



1949

Zöld mikroalgák sótoleranciája és sótolanító képessége

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

Szerző: Figler Aida

Témavezető: Dr. Bácsi István
Egyetemi docens

DEBRECENI EGYETEM

Természettudományi és Informatikai Doktori Tanács

Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

Debrecen, 2022

*Ezen értekezést a Debreceni Egyetem Természettudományi és Informatikai Doktori Tanács **Juhász - Nagy Pál Doktori Iskola Hidrobiológia** doktori programja keretében készítettem a Debreceni Egyetem természettudományi doktori (PhD) fokozatának elnyerése céljából. Nyilatkozom arról, hogy a tézisekben leírt eredmények nem képezik más PhD disszertáció részét.*

Debrecen, 2022.

.....

a jelölt aláírása

*Tanúsítom, hogy **Figler Aida** doktorjelölt **2018-2022** között a fent megnevezett **Doktori Iskola Hidrobiológia** programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Nyilatkozom továbbá arról, hogy a tézisekben leírt eredmények nem képezik más PhD disszertáció részét.*

Az értekezés elfogadását javasolom.

Debrecen, 2022.

.....

a témavezető aláírása

**ZÖLD MIKROALGÁK SÓTOLERANCIÁJA ÉS SÓTALANÍTÓ
KÉPESSÉGE**

**SALT TOLERANCE AND DESALINATION ABILITIES OF GREEN
MICROALGAE**

Értekezés a doktori (Ph.D.) fokozat megszerzése érdekében
a Környezettudomány tudományágban

Írta: **Figler Aida** okleveles hidrobiológus

Készült a Debreceni Egyetem **Juhász-Nagy Pál Doktori Iskolája**
(Hidrobiológia Doktori programja) keretében

Témavezető: Dr. Bácsi István

Az értekezés bírálói:

.....
.....

A bírálóbizottság:

elnök:

tagok:

.....

.....

.....

Az értekezés védésének időpontja:

TARTALOMJEGYZÉK

1. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉSEK	6
1.1. Bevezetés	6
1.2. Célkítűzések	8
1.2.1. Az algák sótűrő és sótoleráló képességének vizsgálata	8
1.2.2. A tápanyagtartalom (nitrát és foszfát) hatása a sótoleranciára	9
1.2.3. A szalinitás életciklusra gyakorolt hatásai	10
2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS	11
2.1. Az algák sótűrő és sótoleráló képessége	11
2.1.1. A vízben oldott sók	12
2.1.2. Iontranszport	14
2.1.3. Turgornyomás és sejttér-fogat változás	15
2.1.4. Ozmolitok.....	15
2.1.5. Az antioxidatív rendszer szerepe a sóstressz tolerálásában.....	16
2.1.6. A sóstressz hatása a fotoszintézisre.....	16
2.1.7. A sóstressz hatása a biomassza- és lipidtermelésre.....	18
2.1.8. A sótartalom hatása más anyagok jelenlétében	19
2.1.9. A sótartalom csökkentése mikroalgák alkalmazásával	20
2.2. A nitrogén és foszfor szerepe az algák életében.....	20
2.2.1. A nitrogén	21
2.2.2. A foszfor	22
2.2.3. A N:P arány fontossága.....	25
2.3. A szalinitás életciklusra gyakorolt hatásai	25
2.3.1. Az élőhely és a kiszáradás-tűrési összefüggései.....	27
2.3.2. A kiszáradás-tűrési befolyásoló tényezők	28
2.3.3. A kiszáradás élettani hatásai	30
2.3.4. Speciális és öregedő sejtek szerepe a kiszáradással szembeni védelemben	30
3. ANYAG ÉS MÓDSZER	35
3.1. A kísérletek során alkalmazott izolátumok	35
3.2. A kísérletek összeállítása és kivitelezése	39
3.2.1. Az algák sótűrő és sótoleráló képességének vizsgálata	39
3.2.2. A tápanyagtartalom (nitrát és foszfát) hatása a sótoleranciára	39

3.2.3. A szalinitás életciklusra gyakorolt hatásai	40
3.2.3.1. A különböző sókoncentrációk hatása a <i>Haematococcus pluvialis</i> életciklusára ..	40
3.2.3.2. A kiszáradás hatásai a <i>Haematococcus pluvialis</i> életciklusára	41
3.3. A tenyészetek növekedésének mérése.....	41
3.4. A vezetőképesség, a klorid- és a tápanyagtartalom (nitrát és foszfát) változásának meghatározása.....	42
3.4.1. A vezetőképesség mérése.....	42
3.4.2. A klorid tartalom mérése.....	42
3.4.3. A tápanyagtartalom (nitrát és foszfát) mérése.....	43
3.5. Statisztikai értékelés.....	43
4. EREDMÉNYEK ÉS ÉRTÉKELÉSÜK	45
4.1. Az algák sótűrő és sótoleráló képességének vizsgálata.....	45
4.1.1. Növekedés és sótolerancia	45
4.1.2. A vezetőképesség csökkenése.....	48
4.1.3. Klorid eltávolítás.....	51
4.1.4. Nitrát eltávolítás	53
4.1.5. Foszfát eltávolítás	55
4.2. A tápanyagtartalom (nitrát és foszfát) hatása a sótoleranciára	57
4.2.1. Növekedés és sótolerancia	57
4.2.2. A vezetőképesség csökkenése.....	61
4.2.3. Klorid eltávolítás.....	63
4.2.4. Nitrát eltávolítás	65
4.2.5. Foszfát eltávolítás	67
4.3. A szalinitás életciklusra gyakorolt hatásai	70
4.3.1. A különböző sókoncentrációk hatása a <i>Haematococcus pluvialis</i> életciklusára	70
4.3.1.1. Növekedés és sótolerancia	70
4.3.1.2. A különböző sejtípusok aránya a tenyészetekben	73
4.3.1.3. Vezetőképesség csökkenés és a klorid eltávolítás.....	76
4.3.1.4. Nitrát és foszfát eltávolítás.....	77
4.3.2. A kiszáradás hatásai a <i>Haematococcus pluvialis</i> életciklusára	78
4.3.2.1. A térfogat és a klorid-koncentráció változása	78
4.3.2.2. Növekedés és kiszáradás-tűrés	80
4.3.2.3. A különböző sejtípusok aránya a tenyészetekben	82

4.3.2.4. A nitrát- és foszfát-koncentráció változása	85
4.4. Új tudományos eredmények.....	87
5. ÖSSZEFOGLALÁS.....	89
5.1. Az algák sótűrő és sótoleráló képességének vizsgálata	89
5.2. A tápanyagtartalom (nitrát és foszfát) hatása a sótoleranciára	90
5.3. A szalinitás életciklusra gyakorolt hatásai	91
5.3.1. A különböző sókoncentrációk hatása a <i>Haematococcus pluvialis</i> életciklusára	91
5.3.2. A kiszáradás hatásai a <i>Haematococcus pluvialis</i> életciklusára	92
6. SUMMARY	94
6.1. Studying the salt tolerance and desalination abilities of algae	94
6.2. The effect of nutrient content (nitrate and phosphate) to salt tolerance	95
6.3. Effects of salinity on life cycle.....	96
6.3.1. Effects of different salt concentrations on the life cycle of <i>Haematococcus pluvialis</i>	96
6.3.2. Effects of desiccation on the life cycle of <i>Haematococcus pluvialis</i>	97
7. KÖSZÖNETNYÍLVÁNÍTÁS.....	99
8. IRODALOMJEGYZÉK.....	100
8.1. Szabványhivatkozások	119
8.2. Internetes hivatkozások	119
9. FÜGGELÉK	120
10. A JELÖLT TUDOMÁNYOS TEVÉKENYSÉGE	134

1. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉSEK

1.1. Bevezetés

Földünk vízkészletének mindössze egy apró hányada (~3%) édesvíz, amelyet az élet számos területén használunk. Ez a készlet szolgál vízforrásként a háztartások (pl.: ivóvíz, mosás, főzés), az ipar (pl.: élelmiszeripar), illetve a mezőgazdaság (pl.: öntözés) számára. Többek között édesvízzel öntözik a díszkerteket, parkokat, de még a golfpályákat is. Felhasználható energiatermelésre, valamint lehetőségünk adódik vízijárművekkel való szállításra, utazásra vagy akár sportra, a természetes és létesített víztestek használatával. Élőhelyként szolgál megannyi élőlény számára, hozzájárul azok terjedéséhez és szaporodásához, szerepe van a tápanyag körforgásban, az elsődleges termelésben, illetve az élőlények populációinak interakciós kapcsolataiban. Táplálékot és az alapanyagok rendkívül széles skáláját szolgáltatja az emberi civilizáció számára. Az édesvíz részt vesz az édesvíztől függő ökoszisztémák (pl.: mangrove erdők, árapály zónák, torkolatok) fenntartásában is, amelyek további felhasználási lehetőségeket nyújtanak (Daily, 1997; Aylward és mtsai, 2005).

Az utóbbi években globális szinten az egyik legfontosabb környezeti probléma, hogy világszerte csökken az édesvízkészletek mennyisége, valamint a meglévő készletek minősége fokozatosan romlik. A minőség romlásához egyre inkább hozzájárul a nagy sótartalmú (összes oldott sótartalom > 5 001 mg/l; Hárs, 2006) szennyvizek növekvő mennyisége. Ebben szerepe van a mezőgazdasági tevékenységeknek a nem megfelelő öntözési gyakorlat, az elégtelen vízelvezetés és a műtrágyázás miatt. A mezőgazdasági szennyvizek tápanyagokat (különböző nitrogén- és foszforformákat) és nem, vagy alig lebontható szerves anyagokat (peszticidek és gyomirtók) is tartalmazhatnak a különböző sók mellett (Wauchope, 1978; Beltrán, 1999; Jiang és mtsai, 2006; Ghobadi és mtsai, 2010; Sun és mtsai, 2012). A mezőgazdasághoz kapcsolódó ipari tevékenységek (pl.: élelmiszerfeldolgozó ipar) szintén a sós, illetve nagy mennyiségű szerves szennyezőanyagot tartalmazó szennyvizek forrásai, mint sok más ipari ágazat, pl.: bőripar, kőolajipar (Lefebvre és Moletta, 2006). Mindezek mellett a szennyvíz- és tengervízisztító telepek is hozzájárulhatnak a nagy sótartalmú szennyvizek termeléséhez (Liang és mtsai, 2019), valamint a termál- és gyógyfürdők, amelyek balneológiai adottságainak köszönhetően nagy számban megtalálhatók Magyarországon (Hárs, 2006).

A nagy sótartalmú szennyvizek tisztítása bonyolult feladatot jelent a szennyvíztisztítás területén dolgozó szakemberek számára. Az ilyen szennyvizek előkezelés nélkül sem a felszíni vizekbe, sem az általános szennyvíztisztító rendszerekbe nem vezethetők be (Hárs, 2006). A nagy sótartalom jelentősen megváltoztathatja a befogadó víztest vízminőségét és élővilágának fajösszetételét, illetve súlyos károkat okozhat a szennyvíztisztítás biológiai, de akár a fizikai-kémiai lépéseiben is. A nem megfelelően tisztított, sót tartalmazó szennyvíz másodlagos szikesedést vagy szennyeződést is okozhat, ha a Ca^{2+} és a Mg^{2+} ionok Na^+ ionokra cserélődnek a befogadó víztestben és annak környezetében (Bayer, 1985). Ebből adódóan a felszíni vizekbe vagy az általános szennyvíztisztító rendszerekbe történő bevezetés előtt a sós szennyvizek sótartalmának csökkentésére van szükség.

Viszonylag olcsó módszerekkel is el lehet végezni a sótalanítást, mint például a hígítás (esővíz hozzáadása a tároló tavakhoz) vagy kicsapás (mész vagy mészszóda hozzáadásával; Bayer, 1985). A sós szennyvizek fizikai és kémiai kezelése is megtörténhet (desztilláció, vákuum bepárlás, ioncsere, elektrodialízis, fordított ozmózis), de ezek az eljárások általában rendkívül drágák (Hárs, 2006; Takács és Nagy, 2009).

Egyre gyakrabban kerülnek előtérbe a különféle biológiai módszerek a szennyvíztisztítás során. Ezekben a folyamatokban makro- (vízi növények; Arámburo-Miranda és Ruelas-Ramírez, 2017) és mikroorganizmusokat (baktériumok vagy algák; Yao és mtsai, 2013; Kokabian és mtsai, 2018; Sahle-Demessie és mtsai, 2019) használnak. Ezek környezetbarát és biztonságos eljárások, amelyekkel csökkenthető a vegyszerfelhasználás és nő a szervesanyag-eltávolítás hatékonysága (Sangeetha és mtsai, 2020; Hussain és mtsai, 2021). A fotoszintetizáló élőlények a szennyvíz tisztítása során csökkentik a levegő CO_2 tartalmát (pl.: algák; Almomani és mtsai, 2019) miközben O_2 -t termelnek, amely hozzájárul a széntartalmú anyagok baktériumok általi biológiai lebontásához, ezáltal fokozva a módszer hatékonyságát (Chawla és mtsai, 2020). Biológiai szennyvíztisztítás során biogáz is termelhető, amellyel fedezhető a tisztítási folyamat energiaigényének egy része, így költséghatékonyabbá téve a folyamatot (pl.: baktériumok vagy algák; Narayanan és Narayan, 2019; Zabed és mtsai, 2020).

Számos tanulmány kimutatta már, hogy a mikroalgák megfelelően alkalmazhatók különböző eredetű szennyvizek kezelésére (Abdel-Raouf és mtsai, 2012). Képesek eltávolítani a szennyezőanyagok széles skáláját (Delrue és mtsai, 2016), illetve egyes mikroalgák még a víz sótartalmát is

képesek tolerálni, vagy akár csökkenteni azt (Gan és mtsai, 2016). A szennyvíztisztítás során termelődő biomassza felhasználható többek között trágyázásra (Suleiman és mtsai, 2020), valamint gazdaságilag értékes anyagok vonhatóak ki belőle (pl.: karotinoidok vagy foszfor; Pulz és Gross, 2004; Cai és mtsai, 2019). Figyelembe véve a mikroalgák bioremediációs képességeit, ígéretes lehet az új mikroalga alapú biológiai szennyvíztisztítási technológiák kifejlesztése és megvalósítása.

A háztartási, a mezőgazdasági és az ipari eredetű szennyvizek jelentős eltéréseket mutathatnak összetételükben. Algákkal történő szennyvíztisztítás során a tápanyagok optimálistól eltérő mennyisége és aránya gátolhatja a folyamat hatékonyságát. Ebből adódóan mindenképpen szükséges a megfelelő tápanyagtartalom, illetve azok arányának meghatározása és beállítása az eredményes szennyvíztisztítás érdekében.

Az antropogén hatások mellett a klímaváltozás okozta fokozott párolgás és az ebből adódó kiszáradás is hozzájárul a természetes vizek betöményedéséhez. A kiszáradáshoz, mint környezeti hatáshoz az élőlények számos módon alkalmazkodhatnak. Az algák több csoportja körében gyakori a nem mozgékony ciszták kialakítása (Ellegaard és Ribeiro, 2018). Az egyes algafajok cisztásodási folyamatainak és azok indukálási lehetőségeinek vizsgálata hozzájárulhat a cisztásodás folyamatainak általános megértéséhez, segítve ezzel az előrejelzését annak, hogy a globális környezeti hatások, mint a klímaváltozás milyen változási irányokat okozhatnak a fitoplankton közösségekben.

1.2. Célkitűzések

1.2.1. Az algák sótűrő és sótoleráló képességének vizsgálata

A különböző eredetű szennyvizek algákkal történő biológiai tisztítása során célszerű figyelembe venni, hogy az adott területre jellemző algafajok felhasználása valószínűleg hatékonyabbnak bizonyul, mintha más élőhelyekről (pl.: trópusokról) származó fajokat alkalmaznánk erre a célra. Magyarországon a szikes tavak kivételével minden felszíni víz az „édesvizek” kategóriájába tartozik, így felvetődik a kérdés, hogy az ezekből a vizekből származó izolátumok vajon sikeresen alkalmazhatók-e olyan szennyvizek tehermentesítésére, amelyek sótartalma igen változó lehet. Az évtizedek óta folyó kutatások ellenére kevés az olyan szakirodalom, amelyben a közönséges édesvízi algák sótoleranciáját, illetve sótoleráló

képességét vizsgálták. Ezért célul tűztük ki, hogy megvizsgáljunk kilenc, a Debreceni Egyetem Hidrobiológiai tanszékének törzsgyűjteményében fenntartott közönséges édesvízi zöldalgát és jellemezzük azok sótoleranciáját, valamint sótalanító képességét.

Munkánk során a következő kérdésekre kerestünk válaszokat:

- Az alkalmazott sókoncentrációk hogyan hatnak a tenyészetek növekedésére? A szárazföldi élőhelyeken is gyakran előforduló fajok (*Chlorella* spp. és *Chlorococcum* sp.) nagyobb sótoleranciával jellemezhetők-e a főleg édesvízi élőhelyekre jellemző fajoknál?
- Milyen mértékben képesek az algák csökkenteni a tápoldat vezetőképességét és sótartalmát? A csökkenés mértéke mennyiben függ össze az alkalmazott fajok sótoleranciájával?
- A vizsgált fajok milyen mértékben csökkenthetik a vizek tápanyag terhelését, különösen azok nitrát és foszfát tartalmát különböző sókoncentrációk mellett? Képesek-e nagy sókoncentrációk (pl.: 1 000 vagy 10 000 mg/l NaCl) mellett a toleránsabb fajok nagyobb mértékben csökkenteni a közeg tápanyagtartalmát, mint a kevésbé toleráns fajok?

1.2.2. A tápanyagtartalom (nitrát és foszfát) hatása a sótoleranciára

A különböző eredetű szennyvizek jelentős eltéréseket mutathatnak tápanyag és szennyezőanyag összetételük tekintetében. Célul tűztük ki, hogy megvizsgáljuk a *Coelastrum morus* közönséges édesvízi zöldalga különböző sókoncentrációkkal kezelt tenészetait abból a szempontból, hogy milyen tápanyagtartalom és N:P arány mellett képesek a leghatékonyabb növekedésre, illetve tápanyag eltávolításra.

Munkánk ezen részében a következő kérdésekre kerestünk válaszokat:

- A sókoncentráció növekedése milyen hatással van a tenyészetek növekedésére különböző tápanyagtartalmú és N:P arányú tápoldatok alkalmazása során?
- Hogyan változik a tápoldat vezetőképessége és klorid-tartalma a tápanyagtartalom és a N:P arány függvényében?
- Milyen különbségek figyelhetők meg az alkalmazott faj tápanyag-eltávolításában különböző tápanyagtartalom és N:P arány mellett?

1.2.3. A szalinitás élelciklusra gyakorolt hatásai

A szakirodalomban leírtak alapján bizonyos algák nem vegetatív állapotban élnek túl a kedvezőtlen körülményeket, például a nagy szalinitással jellemezhető időszakot. A nagy sótartalmú szennyvizek növekvő mennyisége, valamint a klímaváltozás okozta kiszáradás egyaránt hozzájárul a szalinitás növekedéséhez a természetes vizekben. Annak megértése céljából, hogy ezek a tényezők milyen hatással lehetnek a fitoplankton közösségek tagjaira, egy cisztaképző zöldalga, a *Haematococcus pluvialis* alkalmazásával megvizsgáltuk, hogy milyen eltérések figyelhetők meg a tenyészetek növekedésében, a sejt típusok arányaiban és a tápoldatok összetételében különböző sókoncentrációk, illetve a kiszáradást modellező körülmények kialakítása mellett.

Vizsgálataink során a következő kérdésekre kerestünk válaszokat:

- A sókoncentráció változása, valamint a kiszáradás miképpen hatnak a tenyészetek sejtszám növekedésére?
- Hogyan változik a különböző sejt típusok aránya a kísérletek során?
- Az alkalmazott faj milyen mértékben képes csökkenteni a tápoldat vezetőképességét és sótartalmát különböző sókoncentrációk mellett?
- Kiszáradás során milyen változások figyelhetők meg a tápoldat klorid-tartalmában, valamint milyen mértékben csökken a tenyészetek térfogata? Megfigyelhető-e a tápoldat betöményedése?
- Milyen változások figyelhetők meg a tenyészetek nitrát és foszfát tartalmában különböző sókoncentrációk, valamint kiszáradást modellező körülmények mellett?

2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1. Az algák sótűrő és sótolanító képessége

A nagy sótartalom hatásait a legelső között növényeken vizsgálták. A sóstressz három fő okból befolyásolja a növények növekedését, illetve fejlődését. Először is a nagy sótartalom csökkenti a környezet vízpotenciálját és felborítja a belső ionegyensúlyt, ami így tönkreteszi a membránszerkezetet és a sejtorganellumokat (Yang és mtsai, 2012). Másodsor, a sóstressz csökkenti a fotoszintézis sebességét, így a termelést és a szén-asszimiláció mértékét. Harmadszor, a sóstressz hatással van néhány specifikus enzim aktivitására, ezáltal befolyásolja az anyagcsere-folyamatokat (Munns, 1993).

A növényekhez hasonlóan a nagy sótartalom a mikroalgák anyagcseréjét és szaporodását (a populáció növekedését) is befolyásolja (Wang és mtsai, 2007; Ji és mtsai, 2018). Az eddigi kutatások azt mutatják, hogy a mikroalgák jó modellszervezetek lehetnek a sótartalomra adott növényi válaszreakciók kutatásához a növényekkel való közös élettani és biokémiai reakcióik miatt (Harris, 2001; Hicks és mtsai, 2001). A zöld bioenergia, az állati takarmány és az emberi élelmiszeripar területén folyamatosan nő az érdeklődés a mikroalgák iránt nagy olajtermelő képességük és fehérjetartalmuk, illetve további értékes természetes produktumaik (pl.: különféle karotinoidok; Pulz és Gross, 2004) miatt. A jövőben a mikroalgák nagyüzemi termelését az édesvízellátás korlátozásai miatt tengervízben vagy egyéb, nagyobb sótartalmú vizekben (pl.: szennyvízben) kell megvalósítani (Borowitzka és Moheimani, 2013; Chisti, 2013), ezért kritikus fontosságú a zöldalgák sóstresszhez való alkalmazkodási stratégiáinak átfogó megértése (You és mtsai, 2019).

Az algák sótoleranciájával kapcsolatos ismereteink folyamatosan bővülnek az egyre szélesebb körű kutatásoknak köszönhetően. Például Herbst és Blinn (1998) mezokozmosz kísérleteinek eredményei azt mutatják, hogy a kovaalgák diverzitása és a biomassza mennyisége csökken a sótartalom növekedésével. Ugyanakkor tengeri fajok esetében merőben más eredmények figyelhetők meg. Schubert és munkatársai (2011) a Balti tenger különböző sótartalommal jellemezhető területeiről vett mintákból kimutatták, hogy a sótartalom növekedésével nő a megfigyelhető fajok száma és az algaközösség diverzitása. Más kutatók arról is beszámoltak, hogy a sókoncentráció növekedése okozta stressz lelassíthatja a sejtosztódást, illetve csökkentheti a sejtek méretét (pl.: *Chlamydomonas reinhardtii* vagy

Scenedesmus opoliensis; Hema és mtsai, 2007; Demetriou és mtsai, 2007). Ezzel szemben Fu és munkatársai (2014) leírták, hogy a hipersós környezetben gyakran előforduló *Dunaliella salina* sejtmérete sóstressz hatására kis mértékben nő a stresszmentes állapothoz képest. A nagy sótartalom okozta stressz hatására csökkenhet a fotoszintetikus aktivitás is, valamint a képződő reaktív oxigéngyökök (ROS) károsíthatják az oxigéntermelésben résztvevő II. fotoszintetikus rendszer (PSII) fehérjét (Sudhir és Murthy, 2004; Subramanyam és mtsai, 2010).

2.1.1. A vízben oldott sók

A vízben oldott sók kiemelkedően fontos környezeti tényezők a vízi élőlények túlélésének és növekedésének szempontjából (Nielsen és mtsai, 2003; Velasco és mtsai, 2019). Az édesvízi és torkolati élőhelyeken gyakran széles tartományban változik a sótartalom, amelyhez az ott élő szervezeteknek fiziológiailag alkalmazkodni kell.

Kirst (1977) különböző sótartalmú tápoldatban nevelt tengeri és édesvízi algák ion összetételét és változásait vizsgálta. Az eredmények azt mutatták, hogy a különböző fajok eltérhetnek ion-összetételükben. Például a *Platymonas subcordiformis* esetében az ionkoncentráció nőtt, melynek oka nagyrészt a sejttérfogat zsugorodása volt a vízpotenciál csökkenése miatt. Ezzel szemben a *Chlorella salina* sejtei állandóbb ionkoncentrációt mutattak különböző sókoncentrációk mellett. Továbbá megfigyelte, hogy az ionok nem egyenletesen oszlanak el a sejteken belül, hanem bizonyos kompartmentekben halmozódnak fel. Például a Mg^{2+} a klorofill összetevője és a kloroplasztiszok mátrixában található meg, míg az anyagcsere szempontjából fontos PO_4^{3-} szerves vegyületekkel kapcsolódik össze a sejtszervecskében, vagy polifoszfátként van jelen a vakuólumokban.

Az ionokra ozmotikusan aktív részecskéként tekintve elmondható, hogy a K^+ , Na^+ és a Cl^- jelentősen hozzájárul az ozmotikus egyensúly kialakításához. Ezen ionok szerepe a belső ozmotikus nyomás szabályozásában az érintett fajtól és a természetes élőhelytől függően változik (Kessler, 1965; Bisson és Gutknecht, 1975). Általánosságban azonban elmondható, hogy a K^+ -nak van a legnagyobb szerepe az ozmotikus egyensúly fenntartásában, míg a Na^+ és a Cl^- felhalmozása az algák nagy sótartalomhoz való alkalmazkodási képességéhez járul hozzá (Kirst, 1977).

Egyes cönocitikus és telepes tengeri algákról ismert, hogy ion-összetételük nagy változásával reagálnak a külső sótartalom változásaira.

Ezek az algák viszonylag nagy mennyiségben halmoznak fel Na^+ -ot, emellett feltűnően nagy K^+ -tartalmat is megfigyelhetünk náluk (kb. 70,7 mg/g száraztömeg). Ez a K^+ mennyiség több, mint kilencszerese a szárazföldi növényekben megfigyelt mennyiségnek (kb. 7,6 mg/g száraztömeg), és hozzávetőleg négyszerese a tengeri füvek szöveteiben (kb. 17,6 mg/g száraztömeg), illetve a halofitákban és a partmenti vizes élőhelyek fajaiban mért mennyiségnek (kb. 18,7 mg/g száraztömeg). A nagy K^+ mennyiségnek köszönhetően a $\text{Na}^+:\text{K}^+$ mól-arányuk kicsi, mindössze 1,25. Ez az érték szintén arra utal, hogy a K^+ fő ozmolitként működik ezekben az algákban (Touchette, 2007). A tengeri algákhoz hasonlóan a tengeri füvek $\text{Na}^+:\text{K}^+$ mól-aránya is viszonylag kicsi (kb. $2,7 \pm 0,58$), azonban a tengeri füvekben a Na^+ és a K^+ koncentrációja lényegesen kisebb, mint az algákban (Albert és Popp, 1977; Van Diggelen és mtsai, 1987).

