tíz méteres vízmélységben a vízfelszíni produkció mintegy másfélszeresét mérték, amely összhangban állt az a-klorofill koncentráció (mélységi klorofill maximum), és a pikoalgák abundanciájának növekedésével (Craig, 1984). Ugyanezt a tendenciát figyelhetjük meg 1991 júniusa és 1992 áprilisa között a mély Kinneret-tó (Izrael) esetében, ahol a pikoalgák elsődleges termelésből való részesedése tíz méteres mélységig 1-22%, tízötől húsz méteres mélységig pedig 1-100% között volt (Malinsky-Rushansky *et al.*, 1997).

Számos tanulmány született a fentiekben említetteken kívül, amely a pikoplankton elsődleges termelésből való részesedésével foglalkozik. A legtöbb frakcionált fotoszintézis

mérés ugyanakkor egy viszonylag rövid távú vizsgálat eredménye, amely általában a tavak produktívabb időszakát érinti, amikor a pikoplankton abundanciája magasabb. Az eredmények és a megfigyelhető tendenciák értelmezését sok esetben nehezíti az is, hogy csak néhány tanulmány tesz különbséget a pikocianobaktériumok és a pikoekarióták uralta pikoplankton között (Malinsky-Rushansky *et al.*, 1997).

#### *Az autotróf pikoplankton égvői megosztottsága tengerekben és óceánokban*

Az autotróf pikoplankton egyes csoportjai az óceánokban és tengerekben karakterisztikusan oszlanak el az egyenlítőtől a sarkok felé haladva. A *Prochlorococcus* nemzetség tagjai az északi és a déli 40° szélességi kör közötti részekben találhatóak meg a tengerekben és az óceánokban, általában az egész eufotikus rétegre kiterjedően (Partensky *et al.*, 1999; Veldhuis *et al.*, 2005). Ezzel ellentétben a *Synechococcus* nemzetség tagjai szélesebb elterjedtséget mutatnak: az északi arktikus vizektől (70°) egészen a déli 50. szélességi fokig, de a sarki régiókban nem találhatóak meg (Legendre *et al.*, 1999; Veldhuis *et al.*, 2005). A pikoekarióták a pikocianobaktériumokhoz képest sokkal szélesebb körben elterjedtek, az északi sarktól egészen a déli sarkig. Grandier & Lenz (1995) a Grönland-tengeren és az Atlanti-óceán északi részén tanulmányozta a pikoplankton összetételét. Eredményeik szerint arktikus tengerekben a pikocianobaktériumok még nyáron sem jelennek meg. Az Atlanti-óceán északi részén azonban már igen, sőt, nyáron a teljes pikoplankton abundanciájának akár 70-80%-át is alkotják (Grandier & Lenz, 1995). A pikocianobaktériumok jelentősége tehát az arktikus óceánokban elhanyagolható, és a pikoplanktonot kizárólag pikoekarióta algák alkotják.

Arktikus tavakban ezzel szemben a pikocianobaktériumok is jelen vannak, sőt, abundanciájuk meghaladhatja a pikoekariótákét (Vincent *et al.*, 2000; Van Hove *et al.*, 2008). Számos óceáni területen (pl. a Sargasso-tengerben és a Vörös-tengerben) a pikocianobaktériumok különböző csoportjainak abundanciája szezonális különbségeket is mutat. A *Synechococcus*-ok elsősorban télen/tavasszal fordulnak elő nagy számban, míg a *Prochlorococcus*-ok nyáron és ősszel. Ezt a szezonális dinamikát elsősorban a *Synechococcus*-ok változó fényviszonyokhoz való kiváló alkalmazkodóképességével hozták összefüggésbe, amely lehetővé teszi dominanciájukat a tavaszi keveredési időszakban (Palenik, 2001).

### *Az autotróf pikoplankton szezonális dinamikája mérsékelt égvői tavakban*

Csak az elmúlt évtizedekben vált ismertté, hogy az autotróf pikoplankton a mérsékelt éghajlati övben sajátos évszakos dinamikát mutat: nyáron pikocianobaktériumok uralkodnak, míg ősztől tavaszig pikoeukarióta algák fordulnak elő jelentős számban (Weisse, 1993; Callieri, 2008). Dán oligotróf és mezotróf tavakban nyáron a pikocianobaktériumok abundanciája elérte a  $10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  értéket, miközben pikoeukarióta algák nem fordultak elő (Søndergaard, 1990). A téli és tavaszi időszakban ezzel szemben a pikoeukarióták domináltak (Søndergaard, 1990). A Sardis-vízátározóban (Mississippi) az autotróf pikoplankton az előzőekben ismertetett szezonális dinamikát mutatta (Ochs & Rhew, 1997). Késő tavasszal, nyáron és kora ősszel a pikocianobaktériumok alkották a pikoplankton abundanciájának és biomasszájának több, mint 90%-át, majd a tél közeledtével mennyiségük csökkent. Télen a pikoeukarióták képezték a pikoplankton abundanciájának 80, biomasszájának pedig 90%-át (Ochs & Rhew, 1997).

Mind a pikocianobaktériumok, mind a pikoeukarióták mennyisége szignifikáns (de inverz) korrelációt mutatott a vízhőmérséklettel (Ochs & Rhew, 1997). Malinsky-Rushansky és munkatársai (1995) a Kinneret-tóban vizsgálták az autotróf pikoplankton összetételét és szezonális dinamikáját. Pikocianobaktériumokat egész évben detektáltak, de télen és tavasszal (14-18 °C vízhőmérséklet mellett) alacsonyabb abundancia értékekkel. Eukarióta pikoalgák elsősorban a téli és a tavaszi időszakban fordultak elő (Malinsky-Rushansky *et al.*, 1995). Németországi mezo-eutróf sós bányatavak vizsgálata során ugyanezt a tendenciát figyelték meg: a pikocianobaktériumok júniustól szeptemberig domináltak a piko frakción belül, maximális abundanciájuk  $2 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  volt. A pikoeukarióták tavasszal és ősszel voltak dominánsak, abundanciájuk  $0,4$  és  $9 \times 10^4$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  között változott (Zippel & Schimmele, 1999). Hepperle & Krienitz (2001) németországi tavakban vizsgálták az autotróf pikoplankton szezonális dinamikáját egy trofitási grádiens mentén. Eredményeik szerint az oligotróf Stechlin-tóban és az eutróf Tollense-tóban a tavaszi és őszi időszakban a pikoeukarióták, nyáron pedig a pikocianobaktériumok domináltak (Hepperle & Krienitz, 2001). Ugyanakkor a mezotróf Schmaler Luzin-tóban a pikoeukarióták a tavaszi-őszi időszakban ugyan jelen voltak, de nem jutottak dominanciához.

A Prosigk melletti hipertróf sekély tavacskában azonban a cianobaktériumok teljesen hiányoztak, az egész év során csak pikoeukarióta algákat figyeltek meg (Hepperle & Krienitz, 2001). Hasonló jelenséget írtak le északi, huminanyagokban gazdag tavak

esetében. A Gribso-tó (Dánia) és a lengyelországi Tuchola térségében található tavakban például pikocianobaktériumokat egyáltalán nem figyeltek meg (Søndergaard, 1990; Szelag-Wasielewska, 2003), míg egy szintén huminanyagokban gazdag finnországi tó (Valka Kotinen) esetében pikocianobaktériumok csak a nyár elején fordultak elő és az egész év során pikoeukarióták domináltak (Jasser & Arvola, 2003). Ezekben a huminanyagokban gazdag tavakban ugyanakkor a pikocianobaktériumok hiányát elsősorban az alacsony pH-ra (4-6) vezetik vissza (Søndergaard, 1991).

A mély tavakban a rétegzettség (hőmérsékleti különbségek) kialakulása és a fényklíma spektrális összetételének mélységbeli változása miatt, amely a pikoalgák vertikális rétegződését eredményezheti, a pikoeukarióták kizárólagos téli/tavaszi megjelenése nem minden esetben figyelhető meg. A Huron- és Michigan-tó esetében, valamint finnországi, tiszta mély tavakban például a pikocianobaktériumok, ha kis mennyiségben is, de általában egész évben megfigyelhetőek, míg a pikoeukarióták kizárólag a tavaszi keveredés során vannak jelen nagyobb mennyiségben (Fahnenstiel & Carrick, 1991; Jasser & Arvola, 2003).

## **A pikoeukarióta algák előfordulása és taxonómiája**

### *Tengerek és tavak pikoeukarióta algái*

Míg számos tanulmány foglalkozik a pikocianobaktériumok ökológiájával és taxonómiájával, addig a pikoeukarióta csoport tagjairól kontinentális vizekben mindmáig kevesebbet tudunk (Callieri, 2008). Az eukarióta pikoalgák abundanciája, mind sós-, mind édesvizekben (a mély vizekben vízszlopra integráltan) általában alacsonyabb, mint a pikocianobaktériumoké, ugyanakkor a sejtek nagyobb méretéből kifolyólag biomasszájuk a pikocianobaktériumok biomasszájával azonos, vagy akár magasabb is lehet (Weisse, 1993; Callieri, 2008). A tengerek és óceánok parti régióiban ugyanakkor a pikoeukarióta algaközösség időnként igen nagy abundanciával és biomasszával van jelen (Medlin *et al.* 2006). Mint már az előzőekben láthattuk, az arktikus óceánokban (amelyek vízhőmérséklete kb. – 1,5 és + 2,5 °C között változik) és a savas pH-jú, huminanyagokban gazdag tavakban a pikoeukarióta algák szerepe meghatározó (Søndergaard, 1991; Lovejoy *et al.*, 2007; Hamilton *et al.*, 2008).

A déli óceánok jól elkeveredő eufotikus zónájában a pikoeukarióták egyenletesen oszlanak el ez eufotikus rétegben, ezzel ellentétben a (szub)tropusai területeken ez az



algacsoport dominál a mélységi klorofill maximumnál, ahova a fotoszintetikusan aktív sugárzás (PAR) mintegy 0,5%-a hatol le (Murphy & Haugen, 1985; Veldhuis *et al.*, 2005). A pikoalgák óceánokban leírt vertikális rétegzettsége a tiszta, mély tavakban is megfigyelhető (pl. a kaliforniai Mono-tó esetében, Roesler *et al.*, 2002). A PAR 1%-os lehatolási mélységében detektálható klorofill növekedés általában a fikoeitrin pigmentdominanciájú pikocianobaktériumok tömeges megjelenésének a következménye. Ez alatt a réteg alatt, a PAR 0,5%-os lehatolási mélységében még egy klorofill csúcs alakulhat ki, amely általában a pikoeukarióta szervezetek elszaporodásának tulajdonítható (Murphy & Haugen, 1985; Glover *et al.*, 1986; Fahnenstiel & Carrick, 1991).

Murphy & Haugen (1985) szerint a mélységi klorofill maximumban megtalálható pikoeukarióta algák fluoreszcencia spektruma azt mutatja, hogy a klorofillokon kívül nem sok járulékos pigmenttel rendelkeznek. Szerintük ugyanakkor – a fénylimitált körülményekhez alkalmazkodva – az adott mélységben megfigyelt kék fény dominancia mellett előnyt élvezhetnek más algacsoportokkal szemben. Mindezek mellett az igen alacsony fényhez való alkalmazkodóképességük közelebb viszi őket a tápanyagokban dúsabb, alsóbb vízrétegekhez, így relatíve magas abundancia értéket érhetnek el (Murphy & Haugen, 1985). Glover és munkatársai (1986) fénylimitált körülmények között a pikoeukarióta algák igen hatékony kék fény felhasználásának bebizonyításával igazolta ezen elmélet helyességét (Glover *et al.*, 1986).

Az előző fejezetben bemutatott mély tavak egy részében (pl. a Huron- és a Michigan-tóban) a pikoeukarióta algák kizárólag a tavaszi felkeveredési időszakokban voltak jelen. Hasonló eredményeket írtak le a Stechlin-tó (Németország) és mély, Ontario-i tavak vizsgálata esetén (Pick & Agbeti, 1991; Padisák *et al.*, 1997). Pick & Agbeti (1991) a tavaszi keveredési fázis során mért vízalatti fényviszonyok alapján megállapították, hogy (a mélységi keveredés következtében) a fitoplankton ebben az időszakban sokkal fénylimitáltabb. Eredményeik alapján a vízalatti fényklíma igen fontos szerepet játszhat a pikoeukarióta algák tavaszi megjelenésében (Pick & Agbeti, 1991).

Más szerzők a keveredési időszakban a tavakra jellemző magasabb tápanyag koncentrációt tartják fontos tényezőnek (Weisse, 1993; Crosbie *et al.*, 2003b). Weisse (1993) feltételezése szerint a pikocianobaktériumok inkább a tápanyagban szegényebb, míg a pikoeukarióták a tápanyagban gazdagabb vizekben élveznek előnyt, mivel egyszerűbb sejtszerveződésükből fakadóan a pikocianobaktériumok metabolikus igényei kisebbek (Weisse, 1993). Crosbie és munkatársai szerint (2003b) a pikoeukarióta algák a pikocianobaktériumok és a nanofitoplankton között helyezkednek el nemcsak méretük,

hanem ebből fakadóan a tápanyagfelvétel, raktározás és fényhasznosítás tekintetében is, így ezen tényezők mindegyike fontos szerepet játszhat elterjedésükben. Weisse (1988) a zooplankton általi szelektív kifalás és a pikoalgák különböző növekedési sebességeinek szerepét hangsúlyozza.

A pikoeukarióta algák mérsékelt égövi tavakban megfigyelhető sajátosagos téli/tavaszi megjelenése, valamint az óceánok arktikus területein leírt kizárólagos dominanciájuk azt sugallja, hogy a hőmérsékletnek igen fontos szabályzó szerepe lehet az egyes pikoalga csoportok „versenyében” (Søndergaard, 1990; Malinsky-Rushansky *et al.*, 1995). Malinsky-Rushansky és munkatársai (2002) a Kinneret-tóból izolált két pikocianobaktérium (*Synechococcus* A és B) valamint egy pikoeukarióta (*Mychonastes homosphaera* (Skuja) Kalina & Punčochářová) törzs szaporodási sebességét hasonlították össze 14, 20 és 28 °C-on. Eredményeik szerint a pikocianobaktérium törzsek szaporodási sebessége magasabb volt a nyári időszakra jellemző magasabb hőmérsékleten, ezzel szemben a pikoeukarióta *M. homosphaera* szaporodási rátája a tó tavaszi időszakára jellemző hőmérsékleten (14°C) volt magasabb. Ezek az eredmények alátámasztották, hogy a Kinneret-tóban a hőmérséklet döntő szerepet játszik a pikoeukarióták és pikocianobaktériumok szezonális dinamikájában (Malinsky-Rushansky *et al.*, 2002). Összességében elmondhatjuk, hogy a pikoeukarióta algák dinamikáját számos faktorial (fény, hőmérséklet, tápanyagok, kifalás) összefüggésbe hozták, de mérsékelt égövi kizárólagos téli előfordulásuk okai még ma sem teljesen ismertek és kísérletes úton történő megközelítést igényelnek.

#### *A pikoeukarióta algák taxonómiája tengerekben*

Tengerekben és óceánokban már morfológiai alapon felismerték, hogy a pikoeukarióta algák számos különböző taxonhoz tartoznak (Stockner, 1988). Morfológiailag lehetnek apró ostoros algák, mint a Heterokontophyta törzs számos képviselője, vagy például a Chlorophyta törzsbe tartozó *Micromonas pusilla* (Butcher) Manton & Parke (Mamiellales). Lehetnek egyszerű morfológiával rendelkező gömb alakú apró sejtek, mint a *Picochlorum eukaryotum* (Wilhelm, Eisenbeis, Wild & Zahn) Henley, Hironaka, Guillou, M. Buchheim, J. Buchheim, M. Fawley & K. Fawley (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) vagy a *Nannochloropsis* fajok (Eustigmatophyceae). Jelenlegi ismereteink szerint a pikoeukarióták tengerekben és óceánokban a Chlorophyta, Haptophyta, Heterokontophyta és Cryptophyta törzsek képviselői, ez idáig mintegy 71 fajt írtak le (ezek egy részét csak

morfológiai, más részét morfológiai és molekuláris filogenetikai módszerek együttes alkalmazásával), amelyek a piko mérettartományba tartozó sejtekkel rendelkeznek (1. táblázat, Vulot *et al.*, 2008). Meg kell azonban jegyeznünk, hogy az 1. táblázatban szereplő fajok egy része (pl. a Bacillariophyceae családba tartozók) legkisebb sejt méretüket tekintve a pikoplankton kategóriába tartozik, de legnagyobb vagy akár közepes sejt méretük meghaladhatja e mérettartomány határait (Vulot *et al.*, 2008).

A piko eukarióta algaközösség diverzitásával tengerekben és óceánokban számos tanulmány foglalkozik. Le Gall és munkatársai (2008) algatörzsek izolálását és molekuláris azonosítását végezték el a Csendes-óceán délkeleti területein. Az izolált törzsek közül 30 a Chlorophyta törzsbe, 58 a Heterokontophyta divízióba és 28 törzs a Haptophyta csoportba tartozott (Le Gall *et al.*, 2008). A Földközi-tengeren, az Atlanti-óceánon, az Indiai-óceánon és a Csendes-óceánon tenyésztéstől független 18S rDNS-alapú molekuláris módszerekkel (DGGE, klónkönyvtárak) végzett diverzitás vizsgálatok a domináns csoportok tekintetében egymáshoz nagyon hasonló eredményre jutottak. A Prasinophyceae (Chlorophyta) csoport tagjai bizonyultak a legdominánsabbnak, mellettük a Prymnesiophyceae (Haptophyta), Pelagophyceae és Chrysophyceae (Heterokontophyta) családokba tartozó szekvenciák fordultak elő nagy számban (Diez *et al.*, 2001a; 2001b; Not *et al.*, 2008; Shi *et al.*, 2009).

1. táblázat A tengerekben és óceánokban leírt piko eukarióta fajok száma taxonómiai csoportok szerint (Vulot *et al.*, 2008).

Törzs (Divízió)	Osztály	Fajok száma
Chlorophyta	Pedinophyceae	2
Chlorophyta	Prasinophyceae	14
Chlorophyta	Trebouxiophyceae	7
Haptophyta	Prymnesiophyceae	10
Heterokontophyta	Bacillariophyceae	20
Heterokontophyta	Bolidophyceae	2
Heterokontophyta	Chrysophyceae	6
Heterokontophyta	Dictyochophyceae	1
Heterokontophyta	Eustigmatophyceae	3
Heterokontophyta	Pelagophyceae	4
Heterokontophyta	Pinguiphycyceae	2
Cryptophyta	Cryptophyceae	1

Fuller és munkatársai (2006) az Arab-tenger vizsgálatá során plasztisz primerekkel létrehozott klónkönyvtárakban elsősorban Chrysophyceae (Heterokontophyta) szekvenciákat találtak, mellettük azonban előfordultak a Prymnesiophyceae (Haptophyta), Prasinophyceae (Chlorophyta) és a Pelagophyceae (Heterokontophyta) csoportba tartozó szekvenciák is (Fuller *et al.*, 2006). Medlin és munkatársai (2006) az Északi-tengerben három különböző molekuláris módszer segítségével térképezték fel a pikoeukarióta algaközösség diverzitását. Eredményeik szerint a legtöbb szekvencia a Prasinophyceae (Chlorophyta) csoportba tartozott (40%) de a Chrysophyceae és a Bolidophyceae (Heterokontophyta) csoport tagjait is megtalálták (Medlin *et al.*, 2006).

A tenyésztéstől független diverzitás vizsgálatok alapján számos olyan szekvenciát találtak, amelyek azidáig ismeretlenek voltak (Okamoto & Inouye, 2005; Not *et al.*, 2007; Vault *et al.*, 2008). Ennek egyik legérdekesebb példája a pikobilifiták (Picobiliphyta) felfedezése, melyek 18S rDNS szekvenciái számos tengeri és óceáni területről előkerültek (Not *et al.*, 2007). Ennek a csoportnak a képviselőit azóta sem vonták tenyésztés alá, ugyanakkor Not és munkatársai (2007) a meglévő szekvenciák alapján a pikobilifitákra specifikus oligonukleotid próbákat készítettek, majd ezek segítségével FISH technika révén láthatóvá tették ezeket a mikroorganizmusokat.

#### *A pikoeukarióta algák taxonómiája tavakban (morfológia vs. filogenetika)*

Mint már az előzőekben láthattuk, a hagyományos mikroszkópi módszerek a legtöbb esetben nem teszik lehetővé a pikoeukarióta algák azonosítását. Ezeket az algákat korábban morfológiai alapon próbálták rendszerezni a sejtek mérete, alakja, a sejtostódás típusa, a sejtek belső szerkezete, például a pirenoid megléte vagy hiánya, a sejtfal szerkezete és alkotóelemei, illetve különböző enzimek megléte vagy hiánya alapján (Fott & Nováková, 1969; Takeda, 1991). A morfológiai jelek szűkössége miatt ugyanakkor sok korábbi tanulmányban nem is vállalkoztak besorolásukra, egyszerűen csak kicsi zöld gömbökként („little green balls”) említik ezen algákat, mások zöldalga izolátumról („chlorophyte isolate”) beszélnek (Callieri, 2008). Ugyanakkor a múltban általánosan elfogadottá vált, hogy a tavakban megtalálható eukarióta pikoalgák a *Chlorella* vagy a *Nannochloris* nemzetséghez tartoznak. Ennek eredményeképpen a legtöbb régebbi tanulmány „*Chlorella*-szerű” vagy „*Nannochloris*-szerű” algaként írja le a tavakban található pikoeukariótákat (Stockner & Antia, 1986; Stockner, 1991). Az elmúlt két

évtizedben a molekuláris biológiai – és elsősorban a DNS alapú – módszerek alkalmazása forradalmasította ezt a területet (2. táblázat).

Ezt jól példázza Hepperle & Krienitz (2001) sokat idézett megfogalmazása, mely szerint az úgynevezett *Chlorella*- és *Nannochloris*-szerű algák determinálása egy igen nehéz feladat, és valójában még az is kérdéses, hogy mi is egy igazi *Chlorella* vagy egy igazi *Nannochloris* („the so-called *Chlorella*- and *Nannochloris*-like algae... are difficult to determine and it is questionable what a 'real *Chlorella*' and a 'real *Nannochloris*' is”). A Chlorophyta törzs taxonómiája a DNS szekvenciák – és különösen a 18S rDNS gén – elemzése révén teljesen új alapokra helyeződött (2. táblázat; Huss *et al.*, 1999; Krienitz *et al.*, 2003; Henley *et al.*, 2004).

2. táblázat Az édesvízi pikoekarióta algák taxonómiáját érintő fontosabb közlemények.

Szerzők:	A közlemény tárgya:
Huss & Sogin, 1990:	A <i>Chlorella</i> nemzetség polifiletikus voltának megerősítése (18S rDNS)
Krienitz <i>et al.</i> , 1996:	<i>Choricystis minor</i> részletes jellemzése (LM, TEM, 18S rDNS)
Huss <i>et al.</i> , 1999:	A <i>Chlorella</i> nemzetség taxonómiai revíziója (18S rDNS)
Hanagata <i>et al.</i> , 1999:	<i>Mychonastes homosphaera</i> részletes jellemzése (LM, TEM, 18S rDNS)
Krienitz <i>et al.</i> , 1999:	<i>Pseudodictyosphaerium jurisii</i> részletes jellemzése (LM, TEM, 18S rDNS)
Lewin <i>et al.</i> 2000:	<i>Picocystis salinarum</i> gen. et sp. nov. - részletes leírás (LM, TEM)
Krienitz <i>et al.</i> , 2000:	Az első édesvízi Eustigmatophyceae faj felfedezése: <i>Nannochloropsis limnetica</i> sp. nov. - részletes leírás (LM, TEM, 18S rDNS)
Hepperle & Krienitz, 2001:	A pikoekarióta algaközösség morfológiai és filogenetikai vizsgálata németországi tavakban ( <i>rbcl</i> )
Hepperle & Schlegel, 2002:	A pikoekarióta algaközösség morfológiai és filogenetikai vizsgálata svájci tavakban (18S rDNS)
Fawley <i>et al.</i> , 2004:	A pikoekarióta algaközösség morfológiai és filogenetikai vizsgálata észak dakotai tavakban (18S rDNS és <i>rbcl</i> )
Henley <i>et al.</i> , 2004:	A „ <i>Nannochloris</i> -szerű” algák taxonómiai revíziója, a <i>Picochlorum</i> nemzetség létrehozása ( <i>Picochlorum oklahomensis</i> sp. nov. - részletes leírás (LM, TEM, 18S rDNS)
Fawley <i>et al.</i> , 2005:	A pikoekarióta algaközösség morfológiai és filogenetikai vizsgálata minnesotai tavakban (18S rDNS és <i>rbcl</i> ). <i>Meyerella planktonica</i> gen. et sp. nov.- részletes leírás (LM, TEM, 18S rDNS)
Fawley & Fawley, 2007:	<i>Nannochloropsis limnetica</i> izolálása észak dakotai és minnesotai tavakból, hat varietas elkülönítése (18S rDNS és <i>rbcl</i> )

A *Chlorella* nemzetség, amelyet Beijerinck írt le 1890-ben, mind biokémiai jellemzőik, mind filogenetikájuk alapján polifiletikusnak bizonyult, amely a csoport revíziójához, és a fajok két különálló osztályba sorolásához vezetett (Beijerinck, 1890; Huss & Sogin, 1990; Huss *et al.*, 1999). Huss és munkatársai (1999) a *Chlorella* nemzetséget az alábbi fajokra korlátozta: *Chlorella vulgaris* Beijerinck, *Chlorella kessleri* Fott & Nováková [amelyet később a *Parachlorella* nemzetségbe soroltak át (Krienitz *et al.*, 2004)], *Chlorella lobophora* Andreeva és *Chlorella sorokiniana* Shihirra & Krauss. Ezen algák egyike sem sorolható a piko mérettartományba. Sőt mi több, a korábban *Chlorella*-ként leírt fajok mérete általában meghaladja a piko tartomány határát. Az egyetlen piko méretű faj, a *Chlorella minutissima* Fott & Nováková típusörzsét (Lefèvre no. 87) konspecifikusnak találták a *M. homosphaera* fajjal (Huss *et al.*, 1999). Mindezek alapján nem egészen világos, hogy a korábbi tanulmányok miért hangsúlyozták a pikoplankton kategóriában a *Chlorella* fajok előfordulását.

A *Nannochloris* nemzetséget Naumann (1921) írta le, eredetileg két, hasadással (binary fission) szaporodó faj (*Nannochloris coccoides* Naumann és *Nannochloris bacillaris* Naumann) alapján. Később morfológiai alapon számos olyan algát soroltak ebbe a nemzetségbe, amelyek autosporulációval szaporodtak. Ezeknek a később *Nannochloris*-szerűnek titulált algáknak a taxonómiája sokáig vitatott volt. Ezek a viták elsősorban a morfológiát, az osztódás típusát (hasadás vagy autosporuláció), majd később a molekuláris filogenetikai elemzéseket (plasztisz 16S rDNS, aktin gén, 18S rDNS) érintették (Schreiner *et al.*, 1995; Yamamoto *et al.*, 2001; 2003; Krienitz *et al.*, 2003). A *Nannochloris*-szerű algák taxonómiai revízióját Henley és munkatársai (2004) végezték el, a *Nannochloris* nemzetséget gyakorlatilag a *N. bacillaris*-ra korlátozva. Tizenhárom autosporuláló tengeri vagy hipersós tavi *Nannochloris*-szerű taxont az újonnan javasolt *Picochlorum* nemzetségbe helyezték át, a *N. coccoides*-t 18S rDNS szekvenciája alapján a Hindák (1976) által leírt *Marvania* nemzetségbe sorolták, ugyanakkor számos izolátum taxonómiai helyzete továbbra is bizonytalan maradt (Henley *et al.*, 2004).

Jelenlegi ismereteink szerint tavakban mintegy 11 pikoalga fajt (vagy kládot) tartanak számon (3. táblázat). A felsorolt fajokon (kládokon) kívül még számos olyan, morfológiai alapon leírt pikoekarióta zöldalga taxon [mint például a *Stichococcus minutissimus* Skuja vagy a *Choricystis coccoides* (Rodhe & Skuja) Fott] van, amelyeket jelenleg ugyan valós taxonnak tekintenek, de molekuláris szekvenciák hiányában nem lehetünk biztosak ezen fajok különállóságában, illetve besorolásában.

A *Choricystis* fajokat eredetileg Skuja (1948) írta le a *Coccomyxa* nemzetségben belül, majd Fott (1976) egy különálló nemzetségbe sorolta e fajokat *Choricystis* néven. Ezidőtájt három piko mérettartományba eső fajt írtak le, azonban napjainkra már bebizonyosodott, hogy a széles körben izolált és tanulmányozott *Choricystis minor* (Skuja) Fott morfológiája igen változatos lehet és ez megkérdőjelezi a korábban leírt *Cho. minor* és *Choricystis hindakii* Tell faj különállását (Krienitz *et al.*, 1996). Mindemellett a kapott szekvenciák alapján nem kizárt, hogy a *Cho. minor* több leszármazási vonalat foglal magába, így inkább a *Choricystis* klád elnevezést használják (Fawley *et al.*, 2004; Fawley *et al.*, 2005).

3. táblázat A kontinentális vizekben ez idáig molekuláris biológiai (DNS) alapon leírt pikoekarióta alगतaxonok.

Osztály	Faj	Élőhely
Chlorophyceae <sup>1</sup>	<i>Mychonastes/ Korschpalmella/ Pseudodictyosphaerium</i> klád	édesvízi tavak
Prasinophyceae <sup>1</sup>	<i>Picocystis salinarum</i>	hipersós élőhely
Trebouxiophyceae <sup>1</sup>	<i>Picochlorum oklahomensis</i>	hipersós élőhely
Trebouxiophyceae <sup>1</sup>	<i>Picochlorum atomus</i>	brakkvízi élőhely
Trebouxiophyceae <sup>1</sup>	<i>Picochlorum maculatum</i>	brakkvízi élőhely
Trebouxiophyceae <sup>1</sup>	<i>Picochlorum oculatum</i>	brakkvízi élőhely
Trebouxiophyceae <sup>1</sup>	<i>Marvania coccoides</i>	édesvízi tavak
Trebouxiophyceae <sup>1</sup>	<i>Choricystis</i> klád	édesvízi tavak
Trebouxiophyceae <sup>1</sup>	<i>Meyerella planktonica</i>	édesvízi tavak
Trebouxiophyceae <sup>1</sup>	<i>Nannochloris bacillaris</i>	édesvízi tavak
Eustigmatophyceae <sup>2</sup>	<i>Nannochloropsis limnetica</i>	édesvízi tavak

<sup>1</sup>Chlorophyta

<sup>2</sup>Heterokontophyta

A *Pseudodictyosphaerium* nemzetséget Hindák (1978) írta le, a *Mychonastes* nemzetséget Simpson és Van Valkenburg (1978), a *Korschpalmella* nemzetség pedig Fott (1974) nevéhez köthető. A *Pseudodictyosphaerium jurisii* (Hindák) Hindák fajt először *Dactylosphaerium jurisii* Hindák néven írták le, majd később sorolták át a *Pseudodictyosphaerium* nemzetségbe (Hindák, 1978). A *M. homosphaera* esete egy kicsivel összetettebb, mert az először Skuja (1948) által leírt *Chlorella homosphaera* Skuja fajt, amelyet később Andreeva (1975) a Fott & Nováková (1969) által leírt *Chl. minutissima* fajjal azonosított, végül Kalina & Punčochářová (1987) sorolta át a *Mychonastes* nemzetségbe. A *Korschpalmella mucosa* (Koršikov) Hindák fajt először

Koršikov (1953) írta le *Chlorella mucosa* néven, majd Hindák sorolta át a *Korschpalmella* nemzetségbe (Hindák, 1988). Napjainkban mindhárom fajt konspecifikusnak tartják, és bár taxonómiai helyzetük még nem teljesen tisztázott, leggyakrabban a *Mychonastes/ Korschpalmella/ Pseudodictyosphaerium* klád elnevezést használják a DNS szekvenciájuk alapján e csoportba tartozó algák esetében (Hepperle & Krienitz, 2001; Hepperle & Schlegel, 2002; Fawley *et al.*, 2005).

Az elmúlt években új pikoeukarióta algafajokat, illetve új nemzetségeket is leírtak. Lewin és munkatársai (2000) egy kaliforniai sós tavacskában izoláltak egy alगतörzset, amely 2-3  $\mu\text{m}$  nagyságú, a zöldalgákéra jellemző ultrastruktúrájú sejtekkel rendelkezett, pigment összetétele azonban egyedinek bizonyult. 18S rDNS szekvenciájuk alapján bebizonyosodott, hogy egy az idáig le nem írt alganemzetség egy képviselőjét találták meg, amelyet *Picocystis salinarum* Lewin-nek neveztek el (Lewin *et al.*, 2000). Később Roesler és munkatársai (2002) a kaliforniai szikes Mono-tóból valószínűleg egy másik *Picocystis* fajt izoláltak, ám ennek leírása ez idáig nem történt meg (Roesler *et al.*, 2002). Észak-Amerikában az Itasca-tóból is egy új pikoeukarióta zöldalgát (*Meyerella planktonica* Fawley, M.V. & Fawley, K.P.) izoláltak, amely egy szintén különálló nemzetséget alkotott (Fawley *et al.*, 2005).

Az egyetlen olyan tavi pikoeukarióta alगतaxont, amely nem a zöldalgák közé tartozik, Krienitz és munkatársai (2000) írták le (2.- 3. táblázat). A németországi sekély tóból izolált alगतörzs 18S rDNS szekvenciája, valamint pigment összetétele alapján az Eustigmatophyceae (Heterokontophyta) osztályba tartozónak bizonyult, az izolátum a *Nps. limnetica* nevet kapta (Krienitz *et al.*, 2000). Később a Bajkál-tóból is izoláltak három *Nps. limnetica* alगतörzset (Fietz *et al.*, 2005). A Bajkál-tóban a természetes fitoplankton közösség pigment analizise során arra a következtetésre jutottak, hogy ez a faj a pikoalga közösség egy jellemző tagja, amely egész évben megtalálható (Fietz *et al.*, 2005). Nem sokkal később az észak-amerikai James-folyót körülölelő tórendszer, valamint az Arrowwood nemzeti park területén található tavakból számos *Nannochloropsis* törzslet izoláltak (Fawley & Fawley, 2007). Ezek 18S rDNS szekvenciája közel azonos volt, azonban *rbcL* génjük vizsgálata során jelentős különbségeket találtak, ami alapján hat varietas-t különítettek el (Fawley & Fawley, 2007).

Kevés olyan tanulmányt ismerünk, amelyben molekuláris módszereket alkalmaztak a tavi pikoeukarióta algaközösség diverzitásának feltárására (2. táblázat). Ezen tanulmányok mindegyike alगतörzsek izolálásán és azonosításán alapult. Az eddigi kutatások eredményeképpen elsősorban a *Mychonastes/ Korschpalmella/*



*Pseudodictyosphaerium* klád és a *Choricystis* klád tagjai kerültek elő. A *Mychonastes/ Korschpalmella/ Pseudodictyosphaerium* klád tagjait európai tavakból (Krienitz *et al.*, 1999, Hepperle & Schlegel, 2002), az izraeli Kinneret-tóból (Hanagata *et al.*, 1999) és észak-amerikai tavakból (Fawley *et al.*, 2004) írták le. A *Choricystis* fajok hasonlóan széles körben elterjedtek: Európából, Ázsiából és Észak-Amerikából egyaránt izoláltak törzseket (Belykh *et al.* 2000; Hepperle & Krienitz, 2001; Hepperle & Schlegel, 2002; Fawley *et al.*, 2004). Hepperle & Krienitz (2001) németországi tavak pikoekarióta algaközösségéből kilenc algatörzset izoláltak, amelyek közül nyolc a *Choricystis*, egy pedig a *Mychonastes/ Korschpalmella/ Pseudodictyosphaerium* kládhoz tartozott. Hepperle és Schlegel (2002) hasonló eredményre jutott svájci tavak vizsgálata során. Észak-amerikai tavakból (Mud-tó, Arrowwood-tó és Jim-tó) Fawley és munkatársai 42 *Mychonastes/ Korschpalmella/ Pseudodictyosphaerium* kládhoz tartozó, 30 *Choricystis* kládhoz tartozó és 5 „*Nannochloris*-csoporthoz” (*N. bacillaris* és *Marvania coccoides* (Naumann) Henley, Hironaka, Guillou, Buchheim, M.A., Buchheim, J.A., Fawley, M.W. & Fawley, K.P.) tartozó pikoekarióta algát izoláltak (Fawley *et al.*, 2004). A szintén észak-amerikai Itasca-tóból összesen 81 pikoekarióta algatörzset izoláltak, melyek jelentős része a fentebb említett csoportokhoz tartozott ugyan, de az izolátumok mintegy harmada *Me. planktonica* volt (Fawley *et al.*, 2005).

Az édesvízi pikoekarióta algaközösség taxonómijára vonatkozó publikációk azt mutatják, hogy azok különböznek az óceánokban megfigyeltéktől (Hepperle & Schlegel, 2002). Amíg az óceánokban a Chlorophyta, Heterokontophyta és Haptophyta fajok dominálnak, addig édesvizekben általában a Chlorophyta taxonjait találjuk meg, illetve a legújabb eredmények szerint bizonyos tavakban (pl. Bajkál-tó) az Eustigmatophyceae (Heterokontophyta) taxonjai is jelentősek lehetnek. Egyes szerzők szerint az édesvízi ökoszisztémák élőhelyi változatossága (tápanyag tartalom, szalinitás, pH, más abiotikus faktork) miatt a tavakban sokkal magasabb diverzitást kellene, hogy kapjunk, mint az óceánokban (Hepperle & Schlegel, 2002). Ugyanakkor azt is tudjuk, hogy bizonyos algacsoportok (pl. a Prasinophyceae vagy Prymnesiophyceae) nagyobb méretű tagjai a tengerekhez képest kevésbé sikeresek az édesvizekben, ahol gyakran kovamoszatok dominálnak (Hepperle & Schlegel, 2002). Minthogy idáig relatíve kevés szerző foglalkozott tavakban a pikoekarióta algaközösség diverzitásának feltáráásával, így tudásunk még a mai napig is igen korlátozott (2. táblázat).

## Az autotróf pikoplankton hazai vizekben

### *Az autotróf pikoplankton a Balatonban*

Magyarországon 1985-ben vezették be az epifluoreszcens módszert a bakterioplankton és a fitoplankton kutatásában, mely segítségével lehetőségessé vált az autotróf pikoplankton vizsgálata a hazai sekély tavakban. Kiderült, hogy a Balatonban a pikoalgák abundanciájukat tekintve egy-két nagyságrenddel felülmúlják a nagyobb algákat (Vörös, 1987-88). A Balatonban, a jégmentes időszakokban 1985 és 1987 között a pikoplankton túlnyomó többségét a fikocianin és fikoeritrin pigmentdominanciájú kokkoid cianobaktériumok alkották, melyek abundanciája az akkor hipertróf Keszthelyi-medencében  $0,1$  és  $2,1 \times 10^6$  sejt  $\text{ml}^{-1}$ , a mezotróf Siófoki-medencében  $0,03$  és  $1,1 \times 10^6$  sejt  $\text{ml}^{-1}$ , között volt (Vörös, 1987-88; Vörös *et al.*, 1991). A Keszthelyi-medencében fikocianin pigmentdominanciájú pikocianobaktériumok a teljes fitoplankton biomasszájának 1-35%-át, a Siófoki-medencében a fikoeritrin és a fikocianin pigmentdominanciájú pikocianobaktériumok a biomassa 5-16%-át alkották (Vörös, 1987-88; Vörös *et al.*, 1991).

Az 1980-as évek közepétől rendszeres kétheti/havi mintavételek segítségével tanulmányozzák az autotróf pikoplankton mennyiségi és minőségi viszonyait a Balaton Keszthelyi- és Siófoki-medencéjében (Vörös, 1987-88; Vörös, 1991; Vörös *et al.*, 1991; Vörös *et al.*, 1998; Mózes *et al.*, 2006; Mózes, 2008). Ennek eredményeképpen megállapították, hogy a jégmentes időszakban uralkodó pikocianobaktériumok egy tavaszi és egy őszi abundancia csúcsot mutatnak, mennyiségük azonban nyáron alacsonyabb, ami a fonalas nitrogénkötő cianobaktériumok nyári elszaporodásával áll összefüggésben (Mózes *et al.*, 2006; Mózes, 2008). Megállapították azt is, hogy amíg a Keszthelyi-medencében hipertróf viszonyok között (az 1980-as, 1990-es években) kizárólag fikocianin pigment dominanciájú pikocianobaktériumok voltak jelen, addig az elmúlt évtizedben a trofikus állapot (és ezzel összefüggésben a víz alatti fényviszonyok) változásával a fikoeritrin pigment dominanciájú pikocianobaktériumok is megjelentek (Vörös, 1991; Vörös *et al.*, 1998; Mózes *et al.*, 2006). Ugyanakkor az autotróf pikoplankton vizsgálata a produktívabb, jégmentes időszakokra korlátozódott.

A Balatonban először 2003 telén figyelték meg, hogy az alacsony hőmérséklet és fényszegény környezet ellenére pikoekarióta algák jelentek meg a jéggel fedett tóban (Mózes & Vörös, 2004; Mózes *et al.*, 2006). Az eukarióta pikoalgák télen, illetve tavasszal

fordultak elő jelentősebb mennyiségben. A jégborítás megszűntével fokozatosan eltűntek, a 6-7°C-nál melegebb vízből már teljesen hiányoztak, helyüket pedig átvették az év túlnyomó részében domináns fikocianin és fikoeritrin pigment dominanciájú pikocianobaktériumok (Mózes *et al.*, 2006). Az elmúlt évek eredményei megmutatták, hogy a pikoplankton szezonális dinamikája a Balatonban megfelel a más sekély tavakban megismerteknek (Mózes *et al.*, 2006). A pikoekarióta algák téli megjelenésének és dominancia viszonyainak okait azonban nem ismerjük teljes mértékben.

A Balatonban 1986 tavaszi-nyári időszakában és 2005 augusztusában vizsgálták a pikoplankton részvételt a fitoplankton elsődleges szervesanyag termelésében. A pikocianobaktériumok részesedése a Keszthelyi-medencében 1986-ban 1 és 57% között változott, a Siófoki-medencében tartósan nagyon jelentős (43-56%) volt (Vörös *et al.*, 1991). A Keszthelyi-medencében 1986 augusztusában a teljes fitoplankton maximális elsődleges termelése elérte az  $1800 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$  értéket, ekkor a pikoalgák részesedése a produkcióból a nyári fonalas nitrogénkötő cianobaktériumok tömegprodukciója mellett igen alacsony (1%) volt (Vörös *et al.*, 1991). 2005 augusztusában a maximális elsődleges termelés a trofitás változásának megfelelően kisebb volt a Keszthelyi-medencében ( $210 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$ ), ezzel ellentétben a pikoalgák részesedése növekedett, 23% volt (Somogyi & Vörös, 2006). A Siófoki-medencében az elsődleges termelés az elmúlt 20 évben jelentősen nem változott, a pikoplankton hozzájárulása pedig 1986 és 2005 augusztusában egyaránt igen magas (42%; 55%) volt (Vörös *et al.*, 1991; Somogyi & Vörös, 2006). Mindezek alapján elmondhatjuk, hogy a nyári időszakban a pikocianobaktériumok elsődleges termelésből való részesedése a Balatonban meghaladhatja az 50%-ot, a téli időszakra jellemző pikoekarióta algák részesedését azonban nem ismerjük.

#### *Az autotróf pikoplankton Duna-Tisza közti szikes tavakban*

A szikes tavak kutatásának sok évtizedes hagyománya van Magyarországon, nem jelent ez alól kivételt algaviláguk sem. Első ízben Schmidt (1999) hívta fel a figyelmet (adatok közlése nélkül) a piko-méretű fotoautotróf szervezetek időszakos tömeges elszaporodására a felső-kiskunsági szikes tavakban. Vörös és munkatársai 2001 és 2002 jégmentes időszakában (tavasztól őszig tartó periódusban) végezték el a fitoplankton mennyiségi és minőségi vizsgálatát három Duna-Tisza közti szikes tóban (Vörös *et al.*, 2005; Vörös *et al.*, 2008). Mindegyik vizsgált tó esetén a biomassa túlnyomó részét (75- 100%) vörösen

fluoreszkáló, magányos kokkoid pikoplankton képezte (Vörös *et al.*, 2005). A pikocianobaktériumok maximális abundanciája nyáron meghaladta a  $10^8$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  értéket, amely a legmagasabb szakirodalmi adatnak tekinthető (Vörös *et al.*, 2005). Mindkét év tavaszán pikoekarióta algák dominanciáját figyelték meg, amelyek abundanciája (maximális érték:  $23 \times 10^6$  sejt  $\text{ml}^{-1}$ ) kiemelkedően magas volt (Vörös *et al.*, 2008). A Duna-Tisza közti szikes tavakban a pikoplankton szezonális dinamikájának illetve a pikoekarióta algák mennyiségi viszonyainak megismerése azonban még további vizsgálatokat igényel.

#### *Az autotróf pikoplankton más tavakban*

A Marcali-tározóban 1985 és 1987 között vizsgálták az autotróf pikoplankton mennyiségi viszonyait (Vörös *et al.*, 1991). A jégmentes időszakban kizárólag fikocianin pigmentdominanciájú pikocianobaktériumokat figyeltek meg, melyek abundanciája  $1,3 - 3,4 \times 10^6$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  között változott (Vörös *et al.*, 1991). A pikoplankton részesedése a fitoplankton biomaszájából 2 és 22% között volt, a planktonikus elsődleges termelésből való részesedésük pedig 10 és 54% között változott (Vörös *et al.*, 1991).

Ebben az időszakban alkalmszerűen néhány más hazai sekély tóban is végeztek hasonló vizsgálatokat. A Velencei-tóban 1985 októberében a fikocianin pigmentdominanciájú pikocianobaktériumok abundanciája  $0,3 \times 10^6$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  volt, a Fertőben és a Gyopárosi-tóban valamivel magasabb abundancia értékeket ( $0,7 \times 10^6$  sejt  $\text{ml}^{-1}$ ) találtak, a pikoplanktont itt is kizárólag fikocianin pigmentdominanciájú pikocianobaktériumok alkották (Vörös *et al.*, 1991). A Hévízi-tóban a Balatonhoz hasonlóan fikoeitritin és fikocianin pigmentdominanciájú pikocianobaktériumokat egyaránt megfigyeltek, ezek mennyisége 1985 szeptemberében  $0,3 \times 10^6$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  volt (Vörös *et al.*, 1991). Padisák és Dokulil (1994) a Fertő nyíltvizében 1991 októberé és 1992 júliusa között vizsgálták a pikoalgák abundanciáját és részesedését a teljes fitoplankton biomaszájából. Elsősorban kolóniás pikocianobaktériumokat figyeltek meg. A maximális abundanciát ( $1,7 \times 10^6$  sejt  $\text{ml}^{-1}$ ) 1992 októberében kapták, amikor a pikoplankton a fototróf biomasza mintegy 75%-át alkotta (Padisák & Dokulil, 1994). Ezek a magas abundancia és részesedés értékek mutatják, hogy a pikoplankton fontos szerepet tölt be a Fertőben, azonban összetétele és szezonális dinamikája, valamint jelentősége a tó más területein (pl. a nádassal körülvett úgynevezett belső tavakban) még ismeretlen.

