

MTA doktori pályázat

Doktori értekezés

**EURÁZSIAI KONTINENTÁLIS SÓS ÉS SZIKES
VIZEK ÖKOLÓGIAI SAJÁTOSSÁGAI**

Boros Emil

HUN-REN Ökológiai Kutatóközpont

Vízi Ökológiai Intézet

Budapest

2025

Tartalom

1.	Bevezetés.....	1
2.	A dolgozat szerkezete, célkitűzései és módszerei	7
2.1.	A dolgozat szerkezete, célkitűzései.....	7
2.2.	Módszertani összefoglaló	8
3.	Sós és szikes vizek ökológiai sajátosságai	12
3.1.	Ionösszetétel és szalinitás.....	12
3.1.1.	Áttekintés	12
3.1.2.	Eredmények és megvitatásuk.....	16
3.1.2.1.	A Kárpát-medence sós és szikes vizeinek ionösszetétele és szalinitása	16
3.1.2.2.	Eurázsia sós és szikes vizeinek ionösszetétele és szalinitása.....	21
3.2.	Többszörösen szélsőséges ökológiai tényezők.....	27
3.2.1.	Áttekintés	27
3.2.2.	Eredmények és megvitatásuk.....	31
3.2.2.1.	A Kárpát-medence sós és szikes vizeinek szélsőséges ökológiai tényezői	31
3.2.2.2.	Az oldott szerves anyagok extrém mennyisége és forrásai a szikes vizekben	39
3.2.2.3.	A sós és szikes élőhelyek karakter- és indikátor-növényfajai	43
3.3.	A fito- és zooplankton sajátosságai	47
3.3.1.	Áttekintés	47
3.3.2.	Eredmények és megvitatásuk.....	51
3.3.2.1.	Az időszakos szikes vizek extrém foszforkínálata és a guanotrofizáció.....	51
3.3.2.2.	A fitoplankton mennyisége, valamint a planktonikus produkció és respiráció viszonya az időszakos sós és szikes vizekben.....	55
3.3.2.3.	A zooplankton (Rotifera, Crustacea) sajátosságai sós és szikes vizekben.....	60
3.4.	A vízimadár anyagforgalmi gildek, ökoszisztéma-kontrollfunkcióik és -kapcsolataik.....	67
3.4.1.	Áttekintés	67
3.4.2.	Eredmények és megvitatásuk.....	71
3.4.2.1.	A vízimadár anyagforgalmi gildek és ökoszisztéma-kontrollfunkciói a sós és szikes vizeken	71
3.4.2.2.	A vízimadár anyagforgalmi gildek és ökoszisztéma-kapcsolataik a sós és szikes vizeken többléptékű térbeli skálán	80

3.5 A sós és szikes vizű ökoszisztémák trofikus rendszerének és táplálékhálózatának sajátosságai Eurázsiaiában (szintézis)	83
4. Összegzés és kitekintés	89
5. Köszönetnyilvánítás	96
6. Irodalomjegyzék	98
6.1. Az értekezés alapját képező közlemények	98
6.2. Az értekezésben hivatkozott további saját közlemények	100
6.3. Az értekezésben hivatkozott nem saját közlemények	105
6.4. Az értekezés témakörében megjelent további saját közlemények.....	137
1. melléklet. Az eurázsiai vízimadarak táplálkozási és anyagforgalmi gildek, valamint ökosztéma kontroll funkciók szerinti besorolása (Boros 2021a; Boros és mtsai., 2025)	141

1. Bevezetés

A kontinensek mindegyikén találunk magas oldott ásványianyag-tartalmú ($> 1 \text{ g/L}$) felszíni sós vizeket, amelyek becsült összterfoglata ($104\,000 \text{ km}^3$) csaknem eléri az édesvizekét ($124\,000 \text{ km}^3$), tehát jelentőségük meghatározó a bioszférában (Dodds és Whiles, 2010; Waiser és Robarts, 2009). A Föld jelenlegi legnagyobb kiterjedésű és térfogatú tava a sós vizű Kaszpi-tenger, amely az Aral-tóval együtt a hajdani Paratethys-tenger lefűződésével jött létre (thalassohaline vizek). További számos nagy kiterjedésű sós tó ismeretes valamennyi földrészen, de döntő többségük sekély, többnyire időszakos vizes élőhely. A tengerektől kialakulásukban is független sós felszíni vizek (athalassohaline vizek) a kontinensek belsejében található zárt medencékben (endorheic) fordulnak elő, ahol a párolgás tartósan meghaladja a csapadék mennyiségét (Hammer, 1986). Ilyen arid, szemi-arid és szubhumid klímájú területek legnagyobb kiterjedésben Euráziában fordulnak elő, tehát e régió kitüntetett helyzetben van a sós vizek tanulmányozása szempontjából. Olyan jelentős valódi sós tavak találhatók itt, mint például a Tuz-tó (Törökország), az Urmia-tó (Irán), az Alaköl, a Balkas-tó keleti medencéje és a Tengiz-tó (Kazahsztán), az Issik-Köl (Kirgizisztán), a Csinghaj-tó (Kína), és az Uvs-tó (Mongólia).

A tengerektől független kontinentális sós vizek (a továbbiakban sós vizek) kialakulása összetett hidrogeológiai és biogeokémiai folyamatok eredménye, ezért ionösszetételüket és -koncentrációjukat tekintve jelentős változatosságot mutatnak (Hammer, 1986; Jones és Deocampo, 2003; Last, 2002; Tóth, 1999; Warren, 2006). A hidrogeológiai környezet fő elemei a víz-kőzet kölcsönhatást befolyásoló geológiai, ásványtani és talajtani felépítés, a domborzat, a klíma és a különböző léptékű felszín alatti vízáramlási rendszerek. A felszín alatti gravitációs vízáramlási rendszereket helyi, átmeneti és regionális szintekre lehet bontani a beszivárgási és kiáramlási területek közötti távolság alapján, melyben a különféle oldott ásványi anyagok az oldhatóságuk és aktivitásuk függvényében különböző távolságokat képesek megtenni (Tóth, 1999).

Az alkalikus szikes vizek (továbbiakban szikesek) az általános értelemben vett sós vizeknek a sós összetétel szempontjából egy jól elkülönülő csoportját képezik, ahol a Na^+ , HCO_3^- és CO_3^{2-} dominanciája jellemző (Eugster és Hardie, 1978). Az összes egyéb vizet, ahol kizárólag a Cl^- és/vagy SO_4^{2-} dominanciája jellemző „sós” megnevezéssel használom az értekezésben. Ezek a sós vizek általában inkább átmeneti (szulfátos) és regionális (kloridos)

gravitációs áramlási rendszerekhez kötődnek, míg a szikesekre jellemző Na_2CO_3 és NaHCO_3 a gyengébb oldhatósága miatt elsősorban a helyi sekélyebb gravitációs áramlási rendszerekhez kapcsolódnak, de a felszíni kiáramlási helyeken (sós, szikes medrek) sokszor többféle szintből származó vizek akár együttesen is megjelenhetnek (Simon és mtsai., 2011; Tóth, 1999). Szintén az oldhatóság miatt a szikes vizekben a szalinitás (sótartalom) rendszerint kisebb, mint az egyéb típusú kontinentális sós vizekben, valamint lúgos kémhatásuk miatt is elkülöníthetők a sós vizektől (Hammer, 1986).

A legtöbb szerző szerint a nem lúgos sós vizekkel szemben a lúgos szikes vizek elterjedése korlátozottabb, a Földnek csak bizonyos behatárolt régióiban fordulnak elő (Hammer, 1986; Eugster és Hardie, 1978; Kempe és Kazmierczak, 2011a; Löffler, 1971; Pecoraino és mtsai., 2015; Warren, 2006). Így van ez Euráziában is, ahol a néhány nagyobb szikes tó mellett (például Csani-tó Oroszországban; Van-tó Törökországban) többségük kisebb kiterjedésű, időszakos vizes élőhely. Euráziában a Kárpát-medence a szikes vizek egyik jellegzetes előfordulási helye, és a Fertő Európa legnagyobb kiterjedésű szikes vize Ausztria és Magyarország területén (Boros és mtsai., 2006c; Boros és mtsai., 2013; Boros és Vörös, 2025), melynek limnológiájáról összefoglaló munkák is megjelentek (Löffler, 1979; Berczik, 2012). A második legnagyobb szikes állóvizünk a Velencei-tó, amely a vízszabályozás miatt jelentős állapotváltozásokon ment keresztül (Reskóné Nagy, 1999), de az utóbbi években a vízpótlások elmaradásával kezdi újra visszanyerni szikes jellegét (Boros és mtsai., 2025).

A Kárpát-medence szikes vizeinek elterjedése elég jól ismert, ezzel szemben Kelet-Európa és Ázsia sós és szikes vizeinek elterjedéséről a nagyobb tavak kivételével csak hozzávetőleges ismereteink vannak. Azt viszont bizonyosan tudjuk az eddigi ismeretink alapján, hogy a szikesek a sós vizekhez képest lényegesen kisebb számban fordulnak elő Euráziában, a Kárpát-medencétől keletre található, elsősorban sztyeppi, félsivatagi és sivatagi övezetekben (Belső-, Közép- és Kis-Ázsia, Délnyugat-Szibéria, Dauria, Mandzsúria) (Boros és Kolpakova, 1998).

A sós és szikes vizek vízforgalmuk szerint lehetnek állandó (eusztatikus), átmeneti (szemisztatikus) és leggyakrabban változó (asztatikus) típusúak (Dévai, 1998). Jellegzetes szemisztatikus szikes vizek hazánkban például a Fertő, a Velencei-tó és a Szelidi-tó, de a legtöbb pannoni szikes víztest asztatikus, időszakosan kiszáradó vizes élőhelynek (wetland) minősül és unikális természetes vizesélőhely-típust képvisel a Kárpát-medencében (Boros, 1999; Boros és mtsai., 2006c; Boros és mtsai., 2013; Dévai, 2018). Mivel a vízforgalmat nem

vizsgáltam, ezért a vízborítás szezonális jelenléte szempontjából az értekezésben csak állandó (lehet eu- és szemisztatikus) és időszakos (csak asztatikus) víztér típusokat különböztetek meg.

Dévai (1997) víztér-tipológiája alapján a Kárpát-medencében előforduló szikes állóvizek különböző feltöltődési formái a sekélytavak, kistavak, fertők, mocsarak, kisvizek csoportjaiba sorolhatók be (Boros, 1999). Ugyan ezeket az állóvizeket a köznyelvben gyakran „szikes tavaknak” nevezik, mégis a legtöbb ilyen víztér limnológiai értelemben nem tekinthető igazi tónak, ezért a sok esetben külön tanulmányt igénylő víztér-tipológiai besorolásokat mellőzve általánosan a sós és szikes vizek fogalmat használom az értekezésemben.

Jól ismert általános jelenség, hogy a fajok száma és a biodiverzitás jelentősen csökken a sótartalom növekedésével (Hammer, 1986; Saccò és mtsai., 2021), és mivel a szikesek szalinitása általában kisebb a sós vizekhez képest, ezért diverzitásuk nagyobb lehet. A sós és szikes vizeknek jelentős ökoszisztéma-szolgáltatásai vannak, mint például ellátó, kulturális, szabályozó, támogató szolgáltatások (Shadrin és mtsai., 2023; Williams, 2002). Ugyanakkor világszerte riasztó ütemben zsugorodnak, és ebben a folyamatban a vízszabályozásnak vagy -felhasználásnak nagyobb szerepet tulajdonítanak (Wurtsbaugh és mtsai., 2017), mint a klímaváltozásnak, melyet jól példáz az Aral-tó drámai pusztulása (Micklin, 2007). Az afrikai szikes tavak a világ legproduktívabb és biodiverzitásban igen gazdag vízi rendszerei között vannak nyilvántartva (Harper és mtsai., 2016; Oduor és Schagerl, 2007), ám sok más sós és szikes vízhez hasonlóan ezek is a klímaváltozás, a kiszáradás, a vízszennyezés és a bányászat, valamint a vízgyűjtőterület átalakulása és a turizmus által veszélyeztetett ökoszisztémák (Lameck és mtsai., 2025; Oduor és Kotut, 2016). Emellett szintén globális probléma az édesvízi ökoszisztémák sótartalmának növekedése (szalinizációja) is, ami szintén komoly veszélyt jelent a hozzájuk kötődő biológiai sokféleségre, ökoszisztéma-működésre és -szolgáltatásokra nézve (Cunillera-Montcusí és mtsai., 2022).

A hazai legjelentősebb szikes vizeket Magyarországon először Kiss (1976a) mérte fel hozzávetőlegesen, ám számuk és kiterjedésük azóta drasztikusan csökkent. A szikes vizek drasztikus mértékű eltűnésének voltunk tanúi a Duna–Tisza közén (Boros és Biró, 1999), valamint a tájváltozások okozta élőhelypusztulási folyamatok egyidejűleg a kémiai jellegük megváltozását is eredményezték (Dvihally, 1999). Ezért a természet védelméről szóló 1996. évi LIII. törvény „ex lege” védetté nyilvánította hazánk minden szikes vizét („tavat”), és az EU élőhelyvédelmi irányelve (92/43/EGK) szerint kialakított Natura 2000 hálózatban a kiemelt jelentőségű élőhelyek közé tartoznak. Jelentős részük az EU madárvédelmi direktíva

(79/409/EGK) szerinti különleges madárvédelmi terület, továbbá a legfontosabb madárgyülekező helyekként a Ramsari Egyezmény jegyzékében is szerepelnek (vö. 1993. évi XLII. törvény). Sajátos hidrogeológiai rendszerük miatt különösen érzékenyek a vízgazdálkodási beavatkozásokra és a klímaváltozással járó kiszáradási folyamatokra, ezért ma már a legveszélyeztetettebb vizes élőhelyek közé tartoznak Európában. A szikeseket a 19–20. században káros és felszámolandó területnek tekintették, és elsősorban mező- és halgazdasági hasznosítás alá próbálták vonni őket több-kevesebb sikerrel. Így például Kállay Miklós földművelésügyi miniszter így vélekedett erről 1934-ben: „A legjobb fekete földek, a dús iszaptalajok mellett nagykiterjedésű homokvidékek és terméketlen, vagy alig termő sós szikesek is ékelődnek belé a magyar Kánaán-ba” (Sajó és Trummer, 1934). A legutóbbi felmérésünk (2009–2010) szerint közel 85%-os élőhelyvesztés következett be a Kárpát-medencében az időszakos szikes vizek elterjedésében a múlt század közepe óta, tehát ezek a vizes élőhelyek kifejezetten veszélyeztetettek a régióban. A felmérés során 77 db 1 hektárnál nagyobb nyílt szikes vízteret sikerült lehatárolni, melyek teljes kiterjedése alig érte el a 4500 hektárt a régióban (Boros és mtsai., 2013).

A szikes vizek megítélése és hasznosítása azonban jelentősen változott a múlt évszázad során. Hajdanában a kiszáradt tómedrekből kézi erővel összesöpört természetes sziksót sziksógyárakban tisztították. A természetes sziki szóda tisztító hatása felülmúlja a szintetikus szódáét amellet, hogy önmagában a Na_2CO_3 lúgos oldódásának is van tisztító hatása. Ezért a szikesekből izolált mikroszervezeteknek meghatározó szerepük volt a bioaktív mosóporok biotechnológiai kifejlesztésében is. A mikrobiológusok már régóta felfigyeltek arra, hogy a szikeseket benépesítő prokariótáknak magas a filogenetikai és funkcionális anyagcsere-diverzitása, ezért az evolúciókutatás, valamint a biotechnológia terén továbbra is nagy jelentőséggel bírnak ezek az élő „laboratóriumok” (Grant, 2004).

A szikes vizeket sokáig gyógyvizeknek tartották hazánkban, és a lúgos kémhatásuk miatt kellemes, selymes tapintású alföldi vizekben aktív fürdőélet folyt, sőt helyenként még napjainkban is folyik (pl. Szelidi-tó). A gyógyászati felhasználás is fellelhető még helyenként, például a szerbiai Ruszanda-tónál működő állami rehabilitációs intézetben a szikes iszapot alkalmazzák orvosi kezelésre. A gyógyhatásban a sziksó és a lúgos kémhatás mellett a különféle szerves és biológiailag aktív anyagok is szerepet játszanak, ezért megítélésem szerint Magyarországnak még jelentős kihasználatlan tartalékai vannak a gyógyászat és a balneológia terén a szikesek vonatkozásában. Ugyan a természetes szikes vizek hazánkban természetvédelmi oltalom alatt állnak, különleges ökoszisztémájuk jobb megismerése elősegíti

helyreállításukat és rekonstrukciójukat, melynek keretében a biodiverzitás mellett a hajdani rekreációs és gyógyászati funkció is szerepet kaphat a jövőben (Boros és mtsai., 2013). A sós és szikes vizek ökológiai sajátosságai, valamint ökológiai funkciói és szolgáltatásai, veszélyeztetettségük, valamint tudományos jelentőségük okán továbbra is kiemelt objektumai kell legyenek a vízi ökológiai kutatásoknak hazai és nemzetközi tekintetben egyaránt.

A hazai szikes vizek intenzív kutatása a XIX. század végén vette kezdetét (Daday 1893), majd a XX. század közepéig számos leíró munka látott napvilágot a fizikai, kémiai és biológia tulajdonságok alapozó feltárásáról (Donászy, 1956; Ponyi, 1961). Ebben az időszakban az egyik legjobban tanulmányozott szikes vizünk a Szelidi-tó volt, amelyről önálló könyv is született (Donászy 1959). Az alföldi sekély, többnyire időszakos szikes vizek tanulmányozásának újabb korszaka 1962-ben, a Szegedi Akadémiai Bizottság Megyeri János vezette kutatócsoportjának megszervezésével kezdődött. A teljes felsorolás igénye nélkül ezek az alapozó kutatások elsősorban a szikes vizek geológiai, vízkémiai, algológiai és hidrozoológiai vonatkozásait érintették, valamint általános összefoglaló jellegű művek voltak (pl. Kiss, 1973; 1976a; 1976b; Megyeri, 1972; 1979; Molnár, 1979a; 1979b; Ponyi, 1961; 1984). Az akadémiai kutatócsoport tudományos eredményei jelentős mértékben hozzájárultak a Dél-Alföld és a Duna–Tisza köze szikes vizeinek megismeréséhez, valamint a Kiskunsági nemzeti park létesítése során a védelmi törekvések megvalósításához (Megyeri, 1972; 1979). A kutatócsoport összehangolt munkája a hetvenes évek végén megszűnt, és ezt követően húsz évig nem volt Magyarországon szervezett „szikes vízi kutatás” – annak ellenére, hogy a szikesek ökológiai jelentősége már akkor is ismert volt hazánkban. A szikes vizekkel kapcsolatos, még az ezredforduló előtt született tudományos eredményeket egy tanulmánykötetben foglaltuk össze (Boros, 1999; Megyeri, 1999), amely másokkal összhangban rámutatott az addigi kutatások eredményeire és hiányosságaira (Szabó, 1997). A hazai kutatásokkal párhuzamosan a Fertőn és az ehhez csatlakozó Fertőzug időszakos szikes vizein folytak és folynak osztrák szikes kutatások, amelyekről szintén több alapozó és összefoglaló mű is született (Dick és mtsai., 1994; Löffler, 1957; Löffler, 1979; Oberleitner és mtsai., 2006).

A szikes vizek hazai kutatásának legújabb korszaka 1998-ban kezdődött, a Kiskunsági nemzeti park területén található jelentősebb szikes vizek ismételt természeti állapotfelmérésével. A kutatómunka megszervezésében a nemzetipark-igazgatóság részéről aktív szerepet vállaltam, valamint a kutatócsoport komplex eredményei a Természetvédelmi Közlemények külön kötetében (2003) jelentek meg. Ebben a kötetben összefoglalásra kerültek

a kiskunsági szikes vizek vízkémiai sajátosságai (Schmidt, 2003), a pikoplankton (Vörös és V.-Balogh, 2003) és az algaflóra összetétele (Fehér, 2003; Fehér és Schmidt, 2003), a víz és növényzet időbeli változásai (Tóth és mtsai., 2003), a mohaflóra (Papp, 2003), az egysejtű (Szabó, 2003a), a kistrák (Forró, 2003), a zoobentosz (Andrikovics és Murányi, 2003) és a puhatestű (Szabó, 2003b) faunájának összetétele, valamint a vízimadár-populáció változásai (Boros, 2003).

Az állapotfelmérési program feltáró és alkalmazott kutatási eredményei egyaránt rávilágítottak, hogy a szikes vizeink alapkutatása több évtizedes lemaradásban volt más vizeinkkel kapcsolatos ismereteinkhez képest. Ezért ezt követően intenzív kutatómunka kezdődött számos kutató és több kutatóhely közreműködésével, valamint 2008-ban a Magyar Hidrológiai Társaság Limnológiai Szakosztályán belül megalakítottuk a „Szikes vízi munkacsoportot”, melynek szakmai koordinátori feladatait végeztem. A munkacsoport működésének kezdeti eredményeit egy önálló tanulmánykötetben és számos egyéb tanulmányban adtuk össze, amelyekben többek között a hazai szikes vizek vízkémiai sajátosságairól (Boros és Vörös, 2010; Váradi és Fehér, 2010; V.-Balogh és mtsai., 2010), az üledék baktériumközösségének összetételéről (Borsodi és mtsai., 2003; 2010; Szabó és mtsai., 2004), a bakterioplanktonban élő különleges bíborbaktériumokról (Somogyi és mtsai., 2010), a pikoalgák diverzitásáról (Felföldi és mtsai., 2010), az algaflóráról (Fehér, 2010; Vörös és Boros, 2010), a kistrákegyüttesekről (Horváth és Boros, 2010) és a karakter fészkelő madárfajokról (Pellinger és mtsai., 2010), valamint a recens és ősi szikes növényzonációról (Molnár, 2010), továbbá a Hortobágy paleoszikesedéséről (Sümei és Szilágyi, 2010) számoltunk be.

Ezt követően az elmúlt két évtizedben az összehangolt kutatómunka eredményeképpen a szikes vizek abiotikus és biotikus tulajdonságairól, életközösségeiről, valamint ökológiai sajátosságairól számos közlemény jelent meg különféle hazai és külföldi szakfolyóiratokban, ezáltal az újabb magyar szikes kutatási eredmények nemzetközi szinten is széles körben elérhetővé váltak. Az eredményeink nemzetközi szintű megismertetése tudományos és gyakorlati természetvédelmi szempontból egyaránt fontos, melyben európai tekintetben kiemelt szerepünk van. Mindezen tevékenységek folytatásához jelen értekezéssel is szeretnék hozzájárulni.

2. A dolgozat szerkezete, célkitűzései és módszerei

2.1. A dolgozat szerkezete, célkitűzései

A jelen MTA doktori értekezés részben a PhD-téziseimben foglalt korábbi eredményeimre építve (pl. Boros és mtsai., 2006a; 2006b; 2008a; 2008b) a témában 2008 óta született új tudományos eredményeimet foglalja össze. Az értekezés alapjául szolgáló referált nemzetközi folyóiratokban megjelent közlemények a 6.1. pontban kerültek felsorolásra.

A felsorolt közleményeket a témától függő mélységben részletezem tartalmi módosítás nélkül felhasználva azok ábráit és táblázatait, melyek forrását minden esetben egyedileg megjelölöm. Emellett ahol szükséges, ott hivatkozom számos egyéb saját és nem saját közleményre is.

A doktori (PhD) értekezésemet a „*Vízimadarak és fontosabb háttérváltozók szerepe fehér szikes vizek trofikus kapcsolataiban*” címmel (Boros, 2007) védtem meg, amely a Dél-Alföld (Bács-Kiskun, Csongrád-Csanád és Békés vármegye) legjelentősebb sekély, időszakos és zavaros szikes vizeinek tanulmányozásán alapult, melyek egyben a vízimadarak nemzetközi jelentőségű gyülekezőhelyei is (ramsari területek). A PhD-munkában vizsgált tényezők a későbbiekben új szempontokkal bővültek, valamint területileg Eurázsia több régiójára is kiterjedtek. Ennek megfelelően értekezésem és téziseim célkitűzései az eurázsiai sós és szikes vizek ökológiai sajátosságainak összehasonlítására vonatkozóan a következők.

1. A különféle fizikai (színes, zavaros, időszakos, állandó) és kémiai típusú (sós és szikes) vizek ökológiai sajátosságainak jellemzése és összehasonlítása.
2. A makrofitonok szerepének megismerése a szikesek sajátos fizikai és kémiai tulajdonságainak kialakulásában.
3. A sós és szikes halofiton indikátor-növényfajok elkülönítése.
4. Az autotróf plankton (cianobaktériumok és algák, összefoglalóan fitoplankton), valamint a heterotróf zooplankton (Rotifera, Crustacea) mennyiségi viszonyainak meghatározása a sós és szikes vizekben.
5. A sós és szikes vizekhez kötődő sajátos vízimadár-közösségek anyagforgalmi szerepének, valamint ökoszisztéma-kontrollfunkcióinak (bottom-up és top-down) és -kapcsolatainak megismerése.
6. A sós és szikes vizek sajátos trofikus rendszerének és táplálékhálózatának jellemzése.

Az eredmények négy fő témakörben kerülnek összefoglalóan ismertetésre és megvitatásra: a vízkémiai sajátosságok, a többszörösen szélsőséges (extrém) ökológiai tényezők, a fito- és zooplankton sajátosságai, valamint a vízmadár anyagforgalmi gildek (VAG) ökoszisztéma-kontrollfunkciói és -kapcsolatai.

2.2. Módszertani összefoglaló

Vizsgált területek

A vizsgált területek és feldolgozott adatok származási helyei a vízkémiai elemzéseket illetően Eurázsiaiban összesen nyolc országot (Ausztria, Kazahsztán, Kína, Magyarország, Mongólia, Oroszország, Szerbia és Törökország) érintenek jelentős számban ($N = 220$). Ezek közül a Kárpát-medence (Ausztria, Magyarország, Szerbia) és Közép-Ázsia (Kazahsztán) a két kiemelten vizsgált régió, ahol nagy számban található a sós és szikes vizek legkülönbözőbb típusai, úgymint az igazi tavak és az időszakos vagy állandó vízborítású vizes élőhelyek (Boros és mtsai., 2015; Dévai, 2018; Padisák, 2005; Scheffer, 1998; Wetzel, 2001). A Kárpát-medencében (pannon ökorégió) gyakorlatilag teljeskörűen felmérésre és bemutatásra kerültek a természetes eredetű, fennmaradt, időszakos és állandó, elsősorban szikes, másodsorban sós vizek (a természetes eredetű sós vizek száma elenyésző) előfordulása ($N \sim 100$), ökológiai állapota, sajátosságai és természetvédelmi helyzete (Boros és mtsai., 2013; 2014; 2017; 2025; Boros és Vörös, 2025). Ezek az átfogó felmérések és a kapcsolódó különféle tudományos közlemények jó alapot adnak a pannon ökorégió szikes vizeinek ökológiai sajátosságainak összehasonlítására Eurázsia egyéb szikes és sós vizeivel. Emellett a szikes vizeink ökológiáját és kezelését bemutató átfogó kézikönyvünkhöz (Boros és mtsai., 2013) hasonló mű született az afrikai Nagy-Szakadék-völgy világszinten talán legjobban ismert és kutatott szikes tavairól (Schagerl, 2016), ami jó alapot ad a mérsékelt övi szikeseinknek a hasonló trópusi élőhelyekkel való összehasonlítására.

Emellett Közép-Ázsiában, Kazahsztán területén nyílt lehetőségem részletesebben vizsgálni számos sós és szikes tavat, vizes élőhelyet ($N \sim 100$), ahol az arid klíma ellenére Európához képest természetszerű állapotban igen jelentős számban és kiterjedésben (~ 14 ezer db, 1 millió km^2 , az ország 37%-a) maradtak fenn állóvizek (Boros és mtsai., 2015; Urivae, 1959). Ezek

közé tartoznak a nagyobb kiterjedésű (> 1500 km²) nemzetközi jelentőségű vizek (ramsari területek), mint például az Alaköl, a Tengiz-tó, a Balkas-tó és a Kis-Aral-tó (Aladin és Plotnikov, 1993; Burlibaeva és mtsai., 2007a; 2007b; Romanova, 2008a; 2008b), de számos közepes (100–1500 km²) és kisebb kiterjedésű (1–100 km²) víztestet (Bragina és Bragin, 2002) is vizsgáltunk, tehát az eredmények térbeli léptékben is reprezentatívnak tekinthetők. A nagyobb sós tavak ionösszetételében a Na⁺, Mg²⁺, Cl⁻, SO₄²⁻ dominálnak (Esenov és Shlygin 1972; Frolov, 1966; Pal'gov és mtsai., 1965; Rachikovskaya és mtsai., 2009; Romanova 2008a; 2008b; Urivae, 1959), és ezek – európai szemmel nézve – óriási méretük ellenére igen sérülékenyek és veszélyeztetettek, egyrészt a klímaváltozás, másrészt a nagyszabású emberi tájtalakító tevékenységek okán, melyek közül talán az Aral-tó tragédiájához vezető a legismertebb (Micklin, 2007; Wurtsbaugh és mtsai., 2017). Elsősorban a drasztikus vízszabályozás (az Amu-darja folyó elterelése) hatására a tó maradék vizének szalinitása jelentősen megnövekedett, másrészt összetétele a konyhasós (NaCl) irányba tolódott el (Zavialov és mtsai., 2009), ami a klímaváltozás hatását tekintve a többi állóvízben is hasonló változásokat okozhat, súlyos gazdasági és társadalmi következményekkel társulva (Boros és mtsai., 2017b; Ibatullin és mtsai., 2009; Lioubimtseva és mtsai., 2005).

Az értekezésben szereplő vizsgálati területek bemutatása és az eredmények részletezve megtalálhatóak az értekezés alapját képező közleményekben (6.1. fejezet), ezért ezeket itt csak kivonatossan mutatom be, sok esetben csak rövid hivatkozásokkal. A legtöbb alkalmazott módszer megfelel az ökológiában és a limnológiában általánosan elfogadott, széles körben használt módszereknek a terepi, a mintavételi, a laboratóriumi és az adatelemzési feladatokat illetően egyaránt. Azon eredményekre, melyek ettől eltérő módszereken alapulnak, a megfelelő helyen a szövegben külön kitérek. Az értekezésben bemutatott tényezők mérési, vizsgálati, becslési és elemzési módszereit röviden az alábbiakban foglalom össze.

Terepi mérések

A szalinitás meghatározásához a WTW MultiLine P-4 és WTW Multi 3630 IDS terepi mérőműszerhez csatlakoztatott TetraCon-325 és 925 standard vezetőképesség-mérő cella segítségével a helyszínen mértem a fajlagos vezetőképességet. Az adatok regressziós kalibrációját követően a Freeze és Cherry (1979) által megállapított összefüggést alapul véve egyszerűen becsülhető a szalinitás. Amennyiben az ionok koncentrációja is meghatározásra került a mintákban, úgy a szalinitást a nyolc főion összege alapján számítottam.

A pH-t a WTW MultiLine P-4 és WTW Multi 3630 IDS terepi mérőműszerhez csatlakoztatott SenTix-41 és 940 pH-elektrodával, az oldott oxigént CellOx-325 és 925 oldottoxigén-érzékelő elektrodával, valamint az NTU zavarosságot VisoTurb 900-P szenzorral in situ mértem a tóvizekben.

Laboratóriumi mérések

A nyolc főion közül a Na^+ , K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , Cl^- , SO_4^{2-} meghatározása Dionex ICS 5000+ kétcsatornás ionkromatográffal, a HCO_3^- és CO_3^{2-} meghatározása a lúgosság alapján standard (MSZ 448-11:1986) titrimetriás módszerekkel történt.

A szerves szén és összes nitrogén mennyisége Elementar High TOC, valamint Analytik Jena 3100 összes szerves szén- és nitrogén szervesszén-analizátorral került meghatározásra. Az összes szerves szén (TOC) és összes nitrogén (TN) meghatározása szűretlen mintákból, az oldott szerves szén (DOC) és összes oldott nitrogén (TDN) meghatározása szűrt mintákból történt. Az oldott színes szerves anyagok (CDOM) mennyiségét a víz színének spektrofotometriás mérésével határoztuk meg, és platinaegységben (mgPt/L) fejezzük ki Cuthbert és del Giorgio (1992) módszere szerint. Az összes lebegőanyag (TSS) mennyiségét gravimetriás eljárással határoztuk meg (Németh, 1998).

Fluoreszcens gerjesztési emissziós mátrix spektroszkópia (EEMS) segítségével vizsgáltuk a DOM összetételét háromféle index szerint (fluorescens, freshness, humification indexek), melyek alapján következtettünk a szerves anyagok eredetére (Fellman és mtsai., 2010).

Az oldott reaktív foszfor (ORP) mennyiségét Murphy és Riley (1962) módszere szerint, az összes foszfor (TP) mennyiségét szűretlen, az összes oldott foszfor (TDP) mennyiségét szűrt vízmintából kálium-perszulfátos roncsolással Menzel és Corwin (1965) módszere szerint határoztuk meg.

Az a-klorofill (CHL)-mennyiségét szűrt minták metanolos, tisztított extraktumából, spektrofotometriával határoztuk meg (Wetzel és Likens, 1991). A biomassa becslése során azt vettük alapul, hogy az autotróf plankton (cianobaktériumok és algák) – az ökológiában általánosan elfogadott megnevezés szerint fitoplankton (Reynolds, 2006) – nedves tömegéből 20% a száraz tömeg (továbbiakban fitoplankton-biomassa) és 10% a széntartalom, míg a CHL részesedése 0,5% (Reynolds, 1984; Vörös és Padisák, 1991). Az úgynevezett „algamentes

lebegőanyag (TSS-Alg)” mennyiségét az TSS-ból a CHL alapján becsült fitoplankton szárazanyag tömegének levonásával számítottam ki.

A víz alatti fényviszonyok jellemzésére szolgáló vertikális extinkciós koefficiens (K_d) a fényelnyelési komponensek (TSS-Alg, CDOM, CHL) részesedésének becslésével V.-Balogh és mtsai. (2009) módszere szerint végeztük, valamint az eufotikus vízmélységet (Z_{eu}) a K_d alapján számítottuk ki (Kirk, 1996). Emellett Secchi-átlátszóságot is mértük (Z_{Secchi}) 20 cm átmérőjű fekete-fehér koronggal.

A planktonikus bruttó oxigéntermelés és respiráció becslése „sötét-világos palack” módszerrel történt (Németh, 1998), WTW Oxi 539 műszerhez csatlakoztatott TriOxmatic 300 elektródával végzett oldottoxigén-mérések alapján.

A zooplankton (Rotifera, Crustacea) és a nektonikus gerinctelenek mennyiségi mintavétele egységnyi víztérfogatból különböző szemmagyságú hálók (zooplankton: 40 μ m; nektonikus gerinctelenek: 1 mm) segítségével történt. A helyszínen 70%-os etil-alkohollal tartósított mintákból a határozást és a mennyiségi számlálást előkészítés után, laboratóriumban, sztereo- és kutatómikroszkóp segítségével végeztük. Az egyes fajok egyedeinek tömegét a hosszméretek alapján Bottrell és mtsai. (1976) és Dumont és mtsai. (1975) regressziós egyenleteit felhasználva becsültük meg. A száraz biomasszára (továbbiakban zooplankton-biomassza) vonatkozó adatokat az egyes mintákra kapott fajonkénti átlagos testtömeg és az egyedsűrűség alapján becsültük. Az egyéb vízi gerinctelenekre vonatkozóan a korábban meghatározott száraz biomassza adatokat alkalmaztuk (Boros és mtsai., 2008b).

A kontinentális vizekhez kötődő eurázsiai vízimadarak (Anseriformes, Charadriiformes, Ciconiiformes, Gaviiformes, Gruiformes, Pelecaniformes, Phoenicopteriformes, Podicipediformes, Suliformes) és táplálkozási módjainak besorolása az általam kidolgozott funkcionális anyagforgalmi gildekbe (Boros, 2021a) - nettó importőr gild (NIM), importőr-exportőr gild (IMEX), nettó exportőr gild (NEX) - az 1. mellékletben megadott szempontok és a terepi madárszámlálások adatai alapján történt. Ennek lényege, hogy a vízterek és a szárazföld közötti anyagtranszportban a vízimadarak szerepe három funkcionális szemikvantitatív csoportra (gildre) osztható a víztestek élőhelyhasználata (táplálékválasztás, táplálkozás módja és mértéke) alapján: nettó importőr, importőr-exportőr és nettó exportőr VAG. A vízimadár-fajok szén (C)-, nitrogén (N)- és foszfor (P)-terhelésének becslése a terepi madárszámlálások adatai alapján szintén saját módszerrel a VAG-nek megfelelően történt (Boros 2021b).

Az adatbázisokat MS Excel táblázatkezelővel történt előkészítés után OriginPro 2021–2024 (OriginLab, Northampton, MA, <http://www.originlab.com>) statisztikai szoftverrel elemeztem, és a grafikonokat is ezzel a programmal készítettem. A nem normális eloszlású változókat logaritmikus transzformációval próbáltam normalizálni, melynek eredményétől függően a minták összehasonlítására a hagyományos parametrikus (pl. ANOVA), valamint nemparametrikus próbákat alkalmaztam (pl. Mann-Whitney, Kruskal–Wallis és Dunn-tesztek). A logaritmikusan transzformált adatpontok további elemzését lineáris regresszióanalízissel, általánosított lineáris (GLM) és additív modellek (GAM) segítségével végeztem. A sokváltozós analízisek közül a diszkriminancia- (DCA) és a főkomponens-analízist (PCA) alkalmaztam. A térinformatikai elemzéseket (pl. térbeli autokorreláció és regressziók) és a térképeket ArcMap (Environmental Systems Research Institute, 2013) szoftver segítségével készítettem. Bizonyos térbeli autokorrelációt mutató változók esetében lineáris kevert modellt (LMM) alkalmaztam. Az élőlényeket ábrázoló színes illusztrációk az MS Bing webes alkalmazással (bing.com) készültek.

3. Sós és szikes vizek ökológiai sajátosságai

3.1. Ionösszetétel és szalinitás

3.1.1. Áttekintés

A szalinitás (sótartalom) a vizek egyik meghatározó kémiai tényezője, amelyet a gyakorlatban a nyolc főion – Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Cl^- , SO_4^{2-} , HCO_3^- , CO_3^{2-} – összegével szokták kifejezni. A szalinitás a nem sós felszíni vizekben 0,01–1 g/L között változik, és a $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ dominanciája jellemzi (Wetzel, 2001). A felszíni vizek szalinitásának osztályozására többféle rendszer létezik, és általában az élőlények sótűrése alapján határozzák meg. A korábban alkalmazott rendszerekről Hammer (1986) nyújt részletes áttekintést, mely alapján a 3 g/L szalinitási értéket javasolja a sós vizek alsó határának. Ez alatti értékek esetén szubszalinnak tekinti a vizeket, míg a 3–20 g/L közötti értékek esetén hiposzalin, a 20–50 g/L közötti értékeknél mezoszalin, az 50 g/L fölötti érték esetén hiperszalin kategóriát állapít meg. Ezzel szemben a Kárpát-medencei eredmények alapján az 1 g/L sókoncentráció tekinthető a szikes

vizek alsó szalinitási határértékének (Boros és mtsai., 2014), ami megfelel a sós vizekre vonatkozó újabb osztályozásoknak is (Boros és Kolpakova, 2018; Saccò és mtsai., 2021):

- édesvíz (0,02–1,0 g/L),
- enyhén sós (1,1–3 g/L),
- félig sós vagy kevert sós (3,1–10 g/L),
- sós (10,1–35 g/L),
- erősen sós (> 35 g/L).

A tengervízhez és egyéb sós vizekhez viszonyítottan rendszerint kisebb sótartalma miatt az alföldi szikes vizeinkre kidolgozásra került egy differenciáltabb szalinitás osztályozási rendszer (Felföldy, 1987), amelyet viszont a nemzetközi gyakorlatban nem használnak:

- ahalobikus (desztillált víz, esővíz) ~ 0 mg/L
- β oligohalobikus (híg édesvíz) < 150 mg/L
- β - α oligohalobikus (közepes édesvíz) 150–350 mg/L
- α oligohalobikus (tömény édesvíz) 350–600 mg/L
- oligo-mezohalobikus (édes-sós átmeneti víz) 600–900 mg/L
- β mezohalobikus (híg sós víz) 900–1200 mg/L
- β - α mezohalobikus (közepesen sós víz) 1200–1700 mg/L
- α mezohalobikus (tömény sós víz) 1700–2500 mg/L
- mezo-polihalobikus (sós-nagyon sós átmeneti víz) 2500–4000 mg/L
- polihalobikus (nagyon sós víz) > 4000 mg/L

A kontinentális sós vizek kémiai összetételét a nyolc főion közül elsődlegesen csak öt ion – Na^+ , Cl^- , SO_4^{2-} , HCO_3^- , CO_3^{2-} – különféle kombinációi határozzák meg, ahol a Ca^{2+} és Mg^{2+} ritkán dominánsak. Általában az iondominancia határértékét a kationokra és anionokra számított egyenérték-százalék (e %) alapján 25 e %-ban határozzák meg. Ez alapján az ionösszetétel nagy változatossága ellenére egyes domináns ionkombinációk gyakoribbak, mint

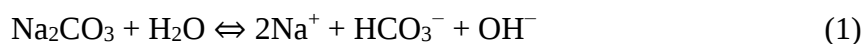
mások, közülük a következő kombinációk a leggyakoribbak (Eugster és Hardie, 1978; Hammer, 1986; Williams, 1998):

1. Na^+, Cl^-
2. $\text{Na}^+, \text{Cl}^- > \text{CO}_3^{2-}$
3. $\text{Na}^+, \text{Cl}^- > \text{SO}_4^{2-}$
4. $\text{Na}^+, \text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-}$
5. $\text{Na}^+, \text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-} > \text{Cl}^-$

Az 1–3. ionösszetétel-típus képviseli a sós, míg a 4–5. típus a szikes (szódás-szikes) vizeket, azonban a különféle meghatározások mind hazai, mind nemzetközi vonatkozásban pontosításra szorultak. A szikes vizek – melyek hazánkra is jellemzőek – a 4. és 5. kémiai típusba tartoznak, ezek első átfogó ökológiai állapotfelmérését 2009–2010-ben végeztük el a Kárpát-medencében (Boros és mtsai., 2013), és a felmérés ionösszetétel-eredményeit egy önálló tanulmányban közzétettük, amely elsőként elemzi teljeskörűen az időszakos szikes vizek ionösszetételét a Kárpát-medencében (Boros és mtsai., 2014).

Annak ellenére, hogy a kontinentális vizek főbb ionösszetétel szerinti típusai már régóta ismertek, az irodalomban sokszor keveredik a sós és szikes vizek meghatározása, valamint fogalomhasználata, ami számos félreértésre ad okot. A szikes vizeket általában Na^+ , HCO_3^- és CO_3^{2-} dominanciájával, valamint lúgos kémhatással jellemzik (Schagerl és Renaut, 2016), továbbá rendszerint közlik az ionok koncentrációit és azok dominancia-sorrendjét. Vannak regionálisan alkalmazott meghatározások, például Zheng (1993) megkülönböztet erős, közepes és gyenge karbonátos altípusokat, valamint Valyashko (1955; 1962) kidolgozott egy indexet is, mely szerint a szikesekben a $\text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-}$ és a $\text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+}$ koncentrációjának aránya meghaladja az 1-es értéket. Emellett a geokémiában és limnológiában a kémhatás kifejezésére általánosan használt „lúgos” ($\text{pH} > 7$) fogalom gyakran összekeveredik a karbonátlúgosság fogalmával (Drever, 1988).

A klasszikus modell szerint a szikes és sós tóvizek kialakulása közötti különbség elsősorban a felszín alatti vízkészletekből felszínre törő oldat összetétele alapján modellezhető (Eugster és Hardie, 1978). A szóda (sziksó) hidrolizációja miatt (1) a jellegzetes szikes vizek állandóan lúgosak.



Olyan vizekben ahol a $\text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-}$ jelentős többletben vannak jelen, a $\text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+}$ kalcit és dolomit formájában történő kicsapódása utána a maradék $\text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-}$ a Na^+ -ionnal alkotja a szikes összetételű vizeket, ami jól ismert jelenség (Boros, 1999; Eugster, 1980). A folyamat már a felszín alatti vizekben megkezdődik, majd a felszíni víztestekben a bepárlódás során folytatódik. Ezzel szemben a klorid- és szulfátion-dominancia mellett az alkáliföldfém-sók kiválása nem ilyen kifejezett, vagyis jobban pufferelt oldatok, ezért nem vagy nem állandóan lúgosak, aminek fontos hidroökológiai következményei vannak (ennek jelentőségére a továbbiakban még többször kitérek). A szalinitás növekedésével a mikroelemek koncentrációja is növekszik, például a sós vizekben a lítium, míg a szikesekben az uránium halmozódhat fel (Kolpakova és Gaskova, 2018; Linhoff és mtsai., 2011; Godfrey és mtsai., 2013). A vizek ionösszetétele és ezzel összefüggésben a fizikai, kémiai tulajdonságaik jelentős szezonális változásokat is mutatnak, amelyeket a szikesekben elsősorban a szén-dioxid és a karbonátok aktuális mennyisége befolyásol (Dinka és mtsai., 2004; Dvihalý, 1960; Lengyel és mtsai., 2019). Ugyan korábban a domináns ionok (> 25 e %) relatív mennyisége alapján megkülönböztettek sziksós (Na_2CO_3) és szikes vizeket (NaHCO_3), valamint szikes vadvizeket (ahol a Na^+ mellett a Ca^{2+} és Mg^{2+} is dominánsak) is (Dvihalý és Ponyi, 1957), de ezt később a napi és szezonális változékonyság miatt nem tartották indokoltnak (Megyeri, 1979).

A szikesek kialakulására számos elmélet és gyakorlati megfigyelés létezik, melyeket Warren (2006) a következő geológiai és környezeti tényezők szerint foglalt össze:

- Ahol a medencesüllyedés mértéke meghaladja a feltöltődés ütemét (alultöltött).
- Zárt vízgyűjtő medence (endorheic), amelyben a párolgás meghaladja a kifolyást.
- A kialakulási folyamat során az oldott anyagok összetétele a felszíni vízben magas $\text{Na}^+ / \text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+}$ és $\text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-} / \text{SO}_4 + \text{Cl}^-$ arányt és lúgos kémhatást eredményez.
- Jellemzően növényi tápanyagban gazdag, hipertróf állapot.
- Időszakosan vagy állandóan meleg éghajlat, amely kedvez a mikrobák és algák élénk aktivitásának.
- Intenzív bakteriális szulfátredukció.

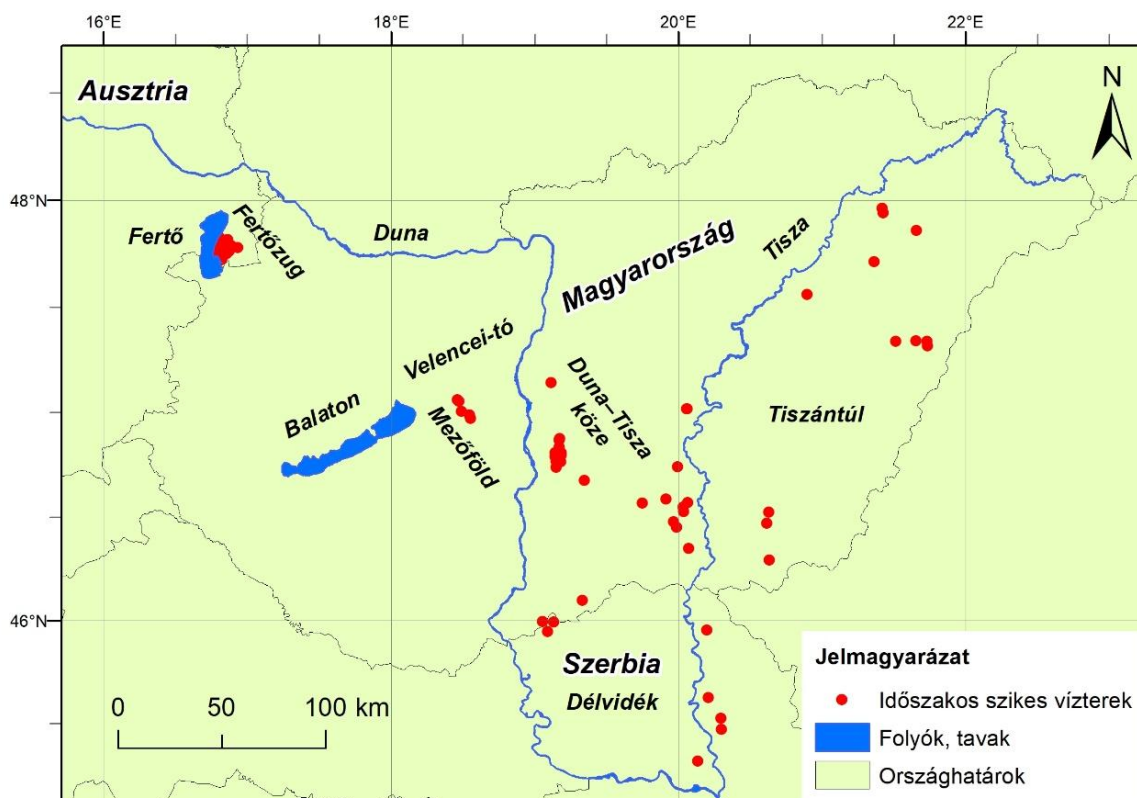
A nemzetközi gyakorlatban számos sós és szikes víztér ionösszetételét vizsgálták megegyező vagy standard vízkémiai módszerekkel (Eaton és mtsai., 2005), korábban mégsem közöltek sok országra kiterjedő multiregionális ionösszetétel-elemzést Euráziában. Az általam felhasznált vízkémiai adatforrások a mai Ausztria, Magyarország és Szerbia (Boros és mtsai., 2014; Wolfram és mtsai., 2014), Kazahsztán (Boros és mtsai., 2017b; Gaskova és mtsai., 2017a), Kína (Zheng és mtsai., 1993; Williams 1991) és Mongólia (Kolpakova és mtsai., 2015; Kolpakova és Gaskova, 2018, Shvartsev és mtsai., 2014; Williams 1991), továbbá Oroszország (Doi és mtsai., 2004; Gaskova és mtsai., 2017b; Gorlenko és mtsai., 2010; Guseva és mtsai., 2012; Kolpakova és mtsai., 2018; Williams és Aladin, 1991; Zamana és Borzenko, 2010) és Törökország (Hammer, 1986) területéről származnak.

3.1.2. Eredmények és megvitatásuk

3.1.2.1. A Kárpát-medence sós és szikes vizeinek ionösszetétele és szalinitása

Az első, a teljes Kárpát-medencére kiterjedő átfogó elemzés 80 db időszakos szikes és egy sós víztestre terjedt ki Ausztria, Magyarország és Szerbia területén (1. ábra) lefedve az összes olyan ismert vízteret a pannon ökorégióban, melyek megfeleltek az alábbi feltételeknek:

- Természetes eredetű medrek, sekély, időszakos vízterekkel, ahol a makrofitonmentes mederfelszín meghaladta az 1 hektárt.
- A szalinitás éves átlaga meghaladta az 1 g/L értéket.
- Szikes vagy sós karakterfajok és közösségek jelenléte.



1. ábra. Az időszakos szikes és sós vizek elhelyezkedése a Kárpát-medencében a 2009–2010-ben végzett felmérés szerint (Boros és mtsai., 2013)

Az elemzésben 36 víztér szerepelt az ausztriai Fertőzugból, míg Magyarországon a Mezőföld területéről 5, a Duna–Tisza közén 27, a Tiszántúlon 12, valamint Szerbia területén a Délvidékről 6 víztér került feldolgozásra (1. ábra). A vizsgált időszakos szikes vizek kis területűek és nagyon sekélyek voltak (átlag: 24 ha; 0,25 m), ami felhívja a figyelmet a sérülékenységre és veszélyeztetettségükre. Az átlagos szalinitás 4 g/L volt, ami a félig sós vizek tartományának alsó határát jelenti. Egyes víztetekben a szalinitás a tavaszi leghígabb állapotban az 1 g/L-es küszöbérték alatt maradt, míg bizonyos vizekben a maximum az erősen sós kategóriába volt sorolható (> 50 g/L), ami a tengervíz sótartalmát is meghaladja.

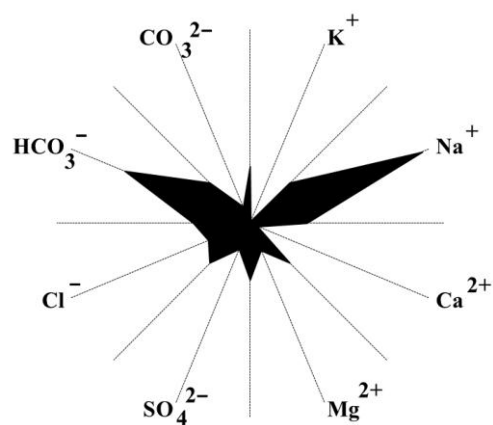
A Kárpát-medencében a szikes alaptípus (Na^+ , HCO_3^-) az időszakos szikes vizek több mint felét tette ki. Ezen kívül 11 altípus volt elkülöníthető a domináns ionok (> 25 e %) sorrendje alapján, ami nagy fokú kémiai változatosságot jelent, ugyanakkor az alaptípuson kívül még a kloridos-szikes (Na^+ , HCO_3^- , Cl^- ; N = 10), valamint a szulfátos-szikes (Na^+ , HCO_3^- , SO_4^{2-} ; N = 9) altípusok voltak a leggyakoribbak. Az egyéb ionkombinációk csak elenyésző számban fordultak elő (1. táblázat; 2. ábra). A táblázat adataiból az is látható, hogy mindössze egy tisztán

NaCl összetételű víz fordult elő, amely a sárkeresztúri Sárkány-tó volt, tehát ez a víztest vízkémiai tekintetben nem szikes, hanem sós víz (Boros és Vörös, 2010; Boros és mtsai., 2014). Kimondottan sziksós vizet nem tudtunk azonosítani a régióban, melyben a HCO_3^- -ionnal szemben a CO_3^{2-} dominált volna. Ezt a megkülönböztetést a $\text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-}$ napi és szezonális változékonysága miatt korábban sem tartották indokoltnak (Megyeri, 1979), bár bizonyos hiperszalin (> 50 g/L) szikes vizekben (pl. Fülöpháza, Szappan-szék) az év nagyobb részében a CO_3^{2-} -ion volt az első helyen a domináns anionok között (Molnár és M. Murvai, 1976). Ugyan nem gyakoriak, de Eurázsiaiban szórványosan még előfordulnak ilyen sziksós hiperszalin szikes vizek (Boros és Kolpakova, 2018; Boros és mtsai., 2025).