Számos alga Cl^- -t vesz fel nagy sókoncentrációk mellett. Mikroalgák esetében a csak elszórtan, kis vakuólumokat tartalmazó sejtek Cl^- tartalma nagyon alacsony (pl.: *Porphyra perforata*; Eppley, 1958), míg a nagy vakuólumokkal rendelkező sejtek hasonló vagy nagyobb koncentrációban tartalmazznak Cl^- -ot mint a környezetükben lévő koncentráció (pl.: *Noctiluca milaris*; Nawata és Sibaoka, 1976). Ez összhangban van Raven (1976) megállapításával, hogy nagy központi vakuóllummal rendelkező algasejtekben a Cl^- nettó beáramlása kb. 43-85-ször nagyobb az ilyen vakuóllumot nem tartalmazó sejtekéhez képest. Más fajok, például a Krishna Pillai (1955) által vizsgált sós lagúnákból származó cianobaktériumok Cl^- helyett SO_4^{2-} -t halmoznak fel sós környezetben.

Kirst (1977) kísérleteinek eredménye alapján úgy tűnik, hogy a Ca^{2+} , Mg^{2+} és a PO_4^{3-} csak korlátozott mértékben járul hozzá az ozmotikus egyensúly kialakításához. A Ca^{2+} -nak főként a sejt permeabilitásának szabályozásában van fontos szerepe, és nagyobb mennyiségben van jelen a tengeri fajokban mint az édesvíziekben. A sejtben való eloszlása fajfüggő, a sejt falban, a citoplazmában is előfordulhat. A Mg^{2+} inkább az algák növekedéséhez és a sejtosztódáshoz nélkülözhetetlen, mivel részét képezi a klorofill aktív központjának (Lewin, 1962). Az eredmények azt is sugallják, hogy a Na^+ jelenléte fokozta a sejtek foszfátfelvételét (pl.: *Porphyridium aerugineum* és *Porphyridium cruentum*; Ullrich-Eberius és Yingchol, 1974) és az a tengeri fajok esetében akár százszorosa lehet a K^+ jelenlétében mért aránynak. Az ortofoszfát és/vagy az oldható szerves foszfátvegyületek nagyobb mennyiségben voltak megtalálhatók a tengeri fajokban az édesvízi fajokban mért értékekhez képest (Kirst, 1977).

2.1.2. Iontranszport

A tengeri füvekben a Na^+ felhalmozódása még a nagyon szelektív K^+ csatornák jelenléte mellett is előfordul, amelyek minimalizálják más ionok áthaladását (Garrill és mtsai, 1994), emiatt más mechanizmusokat kell alkalmazni a citoszólban feleslegként jelenlévő Na^+ eltávolítására (Touchette, 2007). Az aktív transzporterek, mint például a Na^+/H^+ antiporterek hozzájárulnak az alacsony, nem mérgező belső Na^+ -tartalom fenntartásához azzal, hogy segítik annak áramlását akár a sejten kívülre, akár egy vakuólumba (Padam és Schuldiner, 1994; Hasegawa és mtsai, 2000; Garciadeblas és mtsai, 2001; Wang és mtsai, 2002; Dibrova és mtsai, 2010; You és mtsai, 2019). Azonban a termodinamikai törvényszerűségek miatt a Na^+/H^+ antiporterek nem tudják hatékonyan elszállítani a Na^+ -ot a sejtől, ha a külső közeg pH-ja viszonylag magas (mint a tengervízé; Kiegle és Bisson, 1996; Garciadeblas és mtsai, 2001).

A tengerifű sejtek ionösszetétele, például azok Cl^- koncentrációja, egészen más, mint a tengervízé. A sejtek K^+ koncentrációja lényegesen nagyobb, mint a Cl^- koncentráció (200 és 75 mmol/ml a *Zostera marina* levélszövetében; Ye és Zhao, 2003). Ez az egyensúlyhiány az ionháztartásban a szelektív ionfelvételben bekövetkező különbségeknek tulajdonítható, amelyek az iontranszporterek aktivitásának megváltoztatásával érhetők el. Ez a folyamat meglehetősen költséges, például a tengeri algák a teljes légzési energia körülbelül 10-30%-át használják fel az ionegyensúly fenntartására (Raven, 1985; Ritchie, 1988; Touchette, 2007).

A Na^+/K^+ pumpa működése az algákban hozzájárul az ozmotikus potenciál kialakulásához, és ezáltal hatással van a turgornyomásra és a sejtek térfogatára is (Erdmann és Hagemann, 2001). A nagy sótartalomnak kitett algákban az ionkoncentráció minden sejtösszetevőben megnő, ugyanakkor az ionarányok eltérőek lehetnek az organelumok szelektív ionfelvétele miatt (Kirst, 1989; Demetriou és mtsai, 2007). Korábban már kimutatták, hogy hiperozmotikus környezetben a Na^+ és a Cl^- koncentrációja nagyobb volt a vakuólumokban, mint a citoplazmában (pl.: a *Dunaliella parva* ostoros zöld mikroalgában; Hajibagheri és mtsai, 1986). Ezenkívül azt is megfigyelték, hogy az ozmotikus stressz után mind az egysejtű, mind a többsejtű algák sejtjeiben új vakuólumok képződnek (Kirst, 1989). A közelmúltban újabb bizonyítékot nyert, hogy a hiperszalin kezelés során vakuólumok képződtek a különféle ionok (különösen a Na^+ és Cl^-) tárolására (Singh és mtsai, 2018). A tengeri algákban különböző alternatív transzportrendszereket is (pl.: Na^+ -

ATPáz) leírtak, amelyeket nem figyeltek meg a hajtásos növényekben, így a tengeri füvekben sem (Niu és mtsai, 1995; Blumwald és mtsai, 2000; Garcíadeblas és mtsai, 2001; Touchette, 2007). A K^+ a citoplazmában és a vakuólumokban is egyaránt felhalmozódik. Dainty (1960) mérései alapján a K^+ a sejtekben elektrokémiai egyensúlyban van, ami arra utal, hogy a felvétel nem aktív transzporttal valósul meg, passzív folyamat. Az algák Ca^{2+} és Mg^{2+} felvétele a szakirodalmi adatok alapján a kationok felvételére jellemző általános mechanizmusokkal történik (Healey, 1973; Ayed és mtsai, 2016).

2.1.3. Turgornyomás és sejtterfogát változás

A környezet sótartalmának hirtelen változásaira reagálva a sejtek turgornyomása gyorsan megváltozhat (növekedhet vagy csökkenhet) az ozmotikus gradiens irányába történő jelentős vízáramlás miatt. A víz mozgásának sebessége a sejtekbe vagy a sejtekből kifelé nagyban függ a sejtmembrán hidraulikus vezetőképességétől, valamint a sejtfa rugalmas tulajdonságaitól.

A rugalmas sejtfa különösen hasznos hiperozmotikus körülmények között, mivel csökkenti a plazmolízis valószínűségét a víz kiáramlása során. A torkolati vizekben élő makroalgák az ozmotikus egyensúly kialakítását gyakran a sejtek térfogatának, illetve a kompatibilis oldott anyagok (ozmolitok) koncentrációjának megváltoztatásával érik el. Ezek az algák vékony sejtfaakkal rendelkeznek, amelyek szükség esetén tágulhatnak vagy zsugorodhatnak, így lehetővé teszik számukra, hogy elviseljék a torkolati rendszerekre jellemző hirtelen sótartalom-változásokat. Ezzel szemben a merevebb sejtfaakkal rendelkező élőlényeknek gyorsan kell reagálniuk a sótartalom változására, mivel a sejtek térfogatának kis ingadozása is jelentős változásokat eredményez a turgornyomásban (Touchette, 2007).

2.1.4. Ozmolitok

A halofita növények sótoleranciájának egyik fő mechanizmusa az, hogy ozmolitokat halmoznak fel a citoplazmában az ozmotikus egyensúly fenntartásának érdekében (Feng és mtsai, 2016). Ezek az ozmolitok kis molekulatömegű vegyületek (pl.: cukrok, cukoralkoholok, kvaterner ammóniumvegyületek, aminosavak és nitrogéntartalmú betainok). Az ozmolit profilok fajonként változhatnak sóstressz hatására. Például egyes halofita fajok a szacharózt halmozzák fel, míg mások prolint szintetizálnak

(Slama és mtsai, 2015; van Zelm és mtsai, 2020).

Az algák is halmoznak fel ozmolitokat környezeti stressz hatására, mint például az aszály, az UV-sugárzás, a magas hőmérséklet, a nehézfémeknek való kitettség, az oxidatív stressz vagy a nagy sótartalom (Jain és mtsai, 2001; Szabados és Savouré, 2010; Alvensleben és mtsai, 2013; Fahad és mtsai, 2015; Velasco és mtsai, 2019). Ilyen, az ozmolitok közé sorolható anyagok a különböző aminosavak és származékaik (pl.: glicin-betain; Kirst, 1989), a nem redukáló kis molekulatömegű szénhidrátok (pl.: szacharóz, trehalóz; Bremauntz és mtsai, 2011), a polioloak (Gustavs és mtsai, 2011) vagy a dimetil-szulfoniopropionát (Kirst, 1989). A halofita növényekhez hasonlóan az algák is gyakran halmoznak fel prolint ozmolitként, amely szén- és nitrogénforrásként szolgál a stresszből való gyors felépüléshez. Az ozmolitot felhalmozó élőlények a prolint a növekedés serkentésére, a membránok és makromolekulák stabilizálására, valamint a szabad gyökök megkötésére használják (Jain és mtsai, 2001; Park és mtsai, 2020).

2.1.5. Az antioxidatív rendszer szerepe a sóstressz tolerálásában

A növények sótoleranciáját korábban az ozmoregulációra és az iontartalom szabályozására korlátozódó mechanizmusoknak tekintették (Kalaji és Pietkiewicz, 1993). Néhány tanulmány azonban kimutatta, hogy a többi abiotikus stresszhez hasonlóan a sóstressz is oxidatív stresszt vált ki a növényekben, valamint az algákban (Bartos, 1997; Holmberg és Bulow, 1998; Rout és Shaw, 2001). Ebből adódóan mellett, hogy képesek az ion- és vízmozgások szabályozására, rendelkezniük kell egy oxidatív stressz elleni védelmi rendszerrel (antioxidatív rendszerrel) is az oxidatív stressz miatt kialakult ROS hatékony megkötéséhez.

Proteomikai elemzések eredményei kimutatták, hogy a *Chlamydomonas reinhardtii* sejtjeiben antioxidáns enzimek (aszorbát-peroxidáz és NADPH-függő tioredoxin-reduktáz), valamint hősokk-fehérjék és chaperonok jelennek meg sóstressz hatására, amelyek hatékony ellenállást biztosítanak a zöldalga számára (Yokthongwattana és mtsai, 2012; You és mtsai, 2019).

2.1.6. A sóstressz hatása a fotoszintézisre

Az algák fotoszintetizáló élőlények, melyek fontos szerepet töltenek be a vízi ökoszisztémákban. A fotoszintézis során CO₂-ot kötnek meg, O₂-t

termelnek és a folyamat eredményeként termelődő biomassza a vízi tápláléklánc alapjául szolgál (Lembi, 2003). Extrém hipo- vagy hiperozmotikus körülményeknek kitett vízi fotoszintetizáló szervezetekben a fotoszintézis és a légzés gyakran gátolva van, és a gátlás mértéke erősen függ az élőlény alkalmazkodási idejétől. A tengeri algákban például a fotoszintézis teljes helyreállása percekben belül megtörténhet (a legtöbb mikroalga esetében), de akár órákig is eltarthat (a legtöbb makroalgánál; Gessner és Schramm, 1971; Kirst, 1989). A makrofiták lassabban regenerálódnak. Ezt a kisebb citoplazma:vakuólum arányuknak tulajdonítják, amely megakadályozza, hogy metabolikus szempontból gyorsan reagáljanak az ozmotikus potenciál változásaira (Kirst, 1989).

A sóstressz számos gátló folyamatot indukál, ilyen az elektronáramlás gátlása, a fotoszintetikus rendszer funkciójának csökkentése, a rubisco mennyiségének és aktivitásának csökkentése, valamint a kloroplasztisz ultrastruktúra megváltoztatása (Kirst, 1989; Ziska és mtsai, 1990; Stoyanova-Bakalova és Toncheva-Panova, 2004). A makroalgákban a sótartalom által kiváltott, fotoszintézissel kapcsolatos problémákra vonatkozó vizsgálatok azt sugallják, hogy mind az I., mind a II. fotorendszer (PSI és PSII) gátlása bekövetkezik az ionok (elsősorban Na^+ és Cl^-) tilakoid membránon keresztül való transzportját követően (Gilmour és mtsai, 1982; Gilmour és mtsai, 1985; Xia és mtsai, 2004).

A fokozott sóstressz a klorofilltartalom és a klorofill-a:b arány csökkenését vonhatja maga után (Shaw, 1995; Baek és mtsai, 2005; Karimi és mtsai, 2005; Touchette, 2007). Az irodalom beszámol az oxigéntermelő komplex (OEC) és a II. fotorendszer (PSII) reakcióközpontjának károsodásáról, az elektrontranszport gátlásáról, a biomassza, valamint a klorofill-a, -b és karotinoid tartalom csökkenéséről a NaCl koncentráció növekedésével (Ji és mtsai, 2018). Feltételezhető, hogy a klorofill-a:b arány csökkenésének hátterében az áll, hogy a ROS sóstressz hatására fokozottabban keletkeznek, és károsítják a klorofill-a-t (Rout és Shaw, 2001).

2.1.7. A sóstressz hatása a biomassza- és lipidtermelésre

Nagyszámú tanulmány foglalkozik különböző sókoncentrációjú élőhelyekhez köthető izolátumok biomassza termelésének a sókoncentrációval való összefüggéseivel. Nem meglepő módon az eredmények azt mutatják, hogy ez az összefüggés izolátumfüggő, a sókedvelő vagy sós élőhelyeken előforduló fajok nagy, míg az édesvízi fajok kis sókoncentrációt igényelnek. Többek között Fazeli és munkatársai (2005) megállapították, hogy egy *Dunaliella* sp. izolátum termelékenysége extrém sókoncentrációnál (3M NaCl) szignifikánsan nagyobb. Ezzel szemben a Pancha és munkatársai (2015) által vizsgált összes *Scenedesmus* sp. törzs biomasszája csökkent nagy sótartalom mellett (BenMoussa-Dahmen és mtsai, 2016). BenMoussa-Dahmen és munkatársai (2016) eredményei alapján az *Amphora subtropica* és a *Dunaliella* sp. törzsek biomassza termelését egyaránt gátolták az optimális NaCl koncentráció feletti és alatti koncentrációk. Ez azt mutatja, hogy az optimális növekedésükhöz bizonyos mennyiségű só jelenlétére van szükség, amely alapján halofil törzseknek tekinthetők. Ugyanakkor a túlzott NaCl-koncentráció már befolyásolja a sejtek fiziológiai állapotát, és gátolja növekedésüket.

A stresszkörülmények nemcsak általában a biomassza mennyiségére, hanem konkrét anyagcsere-termékek mennyiségére is hatást gyakorolnak. A primer anyagcsere metabolitjai közül a lipidtermelést kíséri a legnagyobb érdeklődés. Kedvezőtlen körülmények között a lipidtermelés általában fokozódik az algasejtekben. Ez a lipidszintézis neutrális lipidek felhalmozásának irányába történő eltolódásában nyilvánul meg az esetek jelentős részében (Courchesne és mtsai, 2009; Hu és mtsai, 2008). A sóstressz is fokozza a lipidtermelést számos mikroalgában, többek között pl.: a *Chlamydomonas* sp. JSC4 (Ho és mtsai, 2014), bizonyos *Desmodesmus abundans* (Xia és mtsai, 2014) és *Nannochloropsis* sp. (Pal és mtsai, 2011; Ji és mtsai, 2018) izolátumokban.

You és munkatársai (2019) eredményei bizonyították, hogy a lipidtestek szerepet játszanak a membrán rekonstrukciójában, a fehérjék tárolásában és a citoplazma komponensek újrahasznosításában sóstressz fennállása esetén. Emellett a sok lipidtestet tartalmazó sejtek döntő fontosságúak lehetnek az egész populáció túlélése és szaporodása szempontjából. Adataik azt sugallják, hogy a lipidtesteket védőmechanizmusként használják a sejtek a sóstressz túlélésére és kiindulási alapként használják a növekedéshez.

A sótartalom mikroalgákra gyakorolt hatását értékelő tanulmányok főként a tengeri mikroalgák lipidtartalmának növelésére összpontosítottak. Például korábbi kutatások azt mutatták ki, hogy egy *Dunaliella* faj sejtjeiben a telített és az egyszeresen telítetlen zsírsavak mennyisége akár tízszeresére is nőhet a NaCl koncentrációjának növelése mellett (Xu és Beardall, 1997). Yilancioglu és munkatársai (2014) szerint az oxidatív stressz a lipid felhalmozódás közvetítője a különböző mikroalgákban, köztük a *Dunaliella salina*-ban is (BenMoussa-Dahmen, 2016). Ezzel szemben kevesebbet tudunk a sótartalom édesvízi mikroalgák lipidtermelésére gyakorolt hatásairól. Megfigyelték a neutrális lipidek mennyiségének szignifikáns emelkedését sóstressz hatására (Ji és mtsai, 2018), emellett előfordul a fehérje-, szénhidrát- és pigment-tartalom csökkenése a kontroll tenyészetekhez képest (Ben-Amotz és mtsai, 1985; BenMoussa-Dahmen, 2016).

2.1.8. A sótartalom hatása más anyagok jelenlétében

A sós szennyvizek összetétele nagyon változó lehet. A sók, nehézfémek vagy nemfémes vegyületek együttes jelenléte általában bonyolult kölcsönhatásokhoz vezet egymással és az élő szervezetekkel, ami befolyásolja azok sótoleranciáját. Egyes tanulmányok a növények esetében főként a sótolerancia csökkenéséről számolnak be komplex közegekben (Fritioff és mtsai, 2005; Hu és Schmidhalter, 2005; Calheiros és mtsai, 2008; Liu és Liu, 2008; Kumari és mtsai, 2015). Az algák esetében a hatások ennél sokkal változatosabbak. Komplex tápoldatban kisebb is lehet a növekedésgátlás, mint egyszerű, azonos sótartalommal rendelkező tápoldatokban (Arora és mtsai, 2019). Zöld mikroalgáknál azt is kimutatták, hogy a sótolerancia a tenyésztőközeg összetételétől függően fokozható vagy csökkenthető (Sahle-Demessie és mtsai, 2019).

Számos tanulmány utalt arra, hogy az algák érzékenysége vagy környezeti stresszel szembeni ellenállása szorosan összefügg a tápanyagok jelenlétével. Megfelelő mennyiségben a tápanyagok képesek csökkenteni a sóstressz növekedésre gyakorolt hatását (Herbst és Bradley; 1989; Mohapatra és Mohanty, 1992; Mohapatra és mtsai, 1998; Larson és Belovsky, 2013). Dash és munkatársai (1995) arról is beszámoltak, hogy természetes vízben a tápanyagdúsítás jelentősen serkentette a *Chlorococcum humicola* és a *Scenedesmus bijugatus* zöldalga növekedését ~2400; illetve 1200 mg/l sótartalom mellett. Rai és Abraham (1995) arról számolt be, hogy a nitrát,

mint nitrogénforrás, az *Anabaena doliolum* sejtjeit „megvédte” az oldott sók toxikus hatásától (Park és mtsai, 2020).

2.1.9. A sótartalom csökkentése mikroalgák alkalmazásával

Számos tanulmány kimutatta, hogy mikroalgák alkalmazásával a különböző eredetű szennyvizek hatékonyan kezelhetők (Abdel-Raouf és mtsai, 2012). A mikroalgák ion (tápanyag) felvétele fajonként változhat (Dortch és mtsai, 1984; Aravantinou és mtsai, 2013), amit figyelembe kell venni, amikor sós szennyvizek kezelésére szeretnénk alkalmazni őket. Emellett a megfelelő mikroalga izolátumok kiválasztása során szintén számításba kell venni, hogy a helyi mikroalga flóra képviselői nagyobb valószínűséggel sikeresek a bioremediációs folyamatokban, mint az „idegen” fajok (szubtrópusi, trópusi izolátumok). Azonban a mérsékelt égövi területeken a felszíni vizek nagy része az „édesvíz” kategóriába tartozik, azaz az ilyen élőhelyekről izolált fajok sótalanításra való alkalmazhatósága sokszor megkérdőjelezhető. Az 1970-es évek óta végzett kiterjedt kutatások ellenére - legalábbis ismereteink szerint - még mindig korlátozott mennyiségű információ található a szakirodalomban a gyakori édesvízi mikroalga fajok sótoleranciájáról. Így az egyes alga izolátumok sótoleranciájának elemzése elengedhetetlen a sós szennyvizek biológiai módszerekkel történő helyreállításának megtervezéséhez (Figler és mtsai, 2019).

2.2. A nitrogén és a foszfor szerepe az algák életében

A nem megfelelő szennyvízkezelésből adódóan gyakran nagy mennyiségben kerülhetnek a természetes vizeinkbe különböző nitrogén- és foszforformák. Ezek az anyagok felelősek az eutrofizációért, és megváltoztatják a vízterek tápanyagellátását és azok trofikus állapotát. Ez magával vonja később a szukcessziós folyamatok megváltozását és a dominancia viszonyok átrendeződését is (Edwards és Withers, 2007).

A mikroalga populációk megfelelő növekedéséhez létfontosságú a tápanyagok optimális mennyiségű jelenléte, ugyanakkor ezek a vízi környezetben csak limitált mennyiségben találhatók meg. Azok között a fajok között, amelyek ugyanazt a tápanyagforrást hasznosítják, versengés alakulhat ki. Ebben az esetben az a faj fog előnyhöz jutni, amelyik kevésbé igényli a korlátozott mennyiségben elérhető tápanyagot, vagy jobban tudja

hasznosítani azt (Tilman és mtsai, 1982; Tilman és Sterner, 1984).

A kiegészítő táplálkozási stratégiák, mint például a nitrogén megkötése és a mixotrófia, különösen előnyösek tápanyaglimitált körülmények között. A molekuláris nitrogén megkötésére képes cianobaktériumok versenyelőnyhöz jutnak N-limitáció mellett (Smith, 1983; Smith, 1986; Levine és Schindler, 1999). A mixotróf fitoplankton tagjai szintén előnyben van más algákkal szemben, ugyanis képesek a különféle szerves anyagokat (akár más élő mikroorganizmusokat is) tápanyagként felhasználni (Sanders, 1987; Nygaard és Tobiesen, 1993; Isaksson, 1998; Stibor és Sommer, 2003).

Redfield (1958) szerint a fitoplankton közösséget alkotó mikroalga sejtek átlagosan a 106(C):16(N):1(P) aránnyal jellemezhetők (Redfield, 1958). Ez az arány globális átlagnak tekinthető, ugyanakkor eltérő fajok esetében változásokat mutathat. Emellett a Liebig-féle minimum törvény kimondja, hogy minden élő organizmust az a faktor limitál a legjobban, amely a kellenél kisebb mennyiségben van jelen a környezetben (de Baar, 1994; Lagus és mtsai, 2004). Mindezek alapján a mikroalgákat is az a tápanyag fogja korlátozni, amelyből a szükségesnél kevesebb van a környezetükben. Az édesvizekben és a tengerekben megtalálható fitoplankton taxonok sejtjeinek növekedését a N és a P mennyisége limitálja leginkább a számukra elérhető tápanyagok közül (Hecky és Kilham, 1988).

2.2.1. A nitrogén

A nitrogén egyike az esszenciális elemeknek. A mikroalga sejteket alkotó molekulák egyik fontos összetevője, ezáltal kiemelkedő szerepe van a különböző életfolyamatok lezajlásában.

Vízi élőhelyek vizsgálatakor a nitrogénfelvétel mértékének meghatározására leggyakrabban a nitrát felvételét, valamint annak felhasználását követik nyomon. A nitrátot az algák a sejtmembránon keresztül aktív transzporttal veszik fel (Packard, 1979; Halterman és Toetz, 1984). A nitrogénfelvétel alapján mindig más fajok lesznek dominánsak különböző nitrát koncentrációk megjelenése esetén. Egy édesvízi példát tekintve kis nitrát-koncentráció mellett főleg cianobaktériumok fognak megjelenni nagyobb számban, ők válnak dominánssá az adott víztestben (Lean és mtsai, 1982; Présing és mtsai, 1999; Collos és mtsai, 2004). Ennek az oka az, hogy a cianobaktériumok számos képviselője nagymértékű növekedésre képes még akkor is, ha csak limitált mennyiségben van jelen nitrát a vízben, ugyanis képesek a levegőből az elemi nitrogén megkötésére.

Ezzel szemben nagy nitrát-koncentráció mellett már az ostorosok, illetve más eukarióta algák válnak dominánssá (Toetz és mtsai, 1973; Collos és mtsai, 2004). Mindezek alapján elmondható, hogy a mikroalgák elterjedése elsősorban a számukra elérhető nitrát mennyiségétől függ, illetve attól, hogy milyen mértékben képes az adott faj a nitrát felhasználására.

Az algák a nitrát mellett az ammónium-iont is képesek felvenni és nitrogénforrásként hasznosítani (Källqvist és Svenson, 2003). A *Chlorella sorokiniana* képes eltávolítani a szennyvizek ammónium-nitrogén tartalmának akár 80%-át (Singh és mtsai, 2011; Kobayashi és mtsai, 2013; Kimura és mtsai, 2019). Qian és munkatársai (2020) a *C. sorokiniana*-val végzett kísérleteik során megfigyelték, hogy 6,5 - 7 pH értéken az ammónium-nitrogén eltávolítási arány közel 100% volt az anaerob medence elfolyó vizéből. Azonban algákkal történő szennyvíztisztítás során nagy mennyiségű ammónium-ion (1 000 - 2 000 mg/l) jelenlétében figyelemmel kell kísérnünk a közeg pH változásait, ugyanis pH 8 felett az ammónium-ionok szabad ammóniává alakulnak át (Ayre és mtsai, 2017), amely toxikus hatással lehet a mikroalgákra (Abeliovich és Azov, 1976; Azov és Goldman, 1982; Källqvist és Svenson, 2003).

Az algasejtek képesek nitrogént raktározni, amelyet felhasználhatnak a későbbiekben, amikor nem áll rendelkezésükre elegendő. Sóstressznek kitett izolátumok esetén ismert a N-tartalmú ozmolitok szintézise (pl.: glicin-betain vagy prolin; Tuna és mtsai, 2008; Fraghl és mtsai, 2015; Alvensleben és mtsai, 2016). Az algasejtekben felhalmozott lipidek is tartalmazhatnak különféle nitrogéntartalmú komponenseket. Ilyenek például az oxidált betain és a szfingoid bázisanalógok *Chlorella* fajokban (Vardon és mtsai, 2012; Holguin és Schaub, 2013). Szaporodás során a nitrogén új sejtek létrehozására használandó fel, ugyanakkor nitrogénfelesleg esetén annak egy része a lipidekben maradhat (Adams és Bugbee, 2014). A nitrát közvetlen raktározása (pl.: vakuólumokban) irodalmi adatok alapján nem tűnik kifejezetten jellemzőnek a mikroalgákra. Ismert azonban olyan *Chlamydomonas* törzs, amelynél nagyobb mértékű nitrátfelhalmozást figyeltek meg (Remacle és mtsai, 2014), azaz nem teljesen kizárható, hogy a jelenség más mikroalgák esetén is előfordulhat.