### *Az autotróf pikoplankton folyóvizekben*

A Duna főágában Vörös és munkatársai (2000) tanulmányozták az autotróf pikoplankton mennyiségi viszonyait 1991-ben. A pikoplanktont fikocianin pigment dominanciájú pikocianobaktériumok alkották, abundanciájuk  $0,2$  és  $14 \times 10^4$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  között volt (Vörös *et al.*, 2000). A pikoplankton részesedése a teljes fitoplankton biomasszájából  $0,03$  és  $1,4\%$  között változott (Vörös *et al.*, 2000). Mózes 2002 és 2004 között tanulmányozta a pikoplankton összetételét és mennyiségi viszonyait a Duna fő- és mellékágában (Mózes, 2008). A főágban a pikoplankton abundanciája  $0,02$  és  $1,6 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  között, a mellékágban  $0,05$  és  $2,3 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  között változott (Mózes, 2008). A pikoplankton fikocianin pigmentdominanciájú pikocianobaktériumok és pikoekarióta algák alkották. A pikocianobaktériumok abundancia maximumát augusztusban, míg a pikoekariótákét késő tavasszal mérték (Mózes, 2008). Hazai folyóvizeink pikoalga közössége mennyiségi viszonyai a tavakéhoz viszonyítva kevésbé ismertek. E hiányosság pótlása céljából Mózes 2005 augusztusában mintegy 50 folyóvíz és ugyanennyi sekély tó pikoplanktonját vizsgálta egyszeri mintavétel segítségével. A folyókban a pikoplankton abundanciája  $0$  és  $1,4 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  között volt. Eredményei alapján megállapította, hogy a pikoplankton abundanciája sekély tavakban mintegy hússzor magasabb volt, mint a vizsgált folyók esetében, azonos fitoplankton biomassza esetén (Mózes, 2008).

### *A pikocianobaktérium közösség diverzitása sekély tavakban*

A pikoekariótákkal szemben a pikocianobaktérium közösség diverzitását már sekély tavainkban is vizsgálták. Ezek a vizsgálatok igazolták, hogy a pikocianobaktériumok diverzitása lényegesen nagyobb az epifluoreszcens módszerekkel megfigyelhető morfológiai változatosságánál (Felföldi *et al.*, 2008; Duleba *et al.*, 2008; Felföldi *et al.*, 2009b; Somogyi *et al.*, 2010a). Duleba és munkatársai (2008) a Balatonban a *cpcBA-IGS* régió hosszpolimorfizmusa alapján diverz pikocianobaktérium közösséget tártak fel mind a Keszthelyi-, mind a Siófoki-medencében, 12 *Synechococcus* (*Cyanobium*) csoportot különítve el, amelyek mind a pikofitoplankton kládba tartoztak. A Balatonból izolált pikocianobaktérium törzsek többsége 16S rDNS szekvenciájuk alapján a *Cyanobium gracile* csoport tagjának bizonyult, ahová a világ különböző pontjairól izolált

pikocianobaktériumok is tartoztak (Felföldi *et al.*, 2008). Az egyetlen balatoni fikoeritrin pigment dominanciájú izolátum (ACT 9807) a szubalpin I. csoportba tartozott, ahová az Alpok közelében fekvő tavakból származó fikoeritrines törzseket is sorolták (Felföldi *et al.*, 2008).

A Duna-Tisza közti szikes tavak pikoplanktonját PCR-alapú, tenyésztéstől független módszerekkel (DGGE és klónkönyvtárak lérehozása) vizsgálták cianobaktérium- (és kloroplasztisz) specifikus 16S rDNS primerek segítségével (Felföldi *et al.*, 2009b). A kapott szekvenciák az édesvízi *Synechococcus* /*Cyanobium* csoportba tartoztak. A szikes tavakból származó pikocianobaktérium izolátumok a balatoni törzsekkel szemben egyedi filogenetikai pozícióval rendelkeztek: mind 16S rDNS, mind *cpcBA-IGS* szekvenciájuk alapján egy jól elhatárolódó csoportot képeztek, amelyekhez hasonló szekvenciák eddig néhány csehországi tóból kerültek elő (Felföldi *et al.*, 2008).

A Fertő nyíltvizében a pikocianobaktériumok diverzitását cianobaktérium specifikus 16S rDNS és *cpcBA-IGS* primerekkel vizsgálták tenyésztéstől független molekuláris filogenetikai módszerek segítségével. A kapott eredmények a *Cyanobium* csoport mellett a szubalpin I. csoport, és egy harmadik csoport (ún. C csoport) jelenlétét is igazolták (Somogyi *et al.*, 2010a).

## Célkitűzés

1. A pikoekarióta algák mennyiségi viszonyainak és évszakos dinamikájának meghatározása a releváns környezeti feltételek megismerése mellett a Balaton Siófoki- és Keszthelyi-medencéjében, a Duna-Tisza közti szikes tavakban és a Fertő különböző területein, különös tekintettel a téli időszakra.
2. A fény és hőmérséklet szerepének megismerése a pikoplankton szezonális dinamikájának szabályozásában izolált pikoekarióta és pikocianobaktérium törzsek ökofiziológiai vizsgálatával.
3. A téli pikoalga közösség részesedésének meghatározása a fitoplankton elsődleges termeléséből a Balaton Siófoki- és Keszthelyi-medencéjében, valamint a Fertő nyíltvizében és egyik belső tavában.
4. A pikoalgákban különösen gazdag Duna-Tisza közti szikes tavak pikoekarióta algaközösségének megismerése: alगतörzs izolálás és molekuláris taxonómiai azonosítás.

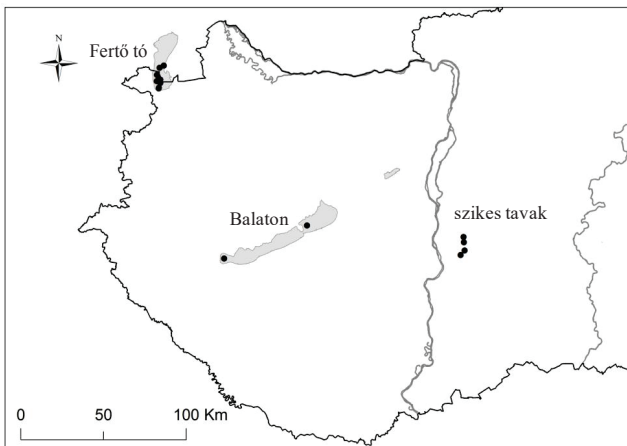
## Anyag és Módszer

### Mintavételi helyek és időpontok

Az autotróf pikoplankton mennyiségi és minőségi vizsgálatához a Balaton Keszthelyi- és a Siófoki-medencében mederközépen, vízoszlop mintavevővel gyűjtöttünk vízmintát 2006. február 2. és 2010. március 22. között kétheti gyakorisággal (1. ábra, 4. táblázat). A Duna-Tisza közti szikes tavak közül a Büdös-székben, a Kelemen-székben és a Zab-székben vizsgáltuk a pikoplankton mennyiségét és összetételét 2006. július 27. és 2007. május 16. között havi/kéthavi gyakorisággal (4. táblázat). A gyűjtés során a vízoszlop felső 3-15 cm-es rétegéből (az aktuális vízmélység függvényében) merítettünk vízmintát egy 500 ml-es mérőedény segítségével. A Fertő különböző területein a pikoplankton mennyiségi és minőségi vizsgálatához a tó magyar részén hét ponton gyűjtöttünk vízmintát 2004. április 28. és október 19. között, kéthavi gyakorisággal (4. táblázat). A hét mintavételi pont közül kettő (1. és 2. pont) nyíltvízi terület volt, három pont (3-5. pont) a nádassal határolt belső-tavakat (Herlakni-tó, Kis Herlakni-tó és Hidegségi-tó) reprezentálta, két pont (6-7. pont) pedig egy mesterségesen a nádmezőbe vágott csatornában (Bozi-csatorna) volt (4. táblázat). 2004 augusztusában 3 mintavételi pont (3. pont, 6. pont és 7. pont) a tó alacsony vízállása miatt megközelíthetetlen volt. A Fertőben a pikoplankton szezonális dinamikájának meghatározásához a tó osztrák területén egy nyíltvízi ponton (Illmitz közelében) és egy belső-tóban (Ruster Poschen) gyűjtöttünk vízmintát 2008. szeptember 22. és 2009. október 5. között kétheti gyakorisággal. A Fertőben a mintavételhez a Balatonhoz hasonlóan integrált vízoszlop mintavevőt használtunk.

A Balatonban a pikoplankton planktonikus elsődleges termelésből való részesedését 2009. február 18-án, 2009. június 15-én és 2010. január 14-én határoztuk meg a Siófoki-medencében, valamint 2009. február 19-én, 2009. június 15-én és 2010. február 2-án a Keszthelyi-medencében (4. táblázat). A Fertőben a pikoplankton részesedésének meghatározásához a vízmintavételt 2010. február 8-án végeztük a tó nyíltvizében és a Ruster Poschen-tóban (4. táblázat). A piko-eukarióta alga törzsek izolálásához a vízmintavételt a Zab-székben 2005. augusztus 31-én, a Böddi-székben és a Zab-székben 2005. december 12-én, valamint a Zab-székben és a Büdös-székben 2006. november 14-én végeztük (4. táblázat). A mintavételek során a mintavételi pontok koordinátáit Garmin GPS (76Cx) készülékkel rögzítettük.





1. ábra A vizsgált vizek területi elhelyezkedése.

### Terepi mérések

A vízmintavételek során minden mintavételi helyen mértük a vízmélységet, a víz hőmérsékletét és a Secchi-átlátszóságot. A pH és a vezetőképesség mérése WTW MultiLine (P 8211) terepi mérőműszer segítségével történt. A rendszeres mintavételekkel egyidejűleg a Balaton Keszthelyi- és Siófoki-medencéjében mértük a fotoszintetikusan aktív sugárzás intenzitásának változását a vízmélység függvényében LI-COR radiométerrel, síkfelületű ( $2\pi$ ) szenzorral. A különböző mélységekben mért fényintenzitás értékekből a víz vertikális extinkciós koefficiensét ( $K_d$ ) az adott időpontokra vonatkozólag a Lambert-Beer törvény ( $I_n = I_0 \cdot e^{-K_d \cdot n}$ ) alapján a következő egyenlettel számítottuk ki:

$$K_d = 1/n \cdot (\ln I_0 - \ln I_n) \quad [ 1 ]$$

ahol:

$I_0$ : a felszínre eső fényintenzitás ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ );

$n$ : vízmélység (m);

$I_n$ :  $n$  mélységben mért fényintenzitás ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ );

$K_d$ : az adott vízrétegre jellemző vertikális extinkciós koefficiens ( $\text{m}^{-1}$ ).

4. táblázat A mintavételek ideje és gyakorisága, valamint a pikoplankton mikroszkópi vizsgálat, frakcionált fotszintézis mérés és algatörzs izolálás helyei.

Mintavételi hely	Koordináták	Vízfelület	Vízmélység	Mintavétel ideje és gyakorisága	Megjegyzés
Balaton, Siófoki-medence	N46°55,327'; E17°55,649'	22800 ha	350 – 400 cm	2006. II. – 2010. III., kétheti mintavétel 2009. II.18. <sup>1</sup> ; 2009. VI.15. <sup>1</sup> ; 2010. I.14. <sup>1</sup>	<sup>1</sup> Fotszintézis mérés
Balaton, Keszthelyi-medence	N46°44,095'; E17°16,583'	3800 ha	300 – 350 cm	2006. II. – 2010. III., kétheti mintavétel 2009. II.19. <sup>1</sup> ; 2009. VI.15. <sup>1</sup> ; 2010. II.02. <sup>1</sup>	<sup>1</sup> Fotszintézis mérés
Szabadszállási Búdós-szék	N46°51,913'; E19°10,117'	30 ha	3 – 20 cm	2006. VI. –2007. V., havi/kéthavi mintavétel 2006. XI. 14. <sup>2</sup>	<sup>2</sup> Algatörzs izolálás
Kelemen-szék	N46°47,542'; E19°10,647'	120 ha	5 – 20 cm	2006. VI. –2007. V., havi/kéthavi mintavétel	
Zab-szék	N46°50,190'; E19°10,283'	100 ha	5 – 20 cm	2006. VI. –2007. V., havi/kéthavi mintavétel 2005. XII. 12. <sup>2</sup> ; 2005. VIII. 31. <sup>2</sup> ; 2006. XI. 14. <sup>2</sup>	<sup>2</sup> Algatörzs izolálás
Böddi-szék (egy mintavétel)	N46°46,061'; E19°08,726'	60 ha	15 cm	2005. XII. 12. <sup>2</sup>	<sup>2</sup> Algatörzs izolálás
Fertő, 1.pont – nyíltvíz	N47°41,601'; E16°43,835'	10000 ha	60 – 100 cm	2004. IV. – X., kéthavi mintavétel	
Fertő, 2.pont – Fertőrákosi-öböl	N47°43,084'; E16°42,102'		120 – 140 cm	2004. IV. – X., kéthavi mintavétel	
Fertő, 3.pont – Herlakni-tó	N47°41,204'; E16°42,783'	35 ha	100 – 120 cm	2004. IV. – X., kéthavi mintavétel	
Fertő, 4.pont – Kis-Herlakni-tó	N47°41,100'; E16°42,173'	1,5 ha	70 – 100 cm	2004. IV. – X., kéthavi mintavétel	
Fertő, 5.pont – Hídegségi-tó	N47°40,530'; E16°43,886'	15 ha	80 – 100 cm	2004. IV. – X., kéthavi mintavétel	
Fertő, 6.pont – Bozi-csatorna	N47°38,947'; E16°43,246'		30 – 110 cm	2004. IV. – X., kéthavi mintavétel	
Fertő, 7.pont – Bozi- csatorna	N47°38,743'; E16°43,211'		30 – 100 cm	2004. IV. – X., kéthavi mintavétel	
Fertő, 8. pont – nyíltvíz, Illmitz	N47°45,424'; E16°43,389'		150 – 190 cm	2008. IX. – 2009. X., kétheti mintavétel 2010. II. 08. <sup>1</sup>	<sup>1</sup> Fotszintézis mérés
Fertő, 9. pont - Ruster Poschen-tó	N47°46,154'; E16°45,373'	4 ha	100 – 140 cm	2008. IX. – 2009. X., kétheti mintavétel 2010. II. 08. <sup>1</sup>	<sup>1</sup> Fotszintézis mérés

## Az a-klorofill koncentráció meghatározása

### *Spektrofotometria*

A Balatonból és a Fertőből származó vízminták esetében a fitoplankton a-klorofill koncentrációjának meghatározását spektrofotometriás módszerrel végeztük. A vízmintákat a mintavételt követő 2-3 órán belül Whatman GF-5 jelű (0,4 µm pórusátmérőjű) üvegszálás membránfilteren tömörítettük. Az átszűrt víz mennyisége az alga és lebegőanyag koncentrációtól függően 100 és 500 ml között változott. Az üvegfilteren tömörített algák pigment tartalmát 5 ml metanolban, csiszolt dugós kémcsőben forráspontig (74 °C) melegítve extraháltuk. A kihűlt extraktumot centrifugálással tisztítottuk (4500 g, 5 perc) és meghatároztuk a pigmentkivonat extinkcióját 750, 666 és 653 nanométeren Shimadzu 160A UV-VIS spektrofotométerrel. Az egyes hullámhosszokra kapott abszorbancia értékekből rendre levontuk a 750 nm-en kapott úgynevezett zavarossági értéket és az a-klorofill koncentrációját a következő képlettel számítottuk ki (Németh, 1998):

$$C_a = 17,12 * E_{666} - 8,68 * E_{653} \quad [ 2 ]$$

ahol:

C<sub>a</sub>: az a-klorofill koncentrációja a pigment kivonatban mg l<sup>-1</sup> mértékegységben

E<sub>666</sub>: a pigment kivonat abszorbanciája 666 nm hullámhosszon

E<sub>653</sub>: a pigment kivonat abszorbanciája 653 nm hullámhosszon.

Ezt az eredményt egy liter víztérfogatra számítottuk át az átszűrt vízmennyiség és a pigment kivonat térfogatának ismeretében.

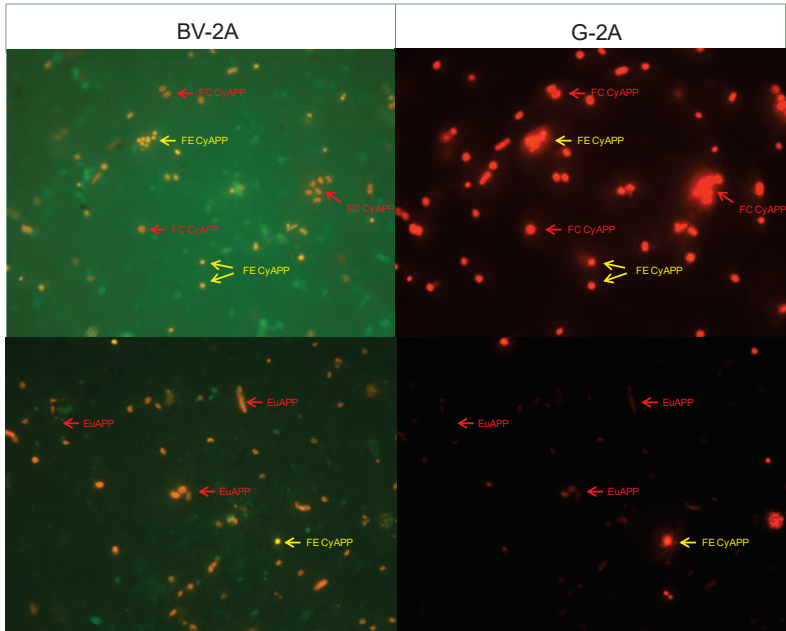
### *Spektrofluorimetria*

A Duna-Tisza közi szikes tavakban a fitoplankton a-klorofill koncentrációját fluoreszcens spektrofotométerrel határoztuk meg. Ez a módszer a két nagyságrenddel magasabb érzékenységének köszönhetően lehetővé teszi az alacsony a-klorofill koncentrációk meghatározását a nehezen szűrhető, magas lebegőanyag tartalmú vizek esetében (Wetzel & Likens, 2001). A fluoreszcens spektrometriás módszert alkalmaztuk a szikes tavakból izolált algatörzsek fotoszintézisének vizsgálata során is. Az eljárás során a spektrofotometriás módszerrel megegyező módon jártunk el a szűrés, az extrahálás és a

kivonat tisztítása során. A pigmentkivonat fluoreszcenciáját Hitachi F-4500 fluoreszcens spektrofotométerrel mértük 435 nanométeres gerjesztési és 670 nanométeres emissziós hullámhossznál. Az a-klorofill koncentráció meghatározása ismert mennyiségű, 90%-os metanolban feloldott tiszta a-klorofill (Sigma) alapján történt, a hígítási sor fluoreszcencia intenzitásának kalibrációs egyenesének felhasználásával (Wetzel & Likens, 2001).

### **Az autotróf pikoplankton mennyiségi és minőségi vizsgálata**

Az autotróf pikoplankton mennyiségének és pigment típusának meghatározásához epifluoreszcens mikroszkópi eljárást alkalmaztunk. A magányos sejteket, laza aggregátumokat és mikrokolóniákat egyaránt a pikoplankton kategóriába soroltuk, amennyiben a sejtek mérete nem haladta meg a 2  $\mu\text{m}$ -t (Stockner *et al.*, 2000). A frissen vett vízmintából a mintavételt követő 2-3 órán belül 1-5 millilitert 0,45  $\mu\text{m}$  pórusméretű fekete cellulóz-acetát membránfilterre (Macherey-Nagel) szűrtünk, amelyet még nedvesen 50%-os glicerinbe ágyaztunk. Az elkészült preparátumokat 1000x nagyítással vizsgáltuk Nikon Optiphot 2 epifluoreszcens mikroszkóppal kékesibolya (BV-2A) és zöld (G-2A) gerjesztőfényvel. A különböző típusú pikoalgák elkülönítéséhez a két gerjesztőfény együttes alkalmazása szükséges (MacIsaac & Stockner, 1993). Kékesibolya gerjesztőfényvel megvilágítva a pikoekarióta algák mélyvörös autofluoreszcenciát mutatnak (2. ábra, MacIsaac & Stockner, 1993). A fikoeritrin pigmentdominanciájú pikocianobaktériumok sárgán fluoreszkálnak, a fikocianin pigmentdominanciájú pikocianobaktériumok pedig vörös autofluoreszcenciát mutatnak kékesibolya gerjesztésnél (MacIsaac & Stockner, 1993). Zöld gerjesztőfényre váltva a pikoekarióta algák egyáltalán nem, vagy csak nagyon halványan fluoreszkálnak, a pikocianobaktériumok ezzel szemben fikobiliproteinjeknek köszönhetően igen erős, vörös autofluoreszcenciát mutatnak (MacIsaac & Stockner, 1993). A preparátumok vizsgálata során minimum 20 látóteret (400 sejtet) fényképeztünk le digitális kamerával (Spot RT). Minden látóteret először kékesibolya, majd zöld gerjesztőfényvel megvilágítva rögzítettünk, majd az így készült képpárok kiértékelésével határoztuk meg a pikoplankton csoportjainak (pikoekarióták, fikoeritrin és fikocianin pigmentdominanciájú cianobaktériumok) mennyiségét, azért, hogy az autofluoreszcencia elhalványulását (fluorescence fading) kiküszöböljük (Vörös, 1991). A látóter nagyságának, az átszűrt vízmennyiségnek és a szűrőlap hasznos felületének ismeretében kiszámítottuk a sejtek abundanciáját térfogategységnyi vízre vonatkoztatva.



2. ábra A pikoalgák különböző típusainak megkülönböztetése epifluoreszcens mikroszkóppal, kékesibolya (BV-2A) és zöld (G-2A) gerjesztőfényvel. Rövidítések: FC CyAPP: fikocianin pigmentdominanciájú pikocianobaktérium; FE CyAPP: fikoeritrin pigmentdominanciájú pikocianobaktérium; EuAPP: pikoeukarióta alga.

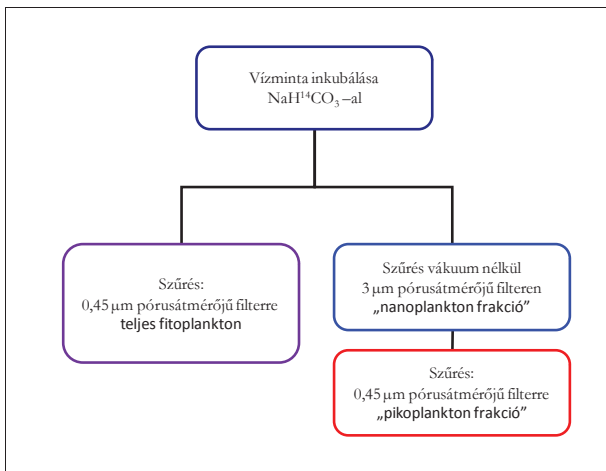
### A fitoplankton biomassza meghatározása

A pikoplankton abundanciáját az előbbieken ismertetett módon epifluoreszcens mikroszkóppal határoztuk meg, a nano- és a mikroplankton abundanciájának meghatározásához fordított planktonmikroszkópot használtunk (Utermöhl, 1958). A nano- és a mikroplankton esetében a sejtek térfogatát minden taxon legkevesebb 10 egyedének fénymikroszkópos mérési eredményei alapján kalkuláltuk (Németh, 1998). A pikoplankton biomasszájának becsléséhez a pikocianobaktérium sejtek átmérőjét 1  $\mu\text{m}$ -nek, a pikoeukarióta sejtek átmérőjét pedig 1,6  $\mu\text{m}$ -nek vettük, és a sejteket gömb alakúnak tételeztük fel. A fitoplankton (piko- nano- és mikroplankton) egyes taxonjainak biomasszáját a sejtek abundanciája és térfogata alapján a fajsúlyt 1-nek véve ( $10^9 \mu\text{m}^3=1 \text{ mg}$ ) számítottuk ki. A teljes biomasszát az előbbieken összegzése révén kaptuk meg.

## A piko- és nanoplankton elsődleges termelésének meghatározása

### *A fotoszintézis mérése <sup>14</sup>C módszerrel*

A fitoplankton fotoszintézisét <sup>14</sup>C módszerrel határoztuk meg (Stemann-Nielsen, 1952). A vízmintákat a laboratóriumba szállítás után ismert aktivitású (0,1-0,4 MBq) NaH<sup>14</sup>CO<sub>3</sub> oldattal 20 ml-es üvegvédőanyagban nyolc különböző fényintenzitáson (7, 18, 30, 70, 190, 330, 590, 1020 μmol m<sup>-2</sup> sec<sup>-1</sup>), sötét kontrollt is alkalmazva fotoszintetronban inkubáltuk két órán át az adott tóvíz hőmérsékletén. Ezt követően a teljes fitoplankton fotoszintézisének meghatározásához a vízminták egy részét (5ml) 0,45 μm pórusátmérőjű cellulóz (Millipore) filterre szűrtük (3. ábra). A pikoplankton részesedésének meghatározásához az inkubált vízminták másik részét (15 ml) először 3 μm pórusátmérőjű polikarbonát (Millipore) filteren szűrtük át vákuum nélkül, a nanoplankton frakció fotoszintézisének meghatározásához. A 3 μm-nél nagyobb frakciót a továbbiakban nanoplankton frakciónak tekintettük, annak a tudatában, hogy ebben a frakcióban a mikropilankton (>20 μm) méretkategóriába tartozó algák is előfordulnak. A piko frakció fotoszintézisének meghatározásához a szűrletet ezután 0,45 μm pórusátmérőjű cellulóz-acetát filterre szűrtük (3. ábra). Ezt követően mindhárom filter esetében azonosan jártunk el. A filtereket a teljes száradás után 45 percig sósavgőzben tartottuk a szerves karbonát eltávolítása céljából, majd a sósavgőz kipárolgása után 10 ml Bray-féle szcintillációs köztételbe helyeztük. A filteren tömörített algák radioaktivitását 24 óra oldódás után folyadék-szcintillációs számlálóval (TRI-CARB 2100TR) mértük. Azt feltételezve, hogy a radioaktív szén (<sup>14</sup>C) 1,06-szor lassabban veszi fel az alga, mint a nem radioaktív (<sup>12</sup>C), a számláló által mért, az algákba beépült radioaktivitás, a mintához adott radioaktivitás és a víz összes szerves széntartalmának ismeretében a <sup>12</sup>C preferencia figyelembevételével meghatároztuk az adott idő alatt felvett szén mennyiségét, vagyis a fotoszintézis mértékét a kísérletben használt minden egyes fényintenzitáson. Az eredményeket egységnyi víztérfogatra (μg C l<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) és egységnyi alga biomaszára (a-klorofill koncentráció) vonatkoztatva (μg C μg a-kl<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) számítottuk ki. A vízmintákban az eredeti összes oldott szerves szén koncentrációt Elementar High TOC analizátorral mértük.



3. ábra A pikoplankton részesedésének meghatározása a teljes fitoplankton fotoszintéziséből.

#### *A pikoplankton és a nanoplankton részesedésének meghatározása*

A 3 µm-es pórusátmérőjű filter a sekély és lebegőanyagokban gazdag vizekben a pikoplankton frakció egy hányadát rendszerint visszatartja térben és időben változó mértékben. Ezért a cellulóz filterre felvitt szűrlet a „pikoplankton frakció” esetében a valósánál alacsonyabb, a „nanoplankton frakció” esetében pedig a valósánál magasabb radioaktivitást mutat. Ennek a torzító hatásnak a kiküszöbölése érdekében mind a teljes vízmintában, mind a 3 µm-es filteren átszűrt frakcióban meghatároztuk a fitoplankton biomasszáját az előzőekben ismertetett módon. A teljes vízmintában és a szűrletben kapott pikoplankton biomassza értékek alapján kiszámítottuk a 3 µm-es filter felületén fennmaradt pikoalgák biomassza értékét, majd a teljes pikoplankton, illetve a nanoplankton részesedésének meghatározásához a mért fotoszintézis értékeket korrigáltuk az alábbi képlet segítségével a kísérletben használt minden egyes fényintenzitáson:

$$P_{\text{nano}} = P_{\text{nf}} \cdot [B_{\text{nano}} / (B_{\text{nano}} + B_{\text{pikonf}})] \quad [3]$$

$$P_{\text{piko}} = P_{\text{pf}} + (P_{\text{nf}} - P_{\text{nano}}) \quad [4]$$

ahol:

$P_{\text{nano}}$ : a teljes nanoplankton fotoszintézise ( $\mu\text{gC l}^{-1} \text{h}^{-1}$ )

$P_{nf}$ : a 3  $\mu\text{m}$ -es polikarbonát filteren fennmaradt „nanoplankton frakció” fotoszintézise ( $\mu\text{gC l}^{-1} \text{h}^{-1}$ )

$B_{\text{nano}}$  = a nanoplankton biomasszája ( $\mu\text{g l}^{-1}$ )

$B_{\text{pikofl}}$  = a pikoplankton biomasszája a „nanoplankton frakcióban” ( $\mu\text{g l}^{-1}$ )

$P_{\text{piko}}$  = a teljes pikoplankton fotoszintézise ( $\mu\text{gC l}^{-1} \text{h}^{-1}$ )

$P_{\text{pf}}$  = a szűrletben a „pikoplankton frakció” fotoszintézise ( $\mu\text{gC l}^{-1} \text{h}^{-1}$ ).

#### *A fotoszintézis-fényintenzitás görbék illesztése*

A fotoszintézis a fényintenzitás növekedésével jellegzetes változásokat mutat, amelyeket a fotoszintézis-fényintenzitás (P-I) görbe segítségével írunk le. A P-I görbét több paraméterrel jellemezhetjük: ezek a maximális fotoszintetikus ráta ( $P_{\text{max}}$ ), a fényteltési paraméter ( $I_k$ ), az optimális fényintenzitás ( $I_{\text{opt}}$ ) és a fényhasznosítási együttható ( $\alpha$ ), mely megegyezik a  $P_{\text{max}}$  és az  $I_k$  hányadosával (Kirk, 1994). A fotoszintézis-fényintenzitás görbék leírására számos empirikus modellt szerkesztettek. Ezek egyike az Eilers és Peeters (1988) által kidolgozott függvény (4. ábra):

$$P = I / [(a * I^2) + (b * I) + c] \quad [5]$$

ahol:

Az egyenlet alapján kiszámítható:

P: fotoszintézis

$P_{\text{max}}$ : maximális fotoszintetikus ráta [ $1/(b+2*\sqrt{a*c})$ ]

I: fényintenzitás

$I_k$ : fényteltési paraméter [ $c/(b+2*\sqrt{a*c})$ ]

a, b és c: paraméterek

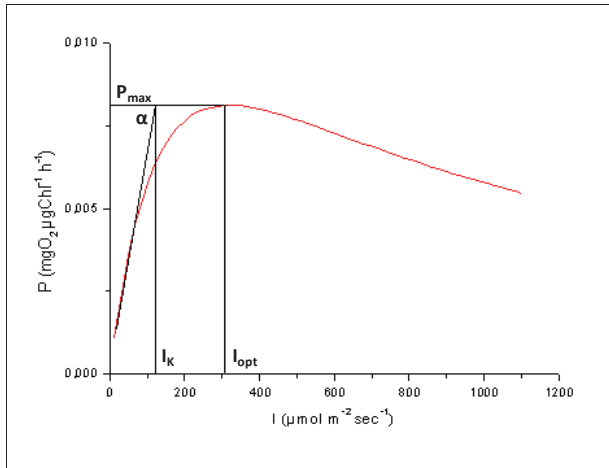
$\alpha$ : fényhasznosítási együttható ( $P_{\text{max}}/I_k$ )

( $a=1/sI_m^2$ ,  $b=1/P_m-2/sI_m$ ,  $c=1/s$ )

$I_{\text{opt}}$ : optimális fényintenzitás [ $\sqrt{c/a}$ ]

A pikoplankton, a nanoplankton és a teljes fitoplankton fotoszintézisének fényintenzitás függését az Eilers és Peeters modell (1988) segítségével írtuk le a kísérleti eredmények felhasználásával, meghatározva a fotoszintézis paramétereit (4. ábra;  $P_{\text{max}}$ ,  $I_k$ ,  $\alpha$  és  $I_{\text{opt}}$ ).





4. ábra A fotoszintézis fényintenzitás-függését leíró Eilers és Peeters modell (1988).

#### *A fitoplankton elsődleges termelésének becslése*

A mért fotoszintézis-fényintenzitás görbék a szükséges háttér adatok (a globálsugárzás napi változása, a  $K_d$  és a vízmélység) ismeretében lehetővé teszik a fitoplankton napi, vízfelületre vonatkoztatott elsődleges termelésének becslését. A globálsugárzás napi és évszakos menetének jellemzéséhez az OMSZ Keszthelyi Meteorológiai Állomása 2009. január 1. és 2010. január 1. között mért adatait használtuk fel. A globálsugárzás 48%-át tekintettük a fotoszintetikusán aktív sugárzásnak (Wetzel & Likens, 2001). A téli időszakban jégborítás esetén a terepen mértük a jég (és hótakaró) árnyékoló hatását, és a globálsugárzás adatokat ennek mértékével csökkentettük. A jégmentes időszakban egységesen 10%-os átlagos albedóval számoltunk. A vízmélységet a Balaton Keszthelyi-medencéjében három méteresnek, a Siófoki-medencében négy méteresnek, a Fertő nyíltvizében 1,8 méteresnek, a Ruster Poschen-tóban pedig 1,2 méteresnek tételeztük fel. A teljes pikoplankton, a nanoplankton és a fitoplankton vízfelületre vonatkoztatott napi elsődleges termelését a P-I görbék paraméterei alapján, az Eilers & Peeters modell (1988) egyenlete alapján, 0,1 m-es vízrétegenként óránkénti bontásban számítottuk ki, az adott vízrétegre számított fényintenzitásnak megfelelően. A teljes fitoplankton, illetve a pikoplankton napi elsődleges termelésének ismeretében pedig meghatároztuk a pikoalgák részesedését a planktonikus elsődleges termelésből.

## Algatorzsek izolálása, fenntartása és szaporítása

A szikes tavi pikoalgák izolálásához a megfelelő körülmények – táptalaj, fény és hőmérséklet – kísérleti meghatározása volt az első feladat. Az izoláláshoz a Göttingen-i alga törzsgyűjtemény (SAG) BWM („brackish water medium”) jelzésű tápoldatának a szikes tavakban előforduló körülményekhez igazított változata bizonyult a legmegfelelőbbnek. Az eredeti BWM tápoldat összetételében használt tengervíz helyett 0,45 µm-es pórusméretű filteren átszűrt szikes tóvizet alkalmaztunk (5. táblázat). A kész tápoldat vezetőképességét 5000 µS/cm értékre állítottuk NaCl és NaHCO<sub>3</sub> oldatok segítségével. A pikoalga törzsek izolálása szélesztéses módszerrel, 1,5 %-os agar (Oxoid) tartalmú szilárd táptalajon történt. A kihűlt és megszilárdult táptalajok felületére szélesztették a vízmintát, majd a Petri-csészéket különböző hőmérsékleti és fényviszonyok között inkubáltuk: 21-26 °C és 20-100 µmol m<sup>-2</sup> sec<sup>-1</sup> fényintenzitás között. A törzsek izolálása során az első szélesztést követően kialakuló egyedi telepeket újabb agarlemezre szélesztve kétszeri ismétléssel tisztítottuk, majd BWM tápoldatban kezdtük el szaporítani. Az egyedi telepek kialakulása átlagosan 6-8 hét alatt következett be.

5. táblázat A módosított BWM tápoldat (SAG, [http://epsag.netcity.de/pdf/media\\_and\\_recipes/06\\_Brackish\\_water\\_medium.pdf](http://epsag.netcity.de/pdf/media_and_recipes/06_Brackish_water_medium.pdf)) összetétele (módosítás: a tengervíz helyett szűrt szikes tóvizet alkalmaztunk).

Tápoldat összetétel:		Mikroelem oldat összetétel:	
KNO <sub>3</sub>	200 mg l <sup>-1</sup>	H <sub>3</sub> BO <sub>3</sub>	10 mg l <sup>-1</sup>
K <sub>2</sub> HPO <sub>4</sub>	20 mg l <sup>-1</sup>	MnSO <sub>4</sub> * 7 H <sub>2</sub> O	2 mg l <sup>-1</sup>
MgSO <sub>4</sub> * 7 H <sub>2</sub> O	20 mg l <sup>-1</sup>	ZnSO <sub>4</sub> * 7 H <sub>2</sub> O	1 mg l <sup>-1</sup>
Talajkivonat	5 ml	Na <sub>2</sub> MoO <sub>4</sub> * 2 H <sub>2</sub> O	1 mg l <sup>-1</sup>
Desztillált víz	450 ml	CuSO <sub>4</sub> * 5 H <sub>2</sub> O	5 µg l <sup>-1</sup>
Szűrt tóvíz	455 ml	Co(NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub> * 6 H <sub>2</sub> O	1 mg l <sup>-1</sup>
Mikroelem oldat:	5 ml	FeSO <sub>4</sub> * 7 H <sub>2</sub> O	700 mg l <sup>-1</sup>
		EDTA	800 mg l <sup>-1</sup>

Az algatorzsek tenyésztése során később módosított BG11 tápoldat (Rippka *et al.*, 1979) használatára térünk át, amelyben a mikrotápelemek koncentrációját tizedére csökkentettük (6. táblázat). Az algatorzsek fenntartása 21°C hőmérsékleten, 60 µmol m<sup>-2</sup> sec<sup>-1</sup>

fényintenzitáson történt, 10: 14 órás sötét: világos ciklusban. Fényforrásként Cool White típusú (Tungsram F33) fénycsővet alkalmaztunk.

6. táblázat A módosított BG11 tápoldat (Rippka *et al.*, 1979) összetétele (módosítás: a mikroelem oldatból csak az ajánlott mennyiség egy tizedét alkalmaztuk).

Tápoldat összetétel:		Mikroelem oldat összetétel:	
NaNO <sub>3</sub>	1500 mg l <sup>-1</sup>	H <sub>3</sub> BO <sub>3</sub>	2860 mg l <sup>-1</sup>
K <sub>2</sub> HPO <sub>4</sub>	40 mg l <sup>-1</sup>	MnCl <sub>2</sub> * 4 H <sub>2</sub> O	1810 mg l <sup>-1</sup>
MgSO <sub>4</sub> * 7 H <sub>2</sub> O	75 mg l <sup>-1</sup>	ZnSO <sub>4</sub> * 7 H <sub>2</sub> O	222 mg l <sup>-1</sup>
Na <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	20 mg l <sup>-1</sup>	Na <sub>2</sub> MoO <sub>4</sub> * 2 H <sub>2</sub> O	390 mg l <sup>-1</sup>
CaCl <sub>2</sub> * 2 H <sub>2</sub> O	34 mg l <sup>-1</sup>	CuSO <sub>4</sub> * 5 H <sub>2</sub> O	79 mg l <sup>-1</sup>
EDTA	1 mg l <sup>-1</sup>	Co(NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub> * 6 H <sub>2</sub> O	49,4 mg l <sup>-1</sup>
Fe -NH <sub>4</sub> -citrát	6 mg l <sup>-1</sup>		
Citromsav	6 mg l <sup>-1</sup>		
Mikroelem oldat:	0,1 ml		

### A pikoekarióta algatörzsek azonosítása

A pikoekarióta algatörzsek molekuláris filogenetikai vizsgálatát DNS szekvenciájuk alapján végeztük. Az algaszuszpenziót centrifugálással tömörítettük (15000 g, 10 perc), majd a sejteket steril mozsárban folyékony nitrogénben szétmorzsoztuk (5 perc). A sejtörmeléklet a folyékony nitrogénes feltárás után 1 ml CLS-Y-ban (Bio101 Systems, Q-Biogene) felfuszpendáltuk, majd a kivont DNS-t G-Spin<sup>TM</sup> Genomic DNA Extraction Kit (iNtRON Biotechnology Inc.) segítségével tisztítottuk. A PCR reakciót 50 µl végtérfigatban végeztük, amely 2 µl DNS-kivonatot, 0,2 mM dNTP-t (mindegyik dezoxinukleotidból), 2 mM MgCl<sub>2</sub>-t, 1 U LC *Taq* DNA polimerázt (Fermentas), 1X PCR puffert (Fermentas), mindkét primerből 0,325 µM-t és 400 ng BSA-t (Fermentas) tartalmazott. Az algatörzsek filogenetikai vizsgálatához használt primereket a 7. táblázatban foglaltuk össze, a PCR mix összetétele minden esetben azonos volt, a hőmérsékleti profilt a referenciákban leírtak szerint alkalmaztuk (Moon-van der Stay *et al.*, 2000; Yamamoto *et al.*, 2003; Fawley *et al.* 2005; Zhu *et al.*, 2005). A törzsek azonosítása 18S rDNS szekvenciájuk alapján történt. A legtöbb törzs esetében a Moon van der Stay és munkatársai (2000) által használt primerekkel (Euk328f – Euk329r) végeztünk PCR amplifikációt, majd a szekvenálás során a Yamamoto és munkatársai (2003) által

alkalmazott primereket használtuk (7. táblázat). Azon törzseknél, ahol az Euk328f – Euk329r primerpárral végzett amplifikáció sikertelen volt, a későbbiekben a szekvenáláshoz használt 2F-2R primerpárokkal végeztük a PCR amplifikációt is. Ugyanakkor ezek a primerek sem működtek megbízhatóan az összes törzs esetében, emiatt az ACT0606, ACT0901 és ACT0902 algatörzsek esetében a PCR reakciót az Euk528f és CHLO 02 primerpárral végeztük (7. táblázat). Az ACT 0604, ACT 0605, ACT 0606, ACT 0607, ACT 0610, ACT 0621, ACT 0901 és ACT 0902 törzsek esetében a 18S rDNS gén mellett az *rbcl* gén szekvenálását is elvégeztük *rbcl*-F1 és *rbcl*-R1 primerek alkalmazásával Fawley és munkatársai (2005) szerint (7. táblázat). A kapott PCR termékeket PCR-M™ Clean-Up DNA (Viogene) kit segítségével tisztítottuk, majd a szekvenáló reakciókat BigDye® Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kittel (Applied Biosystems) végeztük el, a gyártó utasításainak megfelelően. Az ACT 0608 törzs teljes 18S rDNS-ének megszekvenáláshoz a PCR reakciók során használt primereken túl más belső szekvenáló primereket is alkalmaztunk (7. táblázat). A kromatogramok manuális korrekcióját követően (Chromas 1.45, Technelysium Pty Ltd.) a szekvenciákat GenBank nukleotid adatbázissal hasonlítottuk össze (Altschul *et al.*, 1997). A részleges 18S rDNS (614 nt) és az *rbcl* (566 nt) filogenetikai fákat MEGA4 (Tamura *et al.*, 2007) programcsomaggal szerkesztettük Neighbor-Joining módszerrel Kimura 2-paraméteres nukleotid szubsztitúciós modellt alkalmazva. Az ACT 0608 törzs 18S rDNS szekvenciáját a GenBank nukleotid adatbázisba helyeztük el FJ013257 szám alatt. A csaknem teljes 18S rDNS (1671 nt) alapú filogenetikai fát a MEGA4 szoftverrel történt illesztés és manuális korrigálás után PAUP\* 4.0b10 (Swofford, 2002) programmal szerkesztettük. Ehhez a fa szerkesztésének paramétereit Modeltest 3.7 segítségével számítottuk (Posada & Crandall, 1998). A bootstrap elemzésekhez a PAUP\* mellett (Maximum Likelihood, Paximum Parsimony) a MrBayes 3.1 programot is használtuk (Huelsenbeck & Ronquist, 2001).

7. táblázat A pikoeukarióta törzsek azonosításához használt primerek.

Primer név	Szekvencia	Pozíció <sup>1</sup>	Referencia
Euk328f	5'-ACC TGG TTG ATC CTG CCA G-3'	2-20	Moon-van der Staay <i>et al.</i> , 2000
Euk329r	5'-TGA TCC TTC YGC AGG TTC AC-3'	1797-1778	Moon-van der Staay <i>et al.</i> , 2000
18S rRNA 5'-PCR 1F <sup>2</sup>	5'-ACC TGG TTG ATC CTG CCA GT-3'	2-21	Yamamoto <i>et al.</i> , 2003
18S rRNA 5'-PCR 1R <sup>2</sup>	5'-CGT AGG CYT GCT TTG AAC AC-3'	786-767	Yamamoto <i>et al.</i> , 2003
18S rRNA 5'-PCR 2F	5'-CMA TTG GAG GGC AAG TCT GG-3'	544-563	Yamamoto <i>et al.</i> , 2003
18S rRNA 5'-PCR 2R	5'-TAA GAA CGG CCA TGC ACC AC-3'	1289-1270	Yamamoto <i>et al.</i> , 2003
18S rRNA 5'-PCR 3F <sup>2</sup>	5'-AAG TTR GGG GMT CGA AGA CG-3'	980-999	Yamamoto <i>et al.</i> , 2003
18S rRNA 5'-PCR 3R <sup>2</sup>	5'-CCT TCY GCA GGT TCA CCT AC-3'	1793-1774	Yamamoto <i>et al.</i> , 2003
18S-1270F <sup>2</sup>	5'-GTG GTG CAT GGC CGT TCT TA-3'	1270-1289	jelen dolgozat <sup>3</sup>
18S-544R <sup>2</sup>	5'-CCA GAC TTG CCC TCC AAT TG-3'	563-544	jelen dolgozat <sup>3</sup>
Euk528f	5'-CCG CGG TAA TTC CAG CTC-3'	573-590	Elwood <i>et al.</i> , 1985
CHLO 02	5'-CTT CGA GCC CCC AAC TTT C-3'	996-979	Zhu <i>et al.</i> , 2005
<i>rbcl</i> -F1	5'-CCA CAA ACT GAA ACT AAA GCA-3'	-	Fawley <i>et al.</i> , 2005
<i>rbcl</i> -R1	5'-CAT GTG CCA TAC GTG AAT ACC-3'	-	Fawley <i>et al.</i> , 2005

<sup>1</sup> a primer kapcsolódásának pozíciója a *Chlorella vulgaris* SAG 211-11b törzs 18S rDNA szekvenciája alapján (X13688; Huss & Sogin, 1989)

<sup>2</sup> szekvenáláshoz

<sup>3</sup> 2F és 2R reverz komplementere

## **A pikoeukarióta algatörzsek morfológiai jellemzése**

A pikoeukarióta algatörzsek morfológiai vizsgálata Olympus DP71 kamerával felszerelt Olympus BX51 differenciál interferencia kontraszt egységgel bővített fénymikroszkóppal történt. A sejtméretek meghatározásához 400 sejtet mértünk le manuálisan Olympus Cell<sup>P</sup> szoftver alkalmazásával. Az ACT 0608 algatörzs esetében részletes morfológiai vizsgálatot végeztünk pásztázó elektronmikroszkóp (SEM) és transzmissziós elektronmikroszkóp (TEM) segítségével. A SEM analízis során a fiatal tenyészetből származó sejtuszuspenziót 5%-os glutáraldehiddel fixáltuk (0.1 M foszfát puffer), majd a fixált sejteket 0,2 µm pórusátmérőjű polikarbonát filterre (Millipore) szűrtük. A filtereket aceton hígítási sorban (30, 50, 70, 80, 90% és kétszer 100%) víztelenítettük, amid-acetátos infiltráció után folyékony CO<sub>2</sub>-dal kritikus pont szárítást végeztünk, majd a filtereket arannyal vontuk be. A sejteket HITACHI S-2600N pásztázó elektronmikroszkóppal vizsgáltuk 20 kV gyorsító feszültség mellett. A TEM analízis során a fiatal tenyészetből származó mintát 2,5%-os glutáraldehiddel fixáltuk (70 mM Na-K foszfát puffer, pH 7,2) egy éjszakán keresztül 4 °C-on. A sejteket centrifugálással (4000 g, 5 perc, 20 °C) tömörítettük, majd az összegyűlt sejteket Solymosi és munkatársai (2006) szerint szilárduló agarba (2%) ágyaztuk. Az algasejteket tartalmazó, megszilárdult agarlemezeket ezután kisebb darabokra vágtuk, 3 x 15 percig a fenti foszfát pufferben átmostuk, majd 1%-os ozmium tetroxidban (amely szintén a fenti foszfát pufferben volt feloldva) utófixáltuk két órán keresztül. Az utófixálás után az agarlemezeket Na-K foszfát pufferben mostuk (3 x 15 perc), majd alkoholos víztelenítés után (etanol hígítási sorban, 25, 50, 70, 90, 96 és kétszer 100%) azokat Durcupan ACM műgyantába (Fluka Chemie AG) ágyaztuk (Solymosi *et al.*, 2006). A műgyantából Reichert Jung ULTRACUT E (Reichert-Jung AG) mikrotómon gyémántkés segítségével ultravékony (50 és 70 nm) metszeteket készítettünk, majd azokat metanolban oldott 5% -os uranil acetáttal festettük és 5 percig Reynolds-féle ólom citrát oldattal kezeltük. A sejteket HITACHI 7100 transzmissziós elektronmikroszkóppal vizsgáltuk 75 kV gyorsító feszültség mellett.