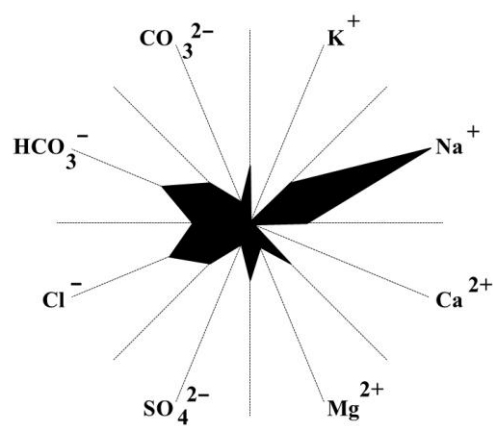
1. táblázat. A sós és szikes vizek ionösszetétel-típusainak megoszlása a Kárpát-medencében az iondominancia-sorrend szerint 2009–2010-ben (Boros és mtsai., 2014)

Ionösszetétel típus	N	%
1. Na^+ , HCO_3^-	46	58
2. Na^+ , $\text{HCO}_3^- > \text{Cl}^-$	10	13
3. Na^+ , $\text{HCO}_3^- > \text{SO}_4^{2-}$	9	11
4. Na^+ , $\text{Cl}^- > \text{HCO}_3^-$	3	4
5. Na^+ , $\text{SO}_4^{2-} > \text{Cl}^- > \text{HCO}_3^-$	2	2,5
6. Na^+ , $\text{SO}_4^{2-} > \text{HCO}_3^-$	2	2,5
7. Na^+ , $\text{SO}_4^{2-} > \text{HCO}_3^- > \text{Cl}^-$	2	2,5
8. Na^+ , $>\text{Mg}^{2+}$, HCO_3^-	2	2,5
9. Na^+ , Cl^-	1	1
10. Na^+ , $\text{HCO}_3^- > \text{SO}_4^{2-} > \text{Cl}^-$	1	1
11. Na^+ , $> \text{Ca}^{2+}$, HCO_3^-	1	1
12. Na^+ , $>\text{Mg}^{2+}$, $\text{HCO}_3^- > \text{SO}_4^{2-}$	1	1
Összesen	80	100

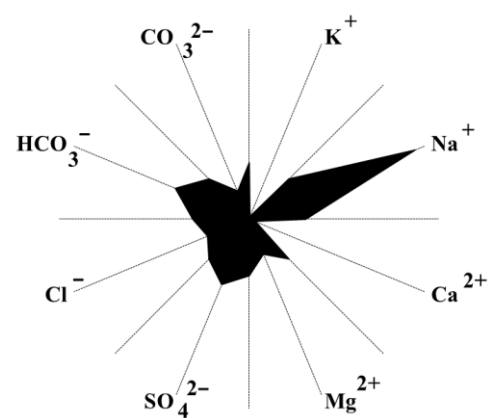
Európa legnagyobb kiterjedésű szemisztatikus szikes vize a Fertő (Boros és Vörös, 2025), kiterjedését tekintve hazánkban a Velencei-tó követi, és mindkettő a feltöltődés előrehaladott állapotában lévő sekély víztér (középvízállás szerinti átlagmélység < 1 m). Emellett említést érdemel még a Szelidi-tó, amely hazánk legmélyebb szikes vizű sekély tava (középvízállás szerinti átlagmélység 3-4 m).



Szikes (szódás-szikes) alaptípus



Kloridos-szikes altípus



Szulfátos-szikes altípus

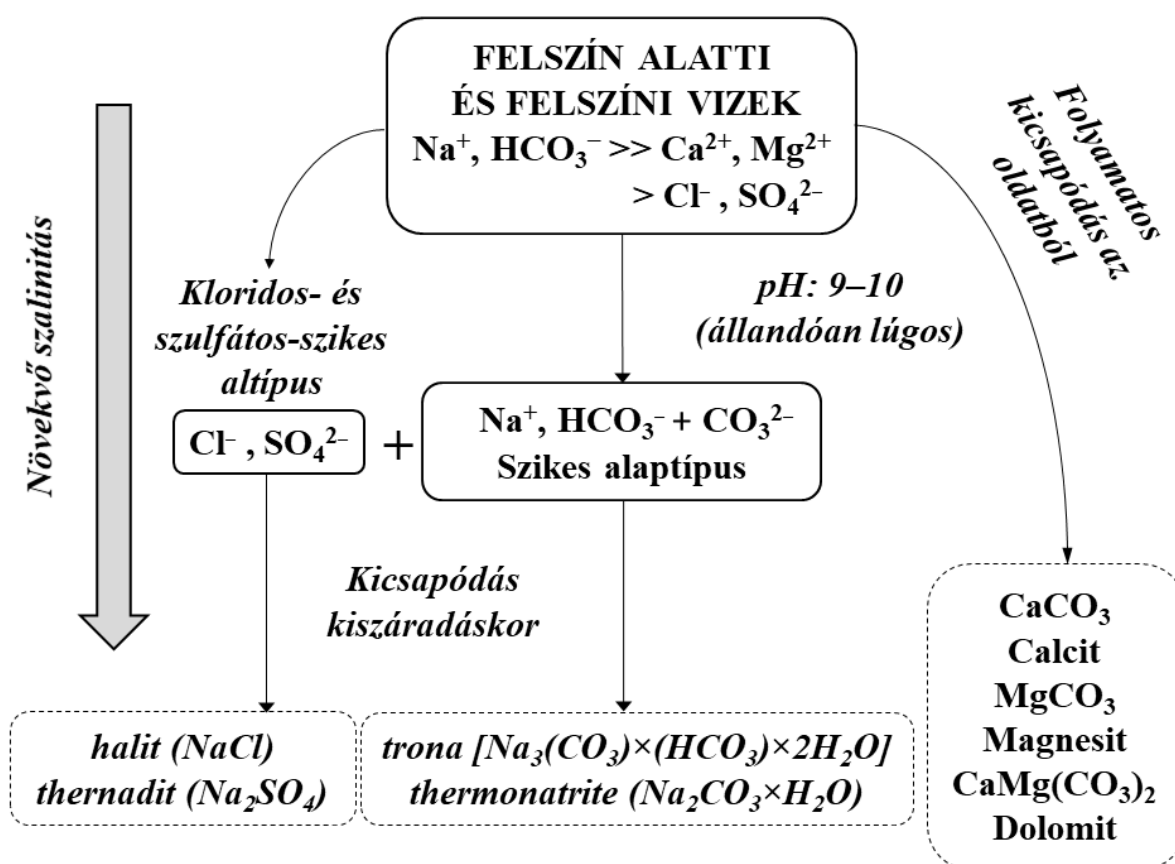
2. ábra. A Kárpát-medencére jellemző szikes alaptípus és a két leggyakoribb altípus ionösszetételének Maucha-féle csillagábrája (Boros és mtsai., 2014)

Ezek a felsorolt állandó vízborítású szemisztatikus szikes vizeink a kloridos-szikes alaptípusba (2. ábra) tartoznak (Boros és Vörös, 2025; Schmidt és mtsai., 2007).

Gyakorlati szempontból érdemel említést, hogy a helyszínen könnyen mérhető fajlagos elektromos vezetőképesség alapján történő szalinitásbecslésre vonatkozóan közöltünk egy regionális tapasztalati függvénykapcsolatot a vezetőképesség és a szalinitás között, amely egyszerűsítve, nulla Y tengelymetszetet alkalmazva az alábbi empirikus egyenlettel (2) írható le:

$$\text{Szalinitás (g/L)} = 0.85 \times \text{fajlagos elektromos vezetőképesség (mS/cm)} \quad (2)$$

A Kárpát-medencei regionális felmérésünk alapján bemutatott jellegzetes szikes és sós-szikes vizek keletkezésének kémiai sémáját a 3. ábra foglalja össze (Boros és mtsai., 2014).



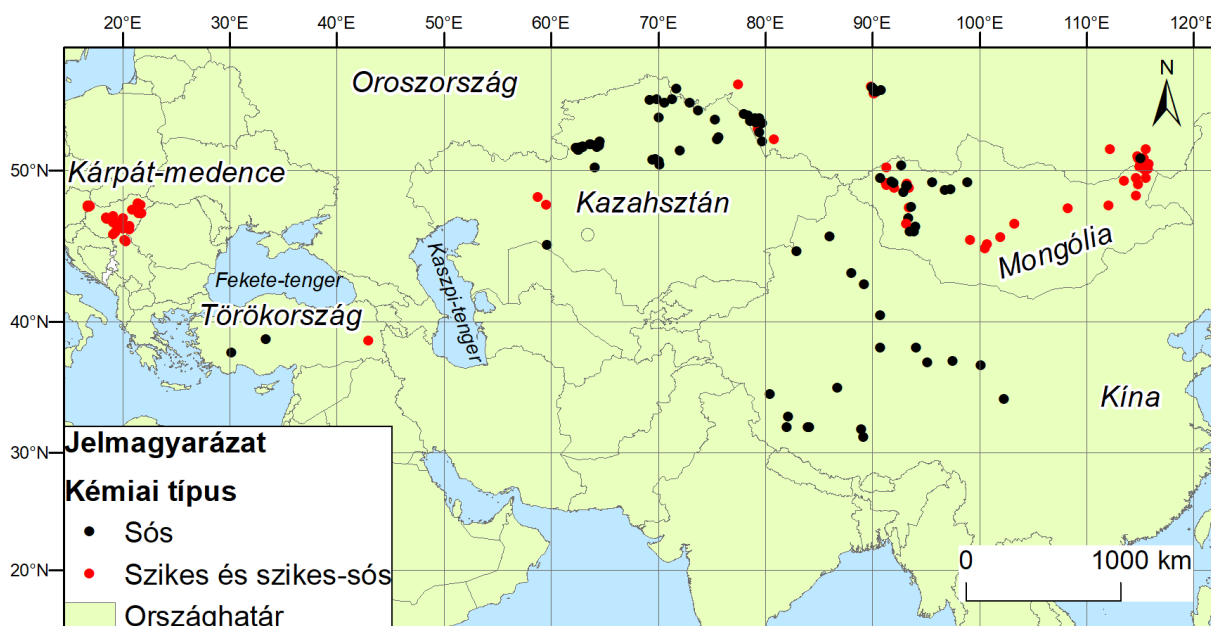
3. ábra. A Kárpát-medencei szikes és sós-szikes vizek keletkezésének egyszerűsített kémiai sémája (Boros és mtsai., 2014)

3.1.2.2. Eurázsia sós és szikes vizeinek ionösszetétele és szalinitása

Mivel a nemzetközi gyakorlatban pontos kémiai meghatározás a szikes vizekre vonatkozóan korábban nem volt, ezért célszerűnek tűnt egy eurázsiai léptékű elemzést végezni annak érdekében, hogy minél nagyobb földrajzi skálán tanulmányozzuk a lúgos szikes vizek ionösszetételét és pH-ját, majd mindezt összehasonlítsuk a sós vizekével (Boros és Kolpakova, 2018). A célnak megfelelően a fellelhető publikált és saját mérési adatok kerültek feldolgozásra az 1 g/L-t meghaladó szalinitású víztereket érintően (N = 220) Ausztria, Kazahsztán, Kína, Magyarország, Mongólia, Oroszország, Szerbia és Törökország területén (4. ábra). Az elemzés során négy alaptípust azonosítottunk a domináns ionok (e %) alapján:

- 1) Na^+ , Cl^- (45,9%),
- 2) Na^+ , $\text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-}$ (31,4%),
- 3) Na^+ , SO_4^{2-} (12,7%),
- 4) Na^+ , HCO_3^- (10,0%).

A földrajzi eloszlást tekintve a Kárpát-medencéből 62 jellegzetes szikes és 6 szikes-sós, továbbá 1 sós víztér szerepelt az elemzésben. Ezeken kívül Ázsiából csak Oroszország és Mongólia területéről szerepeltek szikesek jelentősebb számban az elemzésben (> 10), mert ott lényegesen nagyobb a sós vizek aránya (a területi arányok pontosabb meghatározása azonban további kiterjedt felméréseket igényel). A területi eloszlás alapján látható, hogy a vizsgált reprezentatívnak tekinthető nagy térléptékű és mintaelemszámú (N = 220) adatsorban az összehasonlítási célnak megfelelően hozzávetőlegesen fele-fele arányban voltak jelen a sós (1. és 3.) és a szikes vizek (2. és 4.). A négy alaptípust további 30 altípusra lehetett osztani a domináns ionok sorrendje alapján, ami a vizsgált vizek ionösszetételének nagy fokú változatosságát jelzi (Boros és Kolpakova, 2018).



4. ábra. A meghatározott kémiai típusok elhelyezkedése Eurázsiaiában (Boros és Kolpakova, 2018)

Szikes: Na^+ , $\text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-}$; Na^+ , $\text{HCO}_3^- > \text{Cl}^-$; Na^+ , $\text{HCO}_3^- > \text{SO}_4^{2-}$

Szikes-sós: Na^+ , $\text{Cl}^- > \text{HCO}_3^-$; Na^+ , $\text{SO}_4^{2-} > \text{HCO}_3^-$

Sós: minden egyéb ionkombináció 1 g/L-t meghaladó szalinitás esetén

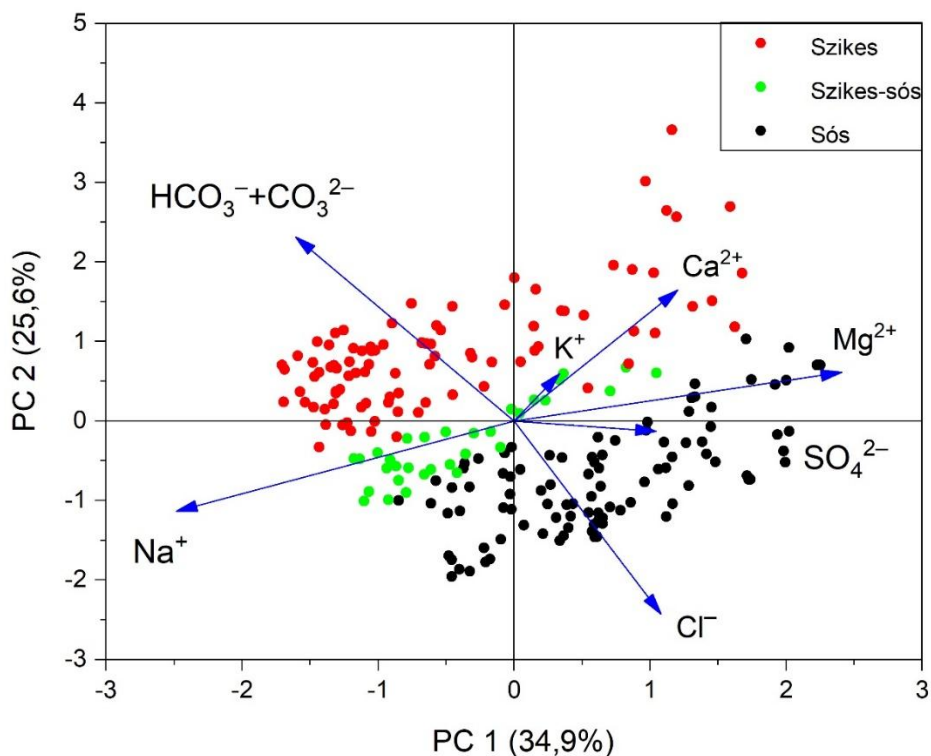
A nagy léptékű eurázsiai elemzés lehetőséget adott arra, hogy a domináns ionok aránya alapján főkomponens-analízist (PCA) végezzünk, és javaslatot tegyünk egy olyan új meghatározásra, amely alapján a korábban meghatározott különféle alap- és altípusokat egyértelműen be lehet sorolni két főkategóriába, így a szikesek könnyen megkülönböztethetővé válnak az egyéb típusú, kontinentális, sós vizektől. Az előforduló nagy számú altípus rendszerezése és PCA-eredménye alapján (2. táblázat; 5. ábra) – ahol a meghatározott főkomponensek magyarázzák a variancia több mint 60%-át – a következő típusokat határoztuk meg:

- Szikes: a Na^+ és $\text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-}$ az első helyen van a domináns (> 25 e %) ionok között. A szikes alaptípus (Na^+ , $\text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-}$) mellett ide tartoznak a kloridos-szikes ($\text{HCO}_3^- > \text{Cl}^-$) és szulfátos-szikes ($\text{HCO}_3^- > \text{SO}_4^{2-}$) altípusok is.
- Szikes-sós (átmeneti): a Na^+ az első helyen van a kationok között, de a $\text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-}$ nem az első helyen van a domináns (> 25 e %) anionok között. Az átmeneti vizek közül a szikes-kloridos-sós ($\text{Cl}^- > \text{HCO}_3^-$) és a szikes-szulfátos-sós ($\text{SO}_4^{2-} > \text{HCO}_3^-$) altípusok sorolandók ide.
- Sós: minden egyéb ionkombináció 1 g/L-t meghaladó szalinitás esetén.

A meghatározásra került kémiai típusok határozottan elkülönülnek a háromszögdiagramokban a nyolc főion egyenérték-százaléka (e %) alapján (6. ábra), ami szintén alátámasztja a gyakorlati alkalmazásuk lehetőségét a szikes és átmeneti szikes jellegű vizek egyértelmű azonosítására. A bemutatott kémiai meghatározást alkalmaztuk az afrikai Nagy-Szakadék-völgy szikes vizeinek kémiai osztályozására és elterjedésük bemutatására is (Lameck és mtsai., 2023; 2024), ahol a CO_3^{2-} meghatározására a Kárpát-medencében mért adatok alapján egy saját becslési módszer is alkalmazásra került (Boros, 2023).

2. táblázat. A PCA input változóinak korrelációja a főkomponensekkel

Változók	PC1	PC2
Na^+	-0,579	-0,284
K^+	0,078	0,149
Ca^{2+}	0,281	0,412
Mg^{2+}	0,562	0,153
Cl^-	0,252	-0,607
SO_4^{2-}	0,244	-0,032
$\text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-}$	-0,375	0,579



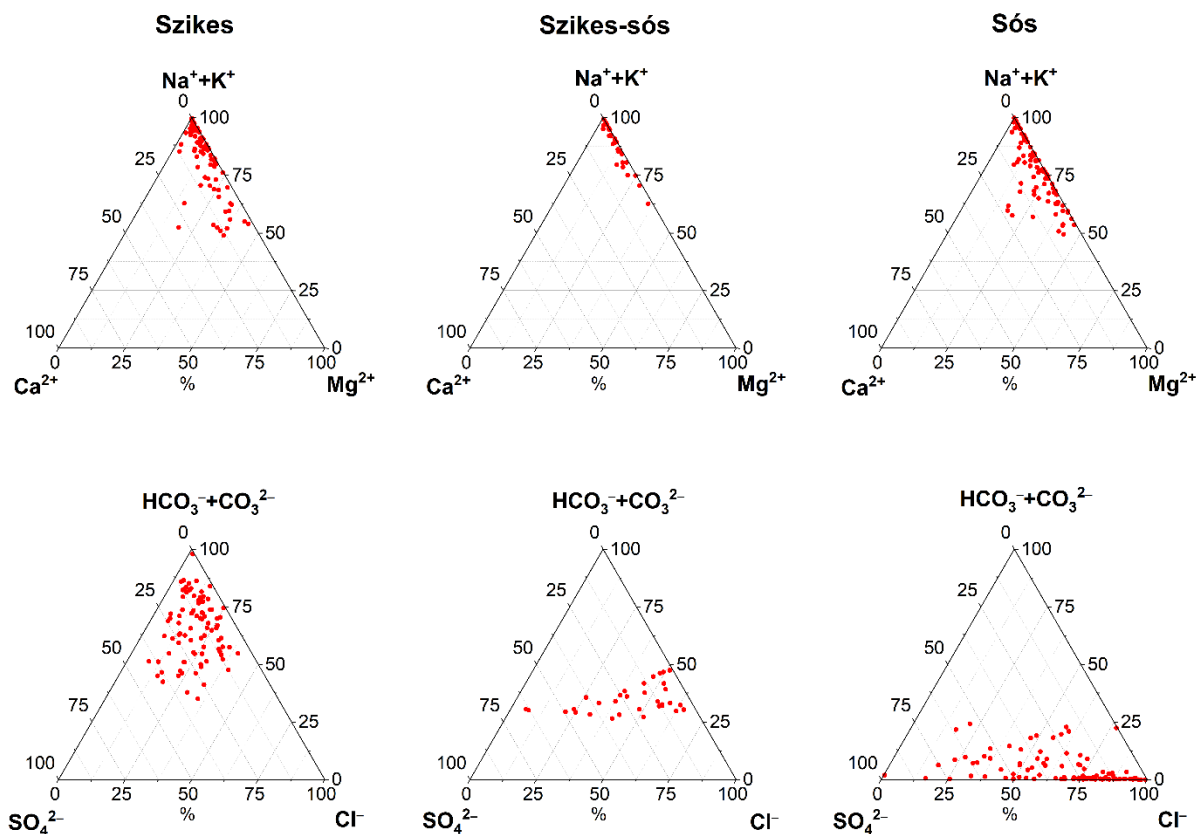
5. ábra. A vizek kémiai típusainak elkülönülése a domináns ionok részesedése alapján végzett főkomponens-analízis (PCA) szerint (Boros és Kolpakova, 2018)

Szikes: Na^+ , $\text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-}$; Na^+ , $\text{HCO}_3^- > \text{Cl}^-$; Na^+ , $\text{HCO}_3^- > \text{SO}_4^{2-}$

Szikes-sós: Na^+ , $\text{Cl}^- > \text{HCO}_3^-$; Na^+ , $\text{SO}_4^{2-} > \text{HCO}_3^-$

Sós: minden egyéb ionkombináció 1 g/L-t meghaladó szalinitás esetén

A Kruskal–Wallis- és Dunn-tesztek eredményei szerint a szalinitás szignifikánsan ($p < 0,05$) egy nagyságrenddel nagyobb volt a sós kémiai típusban a szikesekhez képest, ahol a medián duplája volt (70 g/L) az erősen sós tartomány alsó határának, míg az átmeneti szikes-sós (6 g/L) és szikes típusok (3 g/L) a félig sós szalinitási tartományba voltak sorolhatók. Ezzel ellentétesen a pH mediánja (8,5) a sós típusban volt szignifikánsan alacsonyabb (enyhén lúgos) a közepesen lúgos szikes és szikes-sós típusokkal szemben, ahol a pH mediánja (9,4) megegyező volt. Mindez megfelel az eddigi tapasztalatoknak, miszerint a sós vizek szalinitása magasabb, de lúgos kémhatásuk kisebb, mint a szikes vizekben (Hammer, 1986).



6. ábra. A nyolc főion egyenérték-százalék (e %) szerinti eloszlása a meghatározott kémiai típusokban (Boros és Kolpakova, 2018)

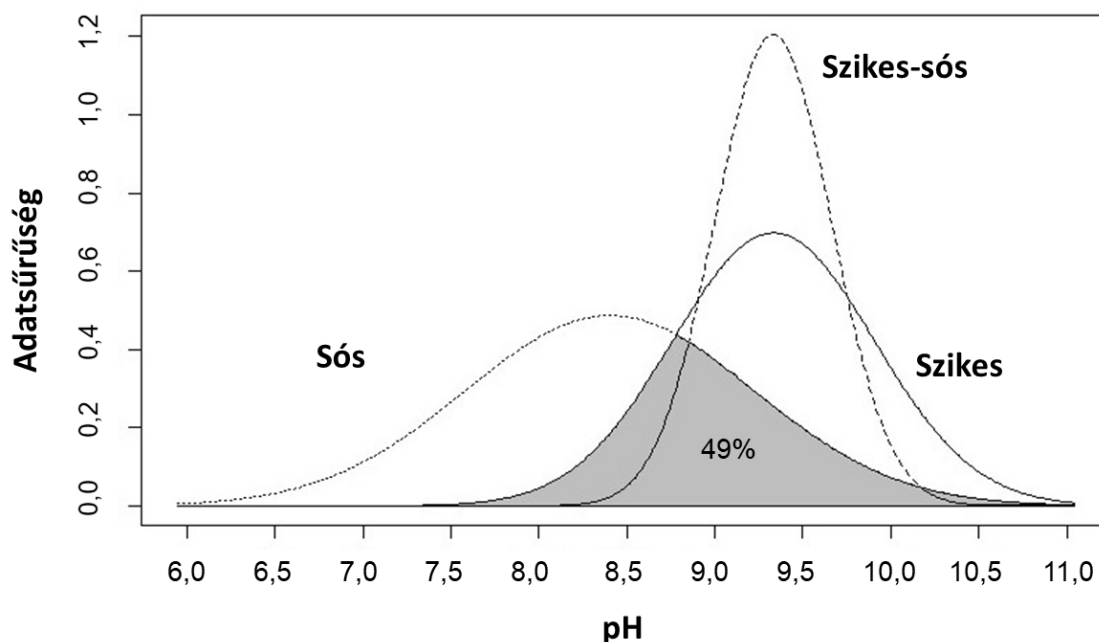
Szikes: Na^+ , $\text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-}$; Na^+ , $\text{HCO}_3^- > \text{Cl}^-$; Na^+ , $\text{HCO}_3^- > \text{SO}_4^{2-}$

Szikes-sós: Na^+ , $\text{Cl}^- > \text{HCO}_3^-$; Na^+ , $\text{SO}_4^{2-} > \text{HCO}_3^-$

Sós: minden egyéb ionkombináció 1 g/L-t meghaladó szalinitás esetén

A savasság és lúgosság viszonyát kifejező pH különös jelentőséggel bír a szikes és sós vizek közötti különbségek megértésében, ezért ezzel a vízkémiai tényezővel kiemelten foglalkoztam. Az eurázsiai léptékű elemzésünkben meghatározott vízkémiai típusok függvényében vizsgáltuk a pH valószínűségi eloszlását és átfedését a meghatározott kémiai típusok között az egyes vizekből rendelkezésre álló ($N = 207$) adatok alapján (Boros és Kolpakova, 2018), aminek eredményét a 7. ábrán mutatom be. Az ábra alapján szembejövő, hogy a sós kategóriába sorolt vizekben a pH igen tág határok között változhat a savas és lúgos tartomány között (6–11), de nem ritka az irodalomban, hogy konyhasós (NaCl) vizekből is közölnek erősen lúgos pH-értékeket.

A jelenség hátterében az áll, hogy a szikes vizek esetében a sziksó lúgos hidrolizációja biztosítja az állandó lúgos környezetet, míg a sós vizekben a szén-dioxid és a HCO_3^- és CO_3^{2-} egyensúlyát – továbbá ezzel összefüggésben a pH-t – jelentős mértékben módosítja a vízben élő termelő és lebontó szervezetek napszakos aktivitása. Ennek megfelelően a szikesekben a pH napszakos változása kevésbé jellemző, míg a sós vizekben ez kifejezett lehet, például algatömegprodukciónál akár 2-3 egységnyi különbség is lehet a 24 órás minimum és maximum pH-értékek között. Ennek megfelelően a pH-értékek valószínűségi eloszlásának átfedése a sós és szikes vizek között közel 50% (7. ábra). Ezért kizárólag a pH-értékekre alapozva – részletes napszakos és szezonális mérések hiányában – nem lehet kétséget kizáróan elkülöníteni a szikes és sós vizeket, bár erre olykor találunk helytelen példákat az irodalomban.



7. ábra. A pH-értékek valószínűségi eloszlása és átfedése (szürke terület) a meghatározott kémiai típusok között (Boros és Kolpakova, 2018)

Szikes: Na^+ , $\text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-}$; Na^+ , $\text{HCO}_3^- > \text{Cl}^-$; Na^+ , $\text{HCO}_3^- > \text{SO}_4^{2-}$

Szikes-sós: Na^+ , $\text{Cl}^- > \text{HCO}_3^-$; Na^+ , $\text{SO}_4^{2-} > \text{HCO}_3^-$

Sós: minden egyéb ionkombináció 1 g/L-t meghaladó szalinitás esetén

A pH hasonló tartománya és a sűrűségfüggvény maximuma bizonyítja, hogy a szikes és szikes-sós kémiai típusok egyaránt állandóan lúgosak, ami az ökoszisztémák működése szempontjából meghatározó jelentőségű, tehát a bemutatott elkülönítésük az egyéb összetételű sós vizektől ökológiai szempontból is indokolt, ezért a továbbiakban ezzel még részletesen foglalkozom.

3.2. Többszörösen szélsőséges ökológiai tényezők

3.2.1. Áttekintés

A hidroökológiai sajátosságok kialakulásért a fizikai, kémiai és biológiai tényezők egyaránt felelősek. A szalinitás és ionösszetétel mellett jelentősek a víz alatti fényviszonyt meghatározó tényezők. A kutatók már a múlt században felfigyeltek a szikes vizek különleges optikai tulajdonságaira, amelyek alapján „fehér” és „fekete” vagy „barna” vizű szikeseket különböztettek meg. A zavarosság mérésének legegyszerűbb módszere a Secchi-átlátszóság meghatározása, amely igen tág határok között változik. Ennek megfelelően a hipertróf sós és szikes vizekben a nagy fokú zavarosság miatt gyakran 1 méter alatti a Secchi-átlátszóság (Gonzalo és mtsai., 2010; Löffler, 1979; Melack és MacIntyre, 2016; Oduor és mtsai., 2003; Özbay és Klinik, 2008). Ezzel szemben a világ legzavarosabb sekély vizeiben, ahol a Secchi-átlátszóság csak néhány centiméter, az igen nagy fokú zavarosság túlnyomó részét az TSS-Alg okozzák. Ilyen vizek ismertek például Ausztráliában, ahol a Secchi-átlátszóság mindössze 0,5 cm (Deckker és Williams, 1988; Townsend, 2002). A nagy fokú zavarosság fénylimitációt okoz és gátolja az algák szaporodását, melynek felső határa a felkeveredett és eufotikus réteg hányadosa szerint 5-6 körüli értéknél van (Talling, 1971), és ez az állapot gyakran kialakulhat a sós és szikes vizekben (Boros és mtsai., 2021; 2017a; Schagerl és Burian, 2016).

A kontinentális vizek globális C-forgalomban betöltött szerepe igen jelentős, a szárazföldről ezekbe a vizekbe kerülő C mennyisége duplája annak, mint ami a tengerekbe jut el (Cole és mtsai., 2007). A vizekben megjelenő oldott szerves anyag (DOM), amely részben felszíni bemosódással és a talajvízen keresztül kerül a vízterekbe (Einarsdottir és mtsai., 2017; Grabs és mtsai., 2012; Wetzel, 2001), vagy a vízben az autotróf plankton és a makrofitonok által

termelődik, azaz belső eredetű (V.-Balogh és mtsai., 1998; 2006; Williamson és mtsai., 1999; Zhang és mtsai., 2013). Ezért a kontinentális vizek DOM-készletének mennyiségét és a minőségét jelentősen befolyásolják a vízgyűjtő terület jellemzői (pl. növényzet, talajtípus, hidrológiai viszonyok (Kothawala és mtsai., 2014; Sepp és mtsai., 2019; Wetzel, 2001). A felszíni vizekben található DOM jelentős részét (15–80%) az oldható huminanyagok (fulvo- és huminsavak) teszik ki. A pH jelentősen fokozza a huminsavak oldhatóságát, a teljes oldhatósága 13 pH-értéknél van (Aiken és mtsai., 1985), valamint aromásabb és alifásabb vegyületek formájában vannak jelen a lúgosabb közegben (Baglieri és mtsai., 2014). Az aromás vegyületek relatíve rezisztensek a mikrobiális lebontással szemben (Kellerman és mtsai., 2015), ami lehető teszi a makrofiton-eredetű CDOM megkülönböztetését a planktonikus eredetűektől (Lapierre és mtsai., 2009; Tranvik és mtsai., 1988; 2018). Az elhalt makrofiton-biomassza felhalmozódása oxigénhiányos viszonyokat teremt, ami kedvez az anaerob baktériumok elszaporodásának, például a Velencei-tó nádasának gyökérzónájában a szulfátredukáló baktériumok szaporodnak el (Vladár és mtsai., 2008), és ez a világ más szikes vizeire is jellemző (Grant és Jones, 2016).

A víz alatti fényviszonyok szempontjából az CDOM is fontosak, melyek mennyisége szintén tág határok között változik a felszíni vizekben. A tavak DOC globális átlagát 5 mgC/L körüli értékben állapították meg (Chen és mtsai., 2015), míg a vizes élőhelyek, melyeken jelentős a makrovegetáció (pl. mocsarak, lápok), a dús növényzetből eredően általában jelentősebb mennyiségű oldott szerves szén tartalmaznak: ezek ún. polihumin (> 16 mgC/L) vizek (Thurman, 1985). Emellett az is ismert, hogy a lúgosság növekedése elősegíti a huminanyagok kioldódását a talajból, valamint az elhalt szerves anyagokból, ami lehetővé teszi a víztestek DOC-ban való feldúsulását kevesebb makrofiton jelenléte mellett is (Andersson és mtsai., 1999; 2000; Farook és mtsai., 2012; Kalbitz és mtsai., 2000; Nicolas és mtsai., 2005; Tipping és Hurley, 1988). Ennek megfelelően a DOC-koncentráció különösen magas értékeket érhet el az erősen lúgos vizű szikes tavakban, és jelentősen meghaladhatja a polihumin küszöbértékét (Jirsa és mtsai., 2013; Schagerl és Burian, 2016). Figyelembe véve a kontinentális vizek jelentőségét a globális C-ciklusban (Cole és mtsai., 2007), a kiemelkedő szerves C-készletek mozgatórugóinak megértése nagy jelentőségű kérdés. Ezért részletesen elemeztük a DOC-ban igen gazdag hazai időszakos szikes vizek szerves C-forrásainak mennyiségi viszonyait és minőségi összetételét (Boros és mtsai., 2020).

A víz hőmérséklet is erős közösségformáló tényező, amely általában nem haladja meg a 30 °C-ot a felszíni vizekben (Hutchinson, 1957; Ward és Stanford, 1982), de az afrikai trópusi

időszakos vizekben ez nem ritka (Appleton, 1977; Helmuth mtsai., 2002; Meintjes, 1996), különösen a termálvizek által táplált tavakban (Schagerl és Renaut, 2016). A sós és szikes vizek különleges és gyakran szélsőséges fizikokémiai tényezőinek kölcsönhatásai többszörösen szélsőséges (extrém) környezetet teremtenek, ami alapvetően meghatározza az ökoszisztéma működését. Különösen az időszakos vizekben a vízszintingadozás és kiszáradás következtében a szezonális nagymértékben különböző ökológiai feltételeket és periódusokat teremt (Batanero és mtsai., 2017; Lengyel és mtsai., 2019; Schagerl és Renaut, 2016). Az extrém környezetben élő szervezeteket extremofileknek nevezzük, melyek között sokféle élőlényt találunk, és a környezeti tényezőkkel szembeni tolerancia nagymértékben taxonfüggő (Reese és mtsai., 2014).

A sótartalom jelentős megnövekedésével kialakuló hipersós közegben megváltoznak a víz alapvető fizikokémiai tulajdonságai, például a szalinitás növekedése egyaránt csökkenti a víz hőkapacitását és oxigéntároló képességét, ami azt jelenti, hogy a sós víz kevesebb hőt és oxigént képes tárolni adott hőmérsékleti tartományban, mint az édesvíz (Shadrin, 2018). Emellett a sós és szikes vizekben egyidejűleg több tényező is okozhat szélsőséges körülményeket, különösen a szalinitás, a pH és a sekély vízben kialakuló magas vízhőmérséklet, a beeső fénysugárzás, az oxigénviszonyok, így az itt élő szervezeteket joggal lehet poliextremofil élőlényeknek nevezni. Ezeknek az ökoszisztémáknak az egyik mozgatórugója a fotoszintetikus folyamatok rendkívüli sebessége, ahol az elsődleges termelést az alkalofil cianobaktériumok és anoxigenikus fototróf baktériumok végzik, amelyek bőséges C-forrást biztosítanak az aerob és anaerob kemoorganotróf baktériumok és archaeák számára, míg a kemolitotrófok a nitrogén- és szulfátciklusokban játszanak jelentős szerepet (Grant és Sorokin, 2011; Grant és Jones, 2016). A többszörösen szélsőséges környezetben élő autotróf planktonra épülő tápláléklánc atipikus, ahol a mikrobiális hurok jelentősége megnövekszik (Padisák és Naselli-Flores, 2021). Ezért a szélsőséges körülmények ellenére a mikrobiális diverzitás sokszor igen magas (Sorokin és mtsai., 2014), ami a hazai szikes vizekre is jellemző (Felföldi, 2020; Szabó és mtsai., 2017). Olykor megfigyelhető kettős vízvirágzás is, egy planktonikus zöldalga (*Oocystis submarina* Lagerh.) felszíni rétege alatt például vörös színű bíborbaktériumok sűrű állományát (*Thiorhodospira* és *Rhodobaca*) észleltük (Korponai és mtsai., 2019).

A szalinitás bakteriális diverzitásra gyakorolt hatásával sok tanulmány foglalkozik, ugyanakkor az ionösszetétel hatásával már kevésbé, pedig sikerült eltéréseket kimutatni a különféle sóösszetételű kezelések baktériumtörzsekre gyakorolt hatásában, ahol a Na_2CO_3 bizonyult a legerősebb szelekciós tényezőnek (Csitári és mtsai., 2022). Ehhez hasonlóan Herbst

(2001) a vízi gerinctelenekre vonatkozóan megállapítja, hogy az ionösszetétel befolyásolja az egyes fajok előfordulását: alacsonyabb szalinitásnál az ionösszetétellel szemben tágtűrűsű fajok vannak jelen, míg magasabb szalinitásnál jobban jelentkezik az ionpreferencia. Emellett a különféle környezeti stresszek kombinációja (pl. szalinitás, kiszáradás) a fajok szelekcióján keresztül csökkenti a közösség komplexitását és a biotikus interakciókat (kevesebb faj, kevésbé komplex közösség, gyengébb kölcsönhatás), valamint a nagy tűrőképességű r-stratégista fajok (reproduktív) elszaporodásának kedvez.

A sós és szikes medrek különleges élőhelyeknek számítanak az edényes növények számára is, amelyeket a botanikusok régóta tanulmányoznak. A sós és szikes élőhelyek növényzetéről rendelkezésre álló bőséges irodalomból itt csak a legfontosabb tanulmányokat említem, melyeket vizsgálatainkhoz közvetlenül felhasználtunk egyrészt a pannon ökorégió vonatkozásában (Bagi, 1986; 1988; 1990; Bagi és Molnár, 2011; Bodroghözy, 1965a; 1965b; 1966; 1970a; 1970b; Borhidi, 2003; Mile és Mesterházi, 2013; Dítě és mtsai., 2017, 2023), másrészt Közép-Ázsiára vonatkozóan (Akzhigitova, 1982; Baitenov és mtsai., 1969, Burlibaeva és mtsai., 2007b; Kubanskaya, 1980; Nesterova és Inelova, 2012; Pavlov, 1956–1966).

A halofitonok képesek túlélni és szaporodni 200 mM NaCl-koncentráció felett is, és hosszan képesek elviselni az ezzel járó szélsőséges körülményeket (Colmer, 2013). Az ionösszetételtől nagymértékben függő sótartalom és a lúgosság interakciója jelentősen befolyásolja a sejtek homeosztázisát és ezen keresztül a növények növekedését. A sóstresszt elsősorban a Na^+ Cl^- és SO_4^{2-} , míg a lúgossági stresszt a szikesekre jellemző Na^+ , HCO_3^- és CO_3^{2-} okozzák (Kaiwen és mtsai., 2020; Munns és Tester, 2008; Santos és mtsai., 2022). Az obligát halofitonok számos adaptív mechanizmust alakítottak ki a magas sótartalom leküzdésére, mint például ozmózis szabályozás, szukkulencia, redoxszabályozás, sókiválasztás, stb. (Ashwani és mtsai., 2018; Flowers és Colmer, 2008; Wang és mtsai., 2003; 2017; Yang és mtsai., 2008a; 2008b). Számos növényfaj jól alkalmazkodott a só- és instabil vízviszonyokhoz (Flowers és Colmer, 2015), valamint ismertek sós és lúgos közeget egyaránt jelző haloalkalofil indikátorok (Cheng és mtsai., 2020, Lee és mtsai., 2018; Munns és Tester, 2008; Piernik, 2003;). Ugyanakkor a magas sótartalom gyakran magas pH-val párosul, ami elősegíti a sótartalom- és lúgosságtolerancia együttes kialakulását (Flowers és mtsai., 2010; Pätsch és mtsai., 2024), ez viszont megnehezíti az indikációs képességek szétválasztását. A halofitonok sótűrő besorolását Dítě és mtsai. (2023) szerint alkalmazzuk: I. obligát halofiton, Ia. regionális obligát halofiton, II. fakultatív halofiton, III. egyéb kiegészítő fajok.

A sótűrő növényzetnek régóta jó indikációs szerepet tulajdonítanak, ezért adódik az a kérdés, hogy mely karakter és/vagy indikátor sótűrő, valamint sókedvelő növényfajokkal lehet jellemezni a különféle ionösszetételű vízhatás alatt álló sajátos élőhelyeket (Inelova és mtsai., 2023). Ezért végeztünk egy nagy térléptékű elemzést a karakter makrofiton növényfajok jelenlétére vagy hiányára vonatkozóan sós és szikes élőhelyeken Eurázsiaiban, a Kárpát-medencében és Közép-Ázsiában (Inelova és mtsai., 2024) abból a célból, hogy elkülönítsük a sós, valamint szikes indikátor-növényfajokat.

3.2.2. *Eredmények és megvitatásuk*

3.2.2.1. *A Kárpát-medence sós és szikes vizeinek szélsőséges ökológiai tényezői*

A regionális felmérés adatai alapján PCA segítségével vizsgáltunk fizikai, kémiai és trofitási kulcstényezőket a Kárpát-medence szikes vizeiben ($N = 84$), melyeket a korábbi tapasztalatok és a regionális ökológiai állapotfelmérés alapján határoztunk meg (Boros és mtsai., 2013). Ezek a kulcstényezők a következők voltak:

1. Nyílt vízfelszín kiterjedése – Terület (ha)
2. Vízmélység – Z (cm)
3. Secchi-átlátszóság – Z_s (cm)
4. Algamentes lebegőanyag – TSS-Alg (mg/L)
5. Oldott színes szerves anyagok – CDOM (mgPt/L)
6. Oldott szerves szén – DOC (mg/L)
7. Szalinitás (g/L)
8. pH
9. Összes foszfor – TP ($\mu\text{g/L}$)
10. Oldott reaktív foszfor (ORP) – $\text{PO}_4\text{-P}$ ($\mu\text{g/L}$)
11. a-klorofill – CHL ($\mu\text{g/L}$)

A vizsgált szikes vizek nagyon sekélyek (Z medián = 25 cm) és zavarosak, mivel a Secchi-átlátszóság csak néhány centiméter (Z_s medián = 25 cm), a minimum pedig 0,5 cm volt,

amely érték a módszer mérési tartományának az alsó határa. Ezt fejezi ki az TSS-Alg magas koncentrációja is (TSS-Alg medián = 400 mg/L). Ezek a szélsőséges értékek a Föld ásványi anyagoktól legzavarosabb természetes vizei közé sorolják a szikesinket. A víz alatti fényviszonyokhoz szintén nagymértékben hozzájáruló humineredetű CDOM-koncentrációja is igen magas (medián = 310 mgPt/L) ezekben a vizekben, továbbá ezzel szoros összefüggésben a DOC (medián = 47 mg/L) is jelentősen meghaladja a huminanyagokban gazdag polihumin határértéket (16 mgC/L). Az átlagérték tekintetében (90 mgC/L) pedig a világ oldott szerves C-ben leggazdagabb természetes vizei közé sorolhatjuk a szikeseinket. A szuszpendált TSS-Alg és a DOC között szignifikáns korreláció is mutatkozik, mint ahogy a lúgos szikes talajokban is ismert a vízhatásra bekövetkező agyagásványok kolloidációja és a DOC közötti összefüggés (Sumner és Naidu, 1998).

A szalinitás középértéke az enyhén sós víz felső határán volt (szalinitás medián = 3 g/L), míg a pH közepesen lúgos (pH medián = 9,5). A TP mediánja különösen magas (TP = 1900 µg/L), amely 19-szerese az OECD (1982) szerinti hipertóf határértéknek (> 100 µg/L), és ennek ráadásul közel a fele az autotróf szervezetek számára közvetlenül felvehető ORP (46%). Emellett a CHL középértéke ugyan csak az eutróf tartományba sorolható (CHL medián = 16 µg/L), viszont a maximum (1300 µg/L) a TP-hez hasonlóan 17-szerese volt a hipertróf határértéknek (> 75 µg/L). Összegezve a Kárpát-medencei szikes vizek elsődlegesen a P- és másodsorban a CHL-koncentrációja alapján szélsőségesen hipertróf rendszerek (Boros és mtsai., 2017a).

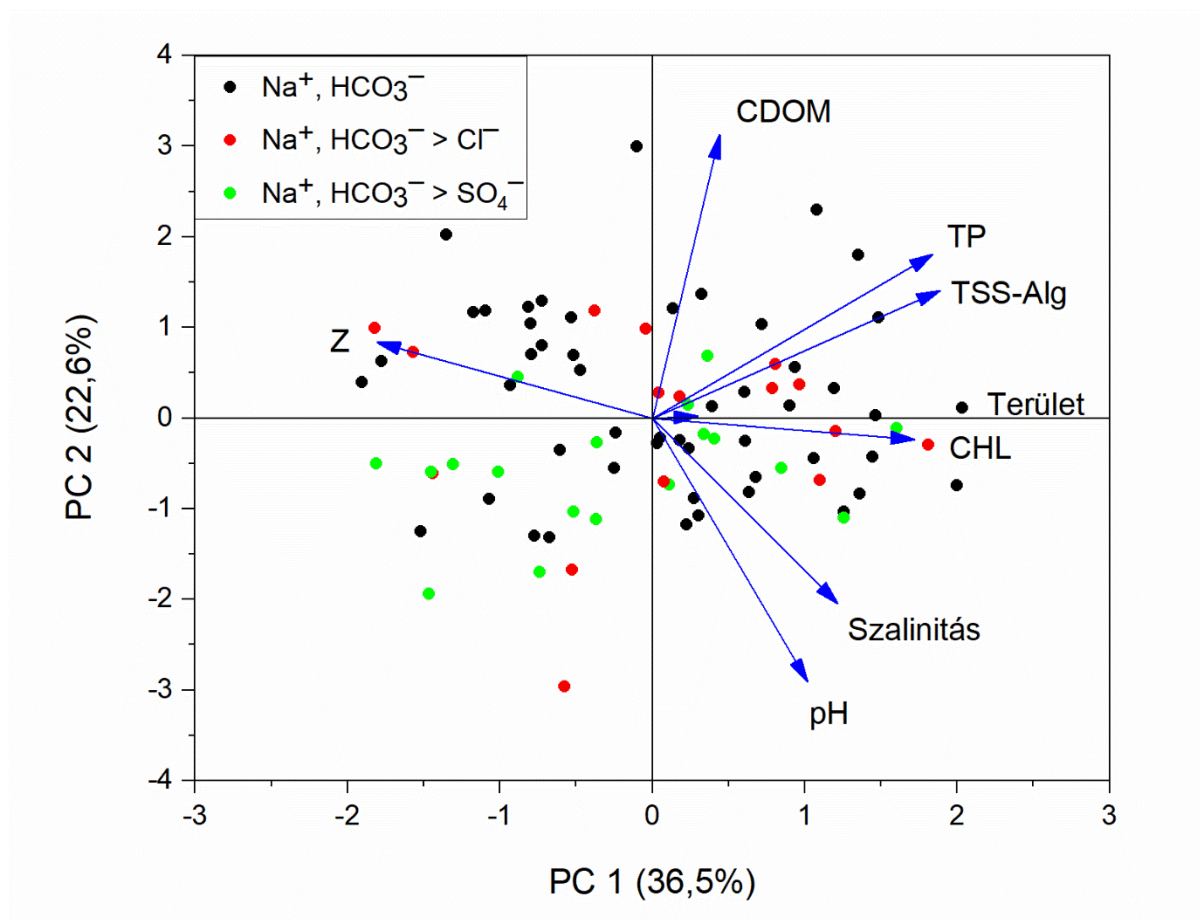
A PCA szerint (3. táblázat; 8. ábra) a vízmélység negatív kapcsolatban volt TSS-Alg-gal – amely a víz zavarosságának meghatározó tényezője –, a pH-val, a szalinitással, a TP-vel és a CHL-lal. Ebből következően a legsekélyebb víztestek egyúttal a legzavarosabb, legsósabb és leglúgosabb vizek, ahol a legnagyobb a foszfor (P) és a CHL mennyisége, tehát legmagasabb a trofitás. A vizsgált tényezők – akár a vízmélység is – függetlenek voltak az élőhelyek méretétől, annak ellenére, hogy a kiterjedés nagymértékben változó volt (0,2–200 ha), valamint a három leggyakoribb ionösszetétel-típussal sem mutattak összefüggést. A sekély vízmélység egyúttal maga után vonja, hogy a kis víztömeg gyorsan követi a léghőmérséklet változását. Ennek megfelelően nyáron a víz hőmérséklet napszakos ingadozása elérheti a 28 °C-ot is, ami szintén egy stressztényező a vízben élő szervezetek számára (Boros és mtsai., 2017a).

Fontos hangsúlyozni, hogy a szélsőséges fizikai és kémiai viszonyok kialakulását nagymértékben befolyásolja az a körülmény, hogy időszakos vagy állandó vízborítású vízterről

van szó. Elsősorban az időszakos vizek esetében jelentős szezonális változások tapasztalhatóak a sajátos fizikai, kémiai tényezőket illetően, melyek alapján különféle hidrológiai fázisok is megkülönböztethetők (Dinka és mtsai., 2004; Lengyel és mtsai., 2019). A vízszint és víztérfogat csökkenéssel fordított arányban növekszik a lebegő és az oldott anyagok koncentrációja.

3. táblázat. A PCA input változóinak korrelációja a főkomponensekkel

Változók	PC 1	PC 2
Terület	0,231	0,001
Z	-1,388	-0,388
TSS-Alg	1,453	-0,625
CDOM	0,343	-1,418
Szalinitás	0,93	0,922
pH	0,761	1,333
TP	1,415	-0,815
CHL	1,318	0,104



8. ábra. A fizikai, kémiai és trofitási kulcstényezők elkülönülése a főkomponens-analízis (PCA) szerint a Kárpát-medence időszakos szikes vizeiben (Boros és mtsai., 2017a)

A fizikai viszonyok mellett az ionösszetétel szerinti kémiai típusok között is találunk jelentős különbségeket a sajátos és különleges tulajdonságokban. A különböző vizsgálatokban tapasztalt szignifikáns különbségek alapján a sós és szikes vizek közötti különbségeket a 4. táblázatban foglaltam össze (Boros és mtsai., 2008a; 2017a; 2017b; 2021; 2023; 2025).