2.2.2. A foszfor

A nitrogén mellett a foszfor a másik olyan elem, amely létfontosságú a növekedéshez. Részt alkotja számos, az algasejteket felépítő molekulának

(pl.: nukleinsavak, nukleotidok, foszfolipidek; Miyachi és mtsai, 1964; Brown és Shilton, 2014).

Napjainkban már jól dokumentált, hogy az antropogén eredetű foszfor túlzott bevitele az édesvízi és torkolati víztestekbe egyike a legsürgetőbb környezetvédelmi problémáknak, amivel a társadalomnak szembesülnie kell (Rockström és mtsai, 2009; Steffen és mtsai, 2015; George és mtsai, 2017). Ugyanakkor a globális foszfor-ellátás mindössze 50 év alatt kimerülhet (Gilbert, 2009). Mindkét kihívás azt jelenti, hogy javítani kell a foszfor eltávolítását a szennyvízből a környezet védelme érdekében, olyan technológiák felhasználásával, amelyek lehetővé teszik a foszfor visszanyerését és újrahasznosítását.

Gyakori, hogy baktériumok segítségével vonják ki az oldott foszfátot a szennyvizekből, amelyek felhalmozzák azt intracelluláris polifoszfát granuláris formájában. Habár ez megoldást kínál a foszfor eltávolításával kapcsolatos kihívásokra a városokban, nem nyújt megfelelő megoldást a vidéki térségek kisvárosaiban és falvaiban, ahol minimális az üzemeltetői felügyelet. Több tízezer kis közösség használ stabilizáló tavakat szennyvíz kezelésére szerte a világon. Ezek a tavak olcsók, egyszerű működtetni őket, és hatékony szennyvíztisztítást nyújtanak a szerves szén és a kórokozók eltávolítása szempontjából. A foszfor eltávolítása a stabilizáló tavakban azonban gyakran alacsony, csak 15-50% közötti (Picot és mtsai, 1992; Racault és mtsai, 1995; Garcia és mtsai, 2000; Ghazy és mtsai, 2008; Mburu és mtsai, 2013). Emiatt a szabályozók egyre fokozottabban sürgetik a tórendszerek korszerűsítését, hogy megakadályozzák a befogadó víztestek eutrofizációját. Az üzemeltetők gyakran vegyi anyagok adagolására is kényszerülnek, amely nagyban megnehezíti a foszfor visszanyerését és újrafelhasználását, illetve egyes esetekben szinte lehetetlenné teszi azt (Donnert és Salecker, 1999). Mindezek elkerülése érdekében szükség lenne egy fenntartható, olcsó megoldásra, amely eltávolítja a foszfort a szennyvízből, és ideális esetben lehetővé teszi annak visszanyerését is.

Az eutrofizáció megelőzése érdekében a stabilizáló tavak korszerűsítése során egy új, az algák extra foszforfelvevő képességét kihasználó eljárás kifejlesztésére lenne szükség, amely során a foszforban gazdag biomassza műtrágyaként való esetleges újbóli felhasználását is mérlegelni kell. A foszfor-műtrágyák iránti igény nemzetközi szinten egyre növekszik, mivel számos legelőterületen és élelmiszer-előállításra szánt növények termesztésére használt termőföldön a talaj mobilizálható foszfát-tartalma nem megfelelő (Elser, 2012). A fosszilis tüzelőanyagokhoz

hasonlóan a foszfátkőzet globális tartaléka is véges. Az elmúlt évtizedekben a foszfor-műtrágyák árai drámai módon emelkedtek, 2007-2008-ban ez az emelkedés 700%-os volt (Elser és Bennett, 2011). Mulbry és munkatársai (2005), illetve Ray és munkatársai (2013) kimutatták, hogy az algabiomassza valóban hatékony, a tápanyagokat lassan felszabadító trágya lehet. Tekintettel arra, hogy a foszfor felhalmozásának képessége növeli az algák foszfát-tartalmát polifoszfát granulumok formájában, ez jelentősen tovább javíthatja az alternatív trágyaként való alkalmazás lehetőségét (Powell és mtsai, 2008).

A mikroalgák közül sokan a vízből felvett szerves foszfort foszfát-testek (polifoszfát szemcsék) formájában raktározzák el. Ezek összekapcsolódó ortofoszfát ionok polimerjei, amelyek energiaforrásként szolgálnak, és egyben foszfát-tartalékot is biztosítanak a sejtek számára (Kronberg, 1995; Eixler és mtsai, 2006).

Természetes körülmények között az algabiomassza 1%-a foszfor, ugyanakkor egyes kutatások eredményei azt mutatják, hogy ez akár 3,3%-ra is növelhető (Richmond, 2004; Shilton és mtsai, 2012). Ez azt jelenti, hogy az algák több foszfort képesek felvenni, mint amennyire szükségük van ahhoz, hogy a sejtek életben maradjanak. Ez az úgynevezett luxusfelvétel. Ez kétféle módon történhet meg. Az egyik esetben túlkompenzációról beszélünk, amely a sejtek környezetében lévő alacsony foszfor-koncentráció miatt alakul ki. Ennek bizonyítására *Chlorella vulgaris* algasejtekkel végeztek kísérleteket foszfor limitáció mellett. Miután újra biztosították a megfelelő mennyiségű foszfort a sejtek számára, azokban nagy mennyiségű polifoszfát felhalmozása volt megfigyelhető (Aitchison és Butt, 1973; Brown és Shilton, 2014). Egy másik kísérletben, amelyet ugyanezzel az algafajjal végeztek el, ha a kellenél nagyobb mennyiségű szerves foszfátot bocsátottak a sejtek rendelkezésére, akkor azokban szintén polifoszfát testek jelenléte volt kimutatható (Eixler és mtsai, 2006; Brown és Shilton, 2014).

A szükséges mennyiségen felüli foszfát eltávolítására a foszfát-koncentráció mellett a fény intenzitása, vagy akár a hőmérséklet is hatással lehet. Természetes vizekben végzett kísérletek eredményei azt mutatták, hogy akár 15-30% között is változhat a foszfáteltávolítás mértéke a téli és a nyári periódusok között (Picot és mtsai, 1992). Egy másik kutatás megerősítette ezt, ugyanis az eredmények azt mutatták, hogy nagyobb mértékű a foszfátfelhalmozás magasabb hőmérséklet (25 °C) mellett (Powell és mtsai, 2008). Nagyobb mennyiségű foszfát felvételét indukálja a fényintenzitás növekedése is. A felvett foszfát-többlet a nagyobb intenzitású anyagcsere során használódik fel. Persze akkor is történik foszfát eltávolítás, amikor

kisebb a fény intenzitása, de ebben az esetben inkább a foszfát raktározása jellemzőbb a felhasználás helyett (Powell és mtsai, 2008; Brown és Shilton, 2014).

2.2.3. A N:P arány fontossága

Tanulmányok sora foglalkozik a N:P arány fontosságával ökológiai és biotechnológiai szempontokat egyaránt figyelembe véve. Az algákkal történő szennyvíztisztítás során a nem kedvező N:P arányok és a tápanyagok nagy mennyisége korlátozott tápanyag-eltávolításhoz, és kisebb mértékű növekedéshez vezethetnek. Tilman forrás-kompetíció elméletének kiterjesztése a forrás-arány hipotézis, amely kimondja, hogy az együtt élő fajok száma a korlátozó források arányától, nem pedig az abszolút koncentrációtól függ (Tilman, 1982; Tilman és mtsai, 1982). Mind édesvízi (Tilman és mtsai, 1986), mind tengeri (Lagus és mtsai, 2004) fitoplankton közösségekben végzett vizsgálatok eredményei azt mutatják, hogy a különböző algafajok a N:P arányoktól függően eltérő mennyiségben jelenhetnek meg. Schreurs (1992) szerint a cianobaktériumok optimális N:P aránya átlagosan 10-16 N : 1 P, míg az eukarióta algák esetében ez átlagosan 16-23 N : 1 P között van.

A N:P arány a tápanyag eltávolítás szempontjából is fontosnak tűnik: kis N:P arányú tápoldatban (Bold's Basal Medium - BBM) nevelt alga izolátumok csak kismértékű foszfáteltávolítást mutattak (Figler és mtsai, 2019). Ezen eredmény alapján mindenképpen érdemes figyelemmel kísérni a kezelendő szennyvizek tápanyagtartalmát és a különböző tápanyagok arányait egymáshoz képest, hogy végül a megfelelő arányok beállításával fokozni tudjuk a tápanyag-eltávolítás mértékét.

2.3. A szalinitás életciklusra gyakorolt hatásai

A klímaváltozás okozta fokozott párolgás következtében a víztestek térfogata folyamatosan csökken, amely később kiszáradáshoz vezethet. Ezen folyamat során a vizek betöményednek, azok szalinitása nő (Lewin, 1962). A kiszáradás és a magas szalinitás két abiotikus stressztényező, amelyek a sejten belüli vízháztartásra gyakorolt hatásukat tekintve összefüggenek (Van és Glaser, 2022). Mind a sótartalom, mind a kiszáradás okozta stressz befolyásolja a belső ozmotikus potenciált, a sejtek vízpotenciálja csökken (Kumar és mtsai, 2014). A kiszáradás során az élőlény víztartalma

egyensúlyba kerül a környező légkör relatív páratartalmával. Ez egy olyan stressztényező, amely a legtöbb élőlény esetében nagymértékű mortalitással jár (Holzinger és Karsten, 2013).

A kiszáradás több sejtfolyamatot is befolyásol: a szén-, fehérje- és lipid-anyagcserét, a sejtciklust, a stresszválasz-utakat és a jelátviteli aktivitást (pl.: Alpert és Oliver, 2002; Holzinger és mtsai, 2011; Ligrone és mtsai, 2012; Yobi és mtsai, 2012; Gao és mtsai, 2017; Peredo és Cardon 2020; Aigner és mtsai, 2020). A fehérjék elveszítik működésükhöz megfelelő konformációjukat, és toxikus aggregátumokat képezhetnek (Prestrelski és mtsai, 1993; Goyal és mtsai, 2005; Tapia és Koshland, 2014). A membránok különböző változásokon mennek keresztül, amelyek azok szivárgását, illetve összeolvadását eredményezhetik (Crowe és mtsai, 1992; Hoekstra és mtsai, 2001). Az RNS és a DNS szerkezete átrendeződik és fragmentálódik, a kromatin stabilitása is veszélybe kerül (Leprince és mtsai, 1995; Faria és mtsai, 2005; Potts és mtsai, 2005; Dinakar és Bartels, 2013; Gusev és mtsai, 2014).

Mindazonáltal egyes élőlények nagyon jól tűrik a kiszáradást, és rendelkeznek olyan mechanizmusokkal, amelyek megőrzik és védik a sejt integritását, valamint kijavítják az ezzel járó károsodásokat (Holzinger és Karsten, 2013). Ezek a folyamatok lehetővé teszik, hogy az élőlények egy része túlélje a lényegében teljes kiszáradást, ami száraz, de életképes szöveteket eredményez, amelyek a hidratált víztartalmuknak mindössze 0,1%-át tartalmazzák (Leprince és Buitink, 2015). Ekkor a kiszáradást toleráló organizmusok látens állapotba, úgynevezett anhidrobiózisba (kriptobiózisba) kerülnek és leállítják az anyagcsere-aktivitást a következő rehidratációig (Gasulla és mtsai, 2021). Amikor a víz ismét hozzáférhetővé válik, gyorsan felveszik, és újraindítják az anyagcseréjüket.

A kiszáradástűrő szervezetek az élőlények minden nagy csoportjában (regnum, kingdom) jelen vannak, mind a pro-, mind az eukarióták körében. A baktériumok esetében a kiszáradás-tűrés számos különböző kitartóképlet képzésével megjelenhet (akineták, exospórák, myxospórák, ciszták, stb). Az egyik leginkább tanulmányozott modellszervezet a *Nostoc commune* fonalas cianobaktérium, amely feltűnő a karsztvidékek szabad mészkőfelületein (Billi és Potts, 2002; Potts és mtsai, 2005). A gombák körében a kiszáradás-tűréssel kapcsolatos vizsgálatok elsősorban a pékélesztőre fókuszálnak (Dupont és mtsai, 2014), amely jó modellszervezetnek bizonyult a kiszáradás-tűrés in vivo mechanizmusainak tanulmányozására, melyeket korábban in vitro jellemeztek (Calahan és mtsai, 2011; Tapia és Koshland, 2014). A zöldalgák

számos különböző szárazföldi élőhelyen, olykor szélsőséges körülmények között is (pl.: sivatagokban) megtalálhatóak, így több lehetőséget kínálnak a kiszáradás-tűrést elősegítő adaptációk sokaságának megértésére és jellemzésére (Terlova és mtsai, 2021). A zöldalgák kiszáradás-tűrésének mechanizmusait sokan vizsgálták már (Büdel, 2011; Holzinger és Karsten, 2013; Karsten és Holzinger, 2014; Pichrtová és mtsai, 2014a), de leggyakrabban a makroalgák körében figyelhető meg (Leprince és Buitink, 2015).

2.3.1 Az élőhely és a kiszáradás-tűrés összefüggései

A vízben élő algafajok közül számos mikroalga efemer vizekben él (pl.: *Tetrademus obliquus*; Ismagulova és mtsai, 2018), míg a tengerekben élő makroalgák az árapály- vagy szupralitorális zónában, a sziklás partok mentén fordulnak elő (pl.: *Ulva lactuca*; Skene, 2004). Ezeken a helyeken főleg apály idején szembesülnek kiszáradással. Ezzel szemben az efemer tavak hosszabb időközönként, sokkal hosszabb ideig száradhatnak ki (Evans, 1958). Tengeri környezetben a kiszáradás intenzitása szorosan összefügg az árapály ritmusával, mivel a következő dagály lehetővé teszi az algák regenerálódását. Ezen túlmenően a tengeri algák kiszáradását a hipersós körülmények, az árapály-áramlások, a hidrológia, a szél és a párolgás, vagy a fagyás is kiválthatják (Holzinger és Karsten, 2013). Sok vízi alga ilyenkor toleráns nyugalmi állapotba kerül akár vegetatív sejtekként, akár reproduktív állapotban, például zigótaként (pl.: Starr, 1955; Evans, 1958; Rengefors és mtsai, 1998; Terlova és mtsai, 2021).

A legtöbb alga jellemzően vízi környezetben él, ugyanakkor sok taxon található a szárazföldön is, melyeket aeroterresztriális algákként emlegetnek. Az aeroterresztriális algák szoros kapcsolatban vannak a talajrészecskékkel a talaj legfelső milliméterein belül vagy közvetlenül annak tetején (Nienow, 1996; Belnap és Lange, 2001; Büdel, 2005; Cardon és mtsai, 2008). Az így kialakuló biológiai kérgek vízellátottság szempontjából viszonylag stabil aggregátumokat alkotnak, amelyek fontos ökológiai szerepet töltenek be (Holzinger és Karsten, 2013). Ezek a Föld minden kontinensén, száraz és félszáraz vidékein, a trópusoktól a sarki régiókig egyaránt megtalálhatók (pl.: Flechtner, 2007). Jelen vannak az alpesi zónákban, azaz olyan élőhelyeken is, ahol a talaj nedvességtartalma korlátozott és a növénytakaró ritka (pl.: Fritsch és Haines, 1923; Belnap és Lange, 2001).

Terlova és munkatársai (2021) kimutatták, hogy egy sejtvonal

származási helye összefüggésben van az algák azon képességével, hogy hogyan regenerálódnak a különböző kiszáradási események után, amelyeknek a vegetatív szakaszban vannak kitéve. Az egyik vizsgált vízi törzs (*Tetrademus obliquus*, UTEX 393) felépülése 80%-os relatív páratartalom mellett azt mutatja, hogy egyes vízi algák bizonyos mértékig képesek elviselni a kiszáradás okozta stresszt, ugyanakkor még mindig a vízi taxonok tudnak a legkevésbé megbirkózni a kiszáradással. A sivatagi, biológiai kérget alkotó taxonok a legtoleránsabbak, míg a mérsékelt égöv talajában élő fajok mind a sivatagi, mind a vízi taxonok fiziológiai válaszait mutathatják. A kiszáradás-tűrő zöldalgák és a mohák kiszáradásra adott fiziológiai válaszai között sok közös vonás van (pl.: Proctor és Smirnoff, 2000; Proctor és mtsai, 2007; Koster és mtsai, 2010; Karsten és mtsai, 2016; Pierangelini és mtsai, 2017; Pierangelini és mtsai, 2019), mint például a gyors regeneráció (perceken belül a rehidratációt követően) még a hosszú és súlyos kiszáradási események után is. Gray és munkatársai (2007) számos vízi és sivatagi zöldalga esetében vizsgálták a kiszáradásra és rehidratációra adott válaszokat. Drámai különbségeket mutattak ki az ilyen élőhelyekhez alkalmazkodott fajok viselkedésében, és egyedül csak a sivatagi algák voltak képesek visszanyerni teljes fotoszintetikus kapacitásukat 1-30 nap kiszáradt állapotot követően (Terlova és mtsai, 2021).

2.3.2. A kiszáradás-tűrést befolyásoló tényezők

Bizonyos algák kiszáradás-tűrőnek tekinthetők, ugyanakkor Gray és munkatársai (2007) kimutatták, hogy a kiszáradás és a rehidratáció körülményei befolyásolni tudják az algák kiszáradásra adott reakcióját (Terlova és mtsai, 2021). A különböző stresszfaktorok, mint például a fény elérhetősége a kiszáradás során (Gray és mtsai, 2007), a levegő relatív páratartalma, amely korrelál a kiszáradási rátával (Karsten és Holzinger, 2012; Gasulla és mtsai, 2009), vagy a kiszáradás időtartama (Karsten és Holzinger, 2012) jelentősen befolyásolják a túlélést a dehidráció során, illetve az azt követő regenerációt (Pichrtová és mtsai, 2014b).

Ezek közül a legfontosabb a fény hatása. Egyes kutatások azt mutatják, hogy több faj képes regenerálódni, ha a kiszáradás sötétben következik be (Terlova és mtsai, 2021). A legtöbb alga kiszáradáskor megtartja a sejtekben található klorofillt, ami lehetővé teszi számukra, hogy rehidratálás után gyorsan visszanyerjék élettani aktivitásukat (Bartels és mtsai, 2011). A kiszáradás során a megvilágítás hatására a klorofillmolekulák még gerjesztett

állapotban lehetnek, így energiát termelnek, amelyet nem tudnak fotokémiai reakciókkal továbbítani, így az ROS képződéséhez vezet (Büdel, 2011). Emiatt a megvilágított körülmények között kiszáradt algák a rehidratálás után sokkal kevésbé életképesek, mint a sötétben kiszáradtak (Gray és mtsai, 2007).

A természetben jelen van az önárnyékolás jelensége, amely drasztikusan csökkenti a mélyebben élő populációk fényellátottságát. Számos kutatási eredmény azt mutatja, hogy azok a zöldalgák, amelyek aggregátumban (pl.: fiatal *Apatococcus*), kolóniában (pl.: *Coccomyxa*), biofilmben (pl.: érett *Apatococcus*) vagy biológiai talajkéregben (pl.: *Klebsormidium*) élnek, sokkal jobban védettek a kiszáradás hatásai ellen, mint a „magányosan” élők (Holzinger és Karsten, 2013).

A kiszáradás időtartama szintén fontos tényező a rehidratáció utáni túlélés szempontjából. A fotoszintetikus aktivitás helyreállása és az életképesség a rehidratáció mellett egyértelműen a vízvesztés sebességétől is függ, azaz minél lassabb a kiszáradás, annál nagyobb a túlélés valószínűsége (Pichrtová és mtsai, 2014b).

Klasszikusan a kiszáradás-tűrő növények és algák két csoportja különíthető el: mérsékelten és teljesen kiszáradás-tűrők (Oliver és Bewley, 1997; Gasulla és mtsai, 2021). Az első csoportban olyan hajtásos növényeket találhatunk, amelyek csak rövid kiszáradási időszakokat képesek túlélni, vagy túlélésükhöz szükséges, hogy a kiszáradás folyamata lassan, fokozatosan induljon el (pl.: kiszáradás-tűrő zárvatermők; Terlova és mtsai, 2021). A teljesen kiszáradás-tűrők csoportjába poikilohidrikus szervezetek tartoznak, mint a mohák, zuzmók vagy mikroalgák (pl.: Alpert és Oliver, 2002), amelyek túl tudják élni a nagyon gyors dehidratációt (kevesebb, mint 1 óra), és képesek rehidratáció után néhány percen belül visszaállítani a természetes anyagcseréjüket. Az ide tartozó taxonoknak nincs aktív mechanizmusa a víztartalom szabályozására, a gyors kiszáradás túléléséhez védővegyületeket halmoznak fel kiszáradás előtt még hidratált állapotban (Gasulla és mtsai, 2021; Terlova és mtsai, 2021). Érdekes módon a védővegyületek felhalmozódása függhet a növekedési körülményektől, és a stressz alatt álló élőlény korától. Például kimutatták, hogy a Streptophyta algák idősebb sejtjei számára a kiszáradás kisebb mértékű stresszt jelent, mint a fiatalabb sejtek számára (Rippin és mtsai, 2017; Terlova és mtsai, 2021).

2.3.3. A kiszáradás élettani hatásai

A kiszáradás a sóstresszhez hasonlóan oxidatív stresszhez vezet (Scheibe és Beck, 2011), vagyis fokozza a ROS képződését. A ROS a makromolekulák (nukleinsavak, fehérjék és lipidek) károsodásának legvalószínűbb okozója. Ebből adódóan azok a biokémiai rendszerek, amelyek hatékonyan akadályozzák meg a képződésüket, kialakulásukkor megkötik azokat vagy védelmet biztosítanak az egyes sejtalkotók számára, elengedhetetlenek a zöldalgák túléléséhez (Kranter és Birtic, 2005). Ilyen anyagok például a késői embriogenezis fehérjék (makromolekulák védelme; Honjoh és mtsai, 2000) vagy az ozmolitok (ld. 2.1.4. fejezet).

Az erős antioxidáns rendszerről is úgy tartják, hogy az a kiszáradási tolerancia egyik háttér-mechanizmusa. A zuzmók és zöld fotobionták tipikus antioxidáns mechanizmusai közé tartoznak a védő enzimek (pl.: szuperoxid-diszmutáz, kataláz, peroxidázok, glutation-reduktáz, aszkorbát-peroxidáz) és azok kombinálása más nem enzimikus anyagokkal (glutation, α -tokoferol és aszkorbinsav; Kranter és Birtic, 2005; Weissman és mtsai, 2005; Kranter és mtsai, 2008). Ezenkívül néhány pigment, többek között a másodlagos karotinoid astaxanthin is erős antioxidatív metabolit, amelyet különféle zöldalgák, például a *Haematococcus* nemzetség (Borowitzka és mtsai, 1991) termel és halmoz fel nagy koncentrációban. Ha azonban egy hosszabb ideig tartó kiszáradás során az oxidatív folyamatok érvényesülnek, akkor az antioxidáns rendszer leépülhet, ami a kedvező körülmények visszatérésekor negatív hatással lehet az életképességre (Holzinger és Karsten, 2013).

2.3.4. Speciális és öregedő sejtek szerepe a kiszáradással szembeni védelemben

A spórák csírázásához szükséges időt figyelembe véve a kiszáradás tolerálása lényegesen gyorsabb vegetatív állapotban, és az erre a stratégiára képes élőlények egyértelmű előnyt élveznek más élőlényekkel szemben. Például a *Mesotaenium* és az *Ancylonema* vegetatív állapotát találták meg gleccserekben, ahol a fagyás miatt csak időszakosan áll rendelkezésre folyékony víz (Remias és mtsai, 2009; Remias és mtsai, 2012; Holzinger és Karsten, 2013).

Ugyanakkor a mikroalgák ritkán képesek teljesen ellenállni a kiszáradásnak vegetatív állapotban, így gyakoribb, hogy speciális vagy nyugvó sejteket, például zigospórákat, aplanospórákat, oospórákat, akinétákat

vagy cisztákat képeznek, amelyek képesek túlélni a kiszáradási időszakokat (Pichrtová és mtsai, 2014b). A legtöbb tanulmány a nyugalmi állapotokkal kapcsolatban a tengeri algák körében dinoflagellátákra és kovaalgákra vonatkozóan született, míg édesvízi környezetben inkább a fitoplankton cianobaktérium, chrysophyta és zöldalga tagjaira vonatkozó szakirodalom a gyakoribb.

A dinoflagelláta fajok legalább 20%-áról ismert, hogy az életciklusuk során nyugvó cisztákat képeznek (Head, 1996). A klasszikus dinoflagelláta életciklus (Dale, 1983) leghosszabb része egy haploid, mozgékony, metabolikusan aktív ostoros szakasz. Az ivaros szaporodás kezdetén egyes sejtek ivarsejtekké differenciálódnak, amelyek összeolvadnak és mozgékony planozigótát alkotnak. A vastag falú, mozdulatlan nyugvó ciszta ebben a zigótában képződik, és a tenger vagy a tó fenekére süllyed. A ciszta általában morfológiailag különbözik a mozgó sejtől. Számos dinoflagelláta átmeneti nyugalmi szakaszt is képezhet, amelyek általában nem hosszú életűek, és jellemzően nem részei az ivaros szaporodásnak. Vannak olyan dokumentált esetek is, amikor a nyugalmi szakaszok ivaros szaporodás nélkül alakultak ki (Kremp és Parrow, 2006). A dinoflagelláta ciszták akár 100 éves, 32-63 cm mély üledékrétegekben is megőrizhetik csírázókéességüket (Lundholm és mtsai, 2011; Miyazono és mtsai, 2012; Feifel és mtsai, 2015).

A kovaalgák nyugalmi szakaszai kettő (esetleg három) különböző típusra oszthatók: nyugvó spórák, nyugvó sejtek és esetleg áttelelő formák. A nyugvó spórák, más néven hipnospórák, morfológiailag eltérnek a vegetatív sejtetől, sejtfaik vastagabb és kevésbé díszített, illetve gömbszerű alakkal jellemezhetők. A nyugvó sejtek morfológiailag hasonlóak a vegetatív sejtekhez. Mind a nyugvó spórák, mind a nyugvó sejtek fiziológiai és citoplazmatikus különbségeket mutatnak a vegetatív sejtekhez képest. A legtöbb nem része az ivaros ciklusnak (Edlund és Stoermer, 1997), bár vannak kivételek, ilyenek pl.: a *Leptocylindrus danicus* nyugvó spórái (French és Hargraves, 1985).