## **Az izolált algatörzsek fotoszintézisének mérése**

A vizsgálatokhoz az izolált algatörzsek közül az ACT0616-as törzsszámú fikocianin pigment dominanciájú pikocianobaktérium és az ACT0608-as törzsszámú pikoeukarióta algatörzset választottuk ki. Az ACT0616-os pikocianobaktérium törzs 16S rDNS

szekvenciája alapján a *Cyanobium gracile* csoport tagjának bizonyult, a pikofitoplankton klád (Urbach *et al.*, 1998) egy elkülönülő, ez idáig le nem írt ágát alkotva csehországi izolátumokkal közösen (Felföldi *et al.*, 2008). Az ACT0608-os pikoeukarióta törzs 18S rDNS szekvenciája alapján zöldalgának bizonyult (lásd eredmények fejezet). A 21 °C-on fenntartott törzstenyészetből 70 ml inokulumot adva 700 ml BWM tápoldathoz a hőmérséklet napi 1°C-os változtatásával hét különböző hőmérsékleten (7, 10, 15, 21, 26 és 30 °C) 100 μmol m<sup>-2</sup> sec<sup>-1</sup> fényintenzitáción szaporítottuk a fotoszintézis méréshez az algákat. A sűrű algatenyészeteket friss, a tenyészetnek megfelelő hőmérsékletű BWM tápoldattal hígítottuk úgy, hogy az algaszuszpenzió a-klorofill koncentrációja közelítően 150 μg l<sup>-1</sup> legyen. Ezt követően a szuszpenziót 10 percen keresztül levegővel buborékolattuk, majd 300 ml térfogatú Karlsruhe-edényekbe (WTW KF12) adagoltuk. A Karlsruhe-edényeket ezután hét különböző fényintenzitáción (5-1280 μmol m<sup>-2</sup> sec<sup>-1</sup>), sötét kontrollt is alkalmazva a kísérleti hőmérséklettől függően 2-4 órán keresztül inkubáltuk. A fotoszintézis mérése három párhuzamban, oxigén módszerrel történt. Az algaszuszpenzió oxigén koncentrációjának változását a lumineszcencia mérésén alapuló Hach HQ20-as típusú oxigénmérővel követtük nyomon, félóránként mérve a minták oxigénkoncentrációját. Az inkubáció során az adott fényintenzitáción mért oxigénkoncentráció időegységre vetített növekedése (nettó fotoszintézis) és a sötétben az oxigénkoncentráció csökkenése (légzés) alapján meghatároztuk az algaszuszpenzió fotoszintézisét az alábbi képlet segítségével:

$$P_{O_2} = P_{\text{nettó } O_2} + R_{O_2} \quad [6]$$

ahol:

$P_{O_2}$ : bruttó fotoszintézis

$P_{\text{nettó } O_2}$ : nettó fotoszintézis

$R_{O_2}$ : légzés (Falkowski & Raven, 1997).

Az adott fényintenzitáción kapott bruttó fotoszintézis értékeket ezután a-klorofill koncentrációra vonatkoztatva fejeztük ki μg O<sub>2</sub> μg a-kl<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> értékben. A természetes fitoplankton együttesekhez hasonlóan a fotoszintézis-fényintenzitás görbékét az Eilers és Peeters (1988) modell segítségével illesztettük, meghatározva a fotoszintézis paramétereit ( $P_{\text{max}}$ ,  $I_k$ ,  $\alpha$  és  $I_{\text{opt}}$ ).

## Statisztikai eljárások

A fotoszintézis-fényintenzitás görbék illesztéséhez (legkisebb négyzetek módszere) az Origin Pro 8 software-t használtuk. Az illesztett görbékre ANOVA analízist végeztünk, a szignifikancia szintet  $p \leq 0,05$  értékben határoztuk meg. A Duna-Tisza közti szikes tavakban az a-klorofill koncentráció és a pikoplankton abundancia illetve biomassza közötti összefüggések vizsgálatához lineáris regresszió analízist alkalmaztunk. A kapott összefüggést akkor tekintettük szignifikánsnak, ha a  $p$  értéke  $\leq 0,05$  volt. A fitoplankton nyári és téli fotoszintézis-fényintenzitás görbék paramétereinek összehasonlításához kétmintás t-próbát alkalmaztunk. A szignifikancia szintet itt is  $p \leq 0,05$  értékben határoztuk meg.



## Eredmények

### A vizsgált tavak fizikai és kémiai környezete

A vizsgált időszakban, 2006 februárja és 2010 márciusa között a Balaton Siófoki-medencéjében a vízhőmérséklet 0 és 28 °C között változott, átlagosan 14 °C volt. A pH 8,3 és 8,8 között, a vezetőképesség pedig 710 és 860  $\mu\text{S cm}^{-1}$  között változott. A  $K_d$  0,45 és 5,64  $\text{m}^{-1}$  között változott, átlagértéke 1,29  $\text{m}^{-1}$  volt (Függelék, 1. táblázat). A Keszthelyi-medencében a vízhőmérséklet 0 és 29 °C (átlag: 14,5 °C), a pH 8,1 és 8,7; a vezetőképesség 670 és 804  $\mu\text{S cm}^{-1}$ , a  $K_d$  pedig 0,54 és 6,01  $\text{m}^{-1}$  (átlag: 1,92  $\text{m}^{-1}$ ) közötti intervallumokat ölelt fel (Függelék, 1. táblázat). A frakcionált fotoszintézis mérés 2009 februárjában 0,1 °C hőmérsékleten történt, amikor a Siófoki-medencében a  $K_d$  1,8  $\text{m}^{-1}$ , a Keszthelyi-medencében pedig 1,6  $\text{m}^{-1}$  volt és jég nem fedte a tavat. 2009 júniusában a frakcionált fotoszintézis mérést 23°C-on végeztük, a  $K_d$  a Siófoki-medencében 0,85  $\text{m}^{-1}$ , a Keszthelyi-medencében 0,73  $\text{m}^{-1}$  volt. 2010 januárjában a frakcionált fotoszintézis mérés során a Siófoki-medencében a vízhőmérséklet 0,1 °C, a  $K_d$  1,08  $\text{m}^{-1}$  volt. A Keszthelyi-medencében 2010 februárjában a vízhőmérséklet 0,5 °C, a  $K_d$  1,52  $\text{m}^{-1}$  volt. Ebben az időszakban a tó be volt fagyva, és mindkét mintavételi helyen a jeget hótakaró borította, amely a PAR 60%-át tartotta vissza.

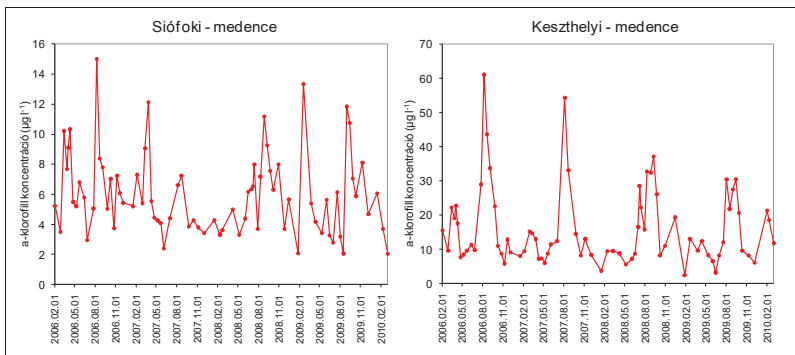
A Duna-Tisza közti szikes tavak közül a Búdös-székben 2006. július 27. és 2007. május 16. között a vízhőmérséklet 5,7 és 31,6 °C között változott (Függelék, 1. táblázat). A 2006-2007-es enyhe tél során a tavakon jégborítás nem alakult ki. A pH 9,1 és 9,8 közötti, a vezetőképesség 6700 és 19000  $\mu\text{S cm}^{-1}$  közötti intervallumot ölelt fel. A Secchi-átlátszóság 1 és 5 cm között változott, átlagosan 2 cm volt. A vízmélység 2007 májusában már csak 3 cm volt és nyárra a tó teljesen kiszáradt. A Kelemen-székben a vizsgált időszakban a vízhőmérséklet 7,3 és 31 °C között változott, átlagosan 15,3 °C volt. A pH 9,0 és 9,7 között, a vezetőképesség 6200 és 14000  $\mu\text{S cm}^{-1}$  között volt (Függelék, 1. táblázat). A Secchi-átlátszóság 1 - 4 cm között változott, átlagosan 2 cm volt. A vízmélység 2007 májusában 5 cm volt, nyáron a Böddi-székhez hasonlóan a Kelemen-szék is teljesen kiszáradt. A Zab-székben a vizsgált időszakban a vízhőmérséklet 4,5 és 31,1 °C között változott, átlagosan 13,7 °C volt. A pH 9,1 és 9,8 közötti, a vezetőképesség 6000 és 12000  $\mu\text{S cm}^{-1}$  közötti intervallumot ölelt fel. A Secchi-átlátszóság 2 - 5 cm között változott, átlagosan 3 cm volt (Függelék, 1. táblázat). A vízmélység 2007 májusában 12 cm volt, ugyanakkor a nyári időszakban ez a tó is teljesen kiszáradt.

A Fertőben 2004 áprilisa és októbere között a vízhőmérséklet 10 és 22 °C között változott. A tóban a különböző mintavételi helyek fizikai és kémiai paraméterei alapvetően hasonlóak voltak, egyedül a Bozi-csatorna mintavételi pontjai (6. és 7. pont) esetében mértünk alacsonyabb pH és vezetőképesség értékeket. A nyíltvízben és a belső tavakban a pH 8,4 és 9,3 között, a vezetőképesség 2200 és 3900  $\mu\text{S cm}^{-1}$  között volt. A Bozi-csatornában a pH 7,8 és 8,4 között, a vezetőképesség pedig 1000 és 1700  $\mu\text{S cm}^{-1}$  között változott (Függelék, 1. táblázat). A Secchi-átlátszóság a nyíltvízben 2,5 – 30 cm, a barna vizű belső tavakban 10 – 50 cm, a Bozi-csatornában pedig 10 – 100 cm között volt (Függelék, 1. táblázat). 2008. szeptember 22. és 2009. október 5. között a vízhőmérséklet a Fertő nyíltvizében (8. pont) 0,2 és 23,1 °C között változott, átlagosan 13,4 °C volt. A barna vizű Ruster Poschen-tóban (9. pont) a vízhőmérséklet 1,4 és 23,6 °C között változott, átlagosan 14,2 °C volt. A nyíltvízben a pH 8,3 – 9,3 között, a vezetőképesség 1990 és 2600  $\mu\text{S cm}^{-1}$  között volt. A Ruster Poschen-tóban a pH 7,8 – 8,5 között, a vezetőképesség 2000 és 3100  $\mu\text{S cm}^{-1}$  között változott (Függelék, 1. táblázat). A Secchi-átlátszóság a nyíltvízben alacsonyabb volt (3 – 60 cm), mint a Ruster Poschen-tóban (44 – 135 cm). A frakcionált fotoszintézis mérés során (2010. február 8.) a Fertőben a vízhőmérséklet 2 °C volt. A vertikális extinkciós koefficiens a nyíltvízben 2,02  $\text{m}^{-1}$ , a Ruster Poschen-tóban 1,98  $\text{m}^{-1}$  volt. Mindkét ponton a tavat jég borította, amely a fotoszintetikusan aktív sugárzás 62%-át visszatartotta.

### **A fitoplankton mennyiségi és minőségi viszonyai a vizsgált tavakban**

#### *A fitoplankton biomassa (a-klorofill) a Balatonban*

A vizsgált időszakban a Balaton Siófoki-medencéjében az a-klorofill koncentráció 2 és 15  $\mu\text{g l}^{-1}$  között (átlag: 5,9  $\mu\text{g l}^{-1}$ ), a Keszthelyi-medencében pedig 2,31 és 61,13  $\mu\text{g l}^{-1}$  között (átlag: 16  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) változott (5. ábra). A legalacsonyabb értékeket mindkét medencében a téli időszakban, a legmagasabbakat pedig nyáron mértük (5. ábra). Az a-klorofill koncentráció a Balatonban egy kisebb tavaszi és egy nagyobb nyári csúcsot mutatott (5. ábra). A tavaszi csúcs idején mindkét medencében kovamoszatok (elsősorban *Cyclotella* spp.) voltak jelen nagyobb mennyiségben. A nyári csúcs a Keszthelyi-medencében mind a négy év során a fonalas nitrogénkötő cianobaktériumok (*Cylindrospemopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya & Subba Raju, *Aphanizomenon* spp.) elszaporodásának volt köszönhető, míg a Siófoki-medencében ezek az algák kisebb mennyiségben voltak jelen, és a kovamoszatokkal együtt alkották a fitoplankton biomassájának jelentős hányadát.



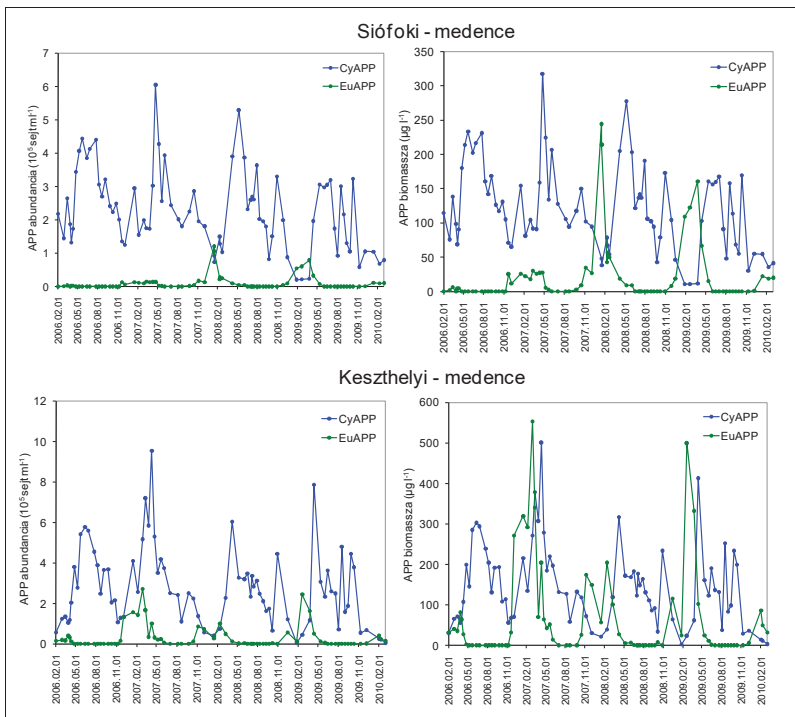
5. ábra Az a-klorofill koncentráció változása a Balaton Siófoki- és Keszthelyi-medencéjében 2006. február 2. és 2010. március 3. között.

A frakcionált fotszintézis mérés során 2009 februárjában a Siófoki-medencében a teljes vízmintában az a-klorofill koncentráció  $13,34 \mu\text{g l}^{-1}$ , a Keszthelyi-medencében  $13 \mu\text{g l}^{-1}$  volt. A  $3 \mu\text{m}$ -es filteren átszűrt vízmintában az a-klorofill koncentráció a Siófoki-medencében  $5,98 \mu\text{g l}^{-1}$ , a Keszthelyi-medencében  $4,24 \mu\text{g l}^{-1}$  volt. A Siófoki-medencében a pikoplankton biomasszájának a-klorofill tartalma (2,72%) magasabb volt, mint a teljes fitoplanktoné (0,81%). A Keszthelyi medencében ezt a különbséget nem figyeltük meg, a biomassa a-klorofill tartalma mindkét frakcióban 1% volt. A nyári mérés során 2009 júniusában a Siófoki-medencében a teljes vízmintában az a-klorofill koncentráció  $3,24 \mu\text{g l}^{-1}$ , a Keszthelyi-medencében  $3,11 \mu\text{g l}^{-1}$  volt. A  $3 \mu\text{m}$ -es filteren átszűrt vízmintában az a-klorofill koncentráció a Siófoki-medencében  $0,96 \mu\text{g l}^{-1}$ , a Keszthelyi-medencében  $1,39 \mu\text{g l}^{-1}$  volt. A teljes fitoplankton a-klorofill tartalma a Siófoki- és a Keszthelyi-medencében is alacsonyabb volt (0,2 és 0,35%), mint a pikoplanktoné (0,9 és 1,2%). 2010 januárjában a Siófoki-medencében a teljes vízminta a-klorofill koncentrációja  $6,04 \mu\text{g l}^{-1}$ , a  $3 \mu\text{m}$ -es filteren átszűrté  $2,62 \mu\text{g l}^{-1}$  volt. A Keszthelyi-medencében 2010 februárjában a teljes vízminta a-klorofill koncentrációja  $21,35 \mu\text{g l}^{-1}$ , a  $3 \mu\text{m}$ -es filteren átszűrt vízmintáé  $2,43 \mu\text{g l}^{-1}$  volt. A teljes fitoplankton a-klorofill tartalma a Siófoki- és a Keszthelyi-medencében a nyári mérésekhez hasonlóan alacsonyabb volt (0,95 és 1,27%), mint a pikoplanktoné (6,7 és 3,9%). Ebben az időszakban a Keszthelyi-medencében egy kisebb, tél végi algacsúcsot figyeltünk meg, amely *Cryptomonas* és *Rhodomonas* fajok elszaporodásának volt köszönhető.

### *A pikofitoplankton szezonális dinamikája a Balatonban*

A Balaton Siófoki- és Keszthelyi-medencéjében az autotróf pikoplankton szervezetek mindhárom típusát (fikoeritrin és fikocianin pigmentdominanciájú pikocianobaktériumok valamint pikoeukarióta algák) megfigyeltük, emellett magányos és kolóniás pikocianobaktériumokat és pikoeukariótákat egyaránt találtunk. A Siófoki-medencében a pikocianobaktériumok a teljes időszakban jelen voltak, abundanciájuk  $0,2$  és  $6,1 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  között változott, átlagosan  $2,3 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  volt. Biomasszájuk  $11$  és  $318 \mu\text{g l}^{-1}$  között volt, átlagosan mintegy  $120 \mu\text{g l}^{-1}$  biomassa értékek adódtak (6. ábra). A legalacsonyabb abundancia és biomassa értékeket a téli időszakban kaptuk, mennyiségük tavasszal növekedni kezdett, majd egy nyári maximum után ősszel újra csökkent (6. ábra). Kolóniás pikocianobaktériumokat elsősorban a nyári időszakban figyeltünk meg, ezek abundanciája  $0$  és  $3,4 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  között változott (átlagosan  $0,6 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  volt). A Siófoki-medencében a pikocianobaktériumok többsége fikoeritrin pigment dominanciát mutatott, a fikocianin és fikoeritrin pigment dominanciájú pikocianobaktériumok aránya átlagosan  $0,33$  volt. A pikoeukarióta algák kizárólag a hidegebb (ősztől nyár elejéig tartó) időszakokban voltak megfigyelhetőek. Az első három évben (2006-2008) november elején jelentek meg, és egészen áprilismájusig megtalálhatóak voltak, míg a negyedik évben csak később, 2010 januárjában jelentek meg. A pikoeukarióták abundanciája  $0$  és  $1,2 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  között változott, átlagosan  $0,1 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  volt. Abundancia maximumukat február-március hónapban érték el. Kolóniás formákat is megfigyeltünk, de ezek abundanciája alacsony volt ( $0$  és  $0,2 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$ ). A pikoeukarióta algák biomasszája  $0$  és  $245 \mu\text{g l}^{-1}$  között változott, átlagosan  $19 \mu\text{g l}^{-1}$  volt (6. ábra).

A Keszthelyi-medencében a pikocianobaktériumok a Siófoki-medencéhez hasonlóan a teljes időszakban jelen voltak, abundanciájuk  $0,04$  és  $9,6 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  között változott, átlagosan  $2,8 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  volt (6. ábra). Biomasszájuk  $2$  és  $500 \mu\text{g l}^{-1}$  között volt, átlagosan ez mintegy  $144 \mu\text{g l}^{-1}$  értéket jelentett (6. ábra). A pikocianobaktériumok mennyisége a Keszthelyi-medencében a Siófoki-medencében megfigyelttel megegyező szezonális változást mutatott: téli minimum és nyári maximum abundancia és biomassa értékekkel (6. ábra).

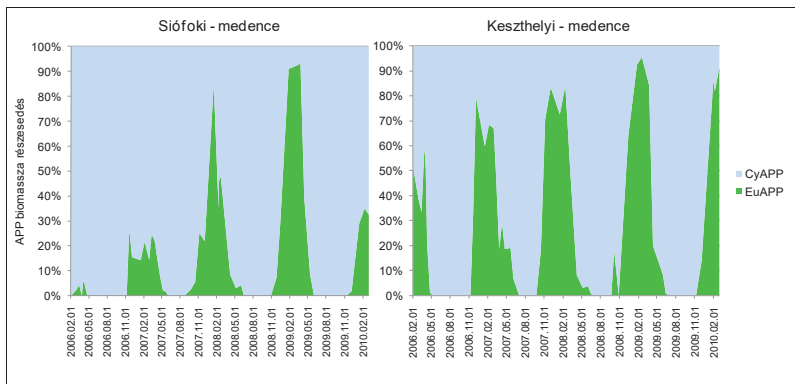


6. ábra A pikoeukarióták (EuAPP) és pikocianobaktériumok (CyAPP) abundanciájának és biomasszájának változása a Balaton Siófoki- és Keszthelyi-medencéjében 2006. február 2. és 2010. március 3. között.

Kolóniás pikocianobaktériumokat szintén elsősorban a nyári időszakban találtunk, ezek abundanciája 0 és  $2,7 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  között változott (átlagosan  $0,3 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  volt). A Keszthelyi-medencében a domináns pikocianobaktériumok fikocianin pigment dominanciát mutattak, a fikocianin és a fikoeritrin pigment dominanciájú pikocianobaktériumok aránya átlagosan 4,95 volt. A pikoeukarióta algák ebben a medencében is kizárólag a hidegebb időszakokban voltak megfigyelhetőek. A Keszthelyi-medencében a pikoeukarióta algák általában egy kicsivel előbb jelentek meg (2007-ben már októberben, 2009-ben pedig decemberben), mint a Siófoki-medencében, ugyanakkor a Keszthelyi-medencében is április-május végéig jelen voltak (6. ábra). A pikoeukarióták abundanciája 0 és  $2,7 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  között változott, átlagosan  $0,3 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  volt. Abundancia maximumukat mind a négy év során februárban érték el. Kolóniás formákat is

megfigyeltünk, de ezek abundanciája szintén alacsony volt ( $0$  és  $0,26 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$ ). A pikoeukarióta algák biomasszája  $0$  és  $553 \mu\text{g l}^{-1}$  között változott, átlagosan  $60 \mu\text{g l}^{-1}$  volt (6. ábra).

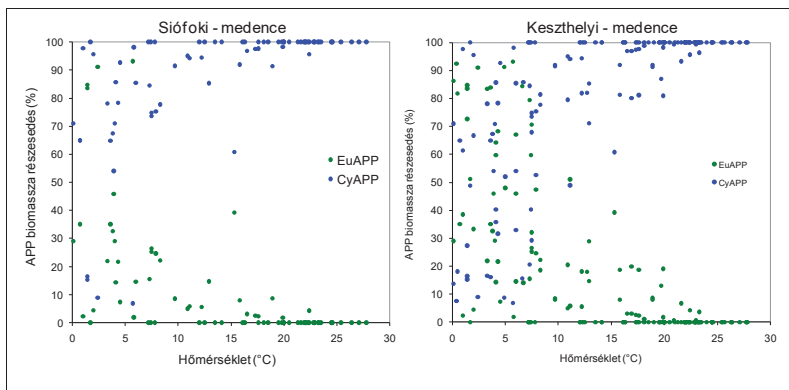
A pikocianobaktériumok és pikoeukarióták részesedése a teljes pikoplankton biomasszájából mind a Siófoki-, mind a Keszthelyi-medencében jellegzetes évszakos dinamikát mutatott (7. ábra). A nyári időszakban a pikocianobaktériumok domináltak, részesedésük ekkor 100%-os volt. A pikoeukarióták részesedése a Siófoki-medencében  $0$  és  $93\%$  között, a Keszthelyi-medencében  $0$  és  $95,5\%$  között volt (7. ábra). A legmagasabb pikoeukarióta részesedés értékeket mindkét medencében februárban tapasztaltuk (7. ábra). A pikocianobaktériumok részesedése a teljes pikoplankton biomasszából az emelkedő hőmérséklettel növekvő tendenciát mutatott, és  $10 \text{ }^\circ\text{C}$  felett dominánssá váltak a piko frakción belül (8. ábra). A pikoeukarióta algák  $10 \text{ }^\circ\text{C}$  alatt domináltak (8. ábra).



7. ábra A pikoeukarióták (EuAPP) és pikocianobaktériumok (CyAPP) részesedése a pikoplankton biomasszájából a Balaton Siófoki- és Keszthelyi-medencéjében 2006. február 2. és 2010. március 3. között.

A frakcionált fotszintézis mérés során 2009 februárjában a Siófoki-medencében a pikoeukarióta algák domináltak az autotróf pikoplanktonon belül. A pikocianobaktériumok abundanciája  $0,2 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  (biomassza:  $11 \mu\text{g l}^{-1}$ ), a pikoeukarióták abundanciája  $0,6 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  (biomassza:  $122 \mu\text{g l}^{-1}$ ) volt (6. ábra). A pikoeukarióták részesedése a pikoplankton biomasszából  $91,7\%$  volt (7. ábra). A Keszthelyi-medencében szintén a pikoeukarióta algák domináltak, abundanciájuk  $2,5 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  (biomassza:  $500 \mu\text{g l}^{-1}$ ) volt. A pikocianobaktériumok abundanciája  $0,45 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$ , biomasszájuk  $23 \mu\text{g l}^{-1}$

volt (6. ábra). A pikoekarióták részeseése a pikoplankton biomasszából 95,5% volt (7. ábra).



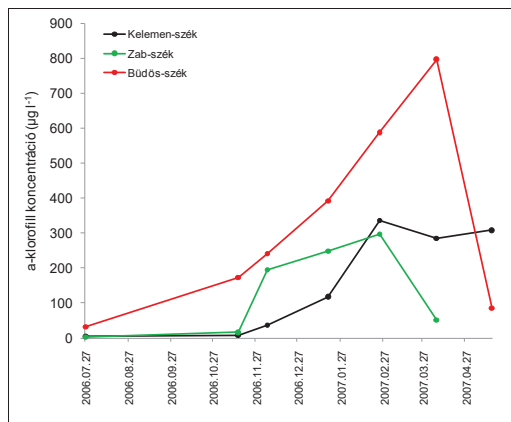
8. ábra A pikoekarióták (EuAPP) és pikocianobaktériumok (CyAPP) részeseése a teljes pikoplankton biomasszájából a vízhőmérséklet függvényében a Balaton Siófoki- és Keszthelyi-medencéjében 2006. február 2. és 2010. március 3. között.

A nyári mérés során 2009 júniusában csak pikocianobaktériumokat figyeltünk meg, ezek abundanciája a Siófoki-medencében  $3 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  (biomassza:  $160 \mu\text{g l}^{-1}$ ), a Keszthelyi-medencében  $3,6 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  (biomassza:  $190 \mu\text{g l}^{-1}$ ) volt (6. ábra). 2010 januárjában a Siófoki-medencében pikoekarióta algák csak kis mennyiségben (abundancia:  $0,1 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$ , biomassza:  $22 \mu\text{g l}^{-1}$ ) voltak jelen, a pikocianobaktériumok abundanciája  $1 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  (biomassza:  $55 \mu\text{g l}^{-1}$ ) volt (6. ábra). A pikocianobaktériumok alkották a pikoplankton biomassza 71%-át (7. ábra). A Keszthelyi-medencében 2010 februárjában a pikocianobaktériumok abundanciája  $0,26 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  (biomassza:  $14 \mu\text{g l}^{-1}$ ), a pikoekarióták abundanciája  $0,4 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  (biomassza:  $86 \mu\text{g l}^{-1}$ ) volt (6. ábra). A pikoekarióta algák a pikoplankton biomasszájának 86%-át alkották (7. ábra).

#### *A fitoplankton biomassza (a-klorofil) a Duna-Tisza közi szikes tavakban*

2006 júliusában az a-klorofil koncentráció a Büdös-székben  $31 \mu\text{g l}^{-1}$ , a Kelemen-székben  $5 \mu\text{g l}^{-1}$ , a Zab-székben pedig  $2 \mu\text{g l}^{-1}$  volt (9. ábra). A vízhőmérséklet csökkenés ellenére ősszel az a-klorofil koncentráció növekedni kezdett és egy téli alga tömegproduktiót

figyeltünk meg mindhárom vizsgált tó esetében. 2007 elején (január-február) az a-klorofill koncentráció a Büdös-székben 390-590  $\mu\text{g l}^{-1}$  között, a Kelemen-székben 340-290  $\mu\text{g l}^{-1}$  között, a Zab-székben pedig 200-250  $\mu\text{g l}^{-1}$  között változott. A tavasz közeledtével a melegedő vízzel az a-klorofill koncentráció tovább növekedett a Büdös-székben és a Zab-székben (300  $\mu\text{g l}^{-1}$  maradt a Kelemen-székben) 2007 áprilisában elérve maximum értékét, amely 797  $\mu\text{g l}^{-1}$  volt a Büdös-székben és 300  $\mu\text{g l}^{-1}$  a Zab-székben (9. ábra). 2007 májusában mindhárom tó esetén az algák mennyisége csökkent (85  $\mu\text{g l}^{-1}$  volt a Büdös-székben, 97  $\mu\text{g l}^{-1}$  a Kelemen-székben és 50  $\mu\text{g l}^{-1}$  a Zab-székben).

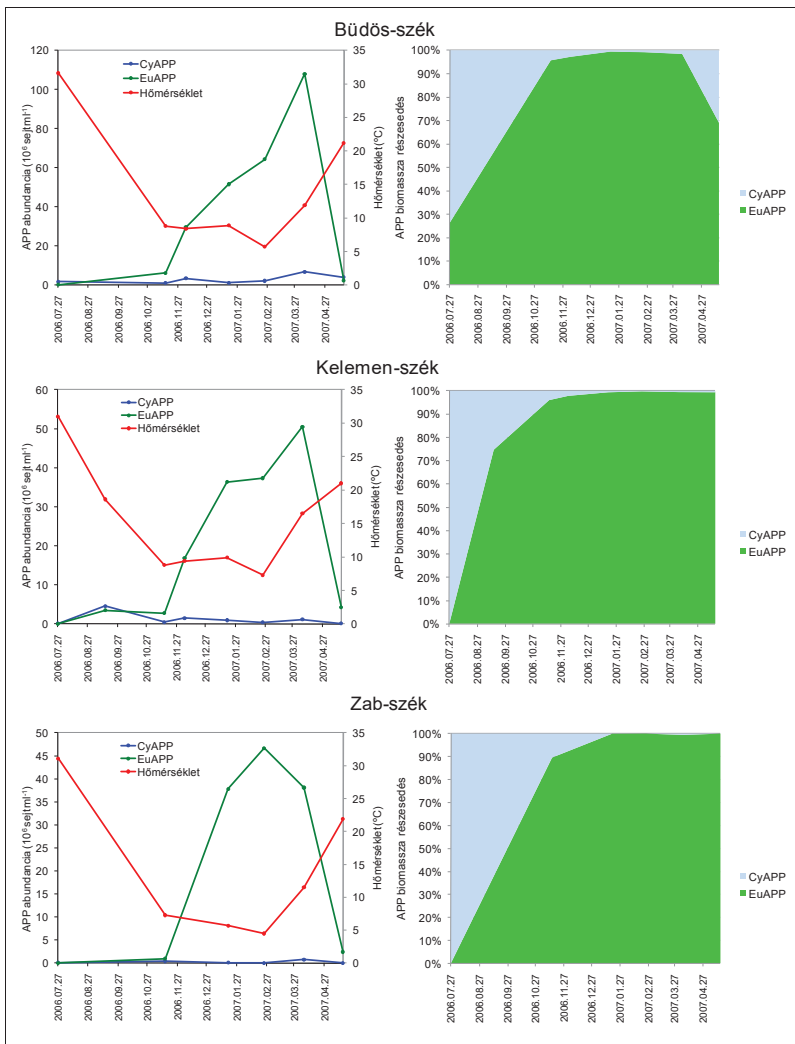


9. ábra Az a-klorofill koncentráció változása a Büdös-székben, a Kelemen-székben és Zab-székben 2006. július 27. és 2007. május 16. között.

#### *A pikofitoplankton szezonális dinamikája a Duna-Tisza közi szikes tavakban*

A vizsgált időszakban a tavak fitoplanktonját kizárólag magányos, fikocianin pigment dominanciájú pikocianobaktériumok és szintén magányos pikoeukarióta algák alkották (nagyobb méretű algákat nem figyeltünk meg). Szignifikáns pozitív összefüggést találtunk az a-klorofill koncentráció és a pikoalgák abundanciája, valamint biomassája között ( $r^2=0,93$ ;  $p<0,05$ ). A pikoplankton biomassza a-klorofill tartalma átlagosan 1,19% volt. A pikocianobaktériumok abundanciája a Büdös-székben  $1,1 \times 10^6$  és  $6,7 \times 10^6$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  között, biomassájuk 0,56 és 3,52  $\text{mg l}^{-1}$  között változott. A pikoeukarióták abundanciája  $0,15 \times 10^6$  és  $108 \times 10^6$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  között változott, biomassájuk 0,32 és 219  $\text{mg l}^{-1}$  között volt (10. ábra).





10. ábra A pikoeukarióták (EuAPP) és a pikocianobaktériumok (CyAPP) abundanciájának és a pikoplankton biomaszájából való részesedésének változása, valamint a vízhőmérséklet a vizsgált Duna-Tisza közti szikes tavakban 2006 júliusa és 2007 májusa között.

A Kelemen-székben a pikocianobaktériumok abundanciája  $0,1 \times 10^6$  és  $4,6 \times 10^6$  sejt  $\text{ml}^{-1}$ , biomasszájuk  $0,06$  és  $2,4 \text{ mg l}^{-1}$  között változott. A pikoeukarióták abundanciája  $0$  és  $50 \times 10^6$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  között változott, biomasszájuk  $0$  és  $102 \text{ mg l}^{-1}$  között volt (10. ábra). A Zab-székben a pikocianobaktériumok abundanciája  $0$  és  $0,8 \times 10^6$  sejt  $\text{ml}^{-1}$ , biomasszájuk  $0$  és  $0,41 \text{ mg l}^{-1}$  között volt. A pikoeukarióták abundanciája  $0$  és  $47 \times 10^6$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  között, biomasszájuk pedig  $0$  és  $94,6 \text{ mg l}^{-1}$  között változott (10. ábra). 2006 júliusában pikocianobaktériumok domináltak mindhárom tó esetében, majd a hőmérséklet csökkenésével a pikoeukarióta algák lassan átvették a pikocianobaktériumok helyét és dominánsak maradtak az egész téli-tavaszi időszakban (10. ábra). 2007 májusában a Büdös-székben a pikocianobaktériumok újra megjelentek, míg a másik két tó esetében a pikoeukarióták megőrizték kizárólagos dominanciájukat a vizsgált időszakban (10. ábra).

#### *A fitoplankton biomassa (a-klorofill) a Fertő különböző területein (2004)*

A Fertőben az a-klorofill koncentráció  $3$  és  $59 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$  között változott (8. táblázat). A maximum értéket a Bozi-csatornában mértük 2004 áprilisában. A nyíltvíz (1. és 2. pont; a-klorofill koncentráció átlagosan  $16 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$ ) és a belső tavak (3. 4. és 5. pont; a-klorofill koncentráció átlagosan  $11 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$ ) egyaránt mezotrófnak bizonyultak, csakúgy, mint a Bozi-csatorna (6. és 7. pont), ahol a kiugróan magas a-klorofill koncentráció ( $59 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$ ) a nádszálak felületéről lesodródó epifitikus kovamoszatoknak volt köszönhető. A nyíltvízben a legmagasabb a-klorofill koncentráció értékeket mindkét mintavételi ponton 2004 áprilisában mértük, ezt követően áprilistól októberig a fitoplankton biomassa folyamatosan csökkent (8. táblázat). A belső tavakban ezzel szemben a nyári időszakban magasabb a-klorofill koncentráció értékeket mértünk, mint a tavaszi és őszi időszakban (8. táblázat). A nano- és mikrop plankton a nyíltvízben elsősorban meroplanktonikus kovamoszatok (főleg *Campylodiscus clypeus* Ehrenberg) alkották. A belső tavakban a meroplanktonikus kovamoszatok mellett jelentősebb mennyiségben Cryptophyta (*Rhodomonas* sp., *Cryptomonas* sp.) és Dinophyta (*Peridinium* sp.) fajok is megtalálhatók voltak. A Bozi-csatornában az epifitikus kovamoszatok (*Diatoma* sp. és *Fragilaria* sp.) mellett a zöldalgák (*Carteria* sp. és bentikus *Spyrogyra* sp.) voltak nagyobb mennyiségben.

8. táblázat Az a-klorofill koncentráció változása a Fertő különböző mintavételi helyein 2004 áprilisától októberig.

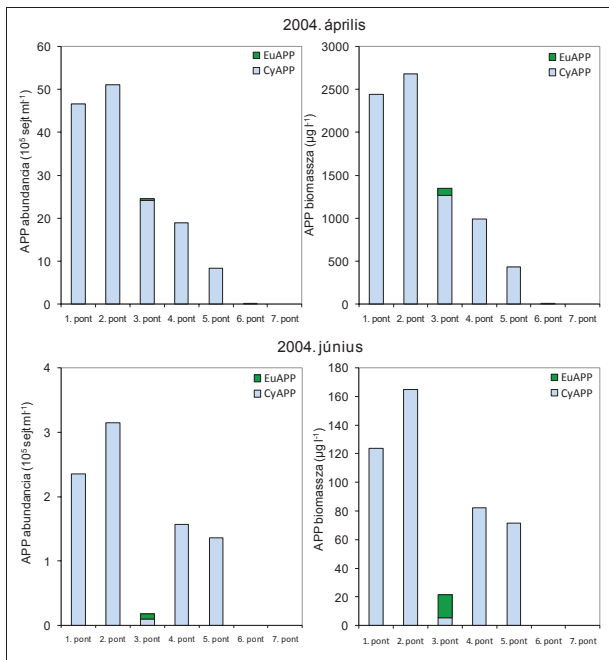
Hónap	a-klorofill koncentráció ( $\mu\text{g l}^{-1}$ )						
	1. pont	2. pont	3. pont	4. pont	5. pont	6. pont	7. pont
április	31	26	15	10	10	7	59
június	21	12	18	7	10	8	14
augusztus	11	17	-	12	13	-	-
október	3	7	6	11	8	6	9

*A pikofitoplankton szervezetek mennyisége a Fertő különböző területein (2004)*

A Fertőben az autotróf pikoplankton szervezetek két típusát figyeltük meg: fikocianin pigment dominanciájú pikocianobaktériumokat és pikoeukarióta algákat. Fikoeitrin pigment dominanciájú pikocianobaktériumok nem fordultak elő. A pikoeukarióta algák mind magányosak voltak, a pikocianobaktériumok között magányos és kolóniás formákat egyaránt megfigyeltünk. A tó nyíltvizében pikoeukarióta algákat nem találtunk, a pikocianobaktériumok abundanciája a vizsgált időszakban az 1. ponton 2 és  $51 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  (biomassza: 123 - 2680  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) között változott, átlagosan  $15 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  (biomassza: 800  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) volt (11-12. ábra). A Fertőrákosi-öbölben (2. pont) a pikocianobaktériumok abundanciája 2 és  $47 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  (biomassza: 123 - 2444  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) között változott, átlagosan  $14,6 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  (biomassza: 763  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) volt. Mindkét nyíltvízi ponton a legmagasabb abundancia értékeket áprilisban tapasztaltuk, nyáron abundanciájuk alacsonyabb volt ( $2,3 - 4,2 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$ ), majd októberben ismét valamivel magasabb abundancia értékeket kaptunk ( $4,4 - 4,9 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$ ). A kolóniás formák aránya az 1. ponton átlagosan 39%, a Fertőrákosi-öbölben átlagosan 33% volt.

A belső tavakban a pikocianobaktériumok mellett pikoeukarióta algákat is megfigyeltünk. A Herlakni-tóban (3. pont) pikoeukarióta algák áprilisban és júniusban voltak, abundanciájuk áprilisban  $4,2 \times 10^4$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  (biomassza: 85  $\mu\text{g l}^{-1}$ ), júniusban pedig  $0,8 \times 10^4$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  (biomassza: 16  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) volt (11. ábra). A pikocianobaktériumok abundanciája 0,1 és  $24 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  (biomassza: 5 - 1263  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) között változott, átlagosan  $11,6 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  (biomassza: 610  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) volt. A legalacsonyabb abundancia értéket júniusban, a legmagasabbat pedig a nyíltvízhez hasonlóan áprilisban kaptuk. A pikocianobaktériumok mintegy 11%-a bizonyult kolóniásnak. A pikoeukarióta algák

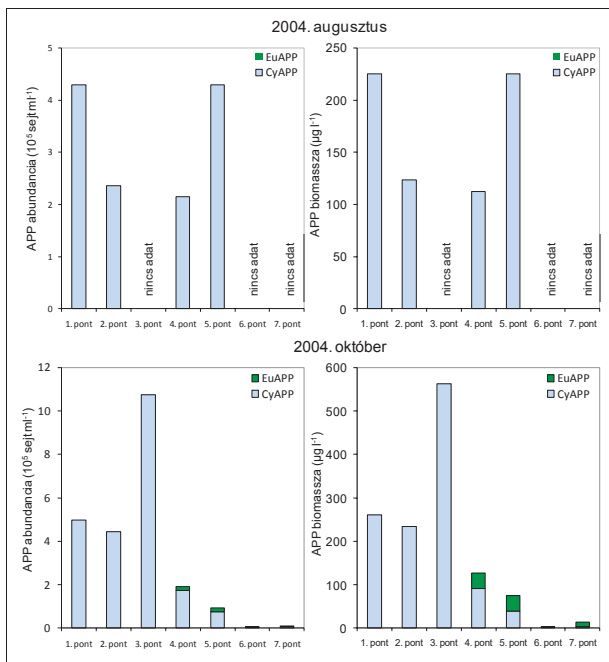
részesedése a pikoplankton biomasszából áprilisban 6,3%, júniusban pedig 74% volt (11-12. ábra).



11. ábra A pikoeukarióták (EuAPP) és pikocianobaktériumok (CyAPP) abundanciája és biomasszája a Fertő különböző mintavételi pontjain 2004. áprilisban és júniusban.

A Kis Herlakni-tóban (4. pont) pikoeukarióta algákat csak októberben találtunk, abundanciájuk  $1,7 \times 10^4$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  (biomassza:  $35,4 \mu\text{g l}^{-1}$ ) volt (12. ábra). A pikocianobaktériumok abundanciája  $1,6$  és  $18,9 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  (biomassza:  $82 - 993 \mu\text{g l}^{-1}$ ) között változott, átlagosan  $6 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  (biomassza:  $319 \mu\text{g l}^{-1}$ ) volt. A legmagasabb abundancia értékek itt is áprilisban voltak (11-12. ábra). A pikocianobaktériumokon belül a kolóniás formák aránya átlagosan 41% volt. A pikoeukarióták részesedése a pikoplankton biomasszából 2004 októberében 28% volt (11-12. ábra). A Hidegségi-tóban (5. pont) pikoeukarióta algákat a Kis Herlakni-tóhoz hasonlóan csak októberben találtunk, mennyiségük a két tóban azonos (abundancia:  $1,7 \times 10^4$  sejt  $\text{ml}^{-1}$ ; biomassza:  $35,4 \mu\text{g l}^{-1}$ ) volt (12. ábra). A pikocianobaktériumok abundanciája  $0,7$  és  $8,3 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  (biomassza:  $39 - 435 \mu\text{g l}^{-1}$ ) között változott, átlagosan  $3,7 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  (biomassza:  $192$

$\mu\text{g l}^{-1}$ ) volt. A legmagasabb abundancia értéket itt is áprilisban tapasztaltuk (11-12. ábra). A pikocianobaktériumokon belül a kolóniás formák aránya átlagosan 34% volt. A pikoekarióták részesedése a pikoplankton biomaszából 2004 októberében 47% volt (12. ábra).