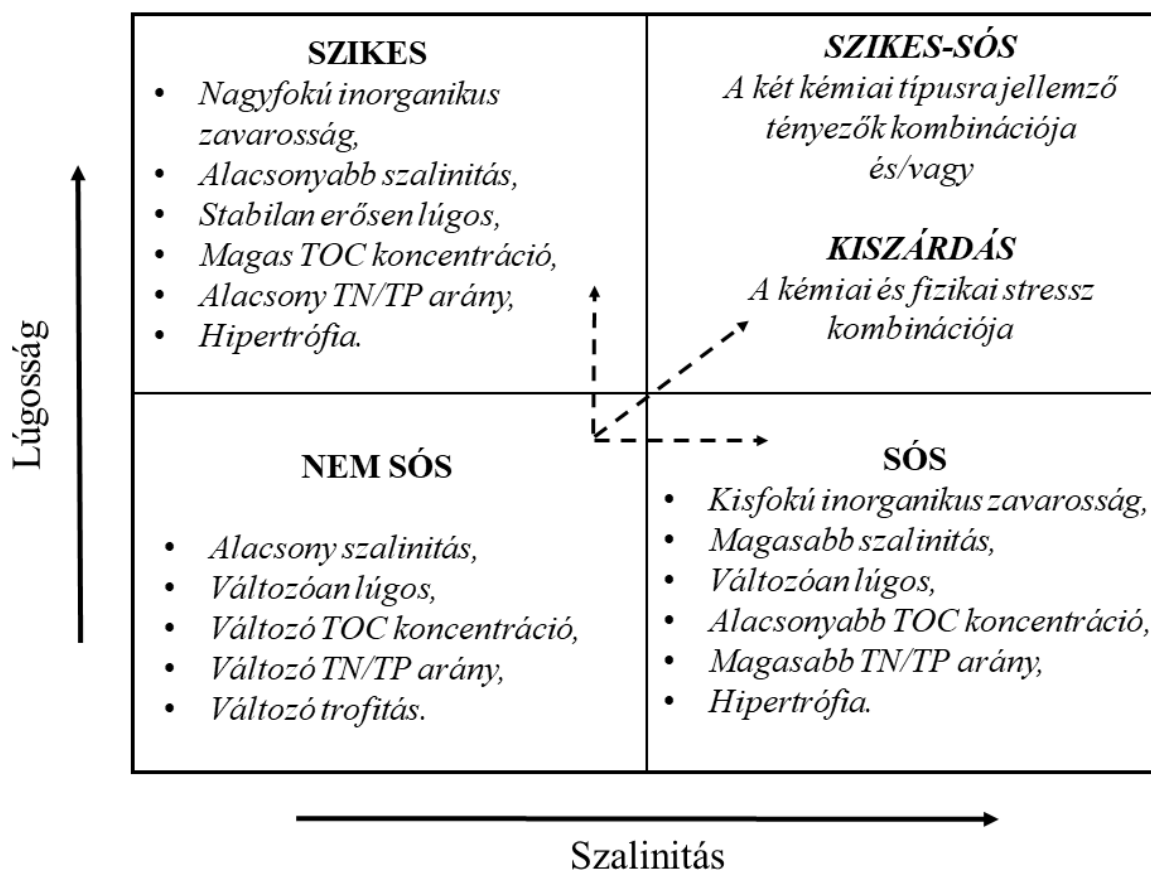
Az Eurázsia-ra kiterjedő összehasonlításból látható, hogy amíg a sós vizek szalinitása meghaladja a szikesekét, addig a TN kivételével az összes többi kémiai és trofitási tényező koncentrációja általában magasabb a szikes vizekben. A különbségek hátterében a különféle sók oldhatósága és oldatuk kémhatása húzódik meg. A nátriumion klorid- és szulfáttal alkotott sóinak oldhatósága jobb, mint a karbonát- és hidrogén-karbonát-ionokkal alkotott sóké, ezért a sós vizek szalinitása magasabb a szikesekéhez képest. Ezzel szemben a Na^+ , HCO_3^- + CO_3^{2-} lúgosan hidrolizálnak, ezért a szikes vizek stabil alkalikus környezetet képeznek (Boros

és Kolpakova, 2018), és ebből levezethető a több sajátos tényező alakulása is. Ugyanis a sós és szikes összehasonlításában jelentős részben a lúgos kémhatás felel a DOC és TP felhalmozódásáért, továbbá az autotróf plankton esetlegesen nagyobb mennyisége a fellépő P-többletből ered. Szemben a C- és P-többséggel a N hasonló mennyisége azzal magyarázható, hogy a lúgos környezetben jelentős a nitrogénvesztesség szabad ammónia formájában, így a N/P arány kiegyenlítődik, vagy gyakran 1 alatti értéket vesz fel (Boros és mtsai., 2008a; 2017a; 2017b; 2021; 2023; 2025; Clarisse és mtsai., 2019).

4. táblázat. A sós és szikes kémiai típusok sajátos fizikai, kémiai és trofitási tényezői közötti szignifikáns ($p < 0,05$) különbségek (Boros és mtsai., 2008a; 2017a; 2017b; 2021; 2023; 2025)

Fizikai, kémiai és trofitási tényezők	Sós	Szikes
Algamentes lebegőanyag (TSS-Alg)		<
Szalinitás	<	
pH		<
Oldott szerves szén (DOC) és színes szerves anyagok (CDOM)		<
Összes nitrogén (TN)	=	=
Összes foszfor (TP)		<
Nitrogén-foszfor arány (N/P)	<	
a-klorofill (CHL)		<

A többszörös stressz a fajok szelekcióján keresztül csökkenti a közösség komplexitását és a biotikus interakciókat (kevesebb faj, kevésbé komplex közösség, kisebb kölcsönhatás), valamint a nagy tűrőképességű és r-stratégista fajok elszaporodásának kedvez (Herbst, 2001). A szikes vizekben ugyan a szalinitás szignifikánsan alacsonyabb a sósakhoz képest, viszont állandóan magas a pH. A többszörös kémiai stressz a magas szalinitású szikes-sós típusban jelentkezik. Emellett a kémiai stressz különösen az időszakosan kiszáradó vizekben kombinálódhat az egyéb szélsőséges tényezőkkel (9. ábra).



9. ábra. A sós és szikes vizek többszörösen szélsőséges tényezőinek sémája (a szaggatott nyílak a stressz növekedését jelzik)

Reese és mtsai. (2014) megállapították, hogy az élőlények általában jobban megbirkóznak a savas környezettel, mint a lúgos körülményekkel. Szerintük az igazi „extrém” környezet minden földi élet számára a nagyon forró, lúgos sóoldat lehet. Vizsgálataink szerint nyáron hasonló környezet alakul ki az időszakos szikes vizeinkben, ami a globális felmelegedés hatására a Kárpát-medencében is egyre inkább érvényesül, ezért monitorozásuk fontos feladat.

A „lúgos szódás ósóceán” hipotézis szerint hasonló körülmények léteztek a Föld prekambriumi óceánjaiban is, ami szerepet játszott az élet kialakulásában (Kempe és Kazmierczak, 2011b), és ezzel összefüggésben bizonyos szerzők feltételezik, hogy a kontinentális szikes vizek is megfelelő élőhelyek lehettek az ősi prokarióta szervezetek számára (Jones és mtsai., 1998; Zavarzin, 1993). A legújabb kutatások során arra jutottak, hogy a lúgos hidrotermikus viszonyok nemcsak lehetővé tették a protocellák kialakulását, hanem aktívan kedveztek is annak. Ezek a feltételek most is jelen vannak a kontinentális szikes vizekben

(Jordan és mtsai., 2019), valamint a sekély tenger alatti hidrotermikus feltörésekben, ahol forró sós-szódás oldatok alakulnak ki (Prol-Ledesma, 2003), amelyekről szintén azt feltételezik, hogy az élet potenciális bölcsői (Martin és mtsai., 2008).

A P a biomolekulák (pl. nukleotidok, adenzin-trifoszfát) kulcsfontosságú komponense, és általában mikromoláris koncentrációban fordul elő a környezetben, kivéve például a lefolyástalan szikes vizeket, amelyek felhalmozhatják az oldott foszfátot, ami nyomós ok arra, hogy ezeket a stabilan lúgos rendszereket az élet eredetének kutatása szempontjából kiemelten kezeljük (Toner és Catling, 2019; 2020).

Összességében megállapítható, hogy az eurázsiai sós és szikes vizek olyan sajátos ökoszisztémák ahol a kis vízmélység, az időszakos kiszáradás, a nagy napszakos vízhőmérséklet-ingadozás, az TSS-Alg okozta nagy fokú zavarosság, a szalinitás, a lúgos kémhatás, a DOC és CDOM koncentrációja, valamint a hipertróf viszonyok egyidejű jelenléte többszörösen szélsőséges ökológia stressztényező az élővilág számára.

A Kárpát-medencei szikes vizek sajátos tulajdonságainak áttekintése során láthattuk, hogy a fehér és fekete típus elkülönítésének megvan a fizikai és kémiai alapja. A regionális léptékű felmérésünk eredményei (Boros és mtsai., 2013; Boros és mtsai., 2017a) viszont lehetőséget adtak arra, hogy a szikes vizek optikai tulajdonságait egzakt módon határozzuk meg, és a korábbi vizuális osztályozást felváltsuk egy mérhető adatokon alapuló, új csoportosítással.

A napfény vízbe történő behatolásának mértékét a vízben oldott és szuszpendált anyagok fajtája és mennyisége határozza meg, melyek közül a szélsőséges tényezők elemzése során láthattuk, hogy a szikesekben különösen az TSS-Alg és az CDOM fontosak (ezen alapult a korábbi „fehér-fekete” besorolás is), de olykor a fitoplankton is számottevő lehet, amely a CHL-koncentrációja alapján becsülhető. Ezen tényezők részesedését a fénykioltásban (K_d) V.-Balogh és mtsai. (2009) empirikus egyenletei alapján becsültük meg az ismertetett Kárpát-medencei felmérés adatai alapján az időszakos szikes vizekre ($N = 84$) vonatkozóan. Az optikai csoportosítás a fénykioltásban (K_d) domináns fényelnyelési tényező alapján került meghatározásra (Boros és mtsai., 2017a).

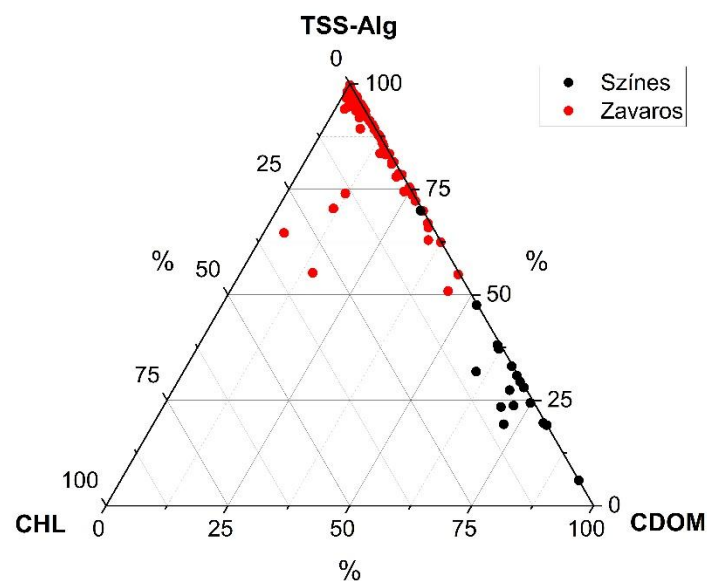
Az eredmények azt mutatták, hogy az időszakos szikes vizek 80%-ában (67 db) a TSS-Alg több mint 50%-kal járult hozzá a fényelnyeléshez (K_d): ezek a vizek zavaros vízűeknek tekinthetők, ez felel meg a korábbi fehér elnevezésnek. Ezzel szemben a CDOM csak a vizek 19%-ában (16 db) haladta meg az 50%-os hozzájárulást a K_d -hez: ezeket a vizeket a továbbiakban színes vízűeknek nevezem, és ez felel meg a korábbi barna vagy fekete vízű

elnevezésnek (10. ábra). Ugyanakkor ehhez azt is hozzá kell tenni, hogy a legtöbb zavaros vízű szikes is tartalmaz jelentős mennyiségű oldott szerves szenet (DOC), ami hozzáadódik a szuszpendált ásványi anyagok fénykioltásához. Ehhez hasonlóan viselkedik a fitoplankton is, amelyben különösen a parányi termetű pikocianobaktériumok és pikoeukarióták a legjelentősebbek a szikes vizekben (Somogyi és mtsai., 2016; 2022b). Mindemellett a CHL hozzájárulása a fényelnyeléshez soha nem haladta meg az 50%-ot (maximum = 41%) a vizsgált szikesekben.

A gyakorlati tapasztalatok azt mutatják, hogy a fényelnyelésért felelős különféle komponensek időben és térben is nagy fokú változatosságot mutatnak, tehát az 50%-os fényelnyelési részesedés alapján történő besorolás szezonálisan eltérhet, valamint a víztér egyes részei egyidejűleg is kaphatnak eltérő besorolást. Ezen túlmenően vannak olyan esetek, amikor egyik tényező sem éri el az 50%-os részesedést a fényelnyelésben, ezeket átmeneti vagy kevert optikai típusúaknak tekinthetjük. Mindezen gyakorlati tapasztalatok alapján javasolható, hogy a 45–55%-os részesedési tartomány esetén átmeneti vagy kevert optikai típusról beszéljünk (Boros és mtsai., 2013). Ennek megfelelően a szikes vizek optikai csoportjai a következők:

- Zavaros: ha a TSS-Alg $K_d > 55\%$ (korábban fehér megnevezésű)
- Színes: ha a CDOM $K_d > 55\%$ (korábban barna vagy fekete megnevezésű)
- Átmeneti (kevert): ha egyik komponens sem domináns ($K_d < 55\%$)

A többszörösen szélsőséges ökológiai tényezők általános bemutatása során már kitértem az oldott szerves C-formák jelentőségére. A lefolyástalan szikes vizek gyakorlatilag a föld legmagasabb DOC-tartalmú (max.=1 g/L) ökoszisztémái közé tartoznak, még a C-ben közismerten igen gazdag lápokat is többszörösen megelőzik (11. ábra). Hasonló egyedülállóan magas DOC-értékeket mutattak még ki a kenyai szikes tavakban (pl. Bogoria-, Elmentaita- és Nakuru-tó) (Jirsa és mtsai., 2013; Schagerl és Burian, 2016).

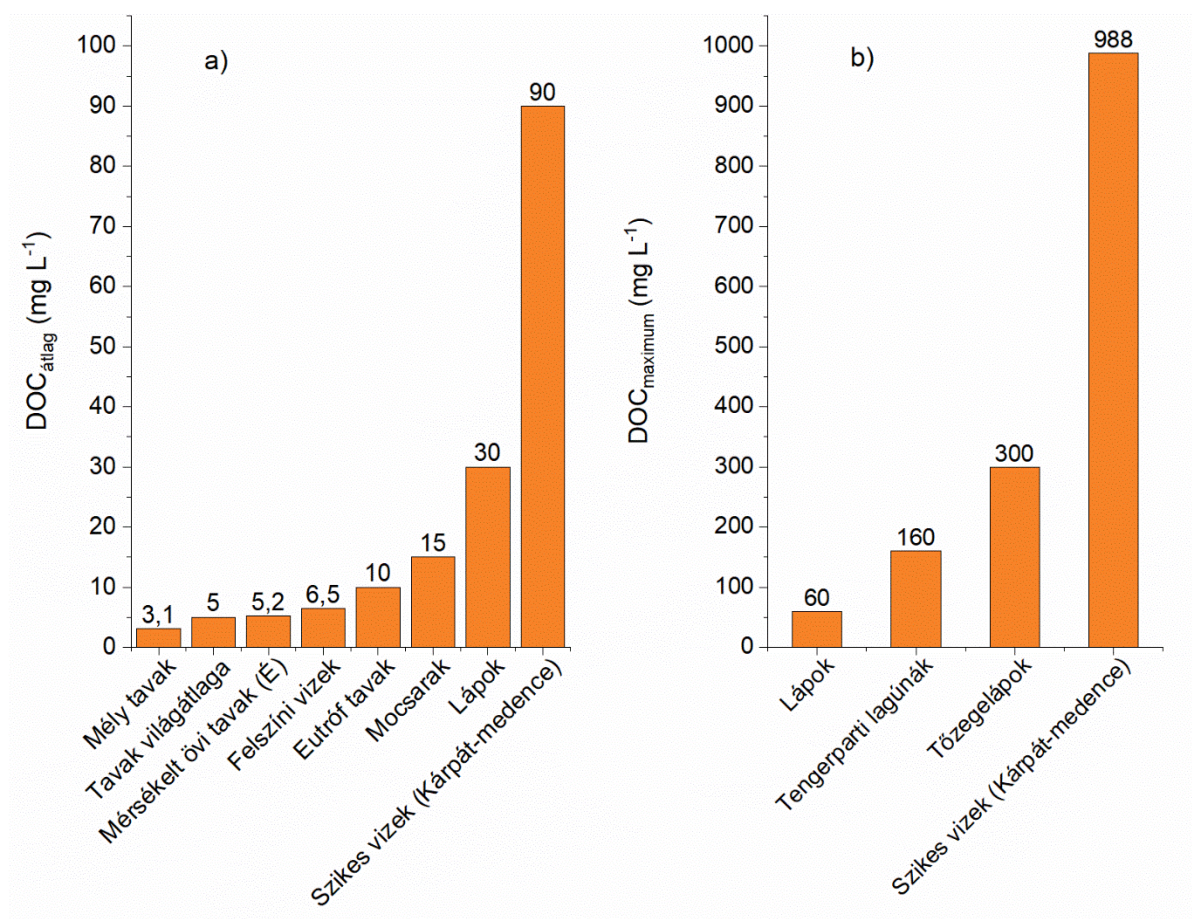


10. ábra. A lebegő ásványi kolloidok (TSS-Alg), az oldott színes huminanyagok (CDOM) és az a-klorofill (CHL) százalékos részesedése a fényelnyelésben (K_d) a Kárpát-medence időszakos szikes vizeiben (Boros és mtsai., 2017a)

3.2.2.2. Az oldott szerves anyagok extrém mennyisége és forrásai a szikes vizekben

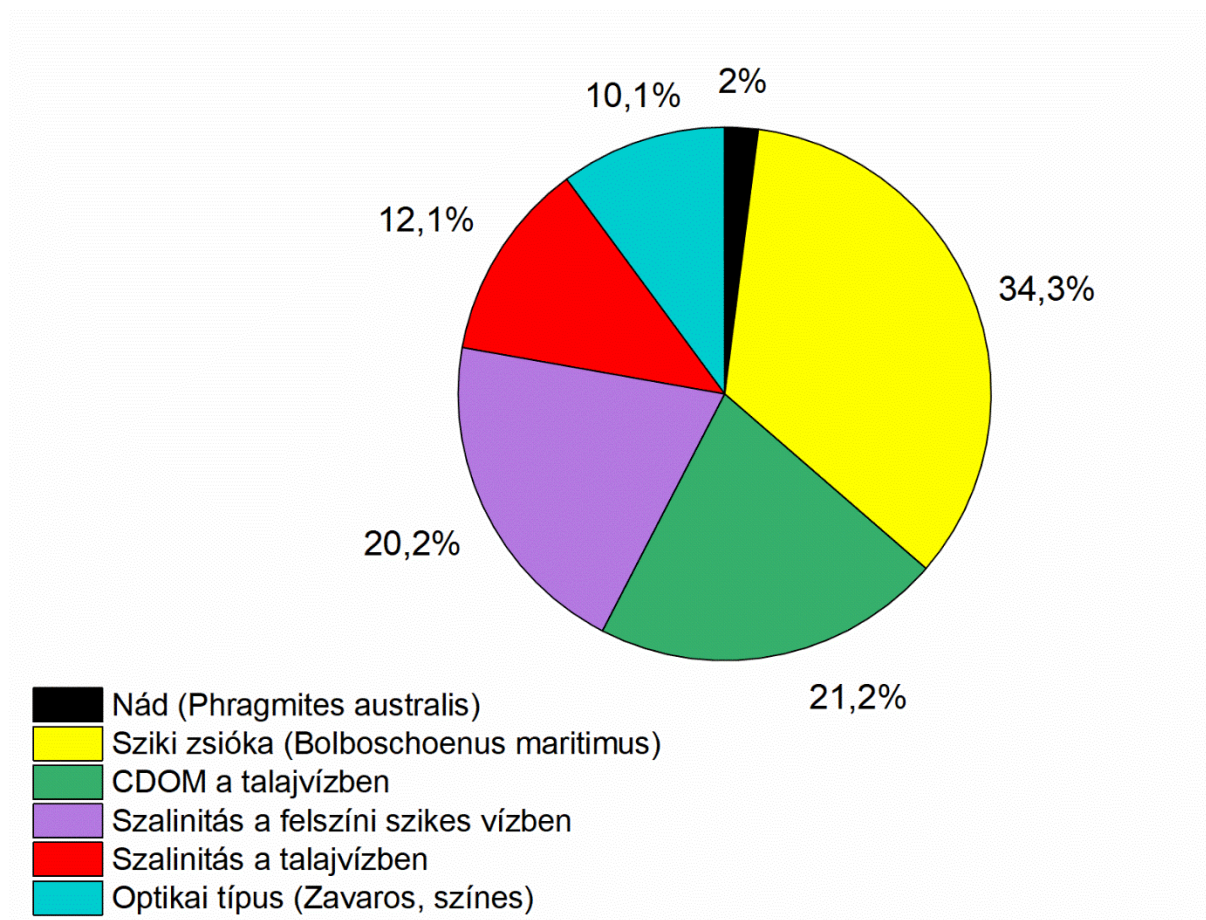
A különösen magas DOC koncentrációk (11. ábra) eredetének megértéséhez a hipotézisünk az volt, hogy a szikes felszíni víz CDOM koncentrációját a talajvíz-eredetű és a mocsárinövényzet-eredetű CDOM egyaránt meghatározza. Ezért a Kárpát-medence jellegzetes, zavaros és színes, kiskunsági szikes vizeinek összehasonlításával, többéves szezonális monitorozással és laboratóriumi kísérlettel igazoltuk, hogy a legmagasabb DOC koncentrációkat a lehetséges források alapján felállított hipotézisünknek megfelelően (Einarsdottir és mtsai., 2017; Grabs és mtsai., 2012; Wetzel, 2001) részben az allochton eredetű talajvíz és részben az autochton eredetű mocsári növényzet alakítja ki ezeken élőhelyeken.

A méréseinkkel és elemzésünkkel, valamint más vizsgálatok eredményeinek figyelembe vételével alátámasztottuk, hogy a szikesekben kialakuló extrém DOC-értékekhez az uralkodóan magas pH is jelentősen hozzájárul, mert az elősegíti a növényzet lebomlását és a keletkező szerves anyagok oldódását (Aiken és mtsai., 1985; Boros és mtsai., 2017a; 2020; Krachler és mtsai., 2009).



11. ábra. Az oldott szerves szén (DOC) koncentrációjának globális átlaga és maximuma különböző felszíni vizekben (Boros és mtsai., 2020)

Egyrészt 14 jellegzetes időszakos szikes vízben in situ vizsgáltuk a két fő állományalkotó mocsári növényfaj kiterjedését, ezzel egyidejűleg a felszíni víz és talajvíz CDOM-koncentrációját. Az összehasonlítás azt mutatta, hogy a szikes felszíni víz CDOM-koncentrációjának varianciáját (ANOVA teszt) legnagyobb mértékben a sziki zsióka (*Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla) állományának borítása (23%), a talajvíz CDOM-koncentrációja (21%) és a víztér szalinitása (20%) határozta meg. Emellett a talajvíz szalinitása 12%-kal, az optikai típus 10%-kal, míg a nád (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) borítás csak csekély mértékben (2%) járult hozzá a víztér CDOM-koncentrációjának varianciájához (12. ábra).

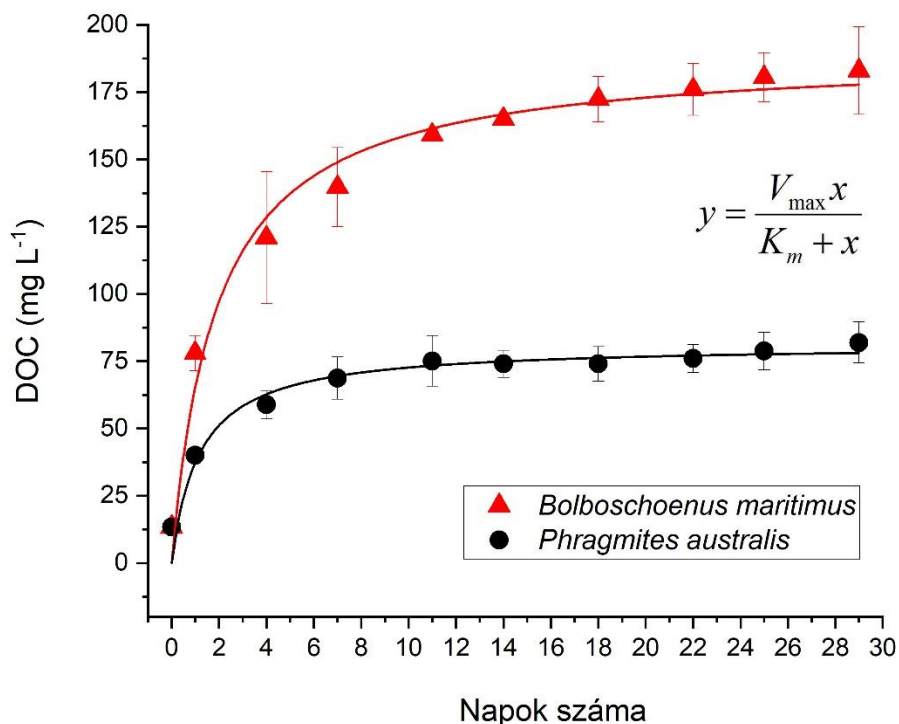


12. ábra. Az oldott színes huminanyagok (CDOM) koncentrációjának ANOVA teszt szerinti varianciáját befolyásoló tényezők a szikes vizekben (Boros és mtsai., 2020)

A fluoreszcens gerjesztési emissziós mátrix spektroszkópia (EEMS) segítségével azt is megállapítottuk, hogy az oldott szerves anyagként a zavaros szikes vízben (Szabadszállás, Zabszék) inkább a fiatalabb (magas FRESH index), autochton eredetű mocsári növényzet lebomlási termékei voltak jellemzőek, míg az erősen színes vízben (Dunatetőtlen, Sós-ér) például a talajvíz által szállított magasabb humifikációs indexszel jellemezhető, öregebb anyagok domináltak (Fellman és mtsai., 2010).

Kimutattuk, hogy az optikai osztályozással összhangban a legmagasabb CDOM és DOC koncentrációk a színes (barna-fekete) víztestekben fordultak elő, ahol elsősorban a sziki zsióka kiterjedt (95%) állományai jellemzőek. Ilyen jellegzetes színes (fekete vizű) időszakos szikes víztest például Dunatetőtlen határában a Sós-ér, ahol a DOC természetes vizekből közölt eddigi globális maximumértéke (~ 1 g/L) is előfordult (Boros és mtsai., 2020).

Az in situ terepi összehasonlítás eredményeivel összhangban a laboratóriumi lebontási kísérletünk kimutatta, hogy mind a sziki zsióka, mind a nád képes jelentős mennyiségű szerves anyagot kibocsátani a vizekbe, de a zsióka (a kiszáradó hajtások sötétbarna színűek, a rizómák feketék) C-kibocsátása a vízben kétszer olyan magas DOC és 3,5-szer magasabb CDOM koncentrációhoz vezet, mint a nád esetében (13. ábra).



13. ábra. A nád (*Phragmites australis*) és sziki zsióka (*Bolboschoenus maritimus*) oldott szerves szénkibocsátása (DOC) vizes közegben végzett lebontási kísérletben (Boros és mtsai., 2020)

A nádra általunk kapott dekompozíciós DOC telítési érték (82 mg/L) nagyon közel van a korábban a hasonló kísérletek során kapott eredményhez (75 mg/L) (V.-Balogh és mtsai., 2006), amely érték viszont a sziki zsiókán kívüli egyéb sótűrő növényfajok (*Suaeda salsa* (L.) Pall.) DOC-kibocsátásánál alacsonyabb (Qi és mtsai., 2017). Ezért növényi eredetű szerves anyag becslésénél figyelembe kell venni a mocsári növényzet fajösszetételét is. A CDOM/DOC arány a dekompozíciós kísérletek végén mindkét növény esetében többszöröse (7–14-szerese) volt a szikes vizek szabad vízfelszínén mért értékeknek, amit laboratóriumi körülményekkel

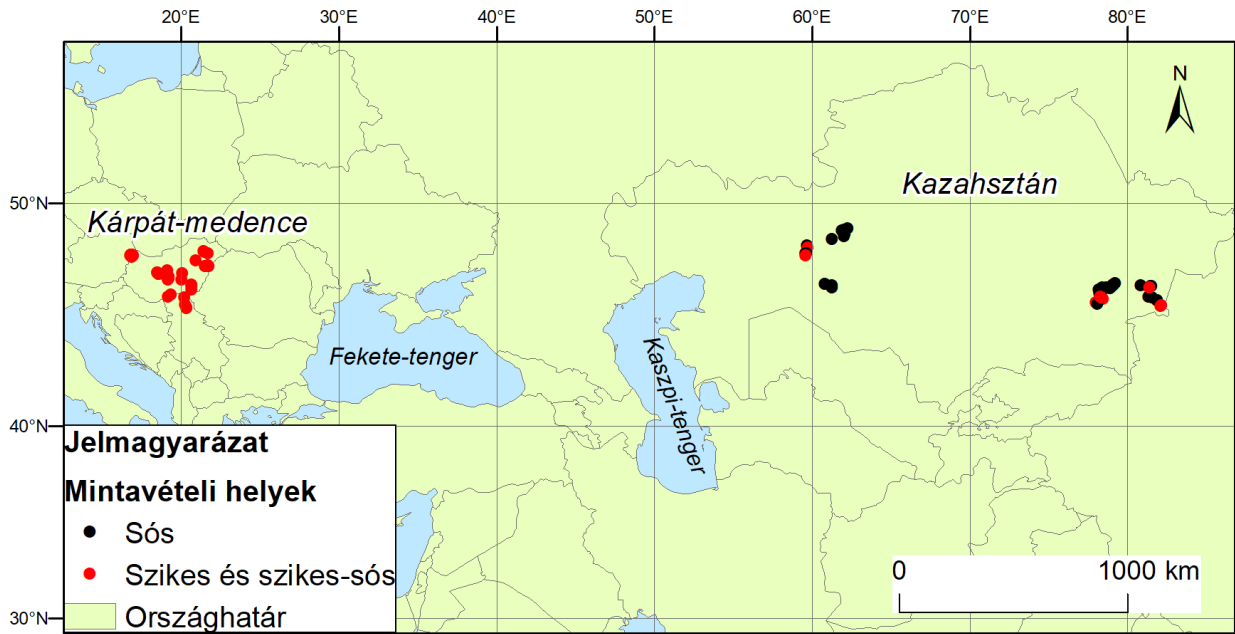
szemben a CDOM fotodegradációjával lehet magyarázni (Koehler és mtsai., 2014). A CDOM és DOC koncentráció más oldott anyagokhoz hasonlóan szezonálisan és az egyes évek között is nagy fokú változékonyságot mutat, ami a lefolyástalan, időszakos vízborítású szikesek esetében a klímaváltozási trendekkel (hőmérséklet-emelkedés és szélsőséges csapadékviszonyok) is összefügg. A rendkívül magas szervesanyag-koncentráció gyakoribbá válhat a jövőben, ezért is fontos tisztázni a szikes vizeknek a globális C-forgalomban betöltött szerepét.

3.2.2.3. A sós és szikes élőhelyek karakter- és indikátor-növényfajai

A sós és szikes élőhelyek sajátos karakternövényfajainak megismerése érdekében készített tanulmányunk hipotézisei a következők voltak: 1) A sós és szikes kémiai környezetet lehet tipizálni bizonyos karakter- és/vagy indikátor-növényfajok alapján; 2) A vizek kémiai típusa, ami jellemző a fajok élőhelyeire, jelentősen befolyásolja a fajtelítettségi indexet.

A Kárpát-medencei regionális felmérésünk (Boros és mtsai., 2013) során gyűjtött növényfajlisták képezték az európai adatsort Ausztria, Magyarország és Szerbia területéről, míg egy kutatási projekt keretében Észak- és Kelet-Kazahsztánban gyűjtött fajlisták az ázsiai (14. ábra). A mintavételi helyeken a víz ionösszetétele alapján megkülönböztettük a sós és szikes élőhelyeket a vizsgált víztestek körül a bemutatott sós, sós-szikes és szikes kémiai típusok szerint, de a lúgos kémhatás tekintetében hasonló átmeneti sós-szikes és szikes típusokat a fajok értékelése szempontjából összevontuk egy általános szikes csoportba. A ténylegesen előforduló halofiton növényfajok száma, és az adott régióra jellemző halofiton fajok számának hányadosa szerinti fajtelítettségi indexek segítségével is összehasonlítottuk az élőhelyeket.

A sótartalommal és lúgossággal szembeni tűrőképesség alapján két csoportot próbáltunk elkülöníteni az adataink alapján, ahol a „sós csoportba” a sótűrő (halotoleráns) és sókedvelő (halofiton), míg a „szikes csoportba” az obligát lúgosságtűrő (alkalotoleráns) és az lúgosságkedvelő (alkalofil) fajokat soroltuk. Ennek megfelelően összesen 26 edényes halofiton karakternövényfajt azonosítottunk a vizsgált területeken (N = 102), melyek mindkét kémiai típusú élőhelyen előfordultak. A karakternövényfajok száma a szikes termőhelyen nagyobb volt, mint a sós élőhelyen, de a fajok többsége a sós és szikes élőhelyen egyaránt előfordult. A szikes területen a nagyobb fajszám adódhat a kisebb szalinitásból, mivel a növekvő szalinitás erősen csökkenti a diverzitást (Pavol és mtsai., 2013).

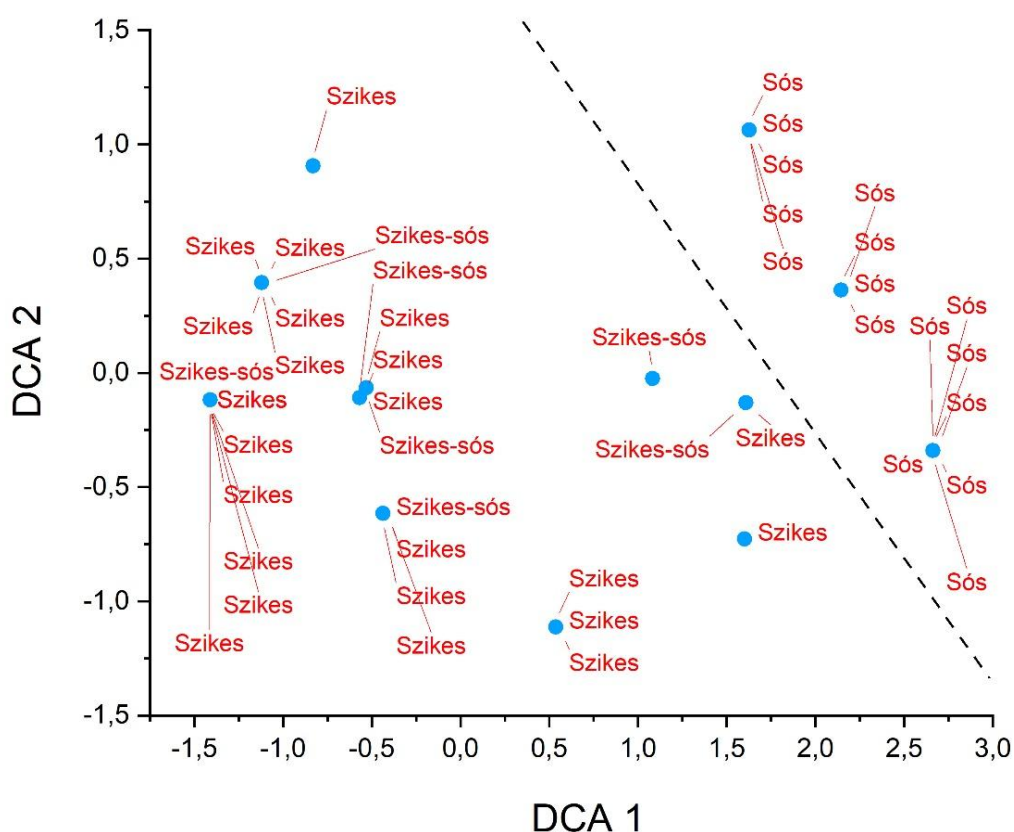


14. ábra. A karakternővényfajok mintavételi helyei Euráziában (Inelova és mtsai., 2024)

A kémiai típus szerint osztályozva az élőhelyeket nagy térléptékben mindössze három olyan indikátorfajt tudtunk elkülöníteni a karakterfajokon túlmenően, melyek csak a szikes élőhelyeken fordultak elő: sziki őszirózsa (*Aster tripolium* L.), sziki mézpázsit (*Puccinellia limosa* (Schur) Holmb.) és magyar sóballa (*Suaeda pannonica* (Beck) Graebn.). Megjegyzendő, hogy ezen fajok közül a *Suaeda pannonica* endemikus faj csak a Kárpát-medencében fordul elő, ahol a szikes élőhelyek dominálnak, így ez a faj a kazak szikeseken nincs jelen. Továbbá három olyan sós indikátorfajt is elkülönítettünk, amelyek csak a sós kémiai típusú élőhelyeken fordultak elő: tengeri szittyó (*Juncus maritimus* Lam.), heverő sóballa (*Salicornia prostrata* Pall.) és *Suaeda salsa*, tehát a többi halofiton a sós és szikes élőhelyek közös karakterfajainak tekinthető. Az indikátorfajok kis száma ellenére viszont a karakterfajok számával összhangban a halofita növényközösségek a diszkriminanciaanalízisben (DCA) jól elkülönülnek a fajtelítettségi index alapján a sós és szikes élőhelyek között (idevéve a szikes-sós típust is) belül (15. ábra).

Mivel a magas sótartalom gyakran erősen lúgos kémhatással párosul, ez elősegíti a sótartalom- és lúgosságtolerancia együttes kialakulását (Flowers és mtsai., 2010; Päscht és mtsai., 2024), ami viszont megnehezíti az indikációs képességek szétválasztását. A vizekkel

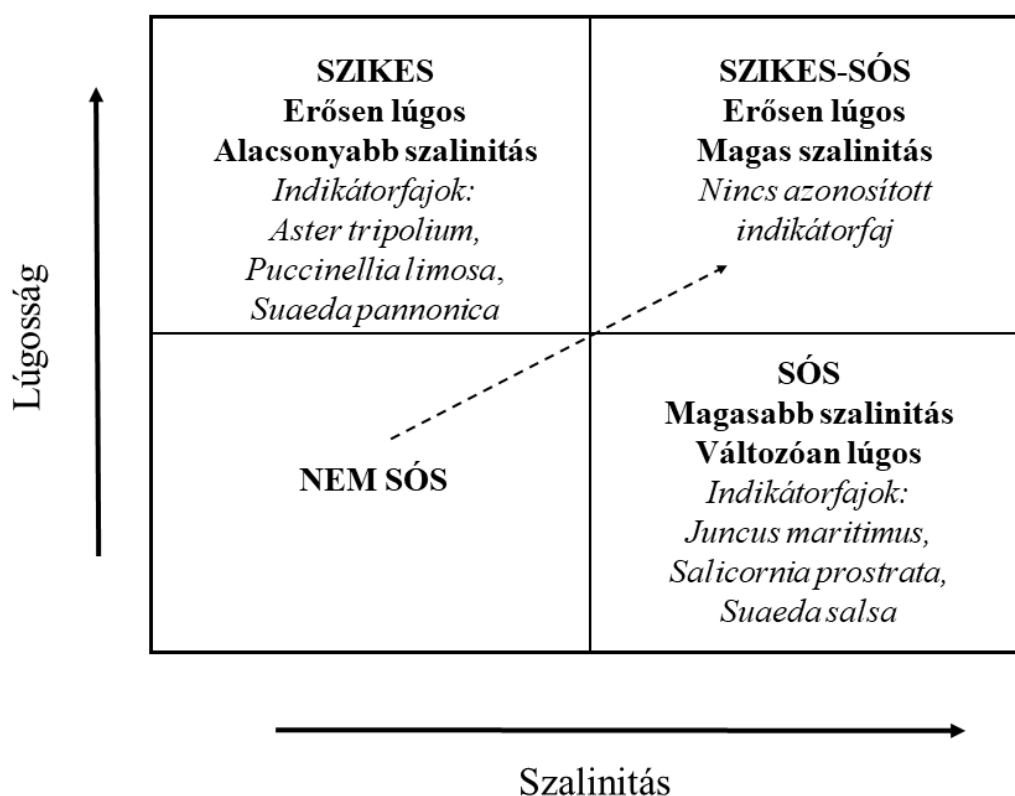
szemben a talajok gyakran tartalmaznak jelentős mennyiségben meszet (CaCO_3), így a sós talajok is lehetnek tartósan lúgosak (Richards, 1954). Ezzel magyarázzuk azt, hogy nagy térléptékű minta alapján is csak kevés sós és sziki indikátormakrofitot (3-3) sikerült azonosítanunk.



15. ábra. A halofita növényközösségek kémiai típusok szerinti diszkriminanciaanalízise (DCA) a mintavételi helyek fajtelítettségi indexe alapján (Inelova és mtsai., 2024)

A szalinitás és a lúgosság karakter- és indikátorfajokra gyakorolt kémia stresszhatásának koncepcionális sémáját a 16. ábrán mutatom be. Ennek megfelelően az azonosított karakter- és indikátorfajok elősegítik a sós és szikes élőhelyek egyértelműbb in situ terepi elkülönítését és hatékonyabb biomonitorozását. Édesvizekben nem jellemző a magas szalinitás vagy a lúgosság mint stressztényező, itt a nátriumsókkal szemben érzékeny növényfajok élnek. A szikesekben kimutatott indikátor-növényfajok elsősorban a magas lúgossághoz és az alacsonyabb

szalinitáshoz alkalmazkodtak, míg a sós élőhelyeken találhatók a magasabb szalinitást és az enyhébben lúgos kémhatást viselik el jobban. Azokon a ritkábban előforduló élőhelyeken, ahol mind a magas szalinitás, mind az erős lúgosság jellemző, nem tudunk indikátorfajt azonosítani. Itt átmenetileg bármelyik halo- és alkalotoleráns, illetve halo- és alkalofil karakterfaj előfordulhat kisebb számban, de valójában ez a környezet már egyik faj számára sem optimális (16. ábra).



16. ábra. A szalinitás és a lúgos kémhatás karakter- és indikátor-növényfajokra gyakorolt stresszhatásának koncepcionális sémája (Inelova és mtsai., 2024)

Emellett különböző független környezeti változók fajtelítettségi indexre gyakorolt hatását is vizsgáltuk lineáris kevert modell (LMM) segítségével. Megállapítottuk, hogy a növények fajtelítettségi indexe szignifikáns pozitív kapcsolatban áll a legmelegebb negyedév átlaghőmérsékletével, a termőtalaj homoktartalmával és az agyagfrakció arányával, valamint szignifikáns negatív kapcsolatban a földhőáramlással. Ez utóbbi a talajhőmérséklet megemelésén keresztül fokozhatja a kémiai stresszhatást, mint ahogy a magasabb hőmérséklet stressz-szerepére a vizek szélsőséges ökológiai tényezőinek kifejtése során már kitértem.

3.3. A fito- és zooplankton sajátosságai

3.3.1. Áttekintés

A P mint a trofitás egyik fontos mérőszáma – szemben más vizekkel – nem limitáló tényező a szikes vizekben, ahol a mért értékek gyakran erősen hipertróf P-kínálatot jeleznek. Például Wetzel (2001) szerint a nem szennyezett természetes édesvizek TP-tartalma tág határok között változik: < 1 – 200 mg/L koncentráció között. Az előző fejezetben már bemutattam, hogy a szikeseinken óriási P-túlkínálat van (Boros és mtsai., 2017a), de a sós vizek is gyakran hipertróf állapotúak (Boros és mtsai., 2017b), mint ahogy ez a sós vizekre általánosan jellemző (Hammer, 1986).

A vízi szervezetek sótűrésére vonatkozóan gyakran idézett csoportosítás Williams (1998) nyomán: a halotoleránsak, melyek 20 g/L-ig elviselik a sókoncentrációt; a halofil szervezetek 10–60 g/L közötti szalinitást kedvelnek; a halobionták pedig 50 g/L szalinitást meghaladó közegben élnek. A sótartalom növekedésével az eukarióta szervezetek fajdiverzitása meredeken csökken, és előtérbe kerülnek a prokarióták, valamint az oxigénhiány növekedésével az anoxigenikus fotoszintézis és a kemoszintézis, amelyek szintén nagy biológiai produktivitást tesznek lehetővé (Shadrin, 2018; Shadrin és Anufriieva, 2020). Például az anoxigenikus fototróf baktériumok tömegesek a sós és szikes oldott szerves anyagban gazdag (polihumin) vizekben, így például a Fertő nádasának belső nyílt vizeiben (Somogyi és mtsai., 2022a; Szabó-Tugyi és mtsai. 2019).

A kontinentális sós vizek fito- és zooplanktonja viszonylag jól ismert, erről például Hammer (1986) ad átfogó áttekintést. A trofitás és a planktonikus elsődleges termelés közötti összefüggéseket elsősorban sós vizekben világszerte kutatták, míg a szikes vizekből korlátozott ismeretekkel rendelkezünk. A sós vizek fitoplanktonja nagyon produktív lehet, melyre sok példát találunk (Warren, 2006). A különböző algák gyakran kétféle termelési csúcsot mutatnak bizonyos sótűrő és -kedvelő fajok kompetencia hiányában történő tömeges elszaporodása következtében. Az első csúcs 80–120 g/L körüli szalinitásnál jelentkezik zöld színű algák és cianobaktériumok tömegprodukciója következtében, míg a második csúcs 250–300 g/L körüli sótartalomnál jellemző barna vagy vörös színű, szinte kizárólag karotinoidokat felhalmozó *Dunaliella* zöldalgafajoknak köszönhető vízvirágzással (Pedrós-Alió, 2004; Shadrin és Anufriieva, 2020). A többszörösen szélsőséges környezet hatása fokozódik a víztérfogat

csökkenésével, amire jó példák a szikes talajvízfeltörések kisvízeiben és a nedves felszíneken kialakuló alga-tömegprodukció, amely látványos és jól ismert jelenség volt a Dél-Alföldi szikeseken (Kiss, 1963; 1968; 1969a; 1969b; 1971; 1972; 1979). A fitoplanktonra ható szélsőséges környezet közösségformáló hatását Padisák és Naselli-Flores (2021) foglalta össze a szalinitás, lúgosság-savasság, a magas DOC és a csökkent víz alatti fényviszonyok vonatkozásában, melyek összessége a szikesekben egyidejűleg jelen van. Egyúttal felhívja a figyelmet a szerves eredetű nagy fokú zavarosság jelentőségére, amely a szikesekre szintén kifejezetten jellemző.

A trópusi éghajlati övben található afrikai szikes vizek a világ legproduktívabb kontinentális vízi rendszerei között vannak nyilvántartva a magas vízhőmérséklet és a bőséges tápanyag-ellátottság, továbbá a gazdag szerves C-forrás miatt (Grant, 2006; Melack, 1981; Melack és Kilham, 1974; Oduor és Schagerl 2007; Talling és mtsai., 1973; Whittaker és Likens 1973). Ismeretes, hogy az oldott tápanyagok koncentrációjának növekedése a planktonikus eutrofizációnak kedvez, míg a szalinitás növekedése a tápanyagok hozzáférhetősége szempontjából inkább a bentikus eutrofizációt segíti elő, és ezzel egyidejűleg a vízoszlopban gyakran a nettó heterotrófia válik uralkodóvá (Bergier és mtsai., 2014; Segal és mtsai., 2006; Shadrin, 2018; Timms, 2005).

A Kárpát-medence szikes vizeiben élő planktonikus közösségek összetétele ma már viszonylag jól ismert (Boros, 1999): mikrobiális szervezeteiről (vírusok, gombák, prokarióták, algák, egysejtűek) Felföldi (2020) ad részletes áttekintést. Ezek közül külön említést érdemel a hazai szikesekből leírt új alganemzetség (*Cloroparva*), amely a zavaros szikesekre jellemző (Somogyi mtsai., 2011).

Az állandó vízű szemisztatikus Fertő a jelentősége okán a legrégebben tanulmányozott szikes víztér hazánkban, algavegetációjának jellegzetességeit Stenger-Kovács és Padisák (2012) foglalták össze. Megállapítják, hogy a tó optikailag még sekélyebb, mint az átlagos vízmélység (~ 1 m közepes vízállásnál), mert a zavaros nyílt víz átlátszósága 15–25 cm között változik, ami fénylimitációt okoz, és az árnyéktűrő meroplanktonikus kovaalgák a vízoszlop felkeveredése miatt jelennek meg a planktonban (Padisák és Dokulil, 1994). A nyílt víztér kedvezőbb élettér a pikoplankton számára, és a színes vízű belső tavak algaközössége ettől jelentősen eltérő, valamint a nádas bevonatában élő algák biomasszája is jelentős. Emellett az időszakos vizek aljzatán és bevonatában élő kovaalgák jó indikátorai ezeknek a különleges élőhelyeknek (Stenger-Kovács és mtsai., 2014; 2016).

Ezzel összhangban megállapítottuk, hogy az időszakos vízborítású szikesekkel megegyezően a Fertő TSS-Alg-tól zavaros vizében szintén jellemző az autotróf pikoplankton, míg a belső tavakban és nádasokban az anoxigenikus fototróf baktériumok bakterioplankton-biomasszája a jelentősebb (Somogyi és mtsai., 2022a; Szabó-Tugyi és mtsai. 2019). Továbbá számos vizsgálattal alátámasztottuk, hogy a Kárpát-medence zavaros vizű szikeseinek és az erdélyi sóbányák hipersós vizének jellegzetes termelő szervezetei a pikoalgák, melyek közül a pikoeukarióta algák mindkét víztípusban megtalálhatóak, míg a pikocianobaktériumok csak a zavaros vizű szikesekre jellemzőek (Somogyi és mtsai., 2016; 2022b).

Néhány centiméteres alacsony vízállás esetén az igen zavaros, időszakos szikes vizek is átlátszóvá válhatnak, és akkor átmenetileg bentikus algavirágzás is bekövetkezhet, például a relatív nitrogénhiány miatt N-kötő cianobaktériumok (pl. *Nodularia willei* Gardn.) tömegprodukciónak (Vörös és Boros, 2010).

A világ legproduktívabb vizei közé sorolt kenyai szikes tavak (pl. Bogoria-, Elmentaita- és Nakuru-tó) vizében is a cianobaktériumok dominálnak, ahol ugyan az átlátszóság a Fertő vizével megegyező, de ott inkább a magas CHL koncentráció okozza a zavarosságot (Oduor és Schagerl, 2007), amellet hogy a maximális CHL-értékek időnként a hazai szikesekben is eléri a trópusokon nem ritka, igen magas ($> 1 \text{ mg/L}$) csúcserőket (Boros és mtsai., 2017a). A zavaros vizű szikesekben élő heterotróf bakterioplankton (Actinobacteria, Bacteroidetes, Proteobacteria) is igen gazdag, a cianobaktériumokkal megegyező abundanciában eléri a 10^9 sejt/L egyedsűrűséget, és szaporodásukat elsősorban a hőmérséklet szabályozza (Felföldi, 2020; Kirschner és mtsai., 2002; Eiler és mtsai., 2003). Az alloszapróbia ökológiai jelentőségét tekintve adódik a további kérdés: vajon ez a jelenség általános sajátosság a sós és szikes vizekben? A nettó heterotrófia világszerte ismert jelenség az állóvizekben, így az időszakos és állandó szikes vizekben is leírták a jelenséget (Reitner és mtsai., 1999; Vörös és mtsai., 2008).

Az eutróf vizekben a zooplankton és a fitoplankton nemlineáris módon kapcsolódik egymáshoz. Heathcote és mtsai. (2016) 173 eutróf tó példáján azt találták, hogy a zooplankton-fitoplankton biomassa aránya a trofitással csökken, azáltal hogy a növekvő algabiomasszával az egyre nagyobb testű – a zooplankton számára nem felvehető – algafajok fordulnak elő, különösen a cianobaktériumok. Emellet a zooplankton (Rotifera, Crustacea) tömeges elszaporodásának az időszakos szikes vizekben a top-down (TOP) kontrollt gyakorló halak hiánya is kedvez (Brucet mtsai., 2005; Gutierrez és mtsai., 2018; Horváth és mtsai., 2014). Sok vízi gerinctelen élőlény jól alkalmazkodott az időszakos kiszáradáshoz, számos specialista faj

van, amely igen jelentős biomasszát képezhet ezekben a vizes élőhelyekben (Williams, 2006). Emellett a fajgazdagság hasonló – vagy olykor kisebb –, mint az állandó vízborítású vizek esetében, míg a szalinitás sokkal erősebb szelekciós tényező a szezonális hatáshoz képest (Brucet mtsai., 2005; Guan mtsai., 2024). Ezért lényeges kérdés, hogy az időszakos kiszáradás és a halak hiánya hogyan befolyásolja a zooplankton mennyiségét, amely ugyan ismert jelenség sós vizekben is (Brucet mtsai., 2005; Gutierrez és mtsai., 2018; Hammer, 1986; Karagianni és mtsai., 2018;), de e tekintetben eddig nem történt meg a sós és szikes vizek összehasonlítása (Kingsford és mtsai., 2020a; 2020b). Emellett meg kell említeni, hogy a sós és szikes vizek kémiai viszonyai nem kedveznek a kételtűek és hüllők életfeltételeinek, mint ahogy a puhatestűeknek sem, ezért ezek az élőlénycsoportok a 20 g/L szalinitás fölötti vizekben általában nem is fordulnak elő (Hammer, 1986; Williams, 1998). Hazánkban az enyhén szikes mocsarakban a kételtűek (Amphibia) közül például a vöröshasú unka (*Bombina orientalis* Linnaeus, 1761) fordulhat elő jelentősebb számban. A szikes vizeinkben a sótartalom növekedésével nem csak a kételtűek fogyatkoznak meg, hanem a recens puhatestű-fauna is beszűkül (Boros, 1999).

A kerekeshéreg (Rotifera) és kiskrák (Crustacea)-plankton összetétele és mennyiségi viszonyai jól ismertek hazánkban és a pannon ökorégióban az időszakos szikes vizekben (Boros, 1999; Forró, 1993; 2003; Horváth és mtsai., 2013a; 2014; Horváth és Boros, 2010; Megyeri, 1999; Tóth és mtsai., 2014), valamint az állandó vizekben egyaránt (Forró, 2012; Gulyás, 1980). Közép-Ázsiából is rendelkezünk ilyen adatokkal, de a sok és nagy kiterjedésű állóvíz vizsgálatának lefedettsége messze alulmarad a hazaiakhoz képest (Aubakirova és mtsai., 2016; Zsuga és mtsai., 2021; Yermolaeva, 2013).