Sok fonalas cianobaktérium (a Nostocales rend tagjai) akinétákat képez. Az akinétákat kialakító fajok főleg édesvízben élnek, de léteznek ilyen tengeri és brakkvízi fajok is. (pl.: Ellegaard és mtsai, 2013). Az akinéták nem morfológiailag specializált nyugvó stádiumok, hanem idősebb, stacioner fázisú sejtek, amelyek nagy mennyiségű lipidet és fenolos anyagot halmoztak fel a citoplazmában (Holzinger és mtsai, 2009; Pichrtová és mtsai, 2013; Holzinger és Karsten, 2013). Az ilyen sejteket általában megvastagodott sejtfa és kisebb pigmenttartalom jellemzi, a tartalék-tápanyag raktárak

mellett (McLean és Pessoney, 1971; Coleman, 1983; Morison és Sheath, 1985; Pichrtová és mtsai, 2014b).

A crysophyta cisztákkal kapcsolatos kiterjedt szakirodalom főként a tavi üledékekben található üres sztomatociszták paleolimnológiai vizsgálatával foglalkozik (pl.: Piatek és mtsai, 2009). Ezek főleg édesvízi környezetben található kicsi, kerek, esetleg ovális ciszták, rajtuk csírázópórusal. Egyes tanulmányok (pl.: Duff és mtsai, 1997) utalást tettek arra, hogy a víz pH-ja, valamint annak vezetőképessége befolyásolni tudja akár a crysophyta ciszta együttesek összetételét is, de ennek a hatásnak a mibenlétét nem fejtették ki pontosan.

A zöldalgák körében sokféle nyugalmi szakasz létezik, amelyek közül néhány ivaros jellegű (pl.: Coleman, 1983). Ezeket hipnozigtáknak vagy zigospóráknak nevezik. Például a *Chlamydomonas* és a *Volvox* édesvízi algák produkálnak ilyen nyugalmi szakaszokat (Nozaki, 1996; Aoyama és mtsai, 2014). Egyes többsejtű zöldalgák oospórákat hoznak létre, mint például a Charales rend tagjai. A Prasinophyta zöldalgák közül a tengeri *Pyramimonas* (van den Hoff és mtsai, 1989) és *Mantoniella* fajok (Ellegaard és mtsai, 2016) esetében írtak le cisztákat. Ellegaard és munkatársai (2016) az üledékfuratokban található tengeri Prasinophyták hosszú távú perzisztenciájáról is írtak (a cisztákat legalább 40 éves üledékrétegekben találták meg; Ellegaard és Ribeiro, 2018). Az édesvízi fajok közül jelenleg a *Haematococcus pluvialis* a legtöbbet tanulmányozott cisztaképző faj a zöldalgák körében, mivel cisztaképzése természetes körülmények között gyakori, illetve laboratóriumi körülmények között is könnyen indukálható.

A *H. pluvialis* egy egysejtű mikroalga, amely gyakori az időszakos kisvizekben (pl.: madárfürdők, efemer víztócsák: Czygan, 1970; Burchardt és mtsai, 2006). Az életciklusa során 4 különböző sejttípus figyelhető meg: makrozooid (zoospóra), mikrozooid, palmella állapot és hematociszta (aplanospóra; Hazen, 1899; Elliot, 1934; Shah és mtsai, 2016). A makrozooidok gömb, ellipszoid vagy körte alakú sejtek (8 - 30 μm), elülső végükön két egyenlő hosszúságú ostorral. A sejteket változó vastagságú kocsonyás mátrix veszi körül, több kontraktilis vakuólum található bennük, kloroplasztjuk csésze alakú egyetlen pirenoiddal. A makrozooidok kedvező körülmények között gyorsan szaporodó ostoros vegetatív sejtek, amelyek tömegesen fordulnak elő a korai, vegetatív növekedési szakaszban. Kedvezőtlen környezeti körülmények között elveszítik ostorukat és sejtméretük nő. Ezt nevezzük palmella stádiumnak, amikor a sejtek nyugvó, mozgásra képtelen vegetatív sejtekké válnak. Ezek a sejtek állandó

környezeti terhelés (pl.: fénystressz, tápanyag limitáció) hatására idővel aszexuális aplanospórává alakulhatnak át (Hagen és mtsai, 2002; Niizawa és mtsai, 2018). Az aplanospórákat vastag és merev háromrétegű burok veszi körül, valamint egy másodlagos sejtfal, amely ellenáll a savas hidrolízisnek, így a sejtek ellenállóvá válnak a szélsőséges környezeti feltételekkel szemben (Santos és Mesquita, 1984; Boussiba és Vonshak, 1991). Amint a sejtek számára optimális körülmények újra megjelennek, az aplanospórák csírázni kezdenek és ezzel egy új növekedési ciklus kezdődik el (Hagen és mtsai, 2002). Az érett aplanospórák nagy mennyiségű másodlagos karotinoidot, főként astaxanthint (3,3'-dihidroxi- β -karotin-4,4'-dion-t) halmoznak fel a citoplazmában lévő lipidcseppekben, amely jellegzetes élénkörös színt ad a sejteknek. Gyakran használják táplálék-kiegészítők összetevőjeként (kiváló antioxidáns), valamint élelmiszerfestékként állati takarmányokban (Masojídek és mtsai, 2008; Ambati és mtsai, 2014).

Számos környezeti faktorról ismert, hogy indukálja a *H. pluvialis* cisztaképződését, valamint az astaxanthin felhalmozódást. Ilyen többek között a növekvő sótartalom (Spencer, 1989; Borowitzka és mtsai, 1991; Boussiba és Vonshak, 1991), a szerves szénforrások jelenléte (Kobayashi és mtsai, 1993; Kobayashi és mtsai, 1997a), a pH változása (Hata és mtsai, 2001), a nagyobb vaskoncentráció (Kobayashi és mtsai, 1991), a tápanyaghiány (Boussiba és Vonshak, 1991; Fábregas és mtsai, 2003; Orosa és mtsai, 2005), a hőmérséklet növekedése (Yoo és mtsai, 2012), a fénystressz (Saha és mtsai, 2013; Park és mtsai, 2014), valamint a növényi hormonok és azok származékai (pl.: abszcizinsav, szalicilsav; Yu és mtsai, 2015). Ugyanakkor érdemes megjegyezni, hogy egyes környezeti faktorok egy adott érték felett, illetve alatt gátolhatják is ezeket a folyamatokat. Ilyen lehet például a nagy sókoncentráció (~10 000 - 20 000 mg/l), amelyről Sarada és munkatársai (2002) kimutatták, hogy csökkenti az astaxanthin felhalmozást. Míg egyes stressztényezők a cisztaképzésre vagy az astaxanthin felhalmozásra vannak hatással, mások a sejtek gyors pusztulását idézik elő. Pick és munkatársai (1986) a vegetatív sejtek nagy mértékű pusztulását tapasztalták már kis mennyiségű KCl hozzáadása mellett is.

Az irodalomban fellelhető viszonylag kevés, általánosan zöldség- és gyümölcsökre vonatkozó információ miatt a kitartóképlet-képzés és a vele gyakran együtt járó metabolit-felhalmozás vizsgálata indokolt. A *Haematococcus pluvialis* az életciklus változások egyszerű indukálhatósága, és a gazdasági jelentőség miatt elérhető nagy mennyiségű ismeretanyag miatt véleményünk szerint kiváló modell organizmus annak tanulmányozására, hogy az egyes

környezeti hatások (pl.: a klímaváltozás okozta kiszáradás és az ezzel párhuzamosan bekövetkező betöményedés) milyen hatással lehetnek az életciklusra, ide értve a ciszták képződését és érését, az anyagcsere-termékek felhalmozását. A modell-rendszerben, modell organizmussal végzett kísérletek hozzájárulnak ahhoz, hogy mélyrehatóbban megismerhessük ezen környezeti jelenségek hatását az algaközösségekre.

3. ANYAG ÉS MÓDSZER

3.1. A kísérletek során alkalmazott izolátumok

A kísérletek során a Debreceni Egyetem Hidrobiológiai Tanszékének algagyűjteményében található izolátumokat használtuk, melyeket álló, illetve steril buborékoltatott tenyészetekként tartunk fenn 14 óra fény ($40 \mu\text{mol foton m}^{-2}\text{s}^{-1}$) és 10 óra sötét fotoperiódus mellett, 24°C -on. Az alkalmazott fajok magyarországi vízi élőhelyekről kerültek izolálásra. Az algák sótűrő és sótalanító képességének vizsgálata során az egysejtű *Chlorella sorokiniana*, *Chlorella vulgaris*, *Chlorococcum sp.*, *Monoraphidium komarkovae* és *Monoraphidium pusillum*, valamint a cönobiális *Desmodesmus communis*, *Desmodesmus spinosus*, *Scenedesmus obliquus* és *Scenedesmus obtusus* izolátumokat alkalmaztuk. A tápanyagtartalom (nitrát és foszfát) sótoleranciára gyakorolt hatásainak vizsgálata során a cönobiális *Coelastrum morus* zöldalgát használtuk. A szalinitás illetve kiszáradás okozta ozmotikus stressz életciklusra gyakorolt hatásainak vizsgálata során a *Haematococcus pluvialis* izolátumot alkalmaztuk.

A *Chlorella* Beijerinck 1890 nemzetségbe tartozó fajok a természetben sokféle élőhelyen előforduló, laboratóriumi körülmények között jól tenyészhető algafajok. Sejtjeik magányosak, csak ritkább esetekben csoportosulnak. Gömb vagy ellipszoid alakúak, vékony, sima sejtfallal. A kloroplaszt parietális elhelyezkedésű és általában egyetlen pirenoidjuk van, amelyet néha keményítő burok vesz körül. Ivartalan szaporodásuk 2, 4 vagy 8 (ritkán 16, 32, 64) aurospórával történik, amelyek a sejtfallal egyenlő vagy egyenlőtlen szétválásával szabadulnak fel. A *C. sorokiniana* Shihira et R. W. Krauss 1965 sejtmérete mindössze $1,5\text{-}5,5 \mu\text{m}$, ugyanakkor a sporangiumok a $10\text{-}12 \mu\text{m}$ -es méretet is elérhetik. A parietális kloroplaszt a fiatal sejtekben csésze alakú, míg az idősebb sejteknél szalagos vagy hullám formájú, esetleg bemetszés van rajta. Egyetlen pirenoidja a kloroplasztban található (1A. ábra). A *C. vulgaris* Beijerinck 1890 gömb vagy majdnem gömb alakú sejtjeinek mérete $1,5\text{-}10 \mu\text{m}$. A kloroplaszt széles szalag vagy csésze alakú. A gömb vagy ellipszoid alakú pirenoidot általában 2-4 keményítő szemcse veszi körül (1B. ábra; John és mtsai, 2002).

A *Chlorococcum* Meneghini 1842 nemzetségbe tartozó fajok gömb vagy ellipszoid alakú sejtjei magányosak vagy kezdetben határozatlan alakú csoportokat alkotnak (1C. ábra) és egy vagy több sejtmagot tartalmazhatnak. A sejtfalluk vékony és sima, de idővel megvastagodhat. A csésze- vagy

gömb-alakú kloroplaszt parietális elhelyezkedésű egy vagy több pirenoiddal és laterális pórusal. Aszexuális szaporodásuk aplanospórákkal vagy kétostoros zoospórákkal történik. Kétostoros izogamétákkal, zygospórákkal vagy hypospórákkal történő szexuális szaporodás is megfigyelhető (John és mtsai, 2002).

A *Monoraphidium* Komárková-Legnerová 1969 nemzetség tagjai kozmopolita egysejtű algák, amelyek az álló vagy lassú folyású vizek plankton közösségében, illetve makrofitákon és más víz alatti felületekre tapadva találhatóak meg. A vékonyfalú sejtek csak nagyon ritkán kapcsolódnak össze. Többé-kevésbé orsó alakúak, egyenesek, íveltek vagy spirálisan csavarodottak és a csúcsok felé haladva elvékonyodnak. Az egyetlen kloroplasztjuk parietális elhelyezkedésű és bennük pirenoid fénymikroszkóppal nem látható. Ivartalan szaporodásuk 2, 4, 8 vagy 16 autospórával történik. A *M. komarkovae* Nygaard 1979 70-182 µm hosszú sejtjei egyenesek vagy enyhén íveltek, enyhén orsó-alakúak, közepükön majdnem hengeresek. Fokozatosan elvékonyodó, hosszú csúcsuk van (1D. ábra). A *M. pusillum* (Printz) Komárková-Legnerová 1969 keskeny vagy széles orsó-alakú, egyenes vagy enyhén ívelt sejtjei 15-25 µm hosszúak. Kezdetben az elvékonyodó sejtek hegyes csúcsban végződnek, de idővel minden csúcsa tompán félgömb-alakúvá vagy ujszerűvé válik (1E. ábra; John és mtsai, 2002).

A *Desmodesmus* (R. Chodat) S. S. An, T. Friedl et E. Hegewald 1999 nemzetség tagjai kozmopolita cönobiális algák, amelyek egyaránt megtalálhatók a tápanyagban szegény, illetve gazdag vizekben is a planktonközösség tagjaként vagy különféle víz alatti felületekre tapadva. A *D. communis* (E. Hegewald) E. Hegewald 2000 cönóbiumai legfeljebb 4(-8) lineárisan elrendezett sejtből állnak, amelyek 9-17 µm hosszúak. A hosszúkás, henger alakú, sima sejtfaú sejtek csúcsa lekerekített, a szélső sejtek enyhén kifelé íveltek (1F. ábra; John és mtsai, 2002). A *D. spinosus* (Chodat) E. Hegewald 2000 cönóbiumai 2 - 4 (8) lineárisan elhelyezkedő hengerded vagy ellipszoid alakú sejtből állnak, amelyek 6-16 µm hosszúak. A sejtek csúcsa lekerekített. A szélső sejtek csúcsain ferdén álló íves tüske, oldalukon 1 - 3 vékonyabb járulékos tüske látható. A belső sejtek csúcsán gyakran 1-1 apró fog vagy tüske figyelhető meg (1G. ábra; Uherkovich és mtsai, 1995).

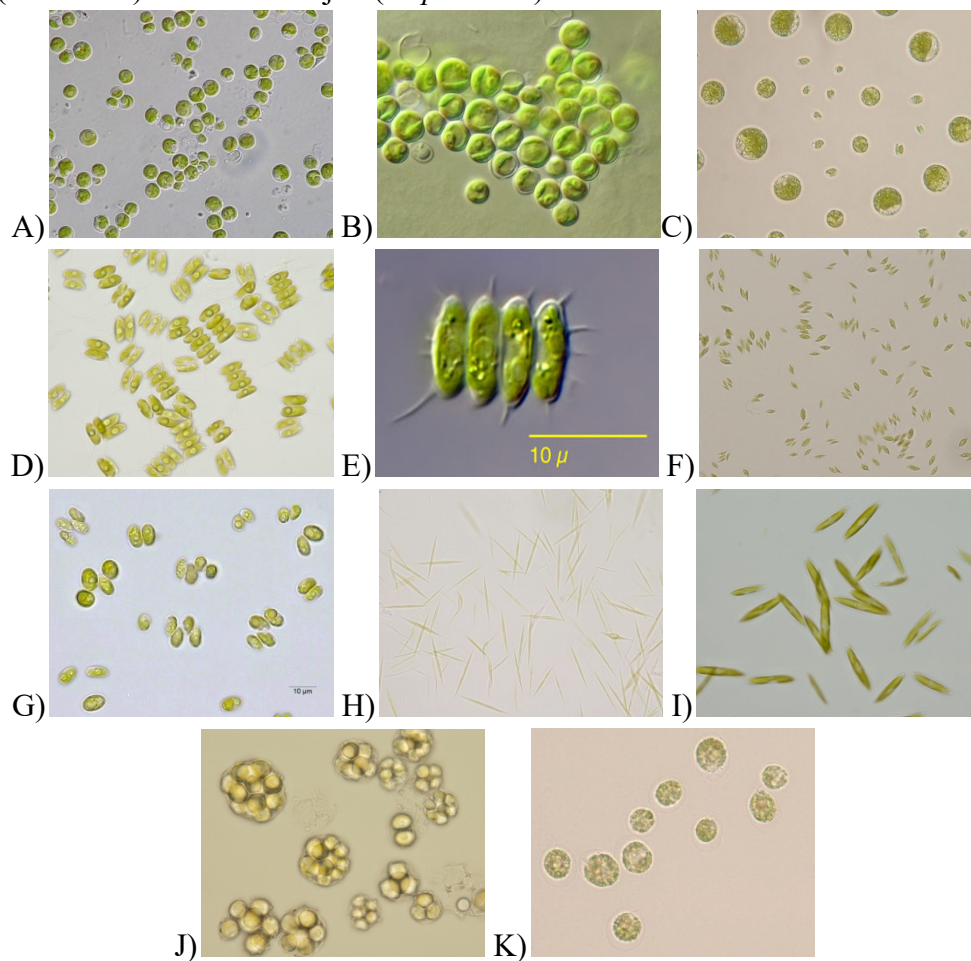
A *Scenedesmus* Meyen 1829 nemzetségbe tartozó fajok kozmopoliták, álló és lassan folyó vizek plankton közösségében, illetve az aljzathoz vagy a vízi növényekhez tapadva figyelhetők meg. A lapos, egyenes vagy enyhén

ívelt cönóbiomok általában 2, 4, 8, ritkán 16 vagy 32 sejtből állnak, amelyek laterálisan kapcsolódnak egymáshoz párhuzamosan vagy kissé eltolva a sejtek végeivel. A sima falú sejtek megnyúltak vagy hengeresek, gömb, tojásdad, esetleg ellipszoid alakúak, kerek, csonka vagy elvékonyodó tompa csúccsal. A kloroplasztisz parietális elhelyezkedésű egyetlen pirenoiddal. Aszexuális szaporodásuk autosporákkal történik. A *S. obtusus* Meyen 1829 cönóbiomait 4 vagy 8 darab 4-21 µm hosszú sejt alkotja, amelyek kissé eltolva, kis felületen kapcsolódnak egymáshoz a szubapikális részen. A sejtek lehetnek hosszúkásak, oválisak, ellipszoidok vagy ritkán tojásdadok lekerekített csúccsal (IH. ábra). Általában nyálkás burok veszi körül a sejteket. A *S. obliquus* (Turpin) Kützing 1833 fajt jelenleg *Tetrademus obliquus* (Turpin) M.J. Wynne 2016 néven tartja nyilván az alga-taxonómia (Guiry, 2016). Cönóbiomait 2 vagy 4(-8) darab 6-15 µm hosszú sejt alkotja, amelyek lineárisan vagy kissé eltolva kapcsolódnak egymáshoz. Tenyészetekben gyakran egysejtű állapotban figyelhető meg. Minden sejt orsó-alakú, egyenes és hegyes csúcsban végződik. Ritkán asszimmetrikusak (II. ábra; John és mtsai, 2002). A továbbiakban a könnyebb érthetőség kedvéért a faj régebbi (ismertebb) nevét használjuk (*S. obliquus*).

A *Coelastrum* Nägeli, 1849 nemzetség tagjai kozmopoliták, széles körben elterjedtek a különféle vízi élőhelyek plankton közösségeiben. Üreges, gömb vagy ritkábban piramis, esetleg négyzet alakú cönóbiomokat alkotnak, amelyet szorosán összekapcsolódó (2-)4, 6, 8 vagy 32-64 gömb alakú, tojásdad vagy szögletes sejtek alkotnak. A sejtek felülete lehet sima vagy mintázott. Csésze-alakú kloroplasztjuk parietális elhelyezkedésű, egyetlen pirenoiddal. Aszexuális szaporodásuk autospórákkal, illetve akinétákkal történik. A *C. morus* West et G. S. West 1896 gömb vagy szabálytalan alakú cönóbiomai 4, 8 vagy 16 gömb alakú vagy kissé lapos sejtől állnak és elérhetik a 36(-64) µm-t. A sejteken kicsi tompa vagy tompán csúcsos kitüremkedések láthatóak (1J. ábra; John és mtsai, 2002).

A *Haematococcus* C. Agardh emend. Flotow 1844 nemzetségbe tartozó fajok kozmopoliták, sokféle víztérben és a lassú folyású folyókban is előfordulnak. Az ostoros sejteknek az ellipszoidtól a gömb alakig számos formája ismert, amelyeket vastag, nyálkás hialin fal vesz körbe papillával vagy anélkül. A protoplaszt gömb vagy körte-alakú, néha szabálytalan nyúlványokkal szövi át a sejtfalat. A kloroplasztisz parietális elhelyezkedésű egy vagy több pirenoiddal és egy elülső szemfolttal. A citoplazma általában nagy mennyiségben tartalmaz karotinoidot. Az aszexuális szaporodásuk 4-8 zoospórával vagy vérvörös aplanospórákkal történik. Gyakori az izogám

szexuális szaporodás, amelynek során sima, vastagfalú zigóták jönnek létre. A *H. pluvialis* Flotow 1844 fajt jelenleg a *H. lacustris* (Girod-Chantrans) Rostafinski 1875 szinonímájaként kezelik (Guiry, 2018). A vegetatív sejtek 10-30 µm nagyságúak, a gömbtől az ellipszoidig számos formában előfordulhatnak (1K. ábra). Nincs papillájuk. A kloroplasztisz parietális elhelyezkedésű, néha csésze-alakú, 1 vagy több pirenoiddal és elülső szemfolttal. A citoplazma bíborvörössé válik mérsékelt tápanyaghiány mellett a felhalmozódó karotinoidok miatt. Teljes vagy részleges kiszáradás során téglavörös kérgeket képezhetnek sziklákon, egyéb felületeken (John és mtsai, 2002). A továbbiakban a könnyebb érthetőség kedvéért a faj régebbi (ismertebb) nevét használjuk (*H. pluvialis*).



1. ábra A kísérletek során alkalmazott algafajok: (A) *Chlorella sorokiniana*, (B) *C. vulgaris*, (C) *Chlorococcum* sp., (D) *Desmodesmus communis*, (E) *D. spinosus*, (F) *Scenedesmus obliquus*, (G) *S. obtusus*, (H) *Monoraphidium komarkovae*, (I) *M. pusillum*, (J) *Coelastrum morus*, (K) *Haematococcus pluvialis*. A C-D, illetve F-K fotókat készítette: Dr. Bácsi István. Az A, B, E fotók forrása: web1, web2, web3.

3.2. A kísérletek összeállítása és kivitelezése

3.2.1. Az algák sótűrő és sótalanító képességének vizsgálata

A kísérleteket az 1A-I. ábrán bemutatott kilenc mikroalga fajjal végeztük rázatott tenyészetekben (SOH-D2 rázó gép, 90 rpm, Witeg Labortechnik GmbH, Wertheim, Németország), Bold's Basal tápoldatban (BBM; CCAP Media Recipes A), 100 ml-es Erlenmeyer-lombikokban, 50 ml végtérfogatban. A tenyészeteket 14 óra fény ($40 \mu\text{mol foton m}^{-2}\text{s}^{-1}$) és 10 óra sötét fotoperiódus mellett, 24°C -on tartottuk. A kísérlet időtartama 14 nap volt.

Az előzetes kísérletek azt mutatták, hogy az általunk vizsgált *Chlorella* izolátumok $5\ 000 \text{ mg/l NaCl}$ jelenlétében is képesek jelentősen növekedni, így a további kezelésekhöz $10\ 000$, $15\ 000$ és $20\ 000 \text{ mg/l}$ só-koncentrációkat alkalmaztunk. A többi izolátumot 500 , $1\ 000$, $5\ 000$ és $10\ 000 \text{ mg/l NaCl}$ -dal kezeltük. Az alkalmazott sókoncentrációk beállításához 300 g/l NaCl -ot tartalmazó törzsoldatot használtunk. A kontroll tenyészetek nem tartalmaztak hozzáadott NaCl-t. A kísérletek során úgynevezett „negatív kontroll” összeállításokat (tápoldat + só, alga nélkül) is alkalmaztunk a pontos kezdeti vezetőképesség és klorid tartalom meghatározása végett, valamint hogy korrigálni tudjuk a tenyészetekben mért eredményeket az alga nélküli összeállításokban mért eredményekkel.

3.2.2. A tápanyagtartalom (nitrát és foszfát) hatása a sótoleranciára

A kísérleteket a *Coelastrum morus* zöldalgával végeztük (1J. ábra) rázatott tenyészetekben (SOH-D2 rázó gép, 90 rpm, Witeg Labortechnik GmbH, Wertheim, Németország), 100 ml -es Erlenmeyer-lombikokban, 50 ml végtérfogatban. A tenyészeteket 14 óra fény ($40 \mu\text{mol foton m}^{-2}\text{s}^{-1}$) és 10 óra sötét fotoperiódus mellett, 24°C -on tartottuk. A kísérlet időtartama 14 nap volt.

A kísérletek során két általánosan használt tápoldatot, a Bold's Basal (BBM; CCAP Media Recipes A) és a Jaworski tápoldatot (JAW; CCAP Media Recipes B), valamint azok módosított változatait alkalmaztuk. Habár a Redfield-féle arányhoz képest mindkét kiválasztott tápoldat kisebb N:P arányokkal rendelkezik és tápanyagban gazdag tápoldatnak tekinthető, ugyanakkor egymáshoz hasonlítva őket, egyéb tápanyagtartalom és N:P arány szempontjából is különböző típusokat képviselnek. A BBM nagy

tápanyagtartalmú (182,4 mg/l nitrát és 163,2 mg/l foszfát) és kis N:P arányú (2,93 mM N: 1,7 mM P; azaz N:P = 1,7) tápoldatnak tekinthető (a továbbiakban NT-KA; F1a. táblázat). Ennek a tápoldatnak a módosított változata (csökkentett foszfát tartalommal) egy nagy tápanyagtartalmú (184,4 mg/l nitrát és 47,9 mg/l foszfát) és nagy N:P arányú (2,93 mM N: 0,505 mM P; azaz N:P = 5,8) tápoldat, amelyet NT-NA-ként jelöltünk (F1b. táblázat). A JAW kisebb tápanyagtartalmú (68,86 mg/l nitrát és 18,2 mg/L foszfát) és nagyobb N:P arányú (1,1 mM N: 0,19 mM P; azaz N:P = 5,8) tápoldat (a továbbiakban KT-NA; F1c. táblázat). Ennek a tápoldatnak a módosított változata (magnövelt foszfát tartalommal) egy kisebb tápanyagtartalmú (68,86 mg/l nitrát és 60,35 mg/l foszfát) és kisebb N:P arányú (1,1 mM N: 0,655 mM P, azaz N:P=1,7) tápoldat, amelyet KT-KA-ként jelöltünk (F1d. táblázat).

A *C. morus* törzs sótűrő és sótalanító képességének vizsgálata a 9 algafajjal végzett kísérlettel azonos módon történt 500, 1 000, 5 000 és 10 000 mg/l (0,05-1%) sókoncentrációk alkalmazásával (ld. 3.2.1. fejezet) a fentiekben bemutatott négy különböző tápoldatban.

3.2.3. A szalinitás életrajzra gyakorolt hatásai

3.2.3.1. A különböző sókoncentrációk hatása a *Haematococcus pluvialis* életrajzára

A kísérleteket a *Haematococcus pluvialis* zöldalgával (1K. ábra), buborékoltatott tenyészetekben végeztük, 250 ml-es Erlenmeyer-lombikokban, 200 ml végtérfogatban. A tenyésztés során Optimalizált *Haematococcus* tápoldatot (OHM; Fábregas és mtsai, 2000) használtunk. A tenyészeteket 14 óra fény ($80 \mu\text{mol foton m}^{-2}\text{s}^{-1}$) és 10 óra sötét fotoperiódus mellett, 24°C-on tartottuk. A kísérlet időtartama 11 nap volt.