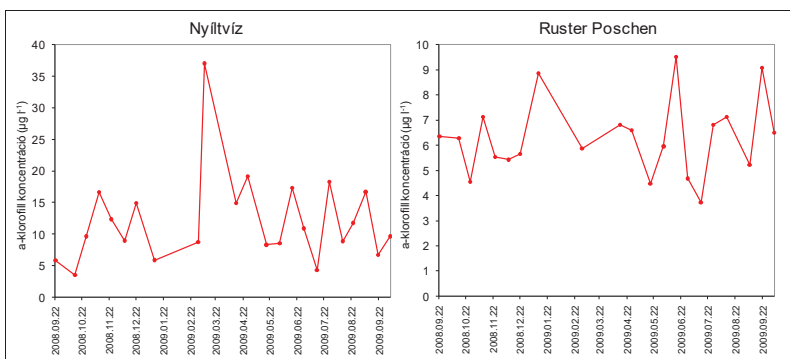


12. ábra A pikoekarióták (EuAPP) és pikocianobaktériumok (CyAPP) abundanciája és biomaszája a Fertő különböző mintavételi pontjain 2004. augusztusban és októberben.

A Bozi-csatornában (6. és 7. pont) a pikoalgák mennyisége igen alacsony volt. Pikoekarióta algákat 2004 októberében mindkét mintavételi ponton megfigyeltünk, abundanciájuk a 6. ponton  $1,3 \times 10^3 \text{ sejt ml}^{-1}$  (biomassza:  $2,65 \mu\text{g l}^{-1}$ ), a 7. ponton  $5,2 \times 10^3 \text{ sejt ml}^{-1}$  (biomassza:  $10,6 \mu\text{g l}^{-1}$ ) volt. Pikocianobaktériumokat a 6. ponton áprilisban (abundancia:  $8,7 \times 10^3 \text{ sejt ml}^{-1}$ ; biomassza:  $4,6 \mu\text{g l}^{-1}$ ) és októberben (abundancia:  $2,6 \times 10^3 \text{ sejt ml}^{-1}$ ; biomassza:  $1,3 \mu\text{g l}^{-1}$ ) figyeltünk meg; a 7. ponton csak októberben (abundancia:  $5,2 \times 10^3 \text{ sejt ml}^{-1}$ ; biomassza:  $2,7 \mu\text{g l}^{-1}$ ) fordultak elő (11-12. ábra). Kolóniás pikocianobaktériumokat egyáltalán nem találtunk. A pikoekarióták részesedése a pikoplankton biomaszából a 6. ponton 66%, a 7. ponton 79% volt (11-12. ábra).

### A fitoplankton biomassza (a-klorofill) a Fertőben (2008-2009)

A Fertő nyíltvizében az a-klorofill koncentráció 3,5 és 37  $\mu\text{g l}^{-1}$  között változott, átlagosan 12  $\mu\text{g l}^{-1}$  volt (13. ábra). A nyíltvízben a legmagasabb a-klorofill értéket 2009 márciusában mértük. A Ruster Poschen-tóban az a-klorofill koncentráció értéke kisebb mértékben (3,73 és 9,51  $\mu\text{g l}^{-1}$  között) változott, mint a nyíltvízben, átlagértéke 6,3  $\mu\text{g l}^{-1}$  volt (13. ábra). A nyíltvízben a nano- és mikroplanktont elsősorban meroplanktonikus kovamoszatok (főleg *Ca. clypeus*), planktonikus kovamoszatok, *Rhodomonas minuta* Skuja, valamint zöldalgák (*Monoraphidium* spp., *Cosmarium* spp.) alkották. A Ruster Poschen-tóban Cryptophyta (*R. minuta*, *Cryptomonas* spp.), Haptophyta (*Chrysochromulina parva* Lackey), Euglenophyta és Chlorophyta (*Monoraphidium* spp., *Kirchneriella* sp.) fajok voltak az uralkodóak.

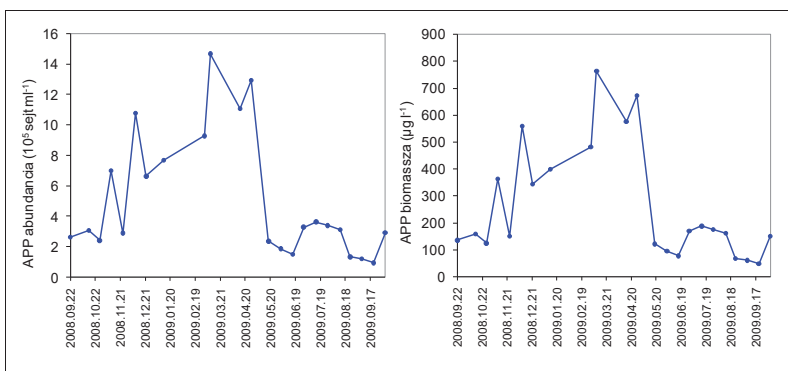


13. ábra Az a-klorofill koncentráció változása a Fertő nyíltvizében és egy barna vízű belső tavában (Ruster Poschen) 2008. szeptember 22. és 2009. október 5. között.

A frakcionált fotoszintézis mérés során 2010. február 8-án a nyíltvízben a teljes vízminta a-klorofill koncentrációja 4,49  $\mu\text{g l}^{-1}$ , a Ruster Poschen-tóban 7,13  $\mu\text{g l}^{-1}$  volt. A 3  $\mu\text{m}$ -es filteren átszűrt vízmintában az a-klorofill koncentráció a nyíltvízben 2,83  $\mu\text{g l}^{-1}$ , a Ruster Poschen-tóban 4,26  $\mu\text{g l}^{-1}$  volt. A teljes fitoplankton a-klorofill tartalma a nyíltvízben és a belső tóban is alacsonyabb volt (0,69 és 0,68%), mint a pikoplanktoné (5,5 és 10,5%).

### *A pikofitoplankton szezonális dinamikája a Fertőben (2008-2009)*

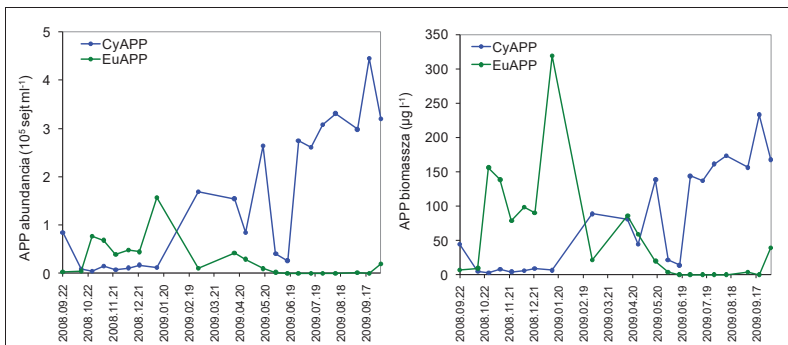
A Fertőben a 2004. évi vizsgálatokhoz hasonlóan fikoeritrines formákat nem, kizárólag pikoeukariótákat és fikocianin pigment dominanciájú pikocianobaktériumokat figyeltünk meg. Pikoeukarióta algákat a nyíltvíz területén 2008 szeptembere és 2009 októbere között sem találtunk, ellentétben a Ruster Poschen-tóval. A pikoeukarióta algák mind magányosak voltak, a pikocianobaktériumok között magányos és kolóniás formákat egyaránt találtunk. A tó nyíltvizében a pikocianobaktériumok abundanciája  $0,9$  és  $14,6 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  között változott, átlagosan  $5 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  volt (14. ábra). Biomassájuk  $48$  és  $762 \mu\text{g l}^{-1}$  között volt, átlagosan ez mintegy  $263 \mu\text{g l}^{-1}$  biomassa értéknek adódott (14. ábra).



14. ábra A pikocianobaktériumok abundanciájának és biomassájának változása a Fertő nyíltvizében 2008. szeptember 22. és 2009. október 5. között.

2008 szeptemberében a nyíltvízben a pikocianobaktériumok abundanciája  $2,6 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  volt, a tél közeledtével mennyiségük az előzőekben leírtaktól eltérően növekedni kezdett és egy márciusi abundancia maximumot ( $14,6 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$ ) tapasztaltunk (14. ábra). A pikocianobaktériumok mennyisége május közepén újra csökkenni kezdett, és relatíve alacsony ( $0,9 - 3,6 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$ ) maradt 2009 októberéig egy kisebb nyári csúcsot mutatva (14. ábra). Kolóniás pikocianobaktériumok az egész év során voltak, abundanciájuk átlagosan  $1,5 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  volt.

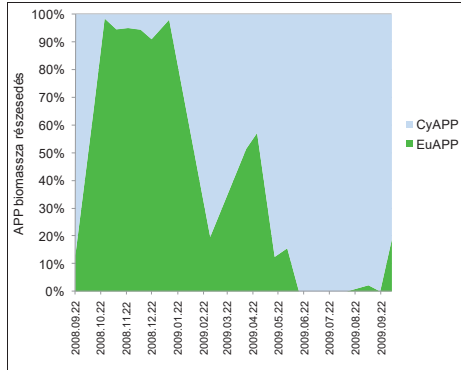
A Ruster Poschen-tóban a pikocianobaktériumok mellett pikoekarióta algákat is találtunk. A pikocianobaktériumok abundanciája  $0,1$  és  $4,5 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  között változott, átlagosan  $0,15 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  volt (15. ábra). Biomassájuk  $2,5$  és  $233 \mu\text{g l}^{-1}$  között volt, átlagosan ez mintegy  $78 \mu\text{g l}^{-1}$  biomassza értéknek adódott (15. ábra).



15. ábra A pikoekarióták (EuAPP) és a pikocianobaktériumok (CyAPP) abundanciájának és biomasszájának változása a Fertő belső tavában (Ruster Poschen) 2008. szeptember 22. és 2009. október 5. között.

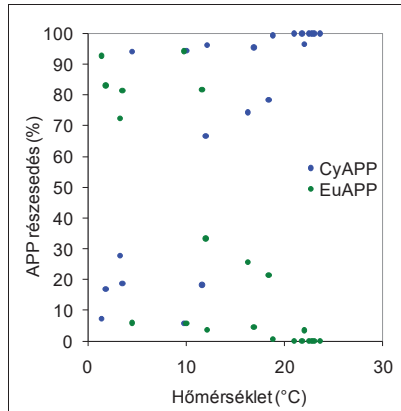
Kolóniás formák csak alkalmanként (2008 szeptemberében, 2009 márciusában és egy hosszabb időszakban: 2009 júniusától októberig) voltak, ezek átlagosan a pikocianobaktériumok mintegy 15%-át alkották. A pikocianobaktériumok mennyisége 2008 szeptemberétől 2009 januárjáig relatíve alacsony volt ( $0,1$ - $0,8 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$ ), majd mennyiségük egészen 2009 októberéig nőtt (15. ábra). Pikoekarióta algákat csak a hidegebb periódusban (2008 szeptemberétől 2009 májusáig) találtunk, ezek abundanciája  $0$  és  $1,6 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  között változott, átlagosan  $0,3 \times 10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  volt (15. ábra). A pikoekarióta algák biomasszája  $0$  és  $319 \mu\text{g l}^{-1}$  között változott, átlagértéke  $54 \mu\text{g l}^{-1}$  volt. A pikocianobaktériumok és pikoekarióták részesedése a teljes pikoplankton biomasszából a Balatonhoz és a Duna-Tisza közti szikes tavakhoz hasonló évszakos dinamikát mutatott. A nyári időszakban a pikocianobaktériumok domináltak, részesedésük ekkor 100%-os volt (16. ábra). A pikoekarióták részesedése a 2008 októbere és 2009 februárja között tartósan nagyon magas (91-98%) volt (16. ábra).





16. ábra A pikoekukarióták (EuAPP) és pikocianobaktériumok (CyAPP) részesedése a pikoplankton biomaszájából a Fertő belső tavában (Ruster Poschen) 2008. szeptember 22. és 2009. október 5. között.

A pikocianobaktériumok részesedése a teljes pikoplankton biomaszájából a hőmérséklettel nőtt, és mintegy 12 °C felett uralkodóvá váltak a piko frakción belül (17. ábra). A pikoekukarióta algák viselkedése ezzel ellentétes volt (17. ábra).



17. ábra A pikoekukarióták (EuAPP) és pikocianobaktériumok (CyAPP) részesedése a teljes pikoplankton biomaszájából a vízhőmérséklet függvényében Fertő belső tavában (Ruster Poschen) 2008. szeptember 22. és 2009. október 5. között.

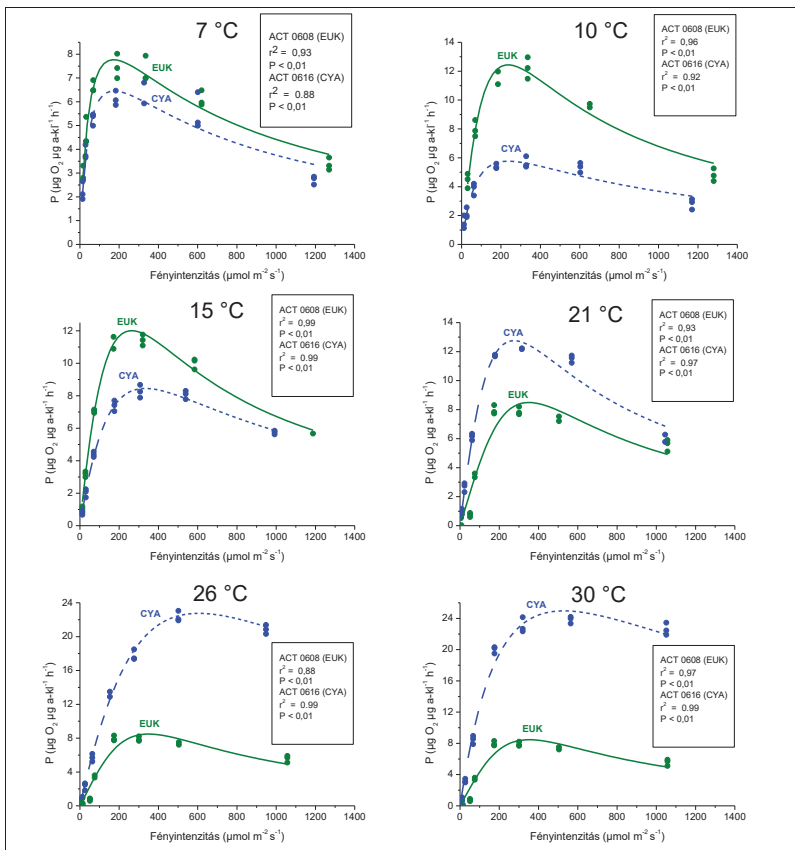
A frakcionált fotoszintézis mérés során 2010 februárjában a nyíltvízben csak pikocianobaktériumok voltak, melyek abundanciája  $41 \times 10^4$  sejt  $\text{ml}^{-1}$ , biomaszájuk 216

$\mu\text{g l}^{-1}$  volt. A Ruster Poschen-tóban a pikoeukarióták domináltak, abundanciájuk  $5,15 \times 10^4$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  (biomassa:  $106 \mu\text{g l}^{-1}$ ) volt. A pikocianobaktériumok abundanciája  $0,4 \times 10^4$  sejt  $\text{ml}^{-1}$ , biomasszája  $2,06 \mu\text{g l}^{-1}$  volt. A pikoeukarióták részesedése a pikoplankton biomasszából 99% volt.

### **Az izolált pikoalga törzsek fotoszintézisének fény- és hőmérséklet függése**

Az összes illesztett fotoszintézis-fényintenzitás görbe szignifikánsak bizonyult ( $p < 0,01$ ; 18. ábra). Az ACT 0608-as pikoeukarióta törzs fotoszintézisének fényfüggése jelentősen változott a hőmérséklettel. Alacsony hőmérsékleten (7, 10 és  $15 \text{ }^\circ\text{C}$ -on) nagyobb fotoszintézis értékeket mértünk, mint magasabb hőmérsékleten (18. ábra). Fénygátlást 7 és  $21 \text{ }^\circ\text{C}$  között észleltünk, míg 26 és  $30 \text{ }^\circ\text{C}$ -on telítési görbékét kaptunk (18. ábra). A maximális fotoszintetikus ráta értéke  $7 \text{ }^\circ\text{C}$ -on  $8,1 \mu\text{g O}_2 \mu\text{g a-kl}^{-1} \text{ h}^{-1}$  volt,  $10 \text{ }^\circ\text{C}$ -on nagyobb  $P_{\max}$  értéket kaptunk ( $12,4 \mu\text{g O}_2 \mu\text{g a-kl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ). A hőmérséklet további növelésével a maximális fotoszintetikus ráta értéke csökkent ( $21 - 30 \text{ }^\circ\text{C}$ :  $8,3 - 8,5 \mu\text{g O}_2 \mu\text{g a-kl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ). A fényteltési paraméter értéke  $7 \text{ }^\circ\text{C}$ -on  $32 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ sec}^{-1}$  volt (9. táblázat). A hőmérséklet növekedésével egy növekvő tendenciát figyeltünk meg,  $10 \text{ }^\circ\text{C}$ -on az  $I_k$   $79 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ sec}^{-1}$ ,  $15 \text{ }^\circ\text{C}$ -on már  $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ sec}^{-1}$  volt, 21 és  $30 \text{ }^\circ\text{C}$  között pedig 126 és  $191 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ sec}^{-1}$  között változott (9. táblázat). Az optimális fényintenzitás az  $I_k$ -hoz hasonlóan az alacsony hőmérséklettől a magasabb hőmérsékletig egy növekvő tendenciát mutatott:  $7 \text{ }^\circ\text{C}$ -on még  $168 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ sec}^{-1}$ ,  $30 \text{ }^\circ\text{C}$ -on már  $384 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ sec}^{-1}$  volt (9. táblázat). A fényhasznosítási koefficiens értéke a növekvő hőmérséklettel csökkent:  $7 \text{ }^\circ\text{C}$ -on  $0,24 (\mu\text{g O}_2 \mu\text{g a-kl}^{-1} \text{ h}^{-1})(\mu\text{mol m}^{-2} \text{ sec}^{-1})^{-1}$ ,  $30 \text{ }^\circ\text{C}$ -on  $0,06 (\mu\text{g O}_2 \mu\text{g a-kl}^{-1} \text{ h}^{-1})(\mu\text{mol m}^{-2} \text{ sec}^{-1})^{-1}$  volt (9. táblázat).

Az ACT 0616-os pikocianobaktérium törzs fotoszintézis-fényintenzitás görbéinek vizsgálata során a pikoeukarióta törzshöz képest ellentétes tendenciát figyeltünk meg: a fotoszintézis a hőmérséklet emelkedésével nőtt (18. ábra). Az eukarióta törzshöz hasonlóan 26 és  $30 \text{ }^\circ\text{C}$ -on telítési görbékét kaptunk, míg alacsonyabb hőmérsékleten fotoszintézisük fénygátlást mutatott (18. ábra).



18. ábra Az ACT 0608-as pikoeukarióta és ACT 0616-os pikocianobaktérium törzs fotoszintézis-fényintenzitás görbéje 7, 10, 15, 21, 26 és 30 °C-on (Eilers & Peeters modell, 1988).

A maximális fotoszintetikus ráta értéke 7 °C-on 6,5 μg O<sub>2</sub> μg a-kl<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> volt, 10 °C-on valamivel alacsonyabb P<sub>max</sub> értéket kaptunk (5,8 μg O<sub>2</sub> μg a-kl<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>), de a hőmérséklet további növelésével a maximális fotoszintetikus ráta értéke nagymértékben emelkedett, 30 °C-on kaptuk a maximális értéket, amely 25 μg O<sub>2</sub> μg a-kl<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> volt (9. táblázat). A fényteltési paraméter értéke 7 °C-on az eukariótáéval megegyező (33 μmol m<sup>-2</sup> sec<sup>-1</sup>) volt. A hőmérséklet növekedésével szintén egy növekvő tendenciát figyeltünk meg, az I<sub>k</sub> értéke 10 °C-on 55 μmol m<sup>-2</sup> sec<sup>-1</sup>, 15 és 21 °C-on közel azonos (111 és 114 μmol m<sup>-2</sup> sec<sup>-1</sup>), 26

°C-on pedig  $216 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$  volt.  $30 \text{ }^\circ\text{C}$ -on valamivel alacsonyabb  $I_k$  értéket ( $146 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ ) kaptunk (9. táblázat).

9. táblázat Az ACT 0608-as pikoeukarióta és az ACT 0616-os pikocianobaktérium törzs fotoszintézis-fényintenzitás görbéinek paraméterei  $7, 10, 15, 21, 26$  és  $30 \text{ }^\circ\text{C}$ -on (Eilers & Peeters modell, 1988).

<b>ACT 0608</b>				
Hőmérséklet	$P_{\max}$ ( $\mu\text{g O}_2 \mu\text{g a-kl}^{-1} \text{h}^{-1}$ )	$I_k$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ )	$I_{\text{opt}}$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ )	$\alpha$ ( $P_{\max}/I_k$ )
$7^\circ\text{C}$	8,1	32	168	0,24
$10^\circ\text{C}$	12,4	79	236	0,16
$15^\circ\text{C}$	12,0	100	263	0,12
$21^\circ\text{C}$	8,5	191	350	0,04
$26^\circ\text{C}$	8,3	126	330	0,07
$30^\circ\text{C}$	8,3	130	384	0,06

<b>ACT 0616</b>				
Hőmérséklet	$P_{\max}$ ( $\text{mg O}_2 \mu\text{g a-kl}^{-1} \text{h}^{-1}$ )	$I_k$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ )	$I_{\text{opt}}$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ )	$\alpha$ ( $P_{\max}/I_k$ )
$7^\circ\text{C}$	6,5	33	179	0,19
$10^\circ\text{C}$	5,8	55	238	0,10
$15^\circ\text{C}$	8,4	111	333	0,08
$21^\circ\text{C}$	12,8	114	274	0,11
$26^\circ\text{C}$	22,7	216	622	0,10
$30^\circ\text{C}$	25,0	146	528	0,17

Az optimális fényintenzitás az  $I_k$ -hoz hasonlóan az alacsony hőmérséklettől a magasabbak felé növekvő tendenciát mutatott, értéke  $7 \text{ }^\circ\text{C}$ -on  $179 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ ,  $30 \text{ }^\circ\text{C}$ -on  $528 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$  volt (9. táblázat). A fényhasznosítási koeficiens  $10$  és  $26 \text{ }^\circ\text{C}$  között  $0,08$  és  $0,11$  ( $\mu\text{g O}_2 \mu\text{g a-kl}^{-1} \text{h}^{-1}$ )( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ ) $^{-1}$  között változott. Ezen tartomány alatt és felett nagyobb értékeket [ $7 \text{ }^\circ\text{C}$ -on  $0,19$ ;  $30 \text{ }^\circ\text{C}$ -on  $0,17$  ( $\mu\text{g O}_2 \mu\text{g a-kl}^{-1} \text{h}^{-1}$ )( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ ) $^{-1}$ ] kaptunk (9. táblázat).

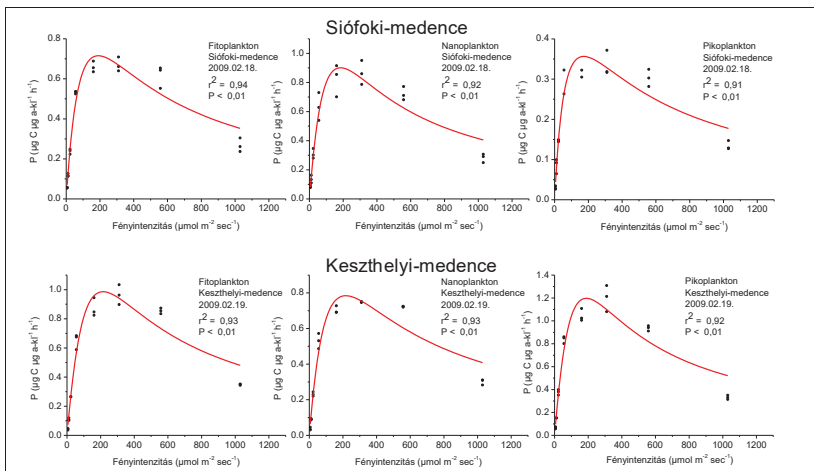
## Az autotróf pikoplankton részesezése a planktonikus elsődleges termelésből

### *A fotoszintézis fényintenzitás függése*

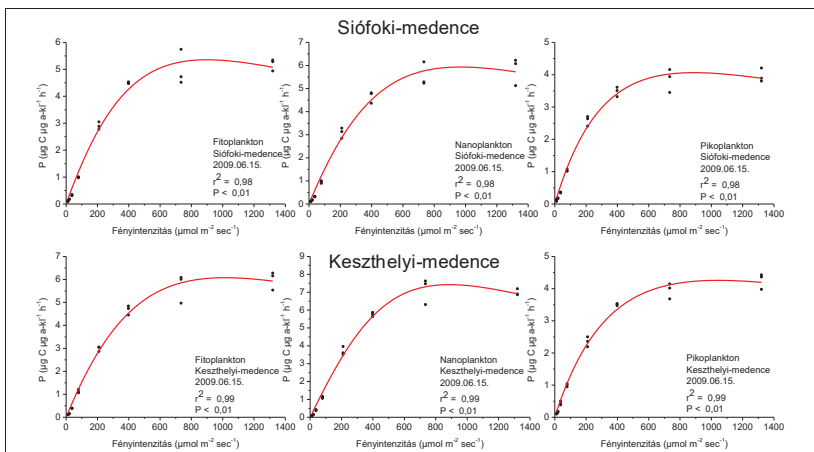
A frakcionált fotoszintézis mérés során alkalmazott módszer megbízhatónak bizonyult: a külön-külön mért nanoplankton és a pikoplankton frakciók egységnyi víztérfogatra vonatkoztatott fotoszintézisének összege 78-106%-a volt a szintén külön mért teljes fitoplankton fotoszintézisének. A 3 µm-es filter felületén a Balatonban a pikoalgák 20-40%-a, a Fertőben 50-70%-ka maradt fenn. Az összes illesztett fotoszintézis-fényintenzitás görbe szignifikáns volt ( $p < 0,01$ ; 19-22. ábra). A téli időszakban a fitoplankton, a nanoplankton és a pikoplankton fotoszintézise mind a Balaton, mind a Fertő esetében fénygátlást mutatott (19., 21. és 22. ábra), a nyári időszakban a Balatonban ezzel szemben telítési görbét kaptunk (20. ábra).

A Siófoki-medencében a teljes fitoplankton a-klorofillra vonatkoztatott maximális fotoszintetikus rátája 2009 és 2010 telén azonos ( $0,72 \mu\text{g C } \mu\text{g a-kl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) volt (19., 21. ábra; Függelék, 2. táblázat). Mindkét időpontban a nanoplankton  $P_{\text{max}}$  értéke magasabb volt, mint a pikoplanktoné (Függelék, 2. táblázat). A Keszthelyi-medencében 2009 februárjában a fitoplankton a-klorofillra vonatkoztatott maximális fotoszintetikus rátája  $0,99 \mu\text{g C } \mu\text{g a-kl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ , 2010 februárjában pedig  $0,63 \mu\text{g C } \mu\text{g a-kl}^{-1} \text{ h}^{-1}$  volt (19., 21. ábra; Függelék, 2. táblázat). A Siófoki-medencétől eltérően a Keszthelyi-medencében a pikoplankton  $P_{\text{max}}$  értéke haladta meg a nanoplanktonét (Függelék, 2. táblázat). 2009 nyarán a Balaton Siófoki-medencéjében a fitoplankton  $P_{\text{max}}$  értéke  $5,36 \mu\text{g C } \mu\text{g a-kl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ , a Keszthelyi-medencében  $6,08 \mu\text{g C } \mu\text{g a-kl}^{-1} \text{ h}^{-1}$  volt (20. ábra; Függelék, 2. táblázat). Mindkét medencében a nanoplankton  $P_{\text{max}}$  értéke magasabb volt, mint a pikoplanktoné (Függelék, 2. táblázat).

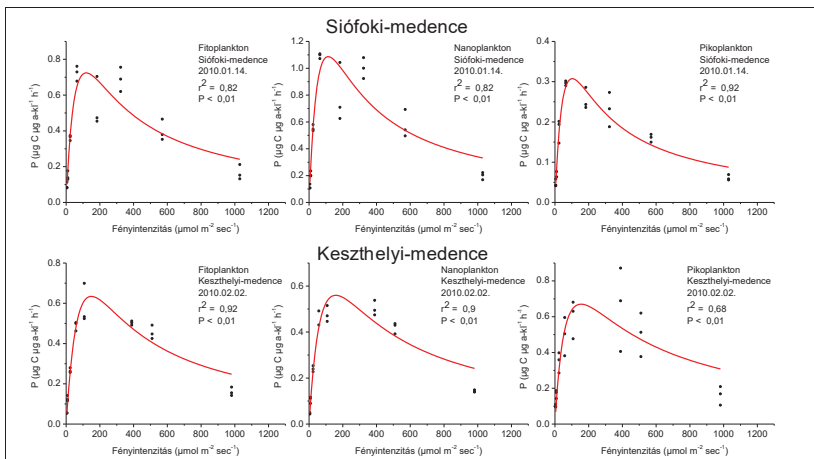
A Fertő nyíltvizében 2010 februárjában a fitoplankton a-klorofillra vonatkoztatott maximális fotoszintetikus rátája  $1,41 \mu\text{g C } \mu\text{g a-kl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ , a belső tóban  $0,58 \mu\text{g C } \mu\text{g a-kl}^{-1} \text{ h}^{-1}$  volt (22. ábra, Függelék 2. táblázat). A nanoplankton klorofillra vonatkoztatott  $P_{\text{max}}$  értéke mindkét mintavételi ponton meghaladta a pikoplanktonét (Függelék, 2. táblázat).



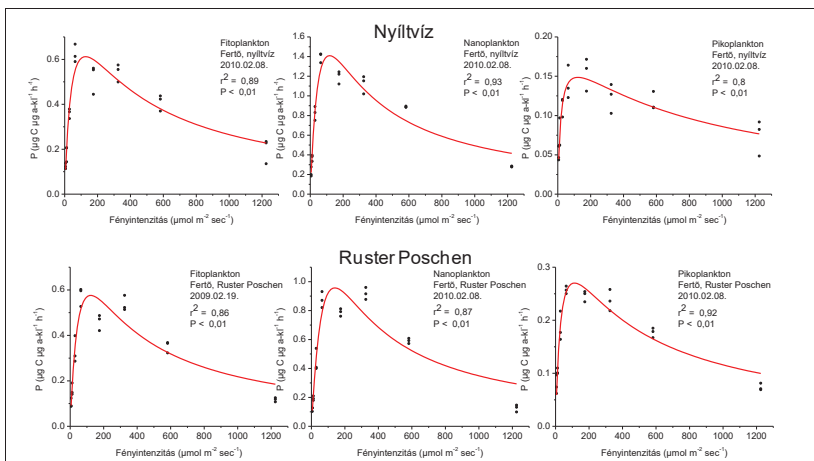
19. ábra A teljes fitoplankton, a nanoplankton és a pikoplankton a-klorofillra vonatkoztatott fotoszintézis-fényintenzitás görbéje a Balaton Siófoki- és Keszthelyi medencéjében 2009 telén.



20. ábra A teljes fitoplankton, a nanoplankton és a pikoplankton a-klorofillra vonatkoztatott fotoszintézis-fényintenzitás görbéje a Balaton Siófoki- és Keszthelyi medencéjében 2009 nyarán.



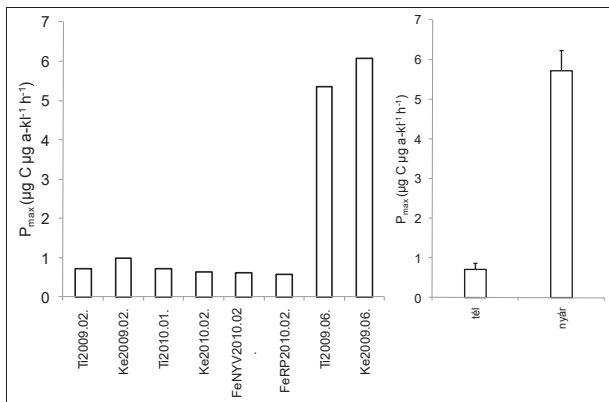
21. ábra A teljes fitoplankton, a nanoplankton és a pikoplankton a-klorofilla vonatkoztatott fotoszintézis-fényintenzitás görbéje a Balaton Siófoki- és Keszthelyi medencéjében 2010 telén.



22. ábra A teljes fitoplankton, a nanoplankton és a pikoplankton a-klorofilla vonatkoztatott fotoszintézis-fényintenzitás görbéje a Fertő nyíltvizében és belső tavában (Ruster Poschen) 2010 telén.

Az a-klorofilla vonatkoztatott fotoszintézis-fényintenzitás görbék paramétereinek tanulmányozása során a téli időszakban szignifikánsan alacsonyabb értékeket kaptunk,

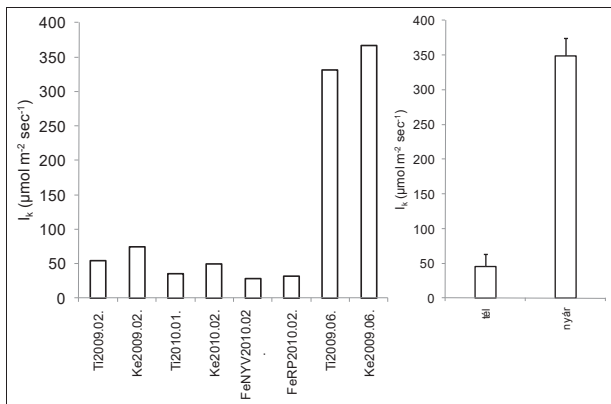
mint a nyári időszakban ( $p < 0,05$ ; 23. ábra). A teljes fitoplankton  $P_{\max}$  értéke télen átlagosan  $0,71 \mu\text{g C } \mu\text{g a-kl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ , míg a nyári időszakban  $6,08 \mu\text{g C } \mu\text{g a-kl}^{-1} \text{ h}^{-1}$  volt (23. ábra).



23. ábra A fitoplankton klorofillra vonatkoztatott maximális fotoszintetikus rátája ( $P_{\max}$ ) a Balaton Siófoki- (Ti) és Keszthelyi-medencéjében (Ke) illetve a Fertő nyíltvizében (FeNYV) és belső tavában (Ruster Poschen; FeRP) 2009-ben és 2010-ben, valamint a téli és a nyári  $P_{\max}$  értékek átlagai.

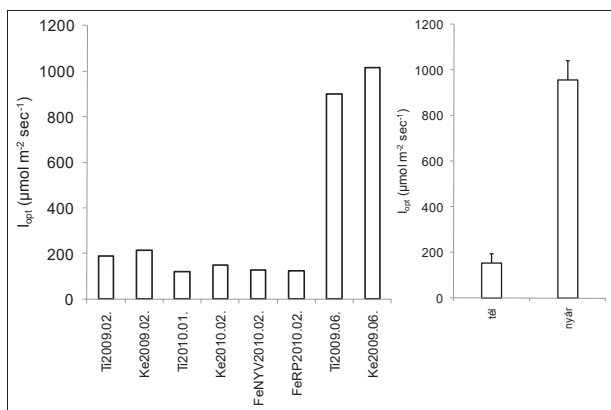
A fitoplankton, a nanoplankton és a pikoplankton fényteltési paraméterének összehasonlítása során a pikoplankton esetében általában alacsonyabb értékeket kaptunk. A Balaton Siófoki-medencéjében 2009 februárjában és júniusában a pikoplankton  $I_k$  értéke mintegy 30%-al volt kisebb, mint a nanoplanktoné (Függelék, 2. táblázat). Ugyanezt a különbséget figyeltük meg a Keszthelyi-medencében 2009 júniusában (Függelék, 2. táblázat). A Siófoki-medencében 2010 februárjában, valamint a Keszthelyi-medencében 2009 és 2010 februárjában a két frakció esetén közel azonos értékeket kaptunk (Függelék, 2. táblázat). A Fertőben a pikoplankton fényteltési paramétere kevesebb, mint a fele volt a nanoplanktonénak (Függelék, 2. táblázat). A teljes fitoplankton fényteltési paramétere ennek megfelelően általában a pikoplankton és a nanoplankton között volt (Függelék, 2. táblázat). A téli időszakban szignifikánsan alacsonyabb fényteltési paraméter értéket kaptunk, mint a nyári időszakban ( $p < 0,05$ ; 24. ábra). A teljes fitoplankton  $I_k$  értéke télen átlagosan  $45 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ sec}^{-1}$ , míg a nyári időszakban  $348 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ sec}^{-1}$  volt (24. ábra).





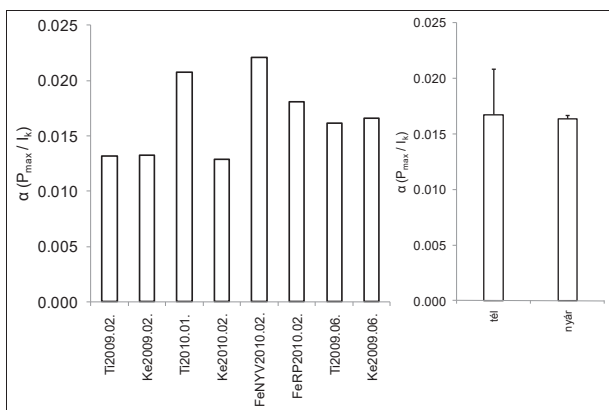
24. ábra A fitoplankton fénytélítési paramétere ( $I_k$ ) a Balaton Siófoki- (Ti) és Keszthelyi-medencéjében (Ke) illetve a Fertő nyíltvizében (FeNYV) és belső tavában (Ruster Poschen, FeRP) 2009-ben és 2010-ben, valamint a téli és a nyári átlagértékek.

A fitoplankton, a nanoplankton és a pikoplankton optimális fényintenzitásának összehasonlítása során a pikoplankton esetében általában 2-20%-al kisebb értékeket kaptunk (Függelék, 2. táblázat). Télen az optimális fényintenzitás szignifikánsan alacsonyabb volt, mint nyáron ( $p < 0,05$ ). A teljes fitoplankton  $I_{opt}$  értéke télen átlagosan  $153 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ , míg a nyári időszakban  $957 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$  volt (25. ábra).



25. ábra A fitoplankton optimális fényintenzitása ( $I_{opt}$ ) a Balaton Siófoki- (Ti) és Keszthelyi-medencéjében (Ke) illetve a Fertő nyíltvizében (FeNYV) és belső tavában (Ruster Poschen; FeRP) 2009-ben és 2010-ben, valamint a téli és a nyári átlagértékek.

A fényhasznosítási koeficiens esetében sem az egyes frakciók fotoszintézis-fényintenzitás görbéinek vizsgálata során, sem a téli és a nyári adatok összevetése során nem figyeltünk meg egyértelmű tendenciát (Függelék, 2. táblázat). A fényhasznosítási koeficiens értéke 0,008 és 0,043 ( $\mu\text{g O}_2 \mu\text{g a-kl}^{-1} \text{h}^{-1}$ )( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ ) $^{-1}$  között változott (Függelék, 2. táblázat). A teljes fitoplankton  $\alpha$  értéke télen átlagosan 0,0167 ( $\mu\text{g O}_2 \mu\text{g a-kl}^{-1} \text{h}^{-1}$ )( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ ) $^{-1}$ , míg a nyári időszakban 0,0164 ( $\mu\text{g O}_2 \mu\text{g a-kl}^{-1} \text{h}^{-1}$ )( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ ) $^{-1}$  volt (26. ábra).



26. ábra A fitoplankton fényhasznosítási koeficiense ( $\alpha$ ) a Balaton Siófoki- (Ti) és Keszthelyi-medencéjében (Ke) illetve a Fertő nyíltvizében (FeNYV) és belső távában (Ruster Poschen; FeRP) 2009-ben és 2010-ben, valamint a téli és a nyári átlagértékek.

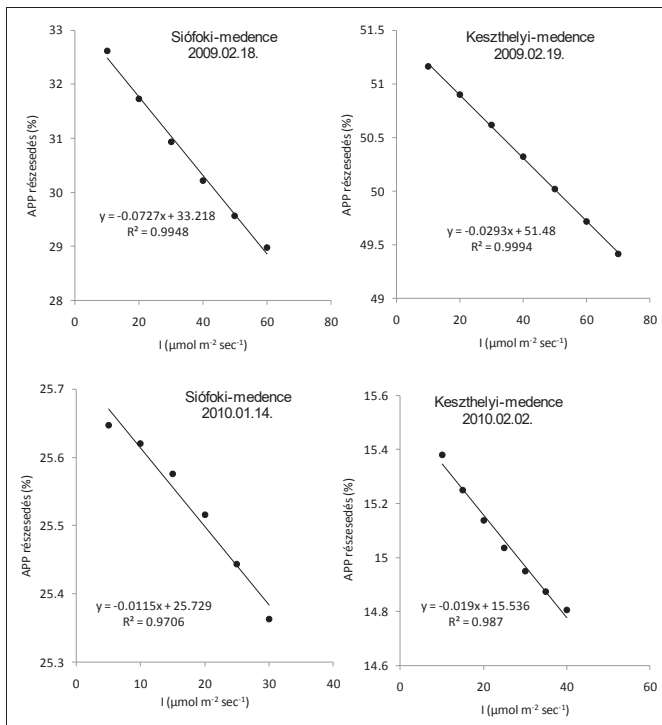
A nyári időszakban mindhárom frakció egységnyi térfogatra vonatkoztatott fotoszintézise magasabb volt, mint a téli időszakban, annak ellenére, hogy az algák mennyisége (a-klorofill koncentráció) mind a Siófoki- mind a Keszthelyi-medencében 2009 júniusában alacsonyabb volt, mint a vizsgált téli időpontokban (Függelék, 2. táblázat). Minthogy az egységnyi térfogatra vonatkoztatott fotoszintézis-fényintenzitás görbék lefutása az a-klorofillra vonatkoztatott görbékkel megegyező volt, a fénytélítési paraméter és az optimális fényintenzitás tekintetében az előzőekkel megegyező értéket kaptunk (Függelék, 2. és 3. táblázat).

A Balaton Siófoki-medencéjében 2009 februárjában a fitoplankton egységnyi térfogatra vonatkoztatott maximális fotoszintetikus rátája  $9,54 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$  volt, a nanoplankton maximális fotoszintézise mintegy háromszorosa volt a pikoplanktonénak

(Függelék, 3. táblázat). A Keszthelyi-medencében ugyanebben az időszakban a fitoplankton egységnyi térfogatra vonatkoztatott maximális fotoszintetikus rátája  $12,82 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$  értéknek adódott, a nanoplanktoné és a pikoplankton maximális fotoszintézise közel azonos volt (Függelék, 3. táblázat). 2009 júniusában a Balaton Siófoki-medencéjében magasabb  $P_{\text{max}}$  értékeket (fitoplankton:  $17,35 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ; nanoplankton  $13,02 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ; pikoplankton:  $4,4 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) kaptunk, mint a téli időszakokban (Függelék, 3. táblázat). A Keszthelyi-medencében ugyanebben az időszakban szintén magasabb  $P_{\text{max}}$  értékeket kaptunk, a fitoplankton maximális fotoszintézise  $18,9 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ , a nanoplanktoné  $11,5 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ , a pikoplanktoné pedig  $7,17 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$  volt (Függelék, 3. táblázat).

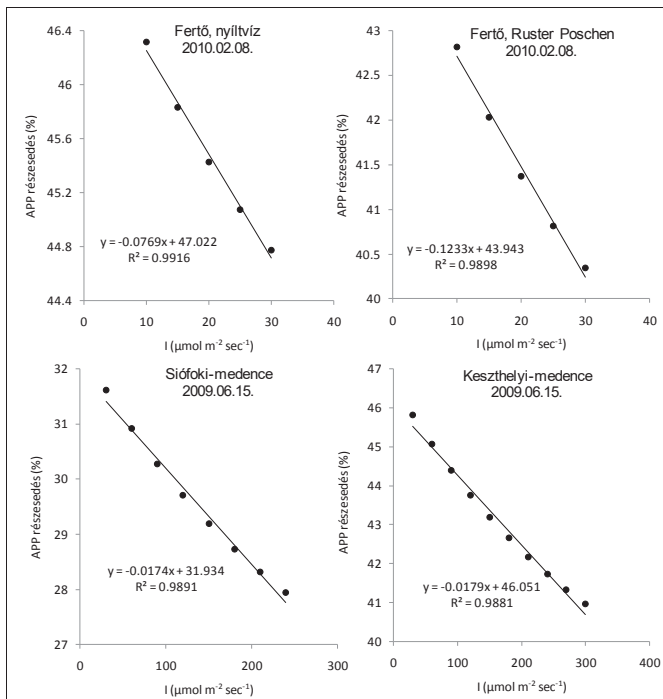
A Siófoki-medencében 2010 januárjában alacsonyabb  $P_{\text{max}}$  értékek voltak, mint 2009 februárjában ( $4,37 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ), a nanoplankton maximális fotoszintézise négyszerese volt a pikoplanktonénak (Függelék, 3. táblázat). A Keszthelyi-medencében 2010 februárjában a fitoplankton  $P_{\text{max}}$  értéke a 2009 télihez hasonló volt ( $12,97 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ), a nanoplankton maximális fotoszintézise azonban mintegy az ötszöröse volt a pikoplanktonénak (Függelék, 3. táblázat). A Fertő nyíltvizében 2010 februárjában a fitoplankton egységnyi térfogatra vonatkoztatott maximális fotoszintetikus rátája  $2,75 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ , a Ruster Poschen-tóban  $4,11 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$  volt (Függelék, 3. táblázat). A nanoplankton maximális fotoszintézise mindkét területen valamivel magasabb volt, mint a pikoplanktoné (Függelék, 3. táblázat).

A kapott fotoszintézis-fényintenzitás görbék azt mutatták, hogy a pikoplankton részesedése a teljes fitoplankton fotoszintéziséből az  $I_k$  eléréséig a növekvő fényintenzitással csökken (27-28. ábra). Ennek a csökkenésnek a mértéke változó volt, átlagosan mintegy 3%-os különbséget tapasztaltunk.



27. ábra A pikoplankton (APP) részesedése a teljes fitoplankton fotoszintéziséből a fényintenzitás függvényében az  $I_k$  érték eléréseig a Balaton Siófoki- és Keszthelyi-medencéjében 2009 és 2010 telén.

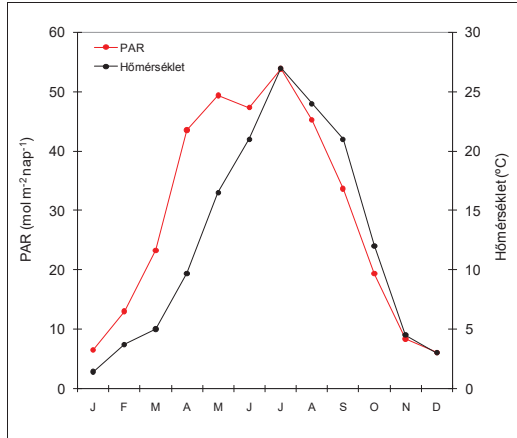
A Balaton Siófoki-medencéjében 2009 telén a pikoplankton részesedése  $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$  fényintenzitásig 29 és 32,6%; 2009 nyarán  $240 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$  fényintenzitásig 27 és 31,6%; 2010 telén pedig  $40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$  fényintenzitásig 25 és 25,6% között változott (27-28. ábra). A Keszthelyi-medencében 2009 telén a pikoplankton részesedése  $70 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$  fényintenzitásig 49 és 51%, 2009 nyarán  $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$  fényintenzitásig 40 és 46%, 2010 telén pedig  $40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$  fényintenzitásig 15 és 15,5% között változott (27-28. ábra). A Fertő nyíltvizében a pikoplankton részesedése  $40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$  fényintenzitásig 44 és 47% között, a Ruster Poschen-tóban  $40$  és  $44\%$  között változott (28. ábra).