A zooplankton tekintetében is jól ismert jelenség, hogy a fajok száma, a biodiverzitás és ezzel együtt a komplexitás jelentősen csökken a sótartalom növekedésével, különösen a 30–35 g/L szalinitási küszöbérték felett (Afonina and Tashlykova, 2023; Hammer, 1986; Saccò és mtsai., 2021), ami a szikeseinkben is dokumentált (Horváth és mtsai., 2014). Ugyanakkor a diverzitással ellentétben egy bizonyos mértékű szalinitás fölött kompetíció hiányában a sótűrő fajok tömeges szaporodása miatt a zooplankton-biomassza egy kritikus küszöbértékig nőhet (Afonina és Tashlykova, 2023), ám ezzel a jelenséggel lényegesen kevesebb tanulmány foglalkozik. Például Afonina és Tashlykova, (2024) szerint a zooplankton-biomassza 30 g/L szalinitásig növekedett a transzbajkái sós és szikes tavakban, míg a fitoplankton-biomassza még a hipersós tartományban is tovább növekedett azáltal, hogy a fonális és koloniális algák szaporodtak el.

A Carpenter és munkatársai (1985) által bevezetett trofikus kaszkádmódel az jósolja, hogy a vízi táplálékhálózat legfelső szintjén a biomassza változásai a kaszkádfolyamatokon keresztül lefelé még a legalacsonyabb szintre is hatnak. Míg a felülről lefelé irányuló (TOP) hatások gyorsan átkerülnek az alacsonyabb trofikus szintekre, az alulról felfelé irányuló folyamatok csak lassan jutnak el a táplálékháló magasabb szintjeire (Sommer, 2008). A tavakban a felülről lefelé és alulról felfelé irányuló hatások közötti kölcsönhatások a víztest trofikus állapotától függenek. Az eutróf tavakban például erős a felülről lefelé irányuló hatás a ragadozó és a planktonevő halak körében, amely a planktonfogyasztó halak és a zooplanktonok esetében csökken, a zooplankton és fitoplankton esetében pedig alacsony lesz (McQueen és mtsai., 1986).

A trofikus kaszkádmódel két- vagy háromszintű rendszereket azonosítanak: a kétszintű rendszerekből hiányoznak a halak, így itt a zooplankton fitoplanktonra gyakorolt hatása („legelés”) erősebb lehet, mint a háromszintű rendszerekben, ahol a zooplankton a planktonevő halak szabályozzák (Carpenter és mtsai., 1985; McQueen és mtsai., 1986; Mazumder, 1990; 1994; Sarnelle, 1992; Shapiro és Wright, 1984). Például a Tibeti-fennsík kétláncú sós tavaiban a zooplankton/fitoplankton arány szignifikánsan magasabb volt, mint a háromláncú rendszerekben (Lin és mtsai., 2017).

3.3.2. Eredmények és megvitatásuk

3.3.2.1. Az időszakos szikes vizek extrém foszforkínálata és a guanotrofizáció

A P és guanotrofizáció közötti összefüggések kutatásának célja az volt, hogy meghatározzuk az ok-okozati összefüggéseket az időszakos szikes vizek jellemző fizikai-kémiai tulajdonságai (vízmélység, sótartalom, pH) és a vízimadarak fajlagos (felületi és térfogati) P-terhelése között az in situ terepi becslés módszere és ex situ laboratóriumi kísérlet alapján (Boros és mtsai., 2021). A hipotézisünk az volt, hogy a szikes vizekben található rendkívül magas P-koncentrációk a vízimadarak importja és a sajátos fizikai-kémiai tulajdonságok a kölcsönhatásából adódnak. További célunk volt az is, hogy megbecsüljük a talajvíz és a csapadék hozzájárulását az éves átlagos TP koncentrációhoz. Itt azt feltételeztük, hogy

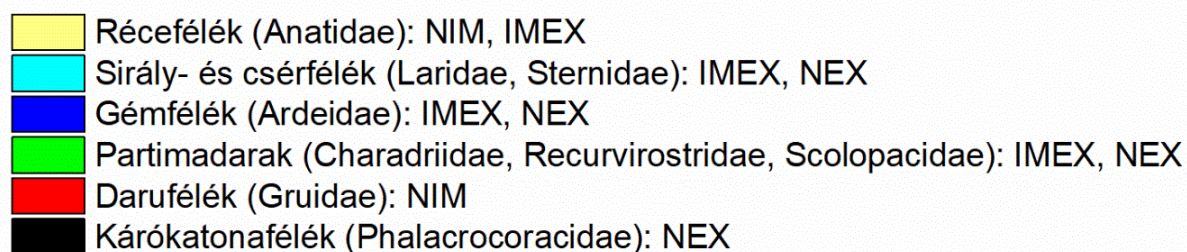
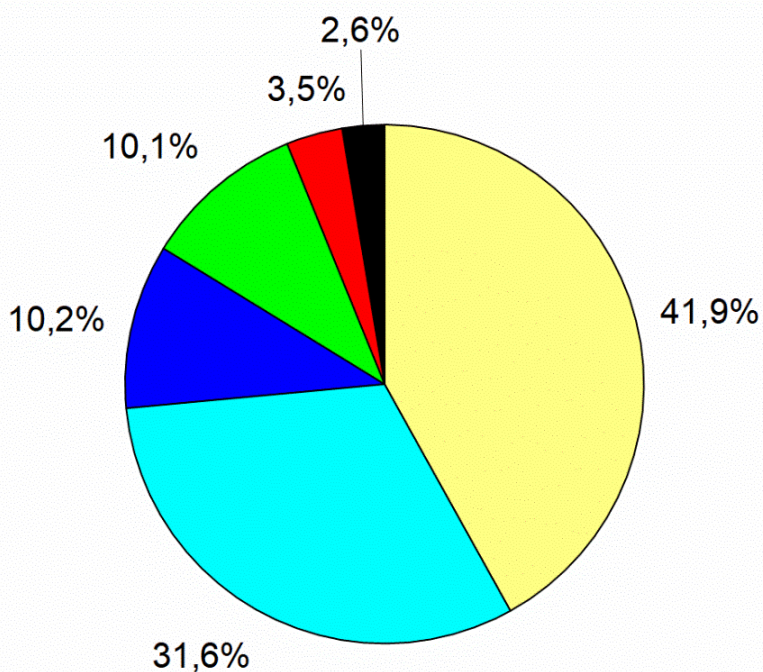
vízimadarakhoz képest ezek együttesen nem domináns (< 50%) mértékben járulnak hozzá a TP-kínálathoz a szikeseken.

A terepi vizsgálatainkat a Kiskunsági nemzeti park három legjelentősebb időszakos szikes vizén végeztük (Dunatetőtlen: Böddi-szék; Fülöpszállás: Kelemen-szék; Szabadszállás: Zabszék), melyek a vízimadarak nemzetközi jelentőségű vonuló- és gyülekezőhelyei (ún. ramsari területek). Az előzetesen már alkalmazott kvantitatív tápanyagterhelés-bebecslési módszer szerint (Boros, 2021b) a vízimadarak becsült magas fajlagos külső P-terhelése (átlag: 185 mgP/m²/év, 3,32 mgP/L/év) megmagyarázza a vizsgált vizek évi átlagos TP koncentrációjának (5,17 mg/L) nagy részét (64%). A fajlagos vízimadár-eredetű P-terhelés (mgP/év/m²) nagyobb része külső forrásokból származik, melyet a VAG szerinti meghatározásban elsősorban a nagy testű, döntően növényevő (herbivor) nettó importőr lúdalakúak (Anseriformes) és darufélék (Gruidae), valamint a közepes testű, döntően mindenevő (omnivor) importőr-exportőr lúd- és lilealakúak (Charadriiformes) okozzák. Ezekhez képest a kisebb testű, döntően gerinctelenevő (inertivor) nettó exportőr (főként bizonyos lilealakú partimadarak: Charadrii) gild hozzájárulása volt a legkevesebb (10%) a fajlagos vízimadár-eredetű P-terheléshez (17. ábra).

Emellett megerősítettük azt a hipotézist is, hogy a szintén allochton eredetű talajvíz (3%) és a csapadék (5%) együttesen (8%) lényegesen kisebb mértékben járult hozzá a hipertróf TP koncentrációhoz, mint a vízimadarak. A becsült éves fajlagos vízimadár-P-terhelés nemzetközi viszonylatban is kimagasló érték, melynek következtében a tóvíz éves TP-átlaga (5,17 mg/L) egy nagyságrenddel meghaladta az OECD (1982) szerinti hipertróf határértéket, ami egyértelműen guantrofizációnak nevezhető.

A madarak mellett a P-formák szignifikáns korrelációt mutattak a szalinitással és a pH-val, melyek a koncentrációk térfogatfüggősége miatt fordított arányban vannak a vízmélységgel. Az ORP mennyisége – amely kb. a felét (49%) képezte a TP-nek (medián: 1,54–3,17 mg/L), ami elméletileg a lúgos pH-val is magyarázható. A kérdés tisztázása érdekében laborkísérletet is végeztünk, melyben az egyik leggyakoribb nettó importőr madárfajnak a nyári lúdnak (*Anser anser* Linnaeus, 1758) az ürülékét használtuk fel. A kísérletekben alkalmazott szalinitási értékek és az ürülékből kioldódó P koncentrációk (TP, TDP, PO₄-P) a különféle kezelési egységekben nagyon közel álltak a szikes vizekben in situ mért értékeknek, másrészt az ürülékből történő P-kibocsátás szignifikánsan reagált a NaHCO₃-tal történt kezelésekre (18. ábra).

Ezek a kísérleti eredmények is megerősítik azt a hipotézist, miszerint az időszakos szikes vizekben különösen magas a TP és TDP koncentrációja a szikesekre jellemző sajátos fizikai-kémiai tulajdonságok és a vízimadarak P-terhelésének a kölcsönhatásából adódik.

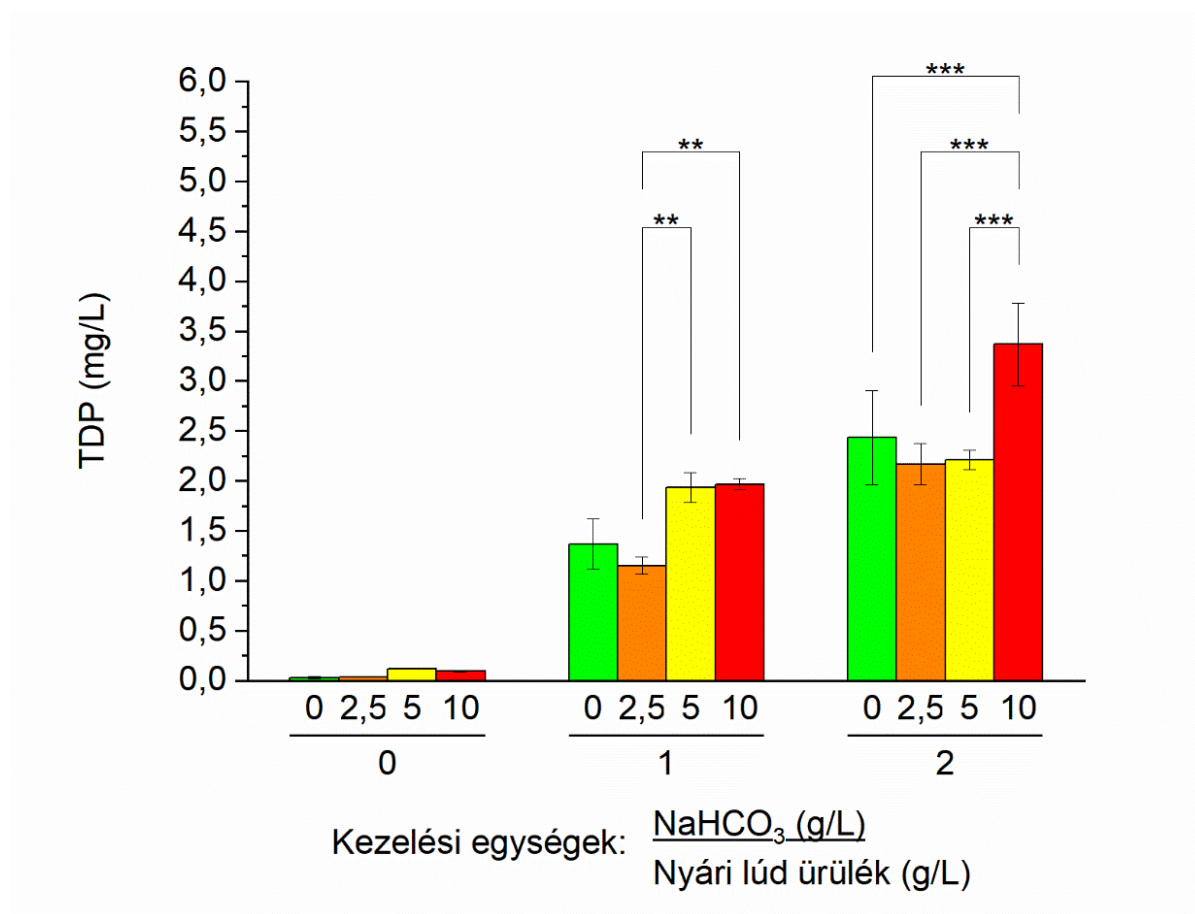


17. ábra. A vízimadár-közösség éves fajlagos foszforterhelésének ($\text{mgP}/\text{év}/\text{m}^2$) százalékos megoszlása rendszertani csoportok és anyagforgalmi gildek szerint hazai időszakos szikes vizeken (Böddi-szék, Kelemen-szék, Zab-szék) 2017-ben (Boros és mtsai., 2021)

NIM: nettó importőr gild

IMEX: importőr-exportőr gild

NEX: nettó exportőr gild



18. ábra. A nyári lúd (*Anser anser*) ürülékéből felszabadult összes oldott foszfor (TDP) koncentrációja (átlag $\pm$ SD) a NaHCO_3 kezelések szerint (Tukey-teszt szignifikanciái: * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$) (Boros és mtsai., 2021)

A P különösen magas szintjét több tényező alakítja a szikesekben.

1) az egyik legfontosabb fizikai tényező a kis vízmélység, mely globális referenciaadatok felhasználásával az alábbi szignifikáns hatványfüggvénnyel írható le (3):

$$\text{LN (TP)} = 0.169 - 0.003^{\text{LN vízmélység}} \quad (3)$$

$$(N = 23, df = 20, r^2 = 0,876, p < 0,0001)$$

Az egyenletnek (3) megfelelően a sekély vízmélység egyúttal elősegíti az üledékből történő folyamatos reszuszpenziót, valamint a nagy felületű sekély vizek idevonzzák nagy tömegben a vízimadarakat.

2) A második fontos kémiai tényező a Na^+ , $\text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-}$ okozta állandó lúgos állapot, ami fokozza az oldott P-formák felszabadulását a vízimadarak ürülékéből.

3) A harmadik tényező a vízimadarak magas P-terhelése okozta guanotrofizálódás, amelyet a nyárilúd-ürülékkel végzett P-kibocsátási kísérlet és a Boros (2021b) módszere szerinti becslések egybehangzóan igazolnak. Ezt szintén bizonyítja egy másik vizsgálatunk eredménye is, ahol kimutattuk, hogy a vízimadarak jelentősen elősegítették a planktonikus bruttó elsődleges termelést a jellegzetesen zavaros vizű Zab-székben (Boros és mtsai., 2016).

Az átlagos ORP koncentráció ($\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$) körülbelül 0,083 mmol/L volt a vizsgált szikesekben, amely közel van a karbonátban gazdag tavakra elméleti alapon Toner és Catling (2020) által számított, nagyon magas, 0,1 moláris határhoz. Hogy a természetben a foszfátfelhalmozódást számos tényező befolyásolja, ezek az időszakos szikes vizek is jó példák. Ugyanis az időszakos kiszáradás periodikus P-veszteséget eredményezhet (Batanero és mtsai., 2017), például azáltal, hogy a szél hatására jelentős mennyiségű, finom szemcseméretű üledék távozik a kicsapódott P-ral a mederből. A P mellett az időszakos vizes élőhelyeknek jelentős a szén-dioxid-kibocsátása is a szerves anyag oxidációja következtében (Keller és mtsai., 2020), ami lassítja az eutrofizációt és a mederfeltöltődést (Megyeri, 1999).

3.3.2.2. A fitoplankton mennyisége, valamint a planktonikus produkció és respiráció viszonya az időszakos sós és szikes vizekben

A TP a többnyire lefolyástalan (endorheic) kontinentális sós vizekre vonatkozó globális átlaga (1700 $\mu\text{g/L}$) (Hammer, 1986) közelít ahhoz az értékhez, amelyet mi kaptunk az általunk vizsgált sós vizekben (Boros és mtsai., 2025), míg a Kárpát-medence időszakos szikes vizeiben átlagosan 4538 $\mu\text{g/L}$ TP-t találtunk (Boros és mtsai., 2017a).

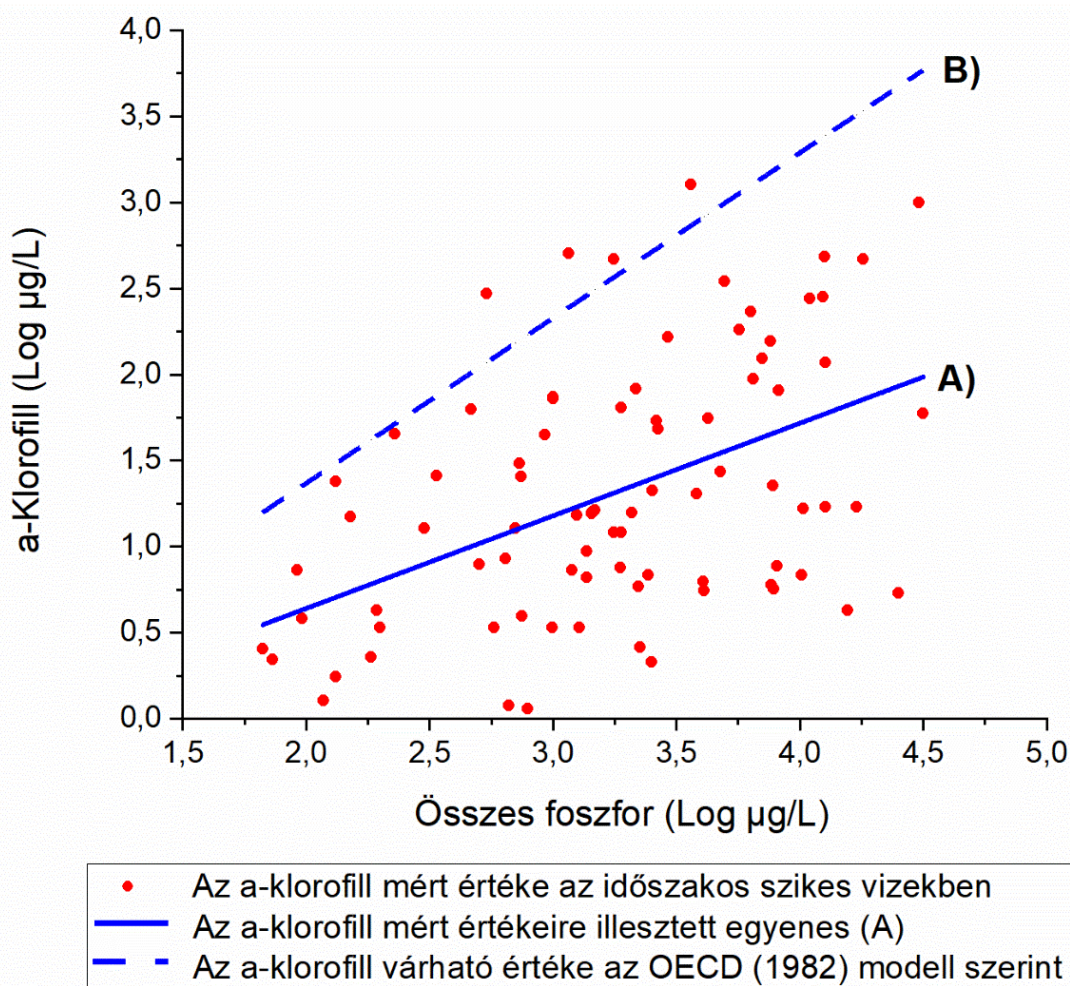
Ezzel szemben a CHL-értékek gyakran csak eutróf vagy még kevésbé produktív állapotot jeleznek az időszakos szikes vizeinkben, ami a bőséges P-kínálatot tekintve ellentmondásos.

Jól szemlélteti ezt a jelenséget a TP és a CHL koncentrációjának összefüggése a Kárpát-medence időszakos szikes vizeiben (Boros és mtsai., 2017a; 2021) az OECD (1982) globális adatsoron alapuló modelljével (19. ábra). A kétféle összefüggés összevetése alapján látható, hogy a szikes vizeinkben a CHL koncentrációja jelentősen kisebb (A), mint ahogy azt a TP koncentrációja alapján az OECD modell szerint várnánk (B).

A bemutatott adatsor szerint a CHL/TP arány átlagos értéke 0,042, míg a tavakban ez átlagosan 0,28–0,29 között változik (Hakanson és Eklund, 2010). Ez a figyelemre méltó különbség azt jelenti, hogy ezeknek a vizeknek a fitoplanktonját valamely más tényező korlátozza. A korlátozó fizikai tényezők közül például a nagy fokú zavarosság erős fénylimitációt okoz az autotróf plankton számára. A kémiai tényezők közül a nitrogénlimitáció merül fel, mivel az N/P arány általában jelentősen alatta marad (Redfield-hányados $\ll 7$) a Redfield-aránynak (Redfield, 1934), mert az állandóan lúgos szikes vizekben a szabad ammónia (NH_3) gáz kiáramlása miatt jelentős nitrogénvesztés léphet fel (Boros és mtsai., 2008a, Clarisse és mtsai., 2019).

A TP és a CHL koncentrációja közötti összefüggést a kazak időszakos sós vizek példáján a 20. ábrán mutatom be. A 26 közép-ázsiai (Kazahsztán), időszakos, sós állóvízből származó adatokat (Boros és mtsai., 2017b; 2025) összevetettem a Kárpát-medencei, időszakos, szikes vizek vonatkozásában rendelkezésemre álló adatokkal, mivel ilyen összehasonlításra nem találtam referenciát. Itt is megállapítható, hogy még logaritmikus skálán sem mutatkozik egyértelmű függvénykapcsolat (A) a két tényező között, de – a szikesekkel ellentétben – a jellegzetes kazak sós vizeknek a felében a CHL koncentrációja megközelíti vagy meghaladja az OECD (1982) globális adatsoron alapuló modellje (B) alapján várható értéket.

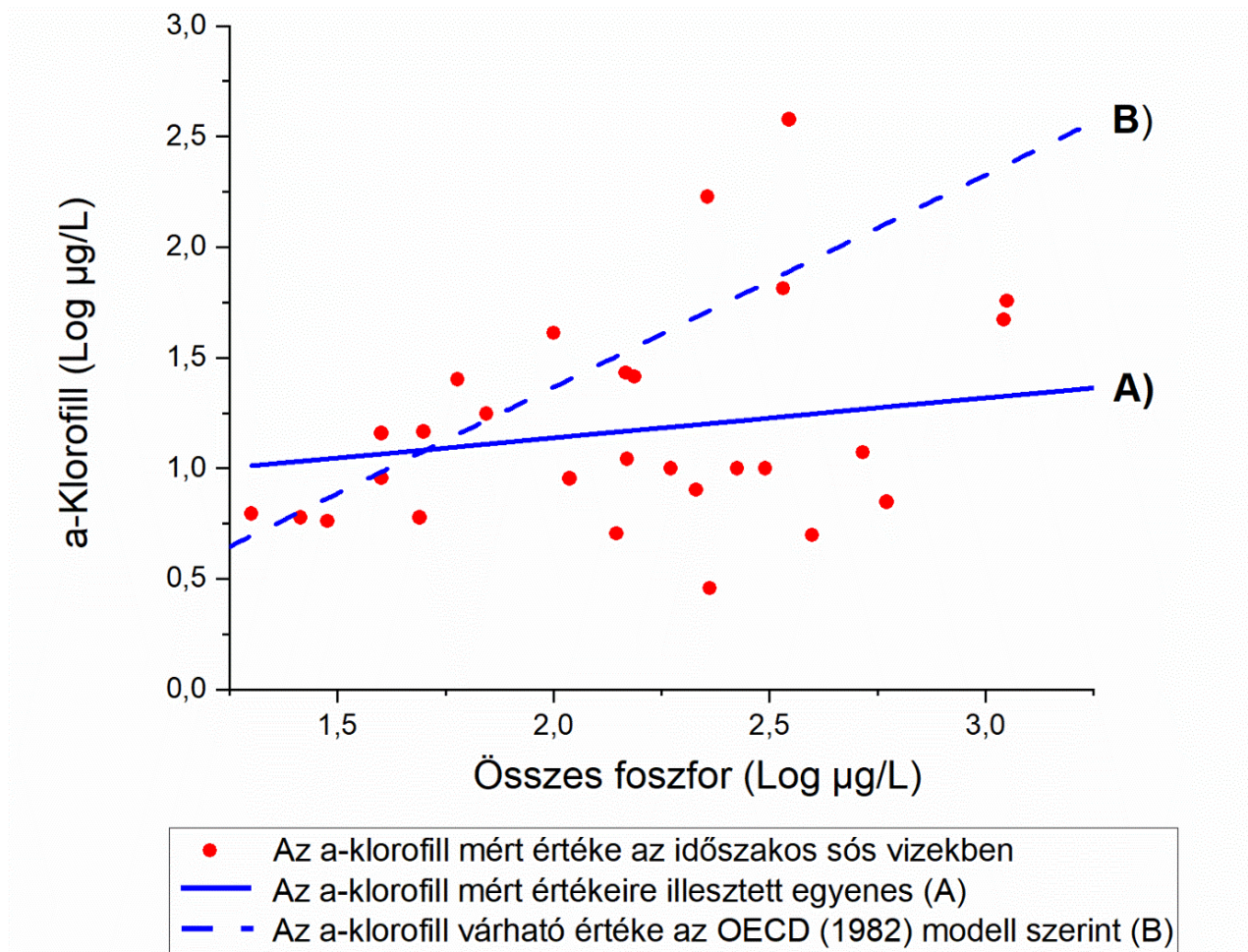
Emellett itt a nitrogénlimitáció sem merül fel olyan mértékben, mint a szikesekben, mert az N/P arány átlagosan 33 volt a bemutatott kazak adatsorban. Továbbá a CHL/TP arány átlagos értéke 0,2, amely közelít a tavakban általában tapasztalt 0,28–0,29 közötti értékekhez (Hakanson és Eklund, 2010), tehát a fitoplankton szaporodása itt nem tekinthető olyan mértékben gátoltnak, mint a szikesekben. Továbbá a szikesekben lényegesen magasabb P koncentrációk fordulnak elő, ami elősegítheti a nagyobb planktonikus produkciót.



19. ábra. Az összes foszfor (TP) és az a-klorofill (CHL) koncentrációja közötti összefüggés (A) a Kárpát-medence időszakos szikes vizeiben (Ausztria, Magyarország, Szerbia). A TP- és a CHL koncentrációja között várható összefüggés (B) az OECD (1982) globális adatsoron alapuló modellje alapján (Boros és mtsai., 2021)

A) $\text{Log CHL} = 0,538 \pm 0,108 \times \text{Log TP} - 0,435 \pm 0,357$, $N = 84$, $df = 82$, $r^2 = 0,232$ ***
 $p \leq 0,001$ (Boros és mtsai., 2017a; 2021)

B) $\text{Log CHL} = 0,960 \times \text{Log TP} - 0,553$ (OECD, 1982)



20. ábra. Az összes foszfor (TP) és az a-klorofill (CHL) koncentrációja közötti összefüggés (A) Közép-Ázsia (Kazahsztán) időszakos sós vizeiben. A TP- és a CHL koncentrációja között várható összefüggés (B) az OECD (1982) globális adatsoron alapuló modellje alapján (Boros és mtsai., 2017b; 2025)

A) $\text{Log CHL} = 0,181 \pm 0,122 \times \text{Log TP} + 0,775 \pm 0,293$, $N = 26$, $df = 24$, $r^2 = 0,174$
(Boros és mtsai., 2017b; 2025 adatai alapján)

B) $\text{Log CHL} = 0,960 \times \text{Log TP} - 0,553$ (OECD, 1982)

A trofitási viszonyok mellett a termőképesség megítélése szempontjából a planktonikus produkciónak és légzésnek az éves mérlege és a szezonális változása egyaránt fontos. A respiráció mértéke meghaladhatja az elsődlegest termelést az óceánokban és a szárazföldi vízi ökoszisztémákban, amelyekben a táplálékhálózat allochton tápanyagok által vezérelt (Dodds és Cole, 2007). A nettó heterotrófia különösen jellemző a lefolyástalan sós vizekre (Liang és mtsai., 2024; Waiser és Robarts, 2007; Warren, 2006), mint amilyenek az időszakos szikes

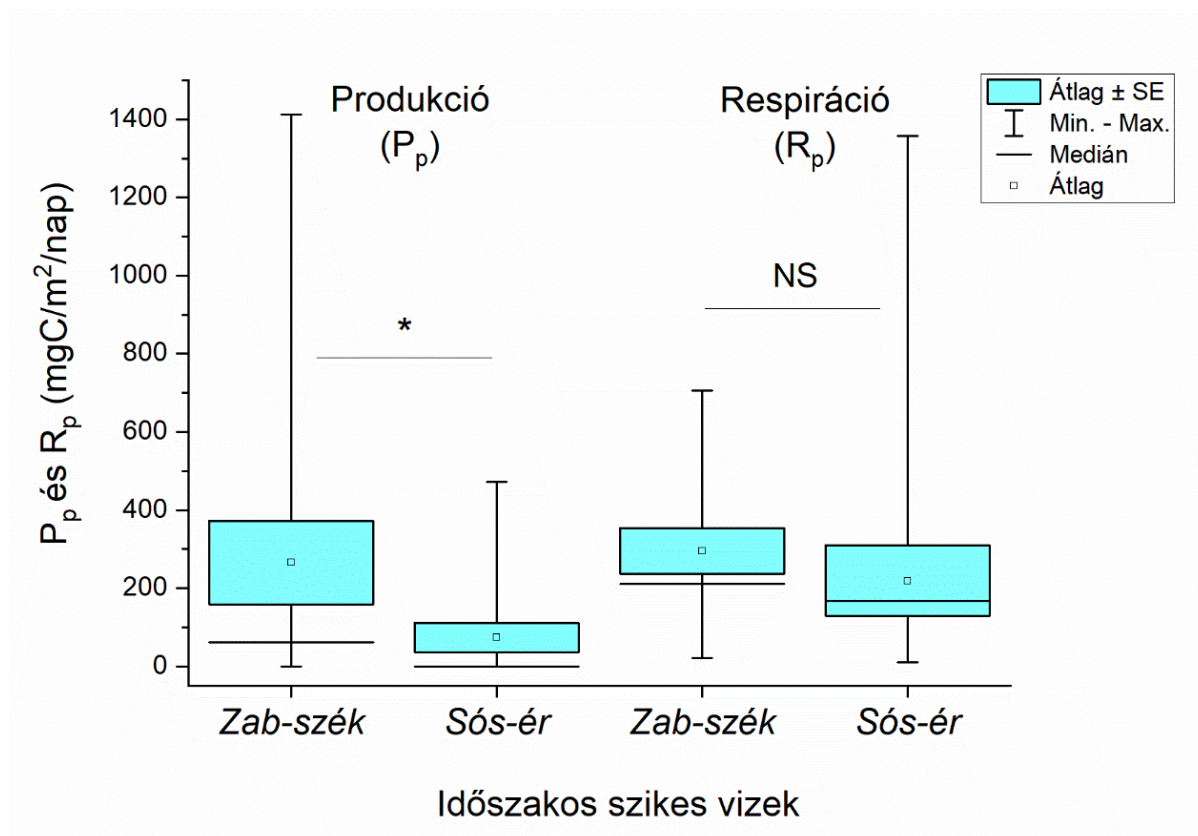
vizeink is. Már a hazai, jellegzetesen zavaros vizű szikes tavakban is kimutattuk a nettó heterotrófiát a vízimadarak allochton tápanyagterhelésével összefüggésben. Például egy tavasztól ősziig tartó vizsgálatban a bruttó planktonikus produkció és respiráció arányának értéke jelentősen 1 alatt (Zab-szék: 0,46; Kelemen-szék: 0,55) maradt (Vörös és mtsai., 2008).

Később a zavaros és színes típusú vizek vonatkozásában is felmerült a termelés és fogyasztás összehasonlításának lehetősége, figyelembe véve a vízimadarak és a mocsári növényzet lebomlásából származó tápanyagok hatását a planktonikus termelés és fogyasztás viszonyára. Eszerint a becsült éves bruttó elsődleges termelés (GPP) a zavaros vizű Zab-székben $63 \text{ gC/m}^2/\text{év}$ volt, amely érték szignifikánsan 2,8-szer nagyobb, mint a színes vizű Sós-érben ($23 \text{ gC/m}^2/\text{év}$). A termeléstől eltérően az éves planktonikus respiráció nagyjából azonos volt a két szikes vízben (Zab-szék: $75 \text{ gC/m}^2/\text{év}$; Sós-ér: $77 \text{ gC/m}^2/\text{év}$), ennek megfelelően a produkció és a respiráció (P/R) aránya a zavaros vízben közelített az 1-hez (0,85), míg a színesben jóval alacsonyabbnak (0,29) adódott (21. ábra), miszerint mindkét szikes víz nettó heterotrófnak bizonyult (Boros és mtsai., 2016).

A hazai és globális referenciákat alapul véve (Felföldy, 1987; Wetzel, 2001) az elsődleges termelés $42\text{--}64 \text{ gC/m}^2/\text{év}$ között alakult a jellegzetes kiskunsági, időszakos, zavaros szikes vizekben (Kelemen-szék, Zab-szék), míg a színesekben még ennél alacsonyabb is lehet ($23 \text{ gC/m}^2/\text{év}$), melyek az oligotróf tavakra jellemző értékek (Boros és mtsai., 2016; Vörös és mtsai., 2008). Emellett a planktonikus bruttó termelés napi maximum értékei ($\sim 1400\text{--}12\,000 \text{ mgC/m}^2/\text{nap}$) az eu- és hipertrofikus termelési szinteknek felelnek meg a Nagy-Szakadék-völgy jellegzetes kenyai szikes vizeiben (Oduor és Schagerl, 2007). Például kisebb TP koncentráció és szervesetlen eredetű zavarosság mellett Kenya trópusi szikes vizeiben akár egy-két nagyságrenddel nagyobb lehet a napi planktonikus produkció (Oduor és Schagerl, 2007; Schagerl, 2016; Warren, 2006) a hazai szikes vizek nyári maximumértékeihez képest, ami szintén a fénylimitációt támasztja alá (Boros és mtsai., 2016; Vörös és mtsai., 2008).

A jelentősen eltérő P/R arány mellett viszont csak a planktonikus produkcióban volt szignifikáns a különbség, míg a respiráció napi intenzitása nem különbözött szignifikánsan a kétféle típus között (21. ábra). Az alacsony P/R arányt a színes szikesben részben a nagy tömegben jelen lévő makrofitonokból származó szerves anyagok lassú mikrobiális lebomlásával, míg ehhez képest a nyílt zavaros szikes vízben mért nagyobb produkciót a vízimadarak okozta guanotrofizációval magyaráztuk (Boros és mtsai., 2016). A mocsári növényzet lebomlásához kapcsolódóan például azt is kimutattuk a szikes vizű Fertőben, hogy

a zavaros nyílt vízben az autotróf plankton uralkodott, míg a nádas belső, nyílt, színes vizeiben az anoxigenikus fototróf bakterioplankton vált uralkodóvá (Somogyi és mtsai., 2022a; Szabó-Tugyi és mtsai. 2019).



21. ábra. A planktonikus produkció (P_p) és a respiráció (R_p) viszonya (2014. február–december) az időszakos zavaros (Zab-szék) és a színes (Sós-ér) szikes vizekben Magyarországon (Boros és mtsai., 2016). Mann-Whitney teszt: * $p < 0,05$; NS: nem szignifikáns

3.3.2.3. A zooplankton (*Rotifera*, *Crustacea*) sajátosságai sós és szikes vizekben

Az alloszapróbia jelenségét, valamint a kiszáradás és a kémiai típus (sós és szikes) hatását a planktonikus szintek mennyiségi viszonyaira a fito-zooplankton trofikus kapcsolaton keresztül tanulmányoztuk Eurázsiai léptékben (Magyarország és Kazahsztán) különféle jellegzetes, időszakos és állandó, továbbá szikes és sós vizeken (Boros és mtsai., 2025). Ebben a nagy léptékű adatsorban az állandó vízborítású típusban ($N = 47$ víztér) hazánkban a legnagyobb

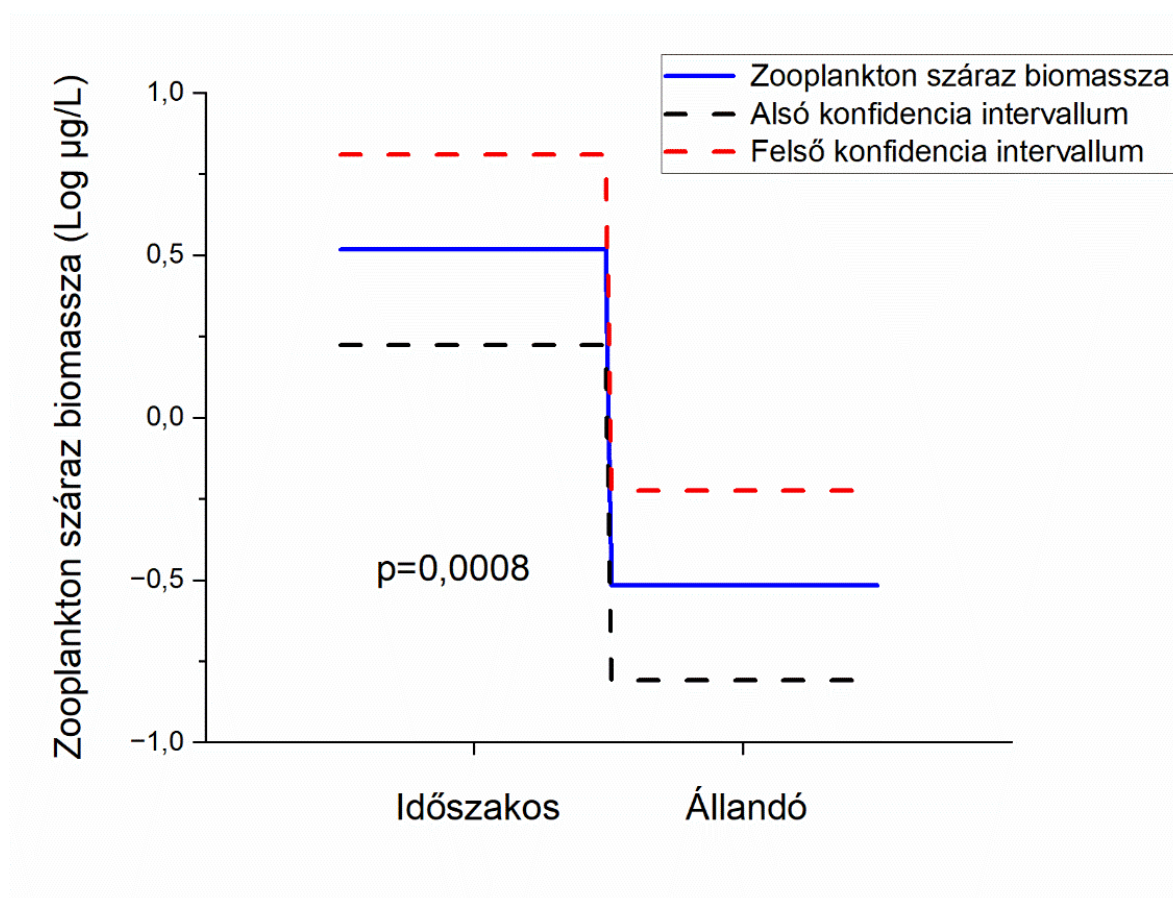
szikes víztestek szerepeltek (Fertő és a Velencei-tó), míg Kazahsztánból a legnagyobb sós víztestek közül az Alaköl, a Balkas-tó keleti medencéje és a Kis-Aral-tó. Ezek mellett számos időszakos sós és szikes víztér ($N = 43$) is szerepelt a vizsgálatokban mindkét régióban, ami reprezentatív területi lefedettségnek tekinthető (vö. 26. ábra).

Az előző fejezetben bemutattam, hogy a szikes vizekben a P-bőség miatt nagyobb lehet a fitoplankton biomasszája, mint a sós vizekben, ami ebben az adatsorban is nagyon szignifikáns (Kruskal-Wallis-test and Dunn-test, $p < 0,0001$) különbséggént jelentkezett a sós és szikes kémiai típus között. Ezzel szemben a zooplankton (Rotifera, Crustacea) biomasszája nem különbözött szignifikánsan a szikes és sós típus között, ugyanakkor különbözött az időszakos és az állandó vizek között (Kruskal-Wallis-test and Dunn-test, $p < 0,0001$), ami a halak által gyakorolt TOP kontroll hiányát jelzi az időszakos vizekben. Ez a különbség az általánosított additív modellben (GAM) is szignifikáns volt, ahol a zooplankton-biomassza alakulását vizsgáltuk különféle független változók mellett, melyek között független csoportváltozóként szerepelt az időszakos és állandó típus (22. ábra), míg az autotróf plankton (CHL) hatása nem volt szignifikáns ebben a modellben.

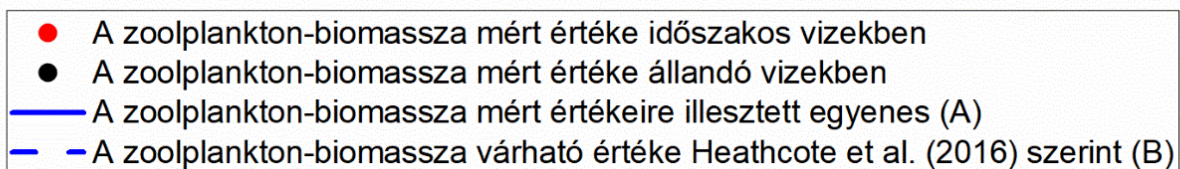
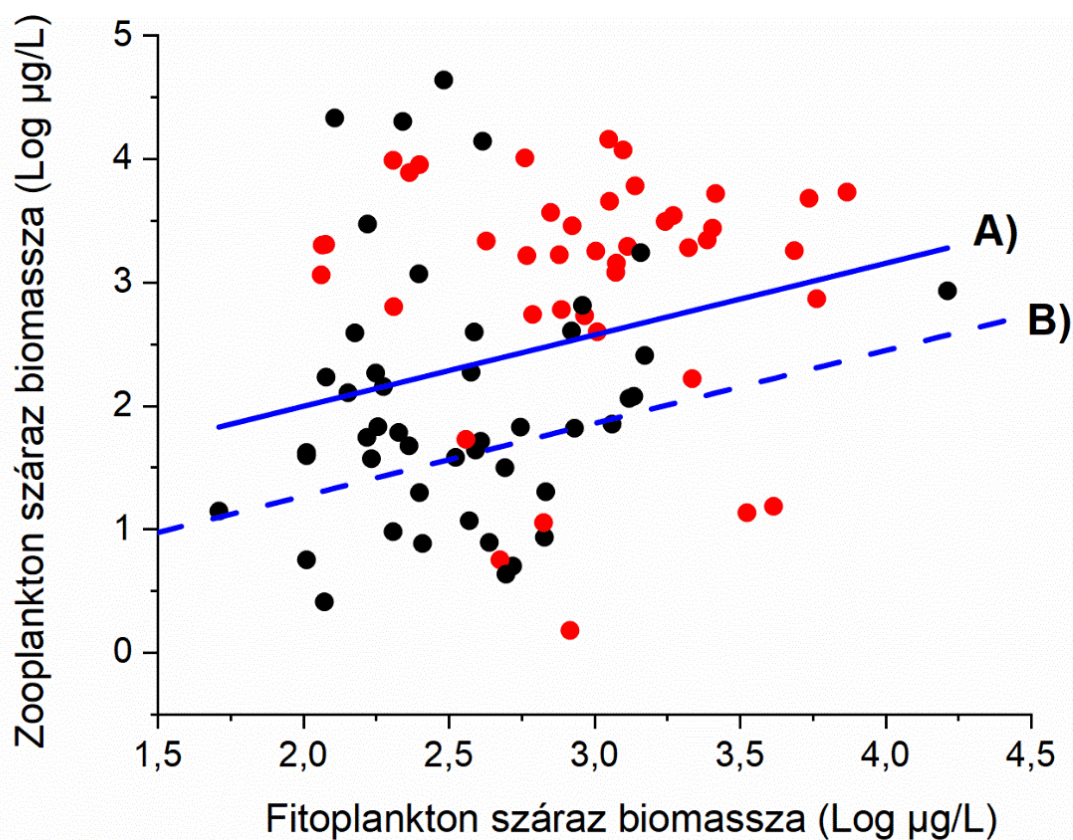
A fito- és zooplankton-biomassza közötti összefüggést az időszakos és állandó típusok szerinti bontásban mutatom be, tekintettel arra hogy a sós és szikes kémiai típusok között nem mutatkozott szignifikáns különbség (23. ábra). Az ábra alapján látható egyrészt, hogy csak laza kapcsolat van a két tényező között ($r^2 = 0,245$), valamint a zooplankton-biomassza adatokra illesztett egyenes és az egyes adatpontok jelentős része számottevő mértékben felette van a fitoplankton-biomassza alapján várható értéknek a Heathcote és mtsai. (2016) által közölt – számos eutróf tóból ($N = 173$) származó – összefüggés szerint. Ebből az a következtetés vonható le, hogy a sós és szikes vízi zooplanktonprodukció nemcsak az autotróf planktonra épül, hanem az egyéb planktonikus heterotróf mikroszervezetekre is (23. ábra).

Az allochton eredetű tápanyagok többféle módon juthatnak a vizekbe. A tavak esetében általában a felszíni vízgyűjtőről a vízfolyások által szállított tápanyagterhelés a legjelentősebb (Dodds és Cole, 2007), amire több példát is találunk Közép-Ázsia nagyobb, állandó vízborítású sós tavai esetében (pl. a Balkas-tó keleti medencéje, a Kis-Aral-tó, Tengiz-tó), ugyanakkor az időszakos sós és szikes tavak általában lefolyástalan medencékben vannak, és nem vagy csak kis mértékben táplálják felszíni vízfolyások. A hazai időszakos és állandó vízborítású szikes vizeinkről egyaránt tudjuk, hogy jelentős részben felszín alatti vizek táplálják csapadékfüggő gravitációs áramlásokon keresztül, míg a sós vizek a hosszabb áramlási idejű átmeneti és

regionális felszín alatti vízrendszerekhez köthetők (Baják és mtsai., 2022; Busa-Fekete és mtsai., 2003; Czauner és mtsai., 2024; Simon és mtsai., 2011; Tóth, 1999; 2009). A nettó heterotrófia különösen jellemző a lefolyástalan sós és szikes vizekre (Liang és mtsai., 2024; Vörös és mtsai., 2008; Waiser és Robarts, 2007; Warren, 2006). Ezzel összefüggésben például bemutattam (3.2.2.2. fejezet), hogy a szikes vizeinkre jellemző rendkívül magas DOC-koncentrációk elsősorban nem a felszíni vízgyűjtőkből származnak, hanem a talajvízből és a makrofiton lebomlásából származó belső terhelésekből (Boros és mtsai., 2020).



22. ábra. A zooplankton (Rotifera, Crustacea)-biomassza mennyisége az általánosított additív modellben (GAM) az időszakos és állandó vízborítású sós és szikes vizekben (N = 90) Kazahsztánban és Magyarországon (Boros és mtsai., 2025)



23. ábra. A fito- és zooplankton (Rotifera, Crustacea)-biomassza összefüggése (A) az időszakos és állandó vízborítású, sós és szikes vizekben (Magyarország és Kazahsztán). A fito- és zooplankton-biomassza várható összefüggése (B) Heathcote és mtsai. (2016) becslése alapján

A) $\text{Log zooplankton-biomassza} = 0,579 \pm 0,250 \times \text{Log fitoplankton-biomassza} + 0,840 \pm 0,697$ $N = 90$, $df = 88$, $r^2 = 0,240$ (Boros és mtsai., 2025)

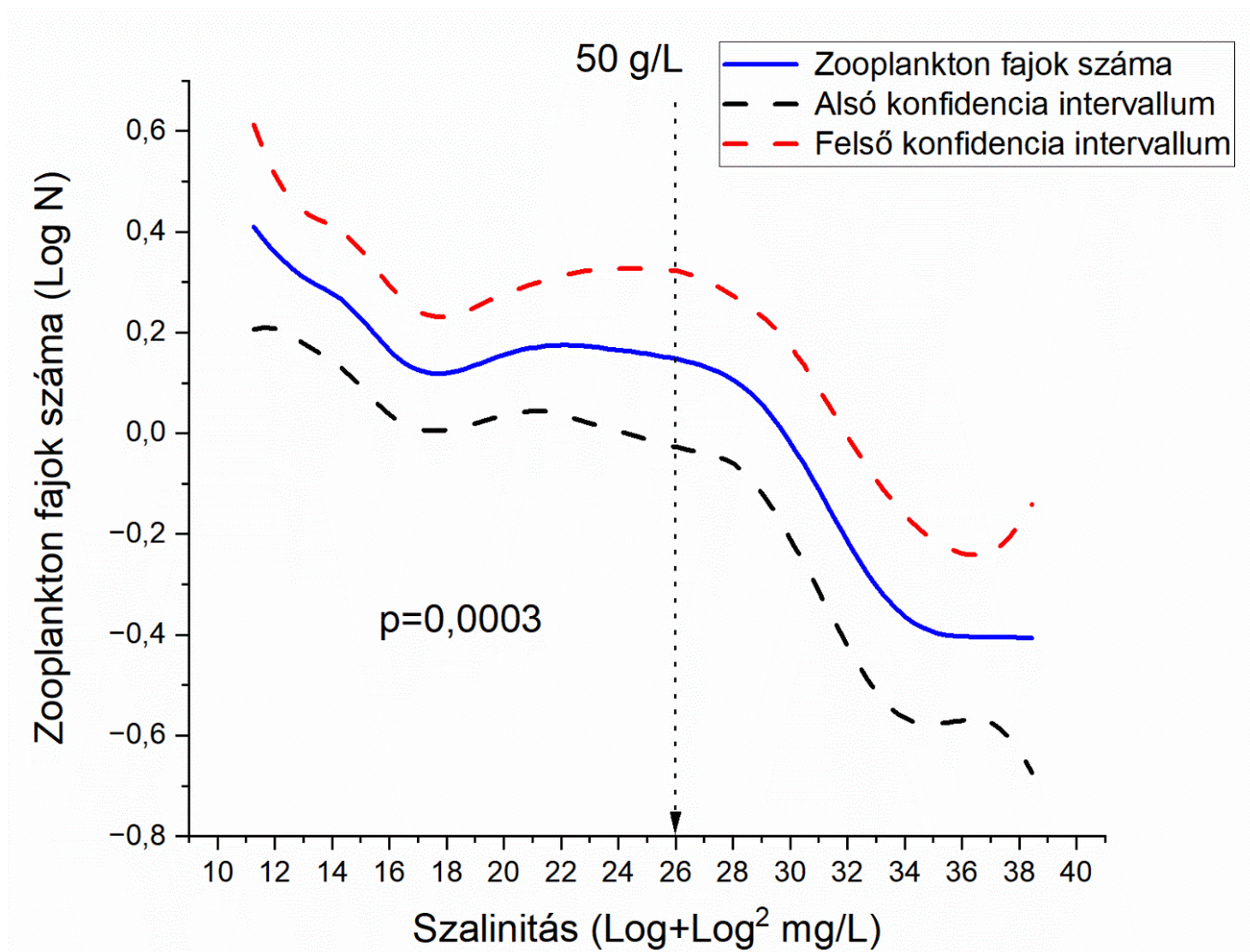
B) $\text{Log zooplankton-biomassza} = 0,59 \times \text{Log fitoplankton-biomassza} + 0,09$ (Heathcote és mtsai., 2016)

A P-túlkínálatra a hazai szikes vizeken fellépő guanotrofizáció jelensége ad magyarázatot elsősorban a nemzetközi jelentőségű vízimadár-gyülekező helyeken (ramsari területek), ahol a fitoplankton mellett a madárürülékre épülnek a planktonikus heterotróf mikroszervezetek, valamint másod- és harmadlagosan a zooplankton különböző fogyasztó szintjei. A külső eredetű tápanyagterhelés mellett a nettó heterotrófiához a szervesetlen eredetű lebegőanyagok okozta fénylimitáció is hozzájárul.