A tenyészetek nevelése során a következő sókoncentrációkat alkalmaztuk: 100, 250, 500, 1 000, 2 000, 3 000 és 4 000 mg/l, melyeket NaCl törzsolat (300 g/l) hozzáadásával állítottunk be. A kontroll tenyészetek nem tartalmaztak hozzáadott NaCl-t. Ebben a kísérletben is alkalmaztunk negatív kontrollt (tápoldat + só, alga nélkül) a pontos kezdeti vezetőképesség és klorid tartalom meghatározására végett, valamint hogy korrigálni tudjuk a tenyészetekben mért eredményeket az alga nélküli összeállításokban mért eredményekkel.

3.2.3.2. A kiszáradás hatásai a *Haematococcus pluvialis* életciklusára

A kísérleteket a *Haematococcus pluvialis* zöldalgával, buborékoltatott tenyészetekben végeztük, 100 ml-es Erlenmeyer-lombikokban, 50 ml kezdőtérfogásban. A kísérletek során Optimalizált *Haematococcus* tápoldatot alkalmaztunk. A tenyészeteket 14 óra fény ($80 \mu\text{mol foton m}^{-2}\text{s}^{-1}$) és 10 óra sötét fotoperiódus mellett, 24°C -on tartottuk. A kísérlet időtartama 16 nap volt.

Ebben a kísérletben három, különböző módon kezelt beállítást alkalmaztunk: abszolút kontroll, kontroll és kiszáradó tenyészetek. Az abszolút kontroll tenyészetek esetében a tenyésztés során a párolgás eredményeként elvesztett folyadék mennyiségét kétnaponta OHM tápoldattal újratöltöttük (50 ml-re). Ezzel szemben a kontroll tenyészetek térfogatpótlása desztillált vízzel való újratöltéssel történt meg. A kiszáradó tenyészetek esetében az elvesztett folyadékot nem töltöttük vissza, mivel kísérletünk célja a kiszáradás hatásainak vizsgálata volt.

3.3. A tenyészetek növekedésének mérése

A tenyészetek növekedését a sejtek, illetve a cönóbiumok számának meghatározásával követtük nyomon (European Standard EN 15204). A számláláshoz kétnaponta $200 \mu\text{l}$ mintákat vettünk le a tenyészetekből és formaldehiddel tartósítottuk (5%-os végkoncentráció) azokat. Az egyes sejt/cönóbium számokat $10 \mu\text{l}$ -es mintákból számoltuk meg Bürker kamrában, Olympus BX50F-3 mikroszkóppal (Olympus Optical Co., Ltd., Tokió, Japán) 400-szoros nagyításon.

Az algák sótűrő és sótoleranciára gyakorolt hatásainak, valamint a különböző sókoncentrációk *Haematococcus pluvialis* életciklusára gyakorolt hatásainak vizsgálata során az 50%-os növekedésgátlást előidéző NaCl-koncentrációk (EC_{50} -értékek) meghatározásához a növekedésgátlás mértékét (százalékban, a kontrollhoz viszonyítva) ábrázoltuk a NaCl-koncentrációk függvényében. A kapott görbékre trendvonalakat illesztettünk (másodrendű összefüggés), majd a trendvonalak egyenleteivel (másodfokú egyenletek) kiszámítottuk az 50%-os gátlást okozó koncentrációkat.

3.4. A vezetőképesség, a klorid- és a tápanyagtartalom (nitrát és foszfát) változásának meghatározása

A kísérletek végén (a 11. illetve 14. napon) a tenyészeteket lecentrifugáltuk (Beckman Avanti J-25, Beckman Industries Inc., Fullerton, California, USA), majd a vezetőképesség, a klorid, a nitrát és a foszfát tartalom mérése a sejtmentes felülúszókból történt meg. Ez alól kivételt csak a kiszáradás *Haematococcus pluvialis* életciklusára gyakorolt hatásait vizsgáló kísérlet jelentett, ahol kétnaponta centrifugáltunk le (Multifuge X4R Pro, Thermo Electron LED GmbH, Osterode am Harz, Németország) egy - egy abszolút kontroll, kontroll, illetve kiszáradó tenyészetet, majd a sejtmentes felülúszókból történt a klorid, a nitrát és a foszfát tartalom mérése.

3.4.1. A vezetőképesség mérése

A vezetőképességet Hach Lange HQ30d hordozható multiméterrel (Hach Lange GmbH, Düsseldorf, Németország) mértük meg IntellicalTM CDC401 vezetőképesség-mérő elektróda (Hach Lange GmbH, Düsseldorf, Németország) alkalmazásával. A vezetőképesség utolsó napra bekövetkező csökkenésének mértékét százalékos arányban adtuk meg, a kezdeti értékeket 100%-nak tekintettük.

3.4.2. A klorid tartalom mérése

A sejtek által felvett NaCl mennyiségének meghatározása a tápoldatok klorid tartalmának mérésével történt, amelyet csapadékos titrálással végeztünk (Németh, 1998), ezüst-nitrát mérőoldat felhasználásával. A klorid mennyiségét a módszerben megadott képlettel számítottuk ki. A mérések 12,5 ml (kontroll, 100 - 1 000 mg/l NaCl), illetve 1 ml (2 000 - 20 000 mg/l NaCl) felülúszó felhasználásával történtek. A klorid tartalom utolsó napra bekövetkező csökkenésének mértékét százalékos arányban adtuk meg, a kezdeti értékeket 100%-nak tekintettük.

Ez alól kivételt egyedül a kiszáradás *Haematococcus pluvialis* életciklusára gyakorolt hatásainak vizsgálata képzett, amelyben a klorid tartalom mérése a felülúszók teljes mennyiségéből történt a tenyészetek betöményedésének igazolására, és az eredményeket minden mintavételi napon mg/l-ben adtuk meg.

3.4.3. A tápanyagtartalom (nitrát és foszfát) mérése

A nitrát és a foszfát tartalom mérését spektrofotometriás módszerekkel végeztük el. A nitrát esetében a szalicilsavas - kolorimetriás módszert (MSZ 1484-13: 2009), a foszfát tartalom mérésére a savas foszfor-molibdenátos módszert (MSZ EN ISO 6878: 2004) alkalmaztuk. Mindkét módszer térfogatát csökkentettük, hogy Eppendorf-csövekben is elvégezhető legyen a mintaszükséglet minimalizálása érdekében. A mérésekhez használt pontos mennyiségek az 1. táblázatban láthatók. A nitrát és foszfát tartalom utolsó napra való csökkenésének mértékét százalékos arányban adtuk meg, a kezdeti értékeket 100%-nak tekintettük. Ez alól kivételt csak a szalinitás életciklusra gyakorolt hatásaival foglalkozó kísérlet jelentett, ahol az eredményeket minden mintavételi napon mg/l-ben adtuk meg.

1. táblázat A tápanyagtartalom (nitrát és foszfát) mérése során felhasznált felülűszók mennyisége μ l-ben.

Kísérletek	Nitrát tartalom mérése (μ l)	Foszfát tartalom mérése (μ l)
Az algák sótűrő és sótalanító képességének vizsgálata	40	200
A tápanyagtartalom (nitrát és foszfát) hatása a sótoleranciára	40	200
A szalinitás életciklusra gyakorolt hatásai	10	100

3.5. Statisztikai értékelés

Minden kísérletet háromszoros ismétlésben végeztünk el és kiszámoltuk az átlagértékeket, illetve a szórásokat. Az algák sótűrő és sótalanító képességének, illetve a tápanyagtartalom (nitrát és foszfát) sótoleranciára gyakorolt hatásainak vizsgálata során a növekedési görbék tendenciái közötti különbségeket a kontroll és a kezelt tenyészetekben egyutas kovariancia-analízissel (ANCOVA; Zar, 1996; Hammer és mtsai, 2001) határoztuk meg. A szalinitás életciklusra gyakorolt hatásaival foglalkozó kísérletekben a tenyészetek időbeni növekedésében, illetve az egyes mintavételi napokon a különböző kezelések közötti növekedésben és a sejttípus arányban megjelenő különbségeket egyutas varianciaanalízissel (ANOVA) határoztuk meg.

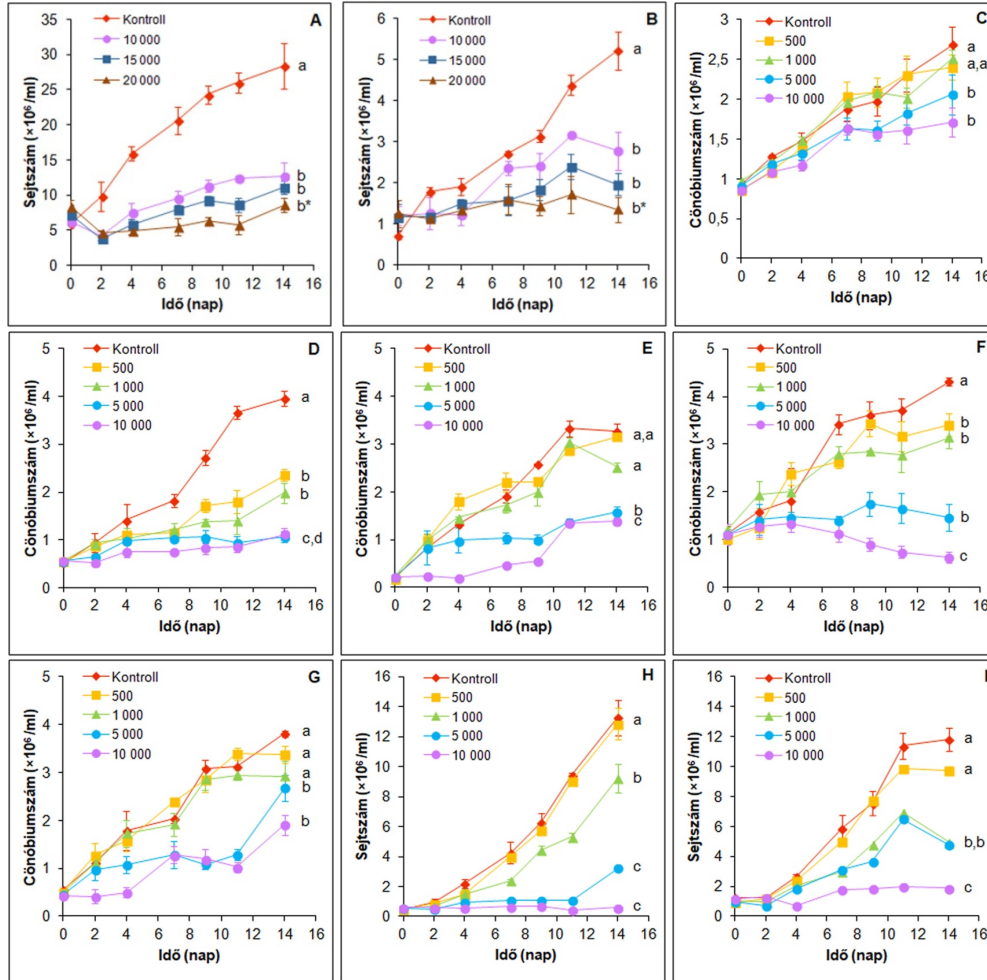
A vezetőképesség csökkenés mértékét (%), a klorid- és tápanyag-eltávolítás mértékét (%), valamint a kiszáradás hatásait vizsgáló

kísérletekben a klorid- és tápanyagtartalmat (mg/l) egyutas varianciaanalízissel (ANOVA) hasonlítottuk össze. Annak megállapítására, hogy a vezetőképesség, a klorid tartalom, illetve a tápanyagtartalom szignifikánsan változott-e az algák sótűrő és sótelenítő képességének, a tápanyagtartalom (nitrát és foszfát) sótoleranciára gyakorolt hatásainak, valamint a különböző sókoncentrációk *Hameatococcus pluvialis* életciklusára gyakorolt hatásainak foglalkozó kísérletek időtartama alatt, a nulladik és az utolsó nap eredményeit páros t-teszttel hasonlítottuk össze. A szignifikánsan eltérő értékeket különböző kis betűkkel jelöltük az ábrákon. Abban az esetben, ha egy adott érték csak bizonyos értékektől különbözik szignifikánsan és nem egyértelműen különbözik minden értéktől, az ábrákon * jelölést alkalmaztunk.

4. EREDMÉNYEK ÉS ÉRTÉKELÉSÜK

4.1. Az algák sótűrő és sótalanító képességének vizsgálata

4.1.1. Növekedés és sótolerancia



2. ábra Kontroll és NaCl-dal kezelt tenyészetek ((A) *Chlorella sorokiniana*; (B) *C. vulgaris*; (C) *Chlorococcum* sp.; (D) *Desmodesmus communis*; (E) *D. spinosus*; (F) *Scenedesmus obliquus*; (G) *S. obtusus*; (H) *Monoraphidium komarkovae* és (I) *M. pusillum*) növekedése egyedszámok alapján (sejtszám: (A-C) és (H-I) és cönóbiumszám: (D-G)). A számok (500 és 20 000 között) a kezelése során alkalmazott NaCl koncentrációk mg/l-ben. Az ábrán az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A különböző kisbetűk szignifikáns különbségeket jeleznek a növekedési görbék között ($p < 0,05$; ANCOVA). A csillagok azt jelzik, hogy a szignifikáns eltérés csak részleges, ezért nem jelölhető más betűvel.

Minden kezelt *Chlorella* ($p < 0,05$; 2A,B. ábra), *D. communis* és *S. obliquus* ($p < 0,05$; 2D,F. ábra) tenyészetben szignifikáns növekedésgátlást figyeltünk meg. A másik öt izolátum növekedését csak 1 000, illetve 5 000 mg/l NaCl gátolta szignifikánsan ($p < 0,05$; 2E., 2G-I. ábra). Érdemes kiemelni, hogy a *C. vulgaris*, az *S. obliquus* és az *M. komarkovae* kivételével minden faj képes volt szaporodni még az adott faj kezelése során használt legnagyobb mennyiségű NaCl jelenlétében is (2. ábra).

2. táblázat A vizsgált zöld mikroalga törzsek 50%-os növekedés gátlását okozó NaCl koncentrációk (mg/l) 4, 7 és 14 napos expozíció után (EC₅₀ értékek).

Algatörzsek	EC ₅₀ mg/l NaCl		
	4.nap	7.nap	14.nap
<i>Chlorella sorokiniana</i>	9 426	9 594	9 209
<i>Chlorella vulgaris</i>	29 233	21 230	10 890
<i>Chlorococcum sp.</i>	n.sz. ¹ (EC ₂₅ =13 426)	n.sz. (EC ₂₅ =11 243)	n.sz. (EC ₂₅ =5 092)
<i>Desmodesmus communis</i>	n.sz. (EC ₂₅ =3 961)	6 386	2 801
<i>Desmodesmus spinosus</i>	7 361	5 595	4 382
<i>Scenedesmus obliquus</i>	5 779	3 585	3 033
<i>Scenedesmus obtusus</i>	6 273 (EC ₂₅ =2 867)	n.sz. (EC ₂₅ =2 924)	n.sz. (EC ₂₅ =3 079)
<i>Monoraphidium komarkovae</i>	3 146	2 464	2 719
<i>Monoraphidium pusillum</i>	6 638	5 227	3 789

¹n.sz.: EC₅₀ érték nem számolható. Ebben az esetben az EC₂₅ értéket adtuk meg.

A vizsgált algafajok sótűrő képességét összehasonlítva az eredmények azt mutatják, hogy 4 napos expozíciót követően a *Chlorococcum sp.* és a *D. communis* mutatta a legnagyobb toleranciát (az 50%-os növekedésgátlást nem érték el a vizsgált koncentrációtartományon belül). A *C. vulgaris* volt a harmadik legtoleránsabb izolátum: 29 233 mg NaCl-ra volt szükség az 50%-os növekedésgátlás eléréséhez. A kezdeti (4. napos) EC₅₀ értékek alapján a vizsgált izolátumok a következő sorrendbe sorolhatók (a legtoleránsabbtól a kevésbé toleránsig): *Chlorococcum sp.* = *D. communis* > *C. vulgaris* > *C. sorokiniana* > *D. spinosus* > *M. pusillum* > *S. obtusus* > *S. obliquus* > *M. komarkovae*. A hosszútávú sótűrést figyelembe véve a kilenc izolátumból hat esetében (*C. vulgaris*, *Desmodesmus* fajok, *S. obliquus* és *Monoraphidium* fajok) az EC₅₀ értékek fokozatos csökkenése, azaz a sótolerancia fokozatos csökkenése volt megfigyelhető. Bár az EC₅₀ értékek nem voltak

kiszámíthatók, az EC₂₅ értékek hasonlóan csökkenő tendenciát mutattak a *Chlorococcum* sp. esetében. A *C. sorokiniana* és *S. obtusus* EC₅₀ értékei a 14. napra csak kismértékben változtak, ami arra utal, hogy esetükben a sótolerancia idővel stabilizálódott (2. táblázat).

A *Chlorella* fajok és a *Chlorococcum* sp. gyakran megjelennek szárazföldi környezetben is, ezért feltételezhető, hogy nagyobb sótolerancia jellemzi őket, mint a kizárólag édesvízi élőhelyekre jellemző fajokat. Ezt a feltevést az eredményeink megerősítették. A *Chlorococcum* sp. és a *Chlorella* fajok a 4. napos EC₅₀ értékek alapján az első négy legtoleránsabb faj közé tartoztak. Ezen fajok hosszútávú sótűrését is megerősítették az eredmények. A legtöbb irodalmi adat a mikroalgák sótoleranciájáról a *Chlorella* izolátumokra vonatkozik, különösen a *C. vulgaris*-ra. A szakirodalmi adatok pontos összehasonlítása egymással és az itt bemutatott eredményekkel nem egyértelműen lehetséges a rendkívül változó kísérleti összeállítások (mért növekedési paraméterek, expozíciós idők vagy használt tápoldatok) miatt. Szinte minden rendelkezésre álló adat a *Chlorella* fajok só/NaCl toleranciáját erősíti meg (Fraghl és mtsai, 2015; Wang és mtsai, 2016; Li és mtsai, 2018; Sahle-Demessie és mtsai, 2019), egyedül csak Singh és munkatársai (2018) számoltak be arról, hogy a *C. vulgaris* izolátumokat már ~1500 mg/l (25 mM) NaCl gátolta. Ugyanez a tanulmány a *Chlorococcum humicola* nagyobb érzékenységét is kimutatta (Singh és mtsai, 2018).

Megállapítottuk, hogy *D. communis* izolátum is nagy sótoleranciával jellemezhető. A szakirodalomban bizonyos *Desmodesmus* izolátumok hasonlóan nagy sótoleranciájáról is beszámoltak már (Alvensleben és mtsai, 2016; Sahle-Demessie és mtsai, 2019). A vizsgált *S. obliquus* és *M. komarkovae* izolátumok már a kísérlet elejétől kezdve érzékenyebben reagáltak a só jelenlétére, illetve ez az idő előrehaladtával fokozódott. Eredményeinkhez hasonlóan a *S. obliquus*-ra vonatkozó más irodalmi adatok is a faj sóérzékenységére utalnak (Demetriou és mtsai, 2007).

Bár a szárazföldi élőhelyek sótartalmának változásait vagy a víztest megnövekedett párolgása miatt bekövetkező betöményedés okozta változásokat nem lehet pontosan modellezni kizárólag NaCl felhasználásával, ugyanakkor a nagyobb sótolerancia a szárazföldi élőhelyeken gyakran előforduló fajok esetében azzal magyarázható, hogy ezek a fajok alkalmazkodtak természetes környezetük sztochasztikusan változó sótartalmához (Kókai és mtsai, 2015; B-Béres és mtsai, 2019). A relatíve rövid időn belüli alkalmazkodás szintén nem elképzelhetetlen, hisz bizonyos

zöld mikroalgák viszonylag gyors alkalmazkodóképességét a növekvő sókoncentrációkhoz mára már igazolták (Perrineau és mtsai, 2014; Li és mtsai, 2018).

Habár az EC_{50} értékek csökkentek a napok előrehaladtával, fontos kiemelni, hogy még a 14. napon is nagy mennyiségű só ($>2\ 700\ \text{mg/l}$; *M. komarkovae*) kellett az 50%-os növekedésgátlás eléréséhez. A van Dam és munkatársai (1994) által leírt kovaalgákra vonatkozó osztályozás alapján az 1 000 mg/l feletti Cl^- ($\sim 1\ 648\ \text{mg/l NaCl}$) koncentráció mellett előforduló fajokat már brakkvízi fajoknak tekintik, amelyek az édesvíznél nagyobb sótartalmú közegben is képesek növekedni, tolerálják azt, hasonlóan az általunk vizsgált zöldalga fajokhoz.

A halotoleráns fajok magas sókoncentrációk mellett, illetve azok hiányában is képesek növekedni. A kísérleteinkben alkalmazott izolátumok NaCl-dal szembeni nagy toleranciája alapján nagyobb sótolerancia/halotolerancia is feltételezhető, mivel azt már egy korábbi tanulmányban bebizonyították, hogy az azonos sótartalmú tengervíz sokkal kisebb gátlást okoz, mint az azonos tápanyagtartalmú és kizárólag NaCl-dal beállított sós tartalmazó mesterséges tápoldat (Arora és mtsai, 2019). Ugyanakkor a vizsgált fajok kiemelkedő sótűrő képessége ellenére Larsen besorolása (1986) szerint csak a *Chlorella* fajok sorolhatók a halotoleráns fajok közé, mint enyhén sótűrő fajok.

4.1.2. A vezetőképesség csökkenése

A vezetőképesség szignifikánsan ($p < 0,05$) csökkent a kísérletek kezdetétől a 14. napig öt faj esetében mind a kontroll, mind a kezelt tenyészetekben (*Chlorella* fajok, *Chlorococcum sp.* és *Monoraphidium* fajok). A *Desmodesmus* és *Scenedesmus* fajok tenyészetében is megfigyelhető volt a vezetőképesség időbeli csökkenése, de az csak bizonyos esetekben volt szignifikáns (F2a. táblázat).

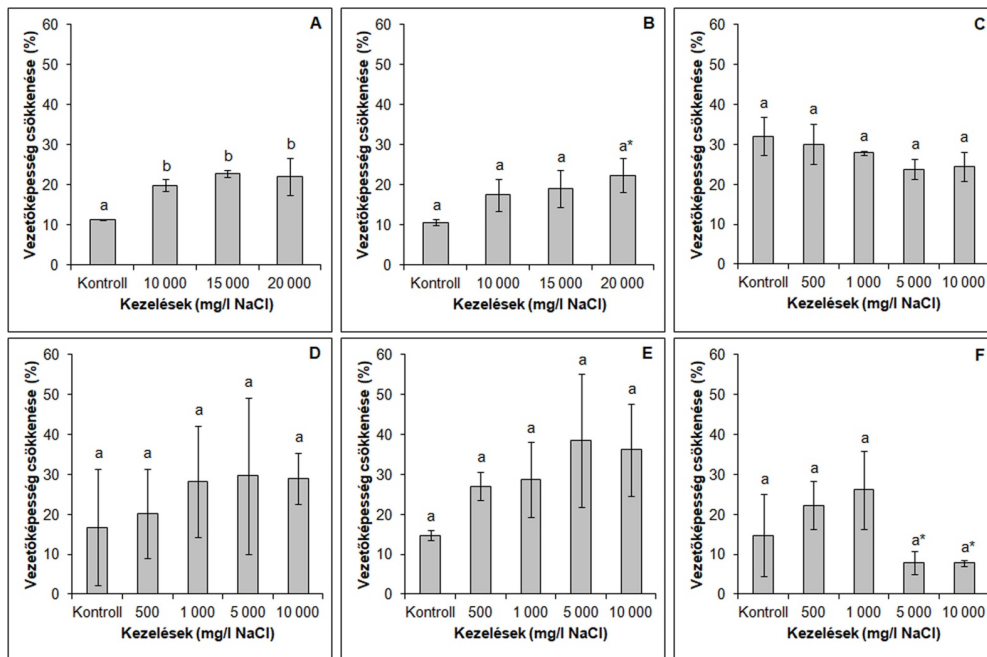
A kontroll tenyészetekhez képest szignifikánsan nagyobb mértékű vezetőképesség csökkenés volt megfigyelhető a *C. sorokiniana* NaCl-dal kezelt tenyészetében ($p < 0,05$; 3. ábra A), a vezetőképesség csökkenés 11% (kontroll) és 23% (15 000 mg/l kezelés) között változott. Hasonló mértékű csökkenés és tendencia volt megfigyelhető a *C. vulgaris* tenyészetekben is, de a vezetőképesség csökkenés mértéke csak a 20 000 mg/l NaCl-dal kezelt tenyészetekben volt szignifikáns ($p < 0,05$) a kontroll tenyészetekhez képest (3A-B. ábra; F2b. táblázat).

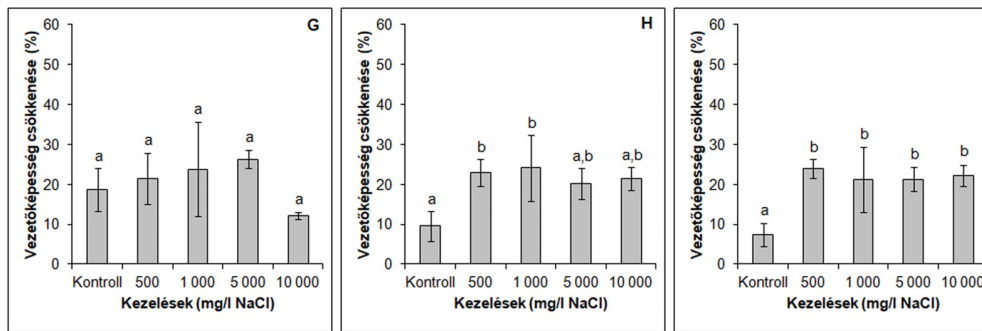
A *Chlorella* fajokkal ellentétben a *Chlorococcum* sp. tenyészetekben a sókoncentráció növekedésével kisebb mértékű vezetőképesség csökkenés volt megfigyelhető (32% (kontroll) - 24% (5 000 mg/l kezelés); 3C. ábra; F2b. táblázat).

A *Chlorella* fajokhoz hasonlóan a vezetőképesség csökkenésének mértéke a sókoncentráció növekedésével növekvő tendenciát mutatott mindkét *Desmodesmus* faj tenyészeitében. A vezetőképesség csökkenés 16% (kontroll) és 28% (5 000 mg/l kezelés), illetve 14% (kontroll) és 39% (5 000 mg/l kezelés) között változott a *D. communis* és *D. spinosus* tenyészetekben (3D-E. ábra; F2b. táblázat).

A vezetőképesség csökkenés mértéke az *S. obliquus* tenyészetekben a kontrolltól az 1 000 mg/l kezelésig, illetve az *S. obtusus* tenyészetekben a kontrolltól az 5 000 mg/l kezelésig nőtt, majd ezt követően a nagyobb sókoncentrációknál kisebb mértékű csökkenést tapasztaltunk (3F-G. ábra; F2b. táblázat).