28. ábra A pikoplankton (APP) részesedése a teljes fitoplankton fotoszintéziséből a fényintenzitás függvényében az  $I_k$  érték eléréseig a Fertő nyíltvizében és belső tavában (Ruster Poschen) 2010 telén, valamint a Balaton Siófoki- és Keszthelyi-medencéjében 2009 nyarán.

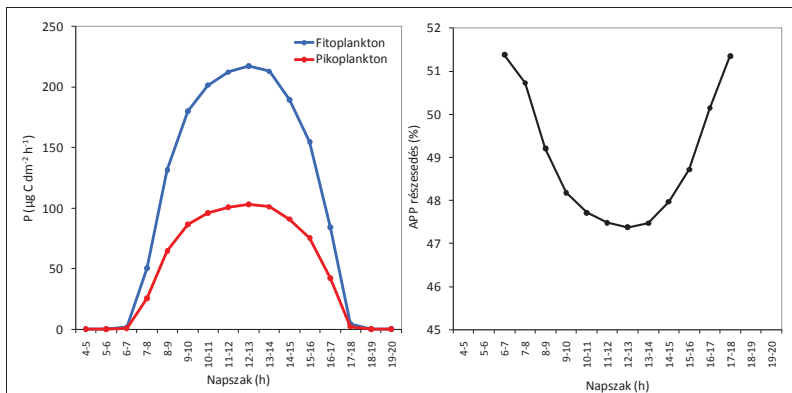
#### *A pikoplankton részesedése a fitoplankton elsődleges termeléséből*

Az algák elsődleges termelésének napszakos változása a vízoszlopba jutó fény mennyiségével áll összefüggésben, melyet a fotoszintetikusán aktív sugárzás és a vertikális extinkciós koefficiens határoz meg alapvetően. Télen nem csak a hőmérséklet, hanem a felszínre érkező fotoszintetikusán aktív sugárzás mennyisége is ( $5\text{-}16 \text{ mol m}^{-2} \text{ nap}^{-1}$ ) alacsonyabb volt, mint nyáron ( $40\text{-}50 \text{ mol m}^{-2} \text{ nap}^{-1}$ , 29. ábra). A jégborítás miatt 2010 telén a vízoszlopba jutó sugárzás mennyisége még 60-62%-al alacsonyabb volt.



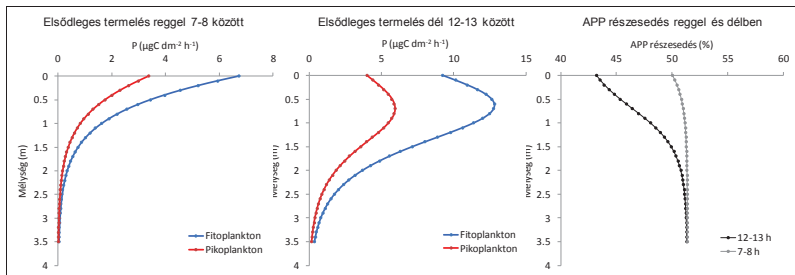
29. ábra A hőmérséklet és a fotoszintetikusan aktív sugárzás (PAR) változása a 2009-es év során a Balatonban az Országos Meteorológiai Szolgálat adatai alapján.

A fitoplankton napi elsődleges termelésének becslése során a fotoszintetikusan aktív sugárzás napszakos változásának megfelelően egy harang alakú görbét kaptunk, amely a reggeli és esti órákban alacsonyabb, a déli órákban magasabb értékeket mutatott (30. ábra). A pikoplankton részesedése a fitoplankton elsődleges termeléséből a fényintenzitás változásának megfelelően napszakos változást mutatott: a reggeli és az esti órákban magasabb, a déli órákban pedig alacsonyabb részesedést tapasztaltunk (30. ábra).



30. ábra A fitoplankton és a pikoplankton elsődleges termelésének, valamint a pikoplankton részesedésének napszakos változása a Keszthelyi-medencében 2009 telén.

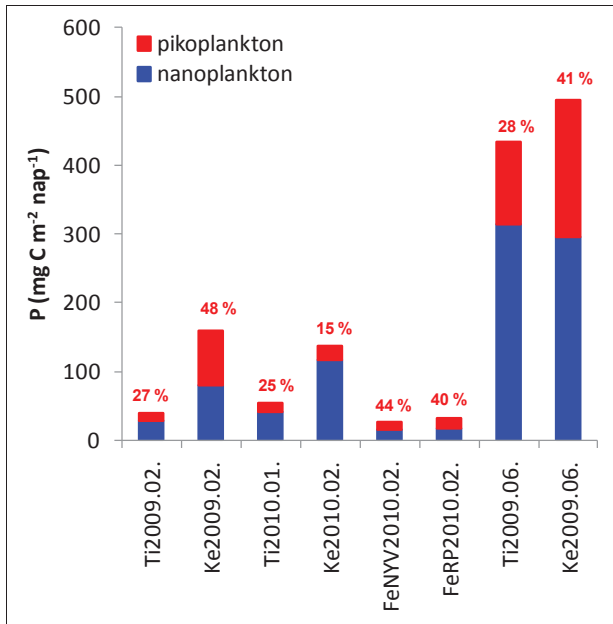
A fitoplankton alapterületre vonatkoztatott elsődleges termelése a vízoszlopban a növekvő vízmélységgel (csökkenő fényintenzitással) csökkent, ugyanakkor a déli órákban a vízfelszíni régióban fénygátlást tapasztaltunk (31. ábra). Ennek mértéke a téli időszakban sokkal kifejezettebb, de nyáron is kimutatható volt. A pikoplankton részesedése a fitoplankton elsődleges termeléséből a kora reggeli órákban nem mutatott jelentős mélységbeli különbségeket (31. ábra). A déli órákban ezzel szemben a vízfelszíni régiókban a pikoalgák részesedése alacsonyabb volt, mint a mélyebb régiókban (31. ábra). A mélység növekedésével részesedésük növekedett és 2-2,5 méteres vízmélységben már megegyezett a reggeli órákban tapasztalt magasabb értékekkel (31. ábra).



31. ábra A fitoplankton és a pikoplankton elsődleges termelésének, valamint a pikoplankton részesedésének mélységbeli változása a Keszthelyi-medencében 2009 telén.

Mind a napszakos, mind a mélységbeli változások figyelembevételével a fitoplankton napi elsődleges termelése 2009 februárjában a Siófoki-medencében  $41,7 \text{ mg C m}^{-2} \text{ nap}^{-1}$  értéknek adódott, amelynek 27%-át tette ki a pikoplankton elsődleges termelése ( $11,4 \text{ mg C m}^{-2} \text{ nap}^{-1}$ , 32. ábra). A Keszthelyi-medencében ugyanebben az időszakban a fitoplankton napi produkciója  $164 \text{ mg C m}^{-2} \text{ nap}^{-1}$  volt. Ekkor a pikoplankton ( $79 \text{ mg C m}^{-2} \text{ nap}^{-1}$ ) részesedése a planktonikus elsődleges termelésből 48%-nak adódott (32. ábra). 2010 januárjában a Siófoki-medencében a 2009-es téli adatokhoz képest valamivel magasabb értéket kaptunk, a teljes fitoplankton napi produkciója  $53 \text{ mg C m}^{-2} \text{ nap}^{-1}$  értéknek adódott. A pikoplankton napi elsődleges termelése pedig  $13 \text{ mg C m}^{-2} \text{ nap}^{-1}$  volt, amely 25%-os részesedést jelentett (32. ábra). A Keszthelyi-medencében 2010 februárjában valamivel alacsonyabb produkció értékeket kaptunk, mint 2009 februárjában, a fitoplankton napi produkciója  $150 \text{ mg C m}^{-2} \text{ nap}^{-1}$  volt. A pikoplankton ( $22 \text{ mg C m}^{-2} \text{ nap}^{-1}$ ) a teljes fitoplankton elsődleges termelésének csak mintegy 15%-át képezte (32. ábra). A Fertő

nyíltvízében 2010 februárjában a teljes fitoplankton napi elsődleges termelése  $27 \text{ mg C m}^{-2} \text{ nap}^{-1}$ , a Ruster Poschen-tóban  $35 \text{ mg C m}^{-2} \text{ nap}^{-1}$  volt (32. ábra). A pikoplankton napi produkciója a nyíltvízben  $12 \text{ mg C m}^{-2} \text{ nap}^{-1}$  (44%), a Ruster Poschen-tóban  $14 \text{ mg C m}^{-2} \text{ nap}^{-1}$  (40%) volt.



32. ábra A pikoplankton és a nanoplankton vízfelületre vonatkoztatott napi elsődleges termelése a Balaton Siófoki- (Ti) és Keszthelyi-medencéjében (Ke) 2009 telén, 2010 telén és 2009 nyarán, valamint a Fertő nyíltvízében (FeNYV) és Ruster Poschen tavában (FeRP) 2010 telén.

A nyári időszakban a Balatonban jelentősen magasabb produkció értékeket kaptunk ( $p < 0,05$ ), a fitoplankton elsődleges termelése a Keszthelyi-medencében elérte a  $489 \text{ mg C m}^{-2} \text{ nap}^{-1}$ , a Siófoki-medencében pedig a  $438 \text{ mg C m}^{-2} \text{ nap}^{-1}$  értéket. A pikoalgák részesedése a Siófoki-medencében 28% ( $120 \text{ mg C m}^{-2} \text{ nap}^{-1}$ ), a Keszthelyi-medencében 41% ( $198 \text{ mg C m}^{-2} \text{ nap}^{-1}$ ) volt.



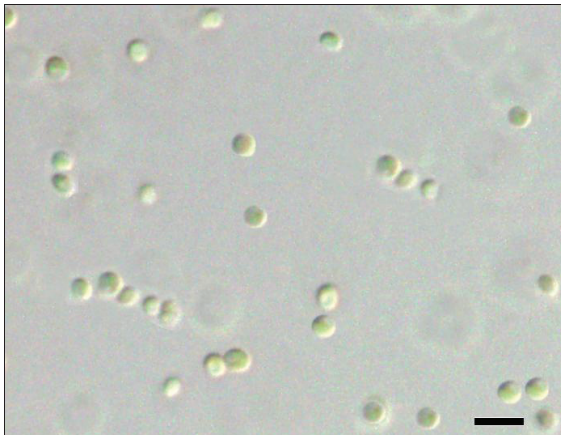
## A pikoeukarióta algaközösség diverzitása Duna-Tisza közti szikes tavakban

### *Az izolált pikoeukarióta törzsek morfológiai és filogenetikai jellemzése*

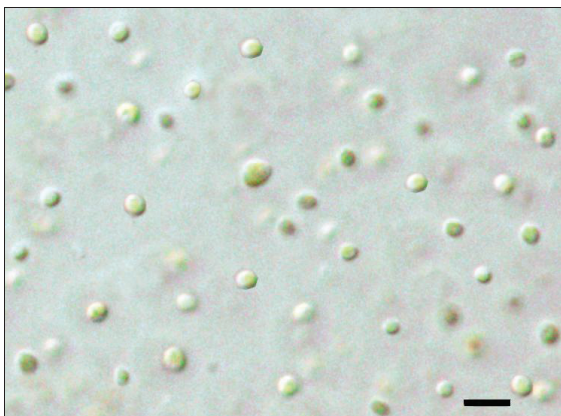
A Duna-Tisza közti szikes tavakból összesen tizenhárom pikoeukarióta algatörzset izoláltunk. Az algatenyészetek alapvetően mind magányos sejtekkel voltak jellemezhetők, de osztódás után együtt maradt kisebb sejtsoportokat minden esetben megfigyeltünk. A törzsek mindegyike csésze alakú kloroplasztisszal rendelkezett, pirenoidot egyik törzs esetén sem figyeltünk meg (33-35. ábra). Az izolált törzsek mind autosporulációval szaporodtak, az ACT 0617 és az ACT 0619 törzs esetében négy autospóra képződést is megfigyeltünk, míg a többi törzs esetében egy anyasejtől csak két autospóra képződött. Az ACT 0617 és az ACT 0619 törzs sejtjei gömb alakúak voltak, átmérőjük az ACT 0617 törzs esetében 1,6 - 3,3  $\mu\text{m}$ , az ACT 0619 törzs esetében 1,7 - 3,1  $\mu\text{m}$  volt. Mindkét törzset a Böddi-székből izoláltuk 2005 decemberében (10. táblázat). Az összes többi izolált algatörzs ennél kisebb méretű (1 - 2,5  $\mu\text{m}$ ), gömb vagy ellipszoid alakú sejtekkel volt jellemezhető, megkülönböztető morfológiai bélyegeket fénymikroszkópos módszer segítségével nem lehetett megállapítani (10. táblázat; 33-35. ábra).

10. táblázat A Duna-Tisza közti szikes tavakból izolált pikoeukarióta algatörzsek fénymikroszkópos morfológiai jellemzői. Rövidítés: A: autosporuláció.

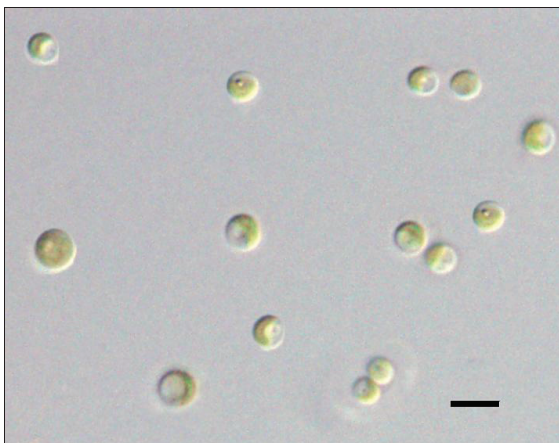
Törzsszám	Izolálás helye és ideje	Sejtek alakja	és mérete	Szap
ACT 0602	Zab-szék 2005.12.12.	gömb v. ellipszoid	0,9 - 2,3 x 1,2 - 2,7 $\mu\text{m}$	A
ACT 0604	Zab-szék 2005.12.12.	gömb v. ellipszoid	0,8 - 1,9 x 1,1 - 2,4 $\mu\text{m}$	A
ACT 0605	Böddi-szék 2005.12.12.	gömb v. ellipszoid	0,9 - 2,4 x 1,1 - 2,5 $\mu\text{m}$	A
ACT 0606	Böddi-szék 2005.12.12.	gömb v. ellipszoid	1 - 2,1 x 1,2 - 2,3 $\mu\text{m}$	A
ACT 0607	Böddi-szék 2005.12.12.	gömb v. ellipszoid	0,8 - 2,1 x 1 - 2,5 $\mu\text{m}$	A
ACT 0608	Böddi-szék 2005.12.12.	gömb v. ellipszoid	1 - 2,3 x 1,2 - 2,6 $\mu\text{m}$	A
ACT 0610	Zab-szék 2005.08.31.	gömb v. ellipszoid	0,8 - 1,9 x 1,2 - 2,3 $\mu\text{m}$	A
ACT 0617	Böddi-szék 2005.12.12.	gömb	1,6 - 3,3 $\mu\text{m}$	A
ACT 0619	Böddi-szék 2005.12.12.	gömb	1,7 - 3,1 $\mu\text{m}$	A
ACT 0621	Böddi-szék 2005.12.12.	gömb v. ellipszoid	1,2 - 1,9 x 1,4 - 1,9 $\mu\text{m}$	A
ACT 0622	Böddi-szék 2005.12.12.	gömb v. ellipszoid	1 - 2,2 x 1,2 - 2,6 $\mu\text{m}$	A
ACT 0901	Zab-szék 2006.11.14.	gömb v. ellipszoid	0,8 - 1,7 x 0,8 - 2,1 $\mu\text{m}$	A
ACT 0902	Büdös-szék 2006.11.14.	gömb v. ellipszoid	0,9 - 2,2 x 1,2 - 2,6 $\mu\text{m}$	A



33. ábra Az ACT 0605-ös törzs differenciál interferencia kontraszt mikroszkópos fényképe (lépték: 4  $\mu\text{m}$ ).



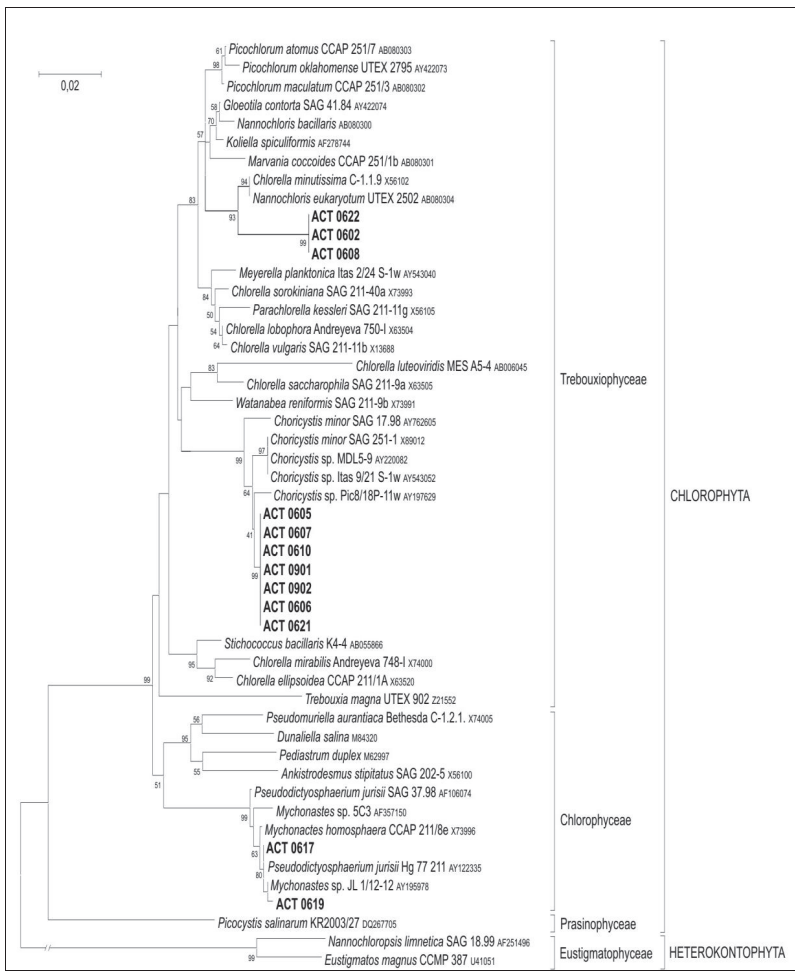
34. ábra Az ACT 0608-as törzs differenciál interferencia kontraszt mikroszkópos fényképe (lépték: 4  $\mu\text{m}$ ).



35. ábra Az ACT 0619-es törzs differenciál interferencia kontraszt mikroszkópos fényképe (lépték: 4  $\mu\text{m}$ ).

Az izolált alगतörzsek molekuláris filogenetikai azonosítása részleges 18S rDNS szekvenciájuk alapján történt, egyedül az ACT 0604 alगतörzs 18S rDNS alapú molekuláris azonosítását nem sikerült elvégeznünk. Az izolált alगतörzsek mindegyike zöldalgának (Chlorophyta) bizonyult, a törzsek többsége a zöldalgák Trebouxiophyceae családjába tartozott, két törzs pedig a Chlorophyceae családba (36. ábra). A Bödösi-székéből izolált ACT 0617 és ACT 0619 törzs 18S rDNS szekvenciája alapján a *Mychonastes/Korschpalmella/Pseudodictyosphaerium* (Chlorophyceae) csoportba tartozott (36. ábra). A törzsek részleges 18S rDNS szekvenciája (614 nt) az elemzésbe bevont *Pseudodictyosphaerium/Mychonastes* szekvenciákkal 99-100%-os hasonlóságot mutatott (36. ábra).

Az ACT 0605, ACT 0606, ACT 0607, ACT 0610, ACT 0621, ACT 0901 és az ACT 0902 pikoeukarióta alगतörzs 18S rDNS szekvenciája alapján a *Choricystis* nemzetséghez (Trebouxiophyceae) tartozónak bizonyult (36. ábra). Az univerzális 18S rDNS primerekkel (Moon-van der Stay *et al.*, 2000) a *Choricystis* törzsek többségénél nem kaptunk PCR terméket, ezért alkalmaztuk alternatív megoldásként a szekvenáló 2F-2R, vagy az Euk528f és CHLO 02 primerpárt. A Duna-Tisza közti szikes tavakból izolált törzsek részleges 18S rDNS szekvenciájuk (614 nt) alapján egymással 100%-ban megegyeztek, a többi *Choricystis* törzssel összehasonlítva 97,8-99,3%-os hasonlósági értékeket kaptunk (36. ábra).

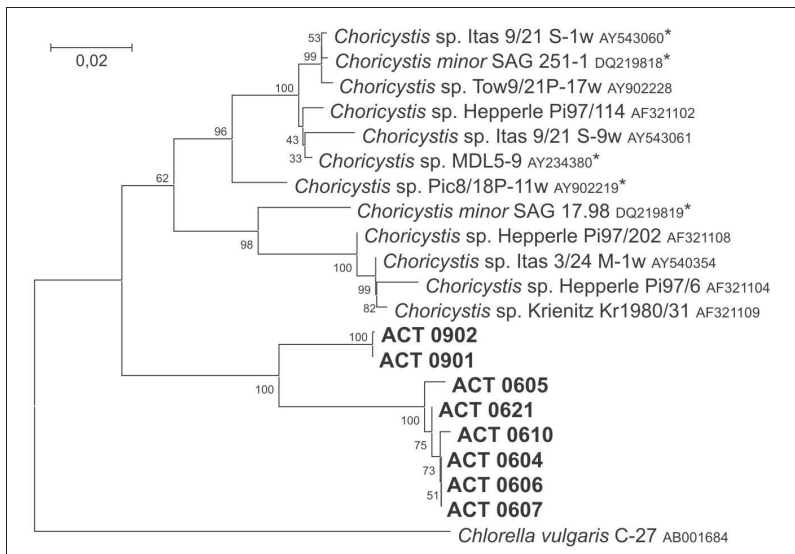


36. ábra A Duna-Tisza közti szikes tavakból izolált pikoekukarióta algatörzsek filogenetikai helyzete részleges 18S rDNS (614 nt) szekvenciájuk alapján. A filogenetikai fán az 50% feletti bootstrap értékeket tüntettük fel. A méretvonal bázispáronként 0,02 nukleotid-szubsztitúciónak felel meg.

A Böddi-székből izolált ACT 0608, ACT 0622 és a Zab-székből izolált ACT 0602 pikoekukarióta algatörzs 18S rDNS szekvenciája a *Chl. minutissima* C-1.1.9. és a *Nannochloris eucaryotum* (Wilhelm, Eisenbeis, Wild & Zahn) Menzel & Wild UTEX 2502 algatörzs (Trebouxiophyceae) 18S rDNS szekvenciájához hasonlított (36. ábra). A

három törzs egymással 100%-os hasonlóságot mutatott. Ezek az algatörzsek egy új, 18S rDNS alapon jól elkülönülő alganemzetség képviselőinek bizonyultak, amelyet *Chloroparva pannonica* néven az ACT 0608 törzs teljes 18S rDNS szekvenciája és részletes morfológiai vizsgálata alapján írtunk le.

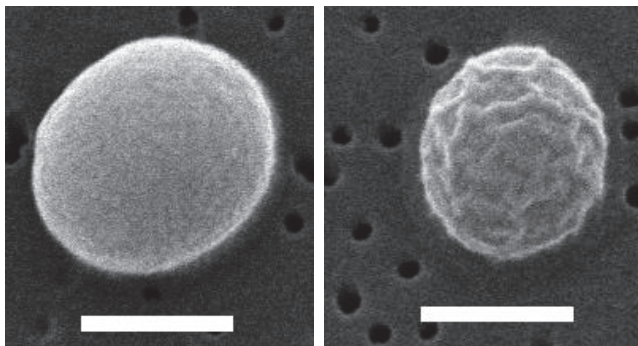
A Zab-székből izolált ACT 0604 törzs *rbcL* szekvenciája alapján a *Choricystis* nemzetségbe tartozónak bizonyult (37. ábra). A Duna-Tisza közí szikes tavakból izolált *Choricystis* törzsek *rbcL* szekvenciájuk alapján két csoportot alkottak, amelyek eddig vizsgált *Choricystis* törzsektől távolabb helyezkedtek el (37. ábra). A Zab-székből, illetve a Böddi-székből 2006 novemberében izolált ACT 0901 és ACT 0902 törzs alkotta az egyik, míg a többi szikes *Choricystis* törzs a másik csoportot. Az *rbcL* gén (566 nt) vizsgálata során a szikes tavakból izolált *Choricystis* törzseken belül 93,5-100%-os hasonlósági értékeket, a többi *Choricystis* törzsszel összehasonlítva pedig 85,3-90,3%-os hasonlóságot találtunk (37. ábra).



37. ábra A Duna-Tisza közí szikes tavakból izolált *Choricystis* törzsek és a GenBank adatbázisban megtalálható törzsek részleges *rbcL* szekvenciája (566 nt) alapján készített filogenetikai fa. A filogenetikai fán az 50% feletti bootstrap értékeket tüntettük fel. A méretvonal bázispáronként 0,02 nukleotid-szubsztitúciónak felel meg.

### *A Chloroparva pannonica részletes morfológiai és filogenetikai leírása*

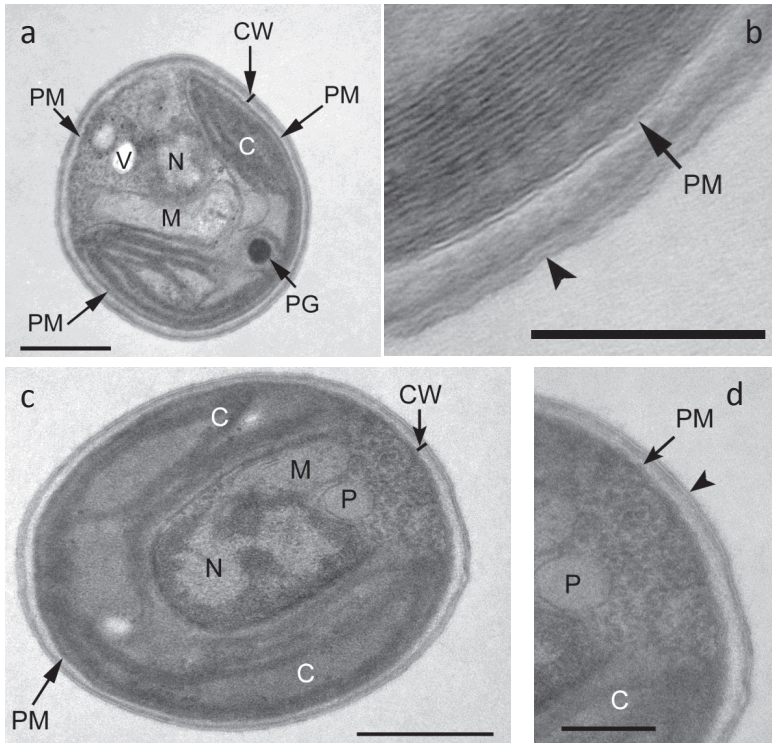
A *Chp. pannonica* magányos, zöld színű, gömb alakú vagy ovális sejtekkel volt jellemezhető. A sejtek szélessége 1 és 2,3  $\mu\text{m}$  között, hosszuk 1,2 és 2,6  $\mu\text{m}$  között változott, átlagos méretük 1,4 x 1,7  $\mu\text{m}$  volt. A pásztázó elektronmikroszkópos felvételek alapján egyes sejtek felszíne sima, más sejtek felszíne ráncos volt (38. ábra).



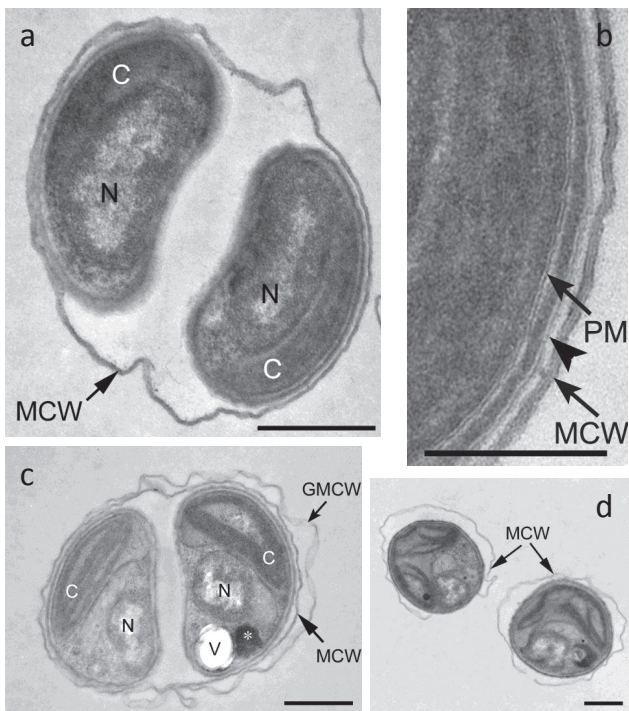
38. ábra A *Chloroparva pannonica* pásztázó elektron mikroszkópos képe (lépték: 1  $\mu\text{m}$ ).

A transzmissziós elektronmikroszkópos felvételek alapján megállapítottuk, hogy a pikoalga sejtek felépítése igen egyszerű volt (39. ábra). Ostort illetve az ostor alapi testét elektronmikroszkóp segítségével sem figyeltünk meg. Minden sejtben egy sejtmag és egy parietális helyzetű, általában csésze alakú kloroplasztisz volt, ez utóbbiban általában egy vagy két elektronenz plasztoglobulust találtunk, de keményítő szemcse a meghatározott tenyésztési körülmények között, fiatal tenyészet esetén csak nagyon ritkán volt megfigyelhető (39. ábra). A sejt középső régiójában, a sejtmag és a kloroplasztisz között egy hosszúkás mitokondrium helyezkedett el, a sejtmag mellett általában egy vakuólum és egy peroxiszóma is megtalálható volt (39. ábra). Vastag, többrétegű sejtfolat figyeltünk meg, mely elektronenz és elektrontranszparens rétegeket egyaránt tartalmazott, átlagos vastagsága 28-63 nm volt. A sejtmembrán külső felszínéhez egy elektrontranszparens réteg csatlakozott, amely felett egy sűrűbb, viszonylag vastag, belső mikrofibrilláris réteg (inner microfibrillar layer) volt látható. E felett egy trilamináris réteget (trilaminar layer) figyeltünk meg, amely egy külső és egy belső elektronenz rétegből és egy középső elektrontranszparens rétegből állt (39. ábra). Az osztódás típusa autosporuláció volt, egy anyasejtből két autospóra képződését figyeltük meg (40. ábra). Az anyasejtfal maradványai

az osztódás után nem váltak le közvetlenül, hanem lazán körülvették a képződött autospórákat (40. ábra). Az autospórák kiürülése után a preparátumokon gyakran üres sejtfal maradványokat figyeltünk meg, melyek vége jellegzetesen felkunkorodott.



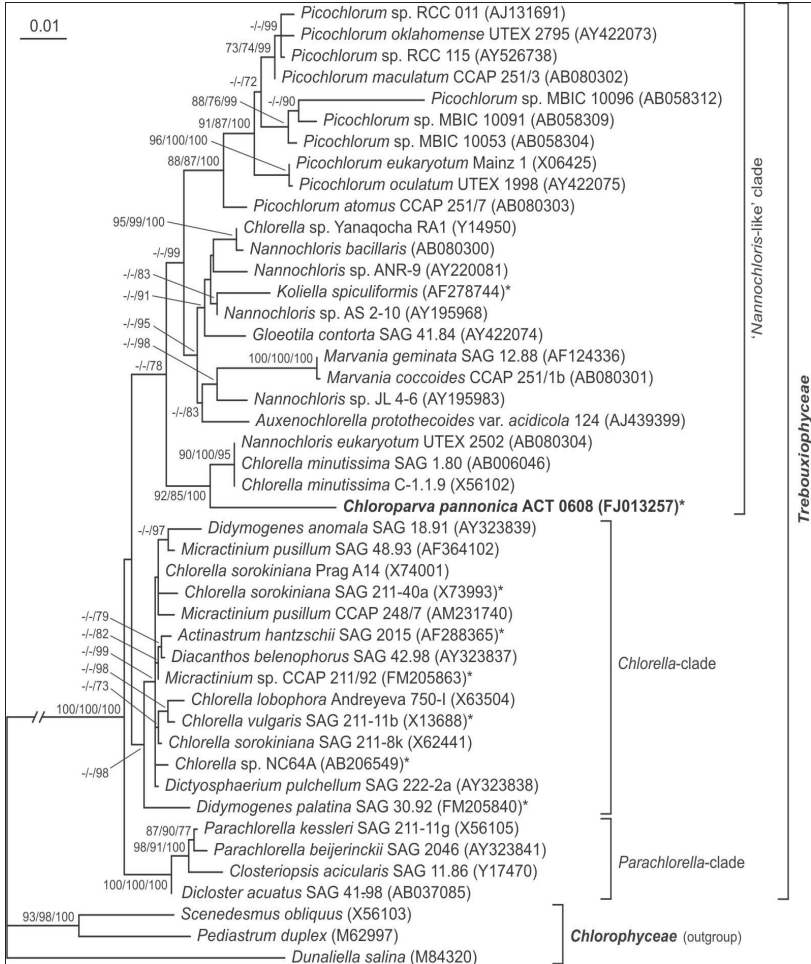
39. ábra A *Chloroparva pannonica* vegetatív sejtjeinek transzmissziós electron mikroszkópos képe. Rövidítések: C (chloroplast) - kloroplasztisz; CW (cell wall) - sejtfal; M (mitochondrion) - mitokondrium; N (nucleus) - sejtmag; P (peroxisome) - peroxiszóma; PG (plastoglobule) - plasztoglobulus; PM (plasma membrane) - sejtmembrán; V (vacuole) - vakuólum. 39/a és 39/c ábra: Vegetatív sejtek a jellemző organelumokkal (lépték: 0,5  $\mu$ m). 39/b és 39/d ábra: A sejtfal és a sejtmembrán szerkezete. A nyílfejek mutatják a trilamináris réteget, amely alatt a belső mikrofilibrilláris réteg és egy elektron transzparens réteg látható (lépték: 0,2  $\mu$ m).



40. ábra A *Chloroparva pannonica* autosporuláló sejtjeinek transzmissziós electron mikroszkópos képe. Rövidítések: C (chloroplast) - kloroplasztisz; GMCW (grandmother cell wall) - nagyanya sejtfal; MCW (mother cell wall) - anyasejtfal; N (nucleus) - sejtmag; PM (plasma membrán) - sejtmembrán; V (vacuole) - vakuólum. 40/a ábra: Anyasejt két autosporával (lépték: 0,5  $\mu$ m). 40/b ábra: Kinagyított sejtfalrészlet, amelyen jól látszik az anyasejtfal és a kialakuló autopóra sejtfal szerkezete. A nyílfej az autopóra még halvány trilamináris rétegét jelzi, amely alatt egy igen vastag belső mikrofibrilláris réteg figyelhető meg (lépték: 0,2  $\mu$ m). 40/c ábra: Anyasejt két autosporával, amely körül még az előző sejtfal maradványa is megfigyelhető. A csillag egy elektrondenz testet jelöl (lépték: 0,5  $\mu$ m). 40/d ábra: Két leánysejt az autosporuláció egy kései fázisában (lépték: 0,5  $\mu$ m).

A *C. pannonica* (ACT 0608) teljes 18S rDNS szekvenciájának analízise 2329 bázist eredményezett, amelyben egy intront is megfigyeltünk. A GenBank adatbázis adatai alapján az új izolátum legközelebbi rokona a *Chl. minutissima* C-1.1.9. és a *N. eucaryotum* UTEX 2502 algatorzs (Trebouxiophyceae) volt, 97,5 és 97,6%-os páronkénti hasonlóság értékekkel (41. ábra). A teljes 18S rDNS szekvencia analízise alapján a *C. pannonica* egy új, jól elkülönülő ágat képviselt a zöldalgák Trebouxiophyceae családján belül (41. ábra).





41. ábra A *Chloroparva pannonica* ACT 0608 filogenetikai helyzetét (Maximum Likelihood fa a 18S rDNS alapján). A filogenetikai fán a 70% felelti bootstrap értékeket tüntették fel (sorrend: Maximum Likelihood/ Maximum Parsimony/ Bayes).

## Az eredmények megvitatása

### Az autotróf pikoplankton mennyiségi viszonyai és szezonális dinamikája

A Balaton Siófoki- és Keszthelyi-medencéjében a vizsgált mintegy négy év (2006 - 2010) során fikoeitrin és fikocianin pigmentdominanciájú pikocianobaktériumokat és pikoeukarióta algákat egyaránt kimutattunk, ami megfelel a korábbi tanulmányokban közöltnek (Mózes *et al.*, 2006; Mózes, 2008). A fikoeitrintes pikocianobaktériumok dominanciája a Siófoki-medencében és a fikocianinosaké a Keszthelyi-medencében összhangban áll a korábban kapott eredményekkel és a víz alatti fény spektrális összetételének különbözőségét tükrözi (Vörös *et al.*, 1991; Mózes *et al.*, 2006). A pikocianobaktériumok abundanciája mindkét medencében magasabb volt, mint a pikoeukariótáké, biomassájuk tekintetében azonban nem találtunk ilyen nagy különbségeket, amelynek oka a pikoeukarióta algák nagyobb sejtmérete volt. Az autotróf pikoplankton mindkét medencében jellegzetes szezonális dinamikát követett nyári pikocianobaktérium és téli pikoeukarióta dominanciával, ugyanakkor a pikoeukarióták részesedése a teljes pikoplankton biomasszájából a Keszthelyi-medencében magasabb volt, mint a Siófoki-medencében. A két csoport között az ellentétes évszakos dinamika mellett a legszembevetőbb különbség az volt, hogy míg a pikoeukarióták a nyári időszakban teljesen eltűntek, addig a pikocianobaktériumok ha kisebb abundancia értékekkel is, de télen is jelen voltak (6. ábra). Az általunk észlelt szezonális dinamika összhangban áll a korábban leírt eredményekkel, melyek szerint a téli időszakban a jéggel fedett Balatonban pikoeukarióta algák jelennek meg (Mózes *et al.*, 2006; Mózes, 2008).

Általánosan elfogadott nézet, hogy az autotróf pikoplankton mennyisége a trofitással (vagyis a növekvő tápanyag kínálattal) növekvő tendenciát mutat, így oligotróf tavakban alacsonyabb, míg eutróf tavakban magasabb abundancia értékeket tapasztalhatunk (Stockner & Antia, 1986; Burns & Stockner, 1991; Stockner & Shortreed, 1991; Szelag-Wasielewska, 1997). A Balaton Keszthelyi-medencéjében a teljes fitoplankton biomassa (a-klorofill koncentráció) átlagosan mintegy háromszor nagyobb volt, mint a Siófoki-medencében (5. ábra). Ennek megfelelően a Keszthelyi-medencében magasabb pikoalga abundancia és biomassa értékeket kaptunk, mint a Siófoki-medencében, ugyanakkor, amíg a pikocianobaktériumok esetében ez az arány átlagosan mindössze 1,2-szeres, addig a pikoeukarióták esetében több mint háromszoros volt. Ez a

különbség azt sugallja, hogy a pikocianobaktériumok és pikoeukarióta algák mennyiségi viszonyait a Balatonban eltérő faktorok szabályozzák.

A Duna-Tisza közti szikes tavakban a vizsgált időszakban kizárólag pikofitoplankton szervezeteket - fikocianin pigment dominanciájú pikocianobaktériumokat és pikoeukariótákat - találtunk, a nano- és a mikrop plankton hiányzott. A fikoeitritin pigmentdominanciájú pikocianobaktériumok teljes hiánya a vízben található barna színű szervesanyagok (huminsanyagok), illetve a nagy lebegőanyag koncentráció által okozott vörös fény dominanciával hozható összefüggésbe (Vörös *et al.*, 1998; Stomp *et al.*, 2007). A 2006-2007 telén megfigyelt alगतөmegprodukción, amely során a vizsgált tavakban a pikoeukarióták abundanciája elérte a  $46 - 100 \times 10^6$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  értéket, valószínűleg az enyhe időjárással is összefüggésben volt: a tavakon jégborítás nem alakult ki és a víz hőmérséklete a déli órákban még télen is  $5^\circ\text{C}$  felett volt. A vizsgált tavakban az autotróf pikoplankton a Balatonhoz hasonló szezonális dinamikát mutatott: 2006 júliusában még pikocianobaktériumok domináltak (pikoeukariótákat nem találtunk), majd ősszel a pikoeukarióta algák vették át az uralmat. A téli időszakban a Balatonnal ellentétben pikocianobaktériumokat egyáltalán nem találtunk (10. ábra). A pikoeukarióta algák abundancia maximumukat itt is tél végén, tavasz elején érték el, majd a nyár közeledtével mennyiségük csökkent (10. ábra).

A Fertő különböző területein (2004-ben) az autotróf pikoplankton vizsgálata során a nyíltvízben, a barna vízű belső tavakban és a Bozi-csatornában igen eltérő mennyiségi és minőségi viszonyokat találtunk. Korábban a Fertőben egyedül a nyíltvízben végeztek pikoalga vizsgálatokat (Padisák & Dokulil, 1994). A Duna-Tisza közti szikes tavakhoz hasonlóan fikoeitritin pigmentdominanciájú pikocianobaktériumok a tó egyik területén sem fordultak elő, amely itt is a magas szín- és lebegőanyag koncentrációval hozható összefüggésbe. Az eredményeink azt mutatják, hogy amíg az autotróf pikoplankton a tó nyíltvizében és a belső tavakban - különösen a tavaszi időszakban - igen jelentős abundancia értékekkel ( $10^6$  sejt  $\text{ml}^{-1}$ ) képviselteti magát, addig a náddal borított területeken (illetőleg a nádasba vágott csatornában) mennyiségük elhanyagolható (11-12. ábra). A nyíltvízben kapott pikocianobaktérium abundancia értékek nagyságrendileg megfelelnek a Padisák és Dokulil (1994) által közölteknek. Pikoeukarióta algákat csak a belső tavakban és a csatornában figyeltünk meg a tavaszi illetve az őszi mintavétel során, a nyíltvízben nem találtunk (11-12. ábra). A Fertő nyíltvizében a teljes évre kiterjedő vizsgálat sorozatunk (2008-2009) eredményei alapján a pikoplankton szezonális dinamikája a Balatontól és a Duna-Tisza közti szikes tavaktól egyaránt eltért. Pikoeukarióta algákat a

nyíltvízben a vizsgált időszakban egyáltalán találtunk, emellett a pikocianobaktériumok is az előzőekben bemutatottaktól eltérően viselkedtek. Mennyiségük a nyár végén nemhogy csökkenni kezdett volna, hanem nőtt, és egy márciusi abundancia maximumot figyeltünk meg. Ezután mennyiségük a nyár közeledtével jelentősen csökkent (14. ábra). A belső tóban (Ruster Poschen) ezzel szemben az autotróf pikoplankton a korábban bemutatott szezonális dinamikát követte (15. ábra).

A sekély, mezotróf tavakban a pikoalgák mennyisége általában  $10^4$  -  $10^5$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  érték között változik (Jasser, 1997; Szelag-Wasielewska, 2003; Mózes *et al.*, 2006). A balatoni értékek ezzel nagyságrendileg megegyeztek. A Fertőben - és különösen a nyíltvízben - ezzel szemben mindkét vizsgálat során  $10^6$  sejt  $\text{ml}^{-1}$  feletti értékeket (maximum:  $4,6 \times 10^6$  sejt  $\text{ml}^{-1}$ ) is találtunk. Ezzel szemben 2008-2009 során a belső tóban (Ruster Poschen) alacsonyabb pikoalga abundancia értékek voltak, amely nagyságrendileg megfelelt a más sekély mezotróf tavakra jellemző értékeknek. A hipertróf Duna-Tisza közti szikes tavakban mind a pikocianobaktériumok, mind a pikoekarióták esetében extrém magas abundancia értékek voltak. Ezen tavak esetében a pikoalgák igen nagy abundanciáját és kizárólagos dominanciáját már más szerzők is kimutatták, de ezek a vizsgálatok csak a tavak jégmentes időszakára korlátozódtak (Vörös *et al.*, 2005; Vörös *et al.*, 2008; Mózes, 2008). A jelen vizsgálat során, 2006-2007 telén kapott maximális pikoekarióta abundancia értékek a legmagasabbak, amelyeket az irodalomban közöltek (11. táblázat), és ellentmondanak annak a világszerte elfogadott nézetnek, mely szerint a pikoekarióták abundanciája általában egy nagyságrenddel alatta marad a pikocianobaktériumokénak (Callieri, 2008).

Az autotróf pikoplankton sekély tavainkban (a Fertő nyíltvíze kivételével) megismert szezonális dinamikája megfelel a mérsékelt éghajlati övben található sekély és mély tavakban megfigyelteknek (Weisse, 1993; Callieri 2008). A pikocianobaktériumok nyári- és a pikoekarióták téli dominanciáját írták le dán oligotróf és mezotróf tavakban, észak-amerikai víztározókban, németországi mély bányatavakban és más sekély tavakban is (Søndergaard, 1990; Ochs & Rhew, 1997; Zippel & Schimmele, 1999; Hepperle & Krienitz, 2001). A mély Kinneret-tó esetében a pikoekarióta algák ugyan a téli-tavaszi időszakban jelen voltak, de nem jutottak domináns szerephez (Malinsky-Rushansky *et al.*, 1995). Hasonló jelenséget figyelt meg Hepperle & Krienitz (2001) a németországi Schmaler Luzin-tóban, ahol a pikoekarióta algák ugyan jelen voltak télen és tavasszal, de nem domináltak a pikoplankton frakcióban.

11. táblázat Az irodalomban közölt és az általunk mért maximális pikoekarióta abundancia értékek.