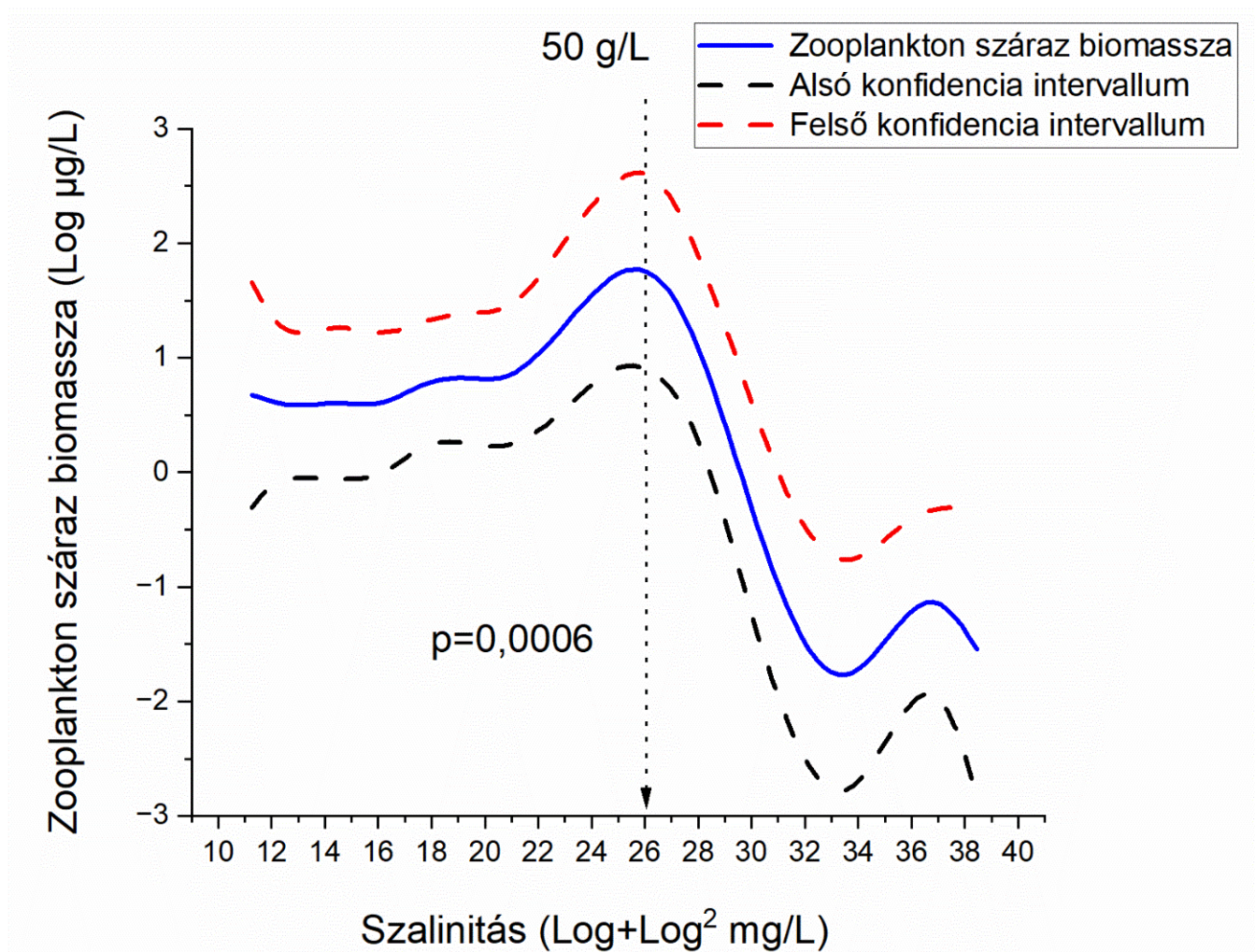
A nagy léptékű vizsgálataink részeként foglalkoztunk a zooplanktont alkotó fajok számának és biomasszájának alakulásával is. A kérdést szintén egy eurázsiai léptékű tanulmány (Magyarország és Kazahsztán) keretében vizsgáltuk nagy számú ($N = 90$) reprezentatív sós és szikes víztér bevonásával (Boros és mtsai., 2025).

Az elemzés során általánosított additív modellt (GAM) is alkalmaztunk, ahol a zooplanktont alkotó fajok számának és száraz biomasszájának (függő változó) alakulását vizsgáltuk különféle független változók mellett, úgymint a szalinitás, DOC, CHL, fizikai (időszakos és állandó) és kémiai (sós és szikes) típus, valamint a VAG. Ezek közül a fajok tekintetében csak a szalinitás hatása volt szignifikáns (24. ábra). A zooplankton-biomassza tekintetében az előző fejezetben részletezett fizikai típus (22. ábra), a szalinitás (24. ábra) és a VAG hatása volt szignifikáns (29. ábra), mely utóbbira a következő fejezetben még visszatérek.

A 24. ábrán látható, hogy a zooplanktonfajok száma a jól ismert trendnek megfelelően kisebb ingadozásokkal, de folyamatosan csökken a szalinitás növekedésével, különösen meredeken 50 g/L érték után. Ezzel szemben a biomassza a várakozás szerint részben ellentétesen alakul, mert kb. 50 g/L hipersós értékig enyhén növekedett, majd ezt követően meredeken csökkent (25. ábra), míg mások ezt a határértéket a hipersós szalinitási tartomány kezdetére (35 g/L) teszik, (Afonina and Tashlykova, 2023; Saccò és mtsai., 2021), mely a tengervíz átlagos szalinitása körüli érték.



24. ábra. A zooplankton (Rotifera, Crustacea) fajszerkezetének változása a szalinitás függvényében az általánosított additív modellben (GAM) sós és szikes vizekben (N = 90) Kazahsztánban és Magyarországon (Boros és mtsai., 2025)



25. ábra. A zooplankton (Rotifera, Crustacea)-biomassza változása a szalinitás függvényében az általánosított additív modellben (GAM) sós és szikes vizekben (N = 90) Kazahsztánban és Magyarországon (Boros és mtsai., 2025)

3.4. A vízimadár anyagforgalmi gildek, ökoszisztéma-kontrollfunkcióik és -kapcsolataik

3.4.1. Áttekintés

A vízimadarak globálisan vonuló állatok, amelyek kulcsfontosságú funkcionális szerepet töltenek be számos vízi ökoszisztémában, ezáltal számos ökoszisztéma-funkcióval, -kapcsolatokkal és -szolgáltatásokkal bírnak. A vízimadár-közösségek összetétele és populációsűrűsége összefügg a víztestek fizikai tulajdonságaival, a trofitással, a vízínövény-állományokkal, a gerinctelenek és a halak mennyiségével, továbbá terjesztői a szárazföldi és vízi élőlényeknek (Amat és Green, 2010; Boros és mtsai., 2023; Green és Elmberg, 2013; Green és mtsai., 2023; Guareschi és mtsai., 2015; Klaassen és Nolet, 2007; Ma és mtsai., 2010; Noordhuis és mtsai., 2002; Özgencil és mtsai., 2020; Robledano és mtsai., 2011). Számos tanulmány foglalkozik a vízimadarak élőhelyválasztásával és ökoszisztéma-kapcsolataival, valamint azzal, hogy a termelési-lebontási folyamatokon keresztül hogyan járulnak hozzá a biogeokémiai ciklusok működéséhez a sós és szikes vizekben (Boros és mtsai., 2008a; 2008b; 2021; 2023; Krienitz és mtsai., 2016; Lánosz és mtsai., 2023; Saccò és mtsai., 2021; Szabó és mtsai., 2022).

A gild (guild) az egyes környezeti erőforrások formáit hasonló módon hasznosító fajoknak egy funkcionális csoportja (Root, 1967), és ezeknek a gildeknek különféle kategorizálása lehetséges (Oláh és mtsai., 2006). Ebből kiindulva a PhD-munkámban alkalmazott, a vízimadár-együttesek anyagforgalmi gildjeinek meghatározására vonatkozó koncepciót és az ehhez kapcsolódó tápanyagterhelés-becslési módszereket továbbfejlesztettem, valamint többszörös tesztelést követően önálló módszerként részleteztem két közleményben (Boros, 2021a; 2021b). Kutatásaim alapján módszereim alkalmasak a vízimadarak által gyakorolt bottom-up (BOT) és top-down (TOP) kontrollfunkcióknak, valamint a C-, N- és P-hozzájárulás becslésére egy víztérre vonatkozóan. A módszer szerint meghatározott nettó importőr, importőr-exportőr és nettó exportőr VAG alapján történő elemzés lehetőséget ad arra, hogy mennyiségileg megbecsüljük a vízimadarak tápanyagterhelés-részesedését az egyéb forrásokhoz viszonyítva.

Ismeretes, hogy a vízimadarak különféle táplálékforrásokat – növényi magvakat, leveleket, gumókat és rizómákat, gerincteleneket, halakat és kételtűeket – hasznosítanak. Ennek

megfelelően a madarakat növényevő, húsevő (karnivor), halevő (piscivor), gerinctelenevő vagy mindenevő táplálkozási Gildekbe lehet besorolni, és az egyes Gildek fajai általában olyan táplálékot választanak, amely a legbőségebb és legkönnyebben hozzáférhető (Ma és mtsai., 2010). Ugyanakkor a madarak gyakran alulértékelt fogyasztók a vízi ökoszisztémákban (Chen és mtsai., 2023; Steinmetz és mtsai., 2003).

A vízimadarak táplálkozását illetően igen bőséges nemzetközi irodalom áll rendelkezésre a sós vizek vonatkozásában, de a hazai szikesekről is rendelkezünk számos referenciával. Kezdetben – a Dél-Alföld madárvilágának tanulmányozása során, elsősorban a kardoskúti Fehér-tavon – Sterbetz foglalkozott a vízimadarak táplálékválasztásával és táplálkozási szokásaival (Sterbetz, 1968; 1972a; 1972b; 1988; 1991; 1992; 1993), majd a saját kutatásaim kezdetben a kiskunsági szikes vizek madárközösségeire koncentráltak (Boros, 1993a; 1993b; 1994; 1996; 1997; 1998a; 1998b; 1998c; 2001; 2002; 2003, Boros és Forró, 1999; Boros és Mocskonyi, 1993; Boros és Schmidt, 1987; Boros és Szimuly, 1993; Boros és mtsai., 2006a; 2006b; 2008b). Ezekből kiderült, hogy a vízimadarak általában a legnagyobb tömegben jelen lévő állati eredetű táplálékot (pl. Crustacea, Corixinae, Chironomidae; Ceratopogonidae, Ephydriidae, Hydrophilidae) és a detrituszt fogyasztják a szikes vízterekben. A puhatestűek (Mollusca) csak szórványos táplálékai a madaraknak, mert mind a hazai szikes, de más sós vizekben is csak kis egyedszámban fordulnak elő (Hammer, 1986; Szabó, 2003b). Mivel az időszakos vizekben a zooplankton a legtömegesebb állati táplálék, ezért a szűrő táplálkozásmód fontos a madarak által gyakorolt TOP kontrollban (Forró és Boros, 1997; Horváth és mtsai., 2013a).

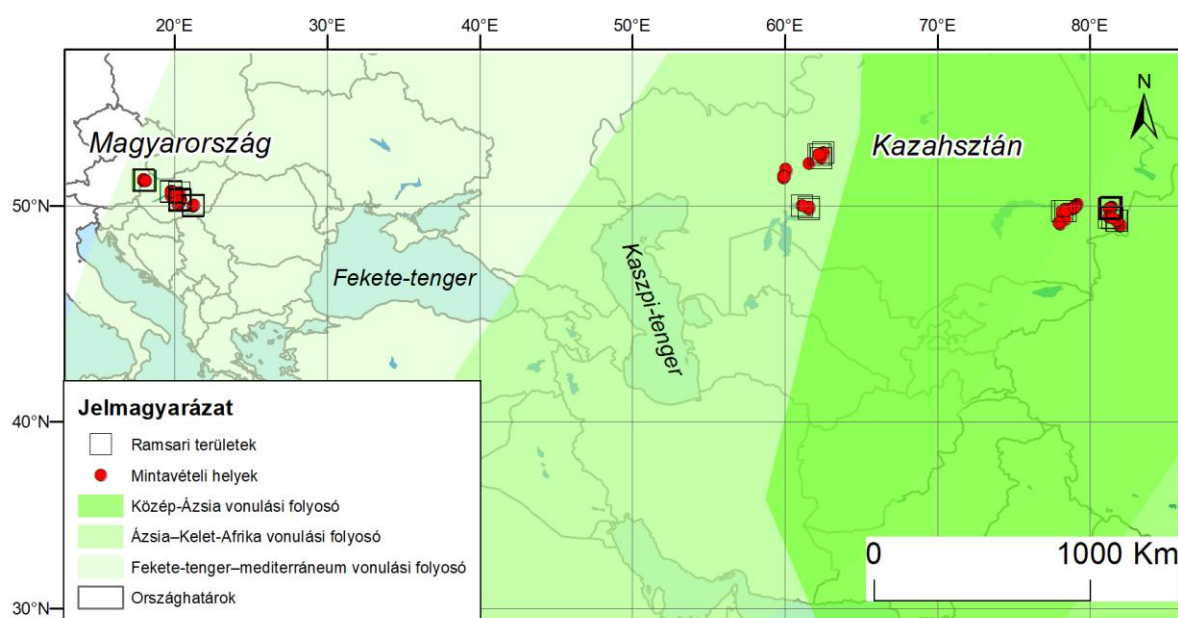
A sós vizekre vonatkozóan közismert példa a flamingók jellegzetes szűrő táplálkozásmódja. Például az afrikai szikes tavakon a kis flamingó (*Phoeniconaias minor* É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1798) algafogyasztó, ám a rózsás flamingó (*Phoenicopterus roseus* Pallas, 1811) inkább a különféle vízi gerinctelenekeket fogyasztja (Krienitz és mtsai., 2016), míg a chilei flamingó (*Phoenicopterus chilensis* Molina, 1782) kifejezetten a zooplanktont kedveli (Battaüz és mtsai., 2013). A szalinitás jelentős szelekciós tényező a vízi gerinctelenek számára, és a sótartalom növekedése negatívan hathat a vízimadarak potenciális táplálékára, valamint az életfeltételeire, ezért számos madárfaj különféle módon alkalmazkodott ehhez a környezethez (Andrei és mtsai., 2008; Gutiérrez és mtsai., 2014; Senner és mtsai., 2018). Ugyanakkor az is ismert, hogy a sótűrő fajok nagy számban képesek elszaporodni az igen sós vizekben is, amely bőséges táplálékkínálatot nyújthat számos madárfaj számára (Battaüz mtsai., 2013; Saccò mtsai., 2021; Takekawa mtsai., 2006; Velasquez, 1992; Warnock mtsai., 2002).

A táplálék mellett a víz hozzáférhetősége (nyílt víz, növényzet), mélysége és kiterjedése, valamint az élőhely struktúrája – különösen a parti zóna szerkezete – szintén fontos tényező a vízimadár-közösségek összetételének alakulásában (González-Gajardo és mtsai., 2009; Hadjikyriakou és mtsai., 2022; Ma és mtsai., 2010; Mendelsohn és mtsai., 2007), ami a gyors helyváltoztatásra képes madarak esetében tájszintű térbeli skálán történő elemzéseket igényel (McGarigal és mtsai., 2016).

A vízimadarak sokféle ökoszisztéma-funkcióját azonosították már (Sekercioglu, 2006), melyek közül az anyagforgalomban és a táplálékláncban betöltött kontrollfunkciók képezik az ellátó és szabályozó ökoszisztéma-szolgáltatások körét (Green és Elmgberg, 2013). Az élőlények, így a vízimadarak táplálkozási láncban betöltött szerepét kétféle módon értékelhetjük: gyakorolhatnak alulról felfelé irányuló (BOT) és felülről lefelé irányuló (TOP) ökoszisztéma-kontrollt. A különböző fajok az alulról felfelé és felülről lefelé irányuló ökoszisztéma-kontrollt egyidejűleg is megvalósíthatják ugyanabban az ökoszisztémában, vagy ugyanaz a faj különböző ökoszisztémákban (Crawford mtsai., 2018; Ellis, 2005; Sekercioglu, 2006; Sekercioglu mtsai., 2016). A vízimadarak jelentősen befolyásolhatják a planktonikus elsődleges termelést (Boros és mtsai., 2016) és a légzést (Vörös és mtsai., 2008) az alulról felfelé irányuló szabályozás révén az ürülékükkel, de közben táplálkoznak is a vizeken, mely utóbbi esetben a felülről lefelé ható kontroll is érvényesül (Batanero és mtsai., 2017). A kétféle kontrollfunkció arányát a táplálék típusa, a táplálkozás módja és helye dönti el, hogy nettó importőrök-e, nettó exportőrök-e avagy mindkét funkciót betöltik a rendszerben (1. melléklet), melyet a VAG besorolás alapján lehet egyszerűen megállapítani (Boros, 2021a).

A BOT hatás olykor a víztest rendkívüli tápanyagterheléséhez vezethet, amelynek számos példája ismeretes a világban. Amikor a vízimadarak részesedése domináns ($> 50\%$) a külső tápanyagterhelésben, ezt szinte kivétel nélkül a nagy testű, növényevő, lúdalakú madárfajok okozzák (Adhurya és mtsai., 2018; Boros és mtsai., 2008a; 2021; Chaichana és mtsai., 2010; Kitchell és mtsai., 1999; Manny és mtsai., 1994; Nürnberg és LaZerte, 2016; Olson és mtsai., 2005; Post és mtsai., 1998; Röncke és mtsai., 2008). Emellett nyilvánvaló, hogy a vízimadaraknak jelentős felülről lefelé irányuló predációs hatása is van a vízi gerinctelen- és gerincesfaunára (Chen mtsai., 2023), ami olykor akár a táplálékbázis kimerülését is okozhatja főként az energiaigényes vonulási időszakban (Székely és Bamberger, 1992). Az, hogy a különféle madárcsoportoknak kettős – BOT és TOP – hatása egyaránt lehet, valamint hogy tápanyag- és energiatranszferként működhetnek a szárazföld és a vizek között, leginkább a tengeri madarak szárazföldi guanófelhalmozása okán keltette fel a figyelmet (Ellis, 2005;

Kushlan, 1993; Sanchez-Pinero és Poli, 2000). Ugyanakkor ezt a vízimadarak által gyakorolt kettős – „alsó-felső” – ökoszisztéma-kontrollhatást ritkán veszik egyidejűleg figyelembe az egyes vízterek anyagforgalmának megítélésekor (Batanero és mtsai., 2017; Crawford és mtsai., 2018), és a madarak általában nem szerepelnek kettős kontrollfunkcióval az ökoszisztéma-modellekben (Hammer, 1986; Kingsford és mtsai., 2020a; 2020b, Padisák és Naselli-Flores, 2021; Saccò és mtsai., 2021; Shadrin és mtsai., 2023; Schagerl és Burian, 2016). Ezt a hiányt pótolja ebben a fejezetben eurázsiai léptékben részletesen bemutatott VAG alkalmazása, amelynek segítségével becsülhető, hogy a madarak BOT vagy TOP ökoszisztéma-kontrollfunkcióval bírnak-e az adott rendszerben (Boros, 2021a; Boros és mtsai., 2025). A VAG szempontjából vizsgált területek nagy térléptékben lefedték a vízimadarak nemzetközi jelentőségű vonulólhelyeit a kontinens főbb vonulási folyosóiban (26. ábra). A gildek szerkezetét különféle mennyiségi mutatók szerint lehet vizsgálni, melyek közül a továbbiakban az eurázsiai sós és szikes vizekre jellemző VAG-et a fajok száma (N), az egyedsűrűség (ind./ha) és a biomassa (g/ha) szerint mutatom be Magyarországon (Boros és mtsai., 2021) és Kazahsztánban (Boros és mtsai., 2023; 2025; Cuthbert és mtsai., 2018) végzett sok víztesten alapuló kiterjedt madárszámlálási adatok alapján.



26. ábra. A vizsgált sós és szikes vízterek elhelyezkedése a madárvonulási folyosókban és a nemzetközi jelentőségű (ramsari területek) gyülekezőhelyeken Euráziában (Boros és mtsai., 2023; 2025)

3.4.2. *Eredmények és megvitatásuk*

3.4.2.1. *A vízimadár anyagforgalmi gildek és ökoszisztéma-kontrollfunkciói a sós és szikes vizeken*

A fajok számának eloszlása a táplálkozási gildekben meglehetősen hasonló volt a magyar és a kazak példákban. Eszerint a legtöbb madárfaj (~ 38%) a gerinctelenfogyasztó (invertivor) gildben fordult elő, ezt követték a mindenevők (omnivor) ~ 34%-kal, majd a húsevők (karnivor) 13-16%-kal, míg a növényevő (herbivor) fajok száma csak 6% körüli, valamint a magyar adatsorban a legkevesebb (5%) a hlevő fajok száma volt, míg a kazakban ez 9%-ot tett ki (27/a. ábra).

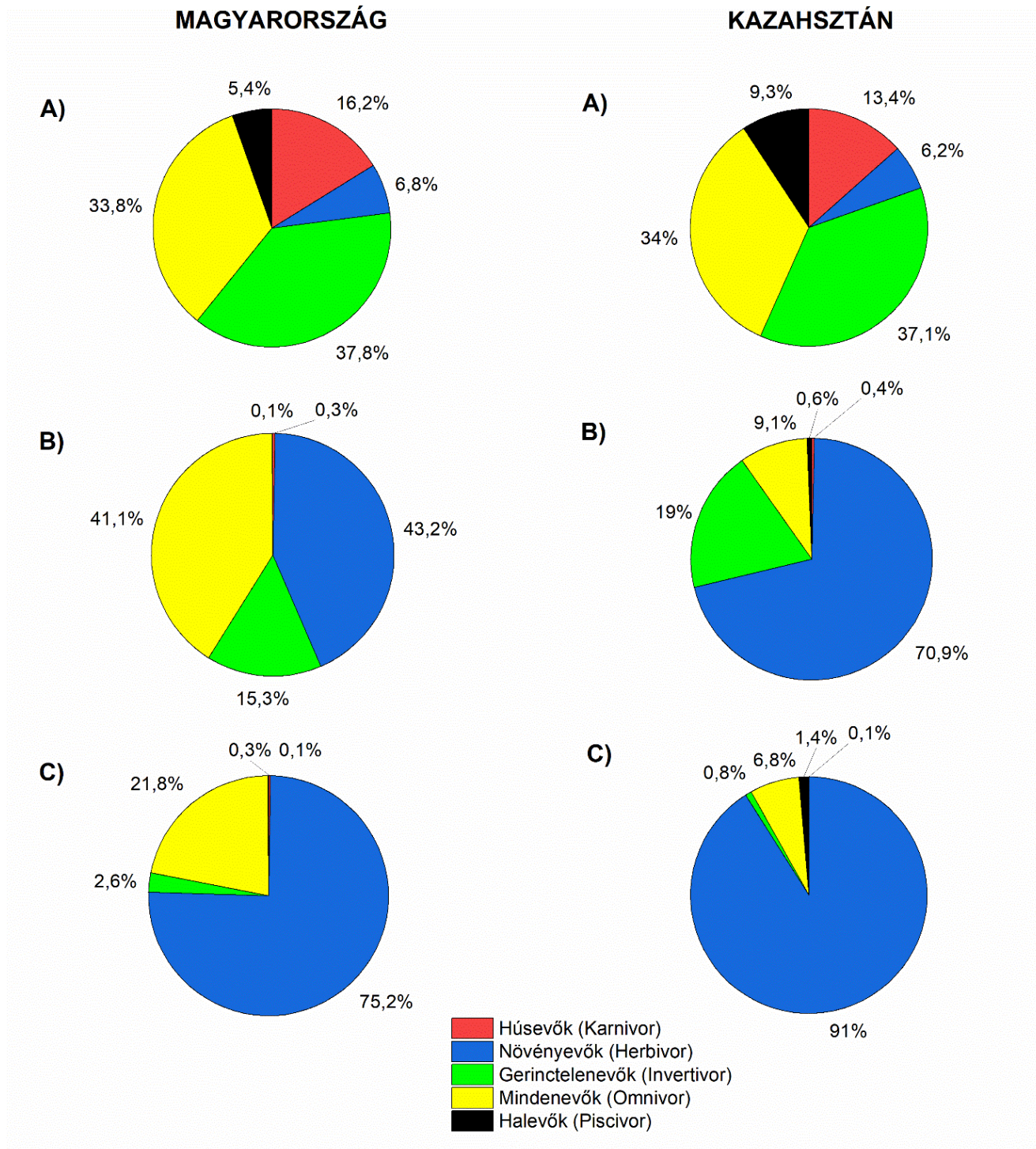
Ezzel szemben az egyedsűrűség szerinti táplálkozási gildszerkezet jelentősen más eloszlást mutatott, és a régiók szerint is voltak jelentős különbségek. Mindkét eurázsiai régióban a növényevő gild volt a domináns, de jelentősen eltérő arányban: Kazahsztánban 71%-ot, Magyarországon 43%-ot képviselt. A magyar adatsorban szorosan követte ezt a mindenevő gild 41%-kal, míg a kazakban a gerinctelenevő gild állt a második helyen 19%-kal, amely a magyar gildek közt a harmadik helyen volt 15%-kal. A mindenevők a kazak mintában csak 9%-ot képviseltek, valamint a hús- és hlevők egyedsűrűségének aránya mindkét régióban 1% alatti volt (27/b. ábra).

A táplálkozási gildszerkezet vízimadár-biomassza szerinti megoszlása még markánsabb képet tár elénk, mely szerint mindkét régióban a növényevők domináltak (magyar: 75%; kazak: 91%), majd ezt követték a mindenevők 22 és 7%-kal. Továbbá a magyar adatsorban a gerinctelenevők 3%, a kazak adatsorban pedig a hlevők 1% körüli tömegben voltak jelen, míg a többi 1% alatt maradt a két régiókban (27/c. ábra).

Hasonló, de egyszerűbb képet kapunk a madárközösségről (28. ábra), ha az adatokat behelyezzük a VAG rendszerébe (Boros 2021a). A fajok száma szerint mindkét vizsgált régióban (Magyarország, Kazahsztán) a NEX gild dominált (> 50%), ezt követte az IMEX gild (~ 30-38%), majd a legkevesebb (~ 8-11%) a NIM gildbe tartozó fajok aránya (28/a. ábra) volt. Az egyedsűrűség tekintetében viszont a fajok számával ellentétesen az első helyen volt a NIM gild a kazak mintában, míg ez a magyarban csak 45%, ahol első helyen az IMEX gild található 50%-kal, amely a kazak adatsorban viszont csak 5%-ot képviselt. Ezzel szemben a NEX aránya 24% a kazak gildekben, míg ezek csak 6%-ot képviseltek a magyar adatsorban (28/b. ábra). Végezetül a vízimadár-biomasszáat tekintve mindkét vizsgált eurázsiai régióban a NIM aránya

volt a meghatározó (~ 80-90%), majd a magyar szikes vizeken ezt követte az IMEX gild (19%), amely a kazak sós szikes vizeken csak a harmadik helyen volt (2%). Ezzel szemben a NEX gild a kazak vizeken 6%-os, míg a magyar területeken csak 1%-os részesedésű volt a vízimadár-biomasszából (28/c. ábra). A vízimadár-fajcsoportok táplálkozási és VAG szerinti besorolását a 1. melléklet foglalja össze (Boros, 2021a).

A több mint egy évtizedes adatsoron és sok víztesten alapuló eurázsiai léptékű elemzések alapján megállapítható (Boros és mtsai., 2023; 2025), hogy az alkalmazott anyagforgalmi gildek jól integrálják a klasszikus táplálkozási gildek és az ökoszisztéma-kontrollfunkciók jellemzőit, amellet hogy az anyag- és energiaáramlás vízterekre vonatkoztatott irányát is kifejezik. Ezáltal a kidolgozott módszer alkalmas a vízimadár-közösségek anyagforgalmi szerepének becslésére, ami a vízimadártömegek transzkontinentális vonulása miatt globális jelentőségű ökoszisztéma-szabályozó kérdés. Ehhez kapcsolódóan meg kell jegyezni, hogy a kontinentális állóvizek hálózata és a bemutatott gildszerkezet mennyiségi mutatói erősen térléptékfüggőek, amire jelentősége okán a következő fejezetben részletesen kitérek. Az eredmények alapján az is megállapítható, hogy különböző térbeli léptékben (Magyarország, Kazahsztán) mennyiségileg a biomassa szerinti gildek jellemzik legjobban a vízimadarak anyagforgalmi szerepét. Az alulról felfelé (BOT) és a felülről lefelé (TOP) irányuló ökoszisztéma-funkciókat egyidejűleg is megvalósíthatják különféle madárfajok ugyanabban az ökoszisztémában, vagy ugyanaz a faj különböző ökoszisztémákban (pl. tengeri madarak guanófelhalmozása a szárazföldi fészektelepeken). Az eredmények megerősítik, hogy a madarak kettős kontrollfunkcióit egyidejűleg kell vizsgálni az ökoszisztéma-modellekben (Crawford mtsai., 2018; Ellis, 2005; Sekercioglu, 2006; Sekercioglu mtsai., 2016).

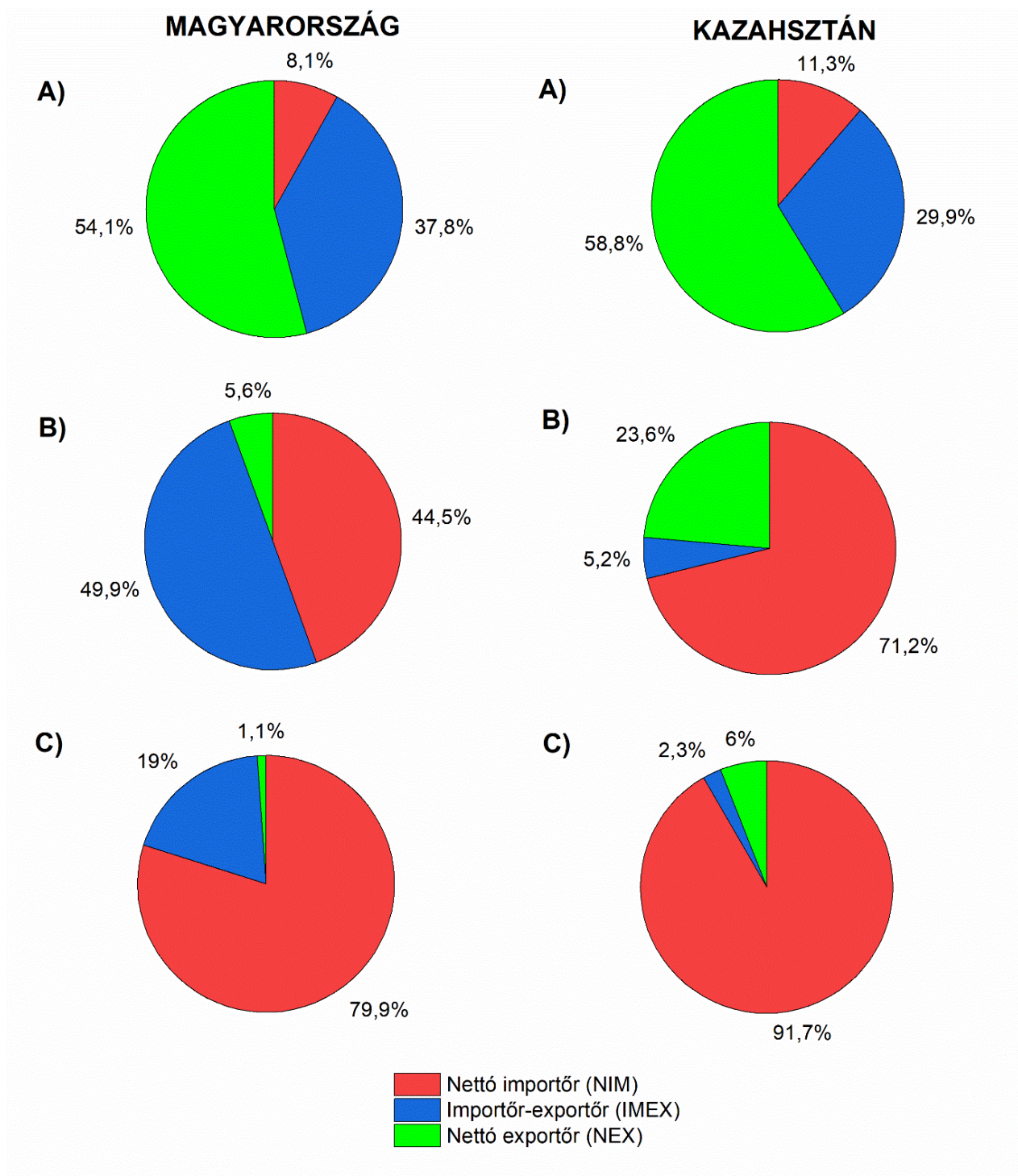


27. ábra. A sós és szikes vizek vízimadár-közösségének táplálkozási gildszerkezete az éves madárszámlálási adatok alapján Kazahsztánban és Magyarországon (Boros és mtsai., 2021; 2023)

A) Fajok száma szerint (N), B) Egyedsűrűség szerint (ind./ha), C) Biomassa szerint (g/ha);

Magyarország: Böddi-szék, Kelemen-szék, Zab-szék, 2017;

Kazahsztán: 63 víztest, 2014–2022.



28. ábra. A sós és szikes vizek vízimadár-közösségének anyagforgalmi gildszerkezete (VAG) az éves madárszámlálási adatok alapján Kazahsztánban és Magyarországon (Boros és mtsai., 2021; 2023)

A) Fajok száma szerint (N), B) Egyedsűrűség szerint (ind./ha), C) Biomassza szerint (g/ha);

Magyarország: Böddi-szék, Kelemen-szék, Zab-szék, 2017; Kazahsztán: 63 víztest, 2014–2022.

Az alkalmazott VAG (Boros, 2021a) egyszerűen megfeleltethető a domináns ökoszisztéma-kontrollfunkcióknak az alábbi csoportosítás szerint (Boros és mtsai., 2025):

- Nettó importőr gild (NIM): BOT kontrollfunkció (elsősorban növényevők);
- Importőr-exportőr (IMEX): BOT és TOP kontrollfunkció (elsősorban mindenevők);
- Nettó exportőr gild (NEX): TOP kontrollfunkció (elsősorban gerinctelen- és hlevők).

Ennek megfelelően a NIM gildbe tartozó nagy testű, növényevő, lúdalakú madárfajok BOT szerepe eurázsiai léptékben meghatározó a sós és szikes vizek anyagforgalmában. A bemutatott gild szerkezet alapján az is kitűnik, hogy mind funkcionálisan, mind pedig mennyiségi szempontból köztes anyagforgalmi szerepű az IMEX gild. Mivel az IMEX gild az anyagmérleg tekintetében kétirányú funkcióval bír (importőr-exportőr), ezért BOT és TOP kontrollt egyaránt gyakorolhat. Az IMEX gild komplex trofikus szerepét az is jellemzi, hogy ebbe döntően a mindenevő madárfajok sorolhatók be – pl. a récefélék (Anatidae) és a sirályfélék (Laridae) bizonyos fajai –, továbbá biomasszájuk részesedése a teljes közösségben általában a NIM és NEX gildek között helyezkedik el.

A döntően TOP kontrollfunkcióval jellemezhető, elsősorban gerincteleneket és halakat fogyasztó NEX gild biomasszája rendszerint a legkisebb részesedésű a sós és szikes vizeken, ugyanakkor – fajgazdagsága következtében – a gild összetett trofikus szabályozó szerepe jelentős, mégis sok esetben elhanyagolják a vízi ökoszisztémák táplálékhálózatának elemzésekor (Chen és mtsai., 2023). A NEX-nek a NIM és IMEX gildhez képest alacsony biomasszaaránya azt is jelenti, hogy mennyiségi szempontból a vízimadarak BOT kontrollja a meghatározóbb a TOP hatással szemben, tehát lényegében tápanyagokkal megtermékenyítik ezeket a lefolyástalan vizeket.

A korábbi és az újabb vizsgálatok is igazolták, hogy a gerinctelenfogyasztó vízimadarak (NEX) jelentős mértékű TOP kontrollt gyakorolhatnak a szikeseken például a zooplanktonra és a makrogerinctelenekre, bár ennek mértéke sok tényezőtől függ (Boros és mtsai., 2008b; 2025; Horváth és mtsai., 2013a). A kisebb testű, de tömeges zooplanktont elsősorban a szűrő táplálkozású vízimadárfajok tudják hatékonyan fogyasztani, melyek elsősorban récefélék és bizonyos partimadarak. Ezek közül mennyisége okán modellfajnak tekinthető a kanalas réce (*Spatula clypeata* Linnaeus, 1758) és a gulipán (*Recurvirostra avosetta* Linnaeus, 1758) (Boros és mtsai. 2006b; Forró és Boros, 1997), melyek TOP kontrollja becslésünk szerint azonban a gyors szaporodású zooplankton magas abundanciáját nem tudja kimeríteni (Horváth és mtsai.,

2013a). Ugyanakkor számos vízimadár faj – különösen az IMEX gildbe tartozó récefélék fajai – a detrituszt is fogyasztja, aminek a jelentősége nagy lehet a sós és szikes vizek trofikus rendszerében egyaránt (Boros és mtsai., 2008b; Saccò és mtsai., 2021). Ezt alapul véve a szűrő táplálkozású, mindenevő vízimadarak – főként récefélék – az aljzatra lesüllyedő elhalt teljes zooplankton-biomasszát másodlagosan detrituszként is tudják hasznosítani, ami tömegénél fogva jelentős lehet a szikes medrek aljzatán.

Emellett mind a szűrő, mind a csipegető, tapogató táplálékfelvételi stratégiát alkalmazó madárfajok hatékonyan fogyaszthatják a nagyobb testű, legkülönbözőbb életformát (bentosz, nekton) képviselő makrogerincteleneket, melyek biomasszája viszont szikes vizekben gyakran szignifikánsan kisebb, mint a zooplanktoné. Közülük az időszakos szikes vizekben mennyiségi szempontból a tócsarákok (*Branchinecta* spp.) és a vízipoloskák (*Nepomorpha*) emelhetők ki (Boros és mtsai., 2006a, 2006b; 2008b; Horváth és mtsai., 2013b), míg sós vizekben a sórákok (*Artemia* spp.) jellemzőek. Tekintettel arra, hogy biomasszájuk a szikes vizekben rendszerint jelentősen kisebb, mint a zooplanktoné, ezért ezek csupán időszakosan és lokálisan jelentkező táplálékforrások a vízimadaraknak (Boros és mtsai., 2006a; 2006b; 2008b).

A vízimadarak BOT és TOP ökoszisztéma-kontrollfunkciójának együttes igazolására az eurázsiai léptékű (Magyarország és Kazahsztán) vizsgálatban az egyes vizekben észlelt vízimadár-gildék egyedsűrűsége alapján az alábbi csoportváltozókat lehetett elkülöníteni és alkalmazni a GAM-elemzésben (Boros és mtsai., 2025) (29. ábra):

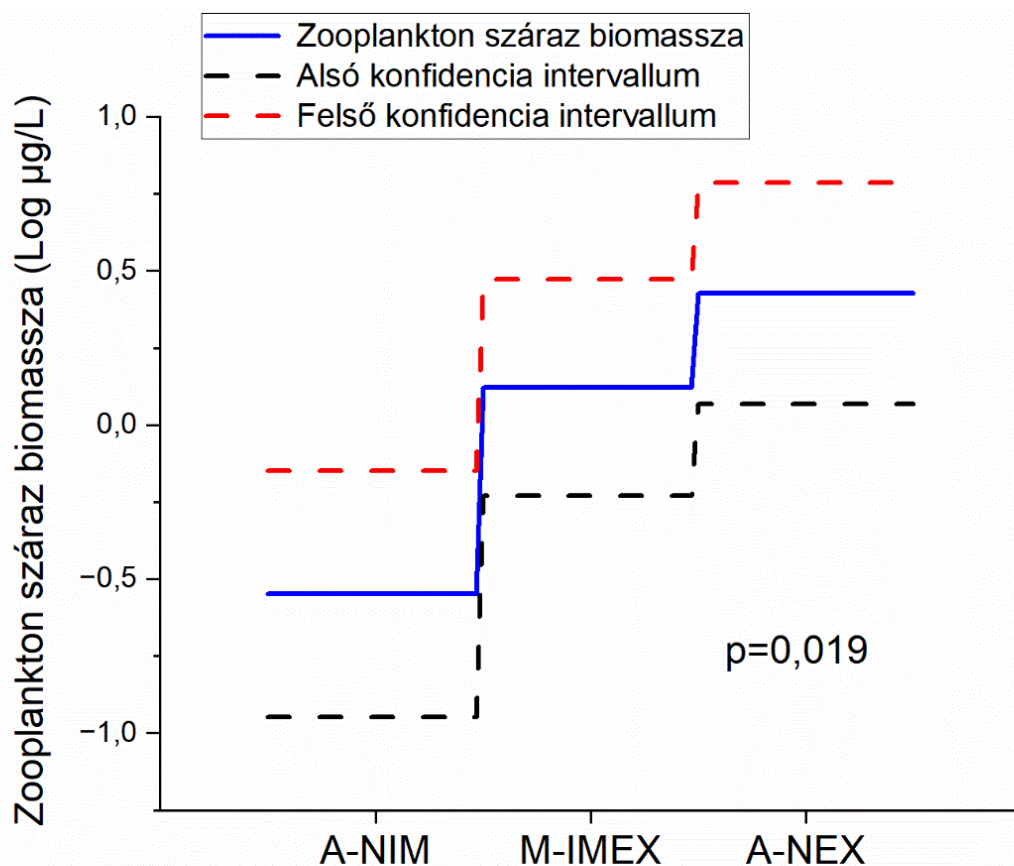
- Alacsony intenzitású BOT kontrollfunkció: ahol a NIM gild nem volt domináns (< 50%).
- Alacsony intenzitású TOP kontrollfunkció: ahol a NEX gild nem volt domináns (< 50%).
- Nagy intenzitású BOT és TOP kontrollfunkció: ahol a három tápanyagforgalmi gild egyidejűleg jelen volt legalább 30%-os arányban, vagy csak az IMEX gild volt a domináns.

A GAM-elemzés eredménye alapján megállapítható, hogy a három elkülönített gild és ökoszisztéma-kontrollfunkció szignifikáns volt a modellben. A nagy térléptékű, reprezentatívnek tekinthető adatsor igazolja, hogy a vízimadarak zooplanktonra gyakorolt BOT és TOP hatása egyaránt jelentős a sós és szikes vizeken. Ugyanis szignifikánsan kisebb volt a

zooplankton-biomassza ott, ahol a vízimadarak okozta BOT kontroll is csekély volt. Emellett a zooplankton-biomassza közepes mennyiségű volt ott, ahol mindkét vízimadár-kontrollfunkció jelentős intenzitású volt, továbbá a legnagyobb zooplankton-biomassza ott adódott, ahol a vízimadarak TOP kontrollja a legkisebb volt (29. ábra).

Az eredmények aláhúzzák, hogy a vízimadaraknak kettős ökoszisztéma-kontrollja van sós és szikes vizekben, amelynek mértéke és arányai azonban még kevésbé ismertek a vízi ökoszisztémákban és vizes élőhelyeken, ezért jelentőségét gyakran alábecsülik, vagy nem értékelik kellő mértékben egy ökoszisztémán belül, illetve teljesen figyelmen kívül hagyják. A kettős ökoszisztéma-kontroll miatt a vízimadarak a sós és szikes vizek zászlóshajó ökoszisztéma-indikátorainak is nevezhetők, ami kezelésük és monitorozásuk terén nagy gyakorlati jelentőséggel is bír (Boros és mtsai., 2025).

A 30. ábra bemutatja, hogy a kettős kontrollhatásból a BOT kontrollját a NIM gild nagy testű, elsősorban növényevő, lúdalakú madárfajai látják el. Köztes szerepet töltenek be a mindenevő IMEX gild fajai (pl. a réce- és sirályfélék bizonyos fajai) kettős kontrollfunkcióval (BOT és TOP) az időszakos és állandó vizeken egyaránt. A madárürülékből származó tápanyag az algák és heterotróf mikroorganizmusok (baktériumok, egysejtűek) közvetítésével eljut a zooplanktonig. Ezen a ponton szétválik az időszakos és állandó vizek trofikus rendszere. Az időszakos vizekben a halak hiányában leegyszerűsödik a tápláléklánc, mert a zooplankton egy részét közvetlenül fogyasztják a NEX gildbe tartozó, szűrő és csipegető táplálkozású, TOP kontrollt gyakorló madárfajok (pl. partimadarak) és az IMEX gildbe tartozók is (pl. récefélék). Ezzel szemben az állandó vízborítású vizekben a zooplanktont nagyobb részben a halak fogyasztják, majd végül a NEX és az IMEX gildbe – pl. vöcsökalakúak (Podicipedidae), gödényalakúak (Pelecaniformes); sirályfélék – tartozó halevő madarak TOP kontrolljával zárul a trofikus lánc. Mindemellett a detrituszt fogyasztják bizonyos halfajok és az IMEX gildbe tartozó, szűrő táplálkozású, mindenevő récefélék is. A madarak kettős kontrollfunkciója mind alulról, mind felülről intenzívebb az időszakos vizeken, egyrészt a rövidebb tápláléklánc, másrészt a kisebb víztérfogat miatt, ahol az ürülékből származó tápanyagok nagyobb koncentrációban halmozódnak fel, harmadrészt a sekélyebb vízben a táplálék könnyebben hozzáférhető a madarak számára (Boros és mtsai., 2025).



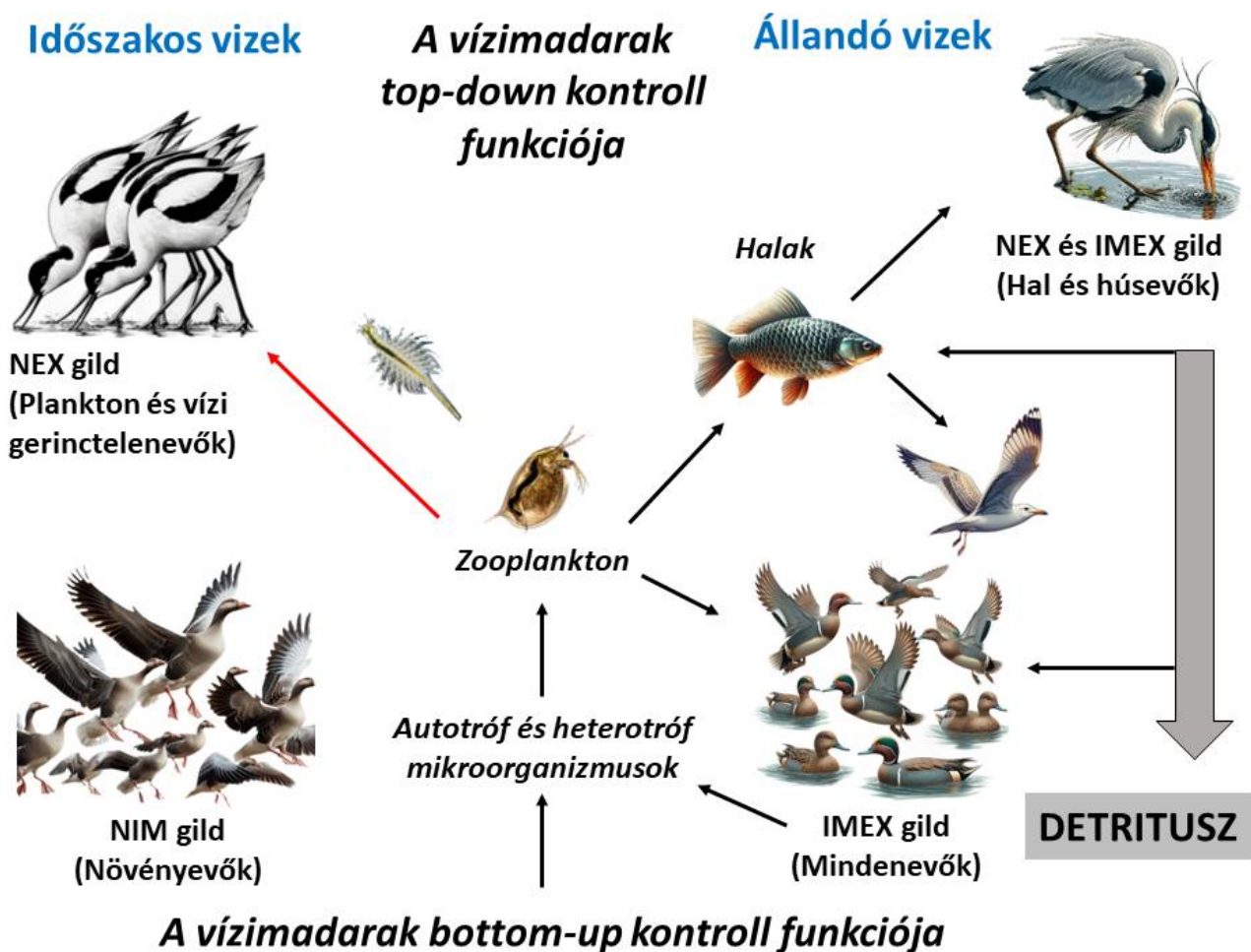
Vízimadár anyagforgalmi gildek és ökoszisztéma kontroll funkciók

29. ábra. A zooplankton (Rotifera, Crustacea)-biomassza szignifikáns különbsége a különböző vízimadár anyagforgalmi gildek (VAG) és ennek megfelelő ökoszisztéma-kontrollfunkciók mellett az általánosított additív modellben (GAM) sós és szikes vizekben (N = 90) Kazahsztánban és Magyarországon (Boros és mtsai., 2025)

A-NIM: Alacsony egyedsűrűségű nettó importőr gild (NIM) BOT kontrollfunkcióval.

M-IMEX: Magas egyedsűrűségű importőr-exportőr (IMEX) gild BOT és TOP kontrollfunkcióval.

A-NEX: Alacsony egyedsűrűségű nettó exportőr gild (NEX) TOP kontrollfunkcióval.



30. ábra. A vízimadarak trofikus kapcsolatai, valamint a kettős ökoszisztéma-kontroll az időszakos és állandó, sós és szikes vizek táplálékhálózatában (Boros és mtsai., 2025)

NIM: nettó importőr gild és bottom-up (BOT) kontrollfunkció;

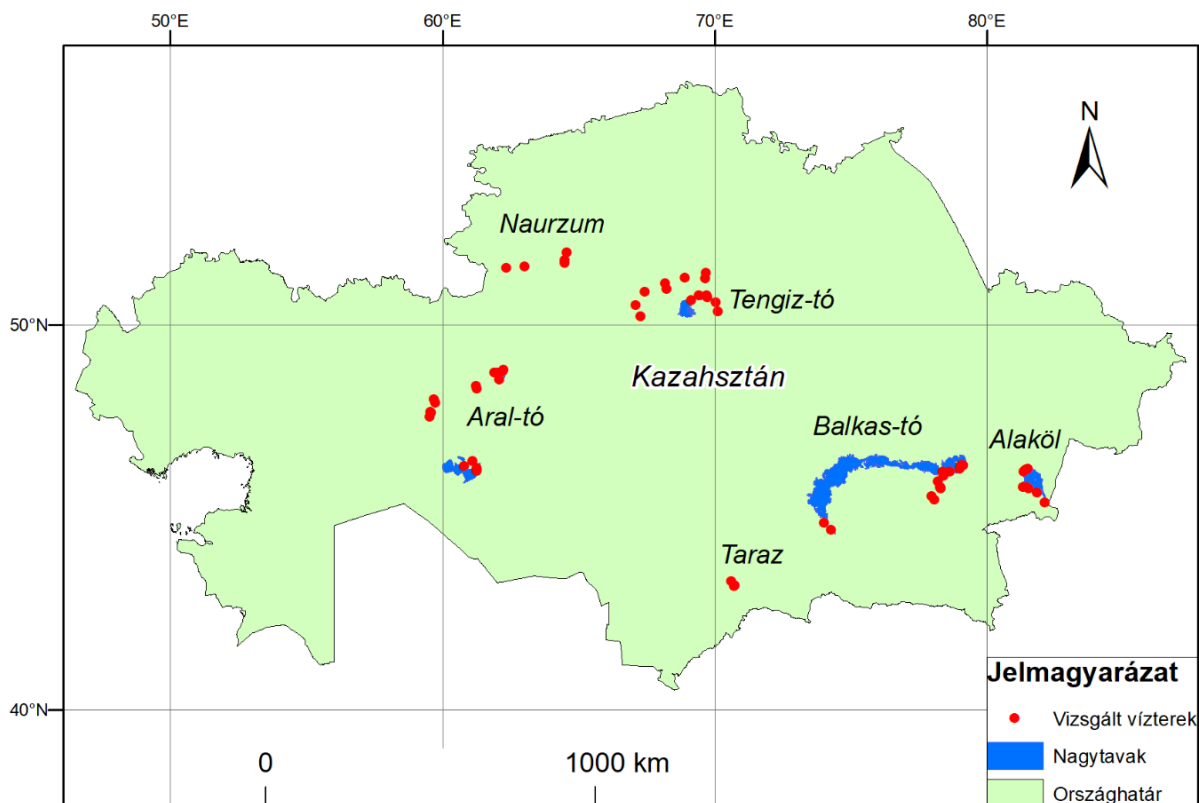
IMEX: importőr-exportőr gild és bottom-up (BOT) + top-down (TOP) kontrollfunkció;

NEX: nettó exportőr gild és top-down (TOP) kontrollfunkció.

3.4.2.2. A vízimadár anyagforgalmi gildek és ökoszisztéma-kapcsolataik a sós és szikes vizeken többléptékű térbeli skálán

Célul tűztük ki a vízimadarak anyagforgalmi gildekbe való besorolását (Boros, 2021a) különféle méretű, jellegzetes, kontinentális sós és szikes víztesteken, többszintű térbeli léptékben (helyi és regionális) Közép-Ázsiában (Kazahsztán), ahol nagy számban találhatók ilyen víztestek. A fő hipotézis az volt, hogy a VAG (NIM, IMEX, NEX) mennyiségi szerkezete az ökoszisztéma-kapcsolatokon keresztül összefüggésbe hozható a vízi ökoszisztémákat meghatározó sajátos tényezőkkel (pl. szalinitás, trofitás, vízmélység). A második cél az volt, hogy az anyagforgalmi és az általánosan használt táplálkozási gildek (húsevő, növényevő, gerinctelenekkel táplálkozó, mindenevő, halevő) mennyiségével összevessük a sós és szikes vizek meghatározó tulajdonságait különböző térbeli skálán. Harmadrészt ezekre alapozva további módszereket javasoljunk a vízimadarak ökoszisztéma-kapcsolatainak jobb megismerésére és a vízimadarak környezeti monitorozásban való hatékony hasznosítására, ami a nagy és nehezen bejárható földrajzi régiókban (mint pl. Kazahsztán) lehet igen hasznos módszer.