Szignifikánsan nagyobb mértékű vezetőképesség csökkenést figyeltünk meg az 500 és 1 000 mg/l NaCl-dal kezelt *M. komarkovae* tenyészetekben, valamint az összes kezelt *M. pusillum* tenyészetben a kontroll tenyészetekhez képest ($p < 0,05$). A vezetőképesség csökkenése 7% (kontroll) és 24 % (500 mg/l kezelés) között változott (3H-I. ábra; F2b. táblázat).





3. ábra A vezetőképesség csökkenésének mértéke %-ban megadva a kontroll és NaCl-dal kezelt tenyészetekben. (A) *Chlorella sorokiniana*; (B) *C. vulgaris*; (C) *Chlorococcum sp.*; (D) *Desmodesmus communis*; (E) *D. spinosus*; (F) *Scenedesmus obliquus*; (G) *S. obtusus*; (H) *Monoraphidium komarkovae* és (I) *M. pusillum*. Az ábrán az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A különböző kisbetűk szignifikáns különbségeket jelölnek (p<0,05; ANOVA). A csillagok azt jelzik, hogy a szignifikáns eltérés csak részleges, ezért nem jelölhető más betűvel.

Az egyes fajok vezetőképesség-csökkentő képessége nem mutatott szignifikáns különbséget 500 és 5 000 mg/l NaCl koncentráció között (F2b. táblázat), ami összhangban van az irodalmi adatokkal (a *Scenedesmus sp.* és *C. vulgaris* törzsek; Sahle-Demessie és mtsai, 2019). Jelen vizsgálatunk eredményei alapján nem vonható le egyértelműen az a következtetés, hogy a nagyobb sótolerancia nagyobb vezetőképesség-csökkentő képességet jelent, habár nyilvánvaló, hogy ~20%-os csökkenés a 20 000 mg/l NaCl-dal kezelt *Chlorella* tenyészetekben nagyobb vezetőképesség csökkenést jelent, mint a ~39%-os az 5 000 mg/l NaCl-dal kezelt *S. spinosus* tenyészetekben. Ugyanakkor a vezetőképesség csökkenés kisebb mértékét tapasztaltuk a 10 000 mg/l NaCl-dal kezelt *Chlorella* tenyészetekben a többi faj azonos mennyiségű NaCl-dal kezelt tenyészeihez képest (F2b. táblázat). Ezek az eredmények nem utalnak egyértelmű korrelációra a sótolerancia és vezetőképesség csökkentés között, azaz a toleránsabb fajok nem feltétlenül okoztak nagyobb vezetőképesség csökkenést hasonló körülmények között, mint más fajok. A jelenség hátterében az állhat, hogy az algák akklimatizálódása a nagy sókoncentrációhoz ionok felvételével és exportjával jár (pl.: Na^+ és K^+ -t használó redox-vezérelt Na^+ pumpával; Apte és Thomas, 1983; Wiangnon és mtsai, 2007). A toleránsabb fajok nagyobb plaszticitásúak lehetnek ionegyensúlyuk fenntartásában, az ioncsere folyamatok fejlettebbek lehetnek, mint az ion-akkumuláció. Fraghl és munkatársai (2015) is kimutatták, hogy eltérések lehetnek a sótolerancia mechanizmusában a halofil és a halotoleráns taxonok között.

4.1.3. Klorid eltávolítás

A klorid tartalom szignifikánsan csökkent a kísérletek kezdetétől a 14. napig mind a kontroll, mind a kezelt tenyészetekben a *C. vulgaris* és *Chlorococcum* sp., valamint a kezelt *C. sorokiniana* és *D. spinosus* tenyészetekben ($p < 0,05$). A klorid tartalom a *D. communis*, a *S. obliquus*, a *S. obtusus*, a *M. komarkovae* és a *M. pusillum* fajok esetében csak bizonyos tenyészetekben csökkent szignifikánsan az idő előrehaladtával ($p < 0,05$; F2c táblázat).

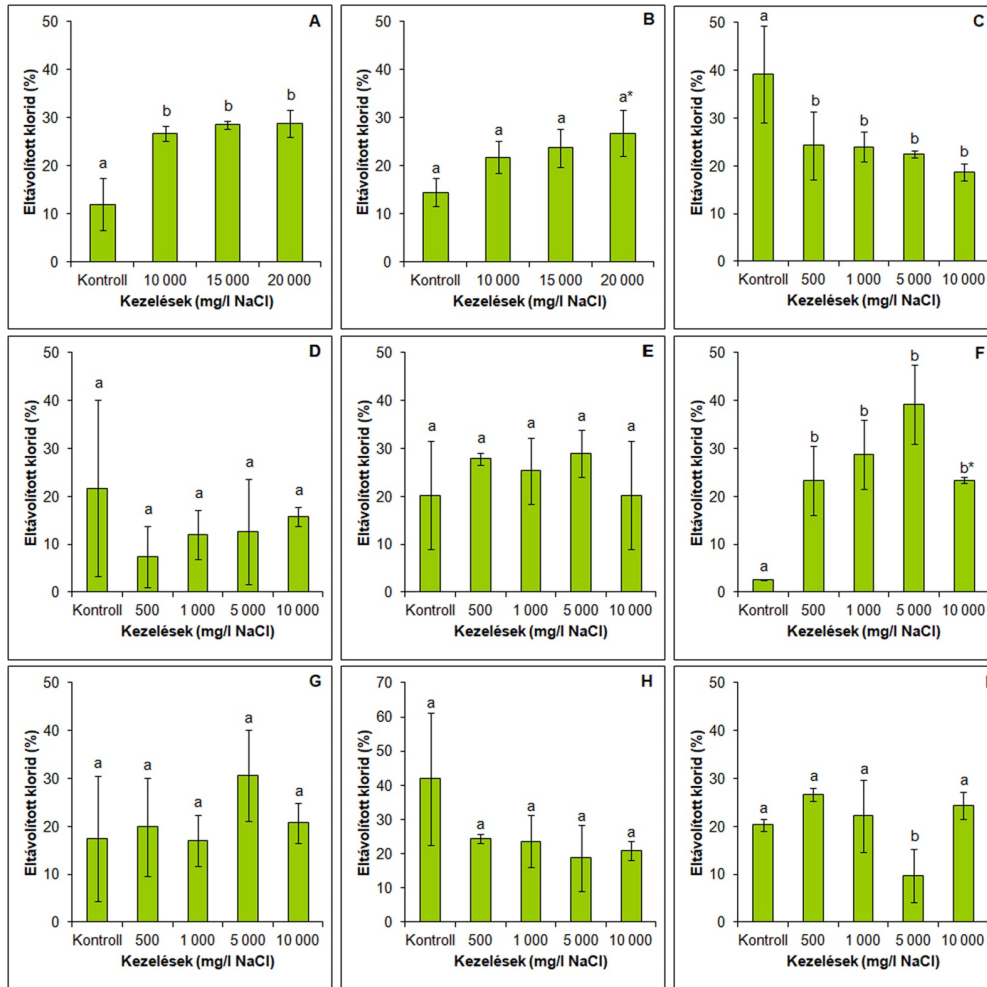
A klorid eltávolítás mértéke a legtöbb esetben többé-kevésbé hasonló volt a vezetőképesség változásához. A *C. sorokiniana* szignifikánsan nagyobb arányban távolította el a kloridot a kezelt tenyészetekből a kontroll tenyészetéhez képest ($p < 0,05$; 4A. ábra), az eltávolított klorid aránya 12% (kontroll) és 29% (20 000 mg/l kezelés) között mozgott. A *C. vulgaris* tenyészetekben is hasonló mértékű és tendenciájú eltávolítás volt megfigyelhető, de a klorid eltávolítása csak a 20 000 mg/l kezelt tenyészetekben tért el szignifikánsan a kontrollétól ($p < 0,05$; 4B. ábra; F2d. táblázat).

A kontroll tenyészetekhez viszonyítva a *Chlorococcum* sp. lényegesen kisebb arányban távolított el kloridot a kezelt tenyészetekből ($p < 0,05$), az eltávolított klorid aránya 19% (10 000 mg/l kezelés) és 39% (kontroll) között változott (4C. ábra; F2d. táblázat).

Nem volt látható egyértelmű tendencia a *D. communis* klorid eltávolításában, az eltávolított klorid aránya kisebb volt a kezelt tenyészetekben. A kezelt *D. spinosus* tenyészetekben nagyobb eltávolítási arányt figyeltünk meg. Az eltávolított klorid arányok 7% (500 mg/l kezelt; *D. communis*) és 29% (5 000 mg/l kezelt; *D. spinosus*) között változtak (4D-E. ábra; F2d. táblázat).

A *Scenedesmus* fajok klorid eltávolítási tendenciái nem voltak olyan egyértelműek, mint a vezetőképesség változásai. A *S. obliquus* szignifikánsan nagyobb arányban távolította el a kloridot a kezelt tenyészetekből, mint a kontrollból ($p < 0,05$; 4F. ábra; F2d. táblázat).

Az *M. komarkovae* kisebb arányban távolított el kloridot a kezelt tenyészetekből, mint a kontroll tenyészetekből. Az eltávolított klorid aránya 19% (5 000 mg/l kezelés) és 42% (kontroll) között mozgott. A *M. pusillum* tenyészetekben nem volt egyértelmű tendencia megfigyelhető. A legkisebb eltávolítás az 5 000 mg/l-rel kezelt tenyészetekben történt (~10%; 4H-I. ábra; F2d. táblázat).



4. ábra A klorid eltávolítás mértéke %-ban megadva a kontroll és NaCl-dal kezelt tenyészetekben. (A) *Chlorella sorokiniana*; (B) *C. vulgaris*; (C) *Chlorococcum sp.*; (D) *Desmodesmus communis*; (E) *D. spinosus*; (F) *Scenedesmus obliquus*; (G) *S. obtusus*; (H) *Monoraphidium komarkovae* és (I) *M. pusillum*. Az ábrán az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A különböző kisbetűk szignifikáns különbségeket jelölnek (p<0,05; ANOVA). A csillagok azt jelzik, hogy a szignifikáns eltérés csak részleges, ezért nem jelölhető más betűvel.

A klorid eltávolítás mértékét összehasonlítva a különböző fajok hasonlóan kezelt tenyészeiben elmondható, hogy a kontroll, 500, 5 000 és 10 000 mg/l kezelés esetében szignifikáns különbségek voltak (p<0,05; F2d. táblázat). Egyértelmű összefüggés a sótolerancia és a klorid eltávolítás között csak a *Chlorella* fajok esetében volt megfigyelhető, bár csak a *C. sorokiniana* klorid eltávolítása nőtt szignifikánsan a NaCl-koncentráció növekedésével.

Érdekes módon a *S. obliquus* a NaCl-koncentráció növekedésével párhuzamosan növekvő klorid-eltávolító képességet mutatott 5 000 mg/l-ig.

A szakirodalmak alapján NaCl többlet jelenlétében is előfordulhat kloridfelhalmozás (Singh és mtsai, 2018; Sahle-Demessie és mtsai, 2019), de úgy tűnik, hogy a jelenséget számos egyéb környezeti körülmény befolyásolja és erősen izolátum-függő.

4.1.4. Nitrát eltávolítás

A nitrát tartalom a kísérletek kezdetétől a 14. napig szignifikánsan csökkent minden kontroll és kezelt tenyészetben ($p < 0,05$). Néhány kivételtől eltekintve az eltávolított nitrát mennyisége a sókoncentráció növekedésével párhuzamosan csökkent a tenyészetekben (F2e. táblázat).

A *C. sorokiniana* szignifikánsan nagyobb arányban távolított el nitrátot a kontroll és a 10 000 mg/l NaCl-dal kezelt tenyészetekből a többi kezelt tenyészetéhez képest ($p < 0,05$; 5A. ábra), az eltávolított nitrát aránya 69% (15 000 mg/l kezelés) és 95% (kontroll) között mozgott. A *C. vulgaris* tenyészetekben kisebb mértékű nitrát eltávolítás volt megfigyelhető a 15 000 és 20 000 mg/l NaCl-dal kezelt tenyészetekben a kontrollhoz és a 10 000 mg/l kezeléshez képest, de a különbség csak a 20 000 mg/l tenyészetekben volt szignifikáns ($p < 0,05$; 5B. ábra). Az eltávolított nitrát aránya 92% (20 000 mg/l kezelés) és 100% (kontroll) között változott (F2f. táblázat).

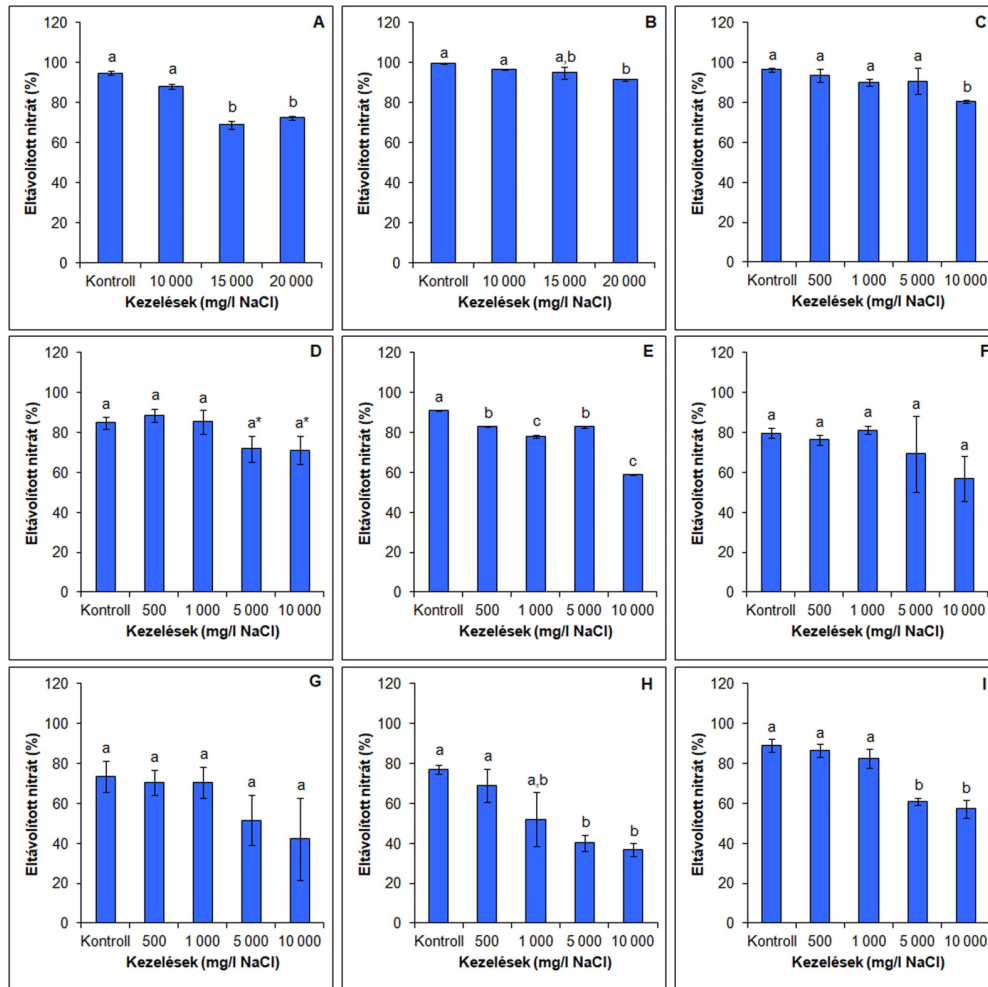
A *Chlorococcum* sp. szignifikánsan kisebb arányban távolított el nitrátot a 10 000 mg/l NaCl-al kezelt tenyészetekből az összes többi tenyészetéhez viszonyítva ($p < 0,05$), az eltávolított nitrát aránya 81% (10 000 mg/l kezelés) és 96% (kontroll) között változott (5C. ábra; F2f. táblázat).

A *D. communis* az 500 mg/l kezeléshez képest szignifikánsan kisebb mértékű nitrát eltávolítást mutatott az 5 000 és 10 000 mg/l kezelésben ($p < 0,05$). A nitrát eltávolítás aránya 71% (10 000 mg/l kezelés) és 89% (500 mg/l kezelés) között változott (5D. ábra). A *D. spinosus* szignifikánsan kevesebb nitrátot távolított a kezelt tenyészetekből a kontroll tenyészetekhez képest ($p < 0,05$). Az eltávolított nitrát aránya 59% (10 000 mg/l kezelés) és 91% (kontroll) között változott (5E. ábra; F2f. táblázat).

A *S. obliquus* és *S. obtusus* tenyészetekben az eltávolított nitrát aránya 42% (10 000 mg/l kezelés; *S. obtusus*) és 81% (5 000 mg/l kezelés; *S. obliquus*) között változott (5F-G. ábra; F2f. táblázat).

Az *M. komarkovae* kisebb arányban távolított el nitrátot a kezelt tenyészetekből, mint a kontroll tenyészetekből. Az eltávolított nitrát aránya

37% (10 000 mg/l kezelés) és 77% (kontroll) között változott (5H. ábra). A *M. pusillum* 5 000 és 10 000 mg/l NaCl-dal kezelt tenyészeiben szignifikánsan kisebb mértékű volt a nitrát eltávolítás a többi kezeléshez, illetve a kontrollhoz képest ($p < 0,05$). Az eltávolított nitrát aránya 57% (10 000 mg/l kezelés) és 89% (kontroll) között változott (5I. ábra; F2f. táblázat).



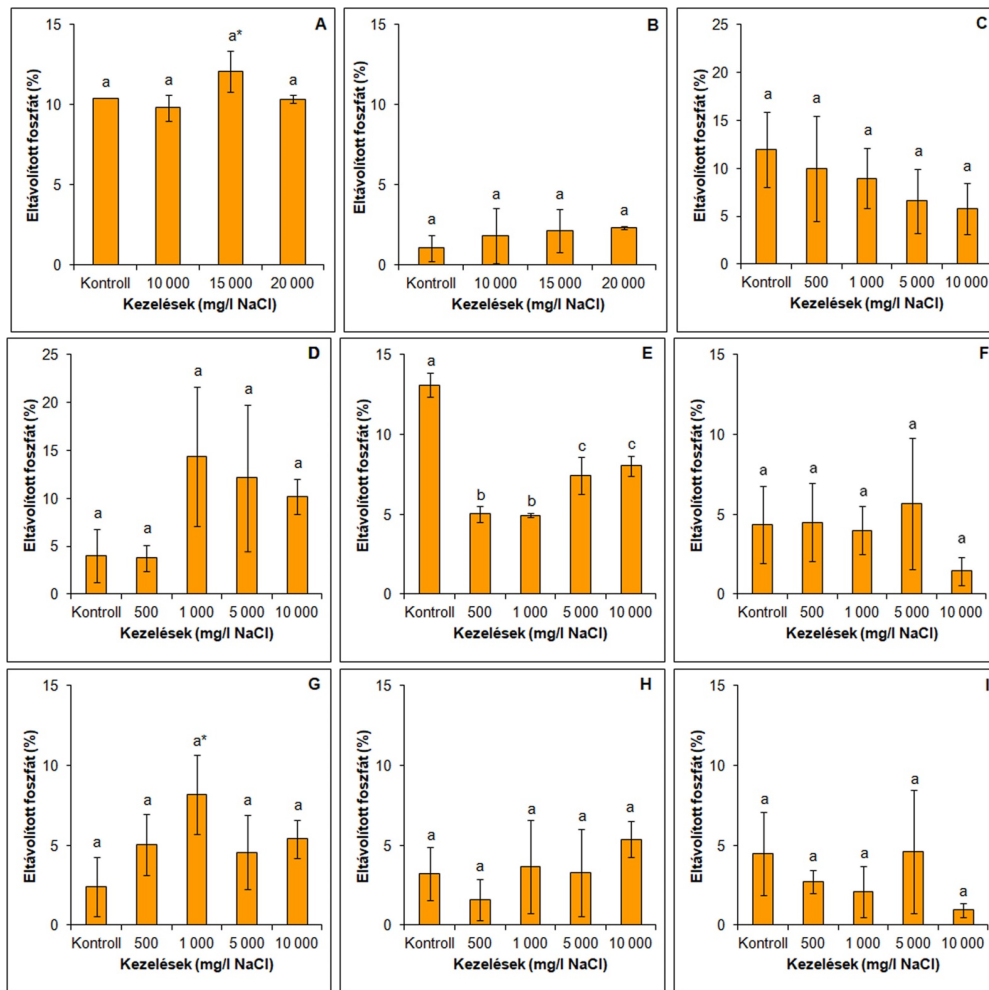
5. ábra A nitrát eltávolítás mértéke %-ban megadva a kontroll és NaCl-dal kezelt tenyészetekben. (A) *Chlorella sorokiniana*; (B) *C. vulgaris*; (C) *Chlorococcum sp.*; (D) *Desmodesmus communis*; (E) *D. spinosus*; (F) *Scenedesmus obliquus*; (G) *S. obtusus*; (H) *Monoraphidium komarkovae* és (I) *M. pusillum*. Az ábrán az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A különböző kisbetűk szignifikáns különbségeket jelölnek ($p < 0,05$; ANOVA). A csillagok azt jelzik, hogy a szignifikáns eltérés csak részleges, ezért nem jelölhető más betűvel.

Összehasonlítva a nitrát tartalom változásait a különböző fajok hasonlóan kezelt tenyészeiben elmondható, hogy minden kezelésen belül szignifikáns különbségek voltak a fajok között ($p < 0,05$; F2f. táblázat). Az eltávolított nitrát arányának csökkenése a növekvő sótartalom mellett egyértelmű összefüggésre utal a növekedésgátlás és a nitrátfelvétel között. Továbbá elmondható, hogy a nitrát eltávolítás mértéke jobban csökkent azoknál a fajoknál, amelyek már a kontroll tenyészetekből is kevesebb nitrátot vettek fel (5. ábra; F2f. táblázat).

A toleránsabb izolátumok tenyészeiben a nagy sókoncentráció ellenére intenzív tápanyag eltávolító képesség feltételezhető. Ez a feltételezés a nitrát esetében beigazolódott, de ki kell emelni, hogy az eredmények összetettebb képet mutatnak. A toleránsabb fajok valóban nagyobb nitrát eltávolítással jellemezhetők, azonban minden izolátum meglehetősen nagy nitrát eltávolítást mutatott még a legnagyobb NaCl koncentrációjú tenyészetekben is. Ez a jelenség egyedenként (sejt vagy cönóbium) nagyon intenzív nitrátfelvételre utal az erősen növekedésgátolt tenyészetekben, még abban az esetben is, ha a nitrát eltávolítás mértéke a kisebb sókoncentrációk esetén volt nagyobb. A jelenség hátterében a mikroalgákban leírt N-tartalmú ozmolitok (glicin, betain és/vagy prolin) termelése állhat (Tuna és mtsai, 2008; Alvensleben és mtsai, 2016), bár ennek a feltételezésnek a megerősítése további vizsgálatokat igényel. Összefoglalva, az eredmények arra utalnak, hogy a nitrát eltávolítást a tápoldat sótartalma nem befolyásolta jelentősen, csak közvetve a növekedés gátlásán keresztül.

4.1.5. Foszfát eltávolítás

A foszfát tartalom csak a vizsgált fajok egyes tenyészeiben csökkent szignifikánsan a kísérletek kezdetétől a 14. napig ($p < 0,05$; F2g. táblázat). A foszfát eltávolítás általában kis mértékű volt, 1% (10 000 mg/l kezelés; *M. pusillum* tenyészet) és 14% (1 000 mg/l kezelés; *D. communis* tenyészet) között változott. Egyértelmű összefüggés a NaCl-koncentráció és a foszfát eltávolítás között csak a *Chlorococcum* sp. tenyészetekben volt látható. Az eltávolított foszfát aránya a sókoncentráció növekedésével csökkent (6C. ábra). Szignifikáns különbségek a foszfát eltávolításban csak az eltérően kezelt *D. spinosus* tenyészetek között mutatkoztak ($p < 0,05$; 6E. ábra; F2h. táblázat).



6. ábra A foszfát eltávolítás mértéke %-ban megadva a kontroll és NaCl-dal kezelt tenyészetekben. (A) *Chlorella sorokiniana*; (B) *C. vulgaris*; (C) *Chlorococcum sp.*; (D) *Desmodesmus communis*; (E) *D. spinosus*; (F) *Scenedesmus obliquus*; (G) *S. obtusus*; (H) *Monoraphidium komarkovae* és (I) *M. pusillum*. Az ábrán az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A különböző kisbetűk szignifikáns különbségeket jelölnek (p<0,05; ANOVA). A csillagok azt jelzik, hogy a szignifikáns eltérés csak részleges, ezért nem jelölhető más betűvel.

A különböző fajok hasonlóan kezelt tenyészeinek foszfát eltávolítását összehasonlítva elmondható, hogy a fajok között csak a kontroll és a 10 000 mg/l kezelt tenyészetek között volt egyértelműen szignifikáns különbség (p<0,05; F2h. táblázat). Nem volt megfigyelhető összefüggés a sótolerancia és a foszfát eltávolítás között.

Meglepő módon az foszfát eltávolítás mértéke valamennyi vizsgált törzs esetében rendkívül kicsi volt, még a kontroll tenyészetekben is.

Irodalmi adatok szerint egyes zöld mikroalgák képesek lehetnek polifoszfát testek formájában foszfátot raktározni (Moudriková és mtsai, 2017), ami magyarázata lehet a kis mértékű foszfát eltávolításnak. A túlzott felvétel és a polifoszfát tárolás a „luxusfelvétel” következménye lehet, amely nem igényel előzetes tápanyag-éhezést (Eixler és mtsai, 2006). Másrészt a tápoldat N:P aránya is befolyásolhatja a tápanyagfelvételt. Li és munkatársai (2010) maximális (~99%) nitrát és foszfát eltávolítást tapasztaltak N:P=5-nél a *Scenedesmus* sp. LX1 törzs tenyészeiben. Feng és munkatársai (2011) szintén 97%-os ammónium-N és 96%-os teljes foszfát eltávolításról számoltak be N:P=5-nél a *Chlorella vulgaris* tanulmányozása során. Ha az N:P arány 1,7 és 2,75 között volt, akkor a foszfát eltávolítás a 100%-os ammónium-N eltávolítás mellett 78% volt (*Chlorella vulgaris*; Aslan és mtsai, 2006). Alketife és munkatársai (2017) kisebb nitrát (75%) és foszfát eltávolítást (53%) figyeltek meg N:P=3,7-nél egy *Chlorella vulgaris* törzs esetében. Kimutatták, hogy mindkét tápanyag maximális eltávolítása N:P=10-nél következett be, ha a kezdeti koncentrációk nagyok voltak, illetve N:P=7-nél, ha viszonylag kis kezdeti koncentráció volt megfigyelhető. Ezen megfigyelések alapján jogos az a feltételezés, hogy a kismértékű foszfát eltávolítás a BBM tápoldatból a kiegyensúlyozatlan N:P arány miatt történt meg (1,7 arány nagy kiindulási nitrogén (41,05 mg/l; 2,93 mM), illetve foszfor tartalom (53 mg/l; 1,7 mM) mellett). Arora és munkatársai (2019) legújabb eredményei is jól alátámasztják ezt a feltevést és az eredményeinket. Arról számoltak be, hogy BBM tápoldatból (N:P=1,88) a foszfát eltávolítás csak 15-16% volt 100%-os ammónium-N eltávolítás mellett (NH₄HCO₃-t használva nitrogénforrásként). Eredményeink és irodalmi adatok alapján arra a következtetésre jutottunk, hogy a foszfát eltávolítást a sókoncentráció nem befolyásolja és az a tápoldat megfelelő N:P aránya mellett kedvezőbb lehet.