Mintavételi hely	EuAPP abundancia (10 <sup>6</sup> sejt ml <sup>-1</sup> )	Referencia
Balaton, Keszthelyi-medence	0,3	Mózes <i>et al.</i> , 2006
Mono-tó	0,5	Roesler <i>et al.</i> , 2002
Kinneret-tó	0,65	Malinsky-Rushansky <i>et al.</i> , 1997
Bastrup-tó	0,7	Søndergaard, 1990
Hipertróf sekély tó (Prosigk)	6,6	Hepperle & Krienitz, 2001
Zab-szék	23	Vörös <i>et al.</i> , 2008
Balaton, Siófoki-medence	0,12	jelen dolgozat
Balaton, Keszthelyi-medence	0,27	jelen dolgozat
Fertő, Ruster Poschen	0,16	jelen dolgozat
Büdös-szék	108	jelen dolgozat
Kelemen-szék	50	jelen dolgozat
Zab-szék	47	jelen dolgozat

Az előzőekben bemutatott szezonális dinamika alól a Fertő nyíltvíze, ahol a pikoekarióták a téli időszakban nem jelentek meg, kivételt képezett. Az irodalomban is sok olyan kivétellel találkozhatunk, ahol az autotróf pikoplankton nem az általános szezonális dinamikát követi. Például a huminanyagokban gazdag, finn Valka Kotinen tó esetében pikocianobaktériumokat a nyár elején csak egy rövid időszakra figyeltek meg és pikoekarióták domináltak a pikoplanktonon belül az egész év során (Jasser & Arvola, 2003). A mély, szikes Mono-tó (Kalifornia) esetében pikoekarióta algákat (*Picocystis* sp.) szintén az egész év során megfigyeltek, igaz, a rétegzettség idején, nyáron és ősszel az anoxikus monimolimnionban a mélységi klorofill maximumnál voltak jelen nagy mennyiségben (Roesler *et al.*, 2002). A mély, rétegzett tavak esetében az általános tendencia szerint (amely alól a Mono-tó kivételt képez) pikoekarióta algák télen nem fordulnak elő, csak kizárólag a tavaszi felkeveredési időszakban jelennek meg, míg a pikocianobaktériumok általában az egész év során jelen vannak, igaz, abundancia maximumukat a nyári időszakban érik el (Fahnenstiel & Carrick, 1991; Pick & Agbeti, 1991; Padisák *et al.*, 1997; Jasser & Arvola, 2003). Az előzőekben bemutatott szezonális dinamika alól a leglátványosabb kivételt azok a tavak képezik, amelyekben pikocianobaktériumok egyáltalán nem fordulnak elő. Ilyenek a nagyon huminos északi tavak, mint például a dán Gribso-tó, vagy a lengyelországi Tuchola térségében található tavak (Søndergaard, 1990; Szelag-Wasielewska, 2003). Jelen ismereteink szerint a Fertő

nyíltvízéhez hasonló olyan kirívó példát még nem közöltek, amely a hidegebb periódusra is kiterjedően a pikoeukarióta algák teljes hiányáról számolt volna be. Ugyanakkor nem kizárt ennek a viselkedésnek más tavakban való előfordulása, mert számos olyan közlemény van, amely nem tesz különbséget a pikocianobaktériumok és a pikoeukarióták között, csak a teljes pikoplankton abundancia értékekről számol be (Weisse, 1993; Callieri, 2008).

## **A mennyiséget és a szezonális dinamikáját befolyásoló tényezők**

Az autotróf pikoplankton mennyiségi viszonyait és szezonális dinamikáját befolyásoló tényezők meghatározása igen bonyolult feladat, és a kettőt nem kezelhetjük egymástól függetlenül (Callieri, 2008). A mennyiségi viszonyok szabályozásában a tápanyagoknak fontos szerepe van (Weisse, 1993; Callieri, 2008). Az általánosan elfogadott tendencia szerint a trofitás növekedésével a pikoalgák abszolút mennyisége nő, míg a fitoplankton biomasszájából való részesedésük csökken (Stockner & Antia, 1986; Burns & Stockner, 1991; Stockner & Shortreed, 1991; Szelag-Wasielewska, 1997; Bell & Kalf, 2001). Ugyanakkor Weisse (1993) szerint sekély tavakban a pikoplankton mennyiségi viszonyait a tápanyagok mellett más faktorok is döntően befolyásolják. A Balaton Keszthelyi-medencéjében a nyári időszakban a pikocianobaktériumok mennyiségi viszonyaira a tápanyagkinálat minden bizonnyal hatással van, mert ezen a tóterületen a légköri nitrogén megkötésére képes fonalas cianobaktériumok (pl. *C. raciborskii*, *Aphanizomenon* spp.) nyári tömegprodukcója együtt jár a teljes fitoplankton nitrogénlimitáltságával (Présing *et al.*, 2001). Ugyan a tengeri pikocianobaktériumok között találtak már olyan törzseket, amelyek képesek voltak a légköri nitrogén megkötésére (Rippka *et al.*, 1979), jelenlegi ismereteink szerint az édesvízi pikocianobaktériumok nem képesek erre (Postius *et al.*, 1996; Postius & Böger, 1998). Mózes és munkatársai (2006) a nyári időszakra jellemző kolóniás pikocianobaktériumok mennyiségét a Balatonban összefüggésbe hozták a felvehető nitrogénformák mennyiségével. Eredményeik szerint a kolóniaképződés a Balatonban a tápanyagokért folyó versengésben jelent előnyt (Mózes *et al.*, 2006). A téli időszakban a nitrogén koncentrációja a Balatonban magasabb, mint nyáron, így a fitoplankton (a pikofitoplankton is beleértve) télen alapvetően nem nitrogénlimitált (Présing *et al.*, 2001). Mindezek alapján megállapítható, hogy a nyári időszakban domináns pikocianobaktériumok és a télre jellemző pikoeukarióták mennyiségi viszonyait és dinamikáját a Balatonban más tényezők határozzák meg. Eredményeink azt

mutatják, hogy a pikoekarióták a Balatonban a téli körülményeket jobban képesek elviselni, mint a pikocianobaktériumok, képesek a jég- és hótakaró alatti alacsony fényen és hőmérsékleten szaporodni, de emellett szaporodásuk valószínűleg nagymértékben korlátozott.

A Fertő nyíltvizében és belső tavában a fitoplankton szaporodását elsősorban nem a növényi tápanyagok, hanem a fény limitálja (Dokulil, 1979; Vörös & Padisák, 1991). V.-Balogh és munkatársai (2009) szerint a Fertő nyíltvizében a fotoszintetikusan aktív sugárzás  $K_d$  értéke 3,97 és 5,27  $m^{-1}$  között változott, belső tavak esetében pedig 5,76 és 7,2  $m^{-1}$  között volt. Ezek a magas  $K_d$  értékek a nyíltvíz és a belső tavak tekintetében más okokra vezethetők vissza. A nyíltvízben az enyhe barna szín mellett a fénylimitáció oka a magas lebegőanyag koncentráció (10-500  $mg\ l^{-1}$ ), amely a tó sekélysége miatt a szél üledékfelkeverő hatásának tulajdonítható (Dokulil, 1979). A belső tavakat (és a mesterséges csatornákat) a nád megvédi a széltől, ezért lebegőanyag koncentrációjuk kisebb (1-20  $mg\ l^{-1}$ ). Vizük ugyanakkor egészen sötétbarna színű is lehet, amely a nagy mennyiségű - a nádban keletkező - színes szervesanyagok (humanyagok) következménye (Dokulil, 1979; V.-Balogh *et al.*, 2009). Ezek a színes szervesanyagok okolhatóak elsősorban a belső tavakban a PAR nagymértékű abszorpciójáért (V.-Balogh *et al.*, 2009).

A Duna-Tisza közti szikes tavakban a növényi tápanyagok - a vízimadaraknak tulajdonítható igen jelentős tápanyagterhelés miatt - egészen biztosan nem limitálnak (Boros *et al.*, 2008). Ezen tavak esetében a pikocianobaktériumok extrém magas abundanciáját a kiemelkedően magas lebegőanyag koncentrációval (500-5600  $mg\ l^{-1}$ ) hozták összefüggésbe, azt feltételezve, hogy a vízben lebegő szervesanyagok nagy tömege vagy az átlátszóság csökkentése (és a pikoalgák alacsony fényviszonyokhoz való jobb alkalmazkodóképessége) és/vagy a zooplankton gátlása révén eredményezheti a pikoalgák sikerét ezekben a vizekben (Vörös *et al.*, 2005; Mózes, 2008). Ezzel az elmélettel összhangban van az is, hogy egyes szerzők szerint a pikoalgák mennyiségét a tápanyagok mellett elsősorban a kifalás (top down control) szabályozza (Weisse, 1993; Callieri, 2008). Amint az előzőekben láthattuk, a Fertő nyíltvizére a magas lebegőanyag koncentráció mellett egy mezotróf tóhoz mérten magas pikoalga abundancia, míg a belső tavakra alacsonyabb lebegőanyag koncentráció és alacsonyabb pikoalga abundancia jellemző. Mindezek alapján lehetséges, hogy a Duna-Tisza közti szikes tavakhoz hasonlóan a Fertő nyíltvizének magas pikoalga abundancia értékei a magas lebegőanyag koncentrációval állnak összefüggésben, de ennek a kérdésnek a megválaszolása még további terepvizsgálatokat és kísérleteket igényel.

Az autotróf pikoplankton szezonális dinamikáját eddig elsősorban a hőmérséklettel és/vagy a fényintenzitással hozták összefüggésbe. A Sardis-víztározóban (Mississippi) a pikocianobaktériumok abundanciája és részesedése a növekvő hőmérséklettel szignifikánsan nőtt, ezzel ellentétben a pikoeukarióták abundanciája és részesedése csökkenő tendenciát mutatott (Ochs & Rhew, 1997). A Kinneret-tóban a pikoeukarióták megjelenését a téli-tavaszi időszakban terepi vizsgálatok alapján elsősorban az alacsonyabb hőmérséklettel kapcsolták össze (Malinsky-Rushansky *et al.*, 1995). Később a Kinneret-tóból izolált algatörzsekkel végzett kísérletek is alátámasztották a hőmérséklet fontos szabályzó szerepét (Malinsky-Rushansky *et al.*, 2002). Malinsky-Rushansky és munkatársai két pikocianobaktérium és egy pikoeukarióta törzs szaporodási sebességét hasonlították össze 14 és 28 °C között. Eredményeik alapján a pikoeukarióta törzs szaporodási sebessége 14 °C-on meghaladta a pikocianobaktériumét, a nyári időszakra jellemző magasabb hőmérsékleten pedig a pikocianobaktérium törzsek szaporodási sebessége volt nagyobb (Malinsky-Rushansky *et al.*, 2002).

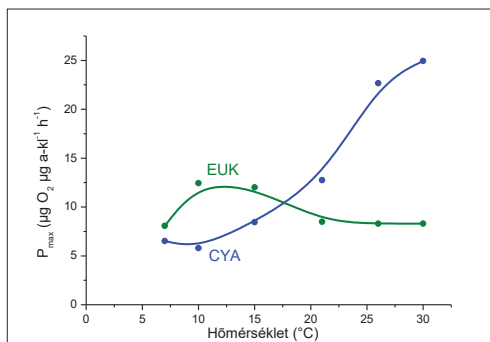
A mély tavak többségében a pikoeukarióta algák kizárólagos tavaszi megjelenését a felkeveredési időszakban Pick & Agbeti (1991) a korlátozott fényviszonyokkal hozták összefüggésbe, azonban meg kell jegyezzük, hogy ugyanerre a jelenségre más szerzők más magyarázatot is találtak. A felkeveredés során ugyanis nemcsak magasabb vertikális extinkciós koefficiens értékeket, hanem magasabb tápanyag koncentrációkat is mértek (Weisse, 1993; Crosbie *et al.*, 2003b). Weisse (1993), valamint Crosbie és munkatársai szerint (2003a) a pikocianobaktériumok inkább a tápanyagban szegényebb, míg a pikoeukarióták a tápanyagban gazdagabb vizekben élveznek előnyt, és ez vezet a szezonális különbségek kialakulásához. A Balatonban, a Fertő belső tavában, valamint a Duna-Tisza közti szikes tavakban a pikocianobaktériumok és a pikoeukarióták részesedése a pikoplankton biomasszájából a hőmérséklettel igen jelentősen változott. Mindhárom vizsgált víztest esetében a nyári időszakra jellemző magas hőmérsékleten pikocianobaktériumok, a téli időszakra jellemző alacsony hőmérsékleten pedig a pikoeukarióták domináltak (8. 10. és 17. ábra). Nem szabad azonban megfeledkeznünk arról sem, hogy az év során nem csak a hőmérséklet, hanem a vízszlopba jutó fény mennyisége is jelentős mértékben változik (29. ábra). Ezért joggal feltételezhető, hogy a hőmérséklet mellett a vízbe jutó fény mennyisége is fontos szerepet játszik az autotróf pikoplankton szezonális dinamikájának szabályozásában.

A hőmérséklet és a fény együttes szabályzó hatását az autotróf pikoplankton szezonális dinamikájában a Duna-Tisza közti szikes tavakból izolált pikoeukarióta és

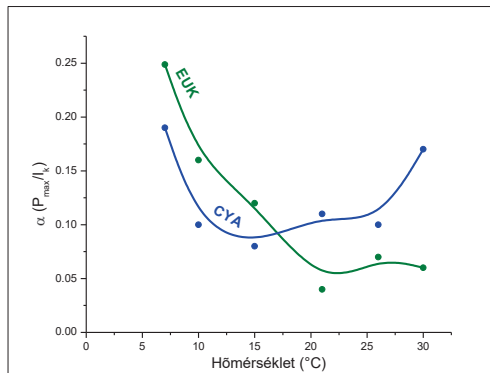


pikocianobaktérium törzsek ökofiziológiai vizsgálatával igazoltuk. A kapott fotoszintézis-fényintenzitás görbék összehasonlítása során alacsony hőmérsékleten a pikoekarióta törzs fotoszintézise minden fényintenzitácson meghaladta a pikocianobaktériumét (18. ábra). A hőmérséklet emelkedésével a két törzs fotoszintézise közötti különbség csökkent: 15 °C-on a pikoekarióta törzs fotoszintézise még mindig meghaladta a pikocianobaktériumét, de már kisebb mértékben. A hőmérséklet további emelkedésével megfordult a helyzet, 21 °C-on a pikocianobaktériumok fotoszintézise magasabb volt, mint a pikoekariótáké, 26 és 30 °C-on pedig ez a különbség tovább, mintegy négyszeresre növekedett (18. ábra).

A fotoszintézis-fényintenzitás görbék paramétereit vizsgálva látható, hogy a pikoekarióta törzs esetében a maximális fotoszintetikus ráta 10 °C-on volt a legnagyobb, a pikocianobaktérium törzsnél ezzel szemben 30 °C-on kaptuk a legmagasabb értéket (42. ábra). A pikoekarióta törzs  $P_{max}$  értéke 15 °C alatt nagyobb volt, mint a pikocianobaktériumé, e felett pedig megfordult a helyzet (42. ábra). A fényteltési paraméter és az optimális fényintenzitás vizsgálata során nem találtunk különbséget a két törzs esetében, a növekvő hőmérséklettel mindkettőnél növekvő tendenciát figyeltünk meg (9. táblázat). A fényhasznosítási együttható értéke mindkét törzsnél 7 °C-on volt a legmagasabb, ugyanakkor a két törzs  $\alpha$  értékeit egymással összevetve a  $P_{max}$  értékekhez hasonló tendenciát figyeltünk meg. A pikoekarióta törzs fényhasznosítási együtthatója 15 °C alatt nagyobb, e felett pedig kisebb volt, mint a pikocianobaktériumé (43. ábra).



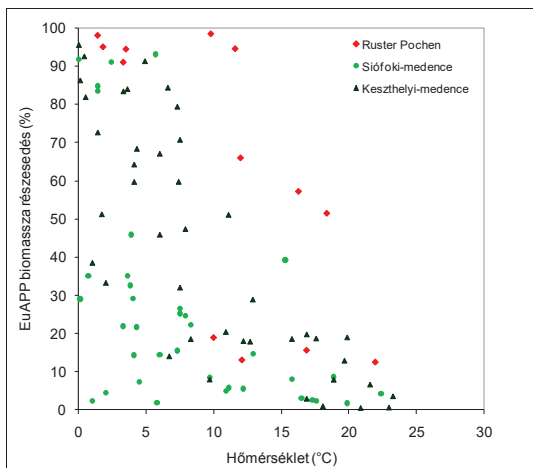
42. ábra Az ACT 0608 pikoekarióta (EUK) és az ACT 0616 pikocianobaktérium törzs maximális fotoszintetikus rátája ( $P_{max}$ ) a hőmérséklet függvényében.



43. ábra Az ACT 0608 pikoekarióta (EUK) és az ACT 0616 pikocianobaktérium törzs fényhasznosítási koefficiense ( $\alpha$ ) a hőmérséklet függvényében.

Az izolált pikoalga törzsek fotoszintézis vizsgálata igazolta a fény és a hőmérséklet együttes szabályzó szerepét a pikoplankton szezonális dinamikájában a Duna-Tisza közti szikes tavak esetében. A legalacsonyabb vizsgált hőmérséklet (7 °C), amely közel volt a szikes tavakban 2006-2007 telén mért hőmérsékletéhez, nem volt optimális a pikoekarióta törzs számára, de fotoszintézise még így is felülmúlta a pikocianobaktériumét (42. ábra). Az alacsony hőmérsékletre való jobb alkalmazkodóképesség a pikoekariótáknak kompetitív előnyt jelent a téli időszakban a pikocianobaktériumokkal szemben. A hőmérséklet mellett a fény is fontos szabályozó tényezőnek bizonyult: alacsonyabb hőmérsékleten a pikoekarióta törzs jobban hasznosította a gyenge fényt ( $\alpha$  érték), mint a pikocianobaktérium (43. ábra). Eredményeink alapján a pikoekarióták téli dominanciája és a pikocianobaktériumok nyári dominanciája a Duna-Tisza közti szikes tavakban, ahol a növényi tápanyagok nem limitálnak, ezen csoportok különböző hőmérséklet- és fénypreferenciájával áll összefüggésben.

A fény mennyisége és a hőmérséklet valószínűleg nem csak a Duna-Tisza közti szikes tavakban játszik igen fontos szerepet az autotróf pikoplankton szezonális dinamikájában, de mellettük valószínűleg más faktorok is érvényesülnek. Ha a különböző vizsgált vizekben a hőmérséklet függvényében ábrázoljuk a pikoekarióták részesedését, akkor azt látjuk, hogy részesedésük minden területen csökken a növekvő hőmérséklettel, de a Siófoki-medencében részesedésük kisebb, mint a Keszthelyi-medencében, utóbbiban pedig kisebb, mint a Fertő belső tavában (44. ábra).



44. ábra A pikoekarióták részesedése a teljes pikoplankton biomassájából a Balaton Siófoki- és Keszthelyi-medencéjében, valamint a Fertő belső tavában (Ruster Poschen).

Megvizsgáltuk, hogy mely ismert környezeti faktorok mutatnak a pikoekarióták részesedéséhez hasonló területi eltérést. A növényi tápanyagok - a téli időszakban elsősorban a foszfor - mennyisége a Balatonban valószínűleg befolyásolja a pikoalgák mennyiségét, azonban ennek megítéléséhez hozzáférhető és megbízható téli adatokat nem találtunk. A mért adatok alapján a pH és vezetőképesség tekintetében a Balaton Siófoki- és Keszthelyi-medencéje között nem voltak jelentős különbségek (Függelék, 1. táblázat). A Siófoki-medencében a vertikális extinkciós koefficiens (átlagosan  $1,29 \text{ m}^{-1}$ ) értéke kisebb volt, mint a Keszthelyi-medencében (átlagosan  $1,92 \text{ m}^{-1}$ ). A 2003 és 2006 között mért  $K_d$  értékek is ezt támasztották alá (V.-Balogh *et al.*, 2009). Amint azt már az előzőekben bemutatottuk, a Fertő esetében a belső tavakban a vertikális extinkciós koefficiens értéke  $5,76 \text{ m}^{-1}$  és  $7,2 \text{ m}^{-1}$  között változott (V.-Balogh *et al.*, 2009). A fitoplankton tehát a Keszthelyi-medencében (különösen a téli időszakban) fénylimitáltabb, mint a Siófoki-medencében, a Fertő belső tavában pedig még az előzőeknél is kevesebb a fény.

Amíg azonban a Balatonban a látható fény elnyeléséért elsősorban a lebegőanyagok felelősek, addig a Fertő belső tavában a huminanyagoké a fő szerep (V.-Balogh *et al.*, 2009). V.-Balogh és munkatársai (2009) eredményei azt mutatják, hogy a Siófoki-medencétől a Keszthelyi-medencén át a Fertő nyíltvíze felé haladva nem csak a  $K_d$  értéke,

hanem a víz színe is tendenciózusan változik. A szín koncentráció a Siófoki-medencében volt a legalacsonyabb ( $4,8 \text{ g Pt m}^{-3}$ ), a Keszthelyi-medencében magasabb ( $15 \text{ g Pt m}^{-3}$ ), a Fertő belső tavában pedig még ennél is magasabb ( $267\text{-}475 \text{ g Pt m}^{-3}$ , V.-Balogh *et al.*, 2009). A Duna-Tisza közti szikes tavakban a színes szervesanyagok koncentrációja még a Fertő belső tavában megfigyelt értékeknél is nagyobb lehet ( $230\text{-}2900 \text{ g Pt m}^{-3}$ ; Vörös *et al.*, 2006). Ismereteink szerint a pikoeukarióta algák részeseződését a pikoplankton együttesen belül még nem hozták összefüggésbe a vizek színes szervesanyag koncentrációjával, bár számos tanulmány beszámol a pikoeukarióta algák dominanciájáról az északi, huminanyagokban gazdag tavakban. Ezekben a dán, lengyel és finn tavakban a pikocianobaktériumok egyáltalán nem, vagy csak igen rövid ideig vannak jelen (Søndergaard, 1990; Jasser & Arvola, 2003; Szelag-Wasielewska, 2003). Ezek a tanulmányok a pikocianobaktériumok hiányát az alacsony pH-ra vezetik vissza (Søndergaard, 1990), ugyanakkor nem zárható ki a huminanyagok egyéb hatása sem.

A pikoeukarióta algák fénylimitált körülményekhez való kiváló alkalmazkodóképességét sok tanulmányban leírták, de a pikocianobaktériumok alacsony fényhez való alkalmazkodóképességével kapcsolatban is több közlemény született már (Weisse, 1993; Callieri *et al.*, 2008). A pikoplankton viselkedését valószínűleg nemcsak a fény mennyisége, hanem a fény spektrális összetétele is befolyásolja. A barna színű huminanyagok erőteljesebben abszorbeálják a rövidebb hullámhosszú sugárzást, mint a hosszabbat. A színes, huminanyagban (vagy algában) gazdagabb vizekben éppen ezért először a kék fény nyelődik el. Az ilyen vizek fényklímájára a színes anyagok mennyiségétől függően a zöld vagy a vörös fény dominanciája jellemző, ezt a jelenséget nevezzük „vörös eltolódásnak”. Hazai sekély tavaink vízalatti fényklímájára a tengerektől és a mély tavaktól eltérően nem a kék, hanem a zöld és a vörös fény dominanciája jellemző. A tisztább vizekben a zöld fény dominál, míg a szervesanyagokban gazdagabb vizekben vörös fény dominanciát találunk (Kirk, 1994).

A Balaton hossz tengelye mentén nemcsak egy trofikus grádiens figyelhető meg nyugatról kelet felé haladva, hanem a vízalatti fény spektrális összetétele is változik. A Siófoki-medencében a zöld fény, a Keszthelyi-medencében pedig a zöld/vörös fény együttes dominanciáját találjuk, melynek oka a Kis-Balatonból a Zala folyón át a Keszthelyi-medencébe érkező huminanyag terhelés (V.-Balogh *et al.*, 2000; Vörös *et al.*, 1998). A vörös fény dominanciája még ennél is jobban kifejezett azokban a vizekben (pl. a Fertő belső tava vagy a Duna–Tisza közti szikes tavak), amelyek magasabb huminanyag

koncentrációval jellemezhetőek (Dokulil, 1979; Vörös Lajos szóbeli közlés). Minthogy a pikoeukarióta algák nem rendelkeznek olyan járulékos pigmentekkel, mint a pikocianobaktériumok, ezért nem is képesek a zöld fény hatékony abszorbeálására (Kirk, 1994). A pikocianobaktériumok ezzel szemben a vörös fény mellett a zöld fényt is hatékonyan képesek hasznosítani (Kirk, 1994), így azokban a vizekben, ahol a vörös fény mellett a zöld fény is megtalálható, előnyt élveznek a pikoeukarióta algákkal szemben és lehetséges, hogy ennek tulajdonítható a Balaton Siófoki-medencéjében a téli időszakban tapasztalt magasabb részesedésük. A huminanyagok szelektív fényabszorpciójának szerepe az autotróf pikoplankton szervezetek dominancia viszonyainak kialakításában azonban további kísérletes megközelítést igényel.

A Fertő nyíltvizében a pikoeukarióta algák teljes hiányára nem találtunk magyarázatot. A tó nyíltvizében a növényi tápanyagok nagyságrendileg megegyeznek a belső tavakban lévő tápanyag koncentrációval, és amint azt már az előzőekben bemutattuk, a fitoplanktont elsősorban a fény limitálja (Dokulil, 1979; Padisák, 1992; Padisák & Dokulil, 1994). A Duna-Tisza közti szikes tavakban megfigyelt téli pikoeukarióta tömegprodukciónak azt mutatja, hogy a magas pH és vezetőképesség nem gátolja a pikocianobaktériumok szaporodását (8. táblázat). Emellett a pH és a vezetőképesség tekintetében sem találtunk jelentős különbségeket a nyíltvíz és a belső tó között (8. táblázat). A Fertő nyíltvizében a vörös/zöld fény dominanciáját írták le, a belső tavakban a magas huminanyag koncentráció miatt pedig teljes vörös fény dominanciát találtak (Dokulil, 1979). A pikocianobaktériumok ezért a nyíltvízben valószínűleg előnyt élveznek a pikoeukariótákkal szemben, ez azonban nem magyarázza meg a pikoeukarióták hiányát.

Tengeri és óceáni vizsgálatok azt mutatták, hogy a pikoeukarióták a pikocianobaktériumokhoz képest sokkal szélesebb körben (az északi sarktól egészen a déli sarkig) elterjedtek és mindenhol megtalálhatóak (Veldhuis *et al.*, 2005). Az arktikus óceánokban meghatározó szerepet töltenek be, az antarktikus vizekben jelentőségük valamivel alacsonyabb, de jelen vannak. Amíg a jól keveredő melegebb tengerekben egyenletesen oszlanak el az eufotikus zónában, addig a rétegzettség kialakulása során a (szub)tropusai tengerekben általában a mélységi klorofill maximumnál dominálnak (Murphy & Haugen, 1985; Veldhuis *et al.*, 2005; Lovejoy *et al.*, 2007; Hamilton *et al.*, 2008). Mai ismereteink szerint azokban a sekély és mély tavakban, ahol a pikoalgák vizsgálata a téli időszakra is kiterjedt, a pikoeukarióta algák kisebb vagy nagyobb jelentőséggel, de mindenütt megtalálhatóak voltak (Weisse, 1993; Callieri, 2008). Ilyen

értelemben a Fertő nyíltvíze a pikoekarióta algák teljes hiányával világviszonylatban egyedinek mondható. A pikoalgák sajtóságos viselkedését meghatározó tényezők felderítése a jövőbeli kutatások egy izgalmas feladatának ígérkezik.

### **Az autotróf pikoplankton részesedése az elsődleges termelésből télen**

A fotoszintézis mérések során fénygátlást csak a téli időszakban figyeltünk meg (19.-22. ábra). A nanoplankton és a pikoplankton frakció maximális fotoszintetikus rátájának és fényhasznosítási koefficiensének összehasonlítása során egyértelmű tendenciát nem találtunk (Függelék, 2. táblázat). A fényteltési paraméter és az optimális fényintenzitás értéke a pikoplankton frakcióban az esetek többségében alacsonyabb volt, mint a nanoplankton frakcióban, amely az alacsony fényintenzitáshoz való alkalmazkodást mutatta (Függelék, 2. táblázat). Ezt támasztotta alá az is, hogy a pikoplankton egységnyi biomasszára vonatkoztatott a-klorofill tartalma magasabb volt (0,9-10,5%), mint a teljes fitoplanktoné (0,2-1,3%). A pikoplankton magasabb a-klorofill tartalmát írta le Vörös és Padisák (1991) is hazai sekély tavaink fitoplanktonjának vizsgálata során. Ezek az eredmények összhangban állnak azzal a széles körben ismert és elfogadott nézettel, mely szerint az autotróf pikoplankton alacsonyabb fényintenzitáshoz képes alkalmazkodni, mint a nanoplankton (Weisse, 1993; Callieri, 2008).

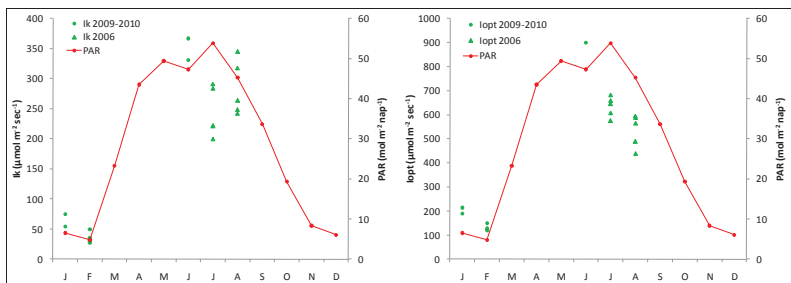
Ezt támasztja alá az is, hogy mély, tiszta, rétegzett tavakban és tengerekben a pikocianobaktériumok és a pikoekarióták abundancia maximuma az eufotikus zóna alján (a PAR 1%-os, illetve 0,5%-os lehatolási mélységében) jelenik meg (Murphy & Haugen, 1985; Glover *et al.*, 1986). Ezekben a tavakban a pikoplankton részesedése az elsődleges szervesanyag termelésből a növekvő mélységgel arányosan növekszik (Schweizer & Heusel, 1992; Frenette *et al.*, 1996; Malinsky-Rushansky *et al.*, 1997). A növekvő vízmélységgel ugyanakkor a fitoplankton fotoszintézis-fényintenzitás görbéjének paraméterei is változnak (Malinsky-Rushansky *et al.*, 1997; Frenette *et al.*, 1996). Frenette és munkatársai (1996) egy oligotróf kanadai tó vizsgálata során azt találták, hogy a  $P_{max}$  és  $I_k$  értékek mind a pikoplankton, mind a nanoplankton frakció esetén a növekvő mélységgel arányosan csökkentek, míg az  $\alpha$  érték növekedett, mely az alacsonyabb fényintenzitáshoz való alkalmazkodásra utalt. Ugyanakkor a pikoplankton frakcióban általában alacsonyabb  $I_k$  értékeket találtak, mint a nanoplankton frakcióban (Frenette *et al.*, 1996). Malinsky-Rushansky és munkatársai (1997) a Kinneret-tóban a 40 méteres vízmélységből vett

pikocianobaktériumok vizsgálata során magasabb  $\alpha$ , de alacsonyabb  $P_{\max}$  és  $I_k$  értékeket kaptak, mint a felszín közeli vízmintákban, amelyet a fényszegény körülményekkel hoztak összefüggésbe.

A téli minták fotoszintézis-fényintenzitás görbéinek összehasonlítása során, a különböző víztípusok és pikoalga dominancia viszonyok ellenére számottevő különbségeket nem mutattunk ki. Ugyanakkor igen jelentős eltéréseket figyeltünk meg az egységnyi a-klorofillra vonatkoztatott  $P_{\max}$  értékek tekintetében a téli és a nyári adatok összehasonlításakor. Ez a különbség mindhárom frakció esetében megfigyelhető és közel azonos mértékű volt (Függelék, 2. táblázat). A teljes fitoplankton a-klorofillra vonatkoztatott  $P_{\max}$  értéke a nyári időszakban mintegy hatszor magasabb volt, mint a téli időszakban. Emellett a nyári időszakban a teljes fitoplankton biomasszájának a-klorofill tartalma is alacsonyabb volt, mint a téli időszakban, ami az előzőekhez hasonlóan a (téli) fénylimitált körülményekhez való alkalmazkodást mutatta. A fitoplankton alacsonyabb  $P_{\max}$  értékét a téli időszakban ugyanakkor nem a sejtek megnövekedett a-klorofill tartalma okozta. Amíg az a-klorofill tartalomban csak háromszoros, addig a fotoszintézis értékekben ennél nagyobb különbséget találtunk. A fitoplankton alacsonyabb maximális fotoszintetikus rátája a téli időszakban valószínűleg az alacsony hőmérséklet limitáló hatásával állt összefüggésben. A nyári vizsgálatok során kapott  $P_{\max}$  értékek a Balatonban 2006 és 2007 nyarán kapott maximális fotoszintetikus ráta értékekkel ( $3-8 \mu\text{g C } \mu\text{g a-kl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) jó egyezést mutattak (Ágyi *et al.*, 2008; Ágyi *et al.*, 2009). A fényhasznosítási koeficiens vizsgálata során nem találtunk különbséget a téli és a nyári mérések összehasonlításakor, ami azt mutatja, hogy a fitoplankton télen ugyanolyan hatékonyan képes a gyenge fény felhasználására, mint nyáron. A fényteltési paraméter és az optimális fényintenzitás értéke azonban a téli időszakban szignifikánsan alacsonyabb volt, mint a nyári időszakban, ami jelzi a fitoplankton alacsonyabb fényintenzitáshoz való alkalmazkodását (24-25. ábra). Ez összhangban áll a fitoplankton magasabb a-klorofill tartalmával a téli időszakban. A jelen dolgozat során bemutatott, valamint a 2006 júliusában és augusztusában a Balatonban mért  $I_k$  és  $I_{\text{opt}}$  értékeket (Ágyi *et al.*, 2009) összevetve a víz felszínére érkező fotoszintetikusan aktív sugárzás mennyiségével, jól látható, hogy a fitoplankton teljes mértékben képes alkalmazkodni a PAR intenzitásához (45. ábra).

Ezt támasztják alá a Balatonban az 1979-ben mért, helyszíni inkubációval végzett fotoszintézis mérés eredmények is, amelyek során magasabb  $I_k$  értékeket kaptak a

produktívabb időszakban, mint télen (Van Straten & Herodek, 1982). Érdekes különbségeket figyeltek meg az adatokat egy „hideg vízi” és egy „meleg vízi” (kb. 15 °C alatti és feletti) csoportra elkülönítve. Amíg a „hideg vízi” csoport esetében az  $I_k$  tartósan alacsony volt és a kísérlet napján mért fotoszintetikusan aktív sugárzás növekedésével jelentősen nem nőtt, addig a „meleg vízi” csoport esetében az  $I_k$  értéke (bizonyos határok között) szignifikánsan növekedett. Van Straten és Herodek (1982) a kísérlet előtti három nap súlyozott PAR átlagának vizsgálata során kevésbé szignifikáns összefüggést találtak, mint a kísérlet napján mért PAR értékek esetében. Ez ellentétben állt a más tavakban megfigyeltekkel, és azt mutatta, hogy a fitoplankton a Balatonban igen gyorsan képes alkalmazkodni a vízalatti fényviszonyokhoz, amit az algák igen rövid turnover idejével magyaráztak (Van Straten & Herodek, 1982).



45. ábra A víz felszínére érkező fotoszintetikusan aktív sugárzás (PAR) mennyisége és a teljes fitoplankton fényteltési paraméterének ( $I_k$ ) valamint optimális fényintenzitásának ( $I_{opt}$ ) változása az év során a Balatonban. Az ábrán az általunk kapott adatok (2009-2010) mellett a 2006 nyarán kapott értékeket is feltüntettük (Ágyi *et al.*, 2009). A januárnál alacsonyabb februári PAR értékek oka nem a sugárzás csökkenése, hanem a víz felszínén kialakult hó- és jégborítás.

A pikoplankton részesedése a fitoplankton elsődleges termeléséből a fényintenzitás változásának a függvényében napszakos és vertikális változásokat mutatott mind a Balatonban, mind a Fertőben (30-31. ábra). Részesedésük a déli órákban a vízfelszíni régiókban alacsonyabb, míg a reggeli és az esti órákban magasabb volt a vízmélységtől függetlenül. Minthogy a sekély, könnyen felkeveredő tavakban az algák a vízoszlopban állandó mozgásban vannak, ez a részesedésbeli különbség a jégmentes időszakban a gyakorlatban valószínűleg nem jelentkezik. A jégborítás alatt azonban lehetséges, hogy a fényszegényebb rétegekben a pikoalgák a produkció nagyobb hányadáért felelősek, mint a



felszínen. Amíg a Balatonban a fitoplankton elsődleges termelése a két egymást követő télen közel azonos, addig a nyári időszakban jóval magasabb volt. A pikoalgák részesezése a Siófoki-medencében mind a téli, mind a nyári mérések során 27-28% volt. A Keszthelyi-medencében 2009 telén és nyarán 41-44%, 2010 februárjában 15% részesezést kaptunk, amely alacsonyabb érték a *Cryptomonas* és *Rhodomonas* fajok elszaporodásának volt köszönhető. A kapott pikoalga részesezés értékek nagyságrendileg megfeleltek a Balatonban korábban mérteknek (1-57%), a mérési és számítási módszerek különbözőségének ellenére (Vörös *et al.*, 1991; Somogyi & Vörös, 2006). A Fertő nyíltvízében a fitoplankton elsődleges termelése 27 mg C m<sup>-2</sup> nap<sup>-1</sup>, a Ruster Poschen tóban 35 mg C m<sup>-2</sup> nap<sup>-1</sup> értéknek adódott, a pikoplankton részesezése a nyíltvízben 44%, a belső tóban 40% volt.

A pikoplankton részesezését az elsődleges termelésből a Fertőben még nem vizsgálták. A fitoplankton elsődleges termelését azonban Reitner és munkatársai (1997) egy teljes éven keresztül helyszíni inkubálás segítségével mérték. Eredményeik szerint a fitoplankton elsődleges termelése a belső tóban nagyobb (0,8 - 105 mg C m<sup>-2</sup> nap<sup>-1</sup>) volt, mint a nyíltvízben (2,2 és 61 mg C m<sup>-2</sup> nap<sup>-1</sup>). A téli időszakban alacsonyabb értékeket mértek, mint a nyári időszakban (Reitner *et al.*, 1997). Az általunk mért eredmények nagyságrendileg azonosak voltak a Reitner és munkatársai által mértekkel, annak ellenére, hogy az inkubációt mi fotoszintetronban, mesterséges megvilágítás mellett végeztük (Reitner *et al.*, 1997).

Irodalmi adatok alapján a vizsgált tavakban a pikoplankton részesezése a planktonikus elsődleges termelésből a trofitás függvényében igen tág határok között változik. Az oligotróf tavakban részesezésük általában magasabb, valószínűleg ezért van az, hogy a legtöbb frakcionált fotoszintézis mérést oligotróf tavakban végezték. A mély, oligotróf tavakban kialakuló mélységi klorofill maximumnál a pikoalgák részesezése a planktonikus elsődleges termelésből elérheti a 100%-ot (Craig, 1984; Fahnenstiel *et al.*, 1986; Malinsky-Rushansky, 1997; Belykh *et al.*, 2006). Ugyanakkor a legtöbb frakcionált fotoszintézis mérés a tavak produktívabb időszakát érinti, ezért a téli időszakban a pikoplankton részesezése a teljes fitoplankton elsődleges termeléséből kevésbé ismert (Malinsky-Rushansky, 1997). Happey-Wood (1994) a mezotróf Llyn Padarn-tó esetében csak a produktívabb időszakban végezve méréseket átlagosan 41%-os részesezést mértek. A mezotróf Jack tóban, szintén a produktívabb időszakot vizsgálva, a pikoalgák részesezése 10 és 47% között változott (Pick & Agbeti, 1991). Greisberger és munkatársai (2008) a mezotróf Mondsee esetében május és december között 16 és 58% közötti pikoalga

részesedés értékeit találtak a fotoszintézis mérések során. A szintén mezotróf Sardis-víztározóban egy teljes éven keresztül végeztek frakcionált fotoszintézis méréseket (Ochs & Rhew, 1997). A pikoplankton részesedése a planktonikus elsődleges termelésből 5 és 40% között változott, a téli időszakban a pikoekarióták dominálta pikoplankton esetében alacsonyabb részesedés értékeit mértek, mint a nyári, pikocianobaktérium dominálta pikoplankton esetében (Ochs & Rhew, 1997). Ezen eredmények sorába a mezo-eutróf Balatonban és a mezotróf Fertőben kapott pikoalga részesedés értékek (15-48% és 40-44%) jól beleilleszkednek. A téli időszakban végzett frakcionált fotoszintézis mérések eredményei megmutatták, hogy a pikoplankton jelentősége a Balatonban télen sem marad el a nyárhoz képest. A Fertőben télen a pikoalgák a planktonikus elsődleges termelés számottevő hányadát alkotják. A tó produktívabb időszakában észlelt magasabb pikoalga abundancia értékek arra utalnak, hogy a pikoplankton a Fertőben az év további részében is jelentős szereppel bír. Ennek igazolása azonban még további frakcionált fotoszintézis méréseket igényel.

#### **A Duna-Tisza közti szikes tavak pikoekarióta alगतörzsei**

##### *A Choricystis törzsek*

A Duna-Tisza közti szikes tavakból izolált tizenhárom pikoekarióta alगतörzs közül 8 törzs 18S rDNS vagy *rbcL* szekvenciája alapján a *Choricystis* kládba tartozónak bizonyult (36-37. ábra). A *Choricystis* nemzetségbe korábban morfológiai alapon három piko méretű fajt (*Cho. minor*, *Cho. coccooides* és *Cho. hindakii*) soroltak. A *Cho. minor* és a *Cho. hindakii* fajt nagyjából azonos sejt mérettel (1,5 - 3,5  $\mu\text{m}$ ) jellemezték, de míg az előbbi esetében a sejteket asszimmetrikusnak, enyhén hajlottnak írták le, addig az utóbbi esetében a sejtek alakját az oválistól az ellipszoidig változónak találták (Tell, 1979). A *Cho. coccooides* esetében a sejtek mérete kisebb volt (0,8 - 1,5  $\mu\text{m}$ ), mint a másik két faj esetében. A *Cho. minor* részletes morfológiai (TEM) és 18S rDNS alapú molekuláris filogenetikai vizsgálatát Krienitz és munkatársai végezték el 1996-ban (Krienitz *et al.* 1996). Krienitz és munkatársai (1996) a németországi Große Fuchskule-tóból két pikoekarióta alगतörzset izoláltak, majd hasonlítottak össze a SAG 251-1 törzssel, amelyet eredetileg morfológiai alapon *N. coccooides* Naumann-nak írták le (Menzel & Wild, 1989). Krienitz és munkatársai (1996) ugyanakkor az általuk vizsgált három törzs 18S rDNS szekvenciáját azonosnak találták és morfológiai alapon a *Choricystis* nemzetségbe sorolták. Ezek a törzsek magányos, ellipszoid vagy lekerekített végű, vese

alakú sejtekkel voltak jellemezhetőek, melyek mérete 1,5-3,5 x 1-2,5  $\mu\text{m}$  volt. A sejtekben egy pirenoid nélküli parietális kloroplasztisz volt megfigyelhető, szaporodásuk autosporulációval történt, egy anyasejtből 2 vagy 4 autospóra képződésével (Krienitz *et al.* 1996).

Annak ellenére, hogy a három törzs 18S rDNS szekvenciájuk alapján konspecifikusnak bizonyult, a Große Fuchskule-tóból izolált törzsek a *Cho. minor* morfológiai sajátosságait, míg a SAG 251-1 algatörzs inkább a *Cho. hindakii* morfológiai sajátosságait tükrözték (Krienitz *et al.* 1996). Emiatt a korábban morfológiai alapon leírt *Cho. minor* és a *Cho. hindakii* fajt az azonos szekvencia adatok és a kapott morfológiai variációk alapján ugyanahhoz a fajhoz tartozónak tekintették, a korábban leírt *Cho. minor* név megtartása mellett (Krienitz *et al.* 1996). Később Belykh és munkatársai (2000) egy, a Bajkál-tóból izolált, 18S rDNS alapon azonosított *Cho. minor* törzs (BAC 9708) részletes morfológiai leírását közölték. Eredményeik szerint a törzs magányos, lekerekített végű ellipszoid sejtekkel volt jellemezhető, melyek mérete 1,5-2 x 1-1,5  $\mu\text{m}$  volt. Szaporodásuk autosporulációval történt, egy autospórából az előzőekhez hasonlóan 2 vagy 4 autospóra képződését írták le (Belykh *et al.*, 2000).

Egy évvel később Hepperle és Krienitz (2001) nyolc, németországi tavakból izolált és TEM morfológiai vizsgálatok alapján azonosított *Cho. minor* törzs *rbcL* aminosav-szekvenciájának (322 as) filogenetikai vizsgálatát végezték el. Eredményeik szerint a nyolc algatörzs egy monofiletikus csoportot alkotott, amelyet két alcsoportra (I. és II. csoport) különítettek el. Ugyanakkor az *rbcL* szekvencia elemzéssel párhuzamosan 18S rDNS alapú vizsgálatokat nem végeztek (Hepperle & Krienitz, 2001). 2002-ben Hepperle és Schlegel három, szintén németországi tavakból izolált *Choricystis* törzs morfológiai és 18S rDNS alapú vizsgálatát végezték el. A Hagel-tóból izolált *Choricystis* törzs (Pi98/1A1) tenyésztésben a magányos sejtek mellett kisebb mikrokolóniákat is megfigyeltek, a másik két törzs magányos sejtekkel volt jellemezhető (Hepperle & Schlegel, 2002). A törzsek esetében az autospórák mérete 1,5  $\mu\text{m}$  volt. Az izolált *Choricystis* törzsek csaknem teljes 18S rDNS szekvenciájának (1760 bp) és az adatbázisban lévő szekvenciáknak a vizsgálat során maximum 28 nukleotid különbséget találtak (Hepperle & Schlegel, 2002).

Fawley és munkatársai 2005-ben 11 *Choricystis* törzset izoláltak észak-amerikai tavakból, majd 18S rDNS és *rbcL* alapú filogenetikai vizsgálatokat végeztek. Morfológiai alapon az izolált törzsek nem voltak egységesekek, magányos és laza kolóniás formákat egyaránt megfigyeltek. Közülük csak 3 törzs (Itas 9/21 14-10w, Itas 9/21 14-5w és Itas 9/21 S-1w) 18S rDNS alapú filogenetikai azonosítását végezték el, melynek oka az volt,

hogy a *Choricystis* izolátumok esetében a hagyományosan használt univerzális 18S rDNS primerekkel csak nehezen (vagy egyáltalán nem) kaptak PCR terméket (Fawley *et al.*, 2005). A három törzs 18S rDNS szekvenciája azonos volt a *Cho. minor* publikált szekvenciájával, az izolátumok között magas hasonlósági értékeket találtak (Fawley *et al.*, 2005). Az *rbcl* gén (1268 nt) vizsgálata során (amelyet 10 törzs esetében elvégeztek) ugyanakkor jelentős különbségeket észleltek az izolált törzsek között, három nagy csoportot (A, B és C csoport) különítve el (Fawley *et al.*, 2005). A Fawley és munkatársai (2005) által meghatározott csoportok közé beékelődtek a korábbi németországi és oroszországi törzsek *rbcl* szekvenciái is. A *Choricystis* A csoporthoz közel álltak azok a szekvenciák, amelyeket Hepperle & Krienitz 2001-ben a II. csoportba sorolt (Fawley *et al.*, 2005). A 18S rDNS szekvencia alapján is azonosított törzsek mindhárman a *Choricystis* B csoportba tartoztak. Azok a törzsek, amelyeket Hepperle & Krienitz 2001-ben az I. csoportba sorolt, a *Choricystis* B és C csoport között helyezkedtek el (Fawley *et al.*, 2005). Fawley és munkatársai (2005) a kapott *rbcl* szekvencia különbségek alapján úgy vélték, hogy a *Choricystis* csoporton belül valószínűleg több faj is képviselteti magát (Fawley *et al.*, 2005). Mínt hogy molekuláris fajfogalom hiányában a feltételezett fajok elkülönítése nem lenne megalapozott, így a továbbiakban a *Choricystis* csoport vagy klád elnevezését használatát javasolták (Fawley *et al.*, 2005).