A céloknak megfelelően Kazahsztánban nyílt lehetőség nagy térléptékben egy 1700 km hosszú és 1000 km széles régióban jelentős számú és különböző méretű, sós és szikes víztestből ($N = 63$) alapadatokat gyűjteni (31. ábra) néhány meghatározó ökológiai tényezőről (vízmélység, szalinitás, ionösszetétel, TN-, TP-, CHL- és triptofánkoncentráció). Egyidejűleg a madárszámlálási adatok alapján Boros (2021a) módszere szerint meghatározásra kerültek a különféle VAG szerkezetének mennyiségi adatai (diverzitás, egyedsűrűség, biomassa). Emellett a VAG-ból képezve létrehoztunk egy új anyagforgalmi transzportindexet is. Ezt egészítettük ki közepes térbeli léptékben a – víztestek partvonalától számított 10 km-es zónában – távérzékelési és térinformatikai adatbázisokból származó különféle környezeti adatokkal (felszínborítás, parttagoltsági index, MODIS NVDI, GPP Aqua, HydroLAKES adatbázis). Az így gyűjtött adatokat térinformatikai adatbázisba rendeztük, és sokváltozós módszerekkel elemeztük különféle térléptékekben, ami a tanulmány egyik újdonsága.



31. ábra. A vízimadár anyagforgalmi gildek nagy térléptékű vizsgálatában szereplő sós és szikes vizek elhelyezkedése Kazahsztánban (Boros és mtsai., 2023)

Eredményeink azt mutatták, hogy az alkalmazott VAG mennyiségi eloszlása a különféle ökoszisztéma-kapcsolatokon keresztül szoros kapcsolatban állt az élőhelyül szolgáló sós és szikes víztestek jellegzetes környezeti tulajdonságával, melyek alapján hozzávetőlegesen becsülhető a vízimadarak anyagforgalmának mérlege. Ennek lényege, hogy a gildek aránya a következőképpen tekinthető előrejelzőnek: ha nagyobb a NIM és/vagy az IMEX sűrűsége vagy biomasszája, mint a NEX-é, akkor a vízi ökoszisztéma trofikus állapota az allochton vízimadár-tápanyagterheléssel jelentősen érintett, ilyenek az igen sekély, időszakos vizek, ahol viszont a NEX gild egyedsűrűségi aránya általában relatíve alacsonyabb a közösségben (5%).

Ezzel szemben elsődlegesen a NEX-fajok, másodlagosan bizonyos IMEX-fajok dominanciája feltételezi, hogy a víztest jelentős autochton tápanyagforrásokkal és strukturált táplálékhálózattal rendelkezik. Ilyenek a nagyobb sós és szikes víztestek, melyeknek a nagyobb méretük miatt stabilabb a vízfogalmuk, így sok esetben jelentős méretű, rezidens halállomány megtelepedését is lehetővé teszi. Ez kedvez az obligát hlevő madarak – pl. gödényalakúak

(Pelecaniformes) – tömeges jelenlétének is. Emellett elmondható, hogy a sós és szikes vizek táplálkozási gildjeiben általában dominálnak a nagy testű, növényevő, lúdalakú madárfajok (NIM) és a közepes testű, mindenevő réce- és sirályfélék (IMEX). A hlevő madarakon túlmenően a szintén NEX gildbe tartozó gerinctelenevők (pl. partimadarak) a sekélyebb időszakos és az állandó vízborítású víztestek parti zónájában lehetnek jelentősek.

Eredményeink azt is szemléltetik, hogy a VAG denzitása és biomasszája hasonlóan jó modelleket ad a sós és szikes vizek ökológiai adottságára, míg a diverzitás kevésbé megbízható előrejelző, mert a madárközösségek kevésbé függnak más közösségek diverzitásától (Amat és Green, 2010). A gildok többléptékű elemzése a korábbi hazai vizsgálatokhoz hasonlóan megerősítette, hogy az NIM gild egyedsűrűsége és biomasszája fontos szerepet játszik a sós és szikes ökoszisztémák tápanyag-körforgásában: azokon ugyanis a vonuló, nagy testű, növényevő NIM-madárfajok (bizonyos lúdalakúak és darufélék) nagy csapatai gyűlnek össze (pl. ramsari területek), ami guanotrofizációhoz vezethet (Boros és mtsai., 2021).

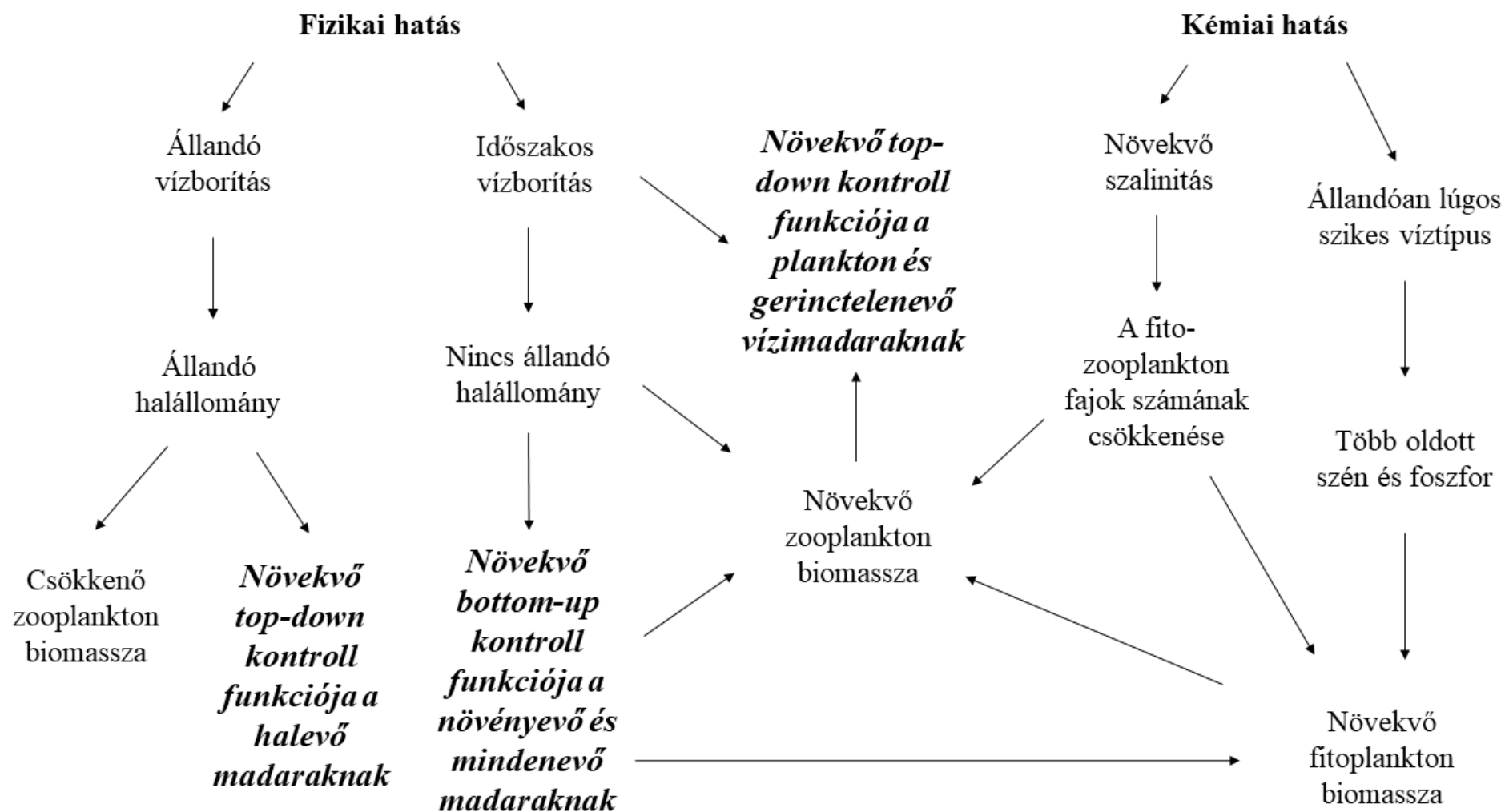
A triptofán a könnyen bomló szerves anyagok indikátoraként (Sorensen és mtsai., 2018) a detrituszfogyasztó IMEX- és NEX-vízimadarak táplálékforrásainak közvetett mérőszáma lehet, ennek megfelelően például a NEX gild esetében találtunk összefüggést ezzel a tényezővel. Az IMEX és NEX gildbe tartozó madarak létszáma negatívan reagált a szalinitásra a kazahsztáni adatsorban, ami jelzi hogy a jelentős mértékben megnövekedett sótartalom (> 50 g/L) már negatívan befolyásolhatja a vízimadarak táplálékát jelentő vízi gerinctelenközösségek többségét (Saccó és mtsai., 2021; Warren, 2006; Whitfield és mtsai., 2012), amire számos példát ismerünk hiperszalin környezetben (Andrei és mtsai., 2008; Senner és mtsai., 2018).

A VAG többléptékű térbeli skálán végzett mennyiségi elemzésének eredményei is aláhúzzák, hogy a vízimadarak egyidejűleg kettős ökoszisztéma-kontrollt (BOT és TOP) gyakorolnak a sós és szikes vizekben, tehát megalapozottan tekinthetők zászlóshajó ökoszisztéma-indikátoroknak is ezekben a rendszerekben (Boros és mtsai., 2025).

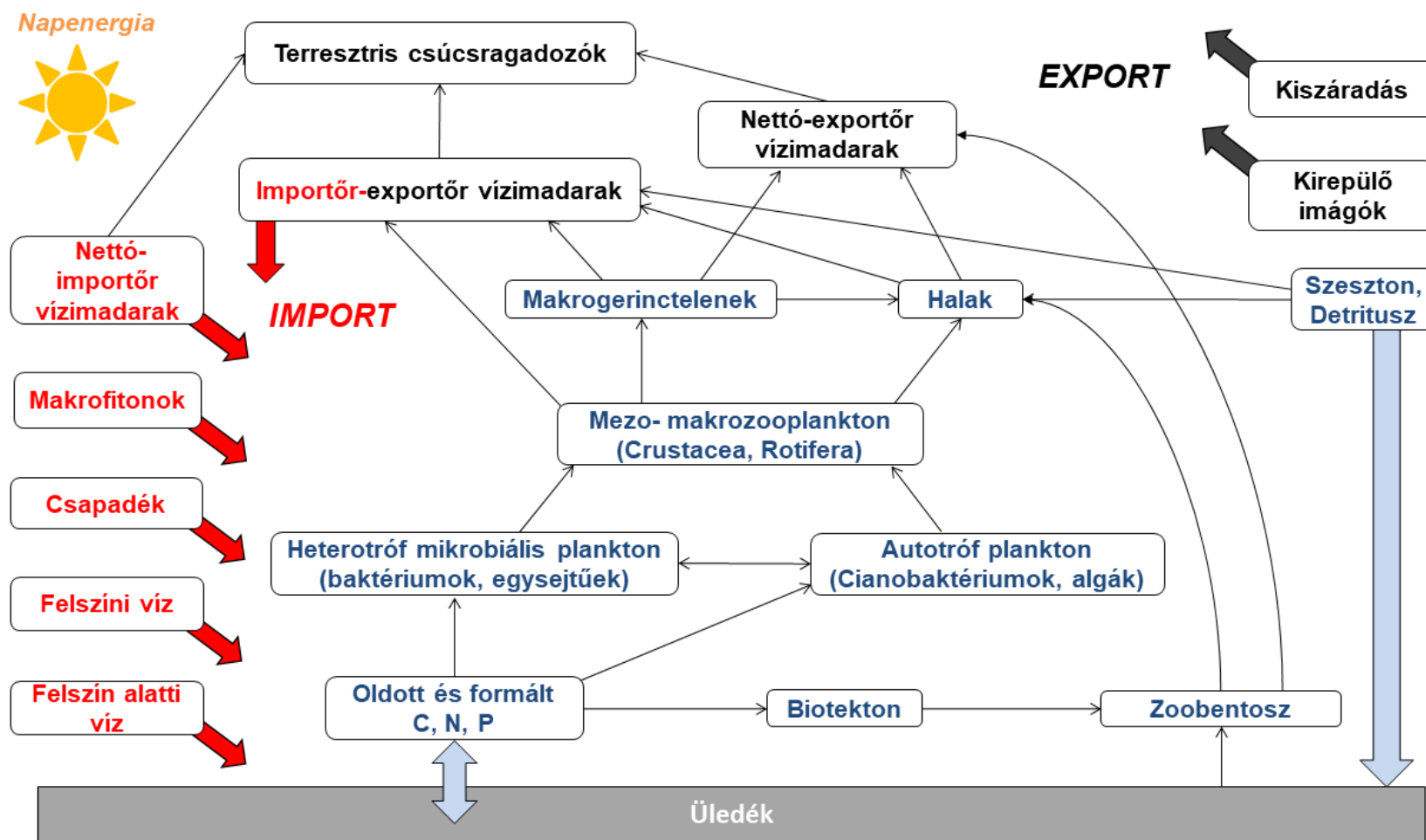
3.5 A sós és szikes vizű ökoszisztémák trofikus rendszerének és táplálékhálózatának sajátosságai Eurázsiaiában (szintézis)

A tengerekkel nem összefüggő, kontinentális sós és szikes vizek kialakulásának hidrogeológiai háttérében jelentős szerepe van a helyi és regionális, felszín alatti gravitációs áramlási rendszereknek (Tóth, 1999; 2009), amelyek ezen vizek sajátos hidrológiai viszonyai mellett az anyagforgalomban is jelentős szerepet játszanak (Boros és mtsai., 2020; Saccò és mtsai., 2021). Az egyes vizek összetételében a különféle gravitációs rendszerek keveredhetnek, ami mind helyi, mind regionális szinten nagy fokú változatosságot és területi mozaikosságot eredményez a felszíni vizek ionösszetételében (Boros és Kolpakova, 2018; Czauner és mtsai., 2024; Hammer, 1986; Schagerl és Renaut, 2016; Simon és mtsai., 2011; Tóth, 1999; 2009). Ehhez képest közvetlenül a csapadékból és a felszíni vízfolyásokból eredő vízmennyiség az időszakos vizek vízmérlegében kevesebb, míg az állandó vízborításúak esetében jelentősebb (Baják és mtsai., 2022; Boros és mtsai., 2023; Boros és Vörös, 2025).

A kémiai változatosság mellett az iondominancia alapján az ökológiai sajátosságok szempontjából három fő kémiai típust különítettem el az elemzéseim során: sós; sós-szikes, szikes. A különféle nátriumsók oldhatóságának függvényében a sós vizek szalinitása általában magasabb a szikesekhez képest, és amíg a szikesek stabilan lúgosak, addig a sós vizekben a kémhatás a vízben zajló kémiai folyamatok függvényében ingadozik. Ezt a vízben zajló lebontási és termelési folyamatok is jelentősen befolyásolják a szén-dioxid- és karbonátrendszeren keresztül. Ezért a sós vizek is lehetnek időszakosan lúgosak, míg a szikesek állandóan alkalikus vizek (Boros és Kolpakova, 2018). A különböző kémiai típusok részben eltérő fizikai, kémiai és biológiai sajátosságai befolyásolják az ökoszisztéma-kapcsolatokat is. A sós és szikes vizű ökoszisztémák sajátos planktonikus rendszerében az eredményeink szerint a kémiai típus (sós, szikes), a vízborítás (időszakos, állandó) és a vízimadarak meghatározó szabályozó tényezők (32. ábra). A sós és szikes vizű ökoszisztémák sajátos trofikus sémáját a 33. ábrán foglaltam össze.



32. ábra. A sós és szikes vizű ökoszisztémák planktonikus rendszerét szabályozó tényezők (Boros és mtsai., 2025)



33. ábra. A sós és szikes vizű ökoszisztémák sematizált trofikus rendszere

Jelmagyarázat: piros - import tényezők; kék - a víztér belső tényezői; fekete - export tényezők

Megjegyzés: az időszakos vizekben a halak hiányoznak, míg az állandó vízborítású vizekben a kiszáradás hatása mérsékelt

A vízben uralkodó, többszörösen szélsőséges fizikai és kémiai viszonyok közül a szikesek esetében a stabilan lúgos kémhatásnak köszönhetően magas DOC koncentráció és kolloidális ásványi zavarosság érdemel említést, valamint az, hogy a N/P arány szokatlanul alacsony (< 1), mert a lúgos környezetben jelentős nitrogénvesztés léphet fel szabad ammónia gáz formájában (Boros és mtsai., 2008a; 2020; Clarisse és mtsai., 2019), melyek meghatározó vízkémiai különbségek a sós vizekkel szemben. Ezzel szemben a sós vizek időszakosan lúgos kémhatásának köszönhetően az N/P arány kiegyenlítettebb, valamint rendszerint kisebb a TSS-Alg és a DOC koncentrációja. Összességében mindkét kémiai típus gyakran hipertóf tápanyag-ellátottságú, különösen az időszakos és az állandó vízborításúak alacsony vízállás esetén (Boros és mtsai., 2008a; 2017a; 2017b; 2021; 2023; 2025; Boros és Vörös, 2025; Hammer, 1986; Lengyel és mtsai., 2019; Saccò és mtsai., 2021). A szélsőséges környezetben élő fitoplanktonra épülő tápláléklánc atipikus, és a mikrobiális hurok jelentősége megnövekszik (Padisák és Naselli-Flores, 2021). Ezért a szélsőséges körülmények ellenére a mikrobiális diverzitás sokszor igen magas (Sorokin és mtsai., 2014), ami a hazai szikes vizekre is jellemző (Felföldi, 2020; Szabó és mtsai., 2017).

A nitrogén és különösen a P külső forrását tekintve elsősorban az időszakos vizek esetében igen jelentősek lehetnek a NIM gildbe tartozó vízimadarak, pl. a ludak (Boros és mtsai., 2008a; 2016; 2021; 2023; 2025), míg az állandó vízborításúakban a felszíni vízfolyások is jelentős mennyiségű tápanyagot szállíthatnak a lefolyástalan medrekbe (Boros és mtsai., 2023). Ismeretes, hogy az oldott tápanyagok növekedése a planktonikus eutrofizációnak kedvez, míg a szalinitás növekedése a tápanyagok hozzáférhetősége szempontjából inkább a bentikus eutrofizációt segíti elő, és a makrofitonok is visszaszorulnak (Bergier és mtsai., 2014; Segal és mtsai., 2006; Shadrin, 2018; Timms, 2005) (32. ábra). Mivel a magas sótartalom gyakran erősen lúgos kémhatással párosul, ez elősegíti a sótartalom- és lúgosságtolerancia együttes kialakulását (Flowers és mtsai., 2010; Pätsch és mtsai., 2024), valamint a sós talajok is lehetnek lúgosak, ezért kevés obligát halo- és alkalofil indikátor-növényfaj azonosítható.

Ennek megfelelően az aljzaton élő algák a kevésbé zavaros és magasabb szalinitású sós vizekben találják meg jobban az életfeltételeiket, míg a szerves eredetű, igen zavaros szikes vizekben a pikocianobaktériumok tömeges megjelenése jellemző, valamint a pikoeukarióta algák a szikes és a hipersós vizekben egyaránt elszaporodnak (Boros és mtsai., 2016; Somogyi és mtsai. 2016; 2022b) (32. ábra). Az árnyéktűrő meroplanktonikus kovaalgák a vízoszlop felkeveredése miatt jelennek meg a planktonban (Padisák és Dokulil, 1994), valamint az anoxigenikus fototróf baktériumok egyaránt tömegesek lehetnek a sós és szikes, oldott szerves

anyagban gazdag (polihumic) vizekben (Somogyi és mtsai., 2022a; Szabó-Tugyi és mtsai. 2019). Néhány centiméteres alacsony vízállás esetén a szikes vizek is átlátszóvá válhatnak, és akkor átmeneti bentikus algavirágzás is bekövetkezhet, például a relatív nitrogénhiány miatt nitrogénkötő cianobaktériumok (pl. *Nodularia willei*) extrém tömegprodukciónak (Vörös és Boros, 2010). Emellett a kovamoszatok (Bacillariophyceae) a növényi bevonatban és az aljzaton is jelentős abundanciában fordulnak elő a szikeseinken, így jó indikátorai ennek a sajátos fizikai és kémiai környezetnek (Ács és mtsai., 1991; 2023; Buczkó, 1989; Buczkó és Padisák, 1987/88.; Stenger-Kovács és mtsai., 2014; 2016).

A tápanyagterhelésből a DOC tekintetében a makrofítonok és a talajvíz egyaránt meghatározó belső és külső forrás (Boros és mtsai., 2020). A jelentős mennyiségű külső tápanyagterhelés alloszapróbiát alakíthat ki, különösen az időszakos vizekben, ahol a fogyasztói szintek szempontjából a bakteriális hurok jelentősége megnövekszik a növényi tápanyagokra épülő autotróf plankton mellett. A növényzet lebomlásához kapcsolódóan a huminanyagoktól színes szikes vizekben az anoxigenikus fototróf bakterioplankton is uralkodóvá válhat (Felföldi, 2020; Somogyi és mtsai., 2022a; Szabó-Tugyi és mtsai. 2019). Az elhalt makrofítonok víztérben történő lebomlása mellett – ami nagymértékben fokozza a nettó heterotrófiát – a növényfogyasztó állatok szervesanyag-exportja lehet még jelentős. Anyagforgalmi szempontból igen jelentős szerepe van az időszakos vizek kiszáradásának is a tápanyagexport tekintetében, ami lassítja az eutrofizációt és a mederfeltöltődést (Boros és Vörös, 2025; Megyeri, 1999) (33. ábra), miközben a szervesanyag-lebontás és oxidáció következtében előálló szén-dioxid-kibocsátás is jelentős lehet (Keller és mtsai., 2020),

A nettó heterotróf alaptulajdonság az időszakos vizekben kombinálódik azzal, hogy ott hiányzik a halak predációs hatása, ami lerövidíti a táplálékláncot, és elsősorban a zooplankton tömeges elszaporodásának kedvez, de emellett az egyéb bentikus és nektonikus makrogerinctelenek mennyiségét is növelheti. Ez a felsőbb fogyasztói szinteken a nettó exportőr és importőr-exportőr gild táplálékkínálatának, valamint TOP kontrolljának kedvez az időszakos vizekben. Ezzel szemben az állandó vizekben a zooplankton és a makrogerinctelenek kompetitív fogyasztói a halak, ami a halfogyasztó madarak (pl. kormoránok, pelikánok) megjelenését okozza (32. ábra). A nekton és bentosz részét képező makrogerinctelen-csoportok (Anostraca; Corixinae, Chironomidae; Ceratopogonidae, Ephydriidae, Hydrophilidae) komplex módon vannak jelen a táplálékhálózatban. A nekton és a bentosz az időszakos vizekben szignifikánsan kisebb mennyiségben fordul elő, mint a szikes vizeinkben a rákok (Crustacea) alkotta zooplankton. A kiségek az alacsonyabb rendű és méretű plankton, valamint szesztont

(partikulált lebegő szerves anyag) fogyasztják, ezzel részben átfed a makroszkopikus vízi gerinctelenek tápláléka. Utóbbiak esetében azonban megjelenik a detrituszfogyasztás és a ragadozó életmód is, valamint makrogerinctelenek az imágók kirajzásával a szervesanyag-exporthoz is hozzájárulnak, amelyet a teresztris fogyasztók hasznosítanak (Andrikovics és Murányi, 2003; Boros és mtsai., 2008b; Dimentman, 1979; Megyeri, 1999; Murillo és Recasens, 1986) (33. ábra).

A tömegesebb zooplanktont elsősorban a szűrő táplálkozású, mindenevő vízimadarak (pl. *Anas* spp.) tudják hatékonyabban fogyasztani, de ezek a szesztont és detrituszt is felvehetik. A különféle életmódú, de kevésbé tömeges makrogerincteleneket főként a változatos táplálkozású szűrő és csipegető partimadarak tudják jól hasznosítani (Boros és mtsai., 2006a). A trofikus sémából látható, hogy a vízimadaraknak kettős – BOT és TOP – ökoszisztéma-kontrollja van: különösen az időszakos sekély vizekben, ahol a halak hiányában lerövidül a tápláléklánc, ezért a sós és szikes vizek vonatkozásában egyaránt zászlóshajó ökoszisztéma-indikátoroknak nevezhetők (Boros és mtsai., 2006a; 2006b; 2008b; 2016; 2021; 2023; 2025). Végül a csúcsragadozók szintjén mind az időszakos, mind az állandó vizeken a szárazföldi állatok zárják a táplálékláncot (33. ábra).

A lefolyástalan, időszakos, sós és szikes vizek jellemzően nettó heterotróf ökoszisztéma-állapota miatt különös jelentősége van a mikrobiális lebontásnak, amit bizonyít a heterotróf baktériumok igen magas abundanciája is a zavaros vizű szikesekben (Felföldi, 2020; Kirschner és mtsai., 2002; Eiler és mtsai., 2003; Schagerl és Burian, 2016). Emellett a szalinitás bakteriális diverzitásra gyakorolt hatásával sok tanulmány foglalkozik, ugyanakkor az ionösszetétel hatása már kevésbé kutatott, pedig sikerült kimutatnunk különbséget a különféle összetételű sókezelések baktériumtörzsekre gyakorolt hatásában, ahol a Na_2CO_3 bizonyult a legerősebb szelekciós tényezőnek (Csitári és mtsai., 2022). Azt is sikerült igazolnunk, hogy a zooplanktonnak jelentős TOP kontrollja van a bakterioplanktonon a szikes vizekben, ami szintén a mikrobiális hurok jelentőségét igazolja (Szabó és mtsai., 2020). Továbbá azt is kimutattuk, hogy a vízimadaraknak az endozookórián (endozoochory) keresztül jelentős szerepe van a mikrobiális közösségek ökológiai kapcsolatrendszerének fenntartásában a szikes vizek között (Szabó és mtsai., 2022). A mikrobiális hurokra épülően feltehetően a heterotróf egysejtűplankton is jelentős trofikus szerepet játszik a táplálékláncban, ennek ellenére ezek összetételéről és mennyiségéről nagyon korlátozott információkkal rendelkezünk, valamint hasonlóan nem ismertek még a vírus- és a gombaközösségek ezekben a vizekben (Felföldi, 2020).

4. Összegzés és kitekintés

A kontinensek mindegyikén találunk magas oldott ásványianyag-tartalmú (> 1 g/L) felszíni sós vizeket, számos nagy kiterjedésű sós tó ismeretes valamennyi földrészen, de döntő többségük sekély, többnyire időszakos vizes élőhely. A tengerektől független, kontinentális sós vizek (a továbbiakban sós vizek) kialakulása összetett hidrogeológiai és biogeokémiai folyamatok eredménye, ezért ionösszetételüket és szalinitásukat tekintve jelentős változatosságot mutatnak.

Az alkalikus szikes (továbbiakban szikes) vizek az általános értelemben vett sós vizeknek a sóösszetétel szempontjából egy jól elkülönülő csoportját képezik, amelyre a Na^+ , HCO_3^- és CO_3^{2-} dominanciája jellemző. Az összes egyéb vizet, ahol kizárólag a Cl^- és/vagy SO_4^{2-} dominanciája jellemző „sós” megnevezéssel használom az értekezésben. A sós és szikes vizek vízforgalmuk szerint lehetnek állandó (eusztatikus), átmeneti (szemisztatikus) és leggyakrabban változó (aszztatikus) típusúak. Mivel a vízforgalmat nem vizsgáltam, ezért a vízborítás szezonális jelenléte szempontjából az értekezésben csak állandó (lehet eu- és szemisztatikus) és időszakos (csak asztatikus) vízborítású kategóriákat különböztetek meg.

A szikeskutatásnak van hagyománya hazánkban, melyhez ezzel az értekezéssel is szeretnék hozzájárulni. Értekezésem célkitűzései az eurázsiai sós és szikes vizek ökológiai sajátosságainak összehasonlítására vonatkozóan a következők:

1. A különféle fizikai (színes, zavaros, időszakos, állandó) és kémiai típusú (sós és szikes) vizek hidroökológiai sajátosságainak jellemzése és összehasonlítása.
2. A makrofitonok szerepének megismerése a szikesek sajátos fizikai és kémiai tulajdonságainak kialakulásában.
3. A sós és szikes indikátor halofiton növényfajok elkülönítése.
4. Az autotróf plankton (cianobaktériumok és algák, összefoglalóan fitoplankton) és a heterotróf zooplankton (Rotifera, Crustacea) mennyiségi viszonyainak meghatározása a sós és szikes vizekben.
5. A sós és szikes vizekhez kötődő sajátos vízimadár-közösségek anyagforgalmi szerepének, valamint ökoszisztéma-kontrollfunkcióinak (BOT és TOP) és -kapcsolatainak megismerése.
6. A sós és szikes vizek sajátos trofikus rendszerének és táplálékhálózatának jellemzése.

A vizsgált területek és feldolgozott adatok származási helyei a vízkémiai elemzéseket illetően összesen nyolc országot (Ausztria, Kazahsztán, Kína, Magyarország, Mongólia, Oroszország, Szerbia és Törökország) érintenek Euráziában jelentős számban (N = 220). Ezek közül a Kárpát-medence (Ausztria, Magyarország, Szerbia) és Közép-Ázsia (Kazahsztán) a két kiemelten vizsgált régió, ahol nagy számban találhatók a sós és szikes vizek legkülönbözőbb típusai, úgymint az igazi tavak és az időszakos vagy állandó vízborítású vizes élőhelyek.

A terepi és laboratóriumi méréseket a limnológiában széleskörűen elterjedt műszerekkel és módszerekkel végeztük. A vízmadárfajok és táplálkozási módjainak besorolása az általam kidolgozott funkcionális anyagforgalmi gildekbe a módszerem szerinti szempontok és a madárszámlálások adatai alapján történt. Ennek lényege, hogy a vízterek és a szárazföld közötti anyagtranszportban a vízimadarak szerepe három funkcionális szemikvantitatív csoportra (gildre) osztható a víztestek élőhelyhasználata (táplálékválasztás, táplálkozás módja és mértéke) alapján: nettó importőr, importőr-exportőr és nettó exportőr vízimadár anyagforgalmi gildek (VAG). A vízimadárfajok C-, N- és P-terhelésének becslése a terepi madárszámlálások adatai alapján szintén saját módszer szerint a VAG-nek megfelelően történt.

Az adatbázisokat MS Excel táblázatkezelővel történt előkészítés után OriginPro 2021–2024 (OriginLab, Northampton, MA, <http://www.originlab.com>) statisztikai szoftverrel elemeztem, széles körben elterjedt módszerekkel (ANOVA, Mann-Whitney, Kruskal–Wallis, Dunn-tesztek, DCA, GAM, GLM, LMM, PCA). A térinformatikai elemzéseket (pl. térbeli autokorreláció és regressziók) és a térképeket ArcMap (Environmental Systems Research Institute, 2013) szoftver segítségével készítettem.

Az értekezésben szereplő vizsgálati területek bemutatása és az eredmények részletezve megtalálhatóak az értekezés alapját képező közleményekben (6.1. fejezet). Az eredmények négy fő témakörben kerülnek összefoglalóan ismertetésre és megvitatásra: vízkémiai sajátosságok, többszörösen szélsőséges (extrém) ökológiai tényezők, a fito- és zooplankton sajátosságai, valamint a VAG ökoszisztéma-kontrollfunkciói és -kapcsolatai.

A Kárpát-medencében a szikes alaptípus (Na^+ , HCO_3^-) az időszakos szikes vizek több mint felét tette ki. Ezen kívül 11 altípus volt elkülöníthető a domináns ionok (> 25 e %) sorrendje alapján, ami nagy fokú kémiai változatosságot jelent, ugyanakkor az alaptípuson kívül még a kloridos-szikes (Na^+ , HCO_3^- , Cl^- ; N = 10), valamint a szulfátos-szikes (Na^+ , HCO_3^- , SO_4^{2-} ; N = 9) altípusok voltak a leggyakoribbak. Az egyéb ionkombinációk csak elenyésző számban

fordultak elő. Annak ellenére, hogy a kontinentális vizek főbb ionösszetétel szerinti típusai már régóta ismertek, az irodalomban sokszor keveredik a sós és szikes vizek meghatározása, valamint fogalomhasználata, ami számos félreértésre ad okot. Ezért egy nagy térléptékű (eurázsiai), reprezentatív elemzés keretében jelentős számú ($N = 220$), 1 g/L-nél nagyobb szalinitású víztér alapján három fő kémiai típust határoztunk meg:

- Szikes: a Na^+ és $\text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-}$ az első helyen van a domináns (> 25 e %) ionok között.
- Szikes-sós (átmeneti): a Na^+ az első helyen van a kationok között, de a $\text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-}$ nem az első helyen van a domináns (> 25 e %) anionok között.
- Sós: minden egyéb ionkombináció 1 g/L-t meghaladó szalinitás esetén.

Egyidejűleg megerősítettük, hogy a szalinitás szignifikánsan magasabb volt a sós kémiai típusban a szikesekhez képest, míg ezzel ellentétesen a pH a szikes és szikes-sós típusokban volt nagyobb. Azt is megállapítottuk, hogy a szikes vizek állandóan, míg a sósak csak időszakosan lehetnek lúgosak, és a pH-értékek átfedése közel 50% volt a két kémiai típus között. Megállapítható, hogy az eurázsiai sós és szikes vizek olyan sajátos ökoszisztémák ahol a kis vízmélység, az időszakos kiszáradás, a nagy napszakos víz hőmérséklet-ingadozás, az TSS-Alg okozta nagy fokú zavarosság, a szalinitás, a lúgos kémhatás, a DOC és CDOM koncentrációja, valamint a hipertróf viszonyok egyidejű jelenléte többszörösen szélsőséges ökológia stressztényező az élővilág számára. A szikesekre jellemző állandóan lúgos pH (> 9) az a fő kémiai tényező, amelyre visszavezethető az általában magasabb TSS-Alg, DOC, CDOM, TP és CHL koncentráció, valamint kisebb N/P arány a sósakhoz képest. A Kárpát-medencére kiterjedő felmérés során a fényelnyelést (K_d) befolyásoló tényezők alapján (TSS-Alg, CDOM, CHL) meghatározásra kerültek a szikes vizek fehér és barna megnevezésű típusainak optikai tulajdonságai, melyek az állandóan magas pH-val összefüggésben leginkább megkülönböztetik a szikes vizeinket a sósaktól:

- Zavaros: ha a TSS-Alg $K_d > 55\%$ (korábban fehér megnevezésű).
- Színes: ha a CDOM $K_d > 55\%$ (korábban barna vagy fekete megnevezésű).
- Átmeneti (kevert): ha egyik komponens sem domináns ($K_d < 55\%$).

Ezeknek az időszakos szikes vizeknek a különösen magas DOC-tartalma részben a vízterekben található makrofítonok bomlástermékeiből, valamint a felszín alatti vizekben oldott szerves anyagokból származik. A laboratóriumi lebontási kísérletek bizonyították, hogy a *Bolboschoenus maritimus* lebomlása során a C-kibocsátás kétszer olyan magas DOC és 3,5-szer magasabb CDOM koncentrációhoz vezet, mint a *Phragmites australis* esetében.

A sótartalommal és lúgossággal szembeni tűrőképesség alapján csoportosításra kerültek a makrofítonok reprezentatív számú eurázsiai területen (N = 102). A „sós csoportba” a sótűrő (halotoleráns) és sókedvelő (halofil), míg a „szikes csoportba” az obligát lúgosságtűrő (alkalotoleráns) és az lúgosságkedvelő (alkalofil) fajok kerültek. Ennek megfelelően összesen 26 edényes halofiton karakternövényfaj került azonosításra a vizsgált területeken, melyek mindkét kémiai típusú élőhelyen előfordultak. A karakternövényfajok száma a szikes termőhelyen nagyobb volt, mint a sós élőhelyen, de a fajok többsége a sós és szikes élőhelyen egyaránt előfordult. A kémiai típus szerint osztályozva az élőhelyeket mindössze három olyan indikátor halofiton növényfajt sikerült elkülöníteni a karakterfajokon túlmenően, melyek csak a szikes élőhelyeken fordultak elő: *Aster tripolium*, *Puccinellia limosa*, *Suaeda pannonica*. Emellett három olyan sós indikátorfaj is meghatározásra került, mely csak a sós kémiai típusú élőhelyeken fordult elő: *Juncus maritimus*, *Salicornia prostrata*, *Suaeda salsa*, tehát a többi halofiton a sós és szikes élőhelyek közös karakterfajainak tekinthető. Emellett megállapítottuk, hogy a növényi telítettség index szignifikáns pozitív kapcsolatban áll a legmelegebb negyedév átlaghőmérsékletével, a termőtalaj homoktartalmával és az agyagfrakció arányával, valamint szignifikáns negatív kapcsolatban a földhőáramlással.

A szikesek igen magas TP-tartalmának eredetére vonatkozóan megállapítást nyert, hogy a vizsgált kiskunsági időszakos szikes vizek évi átlagos TP-koncentrációjának (5,17 mg/L) nagy részét a vízimadarak guantotrofizációja okozza (64%). Ezt az anyagforgalmi gildek szerint elsősorban a nagy testű, növényevő, nettó importőr lúdalakúak (Anseriformes) és darufélék (Gruidae), valamint a közepes testű, döntően mindenevő, importőr-exportőr lúdalakúak és lilealakúak okozzák. Ezekhez képest az allochton eredetű talajvíz (3%) és a csapadék (5%) lényegesen kisebb mértékben járul hozzá a hipertróf mértékű TP-értékekhez. Emellett az is igazolást nyert, hogy az időszakos szikes vizek különösen magas TP-koncentrációja a szikesekre jellemző fizikai (sekélység) és kémiai (lúgosság) tulajdonságokkal is összefügg.

A többszörösen szélsőséges ökológiai tényezőkkel összefüggésben kimutattuk, hogy szikes vizeinkben jelentősen kisebb a CHL mennyisége a TP koncentrációja alapján várható értéknél, ami azt jelenti, hogy ezeknek a vizeknek a gyakran pikoplanktondominanciájú fitoplanktonját valamilyen más környezeti tényező korlátozza. A korlátozó tényezők közül például a nagy fokú zavarosság (fénylimitáció) és a lúgosság miatt bekövetkező ammóniavesztesség csökkenti a N/P arányt, amely tényezők sós vizekben kevésbé érvényesülnek. Ugyanakkor a szikesekben lényegesen nagyobb TP koncentrációk fordulnak elő, mint a sós vizekben, ami elősegítheti a nagyobb planktonikus produkciót. Az alacsony termelési és légzési arány (P/R) a színes szikesben részben a nagy tömegben jelen lévő makrofítonokból eredő szerves anyagok lassú mikrobiális lebomlásával, míg ehhez képest a nyílt, zavaros szikes vízben mért nagyobb produkció a vízimadarak okozta guanotrofizációval magyarázható.

A nettó heterotrófia jelensége, valamint a kiszáradás és a kémiai típus (sós és szikes) hatása a planktonikus szintek mennyiségi viszonyaira a fito-zooplankton trofikus kapcsolaton keresztül került tanulmányozásra eurázsiai léptékben (Magyarország és Kazahsztán) különféle jellegzetes időszakos és állandó, továbbá szikes és sós vizekben. Míg a fitoplankton-biomassza a P-ral összefüggésben nagyobb volt a szikesekben, a zooplankton (Rotifera, Crustacea) biomasszájának tömege nem különbözött szignifikánsan a szikes és sós típus között, ugyanakkor jelentősen nagyobb volt az időszakos vizekben az állandó vízborításúakhoz képest, ami részben a halak TOP kontrolljának hiányával magyarázható. Emellett a fitoplankton-biomassza alapján a zooplankton-biomassza mennyisége lényegesen nagyobb volt az eutróf tavakból származó összefüggés szerint várható értéknél. Ebből levonható az a következtetés, hogy a sós és szikes vízi zooplanktonprodukció nem csak a fitoplanktonra, hanem az egyéb planktonikus heterotróf mikroszervezetekre is épül, melyet a guanotrofizáció és a lefolyástalan (endorheic) jelleg egyaránt befolyásol. Emellett bemutatásra került az is, hogy a már ismert összefüggés szerint a zooplanktont alkotó fajok száma fordított arányban van a szalinitással, viszont a vizsgálatainkban a biomassza kb. 50 g/L szalinitási értékig enyhén növekedett, majd csak ezt követően csökkent meredeken.

A különböző kémiai típusok részben eltérő fizikai, kémiai és biológiai sajátosságai jelentős mértékben befolyásolják az ökoszisztéma-kapcsolatokat is. A sós és szikes vizű ökoszisztémák sajátos planktonikus rendszerében az eredményeink szerint a kémiai típus (sós, szikes), a vízborítás (időszakos, állandó) és a vízimadarak a meghatározó szabályozó tényezők. A vízimadár-közösség ökoszisztéma-kontrollfunkcióit a táplálkozási és anyagforgalmi gildekben szereplő fajok száma (N), egyedsűrűsége (ind./ha) és biomasszája (g/ha) szerint elemezve

megállapítható, hogy a VAG alapján jól jellemezhető és számszerűsíthető a vízimadarak szerepe a sós és szikes vizek trofikus rendszerében és ökoszisztéma-kapcsolataiban, valamint az alkalmazott mutatók közül a madarak biomasszája a legalkalmasabb az anyagforgalmi szerep mennyiségi becslésére. Ennek alapján általánosan kijelenthető, hogy a VAG biomasszájában a növényevő NIM részesedése a legjelentősebb, ezt követi a magyar adatsorban az IMEX, míg a kazakban a NEX gild állt a második helyen. A NIM gildnek a BOT, az IMEX gildnek a BOT és TOP, a NEX gildnek a TOP kontrollfunkciói a meghatározóak.

Bizonyítást nyert az is, hogy a vízimadaraknak kettős kontrollja van az időszakos és állandó sós és szikes vizek táplálékhálózatában, továbbá azok trofikus ökoszisztéma-kapcsolataiban. A BOT kontrollt a NIM gild nagy testű, elsősorban növényevő fajai (pl. lúdalakúak) látják el. Köztes szerepet töltenek be a mindenevő IMEX gild bizonyos fajai pl. réce- (Anatidae) és sirályfélék (Laridae) kettős kontrollfunkcióval (BOT és TOP) az időszakos és állandó vizekben egyaránt.

A madárürülékből származó tápanyag és energia az autotróf szervezetek és heterotróf mikroorganizmusok (baktériumok, egysejtűek) közvetítésével a táplálékláncon keresztül eljut a zooplanktonig. A nekton és bentosz részét képező különféle makrogerinctelen-csoportok (Anostraca, Corixinae, Chironomidae; Ceratopogonidae, Ephydriidae, Hydrophilidae) komplex módon vannak jelen a táplálékhálózatban, valamint az időszakos vizekben szignifikánsan kisebb mennyiségben fordulnak elő a kistráklanktonhoz képest. A kistrákok mikrobiális planktont és szesztont fogyasztanak, amivel részben átfed a makroszkopikus vízi gerinctelenek táplálékspektruma, de azok között megjelenik a detrituszfogyasztás és a ragadozó életmód is. A makrogerinctelenek imágóinak kirajzása hozzájárul a szervesanyag-exporthoz is, amelyet később a további szárazföldi fogyasztók hasznosítanak. A makrogerincteleneket főként a gerinctelenfogyasztó partimadarak fogyasztják.

Az elhalt makrofitonok víztérben történő lebomlása mellett, ami fokozza a nettó heterotrófiát, a növényfogyasztó állatok szervesanyag-exportja jelentős lehet, ezért a legeltetés a nyílt vízi élőhelyek fenntartása szempontjából fontos természetvédelmi kezelési eszköz. Anyagforgalmi szempontból igen jelentős szerepe van az időszakos vizek kiszáradásának is a tápanyagexportban, ami lassítja az eutrofizációt és a mederfeltöltődést.

A lefolyástalan sós és szikes vizekben általánosan jellemző a nettó heterotrófia, ahol a mikrobiális hurok jelentősége megnövekszik, és egyszerűbb a trofikus rendszer, mint az állandó víztestekben. A nettó heterotrófia elsődleges oka az allochton tápanyagterhelés, melynek

alakításában a lefolyástalan állandó víztestekben a felszíni vízfolyások a legjelentősebbek, míg az időszakosokban inkább a felszín alatti vizek és a vízimadarak szerepe jelentősebb. A külső eredetű tápanyagterhelés mellett a nettó heterotrófiához a fitoplankton elsődleges termelésének szervesen eredetű lebegőanyagok okozta fénylimitációja is hozzájárul. Az időszakos vizekben halak hiányában leegyszerűsödik a tápláléklánc, mert a zooplankton egy részét közvetlenül fogyasztják elsősorban a szűrő és csipegető táplálkozású NEX gildbe tartozó TOP kontrollt gyakorló madárfajok. Ezzel szemben az állandó vizekben a zooplankton nagyobb részben a halak fogyasztják, majd végül a halszék NEX és az IMEX gildbe tartozó madárfajok TOP kontrolljával zárul a trofikus piramis. Mindemellett a detritust fogyasztják bizonyos halfajok és az IMEX gildbe tartozó, szűrő táplálkozású, mindenevő récefélék is.

A vízimadarak kettős ökoszisztéma-kontrollfunkciói többszintű térbeli léptékben (helyi és regionális) is igazolást nyertek a Kárpát-medencében és Közép-Ázsiában (Kazahsztán) a kontinentális sós és szikes vizekben egyaránt. A kettős kontroll különösen erős lehet a sekélyebb, időszakos vízterekben, ahol halak hiányában lerövidül a tápláléklánc, ezért itt a madarak zászlóshajó ökoszisztéma-indikátoroknak is nevezhetők. Végül a csúcsragadozók szintjén mind az időszakos, mind az állandó vizek esetében a szárazföldi állatok zárják a táplálékláncot.

A bemutatott eredmények alapján a jövőt tekintve a teljesség igénye nélkül további kutatási irányok javasolhatók. Tekintettel a szikes vizeink kiemelt európai jelentőségére, a felfedező megismerés mellett az alkalmazott kutatásoknak is nagy gyakorlati jelentősége van a megőrzés és a helyreállítás szempontjából. A sós és szikes élőhelyek jelentős részben felszín alatti vizektől függő ökoszisztémák, ami számos sajátosságuk hidrológiai alapja. Ezért az erre vonatkozó ismeretek bővítése elengedhetetlen a hazánkban is egyre jobban jelentkező vízhiány kezeléséhez. A hidrológiai működés jobb megértéséhez fontos a szikesek keletkezésének és előfordulási területeinek biogeokémiai modellezése, melynek evolúcióbíológiai jelentősége is van. A sós és szikes ökoszisztémák sajátos működését tekintve kiemelt jelentőségű a mikrobiális anyagforgalom és a táplálékhálózat hiányos elemeinek jobb megismerése.

A nettó heterotrófia, a mederfeltöltődés és a kiszáradás szukcessziós folyamatokra gyakorolt hatásmechanizmusának részletes megismerése az élőhelykezelés és -helyreállítás, továbbá a klímaváltozás vizes élőhelyekre gyakorolt hatásának megítélése szempontjából is nagy jelentőséggel bír. A helyreállításhoz és a kezelés megtervezéséhez elengedhetetlen a megfelelő monitorozás, melynek megalapozásához és fejlesztéséhez az értekezés számos eredménye közvetlenül felhasználható. Ezek közül a vízminőség tekintetében kiemelhetők a

bemutatott sajátos fizikai és kémiai tényezők. Ezek mellett a bemutatott eredmények a makrofitonok, a fito- és zooplankton, valamint a vízimadarak vonatkozásában szolgálhatnak a biomonitorozási gyakorlatba közvetlenül átültethető ismeretekkel. Mivel a vizsgált vizek Eurázsia-szerte a vízimadarak tradicionális vonuló- és gyülekezőhelyei (ramsari területek), ezért a globális ökoszisztéma-funkciókkal és -szolgáltatásokkal bíró vízimadár-közösségek tanulmányozása, valamint monitorozása a hagyományoknak megfelelően továbbra is meghatározó feladat. A módszerek között pedig egyre inkább helyet kell kapjanak a modern távérzékelési megoldások: mind a madarak (GPS jeladók), mind az élőhelyek állapotának (légi és űrfelvételek) nyomon követése céljából.

5. Köszönetnyilvánítás

Mindenekelőtt korábbi PhD-témavezetőimnek tartozom különösen köszönettel, akik a mai napig továbbra is aktívan segítik a kutatómunkámat. Különösen Prof. Dr. Vörös Lajosnak (DSc) köszönöm az áldozatos és sokrétű támogatást, akitől mind a terep- és labormunka, a számos külföldi expedíció, valamint a közös publikációk elkészítése során nagyon sokat tanultam, sok és nélkülözhetetlen szakmai segítséget, valamint emberi támogatást kaptam. Továbbá köszönettel tartozom Prof. Dr. Dévai Györgynek (DSc), aki tanításával és útmutatásával mindenkor segítette munkámat, valamint az elmúlt több mint egy évtizedben a Ramsari Egyezmény Magyar Nemzeti Bizottságának elnökeként támogatta a bizottsági tagságom és munkám.

Köszönet illeti a Balatoni Limnológiai Kutatóintézet munkatársai közül különösen Dr. V.-Balogh Katalin nyugalmazott tudományos főmunkatársat a mindenkori szakmai tanításáért és támogatásáért, Dr. Somogyi Boglárka tudományos főmunkatársat a kiváló együttműködésért, valamint Németh Balázs intézeti mérnököt és Németh Anett laborasszisztenst a sokrétű együttműködésükért és nélkülözhetetlen segítségükért az intézetben töltött éveim során.

Továbbá megköszönöm jelenlegi munkahelyem, a HUN-REN Ökológiai Kutatóközpont Vízi Ökológiai Intézet igazgatójának, Dr. Végvári Zsoltnak (DSc) a támogatását, valamint a közös munkában való aktív részvételt és segítségnyújtást Prof. Dr. Ács Éva (DSc), Dr. Dobosy Péter, Dr. Kiss Anita, Dr. Felföldi Tamás, Dr. Horváth Zsófia, Dr. Szabó Attila, Dr. Takács Anita és Dr. Vad Csaba kollégáimnak.

Emellett köszönettel tartozom Prof. Dr. Inelova Zarinának az Al-Farabi Kazak Nemzeti Egyetem (Almati) tudományos munkatársának és projektvezetőjének, Dr. Zsuga Katalinnak és Dr. Pekli Józsefnek, Dr. Zapparina Elena PhD-hallgatónak, valamint feleségemnek Ospanova Zhanarnak a kazahsztáni közös projektekben nyújtott aktív közreműködésükért és nélkülözhetetlen segítségükért.

Köszönet és tisztelet illeti néhai Dr. Bíró Pétert (†), az MTA rendes tagját, aki akadémikusként támogatta a szikes kutatásaimat, valamint utódjának javasolt a Magyar Hidrológiai Társaság Limnológiai Szakosztály elnöki tisztére. Köszönöm a szakosztályban végzett intenzív közös munkát a Tihanyi Hidrobiológus Napok szervezésében különösen Dr. Boda Pál titkárnak, valamint Dr. Antal László, Dr. Borics Gábor, Dr. Engloner Attila, Dr. Stenger-Kovács Csilla és Dr. Teszárné Nagy Mariann vezetőségi tagoknak.

Köszönöm a szakmai, gyakorlati segítségét, közreműködését és támogatását mindazoknak a lelkes kutató, társtémavezető, hallgató, természetvédő vagy madarász kollégáknak, akik szintén nagyban hozzájárultak a kutatómunkám sikeréhez az elmúlt két évtizedben – különösen: Dr. Andrikovics Sándornak (†), Barna Krisztiánnak, Bíró Csabának, Ecsedi Zoltánnak, Dr. Forró Lászlónak (†), Dr. Jurecska Laurának, Kanyó Lászlónak, Dr. Kolpakova Marinának, Dr. Korponai Jánosnak, Korponai Kristófnak, Kotymán Lászlónak, Prof. Dr. Kovács Eszternek, Lánosz Zsuzsannának, Dr. Máthé Istvánnak, Dr. Mile Orsolyának, Nagy Tamásnak, Prof. Dr. Oláh Jánosnak (DSc), ifj. Oláh Jánosnak, Pálincás Csabának, Pellingner Attilának, Dr. Pető Zsoltnak, Dr. Pigniczki Csabának, Sági Tamásnak, Dr. Simon Szilviának, Dr. Szalma Elemérnek, Szilágyi Attilának, Szomor Dezsőnek, Szőnyi Lászlónak (†), Dr. Tardy Jánosnak, Tar Jánosnak és Vajda Zoltánnak. Köszönet illeti mindazokat a munkatársakat is, akik a vizsgálatokat megalapozó munkálatokban vagy a kutatási téma kapcsolódó részeiben vettek részt, és nevük csak az irodalomjegyzékben szerepel. Hálás köszönettel tartozom Simon László barátomnak is, aki a nyelvi ellenőrzési feladatokat elvégezte.

Végezetül, de nem utolsósorban köszönöm Szüleimnek – id. Boros Emilnek és Boros Emilnének –, valamint nagynénémnek Simonfay-Lakatos Petúrnének, hogy önzetlen szeretetükön és a biztos családi háttér megteremtésén túl sok mindenben számíthattam a segítségükre, és így lehetővé tették, hogy a hosszú úton eljuthassak idáig.