A N:P arány szerepe az eltávolítási folyamatokban kulcsfontosságúnak bizonyult, ezért e tényező hatásait is tanulmányoztuk.

4.2. A tápanyagtartalom (nitrát és foszfát) hatása a sótoleranciára

4.2.1. Növekedés és sótolerancia

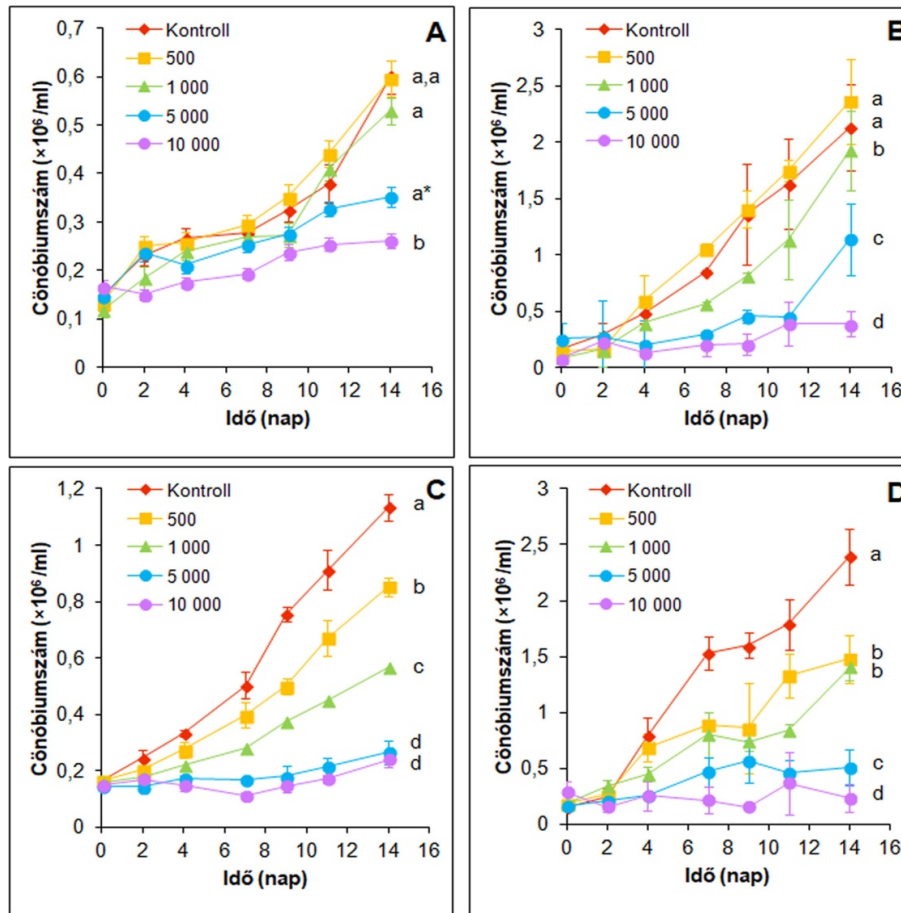
A Bold's Basal (BBM; nagy tápanyagtartalmú, kis N:P arányú – NT-KA) tápoldatban csak a 10 000 mg/l NaCl-t tartalmazó *Coelastrum morus* tenyészetek mutattak szignifikánsan kisebb növekedést a kontroll

tenyészetekhez képest ($p < 0,05$; 7A. ábra). Az 50%-os növekedésgátláshoz szükséges NaCl mennyisége a kezelt tenyészetekben a 4. napról a 14. napra csökkent, tehát idővel a tenyészetek növekvő érzékenységet mutattak a só jelenlétére (3. táblázat).

A módosított BBM (nagy tápanyagtartalmú, nagy N:P arányú – NT-NA) tápoldatban a *C. morus* szignifikánsan kisebb növekedést mutatott a kontrollhoz képest az 1 000, 5 000 és 10 000 mg/l NaCl-dal kezelt tenyészetekben. A nagyobb NaCl koncentrációjú kezelések egymáshoz képest is szignifikánsan kisebb cönobiumszámot eredményeztek ($p < 0,05$; 7B ábra). Az 50%-os növekedésgátláshoz szükséges NaCl mennyisége a 4. napról a 7. napra csökkent, majd ismét nőtt a 14. napra, ami a növekedés 7. nap utáni regenerációjára utal (3. táblázat).

A Jaworski (JAW; kis tápanyagtartalmú, nagy N:P arányú – KT-NA) tápoldatban a NaCl-dal kezelt *C. morus* tenyészetek növekedése minden kezelés esetében szignifikánsan kisebb volt a kontroll tenyészetekhez képest ($p < 0,05$; 7C. ábra). A nagyobb NaCl koncentrációjú kezelések egymáshoz képest is lényegesen kisebb cönobiumszámot eredményeztek, kivéve az 5 000 és 10 000 mg/l kezeléseket. A kísérletek során az 50%-os növekedésgátlás eléréséhez szükséges sókoncentráció mennyisége csökkent az idő előrehaladtával, így megállapítható, hogy a *C. morus* tenyészetek sótoleranciája idővel csökkent ebben a tápoldatban (3. táblázat).

A módosított JAW (kis tápanyagtartalmú, kis N:P arányú – KT-KA) tápoldatban minden kezelt tenyészet szignifikánsan kisebb növekedést mutatott a kontrollhoz képest és a NaCl tartalom növekedésével párhuzamosan a tenyészetek növekedése szignifikánsan csökkent ($p < 0,05$; 7D. ábra). Az 50%-os növekedésgátlás eléréséhez szükséges NaCl mennyisége a 4. napról a 7. napra csökkent, majd a 14. napra nőtt, így ebben az esetben is enyhe regeneráció volt megfigyelhető a növekedésben (3. táblázat).



7. ábra Kontroll és NaCl-dal kezelt *Coelastrum morus* tenyészetek növekedése különböző tápoldatokban ((A) NT-KA, (B) NT-NA, (C) KT-NA, (D) KT-KA) egyedszámok (cönóbiusszámok) alapján. A számok (500 és 10 000 között) a kezelések során alkalmazott NaCl-koncentrációk mg/l-ben. Az ábrán az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A különböző kisbetűk szignifikáns különbségeket jeleznek a növekedési görbék között (p<0,05; ANCOVA). A csillag azt jelzi, hogy a szignifikáns eltérés csak részleges, ezért nem jelölhető más betűvel.

3. táblázat: A *Coelastrum morus* törzs 50%-os növekedés gátlását okozó NaCl-koncentrációk (mg/l) 4, 7 és 14 napos expozíció után (EC₅₀ értékek).

Tápoldat	EC ₅₀ (mg/l NaCl)		
	4. nap	7. nap	14. nap
NT-KA	n.sz. ¹ (EC ₂₅ =5 415)	n.sz. (EC ₂₅ =10 000)	6 720
NT-NA	3 870	2 790	5 430
KT-NA	5 300	2 970	1 000
KT-KA	2 010	1 620	1 860

¹n.sz.: EC₅₀ érték nem számolható. Ebben az esetben az EC₂₅ értéket adtuk meg.

A különböző tápoldatokban, a különböző kezelések mellett megfigyelhető növekedést összehasonlítva a kontroll tenyészetek a következő sorrendet mutatták: KT-KA > NT-NA > KT-NA > NT-KA. Az összes tápoldat között szignifikáns különbségek voltak ($p < 0,05$). Az 500 és 1 000 mg/l kezelések a következőképpen rangsorolhatók: NT-NA > KT-NA > KT-NA > NT-KA. A növekedés minden tápoldatban szignifikánsan különbözött egymástól 500 mg/l NaCl jelenlétében ($p < 0,05$), illetve szignifikánsan nagyobb volt NT-NA és KT-KA tápoldatban, mint KT-NA és NT-KA ($p < 0,05$) tápoldatokban 1 000 mg/l NaCl jelenléte mellett. Az 5 000 és 10 000 mg/l NaCl-dal kezelt tenyészetekben a növekedési sorrend csak kismértékben módosult: NT-NA > KT-KA > NT-KA > KT-NA, és csak a KT-NA tápoldatban volt szignifikánsan kisebb mértékű a cönobiumszám növekedése, mint más tápoldatokban.

Bár az irodalmi adatok általánosságban azt mutatják, hogy a nagyobb N:P arány jobb a fitoplankton növekedéséhez mind nagyobb (Mayers és mtsai, 2014; Rasdi és mtsai, 2015), mind kisebb tápanyagtartalom esetén (Shriwastav és mtsai, 2014; Choi és Lee, 2015), az eredményeink ezt nem támasztották alá. A kontroll tenyészetek között a legnagyobb egyedszámot a KT-KA tápoldatban figyeltük meg, míg az NT-NA tápoldatban szignifikánsan kisebb, az NT-KA tápoldatban pedig a legkisebb cönóbiumszámokat tapasztaltuk.

Az intenzív kutatás ellenére kevés olyan tanulmány létezik, amely összehasonlítja a különböző tápanyag-koncentrációk hatását azonos N:P arány mellett. Liu és munkatársai (2011) megfigyelték, hogy a *Microcystis aeruginosa* cianobaktérium jobban szaporodott nagyobb tápanyagtartalmú tápoldatban, mint kisebbben hasonlóan kicsi (1) N:P arány mellett. Bár a felhasznált tápoldatokat nagyobb és kisebb tápanyagtartalmúnak jelöltük, sem a vizsgálatunkban használt BBM (NT-KA), sem a módosított JAW (KT-KA) tápoldatok nem tekinthetők tápanyag-koncentráció szempontjából limitálónak. Kísérleteinkben a növekedési tendenciák arra utalnak, hogy a nitrát- és foszfát-koncentrációnak van egy felső határa, amelynél a növekedés gátolva van.

Az EC_{50} értékek az első héten nem voltak számolhatóak az NT-KA tápoldatban, míg a 14. napon ebben a tápoldatban volt a legnagyobb, amelyben egyébként a leggyengébb növekedés volt megfigyelhető. Eredményeink rávilágítottak arra, hogy a nagyobb tápanyagtartalom kedvez a cönobiumok ellenálló képességének a nagy klorid-koncentráció okozta negatív hatásokkal szemben, különösen hosszabb expozíciós idő esetén. Ezek

a megfigyelések összhangban vannak a Park és munkatársai (2020) által közölt *Scenedesmus quadricauda* cönobiális zöldalgára vonatkozó eredményekkel. Mindemellett az eredményeink azt sugallják, hogy a *S. quadricauda*-hoz és más cönobiális zöldalgához (pl.: *Scenedesmus bijugatus*; Mohapatra és mtsai, 1998) hasonlóan a vizsgált *Coelastrum morus*-nak is eltérő N:P arányra van szüksége a túléléshez különböző sótartalom mellett.

Egy cianobaktérium esetében arról számoltak be, hogy a nitrátnak, mint nitrogénforrásnak védő szerepe van az oldott sók toxicitásával szemben (Rai és Abraham, 1995). Ez is állhat a háttérben annak, hogy az NT-KA tápoldatban nevelt tenyészetek nagyobb sótoleranciát mutattak, bár a hasonló nitrát-tartalmú NT-NA tápoldatban nevelt tenyészetek sótoleranciája csak az expozíció végén volt szignifikánsan nagyobb.

Összehasonlítva a vizsgált törzs sótoleranciáját más *Coelastrum* izolátumokkal elmondható, hogy vannak toleránsabbak is: Úbeda és munkatársai (2016), illetve Rauytanapanit és munkatársai (2019) a *Coelastrum* fajok tenyészetének növekedéséről számoltak be az itt bemutatottaknál nagyobb sótartalmú körülmények között.

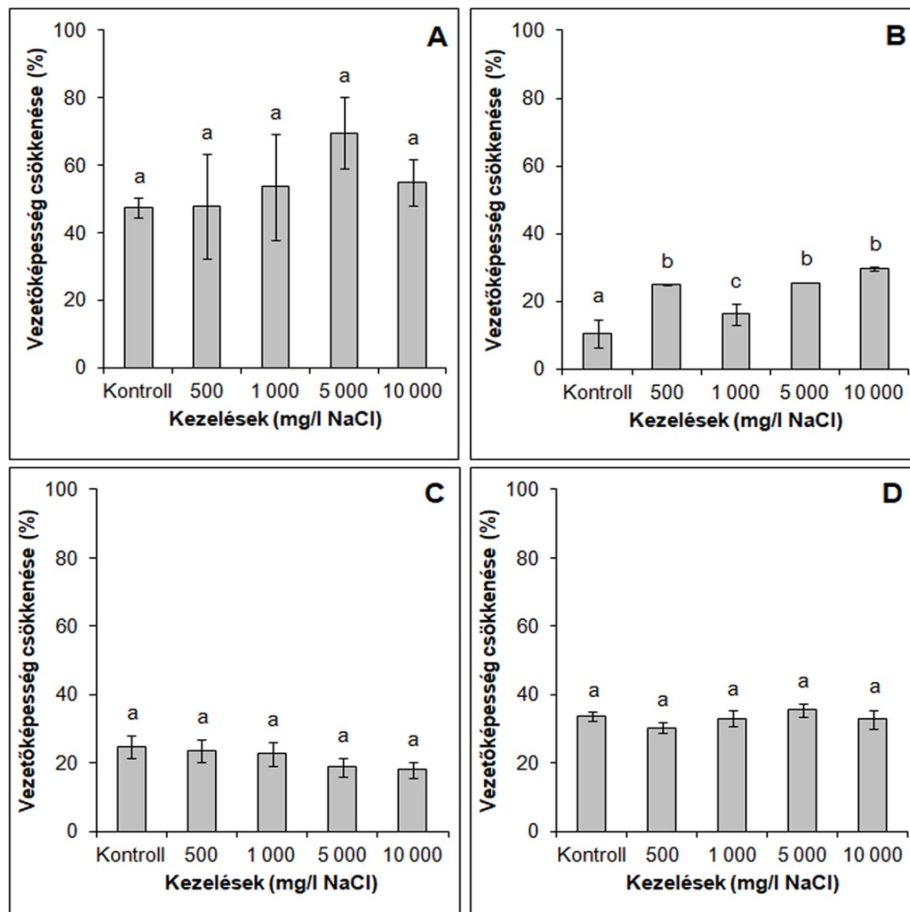
4.2.2. A vezetőképesség csökkenése

A vezetőképesség szignifikánsan csökkent a 14. npra minden tenyészetben a kezdeti értékekhez képest ($p < 0,05$; F3a. táblázat). A vezetőképesség csökkenése az NT-KA tápoldatban 47% (kontroll) és 70% (5 000 mg/l kezelés) között változott. A vezetőképesség csökkenése a sókoncentráció növekedésével nőtt (8A. ábra; F3b. táblázat).

A vezetőképesség csökkenése az NT-NA tápoldatban 10% (kontroll) és 30% (10 000 mg/l kezelés) között változott (8B. ábra). A kontrollhoz képest a vezetőképesség csökkenés mértéke szignifikánsan nagyobb volt a kezelt tenyészetekben ($p < 0,05$; 8B. ábra; F3b. táblázat).

A vezetőképesség csökkenése a KT-NA tápoldatban 18% (10 000 mg/l kezelés) és 25% (kontroll) között változott (8C. ábra). A kezelt tenyészetekben a vezetőképesség csökkenésének mértéke a sókoncentráció növekedésével csökkent (F3b. táblázat).

A vezetőképesség csökkenése a KT-KA tápoldatban 32,7% (10 000 mg/l kezelés) és 35,5% (5 000 mg/l kezelés) között változott (8D. ábra; F3b. táblázat).



8. ábra A vezetőképesség csökkenésének mértéke %-ban megadva a kontroll és NaCl-dal kezelt *Coelastrum morus* tenyészetekben a különböző tápoldatokban ((A) NT-KA, (B) NT-NA, (C) KT-NA, (D) KT-KA). Az ábrán az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A különböző kisbetűk szignifikáns különbségeket jelölnek (p<0,05; ANOVA).

Összehasonlítva a vezetőképesség csökkenés mértékét a különböző tápoldatokban megállapítható, hogy az NT-KA tápoldatban minden kezelésben szignifikánsan nagyobb csökkenés következett be (p<0,05), mint az azonos kezelésekben más tápoldatok esetében. A legkisebb vezetőképesség csökkenés a KT-NA tápoldatban következett be (kivéve a kontrollok esetében, ahol a legkisebb csökkenést az NT-NA tápoldatban figyeltük meg), szignifikáns eltérésekkel az 5 000 és 10 000 mg/l-es kezelésekben más tápoldatok esetén (p<0,05). Összességében a vezetőképesség csökkenés nagyobb volt a nagyobb iontartalmú tápoldatokban, és a kisebb N:P arány elősegítette a hatékonyabb vezetőképesség-csökkentést (F3b. táblázat).

Az eredmények azt mutatják, hogy a vezetőképesség csökkenés nincs összefüggésben a kedvező növekedési feltételekkel. A vezetőképesség csökkenés szignifikánsan nagyobb volt az NT-KA tápoldatban, amelyben kisebb növekedés volt megfigyelhető a többi tápoldathoz képest, különösen kisebb (500 és 1 000 mg/l) NaCl-koncentrációknál (F3b. táblázat). Ez azt sugallja, hogy a sejtszétválásban gátolt egyedek nagy mennyiségű iont képesek felhalmozni, ami már jól ismert jelenség (mind az édesvízi, mind a tengeri algák képesek klorid- és nátrium-ionokat felhalmozni a vakuólumokban; Kirst, 1989).

Összehasonlítva a vizsgált *C. morus* vezetőképesség-csökkentő képességét más zöldalgákkal úgy tűnik, hogy az izolátum jobb képességekkel jellemezhető, mint más, korábban laboratóriumunkban vizsgált zöldalgák (Figler és mtsai, 2019; F2b. táblázat) vagy a más szerzők által vizsgált zöldalga fajok (Sahle-Demessie és mtsai, 2019).

4.2.3. Klorid eltávolítás

A klorid tartalom szignifikánsan ($p < 0,05$) csökkent a kísérletek kezdetétől a 14. napig minden tenyészetben (kivéve az 500 mg/l kezelést a KT-NA tápoldatban; F3c. táblázat). Az NT-KA tápoldatban a klorid eltávolítása 24% (kontroll) és 56% (5 000 mg/l kezelés) között változott. Nem meglepő módon a kezelt tenyészetekben szignifikánsan nagyobb mértékű volt a klorid eltávolítás, mint a kontroll tenyészetekben ($p < 0,05$). Az eltávolított klorid aránya a sótartalom növekedésével párhuzamosan nőtt 5 000 mg/l koncentrációig (9A. ábra; F3d. táblázat).

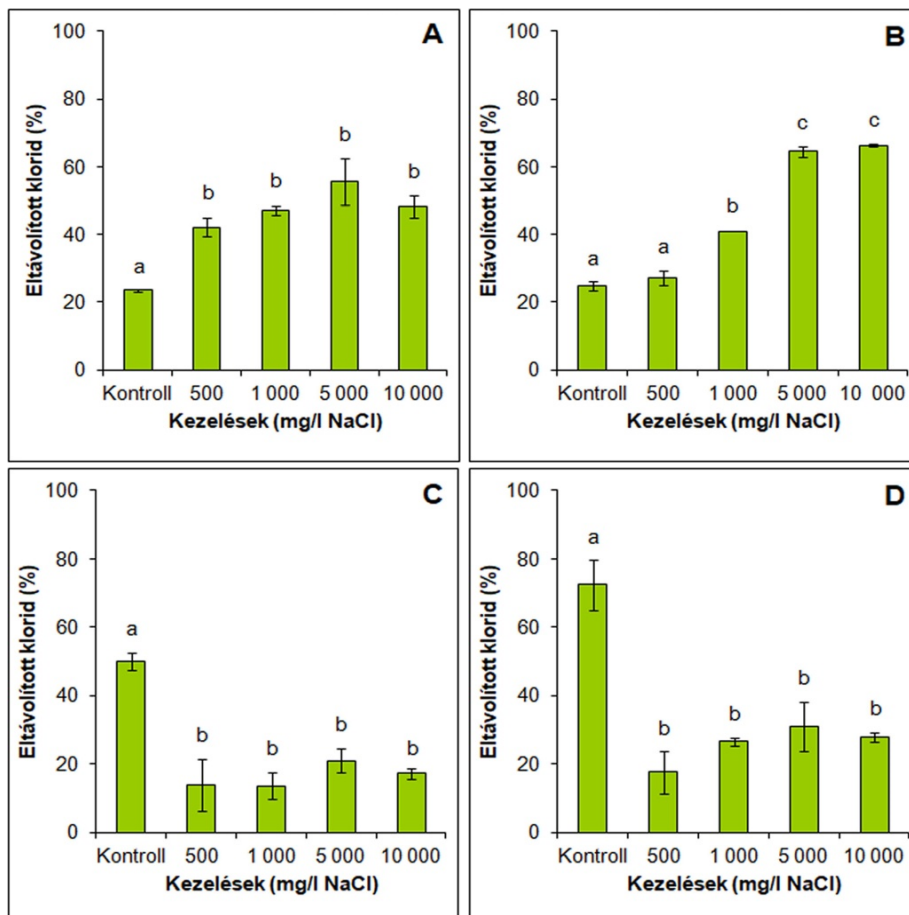
A klorid eltávolítása az NT-NA tápoldatban 25% (kontroll) és 66% (10 000 mg/l kezelés) között változott. A klorid eltávolítás mértéke a növekvő NaCl-koncentrációval párhuzamosan nőtt és több esetben szignifikánsan nagyobb volt az 1 000, 5 000 és 10 000 mg/l kezeléseknél a kontrollhoz és egymáshoz képest ($p < 0,05$; 9B. ábra; F3d. táblázat).

A klorid eltávolítása a KT-NA tápoldatban 14% (1 000 mg/l kezelés) és 50% (kontroll) között változott. A kontrollhoz képest a klorid eltávolítás mértéke szignifikánsan kisebb volt a kezelt tenyészetekben ($p < 0,05$; 9C. ábra; F3d. táblázat). Az eredmények nem mutattak egyértelmű összefüggést a klorid eltávolítása és a NaCl-koncentrációk között (9C. ábra).

A klorid eltávolítása a KT-KA tápoldatban 18% (500 mg/l kezelés) és 72% (kontroll) között változott. A klorid tartalomra jellemző változások nagyon hasonlóak voltak a KT-NA tápoldatban megfigyeltekhez. A

kontrollhoz képest a klorid eltávolítása minden kezelt tenyészetben szignifikánsan kisebb volt ($p < 0,05$; 9D. ábra; F3d. táblázat).

A különböző tápoldatokat összehasonlítva a NaCl-dal kezelt tenyészetekben a klorid eltávolítása szignifikánsan nagyobb mértékű volt ($p < 0,05$) nagy tápanyagtartalom (NT-KA és NT-NA tápoldatok) jelenlétében a sóval kezelt tenyészetekben. A klorid eltávolítása nagyobb mértékű volt az 500 és 1 000 mg/l NaCl-dal kezelt tenyészetekben, ha az N:P arány kicsi volt (NT-KA), ugyanakkor az 5 000 és 10 000 mg/l NaCl-dal kezelt tenyészetekben akkor volt nagyobb az eltávolítás, amikor az N:P arány nagyobb volt (NT-NA). A kisebb tápanyagtartalmú tápoldatokban a klorid eltávolítása kisebb mértékű volt a NaCl-dal kezelt tenyészetekben a kontroll tenyészetekhez képest (F3d. táblázat). Ezek az eredmények azt sugallják, hogy a nagyobb tápanyagtartalom a hatékonyabb klorid eltávolításnak kedvez, a nagyobb N:P arány pedig csak nagyobb tápanyagtartalom esetén játszik szerepet.



9. ábra A klorid eltávolítás mértéke %-ban megadva a kontroll és NaCl-dal kezelt *Coelastrum morus* tenyészetekben a különböző tápoldatokban ((A) NT-KA, (B) NT-NA, (C) KT-NA, (D) KT-KA). Az ábrán az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A különböző kisbetűk szignifikáns különbségeket jelölnek ($p < 0,05$; ANOVA).

Az eredmények a vezetőképességhez hasonlóan azt mutatják, hogy a sóeltávolító képesség nincs összefüggésben a kedvező növekedési feltételekkel. A klorid eltávolítás mértéke szignifikánsan nagyobb volt a NT-KA tápoldatban (F3d. táblázat), amelyben a többi tápoldathoz képest kisebb cönóbiumszámokat tapasztaltunk, különösen a kisebb (500 és 1 000 mg/l) NaCl-koncentrációknál. Ez az eredmény is azt bizonyítja, hogy a sejtosztódásban gátolt egyedek nagy mennyiségű iont képesek felhalmozni. Az is ismert, hogy a nitrogénforrás befolyásolja a klorid felhalmozódását (Raven, 2017), bár a kezdeti nitrát-koncentráció, a klorid felhalmozódás és a nagyobb nitrát tartalom nagy sókoncentrációkkal szembeni lehetséges védő hatásának megértése (Alketife és mtsai, 2017) mindenképpen további vizsgálatokat igényel.

Összehasonlítva a vizsgált *C. morus* klorid-eltávolító képességét más zöldalgákkal, az eredményeink azt sugallják, hogy ez az izolátum nagyobb affinitást mutat a klorid eltávolításra, mint más általunk (Figler és mtsai, 2019; F2d. táblázat) vagy más kutatók (Sahle-Demessie és mtsai, 2019) által vizsgált algafajok.