A Duna-Tisza közti szikes tavakból izolált *Choricystis* törzsek molekuláris filogenetikai vizsgálata során törekedtünk arra, hogy a 18S rDNS alapú és az *rbcl* alapú analízisbe ugyanazokat a törzseket vonjuk be (36-37. ábra). Ugyanakkor a GenBank adatbázisában szembesültünk azzal a ténnyel, hogy míg a *Choricystis* izolátumok *rbcl* génjéről mintegy 50 szekvencia adatot találunk, addig 18S rDNS adat sokkal kevesebb (25 db) van és az átfedés a két csoport között nem minden esetben valósul meg. Mínt hogy az egy mintavételi helyről és/vagy időpontból származó izolátumok szekvenciái gyakran csaknem teljes egyezést mutattak, ezért a szekvenciáknak csak egy részét vontuk bele az elemzésekbe (Krienitz *et al.*, 1996; Hepperle & Schlegel, 2002; Fawley *et al.*, 2005). A Duna-Tisza közti szikes tavakból izolált törzsek részleges 18S rDNS szekvenciájuk (614 nt) alapján egymással 100%-ban megegyeztek, a többi *Choricystis* törzsszel összehasonlítva is magas hasonlósági értékeket (97,8-99,3%) kaptunk (36. ábra). Az *rbcl* szekvenciák alapján az eddigi vizsgálatokhoz hasonlóan nagyobb különbségeket tapasztaltunk, mint a 18S rDNS esetében: a szikes tavakból izolált törzseken belül ez 93,5-100%-nak, ezeket a többi izolátumhoz viszonyítva pedig 85,3-90,3%-nak adódott (Fawley *et al.*, 2005). Az

általunk izolált *Choricystis* törzsek *rbcl* szekvenciájuk alapján az eddigi izolátumoktól különállóan helyezkedtek el (37. ábra).

A morfológiai sajátságokat tekintve a törzsek között jelentős különbségeket nem találtunk, a sejtek alakja a gömbtől az ellipszoidig változott. A tenyészetek magányos sejtekből álltak, de minden esetben kisebb sejtcsoportok is voltak (10. táblázat). A fentiekben bemutatott morfológiai leírások tükrében az autospórák mérete (0,8-2,4 x 1-2,5 µm) kisebb volt az eddigi *Choricystis* izolátumokhoz (1x1,5 µm) képest, amely a *Cho. coccoides* eredeti leírására emlékeztetett, ugyanakkor a szikes izolátumok esetében a sejtek maximális mérete meghaladta a 1,5 µm-t (Tell, 1979; Krienitz *et al.*, 1996). Minthogy a *Cho. coccoides* fajról egyedül morfológiai leírással rendelkezünk, a sejt méret átfedések tükrében valószínűnek tűnik, hogy e jelenleg még taxonómiailag elfogadott fajnév a *Cho. hindakii* fajnévhez hasonlóan idejét múlta. Annak ellenére, hogy az általunk kapott *rbcl* szekvenciák alátámasztották a *Choricystis* izolátumok heterogenitását, nem lehetünk biztosak abban, hogy ez a csoport valóban több, különálló taxont (fajt?) foglal magába, mint ahogyan azt Fawley és munkatársai (2005) megállapították. Annak a megítélése, hogy az *rbcl* gén variabilitása e csoporton belül filogenetikailag mennyire megbízható, a jövő kutatásainak feladata lesz. Ehhez azonban még újabb izolátumok 18S rDNS és *rbcl* (esetleg más gének) szekvencia analizisére lenne szükség. Az általunk kapott 18S rDNS és *rbcl* szekvenciák jól kiegészítik a Hepperle és Krienitz (2001) illetve Fawley és munkatársai (2005) által kapott szekvenciákat, így a jövőben hozzájárulhatnak egy megfelelően megalapozott revízió elvégzéséhez.

Amint azt az előzőekben bemutattuk, a Duna-Tisza közti szikes tavakból izolált *Choricystis* törzsek 18S rDNS alapú azonosítása során az univerzális és általánosan használt primerekkel a legtöbb esetben nem kaptunk PCR terméket. Fawley és munkatársai (2005) az általuk izolált *Choricystis* törzsek esetében hasonló nehézségekről számoltak be. Ezen tapasztalatok megmagyarázzák a szekvencia adatbázisokban megtalálható *Choricystis* 18S rDNS szekvenciák relatíve alacsony számát, valamint jelzik egy új, megbízhatóbban használható primerpár szükségességét. Mindezek alapján úgy tűnik, hogy a zöldalgák dominálta édesvizekben a természetes pikoeukarióta algaközösség tenyésztéstől független alapú molekuláris diverzitásának vizsgálata sem hozhat megbízható eredményeket az általunk is használt univerzális 18S rDNS primerek használata révén.

*A Mychonastes/ Korschpalmella/ Pseudodictyosphaerium törzsek*

Az ACT 0617 és ACT 0619 pikoekarióta algatörzs 18S rDNS szekvenciája alapján a *Mychonastes/ Korschpalmella/ Pseudodictyosphaerium* kládhoz tartozónak bizonyult. Az eredetileg *Chl. homosphaera* (illetőleg ezzel párhuzamosan *Chl. minutissima*) néven leírt *M. homosphaera* faj átsorolását részletes morfológiai jellemzése alapján Kalina és Punčochářová (1987) végezte el. Elektronmikroszkópos vizsgálataik szerint a *M. homosphaera* gömb alakú vagy enyhén ellipszoid, (1,5-)3-8(-10) µm átmérőjű, magányos sejtekkel volt jellemezhető. A sejtek pirenoid nélküli csésze alakú kloroplasztiszt tartalmaztak, szaporodásuk autosporulációval történt, egy anyasejtből 2-4 (8-16) autospóra képződését figyelték meg (Kalina & Punčochářová, 1987). A sejtek külső felszínén SEM segítségével egy szabályos mintázatot figyeltek meg, ekkor még DNS alapú molekuláris filogenetikai vizsgálatokat nem végeztek (Kalina & Punčochářová, 1987). Később Hanagata és munkatársai (1999) egy, a Kinneret-tóból izolált *M. homosphaera* törzs részletes morfológiai (SEM, TEM) és 18S rDNS alapú vizsgálatát végezték el. Eredményeik alapvetően megegyeztek Kalina & Punčochářová (1987) morfológiai leírásával, a kapott szekvencia pedig csak egy nukleotid pozícióban különbözött az adatbázisban megtalálható *M. homosphaera* 211/8e törzs szekvenciájától (Hanagata *et al.*, 1999). Hanagata és munkatársai (1999) is felhívták a figyelmet a sejtfal jellegzetes mintázatára, amely a SEM képeken egy finom bordázatként mutatkozott meg.

A *P. jurisii* megkülönböztetése a többi, hasonló sejtméretű és sejtfelépítésű pikoekarióta taxontól (pl. *Mychonastes* és *Choricystis*) a kolóniaképző tulajdonságán alapult (Hindák, 1977). A *P. jurisii* részletes TEM morfológiai vizsgálatát Krienitz és munkatársai (1999) végezték el először. Eredményeik alapján a *P. jurisii* gömb alakú, 1,5-3(-5) µm átmérőjű sejtekkel volt jellemezhető, a sejtek pirenoid nélküli csésze alakú kloroplasztiszt tartalmaztak, szaporodásuk autosporulációval történt (Krienitz *et al.*, 1999). SEM vizsgálatokat nem végeztek, de a TEM felvételek sima és jellegzetes mintázattal rendelkező sejtfal felszínét egyaránt mutattak (Krienitz *et al.*, 1999). Fénymikroszkópos vizsgálataik alapján megállapították, hogy míg a fiatal tenyészetekben a sejtek 4, 8, 16 vagy több sejtől álló laza kolóniákat alkottak, addig az idősebb tenyészetek elsősorban magányos sejtekből álltak. A mikrokolóniák esetében azt figyelték meg, hogy a sejteket az anyasejtfal maradványaiból létrejövő „kocsonyaszálak” tartották össze (Krienitz *et al.*, 1999). Krienitz és munkatársai felismerése, mely szerint a kolóniásnak tartott *P. jurisii* meghatározott körülmények között egysejtű növekedésre is képes, alapvetően

megkérdőjelezte a faj az idáig megbízhatónak tartott morfológiai azonosítását (Krienitz *et al.*, 1999).

A *Mychonastes* és *Pseudodictyosphaerium* törzsek 18S rDNS szekvencia analízise azt mutatta, hogy a *P. jurisii* igen közeli rokonságban áll a *M. homosphaera*-val, a csaknem teljes 18S rDNS (1722 nt) vizsgálata során az izolátumok mintegy 98,9%-os hasonlóságot mutatnak (Krienitz *et al.*, 1999). A kapott adatok alapján Krienitz és munkatársai (1999) valószínűsítették, hogy a *M. homosphaera* és *P. jurisii* faj valójában egy nemzetség két különböző morfológiai megjelenési formája, ugyanakkor a jelentős morfológiai különbségek miatt az azonos nemzetségbe való besorolásukra nem vállalkoztak. A továbbiakban a *Pseudodictyosphaerium/ Mychonastes* klád elnevezés használatát javasolták (Krienitz *et al.*, 1999). Később Fawley és munkatársai (2005) *Choricystis* és *Pseudodictyosphaerium* törzsek mellett olyan pikoekarióta algatörzseket is izoláltak, amelyek morfológiailag a *K. mucosa* sajátosságait tükrözték. A *K. mucosa* fajt morfológiai alapon írták le, DNS szekvenciájuk - izolált törzs hiányában - ismeretlen volt (Fawley *et al.*, 2005). Ezek az algatörzsek gömb alakú, szabálytalan kolóniákat képző sejtekkel rendelkeztek. A kolóniákban a *P. jurisii* morfológiájára emlékeztető kocsonyaszálak nem figyeltek meg, de fénymikroszkópos vizsgálatok alapján a sejtek körül egy finom, szerkezet nélküli kocsonyaburkot igen (Fawley *et al.*, 2005). Ugyanakkor egyes izolátumok esetén a tenyészetben a *Pseudodictyosphaerium* és a *Korschpalmella* sajátosságait tükröző kolóniákat egyaránt megfigyeltek, sőt, magányos sejtek is megtalálhatóak voltak a kolóniák mellett. A morfológiai alapon *Korschpalmella* és *Pseudodictyosphaerium* törzsnek azonosított izolátumok mind 18S rDNS, mind *rbcL* szekvenciájuk alapján azonosnak bizonyultak, ezért Fawley és munkatársai (2005) a továbbiakban a *Mychonastes/ Korschpalmella/ Pseudodictyosphaerium* klád elnevezés használatát javasolták, egy terveik szerinti későbbi revízióig. A Duna-Tisza közti szikes tavakból izolált törzsek részleges 18S rDNS szekvenciája az elemzésbe bevont *Pseudodictyosphaerium/ Mychonastes* szekvenciákkal igen magas (99-100%) hasonlóságot mutatott (36. ábra). Az általunk izolált törzsek elsősorban magányos sejtekkel voltak jellemezhetőek, de kisebb sejtcsoportokat mindkét törzs esetében találtunk (35. ábra). A sejtek gömb alakúak voltak, méretük (1,6 - 3,3  $\mu\text{m}$ ) nagyságrendileg megfelelt a kládba tartozó algák sejtmeretének, és fénymikroszkópos morfológiájuk (csésze alakú, pirenoid nélküli kloroplasztisz, autosporuláció) tekintetében sem találtunk különbségeket.

*Az új alganemzetség (Chloroparva pannonica)*

A Duna-Tisza közti szikes tavakból izolált ACT 0602, ACT 0608 és ACT 0622 pikoeukarióta algatörzs egy új, molekuláris filogenetikai alapon jól elkülönülő csoportot alkottak a zöldalgák Trebouxiophyceae családján belül (36. ábra). A részleges 18S rDNS (614 nt) szekvenciák alapján a három törzs egymással teljes hasonlóságot mutatott. Az új alganemzetség - *Chp. pannonica* - leírását az ACT 0608 törzs 18S rDNS szekvenciája, valamint fény- és elektronmikroszkópos morfológiai vizsgálata alapján végeztük el (39-40. ábra). Az ACT 0608 törzs teljes 18S rDNS szekvenciája (2329 nt az intronokkal együtt) és az adatbázisban megtalálható szekvenciák alapján végzett filogenetikai analízis azt mutatta, hogy az új izolátum egy különálló ágat képviselt, amelyhez legközelebb egy olyan csoport állt, amelyet a *N. eucaryotum* UTEX 2502 törzs, a *Chl. minutissima* C-1.1.9 törzs és a *Chl. minutissima* SAG 1.80 törzs alkotott (41. ábra). Az ACT 0608 törzs teljes 18S rDNS szekvenciája relatíve alacsony hasonlóságot mutatott ezen csoport tagjaihoz.

Az elmúlt évtizedekben a molekuláris biológiai (elsősorban DNS alapú) módszerek bevezetése a tengeri és édesvízi zöldalgák taxonómiájába számos revíziót, illetve új nemzetség/fajleírást eredményezett (Henley *et al.*, 2004; Krienitz *et al.*, 2004; Fawley *et al.*, 2005), ugyanakkor még sok olyan csoportot találunk, amely taxonómiai helyzete nem tisztázott (Henley *et al.*, 2004). Minthogy egy, még napjainkban kialakuló és változó területről van szó, jelenleg nincsenek pontosan meghatározva azok a kritériumok (pl. 18S rDNS hasonlósági értékek), amelyek egy alganemzetséget determinálnának. Krienitz és munkatársai (2004) eredményei alapján a *Chlorella*- és *Parachlorella*-kládon belül, amely számos nemzetséget foglal magába (pl. *Dicloster*, *Didymogenes*, *Parachlorella*, *Micractinium* stb.), a különböző nemzetségek 18S rDNS szekvenciája mintegy 97,4-99,5% hasonlósági értékeket mutat. Henley és munkatársai (2004) a „*Nannochloris*-szerű” algák revíziója során a csoportba tartozó nemzetségek (*Picochlorum*, *Nannochloris*, *Marvania* stb.) 18S rDNS szekvenciája között mintegy 96,25 %-os hasonlósági értékeket talált. A filogenetikai elemzés során kapott 97,5-97,6%-os hasonlósági értékek az előzőekben bemutatott értékek tükrében nagymértékben alátámasztják az új izolátum (ACT 0608) önálló nemzetségbe sorolását.

Az új *Chp. pannonica* izolátumhoz legközelebb álló csoport taxonómiája igen zavarba ejtő. A „*Nannochloris*-szerű” (morfológiai alapon korábban *Nannochloris*-nak leírt) algák taxonómiai revíziója során Henley és munkatársai (2004) tizenhárom autosporulációval szaporodó tengeri illetve sós tavi taxont a *Picochlorum* nemzetségbe



sorolt át, amellyel az „eredeti”, morfológiai alapon létesített *Nannochloris* nemzetséget a *N. bacillaris* fajra korlátozta (Henley *et al.*, 2004). A *N. eucaryotum* típusörzsét, a Mainz I. törzset 18S rDNS szekvenciája alapján *P. eucaryotum* névre nevezték át, felhívva a figyelmet arra, hogy a *N. eucaryotum* UTEX 2502 törzs ettől eltérő 18S rDNS szekvenciával rendelkezik (Henley *et al.*, 2004). A *N. eucaryotum* UTEX 2502 törzs és a *Chl. minutissima* C-1.1.9 törzs egy, a többi izolátumhoz képest mélyebben elágazó, különálló csoportot alkotott, amelyet nem tudtak összefüggésbe hozni egyetlen létező alganemzetséggel sem, és amelyet a továbbiakban „problémás csoportnak” neveztek (Henley *et al.*, 2004).

Amint az a fentiekben látható, a *Chl. minutissima* típusörzsének - Lefèvre no. 87. - és a *M. homosphaera* típusörzsének azonosságát morfológiai alapon már Kalina és Punčochářová (1987) is jelezte, a két típusörzs 18S rDNS szekvenciájának azonosságát azonban később Huss és munkatársai (1999) bizonyították. Már Kalina és Punčochářová (1987) felhívta a figyelmet arra, hogy a *Chl. minutissima* C-1.1.9 törzs morfológiai és biokémiai (másodlagos karotinoid összetétel) jellemzőik alapján nem azonos a *Chl. minutissima* faj típusörzsével. Ezt a különbséget a 18S rDNS szekvenciáik is alátámasztották, sőt, a *Chl. minutissima* SAG 1.80 törzs sem bizonyult azonosnak a *Chl. minutissima* Lefèvre no. 87. típusörzssel (Huss *et al.*, 1999). Huss és munkatársai (1999) a továbbiakban a típusörzs esetében a *M. homosphaera* név használatát, a C-1.1.9 és a SAG 1.80 törzs esetében egy majdani revízióig a *Chl. minutissima* név megtartását javasolták. A C-1.1.9 törzs ugyanakkor egyetlen létező törzsgyűjteményben sem maradt fent (Henley *et al.*, 2004).

A „problematikus csoportot” alkotó törzsek eredetének tisztázása nem minden esetben volt lehetséges. A törzsgyűjteményi katalógusok szerint az UTEX 2502 törzs a Göttingeni Algotörzsgyűjtemény (SAG) SAG 55.87 számú törzsének az UTEX törzsgyűjteményben elhelyezett párja, a katalógusok szerint a két törzs azonos, és azokat Wilhelm izolálta 1981-ben egy Rovinj-i tengeri akváriumból. A *Chl. minutissima* C-1.1.9 törzsről semmiféle információhoz nem sikerült jutnunk, a SAG 1.80 törzset a törzsgyűjtemény szerint Lewin izolálta egy édesvízi mangrove mocsárból. Ezek alapján a *Chp. pannonica* egy olyan csoporthoz áll közel, melynek tagjai sós és édesvizekben egyaránt megtalálhatóak. Morfológiájukat tekintve a közölt leírások ellentmondásosnak tűnnek. Yamamoto és munkatársai (2001) szerint az UTEX 2502 törzs magányos, 2,5 µm átmérőjű, gömb alakú sejtekkel volt jellemezhető. A szaporodás autosporulációval történt, amely eredményeként 2, 3 vagy 4 autospora képződését figyelték meg, amelyek körül az

anyasejtfal sokáig megmaradt (Yamamoto *et al.*, 2001). Egy későbbi tanulmányukban felhívták a figyelmet arra, hogy az UTEX 2502 törzset heterogénnek találták, majd szélesztéses módszerrel a törzset újratisztították és az új izolátumnak a KSW 0203 nevet adták (Yamamoto *et al.*, 2003). Érdekes módon, a *N. eucaryotum* KSW 0203 törzset már nagyobb sejtmérettel jellemezték, az autospórák mérete 3 és 4  $\mu\text{m}$ , az anyasejtek mérete 5 és 6  $\mu\text{m}$  között volt (Yamamoto *et al.*, 2003). Mindazonáltal Henley és munkatársai (2004) ugyanazt a 18S rDNS szekvenciát kapták az UTEX 2502 törzs vizsgálata során, mint Yamamoto és munkatársai a KSW 0203 törzs vizsgálata során (Henley *et al.*, 2004).

A *N. eucaryotum* SAG 55.87 törzs fénymikroszkópos morfológiai vizsgálatát Tschermak-Woess végezte 1999-ben. Eredményei szerint a SAG 55.87 törzs gömb alakú vagy ellipszoid vegetatív sejtekkel rendelkezett, melyek mérete nem haladta meg a 2  $\mu\text{m}$ -t. Az anyasejtek mérete elérte a 3,5  $\mu\text{m}$ -t, az osztódás autosporulációval történt, az anyasejtfal hosszú ideig ott maradt a létrejövő leánysejtek körül. Egy anyasejtfalon belül egyszerre 2, 3 vagy 4 autospórárt figyeltek meg, de feltételezésük szerint ezek a sejtek két, egymás utáni osztódás eredményeképpen maradtak együtt (Tschermak-Woess, 1999). Mínt hogy a *Chl. minutissima* típusörzse a Lefèvre no. 87. volt, sajnos sem a C-1.1.9, sem a SAG 1.80 törzsről nem sikerült részletes morfológiai leírást találnunk. A *N. eucaryotum* UTEX 2502 (KSW 0203) és SAG 55.87 többé-kevésbé eltérő morfológiai leírása alapján felmerül a kérdés, hogy a két törzs valóban azonos-e egymással. A SAG 55.87 törzs szekvenálása választ adhatna erre a kérdésre, ahogy azt már Henley és munkatársai (2004) is felvetették. Mindemellett a *Chl. minutissima* SAG 1.80 részletes morfológiai jellemzése lenne szükséges ezen „problematikus csoportot” taxonómiai viszonyainak tisztázásához.

Az eddigi leírások alapján a *Chp. pannonica* kisebb sejtekkel (általában kisebb, mint 2  $\mu\text{m}$ ) jellemezhető, mint a *N. eucaryotum* UTEX 2502 és SAG 55.87 törzs (34., 39-40. ábra). Sajnos részletes elektronmikroszkópos vizsgálatokat ezekkel a törzsekkel nem végeztek, de az, hogy az anyasejtfal sokáig megfigyelhető az autospórák körül, hasonlóságra utal a *Chp. pannonica*-val. A SEM vizsgálatok során megfigyelt sima illetve ráncos sejtfelszín nem mutatott olyan jellegzetes mintázatot, mint amit a *M. homosphaera* esetében leírtak. Feltételezésünk szerint ezt a némely sejt esetében megfigyelt „ráncosságot” nem a sejtfal jellegzetes megvastagodása, hanem az autospórákat sokáig körbevevő anyasejtfal alakítja ki, amely a víztelenítés során rátapad az autospórákra. A TEM felvételek - amelyeken jól látszik, hogy az anyasejtfal lazán körbeburkolja az agarba ágyazott sejteket - is összhangban állnak ezzel a feltételezéssel. A *Chp. pannonica* esetében a fénymikroszkópos vizsgálatok alapján két autospóra képződését tapasztaltuk. A

SEM felvételeken három, illetve négy sejtből álló csoportokat is megfigyeltünk, de az autospórák elhelyezkedése (illetve mérete) alapján ezek a sejtcsoportok inkább két egymást követő osztódás eredményeképpen jöhettek létre. Ugyan az autospórák számát a kokkoid zöldalgáknál sokáig fontos elkülönítő morfológiai bélyegnek tartották, Krienitz és munkatársai 1996-ban arra a megállapításra jutottak, hogy az autospórák száma ezen algák esetében a tenyésztési körülmények függvényében változó lehet (Krienitz *et al.*, 1996).

A *Chp. pannonica* sejtfal struktúrája nagyon emlékeztetett a Menzel és Wild (1989), illetve Krienitz és munkatársai (1996) által részletesen vizsgált *Cho. minor* sejtfalára. Ugyanezt a szerkezetet figyelték meg később a *P. jurisii* esetében (Krienitz *et al.*, 1999). Krienitz és munkatársai (1996) leírása alapján a *Cho. minor* sejtfala egy vékony, 10-20 nm-es külső trilamináris rétegből, egy szorosan hozzákapcsolódó belső mikrofibrilláris rétegből és azon belül, a sejtmembránhoz kapcsolódva egy elektrontranszparens rétegből állt. Menzel és Wild (1989) szerint az autosporuláció során a még zárt anyasejtfal belső rétegei (amelyről azt feltételezik, hogy cellulóz) felszívódnak, és csak a trilamináris réteg marad meg, amely azután összetartja a létrejött autospórákat (Menzel & Wild, 1989). Feltételezzük, hogy a *Chp. pannonica* osztódása során is hasonló folyamat játszódhat le, mert a megmaradó anyasejtfal esetében a belső rétegeket nem figyeltük meg (40. ábra). Menzel és Wild (1989) valamint Krienitz és munkatársai (1996) a leánysejtek kiürülése után az anyasejtfal jellegzetes felkunkorodását tapasztalták. Ezt a jelenséget sok más Trebouxiophyceae faj esetében is megfigyelték (pl. *Picochlorum eukaryotum*), és a *Chp. pannonica* morfológiai vizsgálata során mi is tapasztaltuk. Egyes szerzők szerint ez a felkunkorodás azt sugallja, hogy a trilamináris sejtfal sporopollenint tartalmaz, amely megvédi a sejteket a kiszáradástól és az enzimes behatásoktól (Menzel & Wild, 1989). A *Chp. pannonica* esetében a kiszáradás tolerálása egy igen fontos tényező lehet, minthogy ennek az algának túl kell vészelnie azokat a nyári időszakokat, amikor a sekély tavak teljesen kiszáradnak.

A *Chp. pannonica* pigment analízise során tipikus zöldalga színanyagokat találtunk (Somogyi *et al.*, 2010b), kétszer annyi a-klorofil-t tartalmazott, mint b-klorofil-t (b/a arány 0,48). A karotinoidok elemzése azt mutatta, hogy a luteint (66%), a violaxantint (12,6%), a neoxantint (7,4%) és a  $\beta$ -karotint (6,8%) tartalmazta legnagyobb mennyiségben (Somogyi *et al.*, 2010b). A zsírsav analízis azt mutatta, hogy a 21 °C-on tenyésztett alga az összes zsírsav tartalmának 90%-a olajsav (18:1 n-9) volt (Somogyi *et al.*, 2010b). Ismert, hogy a zöldalgák zsírsav tartalma és összetétele a tenyésztési körülmények függvényében tág határok között változhat, ugyanakkor a vizsgált fajok (*Chlorella* sp., *Monoraphidium*

sp., *Scenedesmus* sp. és *Stichococcus* sp.) esetében a telített zsírsavak [palmitinsav (16:0) és sztearinsav (18:0)] dominanciáját közölték (Makulla, 2000; Teoh *et al.*, 2004; Krienitz & Wirth, 2006). Ez alapján a *Chp. pannonica* kiemelkedő olajsav dominanciája egy különleges sajátság (Somogyi *et al.*, 2010b).

#### *A pikoeukarióta algaközösség diverzitása*

A Duna-Tisza közti szikes tavak pikoeukarióta algaközösségének tenyésztésen alapuló vizsgálata során molekuláris filogenetikai alapon három zöldalga (Chlorophyta) taxon képviselőit találtuk meg. Elmondhatjuk, hogy e szikes tavak pikoeukarióta közössége a tavakban előforduló szélsőséges viszonyok (pH, vezetőképesség) ellenére is diverznek bizonyult. Az általunk kapott eredmények megfelelnek a más tavakból közölt eredményeknek, miszerint tavakban a pikoeukarióta algaközösség tagjai elsősorban a zöldalgák közé tartoznak (Callieri, 2008). Hepperle és Krienitz (2001) nyolc *Choricystis* kládhoz tartozó fajt és egy *Mychonastes/ Korschpalmella/ Pseudodictyosphaerium* kládhoz tartozó fajt izoláltak németországi tavak vizsgálata során. Svájci tavak vizsgálata során az izolátumok mintegy a fele a *Choricystis* kládba tartozott, másik felét pedig a *Mychonastes/ Korschpalmella/ Pseudodictyosphaerium* kláddal hozták összefüggésbe (Hepperle & Schlegel, 2002). Fawley és munkatársai (2004; 2005) észak-amerikai tavak vizsgálata során szintén az előzőekben említett kládok képviselőit, valamint az új nemzetséggént leírt *Meyerella* nemzetség képviselőit azonosították. Az elmúlt évtizedben számos új pikoeukarióta alfafaj (nemzetség) került leírásra, amely jelzi, hogy tavakban a téli pikoeukarióta algaközösség molekuláris diverzitása még korántsem teljes egészében ismert (2. táblázat). Az általunk leírt új alganemzetség (*Chp. pannonica*) hozzájárul a kialakult kép szélesítéséhez.

A Duna-Tisza közti szikes tavakból izolált algatorzsek azonosítása morfológiai alapon nem volt lehetséges a sejtek kis mérete és a megbízható morfológiai bélyegek hiánya miatt. Ezt más tanulmányokban is bemutatták már, és ennek következtében a pikoeukarióta algák korábbi, morfológiai alapú besorolása napjainkra már érvényét veszítette (Huss *et al.*, 1999; Krienitz *et al.*, 1999; Fawley *et al.*, 2004; Henley *et al.*, 2004; Krienitz *et al.*, 2004). Ehhez a kokkoid zöldalgák taxonómiájában bekövetkezett szemléletváltáshoz a molekuláris biológiai (elsősorban DNS alapú) módszerek bevezetése vezetett, amely rávilágított arra is, hogy ezek a kis sejtek valószínűleg konvergens evolúció

révén alakultak ki (Lewin *et al.*, 2000; Callieri, 2008). Mindazonáltal, a pikoekarióta algák rendszerének megújításához a molekuláris biológiai és a morfológiai megközelítések együttes alkalmazása szükséges (Callieri, 2008). Amint az a fenti példákon jól látható, az új módszerek alkalmazása azzal a következménnyel is járt, hogy az algológusok gondolkodásmódjának meg kellett változnia, hiszen a taxonómia alapegységei egyszerre csak nem a morfológiai alapon leírt fajok, hanem az egyes izolált algatörzsek lettek. Az elmúlt években számos algacsoport revízióját végezték el, és sok példát találhatunk arra, hogy azok az algatörzsek, amelyeket morfológiai alapon egy fajba tartozónak véltek, molekuláris filogenetikájuk alapján különböző taxonokhoz tartoznak (Huss *et al.*, 1999; Krienitz *et al.*, 1999; Fawley *et al.*, 2004; Henley *et al.*, 2004; Krienitz *et al.*, 2004). Megfelelő információk hiányában azonban sok csoport taxonómiai helyzete még ma is bizonytalan. Ennek jó példája a *Chp. pannonica* legközelebbi rokonainak „problematikus” csoportja, amely csoport revíziójához, a *N. eucaryotum* SAG 55.87 törzs 18S rDNS-ének szekvenálására, valamint a törzsek részletes morfológiai jellemzésére lenne szükség. A *Chp. pannonica* izolálása és leírása mindazonáltal előrelépést jelent a taxonómiai viszonyok tisztázásához.

Hepperle és Schlegel (2002) felvetése szerint tavakban az élőhelyi sokféleség miatt a pikoekarióta algaközösséget magasabb diverzitás kellene, hogy jellemezze, mint tengerekben és óceánokban. Ez a feltételezés az eddigi vizsgálatok eredményeit tekintve nem állja meg a helyét, ugyanakkor azon közlemények száma, amely e témában született, még napjainkban is igen csekély. Mindemellett tavakban a pikoekarióta algaközösség molekuláris diverzitásával foglalkozó tanulmányok csaknem mind tenyésztésen alapuló vizsgálatok eredményeit ismertetik, pedig bizonyosan nem minden algafaj vonható laboratóriumi tenyésztés alá. Tengerekben és óceánokban ezzel ellentétben számos, tenyésztéstől független molekuláris biológiai módszert alkalmaznak, amelyek a pikoekarióta algák elképesztően széles diverzitását tárták fel (Diez *et al.*, 2001a; 2001b; Not *et al.*, 2004; Romari & Vulot, 2004; Fuller *et al.*, 2006; Marie *et al.*, 2006; Medlin *et al.*, 2006; Le Gall *et al.*, 2008).

Édesvizek esetében is találkozunk olyan vizsgálattal, amely tenyésztéstől független molekuláris biológiai módszereket alkalmazott a pikoekarióta közösség vizsgálatára. Lefranc és munkatársai (2005) három, franciaországi tó pikoekarióta közösségének vizsgálatát végezte el 18S rDNS alapú klónkönyvtárak alapján. Számos különböző klónt azonosítottak, ám ezek között csak egy pikoalgát (*Mychonastes* sp.) sikerült találniuk. Az azonosított klónok legnagyobb része heterotróf mikroorganizmusok szekvenciájával volt

azonos (Lefranc *et al.*, 2005). Hasonló eredményre jutottak Lefèvre és munkatársai (2008) szintén franciaországi tavak pikoeukarióta közösségének tanulmányozása során. A pikoeukarióta algák hiányának egyik oka valószínűleg a DNS izolálás módjában keresendő, hiszen az igen ellenálló sejtfalú zöldalgák feltárásához erősebb mechanikai igénybevételre van szükség, mint a heterotróf mikroorganizmusok feltárására, amelyek ezért felülreprezentáltak lesznek a klónkönyvtárakban (Lefranc *et al.*, 2005). A másik ok az lehet, hogy tavakban a pikoeukarióta algaközösség (tenyésztéstől független) molekuláris diverzitásának vizsgálatára valószínűleg az univerzális 18S rDNS primerek sem a legmegfelelőbbek (pl. a *Choricystis* kládba tartozó algák esetében, amint azt a fentiekben láttuk, nem működnek megbízhatóan), ezért specifikusabb primerek tervezésére/használatára lenne szükség. Az *rbcL* primerek használata egy alternatív megoldást jelenthet, de a kapott eredményeket igen nagy körültekintéssel kell kezeljünk, egyrészt mert az adatbázisokban még mindig relatíve kevés faj és nemzetség *rbcL* szekvenciája található, másrészt pedig az *rbcL* gén esetében a horizontális géntranszfer lehetőségével is számolnunk kell (Pichard *et al.*, 1997).

## Összefoglalás

A pikoeukarióta algák és pikocianobaktériumok évszakos dinamikáját vizsgáltuk kétheti és havi mintavételekkel a Balatonban (2006-2010), Duna-Tisza közi szikes tavakban (2006-2007) és a Fertőben (2004, 2008-2009). Célul tűztük ki a fény és a hőmérséklet szerepének meghatározását a pikoplankton szezonális dinamikájának szabályozásában terepi mérések és laboratóriumi kísérletek alapján. Célunk volt továbbá a téli pikoalga közösség planktonikus elsődleges termelésben játszott szerepének megismerése a Balatonban és a Fertőben. Pikoplanktonban különösen gazdag szikes tavaink pikoeukarióta algaegyütteseinek diverzitását tenyésztésen alapuló molekuláris biológiai módszerek alkalmazásával kívántuk megismerni.

A Balatonban, a Duna-Tisza közi szikes tavakban és a Fertő belső tavaiban az autotróf pikoplankton szezonális dinamikája nagyfokú, évről évre ismétlődő szabályosságot mutatott, nyári pikocianobaktérium és téli pikoeukarióta dominanciával. A Fertő nyíltvizében ezzel szemben pikoeukarióta algák télen sem fordultak elő, ami példa nélkül áll az irodalomban. A Fertő nyíltvize és belső tavai pikoalgákban gazdagok voltak, míg a nádas területén jelentőségük elhanyagolható volt. A Duna-Tisza közi szikes tavakban a pikoeukarióta algák abundanciája ( $10^8$  sejt  $\text{ml}^{-1}$ ) meghaladta az irodalomban közölt legmagasabb értékeket.

Terepi méréseink alapján megállapítottuk, hogy a pikofitoplankton szezonális dinamikájának szabályozásában a fény és a hőmérséklet meghatározó szerepet játszik, a téli időszakra jellemző alacsony hőmérséklet és fény a pikoeukarióta algáknak előnyös. Izolált pikoeukarióta és pikocianobaktérium törzsekkel laboratóriumban végzett fotoszintézis vizsgálatok segítségével igazoltuk ezen algák eltérő hőmérséklet- és fény preferenciáját, amely magyarázatul szolgált a természetben megfigyelt viselkedésükre.

Télen végzett frakcionált fotoszintézis mérések alapján megállapítottuk, hogy a pikoalgák részesedése a fitoplankton fotoszintéziséből a Balatonban és a Fertőben egyaránt jelentős (15-48%).

A Duna-Tisza közi szikes tavakból 13 algatörzset izoláltunk, amelyek három zöldalga (Chlorophyta) taxont képviseltek: két törzs a *Mychonastes/ Korschpalmella/ Pseudodictyosphaerium* csoportba, nyolc algatörzs a *Choricystis* nemzetséghez tartozott, három algatörzs, pedig egy új, 18S rDNS alapon jól elkülönülő nemzetség képviselőjének bizonyult. Az új zöldalgát az ACT 0608 törzs teljes 18S rDNS szekvenciája és részletes elektronmikroszkópos morfológiai vizsgálata alapján írtuk le *Chloroparva pannonica* néven.

## Summary

The occurrence and seasonal dynamics of picoeukaryotic algae was studied in Lake Balaton (2006-2010), in shallow turbid soda pans (2006-2007) and in Lake Fertő/Neusiedlersee (2004, 2008-2009). Our goal was to determine the influence of light and temperature on the observed seasonal dynamics by means of field measurements and laboratory experiments. We intended to determine the contribution of the winter picoplankton to the total planktonic primary production in Lake Balaton and Lake Fertő/Neusiedlersee. Our last aim was to get information about the diversity of picoeukaryotic algal assemblages in Hungarian soda pans.

The seasonal dynamics of autotrophic picoplankton showed an annual regular pattern in Lake Balaton, in the soda pans and in the inner ponds of Lake Fertő. The dominance of picocyanobacteria was observed in the summer and of picoeukaryotes in the winter. In contrast, picoeukaryotes did not occur in the open water of Lake Fertő, which is unprecedented in the literature. High picoplankton abundances were found in the open water and the inner ponds of Lake Fertő, but inside the reed belt the picoplankton was negligible. The abundance maximum of picoeukaryotes ( $10^8$  cells  $\text{ml}^{-1}$ ) in the soda pans was the highest ever found in an aquatic environment.

Our field measurements indicate that light and temperature have a crucial role in the seasonal dynamics of picophytoplankton: the low light and temperature in winter were more favourable to picoeukaryotes. Laboratory photosynthesis experiments of picocyanobacterial and picoeukaryotic strains confirmed the different requirements of these groups for light and temperature.

Our fractionated photosynthesis measurements indicate that the contribution of picoalgae to the total planktonic primary production was significant (15-48%) in Lake Balaton and Lake Fertő in winter.

Thirteen picoeukaryotic strains were isolated from the soda pans, which belonged to three major green algal (Chlorophyta) lineages: two strains were the member of *Mychonastes/Korschpalmella/Pseudodictyosphaerium* clade, eight strains belonged to the genus *Choricystis* and three strains formed a distinct, new lineage within the Chlorophyta. The novel green alga, *Chloroparva pannonica* was described based on detailed morphological investigations (electron microscopy) and 18S rDNA sequence analysis of strain ACT 0608.



## Irodalom

- Agawin, N.S.R., Duarte, C.M. & Agusti, S. (2000): Nutrient and temperature control of the contribution of picoplankton to phytoplankton biomass and production. – *Limnol. Oceanogr.*, 45: 1891-1891.
- Ágyi, Á., Fodorpataki, L., Vanyovszki, J., Somogyi, B. & Vörös, L. (2008): A fitoplankton fotoszintézise folyamatosan változó fényviszonyok mellett. – *Hidrológiai Közlöny*, 88: 8-11.
- Ágyi, Á., Somogyi, B., Vanyovszki, J., Németh, B. & Vörös, L. (2009): A fitoplankton elsődleges termelése a Balatonban. – *Hidrológiai Közlöny*, 89: 85-87.
- Altschul, S.F., Madden, T.L., Schaffer, A.A., Zhang, J.H., Zhang, Z., Miller, W. & Lipman, D.J. (1997): Gapped BLAST and PSI-BLAST: a new generation of protein database search programs. – *Nucl. Acids Res.*, 25: 3389-3402.
- Andreeva, V.M. (1975): Rod *Chlorella*: Morfológia, Sistematika, Prinzipy Klassifikazya, Izdat. Nauka, Leningrad, 88 p.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J.G., Gray, J.S., Meyerreil, L.A. & Thingstad, F. (1983): The Ecological Role of Water-Column Microbes in the Sea. – *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 10: 257-263.
- Beijerinck, M.W. (1890): Culturversuche mit Zoochlorellen, Lichengonidien und anderen niederen algen. – *Bot. Ztg.*, 48: 725-785.
- Bell, T. & Kalff, J. (2001): The contribution of picophytoplankton in marine and freshwater systems of different trophic status and depth. – *Limnol. Oceanogr.*, 46: 1243-1248.
- Belykh, O.I., Semanova, E.A., Kuznedelov, K.D., Zaika, E.I. & Guselnikova, N.E. (2000): An eukaryotic alga from picoplankton of Lake Baikal: morphology, ultrastructure and rDNA sequence data. – *Hydrobiologia*, 435: 83-90.
- Belykh, O.I., Ekaterina, G., Sorokovikova, T., Saphonova, A. & Tikhonova, I.V. (2006): Autotrophic picoplankton of Lake Baikal: composition, abundance and structure. – *Hydrobiologia*, 568: 9-17.
- Bird, D. F. & Kalff, J. (1984): Empirical relationships between bacterial abundance and chlorophyll concentration in fresh and marine waters. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41: 1015-1023.

- 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. Hung.*, 54: 207-224.
- Burns, C.W. & Stockner, J.G. (1991): Picoplankton in 6 New-Zealand Lakes - Abundance in Relation to Season and Trophic State. – *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 76: 523-536.
- Callieri, C. (2008): Picophytoplankton in freshwater ecosystems: the importance of small-sized phototrophs. – *Freshw. Rev.*, 1: 1-28.
- Chang, C.C.Y. & Peterson, R. (1994): Evidence of autumn nitrogen limitation and contribution of picoplankton to carbon fixation in Lake Tahoe. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 52: 54-62.
- Chisholm, S.W., Olson, R.J., Zettler, E.R., Waterbury, J., Goericke, R. & Welschmeyer, N. (1988): A novel free-living prochlorophyte occurs at high cell concentrations in the oceanic euphotic zone. – *Nature*, 334: 340-343.
- Cole, J.J., Findlay, S. & Pace, M.L. (1988): Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview. – *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 43: 1-10.
- Costella, A.C., Shortreed, K.S. & Stockner, J.G. (1979): Phyto-fractionation studies in Great Central Lake, British Columbia: a nutrient-enriched sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) nursery lake. – *Fish. Mar. Serv. Tech. Rep.*, 880: 27 p.
- Craig, S.R. (1984): Productivity of algal picoplankton in a small meromictic lake. – *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22:351-354.
- Crosbie, N.D., Pockl, M. & Weisse, T. (2003a): Dispersal and phylogenetic diversity of nonmarine picocyanobacteria, inferred from 16S rRNA gene and *cpcBA*-intergenic spacer sequence analyses. – *Appl. Environ. Microbiol.*, 69: 5716-5721.
- Crosbie, N.D., Teubner, K. & Weisse, T. (2003b): Flow-cytometric mapping provides novel insights into the seasonal and vertical distributions of freshwater autotrophic picoplankton. – *Aquat. Microb. Ecol.*, 33: 53-66.
- Diez, B., Pedros-Alio, C., Marsh, T.L. & Massana, R. (2001a): Application of denaturing gradient gel electrophoresis (DGGE) to study the diversity of marine picoeukaryotic assemblages and comparison of DGGE with other molecular techniques. – *Appl. Environ. Microbiol.*, 67: 2942-2951.
- Diez, B., Pedros-Alio, C. & Massana, R. (2001b): Study of genetic diversity of eukaryotic picoplankton in different oceanic regions by small-subunit rRNA gene cloning and sequencing. – *Appl. Environ. Microbiol.*, 67: 2932-2941.

- Dokulil, M. (1979): Optical properties, colour and turbidity. – In Löffler, H. (ed) Neusiedlersee. Limnology of a shallow lake in Central Europe., Dr. W. Junk Publishers, The Hague-Boston-London, pp. 151-162.
- Duleba, M., Felföldi, T., Somogyi, B., Vajna, B., Vörös, L. & Márialigeti, K. (2008): A balatoni pikoalgák diverzitásának vizsgálata molekuláris módszerekkel. – Hidrológiai Közlöny, 88: 47-50.
- Eilers, P.H.C. & Peeters, J.C.H. (1988): A model for the relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in phytoplankton. – Ecol. Mod., 42: 199-215.
- Elwood, H.J., Olsen, G.J. & Sogin, M.L. (1985): The small-subunit ribosomal RNA gene sequences from the hypotrichous ciliates *Oxytricha nova* and *Stylonychia pustulata*. – Mol. Biol.Evol., 2:399-410.
- Fahnenstiel, G.L., Sicko-Goad, L., Scavia, D. & Stroermer, E.F. (1986): Importance of picoplankton in Lake Superior. – Can. J. Fish. Aquat. Sci., 43: 235-240.
- Fahnenstiel, G.L. & Carrick, H.J. (1991): Phototrophic picoplankton in Lakes Huron and Michigan: abundance, distribution, composition and contribution to biomass and production. – Can. J. Fish. Aquat. Sci., 49: 379-388.
- Falkowski, P.G. & Raven, J.A: (1997): Aquatic photosynthesis., Blackwell Science, Massachusetts, 375 p.
- Fawley, M.W., Fawley, K.P. & Buchheim, M.A. (2004): Molecular diversity among communities of freshwater microchlorophytes. – Microb. Ecol., 48: 489-499.
- Fawley, M.W., Fawley, K.P. & Owen, H.A. (2005): Diversity and ecology of small coccoid green algae from Lake Itasca, Minnesota, USA, including *Meyerella planktonica*, gen. et sp nov. – Phycologia, 44: 35-48.
- Fawley, K.P. & Fawley, M.W. (2007): Observations on the diversity and ecology of freshwater *Nannochloropsis* (Eustigmatophyceae), with descriptions of new taxa. – Protist, 158: 325-336.
- Felföldi, T., Somogyi, B., Márialigeti, K. & Vörös, L. (2008): Duna-Tisza közti szikes tavak pikoplanktonjának molekuláris biológiai jellemzése. – Hidrológiai Közlöny, 88: 55-57.