Az értekezésben bemutatott eredmények különféle hazai és külföldi szervezetek, valamint projektek támogatásával jöttek létre, melyekért szintén köszönet illeti a támogatókat. Ezek közül az értekezés alapjául szolgáló publikációkkal összefüggésben lévő jelentősebb

szervezetek és projektek a következők: Fertő-Hanság Nemzeti Park Igazgatóság; Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatóság; HUN-REN Ökológiai Kutatóközpont; GINOP-2.3.2-15-2016-00019; LIFE11NAT/HU/000324; LIFE11NAT/HU/000924; Interreg Madárvárta 2 ATHU 2, REBEN AT-HU2014-20; ELKH közcélú támogatás 2021; Svéd Kutatási Tanács FORMAS (NTP-NFTÖ-18-B-0217); a Kazah Köztársaság Tudományos és Felsőoktatási Minisztériumának kutatási projekt támogatásai (AP08856160 és AP19674623) és az Al-Farabi Kazak Nemzeti Egyetem, valamint az Orosz Tudományos Alap (RSF, Project 15-17-10003 és 17-77-10086).

6. Irodalomjegyzék

6.1. Az értekezés alapját képező közlemények

Boros, E., 2021a. Classification method for quantification of waterbird nutrient cycling guilds. *MethodsX* 8, 101597. <https://doi.org/10.1016/j.mex.2021.101597>.

Boros, E., 2021b. Generalized estimation of nutrient loading of waterbirds on inland aquatic ecosystems. *MethodsX* 8, 101465. <https://doi.org/10.1016/j.mex.2021.101465>.

Boros, E., Horváth, Zs, Wolfram, G., Vörös, L., 2014. Salinity and ionic composition of the shallow astatic soda pans in the Carpathian Basin. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology* 50, 59–69. <https://doi.org/10.1051/limn/2013068>.

Boros, E., Inelova, Z., Láncoz, Z., Végvári, Z., 2023. Waterbird guilds predict environmental attributes of inland saline aquatic ecosystems on multi-spatial scales. *Science of the Total Environment* 855, 158845. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.158845>.

Boros, E., Jurecska, L., Tatár, E., Vörös, L., Kolpakova, M., 2017b. Chemical composition and trophic state of shallow saline steppe lakes in Central Asia (North Kazakhstan). *Environmental Monitoring Assessment* 189, 546. <https://doi.org/10.1007/s10661-017-6242-6> PMID: 28990123.

Boros, E., Kolpakova, M., 2018. A review of the defining chemical properties of soda lakes and pans: an assessment on a large geographic scale of Eurasian inland saline surface waters. 1–20. PLoS One 13(8), e0202205. <https://doi.org/10.1371/journal>.

Boros, E., Pigniczki, C., Sápi, T., Balogh, K., Vörös, L., Somogyi, B., 2016. Waterbird-mediated productivity of two soda pans in the Carpathian Basin in Central Europe. *Waterbirds* 39, 388–401. <https://doi.org/10.1675/063.039.0408>.

Boros, E., Takács, A., Bobosy, P., Vörös, L., 2021. Extreme guanotrophication by phosphorus in contradiction with the productivity of alkaline soda pan ecosystems. *Science of the Total Environment* 793, 148300. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.148300>.

Boros, E., V.-Balogh, K., Csitári, B., Vörös, L., Székely, A.J., 2020. Macrophytes and groundwater drive extremely high organic carbon concentration of soda pans. *Freshwater Biology* 65(9), 1555–1568. <https://doi.org/10.1111/fw.13521>.

Boros, E., V.-Balogh, K., Vörös, L., Horváth, Zs., 2017a. Multiple extreme environmental conditions of intermittent soda pans in the Carpathian Basin (Central Europe). *Limnologica* 62, 38–46. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2016.10.003>.

Boros, E., Végvári, Zs., Kiss, A., Dobosy, P., Inelova, Z., Zapparina, Ye., Gavrilov, A., Vörös, L., 2025. Waterbirds as ecosystem flagships of Eurasian inland saline waters: dual control indicators of trophic structure. *Ecological Indicators* 172, 113197. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2025.113197>.

Inelova, Z., Zapparina, Ye., Mile, O., Boros, E., 2024. Large-scale assessment of characteristic plant species on Eurasian saline and alkaline soda ecosystems. *Ecological Indicators* 166, 112431. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2024.112431>.

6.2. Az értekezésben hivatkozott további saját közlemények

Ács, É., Bíró, T., Boros, E., Dobosy, P., Duleba, M., Földi, A., Kiss, K.T., Levkov, Z., Orgoványi, P., Szén, O.P., Trábert, Z., Vadkerti, E., Grigorszky, I., 2023. Halamphora taxa in Hungarian soda pans and shallow soda lakes detected via metabarcoding and microscopic analyses. Metabarcoding and Metagenomics 7, e111679. <https://doi.org/10.3897/mbmg.7.111679>.

Boros, E., 1993a. Fészkelő partimadaraink élőhelyválasztásának vizsgálata. Partimadár (1993/2), 4–8.

Boros, E., 1993b. A gulipán (*Recurvirostra avosetta*) ökológiai helyzete Magyarországon 1992-ben. Partimadár (1993/3), 27–33.

Boros, E., 1994. Vonuló és fészkelő partimadár populációk ökológiai értékelése a kiskunsági szikes tavakon 1994-ben. Partimadár 4(2), 4–19.

Boros, E., 1996. Koegzisztens fészkelő partimadarak monitoringjának eredményei Magyarországon 1992–1995 között. Partimadár 5, 1–9.

Boros, E., 1997. A Böddi-szék – egy kevésbé ismert alföldi szikes tó jellemzése a Bonaparte-partfutó (*Calidris fuscicollis*) első hazai előfordulása kapcsán. Tűzok 2 (3), 102–105.

Boros, E., 1998a. Partimadár költőhabitatok térbeli makromintázatának vizsgálata két szikes tavon. Ornis Hungarica 8, Supplement 1, 59–68.

Boros, E., 1998b. A Bonaparte-partfutó (*Calidris fuscicollis*) első észlelése Magyarországon. Aquila 103–104, 126–129.

Boros, E., 1998c. Kűszvágó csér (*Sterna hirundo*) fészkelőhelyek kialakítása a Kiskunsági Nemzeti Parkban. Partimadár 6–7, 1–8.

Boros, E., 1999. A magyarországi szikes tavak és vizek ökológiai értékelése. Acta Biologica Debrecina Oecologica Hungarica 9, 13–80.

Boros, E., 2001. Vonuló partimadarak (Charadriiformes) speciális táplálékkínálata szikes vizekben. Hidrológiai Közlöny 81 (5–6), 332–333.

Boros, E., 2002. Partimadarak (Charadrii) potenciális táplálékkínálata és az élőhelykezelés összefüggései kiskunsági szikes gyepterületeken. *Aquila* 107–108, 15–35.

Boros, E., 2003. Vízimadár populációváltozások és környezeti okai a Kiskunsági Nemzeti Park szikes tavain és mocsarain (KNP II. sz. területének térségében). *Természetvédelmi Közlemények* 10, 289–312.

Boros, E., 2007. Vízimadarak és fontosabb háttérváltozók szerepe fehér szikes vizek trofikus kapcsolataiban. PhD értekezés, Debreceni Egyetem, Természettudományi Kar, Vízi ökológia PhD program.

Boros, E., 2023. Estimation method for carbonate in natural alkaline soda lake-waters. *MethodsX* 10, 102175. <https://doi.org/10.1016/j.mex.2023.102175>.

Boros, E., Andrikovics, S., Kiss, B., Forró, L., 2006a. Feeding ecology of migrating waders (Charadrii) at sodic-alkaline pans, in the Carpathian Basin. *Bird Study* 53, 86–91. <https://www.tandfonline.com/doi/pdf/10.1080/00063650609461420>.

Boros, E., Bánfi, Sz, Forró, L., 2006b. Anostracans and microcrustaceans as potential food sources of waterbirds on sodic pans of the Hungarian plain. *Hydrobiologia* 567, 341–349. https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4020-5556-0_25.

Boros, E., Biró, Cs., 1999. A Duna–Tisza-közi szikes tavak ökológiai állapotváltozásai a XVIII–XX. századok időszakában. *Acta Biologica Debrecina Oecologica Hungarica* 9, 81–105.

Boros, E., Ecsedi, Z., Oláh, J. (eds.), 2013. Ecology and Management of Soda Pans in the Carpathian Basin. Hortobágy Environmental Association, Balmazújváros, Hungary.

Boros, E., Forró, L., 1999. A gulipán (*Recurvirostra avosetta*) potenciális táplálékbázisának vizsgálata és a planktonikus kiskisrakok jelentősége az alföldi szikes vizekben. *Acta Biologica Debrecina Oecologica Hungarica* 9, 107–121.

Boros, E., Forró, L., Gere, G., Kiss, O., Vörös, L., Andrikovics, S., 2008b. The role of aquatic birds in the regulation trophic relationships of continental soda pans in Hungary. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 54, Supplement 1, 189–206.

Boros, E., Mocskonyi, Zs. 1993. A goda *Limosa limosa* és a gulipán *Recurvirostra avosetta* táplálkozásökológiai vizsgálata. *Partimadár* (1993/1), 2–6.

Boros, E., Molnár, A., Olajos, P., Takács, A., Jakab, G., Dévai, Gy., 2006c. Nyílt vízfelszínű szikes élőhelyek elterjedése, térinformatikai adatbázisa és természetvédelmi helyzete a pannoni biogeográfiai régióban. Hidrológiai Közlöny 86(6), 146–147.

Boros, E., Nagy, T., Pigniczki, Cs., Kotymán, L., V.-Balogh, K., Vörös, L., 2008a. The effect of aquatic birds on the nutrient loading and water quality of soda pans in Hungary. Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae 54, Supplement 1, 207–224.

Boros, E., Pigniczki, Cs., 2001. Feltöltődött szikes tavak rekonstrukciója és a szikes mocsári vegetáció kezelése a kiskunsági szikes tavaknál. Tűzok 6(1), 8–14.

Boros, E., Schmidt A., 1987. Faunisztikai adatok a fülöpszállási, és a szabadszállási szikes tavak környékéről 1985–86-ból. Madártani Tájékoztató (1987/3–4), 35–40.

Boros, E., Szimuly Gy., 1993. A gulipán (*Recurvirostra avosetta*) költőpopulációjának ökológiai helyzete Magyarországon 1993-ban. Partimadár (1993/3), 33–39.

Boros, E., Vörös L., 2025. How Can Unique Alkaline Soda Waters Be Managed and Restored? Lake Neusiedl as the Largest Threatened European Example. Ecohydrology 18(2), e2738. <https://doi.org/10.1002/eco.2738>.

Boros, E., Vörös, L., 2010. A magyarországi szikes tavak sótartalma és ionösszetétele. Acta Biologica Debrecina Oecologica Hungarica 22, 37–51.

Boros, E., Vörös, L., Bulibayeva, D., Aldiyarova, A., Narbayeva, K., 2015. Salinity and trophic status of the shallow standing water bodies in the Central Asian steppe (North Kazakhstan). In: Water supply and water management in irrigated agriculture and irrigation of pastures. Conference book. Aytumar Publisher, Almaty, Kazakhstan, 164–172.

Borsodi, A., Reskóné, Nagy M., Gedeon, G., Vladár, P., Boros, E., Márialigeti, K., 2003. Szikes tavak baktériumközösségeinek szénforrás értékesítési vizsgálata BIOLOG rendszerrel. Hidrológiai Közlöny 83(1–12), 25–28.

Csitári, B., Bedics, A., Felföldi, T., Boros, E., Nagy, H., Máthé, I., Székely, A.J., 2022. Anion-type modulates the effect of salt stress on saline lake bacteria. Extremophiles 26, 12. <https://doi.org/10.1007/s00792-022-01260-5>.

Cuthbert, R.J., Aarvak, T., Boros, E., Eskelin, T., Fedorenko, V., Karvonen, R., Kovalenko, A., et al., 2018. Estimating the autumn staging abundance of migratory goose species in northern Kazakhstan. *Wildfowl* 68, 44–69.

Forró, L., Boros, E., 1997. Microcrustacean zooplankton as potential food of *Recurvirostra avosetta* in sodic waters of the Hungarian Plain. *Wetlands International Publication* 43, 239–250.

Horváth, Zs., Boros, E., 2010. A Magyar asztatikus szikes tavak nyár eleji kisékegyüttéseinek (Copepoda, Cladocera) faunisztikai felmérése és mennyiségi vizsgálata. *Acta Biologica Debrecina Oecologica Hungarica* 22, 153–171.

Horváth, Zs., Vad, Cs.F., Tóth, A., Zsuga, K., Boros, E., Vörös, L., Ptacnik, R., 2014. Opposing patterns of zooplankton diversity and functioning along a natural stress gradient: When the going gets tough, the tough get going. *Oikos* 123(4), 461–471.

Horváth, Zs., Vad, Cs.F., Vörös, L., Boros, E., 2013a. The keystone role of anostracans and copepods in European soda pans during the spring migration of waterbirds. *Freshwater Biology* 58, 430–440. doi:10.1111/fwb.12071.

Horváth, Zs., Vad, Cs.F., Vörös, L., Boros, E., 2013b. Distribution and conservation status of fairy shrimps (Crustacea: Anostraca) in the astatic soda pans of the Carpathian basin: the role of local and spatial factors. *Journal of Limnology* 72(1), 103–116. DOI: 10.4081/jlimnol.2013.e9.

Inelova, Z., Zayadan, B., Zaparina, Ye., Aitzhan, M., Boros, E., 2023. Perspectives for the application of aquatic and semi-aquatic plants in biomonitoring of freshwater, saline and soda aquatic ecosystems. *Pakistan Journal of Botany* 55(3), 1099–1115. [https://doi.org/10.30848/PJB2023-3\(33\)](https://doi.org/10.30848/PJB2023-3(33)).

Korponai, K., Szabó, A., Somogyi, B., Boros, E., Borsodi, A.K., Jurecska, L., Vörös, L., Felföldi, T., 2019. Dual bloom of green algae and purple bacteria in an extremely shallow soda pan. *Extremophiles* 23, 467–477.

Lameck, A. S., Saeed, O., Boros, E., 2024. The chemical composition, classification, and geographical distributions of soda-saline lakes in Eastern Tanzania's rift valley. *Journal of Hydrology: Regional Studies* 51, 101668. <https://doi.org/10.1016/j.ejrh.2024.101668>.

Lameck, S. A., Skutai, J., Boros, E., 2023. Review of chemical properties of inland soda and saline waters in East Africa (Rift Valley region). *Journal of Hydrology: Regional Studies* 46, 101323. <https://doi.org/10.1016/j.ejrh.2023.101323>.

Lánczos, Zs., Végvári, Zs., Ecsedi, Z., Boros, E., 2023. Opportunistic citizen science data reveals habitat selection of lesser black-backed gulls in Central Europe. *Ecology and Evolution* 13, 1–9. e10802. <https://doi.org/10.1002/ece3.10802>.

Schmidt, A., Fehér, G., Boros, E., Vörös, L., 2007. A Szelidi-tó szalinitásának és fitoplanktonjának változásai. *Hidrológiai Közlöny* 87(6), 112–114.

Somogyi, B., Boros, E., Szabó-Tugyi, N., Kovács, A.W., Vörös, L., 2022a. Dense macrophyte cover has significant structural and functional influence on planktonic microbial communities leading to bacterial success. *Science of the Total Environment* 829, 154576. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.154576>.

Somogyi, B., Felföldi, T., Boros, E., Szabó, A., Vörös, L., 2022b. Where the little ones play the main role—Picophytoplankton predominance in the soda and hypersaline lakes of the Carpathian Basin. *Microorganisms* 10 (4), 818.

Somogyi, B., Felföldi, T., V.-Balogh, K., Boros, E., Pálffy, K., Vörös, L., 2016. The role and composition of winter picoeukaryotic assemblages in shallow Central European great lakes. *Journal of Great Lakes Research* 42, 1420–1431.

Szabó, A., Korponai, K., Somogyi, B., Vajna, B., Vörös, L., Horváth, Z., Boros, E., Szabó-Tugyi, N., Márialigeti, K., Felföldi, T., 2020. Grazing pressure-induced shift in planktonic bacterial communities with the dominance of acIII-A1 actinobacterial lineage in soda pans. *Scientific Reports* 10, 19871. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-76822-8>.

Szabó, B., Szabó, A., Vad, Cs.F., Boros, E., Lukić, D., Ptacnik, R., Márton, Zs., Horváth, Zs., 2022. Microbial stowaways: Waterbirds as dispersal vectors of aquatic pro- and microeukaryotic communities. *Journal of Biogeography* 49, 1286–1298. DOI: 10.1111/jbi.14381.

Szabó, G., Borsodi, A., Vladár, P., Cech, G., Tóth, E., Boros, E., Márialigeti, K., 2004. A Kiskunsági Nemzeti Park szikes tavainak bakteriológiai vizsgálata. *Hidrológiai Közlöny* 84(5–6), 147–150.

Tóth, A.; Horváth, Z.; Vad, C.F.; Zsuga, K.; Nagy, S.A.; Boros, E., 2014. Zooplankton of the European soda ponds: Fauna and conservation of a unique habitat type. *International Review of Hydrobiology* 99, 255–276.

Vörös, L., Boros, E., 2010. *Nodularia willei* Gardn. tömegprodukció: a planktonikus és bentonikus elsődleges termelés peremfeltételei egy kiskunsági szikes tóban (Kelemen-szék). *Acta Biologica Debrecina Oecologica Hungarica* 22, 139–152.

Vörös, L., Somogyi, B., Boros, E., 2008. Birds cause net heterotrophy in shallow lakes. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 54, Supplement 1, 23–34.

Zsuga, K., Inelova, Z., Boros, E., 2021. Zooplankton Community Structure in Shallow Saline Steppe Inland Waters. *Water*, 13(9), 1164; <https://doi.org/10.3390/w13091164>.

6.3. Az értekezésben hivatkozott nem saját közlemények

Ács, É., Buczkó K., Lakatos Gy. 1991. A Velencei-tó és a Fertő nádbevonatának összehasonlító algológiai elővizsgálata. *Botanikai Közlemények* 78, 95–111.

Adhurya, S., Das, S., Ray, S., 2018. Guanotrophication by waterbirds in freshwater lakes: a review on ecosystem perspective. In: Roy, P.K., et al. (eds.), *Mathematical Analysis and Applications in Modeling*. Springer Proceedings in Mathematics and Statistics 302, 253–269. https://doi.org/10.1007/978-981-15-0422-8_22.

Afonina, E.Yu., Tashlykova, N.A., 2023. Phytoplankton and zooplankton succession during the dry–refilling cycle: A case study in large, fluctuating soda lakes. *Freshwater Biology*, 68(6), 987–1006. DOI: 10.1111/fwb.14080.

Afonina, E.Yu., Tashlykova, N.A., 2024. Structural and functional diversity of plankton communities along lake salinity gradients. *Aquatic Ecology* 58, 717–740. <https://doi.org/10.1007/s10452-024-10101-w>.

Aiken, G.R., McKnight, D.M., Wershaw, R.L., MacCarthy, P. (eds.), *Humic substances in soil, sediment and water*. John Wiley and Sons Inc., New York.

Akzhigitova, N.I., 1982. Vegetation of saline soils in Central Asia, its indicator properties and rational use. Tashkent.

Aladin, N.V., Plotnikov, I.S., 1993. Large saline lakes of former USSR: a summary review. *Hydrobiologia* 267, 1–12.

Amat, J.A., Green, A.J., 2010. Waterbirds as Bioindicators of Environmental Conditions. In: Hurford, C., Schneider, M., Cowx, I. (eds) *Conservation Monitoring in Freshwater Habitats*. Springer, Dordrecht, 45–52. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9278-7_5.

Andersson, S., Nilsson, I., Satre, P., 2000. Leaching of dissolved organic carbon (DOC) and dissolved organic nitrogen (DON) in mor humus as affected by temperature and pH. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 1–10.

Andersson, S., Nilsson, I., Valeur, I., 1999. Influence of dolomitic lime on DOC and DON leaching in a forest soil. *Biogeochemistry* 47, 297–317.

Andrei, A., Smith, L.M., Haukos, D.A., Surles, J.G., 2008. Habitat Use by Migrant Shorebirds in Saline Lakes of the Southern Great Plains. *The Journal of Wildlife Management* 72(1), 246–253. DOI: 10.2193/2007-144.

Andrikovics, S., Murányi, D., 2003. Zoobentosz együttesekről a Szabadszállás–Fülöpszállás környéki fehér szikes vizekben. *Természetvédelmi Közlemények* 10, 251–271.

Appleton, C.C., 1977. The influence of temperature on the life-cycle and distribution of *Biomphalaria pfeifferi* (Krauss, 1948) in South-Eastern Africa. *International Journal for Parasitology* 7, 335–345.

Ashwani, K., Arvind, K., Charu, L., Sourabh, K., Shamsudheen, M., Jai, P.S., Arun, K., Devi, D., 2018. Effect of salinity and alkalinity on responses of halophytic grasses *Sporobolus marginatus* and *Urochondra setulosa*. *The Indian Journal of Agricultural Sciences* 88, 1296–1304.

Aubakirova, G.A., Syzdykov, K.N., Kurzhykayev, Z., Uskenov, R.B., Narbayev, S., Beganova, A.B., Zhumakayeva, A.N., Sabdinova, D.K., Akhmedinov, A.N. 2016. Quantitative Development and Distribution of Zooplankton in Medium Lakes of the Kostanay Region (North

Kazakhstan Region). *International Journal of Environmental and Science Education* 11, 8193–8210.

Bagi, I., 1986. The vegetation map of the Kisapaj UNESCO Biosphere Reserve Core Area, Kiskunság National Park. Hungary. *Acta Biologica Szegediensis* 33, 63–74.

Bagi, I., 1988. The vegetation map of the Szívós-szék UNESCO Biosphere Reserve Core Area, Kiskunság National Park. Hungary. *Acta Biologica Szegediensis* 34, 83–95.

Bagi, I., 1990. The vegetation map of the Szappan-szék UNESCO Biosphere Reserve Core Area, Kiskunság National Park. Hungary. *Acta Biologica Szegediensis* 36, 27–42.

Bagi, I., Molnár, Zs., 2011. Á-NÉR database. <https://novenyzetiterkep.hu/node/366>.

Baglieri, A., Vindrola, D., Gennari, M., Negre, M., 2014. Chemical and spectroscopic characterization of insoluble and soluble humic acid fractions at different pH values. *Chemical and Biological Technologies in Agriculture* 1, 1–11.

Baitenov, M.S., Vasyliiev, A.N., Gamayunova, A.P. és mtsai., 1969. Illustrated guide to plants of Kazakhstan. Goloskokov, (ed.), 1969–1972. V.1– 2. Nauka, Alma-Ata.

Baják, P.; Hegedüs-Csondor, K., Tiljander, M., Korkka-Niemi, K., Surbeck, H.; Izsák, B., Vargha, M., Horváth, Á., Pándics, T., Eröss, A., 2022. Integration of a Shallow Soda Lake into the Groundwater Flow System by Using Hydraulic Evaluation and Environmental Tracers. *Water* 14, 951. <https://doi.org/10.3390/w14060951>.

Batanero, G.L., León-Palmero, E., Li, L., Green, A.J., Rendón-Martos, M., Suttle, C.A., Reche, I., 2017. Flamingos and drought as drivers of nutrients and microbial dynamics in a saline lake. *Scientific Reports* 7, 12173. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-12462-9>.

Battauz, Y.S., de Paggi, S.B.J., Paggi, J.C., Romano, M., Barberis, I., 2013. Zooplankton characterisation of Pampean saline shallow lakes, habitat of the Andean flamingoes. *Journal of Limnology* 72(3), 531–542. DOI: 10.4081/jlimnol.2013.e44.

Berczik, Á., 2012. A Fertő. In: Kárpáti, L., Fally, J. (szerk.), *Fertő–Hanság – Neusiedler See–Seewinkel Nemzeti Park. Monografikus tanulmányok a Fertő és a Hanság vidékéről. Fertő–Hanság Nemzeti Park Igazgatóság – Szaktudás Kiadó Ház, Budapest*, 37–41.

Bergier, I., Krusche, A., Gueérin, F., 2014. Alkaline Lake Dynamics in the Nhecolandia Landscape. In: Bergier, I., Assine, M.L. (eds.), Dynamics of the Pantanal Wetland in South America, The Handbook of Environmental Chemistry 37, 145–161. DOI 10.1007/698_2014_327.

Bodrogekőzy, Gy., 1965a. Ecology of the halophilic vegetation of the Pannonicum. III. Results of the solonetz of Orosháza. *Acta Biologica Szegediensis* 11, 3–25.

Bodrogekőzy, Gy., 1965b. Ecology of the halophilic vegetation of the Pannonicum. IV. Investigations on the solonetz meadow soils of Orosháza. *Acta Biologica Szegediensis* 11, 208–227.

Bodrogekőzy, Gy., 1966. Ecology of the halophilic vegetation of the Pannonicum. V. Results of the Investigation of the “Fehér-tó” of Orosháza. *Acta Botanica Hungarica* 12, 9–26.

Bodrogekőzy, Gy., 1970a. Ecology of the halophilic vegetation of the Pannonicum. VI. Effect of the soil-ecological factors on the vegetation of the reserve of lake „Dongér” at Pusztaszer. *Acta Biologica Szegediensis* 16, 21–41.

Bodrogekőzy, Gy., 1970b. Ecology of the halophilic vegetation of the Pannonicum. VII. Zonation study along the Bega-backwaters in the Voivodina (Yugoslavia). *Acta Biologica Szegediensis* 16, 25–41.

Borhidi A., 2003. Magyarország növénytársulásai. Akadémiai Kiadó, Budapest.

Borsodi, A., Szabó, G., Rusznyák, A., Vladár, P., Pollák, B., Makk, J., Márialigeti, K., Vörös, L., 2010. A kiskunsági székek baktériumközösségeinek filogenetikai diverzitása. *Acta Biologica Debrecina Oecologica Hungarica* 22, 87–98.

Bottrell, H.H., Duncan, A., Gliwicz, Z.M., Grygierek, E., Herzig, A., Hillbricht-Ilkowska, A., Kurasawa, H., Larsson, P., Weglenska, T., 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. *Norwegian Journal of Zoology* 24, 419–456.

Bragina, T.M., Bragin, E.A. (eds.), 2002. The most important wetlands of Northern Kazakhstan (in the Kostanay and western parts of the North Kazakhstan region). World Wildlife Fund (WWF), Moscow.

- Brucet, S., Boix, D., López-Flores, R., Badosa, A., Moreno-Amich, R., Quintana, X.D., 2005. Zooplankton structure and dynamics in permanent and temporary Mediterranean salt marshes: Taxon-based and size-based approaches. *Archiv für Hydrobiologie* 4(4), 535–555.
- Buczko, K., 1989. About the spatial distribution of the algae and the quantitative development of periphyton in the Hungarian part of Lake Fertő (Neusiedler See). *BFB Bericht* 71, 111–124.
- Buczko, K., Padisák, J., 1987/88. Perifiton vizsgálata a Fertő átjáró tavában. I. Kovaalgák. *Botanikai Közlemények* 74–75: 127–140.
- Burlibaeva, M.Z., Korocskinoi, L.J., Kaseeva, V.A., Erohova, S.H., Ivashenko, A.A. (eds.), 2007a. Tengiz-Korgalzhyn Lakes System. Globally significant wetlands of Kazakhstan 2. Astana.
- Burlibaeva, M.Z., Korocskinoi, L.J., Kaseeva, V.A., Erohova, S.H., Ivashenko, A.A. (eds.), 2007b. Alakol-Sasykkol Lakes System. Globally significant wetlands of Kazakhstan 3. Astana.
- Busa-Fekete, B., Hegyi, R., Szanyi, J., 2003. The hydrogeological aspects of Lake Fehér, Kardoskút. *Acta Mineralogica-Petrographica Szeged*, 44, 35–41.
- Carpenter, S. R., Kitchell, J.F., Hodsgon, J.R., 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *Bioscience* 35, 634–639.
- Chaichana, R., Leah, R., Moss, B., 2010. Birds as eutrophication agents: a nutrient budget for a small lake in a protected area. *Hydrobiologia* 646, 111–121. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0166-2>.
- Chen, J., Li, C., Wu, C., Sun, X., Feng, X., Zhao, J., Ma, Z., Wu, J., Bertness, M.D., Li, B., He, Q., 2023. Top-down control of macrofauna: Are waterbirds passengers or drivers in wetlands? *Biological Conservation* 279, 109903. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.109903>.
- Chen, M., Zeng, G., Zhang, J., Xu, P., Chen, A., Lu, L., 2015. Global landscape of total organic carbon, nitrogen and phosphorus in lake water. *Scientific Reports* 5, 1–7.
- Cheng, R., Zhu, H., Cheng, X., Shutes, B., Yan, B., 2020. Article Saline and Alkaline Tolerance of Wetland Plants - What are the Most Representative Evaluation Indicators. *Sustainability* 12, 1913–1982. <https://doi.org/10.3390/su12051913>.

- Clarisse, L., Van Damme, M., Gardner, W., Coheur, P.-F., Clerbaux, C., Whitburn, S., Hadji-Lazaro, J., Hurtmans, D., 2019. Atmospheric ammonia (NH₃) emanations from Lake Natron's saline mudflats. *Scientific Reports* 9, 4441. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-39935-3>.
- Cole, J.J., Prairie, Y.T., Caraco, N.F., McDowell, W.H., Tranvik, L.J., Striegl, R.G., Duarte, C.M., Kortelainen, P., Downing, J.A., Middelburg, J.J., Melack, J., 2007. Plumbing the global carbon cycle: Integrating inland waters into the terrestrial carbon budget. *Ecosystems* 10, 172–185.
- Colmer, T.D., 2013. Tolerance of extreme salinity in two stem-succulent halophytes (*Tecticornia species*). *Functional Plant Biology* 40, 897–912. <https://doi.org/10.1071/FP12304>.
- Crawford, R.J.M., Makhado, A.B., Oosthuizen, H.B., 2018. Bottom-up and top-down control of the Benguela ecosystem's seabirds. *Journal of Marine Systems* 188, 133–141.
- Cunillera-Montcusí, D., Beklioğlu, M., Cañedo-Argüelles, M., Jeppesen, E., Ptacnik, R., Amorim, C.A., Arnott, S.E., et al., 2022. Freshwater salinisation: a research agenda for a saltier world, Review. *Trends in Ecology and Evolution* 37(5), 440–453. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.12.005>.
- Cuthbert, I.D., del Giorgio, P., 1992. Toward a standard method of measuring colour in freshwater. *Limnology and Oceanography* 37, 1319–1326.
- Czauner, B., Simon, Sz., Mádl-Szőnyi, J., 2024. How to consider groundwater flow systems in the Earth's Critical Zone? – Demonstration in the Central Pannonian Basin, Hungary. *Journal of Hydrology: Regional Studies* 53, 101833. <https://doi.org/10.1016/j.ejrh.2024.101833>.
- Daday, J., 1894. Adatok az alföldi szikes vizek mikrofaunájának ismeretéhez. *Matematikai és természettudományi értesítő* 12, 10–45.
- Deckker, P.D., Williams, W.D., 1988. Physico-chemical limnology of eleven mostly saline permanent lakes in western Victoria, Australia. *Hydrobiologia* 162, 275–286.
- Dévai, Gy., 1997. Vízter-tipológiai törzsadattár (V-NÉR). In: Fekete, G., Molnár Zs. Horváth, F. (szerk.) 1997. A magyarországi élőhelyek leírása, határozója és a Nemzeti Élőhely-osztályozási rendszer. *Nemzeti Biodiverzitás Monitorozó Rendszer II. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest*, 293–298.

Dévai, Gy., 2018. A vizes élőhelyek típusai, sajátosságai és megőrzésük lehetőségei. *Debreceni szemle* 26(4), 381–414.

Dick, G., Dvorak, M., Grill, A., Kohler, B., Rauer, G. (eds.), 1994. *Vogelparadies mit Zukunft? Ramsar-Bericht 3 Neusiedler See – Seewinkel*. Umweltbundesamt, Wien.

Dimentman, C., 1979. Biology, ecology and distribution of anostracan crustaceans in Israel. *Israeli Journal of Zoology* 28(1), 57.

Dinka, M., Ágoston-Szabó, E., Berczik, Á., Kutrucz Gy., 2004. Influence of water level fluctuation on the spatial dynamic of the water chemistry at Lake Fertő/Neusiedler See. *Limnologica* 34, 48–56.

Dítě, D., Eliáš Jr.P., Dítě, Z., Píš, V., Šuvada, R., 2017. Vegetation classification and ecology of Pannonian salt lake beds. *Phytocoenologia* 4, 329–344. <https://doi.org/10.1127/phyto/2017/0137>.

Dítě, D., Šuvada, R., Tóth, T., Dítě, Zs., 2023. Inventory of the halophytes in inland central Europe. *Preslia*. 95, 215–240. <https://doi.org/10.23855/preslia.2023.215>.

Dodds, W.K., Cole, J.J., 2007. Expanding the concept of trophic state in aquatic ecosystems: It's not just the autotrophs. Review Article. *Aquatic Sciences* 69, 427–439. DOI 10.1007/s00027-007-0922-1.

Dodds, W.K., Whiles, M.R., 2010. *Freshwater ecology: concepts and environmental applications of limnology*, 2nd ed. Academic Press, San Diego, C.A.

Doi, H., Kikuchi, E., Mizota, C., Satoh, N., Shikano, S., Yurlova, N., Yadrenkina, E., Zuykova, E., 2004. Carbon, nitrogen, and sulfur isotope changes and hydro-geological processes in a saline lake chain. *Hydrobiologia* 529, 225–235.

Donászy, E., 1956. Az alföldi szikes tavak limnológiai kutatása. *Hidrológiai Közlöny* 36, 129.

Donászy, E., 1959. *Das leben der Szelider Sees*. Akadémiai Kiadó, Budapest.

Drever, J.I., 1988. *The Geochemistry of Natural Waters*, Second Edition. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J.

Dumont, H. J., Van de Velde, I., Dumont, S., 1975. The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia* 19, 75–97.

Dvihally, Zs., 1960. Szikes tóvizek kémiai összetételének évszakos változásai. *Hidrológiai Közlöny* 40, 316–323.

Dvihally, Zs., 1999. Hazai szikes vizeink kémiai jellege. *Acta Biologica Debrecina Oecologica Hungarica* 9, 281–292.

Dvihally, Zs., Ponyi, J., 1957. A Kistelek-környéki szikes vizek összetétele és Crustacea faunája. *Hidrológiai Közlöny* 37(3), 257–261.

Eaton, A.D., Clesceri, L.S., Rice, E.W., Greenberg, A.E., Franson, M.A.H. (eds.), 2005. Standard methods for the examination of water and wastewater (21st ed.). American Public Health Association, Washington DC.

Eiler, A., Farnleitner, A.H., Zechmeister, T.C., Herzig, A., Hurban, C., Wesner, W., Krachler, R., Velimirov, B., Kirschner, A.K.T., 2003. Factors controlling extremely productive heterotrophic bacterial communities in shallow soda pools. *Microbial Ecology* 46, 43–54. DOI: 10.1007/s00248-002-2041-9.

Einarsdottir, K., Wallin, M.B., Sobek, S., 2017. High terrestrial carbon load via groundwater to a boreal lake dominated by surface water inflow. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 122, 15–29. <https://doi.org/10.1002/2016JG003495>.

Ellis, J.C., 2005. Marine birds on land: a review of plant biomass, species richness, and community composition in seabird colonies. *Plant Ecology* 181, 227–241. DOI 10.1007/s11258-005-7147-y.

Esenov, S.E., Shlygin, E.D., 1972. Geology of USSR. V. 20. Central Kazakhstan. Geological specification. Nedra, Moscow.

Eugster, H.P., Hardie, L.A., 1978. Saline Lakes, Chapter 8. In: Lerman, A. (ed.), *Lakes, Chemistry, Geology, Physics*. Springer-Verlag, New York, 237–293.

Eugster, H.P., 1980. Chapter 15. Lake Magadi, Kenya, and Its Precursors. *Developments in Sedimentology* 28, 195–232. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0070-4571\(08\)70239-5](https://doi.org/10.1016/S0070-4571(08)70239-5).

- Farook, A., Munehide, I., Takeo, A., 2012. Dissolution of humic substances from highly humic volcanic ash soil as affected by anionic surfactant, electrolyte concentration and pH. *Journal of Environmental Protection* 3, 280–287.
- Fehér, G., 2003. Szikes területek vizeinek Desimales flórája. *Természetvédelmi Közlemények* 10, 163–176.
- Fehér, G., 2010. Kiskunsági fehér és barna vizű szikesek algaflórája. *Acta Biologica Debrecina Oecologica Hungarica* 22, 121–137.
- Fehér, G., Schmidt, A., 2003. Kiskunsági szikes tavak (KNP II) algológiai vizsgálata. *Természetvédelmi Közlemények* 10, 177–183.
- Felföldi, T., 2020. Microbial communities of soda lakes and pans in the Carpathian Basin: a review. *Biologia Futura* 71, 393–404. <https://doi.org/10.1007/s42977-020-00034-4>.
- Felföldi, T., Somogyi, B., Vörös, L., Márialigeti, K., 2010. Kiskunsági szikes tavaink pikoalgáinak azonosítása és diverzitásának vizsgálata molekuláris biológiai módszerekkel. *Acta Biologica Debrecina Oecologica Hungarica* 22, 113–120.
- Felföldy, L., 1987. A biológiai vízminősítés. VGI, Vízügyi hidrobiológia 16. (4. javított és bővített kiadás), Budapest.
- Fellman, J. B., Hood, E., Spencer, R.G.M., 2010. Fluorescence spectroscopy opens new windows into dissolved organic matter dynamics in freshwater ecosystems: A review. *Limnology and Oceanography* 55, 2452–2462. <https://doi.org/10.4319/lo.2010.55.6.2452>.
- Flowers, T.J., Colmer, T.D., 2008. Salinity tolerance in halophytes. *New Phytologist* 179, 945–963. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02531>.
- Flowers, T.J., Colmer, T.D., 2015. Plant salt tolerance: adaptations in halophytes. *Annals of Botany* 115, 327–331. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu267>.
- Flowers, T.J., Galal, H.K., Bromham, L., 2010. Evolution halophytes: multiple origins of salt tolerance in land plant. *Functional Plant Biology* 37, 604–612. <https://doi.org/10.1071/FP09269>.

Forró L., 2012. A Fertő rákfaunája. In: Kárpáti, L., Fally, J. (szerk.): Fertő–Hanság – Neusiedler See–Seewinkel Nemzeti Park. Monografikus tanulmányok a Fertő és a Hanság vidékéről. Fertő–Hanság Nemzeti Park Igazgatóság – Szaktudás Kiadó Ház, Budapest, 138–142.

Forró, L., 1993. Szikes vizek rákfaunája (Crustacea: Branchiopoda és Copepoda). Kandidátusi értekezés, Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest.

Forró, L., A., 2003. A Fülöpszállás–Szabadszállás környéki szikes vizek rákfaunája. Természetvédelmi Közlemények 10, 241–250.

Freeze, R.A., Cherry, J.A. 1979. Groundwater. Prentice Hall, Engwood Cliffs, New Jersey. 15–29.

Frolov, P.M. (ed.), 1966. Hydrogeology of USSR. Vol. 33. Northern Kazakhstan. Nedra, Moscow.

Gaskova, O.L., Kolpakova, M.N., Naymushina, O.S., Krivonogov, S.K., 2017b. Geochemical processes controlling the water chemistry of saline lakes in the North Kazakhstan Region. International Multidisciplinary Scientific GeoConference Surveying Geology and Mining Ecology Management 17(31), 325–333.

Gaskova, O.L., Strakhovenko, V.D., Ovdina, E.A., 2017a. Composition of brines and mineral zoning of the bottom sediments of soda lakes in the Kulunda steppe (West Siberia). Russian geology and geophysics 58(10), 1199–1210. <https://doi.org/10.1016/j.rgg.2016.09.034>.

Godfrey, L.V., Chan, L.H., Alonso, R.N., Lowenstein, T.K., McDonough, W.F., Houston, J., Li, J., Bobst, A., Jordan, T.E., 2013. The role of climate in the accumulation of lithium-rich brine in the Central Andes. Applied Geochemistry 38, 92–102. <http://dx.doi.org/10.1016/j.apgeochem.2013.09.002>.

González-Gajardo, A., Sepúlveda, P.V., Schlatter, R., 2009. Waterbird assemblages and habitat characteristics in wetlands: influence of temporal variability on species-habitat relationships. Waterbirds 32(2), 225–233.

Gonzalo, L.P., Torremorell, A., Bustingorry, J., Escaray, R., Pérez, P., Diéguez, M., Zagarese, H., 2010. Optical characteristics of shallow lakes from the Pampa and Patagonia regions of Argentina. Limnologica 40, 30–39.

Gorlenko, V.M., Buryukhaev, S.P., Matyugina, E.B., Borzenko, S.V., Namsaraev, Z., Bryantseva, I.A., Boldareva, E.N., Sorokin, D.Yu., Namsaraev, B.B., 2010. Microbial Communities of the Stratified Soda Lake Doroninskoe (Transbaikal Region). *Microbiology* 79(3), 390–401.

Grabs, T., Bishop, K., Laudon, H., Lyon, S.W., Seibert, J., 2012. Riparian zone hydrology and soil water total organic carbon (TOC): Implications for spatial variability and upscaling of lateral riparian TOC exports. *Biogeosciences* 9, 3901–3916. <https://doi.org/10.5194/bg-9-3901-2012>.

Grant W.D., 2004. Introductory Chapter: Half a Lifetime in Soda Lakes. In: Ventosa A. (ed.), 2004. *Halophilic Microorganism*, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 17–31.

Grant W.D., 2006. Alkaline environments and biodiversity. In: Gerday C. and Glansdorff N. (eds.), *Extremophiles 3. Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS)*, Developed under the Auspices of the UNESCO, Eolss Publishers, Oxford, UK. <http://www.eolss.net>.

Grant, W.D., Jones, B.E., 2016. Bacteria, Archaea and Viruses of Soda Lakes, Chapter 5. In: Schagerl, M. (ed.), *Soda Lakes of East Africa*. Springer International Publishing Switzerland, 97–148. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28622-8_12.

Grant, W.D., Sorokin, D.Y., 2011. Distribution and Diversity of Soda Lake Alkaliphiles, Chapter 2.2. In: Horikoshi, K. (ed.), *Extremophiles 1*, Springer, Tokyo, 28–54.

Green, A.J., Elmberg, J., 2013. Ecosystem services provided by waterbirds. *Biological Reviews* 89, 105–122. <https://doi.org/10.1111/brv.12045>.

Green, A.J., Lovas-Kiss, Á., Reynolds, C., Sebastián-González, E., Silva, G.G., van Leeuwen, C.H.A., Wilkinson, D.M., 2023. Dispersal of aquatic and terrestrial organisms by waterbirds: A review of current knowledge and future priorities. *Freshwater Biology* 68, 173–190. DOI: 10.1111/fwb.14038.

Guan, Q., Kang, Y., He, F., Li, Z., Xue, Z., Wu, H., 2024. Diversity patterns and community assembly of aquatic macroinvertebrates in permanent and temporary inland saline-alkaline wetlands. *Biodiversity and Conservation* 34(2), 571–588. <https://doi.org/10.1007/s10531-024-02987-7>.

Guareschi, S., Abellán, P., Laini, A., Green, A.J., Sánchez-Zapata, J.A., Velasco, J., Millán, A. 2015. Cross-taxon congruence in wetlands: Assessing the value of waterbirds as surrogates of macroinvertebrate biodiversity in Mediterranean Ramsar sites. *Ecological Indicators* 49, 204–215. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.10.012>.

Gulyás, P., 1980. A Velencei-tó vízminőségi tájainak jellemzése planktonrákokkal. *Állattani közlemények* 67(1–4), 49–57.

Guseva, N.V., Kopylova, Yu.G., Hvachevskaya, A.A., Smetanina, I.V., 2012. The chemical composition of the salt lakes of the North-Minusinsk depression, Khakassia. *Bulletin of the Tomsk Polytechnic University* 321(1), 163–168. (in Russian)

Gutiérrez, J.S., 2014. Living in environments with contrasting salinities: a review of physiological and behavioural responses in waterbirds. *Ardeola* 61(2), 233–256. <https://doi.org/10.13157/arla.61.2.2014.233>.

Gutierrez, M.F., Tavşanoğlu, Ü.N., Vidal, N., Yu, J., Teixeira-de Mello, F., Cakiroglu, A.I., He, H., Liu, Z., Jeppesen, E., 2018. Salinity shapes zooplankton communities and functional diversity and has complex effects on size structure in lakes. *Hydrobiologia* 813, 237–255. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3529-8>.

Hadjikyriakou, T.G., Rogers, J.B., Kirschel, A.N.G., 2022. Protecting a heterogeneous landscape supports avian diversity across seasons on a Mediterranean island. *Journal of Ornithology* 163, 373–384. <https://doi.org/10.1007/s10336-021-01953-2>.

Hakanson, L., Eklund, J.M., 2010. Relationship between chlorophyll, salinity, phosphorus and nitrogen in lakes and marine areas. *Journal of Coastal Research* 26, 412–423.

Hammer, U.T., 1986. *Saline lake ecosystems of the World*. Dr W. Junk Publishers, The Hague.

Harper, D.M., Tebbs, E., Bell, O., Robinson, V.J., 2016. Conservation and Management of East Africa's Soda Lakes, Chapter 14. In: Schagerl, M. (ed.), *Soda Lakes of East Africa*. Springer International Publishing Switzerland, 345–364. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28622-8_12.

Heathcote, A.J., Filstrup, C.T., Kendall, D., Downing, J.A., 2016. Biomass pyramids in lake plankton: influence of Cyanobacteria size and abundance. *Inland Waters* 6, 250–257.

Helmuth, B., Harley, C.D., Halpin, P.M., O'Donnell, M., Hofmann, G.E., Blanchette, C.A., 2002. Climate change and latitudinal patterns of intertidal thermal stress. *Science* 298, 1015–1017.

Herbst, D.B., 2001. Gradients of salinity stress, environmental stability and water chemistry as a templet for defining habitat types and physiological strategies in inland salt waters. *Hydrobiologia* 466, 209–219.

Hutchinson, G.E., 1957. *A Treatise On Limnology. Geography, physics, and chemistry*, vol. 1. Wiley, New York.

Ibatullin, S., Yasinsky, V., Mironenkov, A. 2009. The impact of climate change on water resources in Central Asia. Sector report no. 6. Eurasian Development Bank. Kazakhstan, Almaty.

Jirsa, F., Gruber, M., Stojanovic, A., Omondi, S.O., Mader, D., Körner, W., Schagerl, M., 2013. Major and trace element geochemistry of Lake Bogoria and Lake Nakuru, Kenya, during extreme draught. *Chemie Der Erde-Geochemistry* 73, 275–282.

Jones, B.E., Grant, W.D., Duckworth, A.W., Owenson, G.G., 1998. Microbial diversity of soda lakes. *Extremophiles* 2, 191–200. PMID: 9783165

Jones, B.F., Deocampo, D.M., 2003. Geochemistry of saline lakes. *Treatise on geochemistry* 5, 393–424.

Jordan, S.F., Rammu, H., Zheludev, I.N., Hartley, A.M., Maréchal, A., Lane, N., 2019. Promotion of protocell self-assembly from mixed amphiphiles at the origin of life. *Nature Ecology and Evolution* 3, 1705–1714. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-1015-y>.

Kaiwen, G., Zisong, X., Yuze, H., Qi, S., Yue, W., Yanhui, C., 2020. Effects of salt concentration, pH, and their interaction on plant growth, nutrient uptake, and photochemistry of alfalfa (*Medicago sativa*) leaves. *Plant Signaling and Behavior* 15, 1832373. <https://doi.org/10.1080/15592324.2020.1832373>.

Kalbitz, K., Solinger, S., Park, J.H., Michalzik, B., Matzner, E., 2000. Controls on the dynamics of dissolved organic matter in soils: a review. *Soil Science* 165, 277–304.

Karagianni, A., Stamou, G., Katsiapi, M., Polykarpou, P., Dörflinger, G., Michaloudi, E., 2018. Zooplankton communities in Mediterranean temporary lakes: the case of saline lakes in Cyprus. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology* 54, 14.

Keller, P.S., Catalán, N., von Schiller, D., Grossart, H.-P., Koschorreck, M., Obrador, B., Frassl, M.A., et al., 2020. Global CO₂ emissions from dry inland waters share common drivers across ecosystems. *Nature Communications* 11, 2126. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-15929-y>.

Kellerman, A.M., Kothawala, D.N., Dittmar, T., Tranvik, L.J., 2015. Persistence of dissolved organic matter in lakes related to its molecular characteristics. *Nature Geoscience* 8, 454–457. <https://doi.org/10.1038/ngeo2440>.

Kempe, S., Kazmierczak, J., 2011a. Soda Lakes. In: Reitner, J., Thiel, V. (eds.), *Encyclopedia of Geobiology. Encyclopedia of Earth Sciences Series*. Springer, Dordrecht, 824–829. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9212-1_192.

Kempe, S., Kazmierczak, J., 2011b. Soda Ocean Hypothesis. In: Reitner, J., Thiel, V. (eds), *Encyclopedia of Geobiology. Encyclopedia of Earth Sciences Series*. Springer, Dordrecht, 829–833. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9212-1_192.

Kingsford, R.T., Hollibaugh, J.T., Irvine, R., Harper, R., Keith, D.A., 2020a. Ephemeral salt lakes, In: D.A. Keith, J.R. Ferrer-Paris, E. Nicholson and R.T. Kingsford (eds.), 2020. *The IUCN Global Ecosystem Typology 2.0: Descriptive profiles for biomes and ecosystem functional groups*, Gland, Switzerland: IUCN, 117.

Kingsford, R.T., Hollibaugh, J.T., Robson, B.J., Harper, R., Keith, D.A., 2020b. Permanent salt and soda lakes, In: D.A. Keith, J.R. Ferrer-Paris, E. Nicholson and R.T. Kingsford (eds.), 2020. *The IUCN Global Ecosystem Typology 2.0: Descriptive profiles for biomes and ecosystem functional groups*, Gland, Switzerland: IUCN, 116.

Kirk, J.T.O., 1996. *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems*, 2nd eds. Cambridge University Press, Cambridge.

Kirschner, A.K.T., Eiler, A., Zechmeister, T.C., Velimirov, B. Herzig, A., Mach, R., Farnleitner, A.H., 2002. Extremely productive microbial communities in shallow saline pools respond immediately to changing meteorological conditions. *Environmental Microbiology* 4(9), 546–555. DOI: 10.1046/j.1462-2920.2002.00334.x.

Kiss, I., 1963. Vízfeltörések vizsgálata az Orosháza környéki szikes területeken, különös tekintettel a talajállapot és a növényzet változásaira. A Szegedi Tanárképző Főiskola Tudományos Közleményeiből, 43–81.

Kiss, I., 1968. Vízfeltöréses (“forrásos”) talajfelületek vizsgálata a Dél-Alföld szikes területein, különös tekintettel a mikrovegetáció tömegprodukciós kialakulására. A Szegedi Tanárképző Főiskola Tudományos Közleményeiből, 3–37.

Kiss, I., 1969a. Tömegprodukciókat alkotó új Gongrosira változat az alföldi szikes talajok vízfeltöréses felületeiről. A Szegedi Tanárképző Főiskola Tudományos Közleményeiből 13–29.

Kiss, I., 1969b. Szikes területek alga-tömegprodukciós jelzései a foltos regradáció vízfeltöréses folyamatáról. A Szegedi Tanárképző Főiskola Tudományos Közleményeiből, 31–75.

Kiss, I., 1971. A vízfeltörések szerepének vizsgálata a szikes talajok foltos “tarkaságában” különös tekintettel az alगतömegprodukciók és a vegetációs kép kialakulása, valamint az árvízszerű belvizek fellépésére. A Szegedi Tanárképző Főiskola Tudományos Közleményeiből, 3–31.

Kiss, I., 1972. A vízfeltörések szélsőségesen módosult alगतömegprodukciós formái a Békés-Csanádi löszhát szikes területein. A Szegedi Tanárképző Főiskola Tudományos Közleményeiből, 3–31.

Kiss, I., 1973. A hazai szikes vizek további feltárásának és hasznosításának néhány kérdése a makro- és mikrovegetáció kutatása szempontjából. A Szegedi Tanárképző Főiskola Tudományos Közleményeiből, 3–17.

Kiss, I., 1976a. Magyarország szikes tavainak áttekintése szikes tájcsoporthoz szerint. Hidrológiai Tájékoztató 16(1), 18–26.

Kiss, I., 1976b. Magyarország szikes tavaiban végzett hidrológiai és algológiai vizsgálataim áttekintése. A Juhász Gyula Tanárképző Főiskola Tudományos Közleményeiből, 51–69.

Kiss, I., 1979. Vízfeltörések szerepe a szikes talajok “tarkasága” kialakításában. Botanikai Közlemények 66(3), 177–185.

Kitchell, J.F., Schindler, D.E., Herwig, B.R., Post, D.M., Olson, M.H., Oldham, M., 1999. Nutrient cycling at the landscape scale: the role of diel foraging migrations by geese at the

Bosque del Apache National Wildlife Refuge, New Mexico. *Limnology and Oceanography* 44, 828–836. https://doi.org/10.4319/lo.1999.44.3_part_2.0828.

Klaassen, M., Nolet, B.A., 2007. The role of herbivorous water birds in aquatic systems through interactions with aquatic macrophytes, with special reference to the Bewick's Swan – Fennel Pondweed system. *Hydrobiologia* 584, 205–213. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-0598-5>.

Koehler, B., Landelius, T., Weyhenmeyer, G. A., Machida, N., Tranvik, L.J., 2014. Sunlight-induced carbon dioxide emissions from inland waters Birgit. *Global Biogeochemical Cycles*, 28(7), 696–711. <https://doi.org/10.1002/2014G B004850>.