- Felföldi, T., Somogyi, B., Vörös, L. & Márialigeti, K. (2009a): A fotoszintetikus gének szerepe a pikoalgák molekuláris azonosításában és diverzitásuk vizsgálatában. – Hidrológiai Közlöny, 89: 105-109.
- Felföldi, T., Somogyi, B., Márialigeti, K. & Vörös, L. (2009b): Characterization of photoautotrophic picoplankton assemblages in turbid, alkaline lakes of the Carpathian Basin (Central Europe). – J. Limnol., 68: 385-395.
- Fietz, S., Bleiss, W., Hepperle, D., Koppitz, H., Krienitz, L. & Nicklisch, A. (2005): First record of *Nannochloropsis limnetica* (Eustigmatophyceae) in the autotrophic picoplankton from Lake Baikal. – J. Phycol., 41: 780-790.
- Fott, B. & Nováková, M. (1969): A monograph of the genus *Chlorella*. The freshwater species. – In: Fott, B. (ed): Studies in phycology, Academia, Prague, pp. 10-74.
- Fott, B. (1974): Taxonomie der palmelloiden Chlorococcales (Familie Palmelloaceae). – Preslia, 46: 1-31.
- Fott, B. (1976): *Choricystis*, eine neue gattung der Chlorococcales (Chlorophyceae). - Arch. Hydrobiol. Suppl., 49, Algol. Stud., 17: 382-388.
- Frenette, J.J., Demers, S., Legendre, L. & Boule, M. (1996): Size-related photosynthetic characteristics of phytoplankton during periods of seasonal mixing and stratification in an oligotrophic multibasin lake system. – J. Plankton Res., 18: 45-61.
- Froneman, P.W., Laubscher, R.K. & McQuaid, C.D. (2001): Size-fractionated primary production in the south Atlantic and Atlantic sectors of the Southern Ocean. – J. Plankton Res., 23: 611-622.
- Fuller, N.J., Campbell, C., Allen, D.J., Pitt, F.D., Zwirgmaier, K., Le Gall, F., Vaultot, D. & Scanlan, D.J. (2006): Analysis of photosynthetic picoeukaryote diversity at open ocean sites in the Arabian Sea using a PCR biased towards marine algal plastids. – Aquat. Microb. Ecol., 43: 79-93.
- Glover, H.E., Smith, A.E. & Shapiro, L. (1985): Diurnal variations in photosynthetic rates: comparisons of ultraphytoplankton with larger phytoplankton size fraction. – J. Plankton Res., 7: 519-535.
- Glover, H.E., Keller, M.D. & Guillard, R.R.L. (1986): Light quality and oceanic ultraphytoplankters – Nature, 319: 142-143.

- Grandier, R. & Lenz, J. (1995): Seasonal occurrence of picocyanobacteria in the Greenland Sea and Central Arctic-Ocean. – *Polar Biology*, 15: 447–452.
- Greisberger, S., Dokulil, M.T. & Teubner, K. (2008): A comparison of phytoplankton size-fractions in Mondsee, an alpine lake in Austria: distribution, pigment composition and primary production rates. – *Aquat. Ecol.*, 42: 379-389.
- Guillou, L., Chretiennot-Dinet, M.J., Medlin, L.K., Claustre, H., Loiseaux-de Goer, S. & Vaultot, D. (1999): *Bolidomonas*: A new genus with two species belonging to a new algal class, the Bolidophyceae (Heterokonta). – *J. Phycol.*, 35: 368-381.
- Hamilton, A.K., Lovejoy, C., Galand, P.E. & Ingram, R.G. (2008): Water masses and biogeography of picoeukaryote assemblages in a cold hydrographically complex system. – *Limnol. Oceanogr.*, 53:922-935.
- Hanagata, N., Malinsky-Rushansky, N. & Dubinsky, Z. (1999): Eukaryotic picoplankton, *Mychonastes homosphaera* (Chlorophyceae, Chlorophyta) in Lake Kinneret, Israel. – *Phycol. Res.*, 47: 263-269.
- Happy-Wood, C.M. (1994): Diurnal variations in the contribution of autotrophic picoalgae and heterotrophic bacteria to planktonic production in an upland lake. – *J. Plankton Res.*, 16: 433-455.
- Henley, W.J., Hironaka, J.L., Guillou, L., Buchheim, M.A., Buchheim, J.A., Fawley, M.W. & Fawley, K.P. (2004): Phylogenetic analysis of the ‘*Nannochloris*-like’ algae and diagnoses of *Picochlorum oklahomensis* gen. et sp. nov. (Trebouxiophyceae, Chlorophyta). – *Phycologia*, 43: 641-652.
- Hepperle, D. & Krienitz, L. (2001): Systematics and ecology of chlorophyte picoplankton in German inland waters along a nutrient gradient. – *Int. Rev. Hydrobiol.*, 86: 269-284.
- Hepperle, D. & Schlegel, I. (2002): Molecular diversity of eukaryotic picoalgae from three lakes in Switzerland. – *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 87: 1-10.
- Hindák, F. (1976): *Marvania geminata* gen. nov. et sp. nov., a new green alga. – *Arch. Hydrobiol. Suppl.*, 49: 261-270.
- Hindák, F. (1977): Studies on the Chlorococcal algae (Chlorophyceae). I. – *Biol. Práce*, 23: 1-190.
- Hindák, F. (1978): New taxa and reclassification in the Chlorococcales (Chlorophyceae). – *Preslie*, 50: 97-109.

- Hindák, F. (1988): Studies on the Chlorococcal algae (Chlorophyceae). IV. – Biol. Práce, 34: 1-264.
- Huelsenbeck, J.P. & Ronquist, F. (2001): MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. – Bioinformatics, 17: 754-755.
- Huss, V.A.R. & Sogin, M.L. (1989): Primary structure of the *Chlorella vulgaris* small subunit ribosomal RNA coding region. – Nucl. Acids Res., 17: 1255.
- Huss, V.A.R. & Sogin, M.L. (1990): Phylogenetic position of some *Chlorella* species within the Chlorococcales based upon complete small-subunit ribosomal-RNA sequences. – J. Mol. Evol., 31: 432-442.
- Huss, V.A.R., Frank, C., Hartmann, E.C., Hirmer, M., Kloboucek, A., Seidel, B.M., Wenzeler, P. & Kessler, E. (1999): Biochemical taxonomy and molecular phylogeny of the genus *Chlorella* sensu lato (Chlorophyta). – J. Phycol., 35: 587-598.
- Jasser, I. (1997): The dynamics and importance of picoplankton in shallow, dystrophic lake in comparison with surface waters of two deep lakes with contrasting trophic status. – Hydrobiologia, 342: 87-93.
- Jasser, I. & Arvola, L. (2003): Potential effects of abiotic factors on the abundance of autotrophic picoplankton in four boreal lakes. – J. Plankton Res., 25: 873-883.
- Johnson, P.W. & Sieburth, J.McN. (1979): Chroococcoid cyanobacteria in the sea: a ubiquitous and diverse phototrophic biomass. – Limnol. Oceanogr., 24: 928-935.
- Kalina, T. & Punčochářová, M. (1987): Taxonomy of the subfamily Scotielloecystoideae Fott 1976 (Chlorellaceae, Chlorophyceae). – Algol. Stud., 45:473-521.
- Kirk, J.T.O. (1994): Light and photosynthesis in aquatic ecosystems., 2<sup>nd</sup> Ed., Univ. Press., Cambridge, 401 p.
- Koršikov, O.A. (1953): Pidklas protokokovi (Protococcineae), vakuolni (Vacuolales) te protokokovi (Protococcales). - Vozn. prsnov. Vodorost. Ukrn. RSR, Kiiv., 5: 1-437.
- Krienitz, L., Huss, V.A.R. & Hummer, C. (1996): Picoplanktonic *Choricystis* species (Chlorococcales, Chlorophyta) and problems surrounding the morphologically similar '*Nannochloris*-like algae'. – Phycologia, 35: 332-341.
- Krienitz, L., Takeda, H. & Hepperle, D. (1999): Ultrastructure, cell wall composition, and phylogenetic position of *Pseudodictyosphaerium jurisii* (Chlorococcales,

- Chlorophyta) including a comparison with other picoplanktonic green algae. – *Phycologia*, 38: 100-107.
- Krienitz, L., Hepperle, D., Stich, H.B. & Weiler, W. (2000): *Nannochloropsis limnetica* (Eustigmatophyceae), a new species of picoplankton from freshwater. – *Phycologia*, 39: 219-227.
- Krienitz, L., Hegewald, E., Hepperle, D. & Wolf, M. (2003): The systematics of coccoid green algae: 18S rRNA gene sequence data versus morphology. – *Biologia Bratislava*, 58: 437-446.
- Krienitz, L., Hegewald, E.H., Hepperle, D., Huss, V.A.R., Rohrs, T. & Wolf, M. (2004): Phylogenetic relationship of *Chlorella* and *Parachlorella* gen. nov. (Chlorophyta, Trebouxiophyceae). – *Phycologia*, 43: 529-542.
- Krienitz, L. & Wirth, M. (2006): The high content of polyunsaturated fatty acids in *Nannochloropsis limnetica* (Eustigmatophyceae) and its implication for food web interactions, freshwater aquaculture and biotechnology. – *Limnologia*, 36: 204-210.
- Le Gall, F., Rigaut-Jalabert, F., Marie, D., Garczarek, L., Viprey, M., Gobet, A. & Vaulot, D. (2008): Picoplankton diversity in the South-East Pacific Ocean from cultures. – *Biogeosciences*, 5: 203-214.
- Le, J., Wehr, J.D. & Campbell, L. (1994): Uncoupling of bacterioplankton and phytoplankton production in fresh waters is affected by inorganic nutrient limitation. – *Appl. Environ. Microbiol.* 60: 2086-2093.
- Lefèvre, E., Roussel, B., Amblard, C. & Sime-Ngando, T. (2008) The molecular diversity of freshwater picoeukaryotes reveals high occurrence of putative parasitoids in the plankton. – *PLoS ONE*, 3: e2324.
- Lefranc, M., Thénot, A., Lepère, C. & Debroas, D. (2005): Genetic diversity of small eukaryotes in lakes differing by their trophic status. – *Appl. Environ. Microbiol.*, 71: 5935-5942.
- Legendre, L., Robineae, B. & LeBlanc, B. (1999): Single-celled cyanobacteria in the first year sea ice and ice-covered waters of the Northern Hemisphere. – In: Charpy, L., Larkum, A.W.D. (eds): *Marine cyanobacteria.*, Bull. Inst. Océanogr., Monaco, 19: 169-174.

- Lewin, R.A., Krienitz, L., Goericke, R., Takeda, H. & Hepperle, D. (2000): *Picocystis salinarum* gen. et. sp. nov. (Chlorophyta) - a new picoplanktonic green alga. – *Phycologia*, 39: 560-565.
- Li, W.K.W., Subba Rao, D.V., Harrison, W.G., Smith, J.C., Cullen, J.J. & Platt, I.T. (1983): Autotrophic picoplankton in the tropical Ocean. – *Science*, 219: 292-295.
- Lovejoy, C., Vincent, W.F., Bonilla, S., Roy, S., Martineau, M.J., Terrado, R., Potvin, M., Massana, R. & Pedros-Alio, C. (2007): Distribution, phylogeny, and growth of cold-adapted picoprasinophytes in Arctic Seas. – *J. Phycol.*, 43: 78-89.
- MacIsaac, E.A. & Stockner, J.G. (1993): Enumeration of phototrophic picoplankton by autofluorescence. – In: Kemp, P.F., Sherr, B.F., Sherr, E.B. & Cole, J.J. (eds.): *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*, Lewis Publishers, Boca Raton, Ann Arbor, London, Tokyo, pp. 187-197.
- Makulla, A. (2000): Fatty acid composition of *Scenedesmus obliquus*: correlation to dilution rates. – *Limnologica*, 30: 162-168.
- Malinsky-Rushansky, N., Berman, T. & Dubinsky, Z. (1995): Seasonal dynamics of picophytoplankton in Lake Kinneret, Israel. – *Freshw. Biol.* 34: 241-254.
- Malinsky-Rushansky, N., Berman, T. & Dubinsky, Z. (1997): Seasonal photosynthetic activity of autotrophic picoplankton in Lake Kinneret, Israel. – *J. Plankton Res.*, 19: 979-993.
- Malinsky-Rushansky, N., Berman, T., Berner, T., Yacobi, Y.Z. & Dubinsky, Z. (2002): Physiological characteristics of picophytoplankton, isolated from Lake Kinneret: response to light and temperature. – *J. Plankton Res.*, 24: 1173-1183.
- Marie, D., Zhu, F., Balague, V., Ras, J. & Vaulot, D. (2006): Eukaryotic picoplankton communities of the Mediterranean Sea in summer assessed by molecular approaches (DGGE, TTGE, QPCR). – *FEMS Microbiol. Ecol.*, 55: 403-415.
- Medlin, L.K., Metfies, K., Mehl, H., Wiltshire, K. & Valentin, K. (2006): Picoeukaryotic plankton diversity at the Helgoland time series site as assessed by three molecular methods. – *Microb. Ecol.*, 52: 53-71.
- Menzel, K. & Wild, A. (1989): A comparative ultrastructural investigation of some *Nannochloris* species (Chlorococcales) with particular reference to the systematic position of *Nannochlorum eucaryotum*. – *Botanica Acta*, 102: 152-158.
- Moon-van der Staay, S.Y., van der Staay, G.W.M., Guillou, L., Vaulot, D., Claustre, H. & Medlin, L.K. (2000): Abundance and diversity of prymnesiophytes in the



- picoplankton community from the equatorial Pacific Ocean inferred from 18S rDNA sequences. – *Limnol. Oceanogr.*, 45: 98-109.
- Mózes, A. & Vörös, L. (2004): Különleges pikoplankton együttesek a befagyott Balatonban. – *Hidrológiai Közlöny*, 84: 180-182.
- Mózes, A., Présing, M. & Vörös, L. (2006): Seasonal dynamics of picocyanobacteria and picoeukaryotes in a large shallow lake (Lake Balaton, Hungary). – *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 91:38-50.
- Mózes, A. (2008): Pikoplankton a trofikus grádiens mentén. – Doktor (PhD) értekezés, ELTE, Biológia Doktori Iskola, Kísérletes Növénybiológia Doktori Program, 134 p.
- Munawar, M. & Fahnenstiel, G.L. (1982): The abundance and significance of ultraplankton and microalgae at an offshore station in Central Lake Superior. – *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 1153: 1-13.
- Murphy, L.S. & Haugen, E.M. (1985): The distribution and abundance of phototrophic ultraplankton in the North-Atlantic. – *Limnol. Oceanogr.*, 30: 47-58.
- Nägeli, C. (1849): Gattungen einzelliger Algen physiologisch und systematisch bearbeitet. Zurich, 136 p.
- Naumann, E. (1921): Notizen zur systematik der süßwasseralgen. Über *Nannochloris*, eine neue chlorophyceen gattung. – *Ark. Bot.*, 16: 16–19.
- Németh, J. (1998): A biológiai vízminőség kérdései. – In Németh, J. (ed): *Vízi természet és környezetvédelem 7.*, KGI, Budapest, 303 p.
- Not, F., Simon, N., Biegala, I.C. & Vault, D. (2002): Application of fluorescent in situ hybridization coupled with tyramide signal amplification (FISH-TSA) to assess eukaryotic picoplankton composition. – *Aquat. Microb. Ecol.*, 28: 157-166.
- Not, F., Latasa, M., Marie, D., Cariou, T., Vault, D. & Simon, N. (2004): A single species, *Micromonas pusilla* (Prasinophyceae), dominates the eukaryotic picoplankton in the Western English Channel. – *Appl. Environ. Microbiol.*, 70: 4064-4072.
- Not, F., Massana, R., Latasa, M., Marie, D., Colson, C., Eikrem, W., Pedrós-Ailó, C., Vault, D. & Simon, N. (2005): Late summer community composition and abundance of photosynthetic picoeukaryotes in Norwegian and Barents Seas. – *Limnol. Oceanogr.*, 50: 1677-1686.

- Not, F., Valentin, K., Romari, K., Lovejoy, C., Massana, R., Tobe, K., Vaulot, D. & Medlin, L.K. (2007): Picobiliphytes: a marine picoplanktonic algal group with unknown affinities to other eukaryotes. – *Science*, 315: 253-255.
- Not, F., Latasa, M., Scharek, R., Viprey, M., Karleskind, P., Balagué, V., Ontoria-Oviedo, I., Cumino, A., Goetze, E., Vaulot, D. & Massana, R. (2008): Protistan assemblages across the Indian Ocean, with a specific emphasis on the picoeukaryotes. – *Deep Sea Res.*, 55: 1456-1473.
- Ochs, C.A. & Rhew, K. (1997): Population dynamics of autotrophic picoplankton in a southeastern US reservoir. – *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 82: 293-313.
- Okamoto, N. & Inouye, I. (2005): The katablepharids are a distant sister group of the Cryptophyta: a proposal for Katablepharidophyta divisio nova / Katablephyarida phylum novum based on SSU rDNA and beta-tubulin phylogeny. – *Protist*, 156: 163-179.
- Padisák J. (1992): Species composition, spatial distribution and the seasonal and interannual dynamics of phytoplankton in brown-water lakes enclosed with reed belts (Neusiedlersee/Fertő; Austria/Hungary). – *BFB-Bericht*, 79: 13-29.
- Padisák, J. & Dokulil, M. (1994): Meroplankton dynamics in a saline, turbulent, turbid shallow lake (Neusiedlersee, Austria and Hungary). – *Hydrobiologia*, 289: 23-42.
- Padisák, J., Krienitz, L., Koschel, R. & Nedoma, J. (1997): Deep-layer autotrophic picoplankton maximum in the oligotrophic Lake Stechlin, Germany: origin, activity, development and erosion. – *Eur. J. Phycol.*, 32:403–416.
- Palenik, B. (2001): Chromatic adaptation in marine *Synechococcus* strains. – *Appl. Environ. Microbiol.*, 67: 991-994.
- Partensky, F., Hess, W.R. & Vaulot, D. (1999): Prochlorococcus, a marine photosynthetic prokaryote of global significance. – *Microbiol. Mol. Biol. Rev.*, 63: 106-127.
- Pichard, S.L., Campbell, L. & Paul, J.H. (1997): Diversity of the ribulose biphosphate carboxylase/oxygenase form I gene (*rbcL*) in natural phytoplankton communities. – *Appl. Environ. Microbiol.*, 63: 3600-3606.
- Pick, F.R. & Agbeti, M. (1991): The seasonal dynamics and composition of photosynthetic picoplankton communities in temperate lakes in Ontario, Canada. – *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 76: 565-580.
- Platt, T., Subba Rao, D.V. & Irwin, B. (1983): Photosynthesis of picoplankton in the oligotrophic ocean. – *Nature*, 301: 702-704.

- Posada, D. & Crandall, K.A. (1998): MODELTEST: testing the model of DNA substitution. – *Bioinformatics*, 14: 817-818.
- Postius, C., Ernst, A., Kenter, U. & Böger, P. (1996): Persistence and genetic diversity among strains of phycoerythrin-rich cyanobacteria from the picoplankton of Lake Constance. – *J. Plankton Res.*, 18: 1159-1166.
- Postius, C. & Bröger, P. (1998): Different interactions of phycoerythrin- and phycocyanin-rich *Synechococcus* spp. with diazotrophic bacteria from the picoplankton of Lake Constance. – *Arch. Hydrobiol.*, 141:181-194.
- Présing, M., Herodek, S., Preston, T. & Vörös, L. (2001): Nitrogen uptake and the importance of internal nitrogen loading in Lake Balaton. – *Freshwater Ecology*, 46: 125–139.
- Reitner, B., Herzig, A. & Herndl, G.J. (1997): Microbial activity under the ice cover of the shallow Neusiedler See (Austria, Central Europe). – *Hydrobiologia*, 357: 173-184.
- Reynolds, C.S. (2006): The ecology of phytoplankton. – Cambridge University Press, Cambridge, 535 p.
- Riemann, B. & Søndergaard, M. (1986): Regulation of bacterial secondary production in 2 eutrophic lakes and in experimental enclosures. – *J. Plankton. Res.*, 8: 519-536.
- Rippka, R., Deruelles, J., Waterbury, J.B., Herdman, M. & Stainer, R.Y. (1979): Generic assignments, strain histories and properties of pure cultures of cyanobacteria. – *J. Gen. Microbiol.*, 111: 1-61.
- Robertson, B.R., Tezuka, N. & Watanabe, M.M. (2001): Phylogenetic analyses of *Synechococcus* strains (cyanobacteria) using sequences of 16S rDNA and part of the phycocyanin operon reveal multiple evolutionary lines and reflect phycobilin content. – *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 51:861-871.
- Rodhe, W. (1955): Can plankton production proceed during winter darkness in subarctic lakes? – *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 12:117–122.
- Roesler, C.S., Culbertson, C.W., Etheridge, S.M., Goericke, R., Kiene, R.P., Miller, L.G. & Oremland, R.S. (2002): Distribution, production and ecophysiology of *Picocystis* strain ML in Mono Lake, California. – *Limnol. Oceanogr.*, 47: 440-452.
- Romari, K. & Vaulot, D. (2004): Composition and temporal variability of picoeukaryote communities at a coastal site of the English channel from 18S rDNA sequences. – *Limnol. Oceanogr.*, 49: 784-798.

- Schmidt, A. (1999): Két kiszáradt szikes tó: Szapanos-szék és Kondor-tó. – *Acta Biol. Debr. Oecol. Hung.*, 9: 183-187.
- Schreiner, M., Geisert, M., Oed, M., Arendes, J., Gungerich, U., Breter, H.J., Stuber, K. & Weinblum, D. (1995): Phylogenetic relationship of the green alga *Nanochlorum eukaryotum* deduced from its chloroplast ribosomal rRNA sequences. – *J. Mol. Evol.*, 40: 428-442.
- Schweizer, A. & Heusel, R.E. (1992): Picoplankton photosynthesis and diurnal variations in photosynthesis-irradiance relationship in a eutrophic and meso-oligotrophic lake. – *Hydrobiologia*, 238: 131-138.
- Shi, X.L., Marie, D., Jardillier, L., Scanlan, D.J. & Vaulot, D. (2009): Groups without cultured representatives dominate eukaryotic picophytoplankton in the oligotrophic South East Pacific Ocean. – *PLoS ONE*, 4: 1-11.
- Sieburth, J.M., Smetacecek, V. & Lenz, J. (1978): Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. – *Limnol. Oceanogr.*, 23: 1256-1263.
- Simon, N., Le Bot, N., Marie, D., Partensky, F. & Vaulot, D. (1995): Fluorescent *in situ* hybridization with rRNA-targeted oligonucleotide probes to identify small phytoplankton by flow cytometry. – *Appl. Environ. Microbiol.*, 61: 2506-2513.
- Simpson, P.D. & Van Valkenburg, S.D. (1978): The ultrastructure of *Mychonastes ruminates* gen. et sp. nov., a member of the Chlorophyceae isolated from brackish water. – *Br. Phycol. J.*, 13: 117-130.
- Skuja, H. (1948): Taxonomie des phytoplanktons einiger seen in upland, Schweden. – *Symb. Bot. Upsaliensis*, 9-13: 1-399.
- Solyosi, K., Myśliwa-Kurdziel, B., Bóka, K., Strzałka, K. & Böddi, B. (2006): Disintegration of the prolamellar body structure at high concentrations of Hg<sup>2+</sup>. – *Plant Biology*, 8: 627-635.
- Somogyi, B. & Vörös, L. (2006): A pikoplankton fotoszintézisének karakterisztikái sekély tavakban. – *Hidrológiai Közöny*, 86: 110-112.
- Somogyi, B., Felföldi, T., Dinka, M. & Vörös, L. (2010a): Periodic picophytoplankton predominance in a large, shallow alkaline lake (Lake Fertő, Neusiedlersee). – *Ann. Limnol. - Int. J. Lim.*, 46: 9-19.

- Somogyi, B., Felföldi, T., Solymosi, K., Makk, J., Homonnai, Z.G., Horváth, Gy., Turcsi, E., Böddi, B., Márialigeti, K. & Vörös, L. (2010b, in press): *Chloroparva pannonica* gen. et sp. nov. (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) - a new picoplanktonic green alga from a turbid, shallow soda pan. – *Phycologia*
- Søndergaard, M. (1990): Picophytoplankton in Danish lakes. – *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 24: 609-612.
- Søndergaard, M. (1991): Phototrophic picoplankton in temperate lakes: seasonal abundance and importance along a trophic gradient. – *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 76: 505-522.
- Steemann-Nielsen, E. (1952): The use of radioactive carbon (C-14) for measuring organic production in the sea. – *J. Const. Int. Explor. Mer.*, 18: 117-140.
- Stockner, J.G. & Antia, N.J. (1986): Algal picoplankton from marine and freshwater ecosystems - a multidisciplinary perspective. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 2472-2503.
- Stockner, J.G. (1988): Phototrophic picoplankton: An overview from marine and freshwater ecosystems. – *Limnol. Oceanogr.*, 33: 765-775.
- Stockner, J.G. (1991): Autotrophic picoplankton in freshwater ecosystems: The view from summit. – *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 76: 483-492.
- Stockner, J.G. & Shortreed, K.S. (1991): Autotrophic Picoplankton - Community Composition, Abundance and Distribution across a Gradient of Oligotrophic British-Columbia and Yukon-Territory Lakes. – *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 76: 581-601.
- Stockner, J.G., Callieri, C. & Cronberg, G. (2000): Picoplankton and other non-bloom forming cyanobacteria in lakes. – In: Whitton, B. and Potts, A.M. (eds): *The ecology of cyanobacteria*, Kluwer, pp. 195-231.
- Stomp, M., Huisman, J., Vörös, L., Pick, F.R., Laamanen, M., Haverkamp, T. & Stal, L.J. (2007): Colourful coexistence of red and green picocyanobacteria in lakes and seas. – *Ecol. Let.*, 10: 290-298.
- Swofford, D.L. (2002): PAUP\* Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\*and Other Methods), version 4.0b10. Sinauer Associates, Sunderland, MA, USA.
- Szelag-Wasielewska, E. (1997): Picoplankton and other size groups of phytoplankton in various shallow lakes. – *Hydrobiologia*, 342/343: 79-85.

- Szelag-Wasielewska, E. (2003): Phytoplankton community structure in non-stratified lakes of Pomerania (NW Poland). – *Hydrobiologia*, 506-509: 229-236.
- Takeda, H. (1991): Sugar composition of the cell wall and the taxonomy of *Chlorella* (Chlorophyceae). – *J. Phycol.*, 27: 224-232.
- Tamura, K., Dudley, J., Nei, M. & Kumar, S. (2007): MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. – *Mol. Biol. Evol.*, 24:1596-1599.
- Tell, G. (1979): Remarks on the genus *Choricystis* (Chlorophyceae). – *Schweiz. Zeitsc. Hydrol.- Swiss J. Hydrol.*, 41: 150-154.
- Teoh, M.L., Chu, W.L., Marchant, H. & Phang, S.M. (2004): Influence of culture temperature on the growth, biochemical composition and fatty acid profiles of six Antarctic microalgae. - *J. Appl. Phycol.*, 16:421-430.
- Tschermak-Woess, E. (1999): Life cycle and supplementary comments on the light microscopic morphology of *Nannochloris eucaryota*. – *Plant. Biol.*, 1:214-218.
- Urbach, E., Scanlan, D.J., Distel, D.L., Waterbury, J.B. & Chisholm, S.W. (1998): Rapid diversification of marine picophytoplankton with dissimilar light-harvesting structures inferred from sequences of *Prochlorococcus* and *Synechococcus* (Cyanobacteria). – *J. Mol. Evol.*, 46:188-201.
- Utermöhl, H. (1958): Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton Methodik. – *Mitt. Int. Theor. Angew. Limnol.*, 9: 1-38.
- V.-Balogh, K., Koncz, E. & Vörös, L. (2000): An empirical model describing the contribution of colour, algae and particles to the light climate of shallow lakes. – *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 27: 2678-2681.
- V.-Balogh, K., Németh, B. & Vörös, L. (2009): Specific attenuation coefficients of optically active substances and their contribution to the underwater ultraviolet and visible light climate in shallow lakes and ponds. – *Hydrobiologia*, 632: 91-105.
- Van Hove, P., Vincent, W.F., Galand, P.E. & Wilmotte, A. (2008): Abundance and diversity of picocyanobacteria in High Arctic lakes and fjords. – *Algol. Stud.*, 126: 209-227.
- Van Straten, G. & Herodek, S. (1982): Estimation of algal growth parameters from vertical primary production profiles. – *Ecol. Mod.*, 15:287–311.
- Vaulot, D., Eikrem, W., Viprey, M. & Moreau, H. (2008): The diversity of small eukaryotic phytoplankton ( $\leq 3 \mu\text{m}$ ) in marine ecosystems. – *FEMS Microbiol. Rev.*, 32: 795-820.

- Veldhuis, M.J.W., Timmermans, K.R., Croot, P. & Van der Wagt, B. (2005): Picophytoplankton; a comparative study of their biochemical composition and photosynthetic properties. – *J. Sea Res.*, 53: 7-24.
- Vincent, W.F., Bowman, J.P., Rankin, L.M. & McMeekin, T.A. (2000): Phylogenetic diversity of picocyanobacteria in Arctic and Antarctic ecosystems. – In Bell, C.R., Brylinski, M. & Johnson-Green, P. (eds): *Microbial Biosystems: New Frontiers. Proceedings of the 8th International Symposium on Microbial Ecology*, Halifax, Canada, pp. 317-322.
- Vörös, L. (1987-88): Bakteriális méretű fotoautotrófikus szervezetek néhány sekély tóban. – *Botanikai Közlemények*, 74-75: 141-151.
- Vörös, L. (1991): Importance of picoplankton in Hungarian shallow lakes. – *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 24: 984-988.
- Vörös, L. & Padisák, J. (1991): Phytoplankton biomass and chlorophyll-a in some shallow lakes in central Europe. – *Hydrobiologia*, 215: 111-119.
- Vörös, L., Gulyás, P. & Németh, J. (1991): Occurrence, dynamics and production of picoplankton in Hungarian shallow lakes. – *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 76: 617-629.
- Vörös, L., Callieri, C., V.-Balogh, K. & Bertoni, R. (1998): Freshwater picocyanobacteria along a trophic gradient and light quality range. – *Hydrobiologia*, 369/370: 117-125.
- Vörös, L., V.-Balogh, K., Herodek, S. & Kiss, K.T. (2000): Underwater light conditions, phytoplankton photosynthesis and bacterioplankton production in the Hungarian section of the River Danube. – *Large Rivers - Arch. Hydrobiol. Suppl.*, 115/4: 511-532.
- Vörös, L., V.-Balogh, K. & Boros, E. (2005): Pikoplankton dominancia szikes tavakban. – *Hidrológiai Közlöny*, 85: 166-168.
- Vörös, L., Boros, E., Schmidt, A., V.-Balogh, K., Németh, B., Somogyi, B. & Mózes, A. (2006): A fitoplankton fizikai és kémiai környezete fehér vizű szikes tavainkban. – *Hidrológiai Közlöny*, 86: 139-141.
- Vörös, L., Somogyi, B. & Boros, E. (2008): Birds cause net heterotrophy in shallow lakes. – *Acta Zool. Hung.*, 54: 23-34.
- Waterbury, J.B., Watson, S.W., Guillard, R.R. & Brand, L.E. (1979): Widespread occurrence of a unicellular, marine, planktonic cyanobacterium. – *Nature*, 277: 293-294.

- Weisse, T. (1988): Dynamics of Autotrophic Picoplankton in Lake Constance. – J. Plankton Res., 10: 1179-1188.
- Weisse, T. (1993): Dynamics of autotrophic picoplankton in marine and freshwater ecosystems. – Adv. Microbial. Ecol., 13: 327-370.
- Wetzel, R.G. & Likens, G.E. (2001): Limnological Analyses., 3<sup>rd</sup> Ed., Springer-Verlag, New York, 429 p.
- Wislouch, S. (1924): Przyczynki do biologiji i genezy szlanow leczniczych na Krymie. – Acta Soc. Bot. Pol., 2:99-129.
- Yamamoto, H., Nozaki, H. & Kawano, S. (2001): Evolutionary relationships among multiple modes of cell division in the genus *Nannochloris* (Chlorophyta) revealed by genome size, actin gene multiplicity and phylogeny. – J. Phycol., 37: 106-120.
- Yamamoto, M., Nozaki, H., Miyazawa, Y., Koide, T. & Kawano, S. (2003): Relationship between presence of a mother cell wall and speciation in the unicellular microalga *Nannochloris* (Chlorophyta). – J. Phycol., 39:172-184.
- Zhu, F., Massana, R., Not, F., Marie, D. & Vaulot, D. (2005): Mapping of picoeukaryotes in marine ecosystems with quantitative PCR of the 18S rRNA gene. – FEMS Microbiol. Ecol., 52: 79-92.
- Zippel, B. & Schimmele, M. (1999): Composition and dynamics of autotrophic picoplankton and spectral light distribution in saline lignite mining lakes of Germany. – Aquat. Ecos. Health Man., 2: 319-329.



## Az értekezés alapjául szolgáló közlemények

- Somogyi, B.**, Vanyovszki, J., Ágyi, Á. & Vörös, L. (2007): Eukarióta és prokarióta pikoalga törzsek fotoszintézisének összehasonlító vizsgálata. – Hidrológiai Közlöny, 87: 119-121.
- Somogyi, B.**, Felföldi, T., Solymosi, K., Vanyovszki, J., Böddi, B., Márialigeti, K. & Vörös, L. (2009): Duna-Tisza közti szikes tavaink ismeretlen zöldalgái. – Hidrológiai Közlöny, 89: 59-62.
- Felföldi, T., **Somogyi, B.**, Vörös, L. & Márialigeti, K. (2009): A fotoszintetikus gének szerepe a pikoalgák molekuláris azonosításában és diverzitásuk vizsgálatában. – Hidrológiai Közlöny, 89: 105-109.
- 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. – Aquat. Ecol., 43: 735-744. **IF 1,549**
- Vörös, L., Mózes, A. & **Somogyi, B.** (2009): A five-year study of autotrophic winter picoplankton in Lake Balaton, Hungary. – Aquat. Ecol., 43: 727-734. **IF 1,549**
- Somogyi, B.**, Felföldi, T., Dinka, M. & Vörös, L. (2010): Periodic picophytoplankton predominance in a large, shallow alkaline lake (Lake Fertő, Neusiedlersee). – Ann. Limnol. - Int. J. Lim., 46: 9-19. **IF 0,981**
- Felföldi, T., **Somogyi, B.**, Vörös, L. & Márialigeti, K. (2010) Kiskunsági szikes tavaink pikoalgáinak azonosítása és diverzitásának vizsgálata molekuláris biológiai módszerekkel. – Acta Biol. Debr. Oecol. Hung., 22: 113-121.
- Somogyi, B.**, Felföldi, T., Solymosi, K., Makk, J., Homonnai, Z.G., Horváth, Gy., Turcsi, E., Böddi, B., Márialigeti, K. & Vörös, L. (2010): *Chloroparva pannonica* gen. et sp. nov. (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) - a new picoplanktonic green alga from a turbid, shallow soda pan. – Phycologia (in press) **IF 1,218**
- Somogyi, B.**, Kürthy, A., Németh, B. & Vörös, L. (2010): A pikológák jelentősége sekély tavak téli planktonjában. – Hidrológiai Közlöny (in press)

## Az értekezés témájában megjelent további közlemények

- Somogyi, B. & Vörös, L. (2006): A pikoplankton fotoszintézisének karakterisztikái sekély tavakban. – Hidrológiai Közlöny, 86: 110-112.
- Vörös, L., Boros, E., Schmidt, A., V.-Balogh, K., Németh, B., Somogyi, B. & Mózes, A. (2006): A fitoplankton fizikai és kémiai környezete fehér vízi szikes tavainkban. – Hidrológiai Közlöny, 86: 139-141.
- Vörös, L., Somogyi, B., V.-Balogh, K. & Németh, B. (2006): A Balaton planktonikus és üledéklakó alga együtteseinek szerepe és szabályozó tényezői. – In: Mahunka S. & Banczerowski J.-né (eds.): A Balaton kutatásának 2005. évi eredményei., Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 7-15.
- Vörös, L., Somogyi, B., Bányász, D. & Németh, B. (2007): A Balaton alga együtteseinek szerepe a tó vízminőségének alakításában. – In: Mahunka S. & Banczerowski J.-né (eds.): A Balaton kutatásának 2006. évi eredményei., Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 7-15.
- Vörös, L., Somogyi, B. & Boros, E. (2008): Birds cause net heterotrophy in shallow lakes. – Acta Zool. Hung., 54: 23-34. **IF 0,522**
- Ványovszki, J., Fodorpatáki, L., Ágyi, Á., Somogyi, B. & Vörös, L. (2008): Prokarióta és eukarióta pikoalgák fotoszintézisének pH és szalinitás függése. – Hidrológiai Közlöny, 88: 222-224.
- Duleba, M., Felföldi, T., Somogyi, B., Vajna, B., Vörös, L. & Márialigeti, K. (2008): A balatoni pikoalgák diverzitásának vizsgálata molekuláris módszerekkel. – Hidrológiai Közlöny, 88: 47-50.
- Felföldi, T., Somogyi, B., Márialigeti, K. & Vörös, L. (2008): Duna-Tisza közti szikes tavak pikoplanktonjának molekuláris biológiai jellemzése. – Hidrológiai Közlöny, 88: 55-57.
- Ágyi, Á., Somogyi, B., Ványovszki, J., Németh, B. & Vörös, L. (2009): A fitoplankton elsődleges termelése a Balatonban. – Hidrológiai Közlöny, 89: 85-87.
- Felföldi, T., Somogyi, B., Márialigeti, K. & Vörös, L. (2009): Characterization of photoautotrophic picoplankton assemblages in turbid, alkaline lakes of the Carpathian Basin (Central Europe). – J. Limnol., 68: 385-395. **IF 0,932**
- Vörös, L. & Somogyi, B. (2009): A Balaton algaegyütteseinek szerepe a tó vízminőségének alakításában. – In: Mahunka S. & Banczerowski J.-né (eds.): A Balaton kutatásának 2008. évi eredményei., Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 7-16.

## Köszönetnyilvánítás

Ezúton szeretnék köszönetet mondani **témavezetőmnek, Vörös Lajosnak**, aki nemcsak hogy megismertetett az algák csodálatos világával, tanácsaival elindította és segítette munkámat, de igazi példaképként mindig lelkesedett az eredményekért és támogatta elképzeléseimet, ötleteimet.

Köszönettel tartozom az MTA Balatoni Limnológiai Kutatóintézetből **V.-Balogh Katalinnak**, akihez a szervetlen szén mérések mellett mindig fordulhattam kisebb-nagyobb kérdéseimmel, és akitől remélhetőleg egy kis precizitást is elsajátítottam. **Kovács W. Attilának**, aki megosztotta velem az algák izolálásában és tenyésztésében szerzett értékes tapasztalatait és mindig készen állt felmerülő problémáim meghallgatására. **Németh Baláznak**, aki a terepi mintavételek és laboratóriumi vizsgálatok során egyaránt segítséget nyújtott, és akivel még az esti órákba nyúló munkák is vidámabban folytak. Az intézet **valamennyi munkatársának**, aki segítette munkámat, különösen **Dobos Gézának**, a hajóskapitányok gyöngyének, **Kiss Rózsának**, a könyvtár varázslójának, valamint **Kismődiné Lakatos Erzsébet** és **Kozma Erika** asszisztenseknek. Kiemelten szeretném megköszönni **Herodek Sándor** volt, és **Bíró Péter** jelenlegi intézetigazgatónak, hogy lehetővé tették munkámat.

Hálával tartozom az ELTE Mikrobiológiai Tanszékéről **Felföldi Tamásnak**, aki bevezetett a molekuláris biológiai módszerek világába, végigküzdötte velem az azonosítás nehézségeit, megoldotta a filogenetikai számítási problémákat, és akiben igazi kutatótársra leltem. **Makk Juditnak**, aki a pásztázó elektronmikroszkópos vizsgálatok során nyújtott segítséget. **Márialigeti Károlynak**, aki lehetővé tette tanszéki munkámat és mindig kritikus szemmel javította dolgozataimat, valamint a tanszék **valamennyi munkatársának**, akikhez mindig fordulhattam segítségért. Köszönettel tartozom az ELTE Növényismereti Tanszékéről **Solymosi Katalinnak**, aki a transzmissziós elektronmikroszkópos vizsgálatok során időt és energiát nem kímélve nyújtott segítséget, valamint **Böddi Bélának**, aki lehetővé tette, hogy a tanszéken dolgozhassam. Szeretnék köszönetet mondani „szikes vízi kutatócsoportunk” oszlopos tagjának, **Boros Emilnek** a terepi mintavételek során nyújtott segítségéért és a térkép elkészítéséért, valamint **Kürthy Anett** szakdolgozónak a téli fotoszintézis mérések során nyújtott segítségéért.

Köszönettel tartozom **Vörös Katinak** az angol szövegek kijavításáért, emellett hasznos tanácsaiért és kritikus észrevételeiért.

**Különösképpen** szeretném megköszönni **szüleim, testvéreim és életem párja** türelmét, megértését és biztatását, valamint a kis **Szofia** erőt adó mosolyát.

## Függelék

1. táblázat A mintavételek során mért fizikai és kémiai paraméterek

Mintavételi hely	Víz hőmérséklet (°C)	pH	Vezetőképesség ( $\mu\text{S cm}^{-1}$ )	$K_d$ ( $\text{m}^{-1}$ )	Secchi-átlátszóság (cm)
Balaton, Siófoki-medence	0-28	8,3 – 8,8	710 – 860	0,45 – 5,64	38 - 111
Balaton, Keszthelyi-medence	0-29	8,1 – 8,7	670 – 804	0,54 – 6, 01	22 - 110
Szabadszállási Büdös-szék	5,7-32	9,1 – 9,8	6700 – 19000	-	1 – 5
Kelemen-szék	7,3-31	9,0 – 9,7	6200 – 14000	-	1 – 4
Zab-szék	5,7-31	9,1 – 9,8	6000 – 12000	-	2 – 5
Böddi-szék (2005. XII. 2.)	1,2	9	6050	-	1
Fertő, 1.pont – nyíltvíz	11-22	9,0 – 9,3	2300 – 3000	-	2,5 – 30
Fertő, 2.pont – Fertőrákosi-öböl	10-21	8,9 – 9,2	2200 – 3000	-	2,5 – 30
Fertő, 3.pont – Herlakni-tó	11-22	9,1 – 9,2	3100 – 3900	-	10 – 50
Fertő, 4.pont – Kis-Herlakni-tó	11-22	8,6 – 8,7	2600 – 3800	-	10 – 50
Fertő, 5.pont – Hidegségi-tó	11-22	8,4 – 8,8	2300 – 3200	-	10 – 50
Fertő, 6.pont – Bozi-csatorna	11-20	7,8 – 8,4	1000 – 1400	-	10 – 100
Fertő, 7.pont – Bozi-csatorna	11-21	7,8 – 8,4	1000 – 1700	-	10 – 100
Fertő, 8. pont – nyíltvíz, Illmitz	0,2-23	8,3 – 9,3	1990 – 2600	-	3 – 60
Fertő, 9. pont – Ruster Poschen-tó	1,4-24	7,8 – 8,5	2000 - 3100	-	22– 135

2. táblázat A teljes fitoplankton, a nanoplankton és a pikoplankton egységnyi a-klorofillra vonatkoztatott fotoszintézis paraméterei (Eilers and Peeters model, 1988). Rövidítések: F: fitoplankton; N: nanoplankton; P: pikoplankton.

Mintavételi hely	idő		$P_{\max}$ ( $\mu\text{g C } \mu\text{g a-kl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ )	$I_k$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ sec}^{-1}$ )	$I_{\text{opt}}$	$\alpha$ ( $P_{\max}/I_k$ )
Siófoki-medence	2009. 02.18.	F	0,72	54,2	190	0,013
Siófoki-medence	2009. 02.18.	N	0,9	59,6	184	0,015
Siófoki-medence	2009. 02.18.	P	0,36	42,1	172	0,008
Keszthelyi-medence	2009. 02.19.	F	0,99	74,5	214	0,013
Keszthelyi-medence	2009. 02.19.	N	0,78	67,4	217	0,012
Keszthelyi-medence	2009. 02.19.	P	1,20	67	188	0,018
Siófoki-medence	2009.06.15.	F	5,36	331	899	0,016
Siófoki-medence	2009.06.15.	N	5,93	364	968	0,016
Siófoki-medence	2009.06.15.	P	4,06	249	888	0,016
Keszthelyi-medence	2009.06.15.	F	6,08	367	1016	0,017
Keszthelyi-medence	2009.06.15.	N	7,43	412	886	0,018
Keszthelyi-medence	2009.06.15.	P	4,26	279	1044	0,015
Siófoki-medence	2010.01.14.	F	0,72	34,9	119	0,021
Siófoki-medence	2010.01.14.	N	1,09	36	113	0,03
Siófoki-medence	2010.01.14.	P	0,31	31	102	0,01
Keszthelyi-medence	2010.02.02.	F	0,63	49,2	149	0,013
Keszthelyi-medence	2010.02.02.	N	0,56	48	158	0,012
Keszthelyi-medence	2010.02.02.	P	0,67	40,3	155	0,017
Fertő, nyíltvíz	2010.02.08.	F	0,61	28	127	0,022
Fertő, nyíltvíz	2010.02.08.	N	1,41	33	117	0,043
Fertő, nyíltvíz	2010.02.08.	P	0,15	14	122	0,011
Ruster Poschen	2010.02.08.	F	0,58	31,9	122	0,018
Ruster Poschen	2010.02.08.	N	0,96	46	139	0,021
Ruster Poschen	2010.02.08.	P	0,27	21,7	113	0,012

3. táblázat A teljes fitoplankton, a nanoplankton és a pikoplankton térfogategységre vonatkoztatott fotoszintézis paraméterei (Eilers and Peeters model, 1988). Rövidítések: F: fitoplankton; N: nanoplankton; P: pikoplankton.

Mintavételi hely	idő		$P_{max}$ ( $\mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ )	$I_k$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ sec}^{-1}$ )	$I_{opt}$	$\alpha$ ( $P_{max}/I_k$ )
Siófoki-medence	2009. 02.18.	F	9,54	54,2	190	0,18
Siófoki-medence	2009. 02.18.	N	6,63	59,6	184	0,11
Siófoki-medence	2009. 02.18.	P	2,13	42	172	0,05
Keszthelyi-medence	2009. 02.19.	F	12,82	74,6	214	0,17
Keszthelyi-medence	2009. 02.19.	N	6,02	67,4	216	0,09
Keszthelyi-medence	2009. 02.19.	P	5,93	67,1	192	0,09
Siófoki-medence	2009.06.15.	F	17,35	330	899	0,05
Siófoki-medence	2009.06.15.	N	13,02	364	968	0,04
Siófoki-medence	2009.06.15.	P	4,4	259	899	0,02
Keszthelyi-medence	2009.06.15.	F	18,9	367	1016	0,05
Keszthelyi-medence	2009.06.15.	N	11,5	411	886	0,03
Keszthelyi-medence	2009.06.15.	P	7,17	298	1003	0,02
Siófoki-medence	2010.01.14.	F	4,37	35	118	0,13
Siófoki-medence	2010.01.14.	N	4,17	55	122	0,08
Siófoki-medence	2010.01.14.	P	1,04	32	105	0,03
Keszthelyi-medence	2010.02.02.	F	12,97	44,8	150	0,29
Keszthelyi-medence	2010.02.02.	N	10,34	47,6	158	0,22
Keszthelyi-medence	2010.02.02.	P	1,88	41,5	155	0,05
Fertő, nyíltvíz	2010.02.08.	F	2,75	27,7	127	0,1
Fertő, nyíltvíz	2010.02.08.	N	1,59	33	117	0,05
Fertő, nyíltvíz	2010.02.08.	P	1,17	24,8	119	0,05
Ruster Poschen	2010.02.08.	F	4,11	31,8	122	0,13
Ruster Poschen	2010.02.08.	N	2,35	46	140	0,05
Ruster Poschen	2010.02.08.	P	1,55	26,8	120	0,06