Kolpakova, M.N, Gaskova, O.L., Naymushina, O.S., Krivonogov, S.K., 2018. Ebeity Lake, Russia: chemicalorganic and mineral composition of water and bottom sediments. *Bulletin of the Tomsk Polytechnic University. Bulletin of the Tomsk Polytechnic University Geo Assets Engineering* 329(1), 111–123.

Kolpakova, M.N., Borzenko, S.V., Isupov, V.P., Shatskaya, S.S., Shvartsev, S.L., 2015. Hydrochemistry and geochemical classification of salt lakes steppes of the Altai territory. (In Russian) *Water chemistry and ecology* 1, 18–23.

Kolpakova, M.N., Gaskova, O.L., 2018. Major ions behavior during evaporation of different saline type water of Western Mongolian lakes (geochemical modelling). *Hydrology Research* 49(1), 163–176. <https://doi.org/10.2166/nh.2017.148>.

Kothawala, D.N., Stedmon, C.A., Müller, R.A., Weyhenmeyer, G.A., Köhler, S.J., Tranvik, L.J., 2014. Controls of dissolved organic matter quality: Evidence from a large-scale boreal lake survey. *Global Change Biology* 20, 1101–1114. <https://doi.org/10.1111/gcb.12488>.

Krachler R.F., Krachler R., Stojanovic A., Wielander B., Herzig A., 2009. Effects of pH on aquatic biodegradation processes. *Biogeosciences Discussions* 6, 491–514.

Krienitz, L., Mähnert, B., Schagerl, M., 2016. Lesser Flamingo as a Central Element of the East African Avifauna, Chapter 10. In: Schagerl, M. (ed.), *Soda Lakes of East Africa*. Springer International Publishing Switzerland, 259–283. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28622-8_12.

Kubanskaya, Z.V. (ed.), 1980. *Saltwort deserts of Kazakhstan*. Alma-Ata.

Kushlan, J.A., 1993. Colonial waterbirds as bioindicators of environmental change. *Colonial Waterbirds* 16(2), 223–251.

Lapierre, J.F., Frenette, J.J., 2009. Effects of macrophytes and terrestrial inputs on fluorescent dissolved organic matter in a large river system. *Aquatic Sciences* 71, 15–24. <https://doi.org/10.1007/s00027-009-9133-2>.

Last, W., 2002. Geolimnology of salt lakes. *Geosciences Journal* 6(4), 347–369.

Lee, S.H., Lee, J.S., Kim, J.W., 2018. Relationship between halophyte distribution and soil environmental factors in the west coast of South Korea. *Journal of Ecology and Environment* 42, 2. <https://doi.org/10.1186/s41610-017-0062-z>.

Lengyel, E., Pálmai, T., Padisák, J., Stenger-Kovács, Cs., 2019. Annual hydrological cycle of environmental variables in astatic soda pans (Hungary). *Journal of Hydrology* 575, 1188–1199. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2019.06.015>.

Liang, C., Yang, B., Cao, Y., Liu, K., Wu, J., Hao, F., Han, Y., Han, W., 2024. Salinization mechanism of lakes and controls on organic matter enrichment: From present to deep-time records. *Earth-Science Reviews*, 104720, 251. DOI: 10.1016/j.earscirev.2024.104720.

Lin, Q., Xu, L., Hou, j., Liu, Z., Jeppesen, E., Han, B.P., 2017. Responses of trophic structure and zooplankton community to salinity and temperature in Tibetan lakes: Implication for the effect of climate warming. *Water Research* 124, 618–629.

Linhoff, B.S., Bennett, P.C, Puntsag, T., Gerel, O., 2011. Geochemical evolution of uraniferous soda lakes in Eastern Mongolia. *Environmental Earth Sciences* 62, 171–183. <https://doi.org/10.1007/s12665-010-0512-8>.

Lioubimtseva, E., Colea, R., Adams, J.M., Kapustin, G., 2005. Impacts of climate and land-cover changes in arid lands of Central Asia. *Journal of Arid Environments* 62, 285–308.

Löffler H., 1957. Vergleichende limnologische Untersuchungen an den Gewässern des Seewinkels (Burgenland). *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien* 97, 27–52.

Löffler, H., (ed.), 1979. Neusiedlersee: the limnology of a shallow lake in central Europe. *Monographiae Biologicae* 37. Dr. W. Junk Publishers, London, UK.

Löffler, H., 1971. Geographische Verteilung und Entstehung von Alkaliseen. Sitzungsberichte und Anzeiger der Österreichische Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse Abteilung I 179, 163–170.

Ma, Z., Cai, Y., Li, B. Chen, J., 2010. Managing Wetland Habitats for Waterbirds: An International Perspective. *Wetlands* 30, 15–27. DOI 10.1007/s13157-009-0001-6.

Manny, B.A., Johnson, W.C., Wetzel, R.G., 1994. Nutrient additions by waterfowl to lakes and reservoirs: predicting their effects on productivity and water quality. *Hydrobiologia* 279, 121–132. https://doi.org/10.1007/978-94-011-1128-7_12.

Martin, W., Baross, J., Kelley, D., Russell, M.J., 2008. Hydrothermal vents and the origin of life. *Nature Reviews Microbiology* 6, 805–814.

Mazumder, A., 1994. Patterns algal biomass in dominant odd- vs. even-link lake ecosystems. *Ecology* 75, 1141–1149.

Mazumder, A., Taylor, W.D., McQueen, D.J., Lean, D.R.S., 1990. A comparison of lakes and enclosures with contrasting abundances of planktivorous fish. *Journal of Plankton Research* 12, 109–124.

McGarigal, K., Wan, H.Y., Zeller, K.A., Timm, B.C., Cushman, S.A., 2016. Multi-scale habitat selection modeling: a review and outlook. *Landscape Ecology* 31, 1161–1175.

McQueen, D.J., Post, J.R., Mills, E.L., 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43, 1571–1581.

Megyeri, J., 1972. Tájékoztató a magyarországi szikes vizek kutatásáról. A Szegedi Tanárképző Főiskola Tudományos Közleményei, 75–80.

Megyeri, J., 1979. A szikes tavak általános tulajdonságai. In: Tóth, K. (szerk.), *Nemzeti Park a Kiskunságban*. Natura, Budapest, 155–164.

Megyeri, J., 1999. Szikes tavak és élőviláguk: vizsgálatok a Kiskunsági nemzeti park szikes tavain. *Acta Biologica Debrecina Oecologica Hungarica* 9, 161–169.

Meintjes, S., 1996. Seasonal changes in the invertebrate community of smallshallow ephemeral pans at Bain's Vlei, South Africa. *Hydrobiologia* 317, 51–64.

Melack, J.M., 1981. Photosynthetic activity of phytoplankton in tropical African soda lakes. *Hydrobiologia* 81, 71–85

Melack, J.M., Kilham, P., 1974. Photosynthetic rates of phytoplankton in East African alkaline saline lakes. *Limnology and Oceanography* 19, 743–755.

Melack, J.M., MacIntyre, S., 2016. Morphometry and Physical Processes of East African Soda Lakes Chapter 3. In: Schagerl, M. (ed.), *Soda Lakes of East Africa*. Springer International Publishing Switzerland, 61–76. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28622-8_12.

Mendelsohn, M.B., Boarman, W.I., Fisher, R.N., Hathaway, S.A., 2007. Diversity of terrestrial avifauna in response to distance from the shoreline of the Salton Sea. *Journal of Arid Environments* 68(4), 574–587.

Menzel, D.H., Corwin, N., 1965. The measurement of total phosphorus in seawater based on the liberation of organically bound fractions by persulfate oxidation. *Limnology and Oceanography* 10, 280–282.

Micklin, P., 2007. The Aral Sea Disaster. *Annual Review Earth Planetary Sciences* 35, 47–72.

Mile, O., Mesterházi, A., 2013. Macrophytes. In: Boros, E., Ecsedi, Z., Oláh, J. (eds.), *Ecology and Management of Soda Pans in the Carpathian Basin*. Hortobágy Environmental Association, Balmazújváros, Hungary, 87–105.

Molnár, B., 1979a. A nemzeti park tavainak kialakulása és vízföldtani fejlődéstörténete. In: Tóth, K. (szerk.), *Nemzeti Park a Kiskunságban*. Natura, Budapest, 136–154.

Molnár, B., 1979b. Szikes tó kutatás a Dél-Alföldön, *Hidrológiai Tájékoztató* 49, 50–51.

Molnár, B., Murvai, I., 1976. A Kiskunsági Nemzeti Park fülöpházi szikes tavainak kialakulása és földtani története. *Hidrológiai Közlöny* 1976(2), 67–77.

Molnár, Zs. 2010. Ősi és másodlagos eredetű tiszántúli szikespuszták zonációja. *Acta Biologica Debrecina Oecologica Hungarica* 22, 181–189.

Munns, R., Tester, M., 2008. Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology* 59, 651–681. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911>.

- Murillo, J., Recasens, L., 1986. Feeding habits of *Sigara lateralis* (Heteroptera, Corixinae). *Miscellaneous Zoology Barcelona* 10, 135–140.
- Murphy, J., Riley, J.P., 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta* 27, 31–36.
- Németh, J. 1998. A biológiai vízminősítés módszerei. *Vízi természet- és környezetvédelem* 7. Környezetgazdálkodási Intézet, Budapest.
- Nesterova, S.G., Inelova, Z.A., 2012. The flora of Ile-Balkhash region. Kazakh University, Almaty.
- Nicolas, C., Ingvald, R., Dan, A., 2005. Concentration of dissolved organic carbon along an altitudinal gradient from Norway spruce forest to the Mountain birch/alpine ecotone in Norway. *Boreal Environment Research* 10, 181–189.
- Noordhuis, R., van der Molen, D.T., van den Berg, M.S., 2002. Response of herbivorous waterbirds to the return of chara in Lake veluwemeer, the Netherlands. *Aquatic Botany* 72, 349–367.
- Nürnberg, G.K., LaZerte, B.D., 2016. Trophic state decrease after lanthanum-modified bentonite (Phoslock) application to a hyper-eutrophic polymictic urban lake frequented by Canada geese (*Branta canadensis*). *Lake and Reservoir Management* 32, 74–88. <https://doi.org/10.1080/10402381.2015.1133739>.
- Oberleitner, I., Wolfram, G., Achatz-Blab, A., (eds.), 2006. Salzlebensräume in Österreich. Umweltbundesamt, Wien.
- Oduor, S.O., Kotut, K., 2016. Soda Lakes of the East African Rift System: The Past, the Present and the Future, Chapter 15. In: Schagerl, M. (ed.), *Soda Lakes of East Africa*. Springer International Publishing Switzerland, 365–374. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28622-8_12.
- Oduor, S.O., Schagerl M., 2007. Phytoplankton primary productivity characteristics in response to photosynthetically active radiation in three Kenyan Rift Valley saline–alkaline lakes. *Journal of Plankton Research* 29(12), 1041–1050.

Oduor, S.O., Schagerl, M., Mathooko, M.J., 2003. On the limnology of Lake Baringo (Kenya): I. temporal physic-chemical dynamics. *Hydrobiologia* 506–509, 121–127.

OECD (Organization for Economic Cooperation and Development) 1982. Eutrophication of waters. Monitoring, Assessment and Control. Final Report OECD Cooperative Programme on Monitoring of Inland Waters (Eutrophication Control), Environment Directorate, OECD, Paris.

Oláh, J., Lakatos, Gy., Kovács, G., Andrikovics, S., Oláh, J., 2006. Waterbird guilds in Hungarian wetlands. Canadian Wildlife Service, Technical Report Series 474, 92–102.

Olson, M.H., Hage, M.M., Binkley, M.D., Binder, J.R., 2005. Impact of migratory snow geese on nitrogen and phosphorus dynamics in a freshwater reservoir. *Freshwater Biology* 50, 882–890. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01367.x>.

Özbay, H., Kilinc, S., 2008. Limnological studies on the transboundary Turkish soda lake: Lake Aktas. *Fresenius Environmental Bulletin* 17(6), 722–731.

Özgencil, I.K., Beklioğlu, M., Özkan, K., Tavşanoğlu, Ç., Fattorini, M., 2020. Changes in functional composition and diversity of waterbirds: the roles of water level and submerged macrophytes. *Freshwater Biology* 65(11), 1845–1857. <https://doi.org/10.1111/fwb.13531>.

Padisák, J. 2005. Általános limnológia. ELTE Eötvös Kiadó, Budapest.

Padisák, J., Dokulil, M., 1994. Meroplankton dynamics in a saline, turbulent, turbid shallow lake (Neusiedlersee, Austria and Hungary). *Hydrobiologia* 289, 23–42.

Padisák, J., Naselli-Flores, L., 2021. Phytoplankton in extreme environments: importance and consequences of habitat permanency. *Hydrobiologia* 848, 157–176. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04353-4>.

Pal'gov, N.N., Popov, G.Z., Nurmagambetova, L.S., Sosedov, J., S., Chupahin, V. (eds.), 1965. Hydrological studies in Kazakhstan 11. Science, Alma-Ata.

Papp, B., 2003. A Fülöpszállás környéki szikes tavak mohaflórájának állapotfelmérése. *Természetvédelmi Közlemények* 10, 218–228.

Pätsch, R., Midolo, G., Dítě, Z., Dítě, D., Wagner, V., Pavonič, M., Danihelka, J., Preislerová, Z., Čuk, M., Stroh, H.G., Tóth, T., Chytrá, H., Chytrý, M., 2024. Beyond salinity: Plants show divergent responses to soil ion composition. *Global Ecology and Biogeography* 33, e13821.

Pavlov, N.V., 1956–1966. *Flora of Kazakhstan* 1–9. Kazakhsk SSR Press, Alma-Ata.

Pavol, E., Sopotlieva, D., Dítě, D., Hajkova, P., Apostolova, I., Senko, D., Meleckova, Z., Hajek, M., 2013. Vegetation diversity of salt-rich grasslands in Southeast Europe *Applied Vegetation Science*. 16, 521–537. <https://doi.org/10.1111/avsc.12017>.

Pecoraino, G., D'Alessandro, W., Inguaggiato, S., 2015. The Other Side of the Coin: Geochemistry of Alkaline Lakes in Volcanic Areas. In: Rouwet, D., Christenson, B., Tassi, F., Vandemeulebrouck, J. (eds.), *Volcanic Lakes. Advances in Volcanology*. Springer, Berlin, Heidelberg, 219–237. https://doi.org/10.1007/978-3-642-36833-2_9.

Pedrós-Alió, C., 2004. Trophic Ecology of Solar Salterns. In: Ventosa A, (ed.), *Halophilic Microorganism*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 32–48.

Pellinger, A., Laber, J., Kohler, B., 2010. A széki lile (*Charadrius alexandrinus*), a gólyatöcs (*Himantopus himantopus*) és a gulipán (*Recurvirostra avosetta*) fészkelő populációi a Fertőn. *Acta Biologica Debrecina Oecologica Hungarica* 22, 173–179.

Piernik, A., 2003. Inland halophilous vegetation as indicator of soil salinity. *Basic and Applied Ecology* 4, 525–536. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00154>.

Ponyi, J., 1961. Az alföldi szikes vizek zoológiai kutatásának helyzete. *Állattani Közlemények* 18(1–4), 117–124.

Ponyi, J., 1984. Hidrozoológiai kutatások 25 éve Magyarországon 1958–1982. In: Entz, B. (szerk.), *Magyar Hidrobiológia*. Budapest, 141–162.

Post, D.M., Taylor, J.P., Kitchell, J.F., Olson, M.H., Schindler, D.E., Herwig, B.R., 1998. The role of migratory waterfowl as nutrient vectors in a managed wetland. *Conservation Biology* 12, 910–920. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1998.97112.x>.

Prol-Ledesma, R.M., 2003. Similarities in the chemistry of shallow submarine hydrothermal vents. *Geothermics* 32, 639–644. doi:10.1016/j.geothermics.2003.06.003.

Qi, Y., Xue, Y., Wang, X., 2017. Release and microbial degradation of dissolved organic carbon and nitrogen from *Phragmites australis* and *Suaeda salsa* in the wetland of the yellow. River Estuary. Journal of Oceanography and Marine Research 5(2). <https://doi.org/10.4172/2572-3103.1000160>.

Rachikovskaya, E.I., Erohov, C.N., Evstrifeev, U.G., Abieva, D.K., Omarbekova, A.S.A. (eds.), 2009. Atlas of Kazakhstan's wetlands (demonstration on three globally significant wetlands). The atlas was developed by the GEF/Government of the RK/UNDP project. Astana.

Redfield, A.C. 1934. On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton. James Johnstone Memorial Volume, University Press of Liverpool.

Reese, K.B., Koester, J.A., Kirkpatrick, J., Konotchick, T., Allen, L.Z., Dziallas, C., 2014. How extreme is extreme? Eco-DAS X Symposium Proceedings, Chapter 5, 69–87.

Reitner, B., Herzig, A., Herndl, G.J., 1999. Dynamics in bacterioplankton production in a shallow, temperate lake (Lake Neusiedl, Austria): evidence for dependence on macrophyte production rather than on phytoplankton. Aquatic Microbial Ecology 19, 245–254.

Reskóné Nagy, M., 1999. A Velencei-tó mai *arculata* és vízminősége. Acta Biologica Debrecina Oecologica Hungarica 9, 175–182.

Reynolds, C.S., 1984. The Ecology of Freshwater Phytoplankton. Cambridge University Press, Cambridge.

Reynolds, C.S., 2006. The Ecology of Phytoplankton. Cambridge University Press, Cambridge.

Richards, L.A., 1954. Diagnosis and Improvement of Saline and Alkali Soils. US Department of Agriculture. Agricultural Handbook 60. Washington DC. <http://dx.doi.org/10.1097/00010694-195408000-00012>.

Robledano, F., Esteve, M.A., Martínez-Fernández, J., Farinós, P., 2011. Determinants of wintering waterbird changes in a Mediterranean coastal lagoon affected by eutrophication. Ecological Indicators 11, 395–406. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2010.06.010>.

Romanova, S.M., 2008a. Closed water bodies of Kazakhstan 1. Hydrochemical regimes (in Russian). Kazakh University press, Almaty.

Romanova, S.M., 2008b. Bottomless reservoirs of Kazakhstan 1. Hydrochemical regime. Ministry of Education and Science of the Republic of Kazakhstan, Kazakh National University, Al-Farabi Kazakh National University, Almaty.

Rönicke, H., Doerffer, R., Siewers, H., Büttner, O., Lindenschmidt, K.E., Herzsprung, P., Beyer, M., Rupp, H., 2008. Phosphorus input by nordic geese to the eutrophic Lake Arendsee, Germany. *Fundamental and Applied Limnology* 172, 111–119. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2008/0172-0111>.

Root, R.B., 1967. The niche exploitation of the Blue-gray Gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37, 317–350.

Saccò, M., White, N.E, Harrod, C., Salazar, G., Aguilar, P., Cubillos, C.F., Meredith, K., Baxter, B.K., Oren, A., Anufrieva, E., Shadrin, N., Marambio-Alfaro, Y., Bravo-Naranjo, V., Allentoft, M.E., 2021. Salt to conserve: a review on the ecology and preservation of hypersaline ecosystems. *Biological Reviews* 96, 2828–2850. doi: 10.1111/brv.12780.

Sajó, E., Trummer, Á., 1934. A magyar szikesek; különös tekintettel vízgazdálkodás útján történő hasznosításukra. A Magyar Királyi Földművelésügyi Minisztérium Kiadványai 2. Pátria, Budapest.

Sanchez-Pinero, F., Polis, G.A., 2000. Bottom-up dynamics of llochthonous input: direct and indirect effects of seabirds on islands. *Ecology* 81, 3117–3132.

Santos, T.B., Ribas, A.F., de Souza, S.G.H., Budzinski, I.G.F., Domingues, D.S., 2022. Physiological Responses to Drought, Salinity, and Heat Stress in Plants: A Review. *Stresses* 2(1), 113–135. <https://doi.org/10.3390/stresses2010009>.

Sarnelle, O., 1992. Nutrient enrichment and grazer effects of phytoplankton in lakes. *Ecology* 73, 551–560.

Schagerl, M., (eds.), 2016. Soda Lakes of East Africa. Springer International Publishing Switzerland. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28622-8_12.

Schagerl, M., Burian, A., 2016. The Ecology of African Soda Lakes: Driven by Variable and Extreme Conditions, Chapter 12. In: Schagerl, M. (ed.), Soda Lakes of East Africa. Springer

International Publishing Switzerland, 295–320. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28622-8_12.

Schagerl, M., Renaut, R., W., 2016. Dipping into the Soda Lakes of East Africa, Chapter 1. In: Schagerl, M. (ed.), Soda Lakes of East Africa. Springer International Publishing Switzerland, 3–24. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28622-8_12.

Scheffer, M., 1998. Ecology of Shallow Lakes. Chapman and Hall London.

Schmidt, A., 2003. Kiskunsági szikes tavak (KNP II) összehasonlító vízkémiai vizsgálata. Természetvédelmi Közlemények 10, 153–162.

Segal, R.D., Waite, A.M., Hamilton, D.P., 2006. Transition from planktonic to benthic algal dominance along a salinity gradient. *Hydrobiologia* 556, 119–135. DOI 10.1007/s10750-005-0916-8.

Sekercioglu, C.H., 2006. Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology and Evolution* 21(8), 464–470. DOI: 10.1016/j.tree.2006.05.007.

Sekercioglu, C.H., Wennyand, D.G., Whelan, C.J., (eds.), 2016. Why Birds Matter: Avian Ecological Function and Ecosystem Services. University of Chicago Press, Chicago.

Senner, N.R., Moore, J.N., Seager, S.T. Dougill, S., Kreuz, K. Senner, S.E., 2018. A salt lake under stress: Relationships among birds, water levels, and invertebrates at a Great Basin saline lake. *Biological Conservation* 220, 320–329. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.02.003>.

Sepp, M., Kõiv, T., Nöges, P., Nöges, T., 2019. The role of catchment soils and land cover on dissolved organic matter (DOM) properties in temperate lakes. *Journal of Hydrology* 570, 281–291.

Shadrin, N.V., 2018. Peculiarities of Structure, Functioning and Dynamics of the Salt Lake Ecosystems. In: Zhemg, M., Deng, T., Oren, A. (eds.), Introduction to salt lake sciences. Beijing: Science Press, 188–197.

Shadrin, N.V., Anufrieva, E., 2020. Structure and Trophic Relations in Hypersaline Environments. *Biology Bulletin Reviews* 10(1), 48–56.

Shadrin, N.V., Anufrieva, E., Gajardo, G., 2023. Ecosystems of Inland Saline Waters in the World of Change. *Water* 15, 52. <https://doi.org/10.3390/w15010052>.

Shapiro, J., Wright, D.I., 1984. Lake restoration by biomanipulation. *Freshwater Biology* 14, 371–383.

Shvartsev, L., Kolpakova, M.N., Isupov, V.P., Vladimirov, A.G., Ariunbileg, S., 2014. Geochemistry and Chemical Evolution of Saline Lakes of Western Mongolia. *Geochemistry International* 52(5), 388–403.

Simon, Sz. Mádl-Szőnyi, J. Müller, I. and Pogácsás, Gy., 2011. Conceptual model for surface salinization in an overpressured and a superimposed gravity-flow field, Lake Kelemenszék area, Hungary. *Hydrogeology Journal* 19(3), 701–717.

Sommer, U. 2008. Trophic cascades in marine and freshwater plankton. *International Review of Hydrobiology* 93, 506–516.

Somogyi, B., Borsodi, A., Czeibert, K., Knáb, M., Vanyovszki, J., Márialigeti, K., 2010. Bíborbaktérium-tömegprodukció a Böddi-széken. *Acta Biologica Debrecina Oecologica Hungarica* 22, 99–111.

Somogyi, B., Felföldi, T., Solymosi, K., Makk, J., Homonnay, Z.G., Horváth, G., Turcsi, E., Böddi, B., Márialigeti, K., Vörös, L., 2011. *Chloroparva pannonica* gen. et sp. nov. (Trebouxiophyceae, Chlorophyta)—a new picoplanktonic green alga from a turbid, shallow soda pan. *Phycologia* 50, 1–10.

Sorensen, J.P.R., Vivanco, A., Ascott, M.J., Gooddy, D.C., Lapworth, D.J., Read, D.S., Rushworth, C.M., Bucknall, J., Herbert, K., Karapanos, I., Gumm, L.P., Taylor, R.G., 2018. Online fluorescence spectroscopy for the real-time evaluation of the microbial quality of drinking water. *Water Research* 137, 301–309. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2018.03.001>.

Sorokin, D.Y., Berben, T., Melton, E.D., Overmars, L., Vavourakis, C.D., Muyzer, G., 2014. Microbial diversity and biogeochemical cycling in soda lakes. *Extremophiles* 18, 791–809.

Steinmetz, J., Kohler, S.L., Soluk, D.A., 2003. Birds are overlooked top predators in aquatic food webs. *Ecology* 84(5), 1324–1328.

Stenger-Kovács, Cs., Hajnal, É., Lengyel, E., Buczkó, K., Padisák, J., 2016. A test of traditional diversity measures and taxonomic distinctness indices on benthic diatoms of soda pans in the Carpathian basin. *Ecological Indicators* 64, 1–8. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.12.018>.

Stenger-Kovács, Cs., Lengyel, E., Buczkó, K., Tóth, F.M., Crossetti, L.O., Pellingner, A., Zámboé Doma, Zs., Padisák, J., 2014. Vanishing world: alkaline, saline lakes in Central Europe and their diatom assemblages. *Inland Waters* 4, 383–396. DOI: 10.5268/IW-4.4.722.

Stenger-Kovács, Cs., Padisák, J., 2012. A Fertő algavegetációjának jellegzetességei és kutatása. In: Kárpáti, L., Fally, J. (szerk.), Fertő–Hanság – Neusiedler See–Seewinkel Nemzeti Park. Monografikus tanulmányok a Fertő és a Hanság vidékéről. Fertő–Hanság Nemzeti Park Igazgatóság – Szaktudás Kiadó Ház, Budapest, 69–72.

Sterbetz, I., 1968. A vadrécék környezetvizsgálata a kardoskúti természetvédelmi területen. *Aquila* 75, 45–77.

Sterbetz, I., 1972a. A magyarországi vízivad táplálékbázisa. *Acta Zoologica Hungarica* 59(1–4.), 119–125.

Sterbetz, I., 1972b. *Vízivad. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest.*

Sterbetz, I., 1988. Parti madarak (*Limicolae* sp.) táplálkozásvizsgálata a Kardoskúti-Fehértón, Dél-kelet Magyarországon. *Aquila* 95, 142–161.

Sterbetz, I., 1991. Adatok a Magyarországon védett úszóréce (*Anas* sp.) fajok táplálkozásához. *Aquila* 98, 37–45.

Sterbetz, I., 1992. Foods of Dunlin (*Calidris alpina*) in Hungary. *Aquila* 99, 49–57.

Sterbetz, I., 1993. Migration of the Curlew Sandpiper (*Calidris ferruginea*) in the South-East of the Hungarian Plain. *Aquila* 100, 181–188.

Sümegei, P., Szilágyi, G., 2010. A Hortobágy új felszínfejlődési modellje és a szikesedés eredete. *Acta Biologica Debrecina Oecologica Hungarica* 22, 27–35.

Sumner, M.E., Naidu, R., (eds.), 1998. *Sodic Soils. Distribution, Properties, Management and Environmental Consequences.* New York, Oxford. Oxford University Press.

Szabó, A., 1997. A hazai szikes élőhelyek kutatásának áttekintése és a jövő feladatai. *Hidrológiai Közlöny* 77(1–2.), 103–104.

Szabó, A., 2003a. Protozoológiai (Protozoa, Ciliata) vizsgálatok a Fülöpszállás–Szabadszállás környéki szikes kisvizeken. *Természetvédelmi Közlemények* 10, 229–239.

Szabó, A., Korponai, K., Kerepesi, Cs, Somogyi, B., Vörös, L., Bartha, D., Márialigeti, K., Felföldi, T., 2017. Soda pans of the Pannonian steppe harbor unique bacterial communities adapted to multiple extreme conditions. *Extremophiles* 21(3), 639–649. <https://doi.org/10.1007/s00792-017-0932-4> (PMID: 28389755).

Szabó, S., 2003b. Két évtized a Felső-Kiskunság szikes vizeiben élő Molluscák kutatásában. *Természetvédelmi Közlemények* 10, 273–288.

Szabó-Tugyi, N., Vörös, L., Balogh, K.V., Botta-Dukát, Z., Bernát, G., Schmera, D., Somogyi, B., 2019. Aerobic anoxygenic phototrophs are highly abundant in hypertrophic and polyhumic waters. *FEMS Microbiology Ecology* 95, doi: 10.1093/femsec/fiz104.

Székely, T., Bamberger, Zs., 1992. Predation of waders (Charadrii) on prey population: enclosure experiment. *Journal of Animal Ecology* 61, 447–456.

Takekawa, J.Y., Miles, A.K., Schoellhamer, D.H., Athearn, N.D., Saiki, M.K., Duffy, W.D., Kleinschmidt, S., Shellenbarger, G.G., Jannusch, C.A., 2006. Trophic structure and avian communities across a salinity gradient in evaporation ponds of the San Francisco Bay estuary. *Hydrobiologia* 567, 307–327. DOI 10.1007/s10750-006-0061-z.

Talling, J.F., 1971. The underwater light climate as a controlling factor in the production ecology of freshwater phytoplankton. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 19, 214–243.

Talling, J.F., Wood, R.B., Prosser, M.V., Baxter, R.M. 1973. The upper limit of photosynthetic productivity by phytoplankton: evidence from Ethiopian soda lakes. *Freshwater Biology* 3, 53–76.

Thurman, E.M., 1985. *Organic Geochemistry of Natural Waters*. Martinus Nijhoff, Dordrecht.

Timms, B.V., 2005. Salt lakes in Australia: present problems and prognosis for the future. *Hydrobiologia* 552, 1–15. DOI 10.1007/s10750-005-1501-x.

Tipping, E., Hurley, M.A., 1988. A model of solid-solution interaction in acidorganic soil, based on the complexation properties of humic substances. *European Journal of Soil Science* 39, 505–519.

Toner, J.D., Catling, D.C., 2019. Alkaline lake settings for concentrated prebiotic cyanide and the origin of life. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 260, 124–132. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2019.06.031>.

Toner, J.D., Catling, D.C., 2020. A carbonate-rich lake solution to the phosphate problem of the origin of life. *PNAS* 117(2), 883–888. <https://doi.org/10.1073/pnas.191610911>.

Tóth, J., 1999. Groundwater as a geologic agent: An overview of the causes, processes, and manifestations. *Hydrogeology Journal* 7, 1–14.

Tóth, J., 2009. *Gravitational Systems of Groundwater Flow, Theory, Evaluation, Utilization*. Cambridge University Press, New York.

Tóth, T., Kuti, L., Fügedi, U., 2003. Havonkénti vizsgálatok a Zab-szék mellett. A tóvíz, a talajvíz, talaj, növényzet időbeli változásai. *Természetvédelmi Közlemények* 10, 191–205.

Townsend, S.A., 2002. Seasonal evapoarative concentration of an extremely turbidwater-body in the semiarid tropics of Australia. *Lakes and Reservoirs: Research and Management* 7, 103–107.

Tranvik, L.J., 1988. Availability of dissolved organic carbon for planktonic bacteria in oligotrophic lakes of differing humic content. *Microbial Ecology* 16, 311–322.

Tranvik, L.J., Cole, J.J., Prairie, Y.T. 2018. The study of carbon in inland waters-from isolated ecosystems to players in the global carbon cycle. *Limnology and Oceanography Letters* 3, 41–48.

Urivaev, V.A. (ed.), 1959. *Surface water resources in areas of virgin and fallow lands*. Leningrad: Hydrometeoizdat.

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. DOI: 10.1007/s10750-009-9830-9.

V.-Balogh, K., Németh, B., Vörös, L., 2010. Szervesanyagok magyarországi fehér vizű szikes tavakban. *Acta Biologica Debrecina Oecologica Hungarica* 22, 75–86.

V.-Balogh, K., Presing, M., Hiripi, L., Vörös, L. 1998. Stable carbon and nitrogen isotope ratios of dissolved humic substances in a shallow reservoir covered by macrophytes. *International Review of Hydrobiology* 83, 203–206.

V.-Balogh, K., Présing, M., Vörös, L., Tóth, N., 2006. A study of the decomposition of reed (*Phragmites australis*) as a possible source of aquatic humic substances by measuring the natural abundance of stable carbon isotopes. *International Review of Hydrobiology* 91, 15–28. <https://doi.org/10.1002/iroh.200510820>.

Valyashko, M.G., 1955. Basic chemical types of natural waters and the conditions producing them. *Records of the Academy USSR* 102, 315–318. (in Russian).

Valyashko, M.G., 1962. Regularities in the formation of potassium salts deposits. (in Russian) Moscow, MSU.

Váradi, Zs., Fehér, G., 2010. Kiskunsági szikes tavak kémiai vizsgálata. *Acta Biologica Debrecina Oecologica Hungarica* 22, 53–74.

Velasquez, C.R., 1992. Managing artificial salt pans as a waterbird habitat: species responses to water level manipulation. *Colonial Waterbirds* 15, 43–55.

Vladár, P., Rusznyák, A., Márialigeti, K., Borsodi, A.K., 2008. Diversity of sulfate-reducing bacteria inhabiting the rhizosphere of *Phragmites australis* in Lake Velencei (Hungary) revealed by a combined cultivation-based and molecular approach. *Microbial Ecology* 56, 64–75.

Vörös, L., Padisák, J., 1991. Phytoplankton biomass and chlorophyll-a in some shallow lakes in central Europe. *Hydrobiologia* 215, 111–119.

Vörös, L., V.-Balogh, K., 2003. Fotoautotróf picoplankton Duna–Tisza közti szikes tavakban. *Természetvédelmi Közlemények* 10, 185–189.

Waiser, M.J., Robarts, R.D., 2007. Net heterotrophy in productive prairie wetlands with high DOC concentrations. *Aquatic Microbial Ecology* 34, 279–290.

- Waiser, M.J., Robarts, R.D., 2009. Saline Inland Waters. *Encyclopedia of Inland Waters*. 634–644. Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-012370626-3.00028-4>.
- Wang, W., Vinocur, B., Altman, A., 2003. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta* 218, 1–14. <https://doi.org/10.1007/s00425-003-1105-5>.
- Wang, X.-S., Ren, H.-L., Wei, Z.-W., Wang, Y.-W., Ren, W.-B., 2017. Effects of neutral salt and alkali on ion distributions in the roots, shoots, and leaves of two alfalfa cultivars with differing degrees of salt tolerance. *Journal of Integrative Agriculture* 16, 1800–1807. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(16\)61522-8](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(16)61522-8).
- Ward, J.V., Stanford, J.A., 1982. Thermal responses in the evolutionary ecology of aquatic insects. *Annual Review of Entomology* 2, 97–117.
- Warnock, N., Page, G.W., Ruhlen, T.D., Nur, N., Takekawa, J.Y., Hanson, J.T., 2002. Management and conservation of San Francisco Bay salt ponds: effects of pond salinity, area, tide, and season on Pacific flyway waterbirds. *Waterbirds* 25, 79–92.
- Warren, J.K., 2006. *Evaporites: Sediments, Resources and Hydrocarbons*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Wetzel, R.G., 2001. *Limnology. Lake and River Ecosystems*. Third Edition. Academic Press, San Diego.
- Wetzel, R.G., Likens, G.E., 1991. *Limnological analysis*. Springer-Verlag, New York.
- Whitfield, A.K., Elliott, M., Basset, A., Blaber, S.J.M., West, R.J., 2012. Paradigms in estuarine ecology e A review of the Remane diagram with a suggested revised model for estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 97, 78–90.
- Whittaker, R.H., Likens, G.E., 1973. Primary productivity: the biosphere and man. *Human Ecology* 1, 357–369. <https://doi.org/10.1007/BF01536732>.
- Williams W.D., 1998. Guidelines of lake management. Volume 6. Management of Saline Waters. International Lake Environment Committee – United Nations Environment Programme.
- Williams, D.D., 2006. *The Biology of Temporary Waters*. Oxford University Press.

Williams, W.D. 2002. Environmental threats to salt lakes and the likely status of inland saline ecosystems in 2025. *Environmental Conservation* 2, 154–167.

Williams, W.D., 1991. Chinese and Mongolian saline lakes: a limnological overview. *Hydrobiologia* 210, 39–66.

Williams, W.D., 1998. Salinity as a determinant of the structure of biological communities in salt lakes. *Hydrobiologia* 381:191–201

Williams, W.D., Aladin, N.V., 1991. The Aral Sea: recent limnological changes and their conservation significance. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 1, 3–23.

Williamson, C.E., Morris, D.P., Pace, M.L., Olson, O.G., 1999. Dissolved organic carbon and nutrients as regulators of lake ecosystems: Resurrection of a more integrated paradigm. *Limnology and Oceanography* 44, 795–803. https://doi.org/10.4319/lo.1999.44.3_part_2.0795.

Wolfram, G., Déri, L., Zech, S. (szerk.), 2014. Neusiedler See strategic study, Phase 1. (in Hungarian and German), Fertő tó Stratégiai tanulmány 1. fázis. Tanulmány a Magyar-Osziptrák Vízügyi Bizottság megbízásából. Bécs-Szombathely.

Wurtsbaugh, W.A., Miller, C., Null, S.E., DeRose, R.J., Wilcock, P., Hahnenberger, M., Howe, F., Moore, J., 2017. Decline of the world's saline lakes. *Nature Geosciences* 10, 816–821.

Yang, C., Shi, D., Wang, D., 2008a. Comparative effects of salt and alkali stresses on growth, osmotic adjustment and ionic balance of an alkali-resistant halophyte *Suaeda glauca* (Bge.). *Plant Growth Regulation* 56, 179–190. <https://doi.org/10.1007/s10725-008-9299-y>.

Yang, X.-e., Xiang, W., Hu-lin, H., Zhen-li, H., 2008b. Mechanisms and assessment of water eutrophication. *Journal of Zhejiang University* 9, 197–209. <https://doi.org/10.1631/jzus.B0710626>.

Yermolaeva, N.I., 2013. Some results of Studying Zooplankton in Lakes of Northern Kazakhstan. *Arid Ecosystems* 3, 263–275.

Zamana, L.V., Borzenko, S.V., 2010. Hydrochemical regime of saline lakes in the Southeastern Transbaikalia. *Geography and Natural Resources* 31(4), 370–376.

Zavarzin, G.A., 1993. Epicontinental soda lakes as probable relict biotopes of terrestrial biota formation. *Microbiology* 62, 473–479.

Zavialov, P.O., Ni, A.A., Kudyshkin, T.V., Ishniyazov, D.P., Tomashevskaya, I.G., Mukhamedzhanova, D., 2009. Ongoing changes of ionic composition and dissolved gases in the Aral Sea. *Aquatic Geochemistry* 15, 263–275.

Zhang, Y., Liu, X., Wang, M., Qin, B., 2013. Compositional differences of chromophoric dissolved organic matter derived from phytoplankton and macrophytes. *Organic Geochemistry* 55, 26–37. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2012.11.007>.

Zheng, M., Jiayou, T., Junying, L., Fasheng, Z., 1993. Chinese saline lakes. *Hydrobiologia* 267, 23–36.

6.4. Az értekezés témakörében megjelent további saját közlemények

Ábrám, Ö., Tormáné Kovács, E., Mile, O., Ecsedi, Z., Boros, E., 2024. Changes in the ecological state of the Böddi-szék soda pan between 2010 and 2021. *Review on Agriculture and Rural Development* 13, 42–48.

Bártol, I., Boros, E., 2007. Csongrád-bokrosi-sóstavak. In: Tardy, J. (szerk.), *Magyarországi vadvizek világa: Hazánk ramsari területei*. Alexandra Kiadó, Pécs, Magyarország, 170–175.

Bedics, A., Csitári, B., Szabó, A., Székely, A.J., Boros, E., Felföldi, T., 2019. A Kiskunság különböző típusú szikes tavaira jellemző baktériumközösségek összetétele és sótűrése. *Hidrológiai Közlöny* 99(3), 36–43.

Biró, M., Boros, E., 2015. A Duna–Tisza közti tájak természeti értékei: A Duna-völgyi szikesek természeti képe az elmúlt évszázadokban. In: Iványosi, Szabó András (szerk.), *A Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatóság negyven éve. Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatóság Kecskemét, Magyarország*, 117–123.

Bőhm, A., Széll, A., Boros, E., 2011. Vízimadár állományváltozások hosszú távú vizsgálata a Kardoskúti Fehértó területén. *Ornis Hungarica* 19, 118–124.

Borics, G., Ács, É., Boda, P., Boros, E., Erős, T., Grigorszky, I., Kiss, K.T., Lengyel, S., Reskóné, N.M., Somogyi, B., et al., 2016. Water bodies in Hungary – an overview of their management and present state. *Hidrológiai Közlöny* 96(3), 57–67.

Boros, E., 1999. A magyarországi szikes tavak és vizek ökológiai értékelése. (áttekintés) *Acta Biologica Debrecina Oecologica Hungarica* 9, 13–80.

Boros, E., 2007. Felső-kiskunsági szikes puszták; Felső-kiskunsági szikes tavak. In: Tardy, J. (szerk.), *Magyarországi vadvizek világa: Hazánk Ramsari területei*. Alexandra Kiadó, Pécs, Magyarország, 142–161.

Boros, E., 2007. Felső-kiskunsági szikes tavak (Kis-rét, Büdös-szék, Zab-szék). In: Tardy, J. (szerk.), *Magyarországi vadvizek világa: Hazánk Ramsari területei*. Alexandra Kiadó, Pécs, Magyarország, 148–161.

Boros, E., Pigniczki, Cs., 2001. Feltöltődött szikes tavak rekonstrukciója és a szikes mocsári vegetáció kezelése a kiskunsági szikes tavaknál. *Túzok: Madártani Tájékoztató* 6(1), 8–14.

Boros, E., Szomor, D., Mile, O., 2025. Szikes vizes élőhelyrehabilitáció árasztással Apajon: Alsó-Szűnyog pusztja. In: Kelemen, A., Mizsei, E. (szerk.), *Élőhely-rekonstrukciók lehetőségei és tapasztalatai Magyarország síkvidéki területein*. Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatóság, Kecskemét, Magyarország, 62–63.

Boros, E., Tóth, V., Vörös, L., 2020. A Fertő limnológiai állapota, természetvédelmi helyzete és élőhely-fejlesztési lehetőségei. In: Takács, G., Pellinger, A. (szerk.), *Természetvédelmi kutatások az osztrák-magyar határ mentén*. Fertő-Hanság Nemzeti Park Igazgatóság. Sarród, Magyarország, 11–37.

Inelova, Z.A., Boros, E., Zapparina, Ye., 2022. Systematic analysis of aquatic and semi-aquatic flora of the unique water chemical composition of Zhalanashkol lake of the Almaty region. *Bulletin of Al-Farabi Kazakh National University, Experimental Biology* 91, 18–26. DOI:10.26577/eb.2022.v91.i2.02. <https://doi.org/10.26577/eb.2022.v91.i2.02>.

Keresztes, Zs.G. Somogyi, B., Boros, E., Székely, G., Bartha, C., Nagy, E., Dragoş, N., Vörös, L., 2010. Picoplankton in soda lakes of the Carpathian Basin. *Contributii Botanice* 45, 41–46.

Korponai, K., Somogyi, B., Szabó, A., Boros, E., Vörös, L., Felföldi, T., 2015. Bíborbaktérium-közösség összetételének megismerése újgenerációs DNS-szekvenálási és tenyésztési technikák kombinálásával. *Hidrológiai Közlöny* 95(5–6), 29–31.

Korponai, K., Szabó, A., Somogyi, B., Vörös, L., Vajna, B., Boros, E., Felföldi, T., 2016. A planktonikus bakteriális közösségek szezonális alakulása különböző karakterű szikes tavakban. *Hidrológiai Közlöny* 96, 44–52.

Korponai, K., Szuróczi, S., Márton, Zs., Szabó, A., Morais, P.V., Proença, D.N., Tóth, E., Boros, E., Márialigeti, K., Felföldi, T. 2023. Habitat distribution of the genus *Belliella* in continental waters and the description of *Belliella alkalica* sp. nov., *Belliella calami* sp. nov. and *Belliella filtrata* sp. nov. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 73(6), Paper: 005928. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.005928>.

Lameck, A.S., Rotich, B., Ahmed, A., A., Kipkulei, H.K., Pető, Á., Boros, E., 2025. Influence of environmental variables and anthropogenic activities on soda-saline lakes chemistry in Northern Tanzania: A Remote Sensing and GIS approach. *Heliyon* 11(2), Paper: e41691. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2025.e41691>.

Lameck, A.S., Saeed, O., Justine, P.N., Mwakagile, D., Pető, Á., Boros, E., 2024. Hydrochemical properties and heavy metal concentrations (ecological and human risk) of lake Rukwa. *Environmental Challenges* 15, Paper: 100940. <https://doi.org/10.1016/j.envc.2024.100940>.

Márton, Zs., Szabó, A., Boros, E., Vörös, L., Felföldi, T., 2017. Az észak-kazahsztáni sós tavak ismeretlen prokarióta közösségei. *Hidrológiai Közlöny* 97, 15–20.

Pálffy, K., Felföldi, T., Mentés, A., Horváth, H., Márialigeti, K., Boros, E., Vörös, L., Somogyi, B., 2014. Unique picoeukaryotic algal community under multiple environmental stress conditions in a shallow, alkaline pan. *Extremophiles: Life Under Extreme Conditions* 18, 111–119.

Tóth, A., Zsuga, K., Horváth, Zs., Vad, Cs.F., Vörös, L., Boros, E., 2014. Kerekesféreg (Rotifera) közösségek szerkezetére (fajszám, denzitás, guildék) ható környezeti változók a Kárpát-medence asztatikus szikes tavain. Hidrológiai Közlöny 94(5–6), 101–103.

Tugyi, N., Kovács, A.W., Vörös, L., Boros, E., Tóth, V., Somogyi, B., 2018. Fitoplankton és bakterioplankton produkció a Fertő nyílt vizében és nádasában. Hidrológiai Közlöny 98, 91–96.

Tugyi, N., Vörös, L., Boros, E., Felföldi, T., Márialigeti, K., Máthé, I., Somogyi, B., Szélsőséges környezeti paraméterek formálta mikrobiális közösség egy helioterm tóban (Medve-tó, Szováta). Hidrológiai Közlöny 96, 96–102.

Tugyi, N., Vörös, L., Boros, E., Felföldi, T., Márialigeti, K., Somogyi, B., 2015. Ismeretlen fototróf mikroorganizmusok hazai vizekben - az infravörös mikroszkópi technika jelentősége a limnológiában. Hidrológiai Közlöny 95(5–6), 91–95.

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(6), 139–141.

Vörös, L., V-Balogh, K., Boros, E., 2005. Pikoplankton dominancia szikes tavakban. Hidrológiai Közlöny 85(6), 166–168.

Zaparina, Ye., Inelova, Z., Boros, E., Shimshikov, B. 2023. Soils state analysis in the semi-aquatic zone of saline and soda lakes in Zhetysu (by the example of Lake Alakol, Sasykkol, Zhalanashkol, Balkhash and Ushkol) Vestnik - Kazahskij Nacionalnyj Universitet Imeni Al-Farabi. Seria Ekologiceskaa / Eurasian Journal of Ecology 76, 41–53.

Zaparina, Ye., Inelova, Z., Mengtay, A., Mukhitdinov, A., Boros, E., 2024. Ecological analysis of higher aquatic and semi-aquatic plants of Lake Alakol. Bio Web of Conferences 100, Paper: 04015. DOI:10.1051/bioconf/202410004015

1. melléklet. Az eurázsiai vízimadarak táplálkozási és anyagforgalmi gildek, valamint ökosztéma kontroll funkciók szerinti besorolása
(Boros 2021a; Boros és mtsai., 2025)

Vízimadár fajcsoportok és fajok	Tudományos név	Táplálkozóhely	Táplálkozási gild	Anyag-forgalmi gild	Ökoszisztéma kontroll funkció
Ásóludak	<i>Tadorna spp.</i>	vízi, vizes élőhely	mindenevő	NEX	TOP
Batla	<i>Plegadis falcinellus</i> (Linnaeus, 1766)	vízi, vizes élőhely	húsevő	IMEX	BOT-TOP
Billegetőcankó, partfutók	<i>Actitis hypoleucos</i> (Linnaeus, 1758), <i>Calidris spp.</i>	vízi, vizes élőhely	gerinctelenevő	NEX	TOP
Úszórécék	<i>Anas, Mareca, Spatula spp.</i>	vízi, vizes élőhely, szárazföldi	mindenevő	IMEX	BOT-TOP
Bukórécék	<i>Aythya, Bucephala, Clangula, Melanitta, Mergus, Mergellus, Somateria spp.</i>	vízi, vizes élőhely	mindenevő	NEX	TOP
Cankók	<i>Tringa, Xenus spp.</i>	vízi, vizes élőhely	gerinctelenevő	NEX	TOP
Darvak	<i>Grus, Leucogeranus spp.</i>	szárazföldi, vizes élőhely	mindenevő	NIM	BOT
Erdei szalonka	<i>Scolopax rusticola</i> Linnaeus, 1758	vízi, vizes élőhely, szárazföldi	gerinctelenevő	NIM	BOT
Ezüstlile, csigaforgató, kőforgató	<i>Pluvialis squatarola</i> (Linnaeus, 1758), <i>Haematopus ostralegus</i> Linnaeus, 1758, <i>Arenaria interpres</i> (Linnaeus, 1758)	vízi, vizes élőhely	gerinctelenevő	NEX	TOP

Gémek 1.	<i>Ardea spp.</i> , <i>Botaurus stellaris</i> (Linnaeus, 1758), <i>Bubulcus ibis</i> (Linnaeus, 1758)	vízi, vizes élőhely, szárazföldi	húsevő	IMEX	BOT-TOP
Gémek 2.	<i>Ardeola</i> , <i>Ixobrychus</i> , <i>Nycticorax spp.</i> , <i>Egretta spp.</i>	vízi, vizes élőhely	húsevő	NEX	TOP
Godák, cankógodák	<i>Limosa</i> , <i>Limnodromus spp.</i>	vízi, vizes élőhely	gerinctelenevő	NEX	TOP
Gólyák	<i>Ciconia spp.</i>	vízi, vizes élőhely, szárazföldi	húsevő	IMEX	BOT-TOP
Gólyatöcs, gulipán	<i>Himantopus himantopus</i> (Linnaeus, 1758), <i>Recurvirostra avosetta</i> Linnaeus, 1758	vízi, vizes élőhely	gerinctelenevő	NEX	TOP
Halfarkasok, csérek	<i>Chlidonias</i> , <i>Hydroprogne</i> , <i>Stercorarius</i> , <i>Sterna spp.</i>	vízi, vizes élőhely, szárazföldi	húsevő	NEX	TOP
Haris	<i>Crex crex</i> (Linnaeus, 1758)	vízi, vizes élőhely, szárazföldi	mindenevő	IMEX	BOT-TOP
Hattyúk	<i>Cygnus spp.</i>	vízi, vizes élőhely	mindenevő	NEX	TOP
Kanalasgém	<i>Platalea leucorodia</i> Linnaeus, 1758	vízi, vizes élőhely	húsevő	NEX	TOP
Kistestű lilék	<i>Charadrius spp.</i>	vízi, vizes élőhely	gerinctelenevő	NEX	TOP
Kormoránok	<i>Phalacrocorax</i> , <i>Microcarbo spp.</i>	vízi, vizes élőhely	halevő	NEX	TOP
Ludak	<i>Anser</i> , <i>Branta spp.</i>	szárazföldi, vizes élőhely	növényevő	NIM	BOT
Nagytestű lilék, bóbicek	<i>Pluvialis spp.</i> , <i>Vanellus sp.</i>	vízi, vizes élőhely, szárazföldi	gerinctelenevő	IMEX	BOT-TOP
Pajzsoscankó	<i>Calidris pugnax</i> (Linnaeus, 1758)	vízi, vizes élőhely, szárazföldi	gerinctelenevő	IMEX	BOT-TOP
Pólingok	<i>Numenius spp.</i>	vízi, vizes élőhely, szárazföldi	gerinctelenevő	IMEX	BOT-TOP

Sirályok	<i>Chroicocephalus, Hydrocoloeus, Ichthyaetus, Larus, spp.</i>	vízi, vizes élőhely, szárazföldi	mindenevő	IMEX	BOT-TOP
Szalonkák	<i>Gallinago, Lymnocyttus spp.</i>	vízi, vizes élőhely	gerinctelenevő	NEX	TOP
Szárcsa, vízityúk, guvat, vízicsibék	<i>Fulica, Gallinula, Porzana, Rallus, Zaporina spp.</i>	vízi, vizes élőhely	mindenevő	NEX	TOP
Székicsérek	<i>Glareola spp.</i>	szárazföldi, vizes élőhely	gerinctelenevő	NIM	BOT
Ugartyúk, havasi lile	<i>Burhinus oedipnemos</i> (Linnaeus, 1758), <i>Charadrius morinellus</i> Linnaeus, 1758	szárazföldi, vizes élőhely	gerinctelenevő	NIM	BOT
Víztaposók	<i>Phalaropus spp.</i>	vízi, vizes élőhely	gerinctelenevő	NEX	TOP
Vöcskők, búvárok	<i>Podiceps, Tachybaptus, Gavia spp.</i>	vízi, vizes élőhely	halevő	NEX	TOP

Jelmagyarázat:

NIM: Nettó importőr gild (NIM); BOT: bottom-up kontroll funkció.

IMEX: Importőr-exportőr (IMEX); BOT-TOP: bottom-up és top-down kontroll funkció.

NEX: Nettó exportőr gild (NEX); TOP: top-down kontroll funkció.