4.2.4. Nitrát eltávolítás

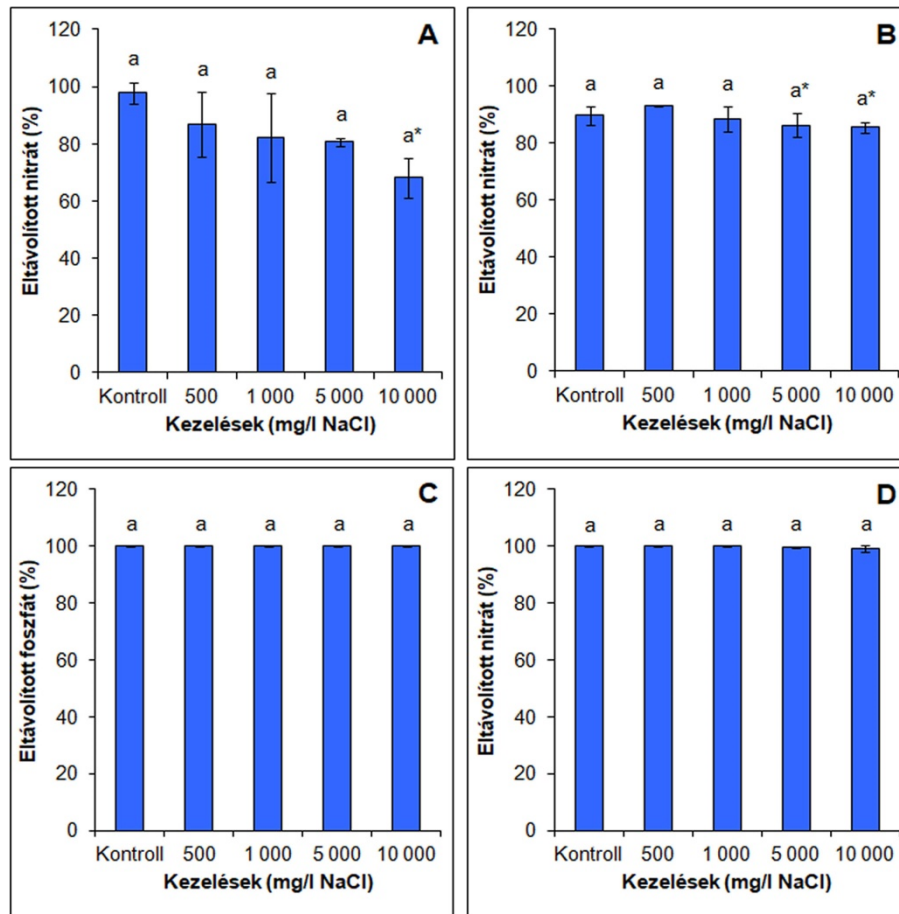
A nitrát tartalom szignifikánsan ($p < 0,05$) csökkent a kontroll és a NaCl-dal kezelt tenyészetekben minden tápoldatban (F3e. táblázat). A nitrát eltávolítás mértéke a NT-KA tápoldatban 68% (10 000 mg/l NaCl kezelés) és 98% (kontroll) között változott. Szignifikánsan kisebb mértékű csökkenés volt a 10 000 mg/l-es kezelésben a kontrollhoz képest ($p < 0,05$; 10A. ábra; F3f. táblázat).

A nitrát tartalom csökkenésének mértéke az NT-NA tápoldatban 86% (10 000 mg/l NaCl kezelés) és 93% (500 mg/l NaCl kezelés) között változott. Az 500 mg/l NaCl-dal kezelt tenyészetekhez képest az 5 000 és 10 000 mg/l kezeléseknél szignifikánsan kisebb volt a nitrát eltávolítás mértéke ($p < 0,05$; 10B. ábra; F3f. táblázat).

A nitrát tartalom teljes eltávolítását figyeltük meg a kontroll és a kezelt tenyészetekben a KT-NA tápoldatban (F3f. táblázat), az expozíció 14. napján

nem volt mérhető mennyiségű nitrát (10C. ábra; F3e. táblázat).

A nitrát eltávolítása a KT-KA tápoldatban 99% (10 000 mg/l NaCl kezelés) és 100% (kontroll, 500 és 1 000 mg/l kezelés) között változott (10D. ábra; F3f. táblázat).



10. ábra A nitrát eltávolítás mértéke %-ban megadva a kontroll és NaCl-dal kezelt *Coelastrum morus* tenyészetekben a különböző tápoldatokban ((A) NT-KA, (B) NT-NA, (C) KT-NA, (D) KT-KA). Az ábrán az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A különböző kisbetűk szignifikáns különbségeket jeleznek (p<0,05; ANOVA). A csillagok azt jelzik, hogy a szignifikáns eltérés csak részleges, ezért nem jelölhető más betűvel.

Összehasonlítva a nitrát eltávolítás hatékonyságát a különböző tápoldatokban az eredmények azt mutatják, hogy a kisebb nitrát tartalom a teljes nitrát tartalom eltávolításának kedvezett, függetlenül a N:P aránytól. Csak a nagy nitrát tartalmú tápoldatokban (NT-KA és NT-NA) nevelt 5 000 és 10 000 mg/l NaCl-dal kezelt tenyészetekben volt tapasztalható szignifikánsan kisebb mértékű nitrát eltávolítás (F3f. táblázat). A nitrát-

koncentráció alapján nitrát eltávolítás nyilvánvalóan nagyobb mennyiségű nitrát került eltávolításra a nagyobb kezdeti nitrát-koncentrációjú tápoldatokból, ami a vizsgált zöldalga törzs nagy nitrát eltávolítási hatékonyságára utal.

Eredményeink egyértelműen igazolták, hogy az N:P arálynak vagy a sókoncentrációnak nincs közvetlen hatása az alkalmazott *C. morus* törzs nitrát felvételére, ugyanakkor a tápoldatban lévő nitrát kezdeti mennyisége hatással van arra. A kisebb nitrát tartalom a teljes nitrát-mennyiség eltávolításának kedvezett, azonban a nitrát eltávolítás a nagy kezdeti nitrát tartalom esetén is kiemelkedő volt. Shriwastav és munkatársai (2014) hasonló jelenségeket figyeltek meg az eltérő N:P arányú tápoldatban tenyésztett *Chlorella sorokiniana* esetében, így ők is hatékony nitrát eltávolításról számoltak be minden általuk használt tápoldatban. A nitrát eltávolítás szintén nem változott az eltérő N:P arányú tápoldatokban nevelt *Chlorella vulgaris* törzs esetében sem (Choi és Lee, 2015).

A nitrát eltávolítás mértéke fontos a szennyvíztisztítás szempontjából, mivel a nagy nitrogén tartalom a vízi környezet eutrofizációjának fő oka lehet (Collos és mtsai, 2005). Eredményeink egyértelműen rávilágítottak arra, hogy az eltérő tápanyagmennyiség és N:P arány ellenére a *C. morus* zöldalga nagy mértékű nitrátot-eltávolítást mutatott, függetlenül az alkalmazott sókoncentrációtól (500 - 10 000 mg/l NaCl; F3f. táblázat). Hasonlóan nagy mértékű nitrát eltávolítást figyeltünk meg a BBM (NT-KA) tápoldatban különböző sókoncentrációk mellett (500 - 20 000 mg/l NaCl) nevelt édesvízi zöldalgák tenyészetében a korábbi kísérleteink során (Figler és mtsai, 2019; F2f. táblázat). Megállapítható, hogy a nitrát eltávolítást a közönséges zöldalgák esetében a sótartalom tág koncentráció-tartományban nem befolyásolja jelentősen, csak közvetetten a növekedésgátláson keresztül.

4.2.5. Foszfát eltávolítás

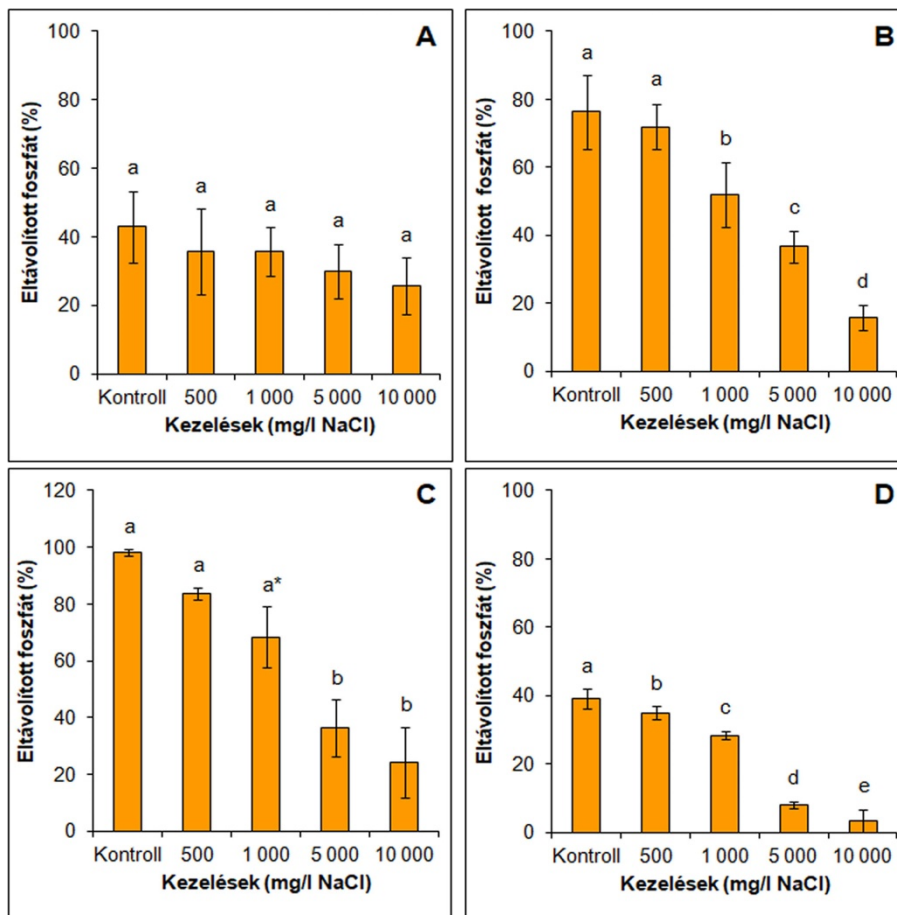
Az összes tápoldat foszfát-tartalma szignifikáns mértékben csökkent a 14. napra minden tenyészetben a kísérletek elején mért értékekhez képest ($p < 0,05$; kivéve a 10 000 mg/l kezelést a KT-NA és a KT-KA tápoldatokban; F3g. táblázat). A foszfát eltávolítás mértéke az NT-KA tápoldatban 26% (10 000 mg/l kezelés) és 43% (kontroll) között változott. A sókoncentráció növekedésével párhuzamosan a foszfát eltávolítás mértéke csökkent (11A. ábra; F3h. táblázat).

Az NT-NA tápoldatban az eltávolított foszfát aránya 16% (10 000 mg/l

kezelés) és 76% (kontroll) között változott. Az 1 000, 5 000 és 10 000 mg/l NaCl-dal kezelt tenyészetekben szignifikáns különbséget figyeltünk meg a foszfát eltávolítás mértékében a kontrollhoz, illetve egymáshoz képest ($p < 0,05$; 11B. ábra; F3h. táblázat).

A foszfát eltávolítás mértéke a KT-NA tápoldatban 24% (10 000 mg/l NaCl kezelés) és 98% (kontroll) között változott. A foszfát eltávolítás szignifikánsan kisebb volt az 1 000, 5 000 és 10 000 mg/l kezeléseknél a kontrollhoz képest, de 1 000 mg/l NaCl jelenlétében szignifikánsan nagyobb volt, mint az 5 000 és 10 000 mg/l kezeléseknél (p<0,05; 11C. ábra; F3h. táblázat).

Az eltávolított foszfát aránya a KT-KA tápoldatban 3% (10 000 mg/l kezelés) és 40% (kontroll) között változott. A kezelt tenyészetekben szignifikánsan kisebb mértékű foszfát eltávolítást figyeltünk meg a kontrollhoz képest, illetve a növekvő sókoncentráció mentén egymáshoz képest ($p < 0,05$; 11D. ábra; F3h. táblázat).



11. ábra A foszfát eltávolítás mértéke %-ban megadva a kontroll és NaCl-dal kezelt *Coelastrum morus* tenyészetekben a különböző tápoldatokban ((A) NT-KA, (B) NT-NA, (C) KT-NA, (D) KT-KA) Az ábrán az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A különböző kisbetűk szignifikáns különbségeket jeleznek ($p < 0,05$; ANOVA). A csillagok azt jelzik, hogy a szignifikáns eltérés csak részleges, ezért nem jelölhető más betűvel..

A különböző tápoldatokat összehasonlítva elmondható, hogy szignifikánsan nagyobb mértékű ($p < 0,05$) foszfát eltávolítás következett be a nagy N:P arányú tápoldatokban a kontroll, 500 és 1 000 mg/l NaCl-dal kezelt tenyészetekben, ugyanakkor a NaCl-koncentráció növekedésével párhuzamosan a foszfát eltávolítás mértéke csökkent. Kis mértékű foszfát eltávolítás volt megfigyelhető a kis N:P arányú tápoldatokban, a KT-KA tápoldatból szignifikánsan kisebb mértékű volt a foszfát eltávolítás ($p < 0,05$) a többihez képest az 5 000 és 10 000 mg/l kezelésekben (F3h. táblázat). A foszfát-koncentráció alapján nyilvánvalóan nagyobb mennyiségű foszfát került eltávolításra a nagyobb kezdeti foszfát-koncentrációjú tápoldatokból, amely az alkalmazott algafaj nagy foszfát-eltávolító képességére utal.

Eredményeink erős összefüggést mutattak ki az N:P arány és a foszfát eltávolítás között. A nagyobb N:P arány valóban kedvezett a foszfát eltávolítás mértékének, függetlenül a kezdeti foszfát-koncentrációtól. Ugyanakkor a foszfát-koncentráció alapján az NT-KA és a KT-KA tápoldatból a nagyobb mennyiségű foszfátot távolítottak el a cönobiumokfoszfát eltávolítás, mint az NT-NA és a KT-NA tápoldatokból. Ennek oka egyszerűen a nagyobb kezdeti foszfát-koncentráció. A maradék foszfát mennyisége is nagyobb volt a nagyobb kezdeti foszfát-koncentrációjú tápoldatokban (NT-KA és KT-KA tápoldatok; F3h. táblázat), így szennyvíztisztítás esetén az effluens foszfát tartalmát is figyelembe véve a kisebb kezdeti koncentrációk és a nagyobb N:P arányok a legkedvezőbb feltételek. Szintén jobb foszforeltávolítást figyeltek meg nagyobb N:P arányok mellett más izolátumok esetében is (*Pseudanabaena*, *Cladophora* és *Klebsormidium* - Liu és Vyverman, 2015; *Chlorella sorokiniana* - Shriwastav és mtsai, 2014; *C. vulgaris* - Choi és Lee, 2015; Alketife és mtsai, 2017; és *Scenedesmus* sp. - Arora és mtsai, 2019).

Eredményeink arra is rámutatnak, hogy a sótartalom a foszfátfelvételt közvetlenül nem befolyásolja, hanem a nitrát eltávolításhoz hasonlóan csak közvetetten, a növekedés-gátláson keresztül. Az eltérő tápanyagtartalmú és N:P arányú tápoldatok szinte azonos sorrendbe állíthatók bizonyos NaCl-koncentráció jelenlétében. Lagus és munkatársai (2004) 6‰ (6 g/l) feletti

sótartalmú mezokozmosz összeállításokban vizsgálták a foszfát eltávolítását különböző tápanyag-koncentrációk és N:P arányok mentén. Azt is megfigyelték, hogy a sótartalom alig befolyásolta a foszfát felhalmozását, ami nagyobb (5,77) N:P arány mellett volt a legnagyobb mértékű. Bár számos kémiai módszer létezik a foszfátmentesítésre (Ruzhitskaya és Gogina, 2017), a környezetbarátabb biológiai módszerek előnyösebbek lennének, azonban a nitrát eltávolításhoz képest nehezebben kivitelezhetők a folyamat N:P arányra való érzékenysége miatt. Jelen tanulmány eredményei és az irodalmi adatok azt sugallják, hogy kielégítő foszfor-eltávolítás érhető el még a sótartalom széles tartományában is, kisebb foszfát-koncentráció (50 mg/l alatti) és nagyobb (legalább 5) N:P arány mellett.

4.3. A szalinitás életciklusra gyakorolt hatásai

A zöld mikroalgák sótoleranciájával és sóeltávolító képességének vizsgálatával kapcsolatos előkísérletek során születő eredmények, illetve irodalmi adatok alapján ismert, hogy bizonyos taxonok nem vegetatív állapotban vészeli át a megnövekedett szalinitás okozta környezeti stresszt. A Hidrobiológiai Tanszék törzsgyűjteményében megtalálható *Haematococcus pluvialis* ostoros zöldalga ezen alternatív stratégia egyik képviselője. További munkánk során e modellszervezet segítségével tanulmányoztuk a szalinitás növekedése okozta életciklus-változásokat

4.3.1. A különböző sókoncentrációk hatása a *Haematococcus pluvialis* életciklusára

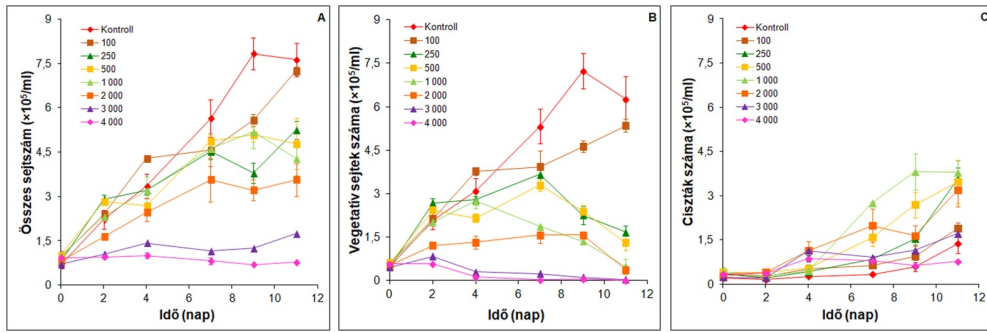
4.3.1.1. Növekedés és sótolerancia

Az összes sejtszámot figyelembe véve a kontroll és a NaCl-dal kezelt tenyészetek sejtszáma a 4 000 mg/l kezelés kivételével nőtt a kísérletek végére (11. nap). Az esetek túlnyomó többségében az egymást követő mintavételek alkalmával szignifikánsan nagyobb sejtszámok voltak számolhatók ($p < 0,05$; 12A. ábra). A különböző kezeléseket összehasonlítva elmondható, hogy a 11. napra a NaCl-dal kezelt tenyészetekben (kivétel a 100 mg/l kezelés) a kontrollhoz képest szignifikáns növekedés-gátlás volt megfigyelhető ($p < 0,05$). A 2000 mg/l-es kezelés esetén a kontrollhoz, illetve a 100 mg/l NaCl-dal kezelt tenyészetekhez viszonyítva a tenyészetek növekedése már a 2., illetve 4. naptól szignifikáns mértékben gátolt volt

($p < 0,05$). A 3000 és 4000 mg/l NaCl szignifikáns mértékben gátolta a tenyészetek növekedését a kontrollhoz és a többi kezeléshez képest is a kísérletek teljes időtartama alatt ($p < 0,05$; 12A. ábra; F4a. táblázat).

A vegetatív sejtek száma a kontroll és a 100 mg/l NaCl-dal kezelt tenyészetekben a teljes expozíciós idő alatt szignifikánsan nőtt ($p < 0,05$; 12B. ábra). A 250 és az 500 mg/l kezelések esetén szintén szignifikáns növekedés volt tapasztalható a 7. napig ($p < 0,05$), majd a vegetatív sejtek száma szignifikánsan csökkent a kísérlet végéig (11. nap; $p < 0,05$). Az 1 000 - 2 000 mg/l NaCl kezelésekben a vegetatív sejtek száma átmeneti emelkedés után csökkent a kísérlet végére (12B. ábra). A 3 000 - 4 000 mg/l kezelésekben a vegetatív sejtszám a kísérletek végére csökkent a 0. naphoz képest. Összehasonlítva a különböző kezeléseket, a 2 000 - 4 000 mg/l NaCl-dal kezelt tenyészetekben szignifikáns növekedésgátlás volt megfigyelhető a kontrollhoz, illetve a 100 - 1 000 mg/l kezelésekhöz képest a kísérlet teljes időtartama alatt ($p < 0,05$). A 3 000 és 4 000 mg/l kezelések a vegetatív sejtek számában nem különböztek egymástól szignifikánsan. Mindkét kezelés során a 11. napra csaknem teljesen eltűntek a vegetatív sejtek (12B. ábra; F4b. táblázat).

A cisztaszám változását figyelembe véve elmondható, hogy a kontroll és a 100 mg/l kezelés esetén a 9. naptól, valamint a 250 - 1 000 mg/l kezelések során már a 7. naptól szignifikánsan nőtt a ciszták száma a kísérlet végéig ($p < 0,05$). A 2 000 - 4 000 mg/l kezelésekben emelkedett a cisztaszám, de a sókoncentráció növekedésével egyre kisebb mértékben (12C. ábra). Összehasonlítva a különböző kezeléseket az eredmények azt mutatják, hogy a sókoncentráció növekedésével párhuzamosan nőtt a ciszták száma a 100 - 1 000 mg/l NaCl-koncentráció tartományban. Habár az 1 000 mg/l-től nagyobb koncentrációjú kezelésekben a cisztaszám nagyobb volt, mint a kontrollban, szignifikáns különbséget csak egy-egy esetben lehetett kimutatni. Ezek a kezelések az 1 000 mg/l alatti kezelésekkal ellentétben nem eredményezték újabb ciszták képződését, melynek oka valószínűleg az, hogy a vegetatív sejtek elpusztultak a nagyobb sókoncentrációk hatására (12C. ábra; F4c. táblázat).



12. ábra Az összes sejt (A), a vegetatív sejtek (B) és a ciszták (C) számának változása a kontroll és NaCl-dal kezelt *Haematococcus pluvialis* tenyészetekben. A számok (100 - 4 000) a kezelések során alkalmazott NaCl-koncentrációk mg/l-ben. Az ábrán az átlagértékek és a szóráások vannak feltüntetve (n=3). A statisztikai értékelés eredményeit az F4a-c. táblázatok foglalják össze ($p < 0,05$; ANOVA).

A teljes sejtszámot, illetve a vegetatív sejtek mennyiségét tekintve az eredményeink azt mutatják, hogy az 50%-os növekedés-gátlás eléréséhez egyre kisebb sókoncentrációra volt szükséges az idő múlásával (4. táblázat). Ez arra enged következtetni, hogy folyamatosan csökkent a tenyészetek sótoleranciája. Az eredményeink alapján megfigyelhető, hogy a vegetatív sejtek kisebb toleranciát mutattak a nagy sókoncentrációkkal szemben, hiszen a 4. napról a 11. napra jelentős mértékben csökkent az 50%-os növekedésgátlást okozó NaCl koncentráció.

4. táblázat. Az 50%-os növekedésgátlást okozó NaCl koncentrációk a *Haematococcus pluvialis* tenyészetekben.

Sejttípusok	EC ₅₀ (mg/l NaCl)		
	4. nap	7. nap	11. nap
Összes sejt	2 994	2 153	1 362
Vegetatív sejt	1 729	935	584

A teljes sejtszám alapján az általunk vizsgált *H. pluvialis* izolátum kisebb sótoleranciával jellemezhető, mint a Hidrobiológiai Tanszék algagyűjteményében található többi zöldalga (2. és 7. ábra; Figler és mtsai, 2019; 2021), vagy mint más kutatócsoport által vizsgált zöldalgák (Alvensleben és mtsai, 2016). Az is látható, hogy a vegetatív sejtek kis sótoleranciával jellemezhetők, a túlélést a ciszták kialakulása biztosíthatja 2 000 mg/l sókoncentrációig. Más *Haematococcus* izolátumokra vonatkozóan viszonylag kevés, a növekedés és a sókoncentráció összefüggését részleteiben tárgyaló adat található az irodalomban. A tanulmányok

megegyeznek abban, hogy 8 000 mg/l (0,8%), illetve nagyobb sókoncentrációk a növekedés teljes gátlását okozzák (Boussiba és Vonshak, 1991; Zharova és mtsai, 2022). Gao és munkatársai (2015) találtak olyan izolátumokat, amelyek sótoleránsnak bizonyultak (0,17 M, ~ 10 000 mg/l NaCl koncentráció mellett is volt kimutatható növekedés). Az általunk vizsgált *H. pluvialis* só-toleranciája „átlagos”-nak tekinthető: a kevésbé sótoleráns izolátumok növekedést mutattak még 2 000 mg/l NaCl koncentráció mellett is (Li és mtsai, 2022; Zharova és mtsai, 2022), ugyanakkor 4 000 mg/l NaCl azonban már gátolta a növekedést (Li és mtsai, 2022).

4.3.1.2. A különböző sejtípusok aránya a tenyészetekben

A tenyészetekben 5 különböző sejtípust különítettünk el, amelyeket zöld vegetatív sejteknek (ZV), zöld-vörös vegetatív sejteknek (ZVV), zöld cisztáknak (ZC), zöld-vörös cisztáknak (ZVC) és vörös cisztáknak (VC) neveztünk. Annak ellenére, hogy a nem mozgékony zöld sejteket (ostor nélküli, gömb alakú, zöld sejtek) a szakirodalom nem tekinti cisztának (palmella stádium; Shah és mtsai, 2016), a továbbiakban zöld cisztának nevezzük az eredmények egyszerűbb és könnyebb követhetősége érdekében.

A zöld vegetatív sejtek aránya a legnagyobb sókoncentrációk kivételével nőtt a 4. napig, ezt követően csökkent a tenyésztési idő végéig (13A. ábra). A 3 000 mg/l kezelésben a 2. napig még nőtt a vegetatív sejtek aránya, majd szignifikánsan csökkent a 7. napra. A 4 000 mg/l NaCl-dal kezelt tenyészetekben nem volt megfigyelhető szignifikáns növekedés, ugyanakkor szignifikánsan csökkent a vegetatív sejtek aránya a 4. napra ($p < 0,05$). Összehasonlítva a zöld vegetatív sejtek arányait a különböző kezelésekből elmondható, hogy a 7. naptól kezdve szignifikánsan kisebb ($p < 0,05$) arányban voltak jelen a kezelt tenyészetekben a kontrollhoz képest, valamint a 3 000 és 4 000 mg/l kezelésekből a kisebb sókoncentrációkkal kezelt tenyészetekhez képest is (13A. ábra; F4d. táblázat).

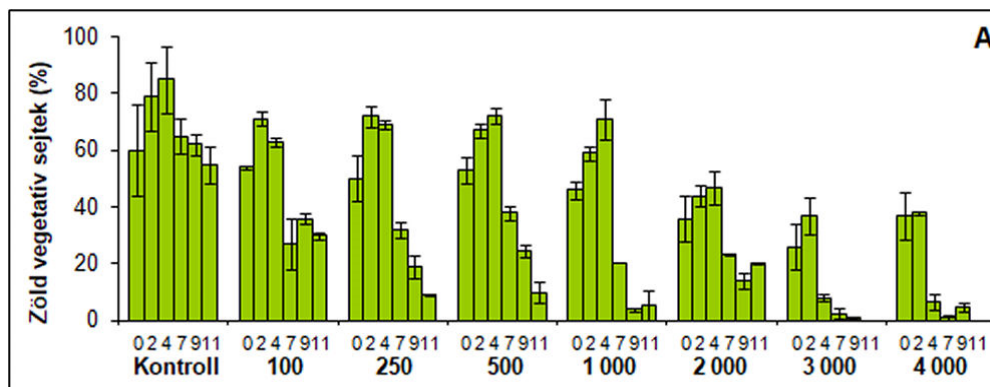
A zöld-vörös vegetatív sejtek aránya növekvő tendenciát mutatott a 7. napig a kontroll és a 100 - 500 mg/l NaCl-dal kezelt tenyészetekben. Az 1 000 - 4 000 mg/l kezelésekből ezzel ellentétben már a 2. naptól csökkent a zöld-vörös vegetatív sejtek aránya. A különböző kezeléseket összevetve elmondható, hogy a kísérletek 2. napján minden tenyészetben szignifikánsan nagyobb arányban ($p < 0,05$) voltak jelen a zöld-vörös vegetatív sejtek a kontrollhoz képest. A 3 000 - 4 000 mg/l kezelésekből a 0. napon

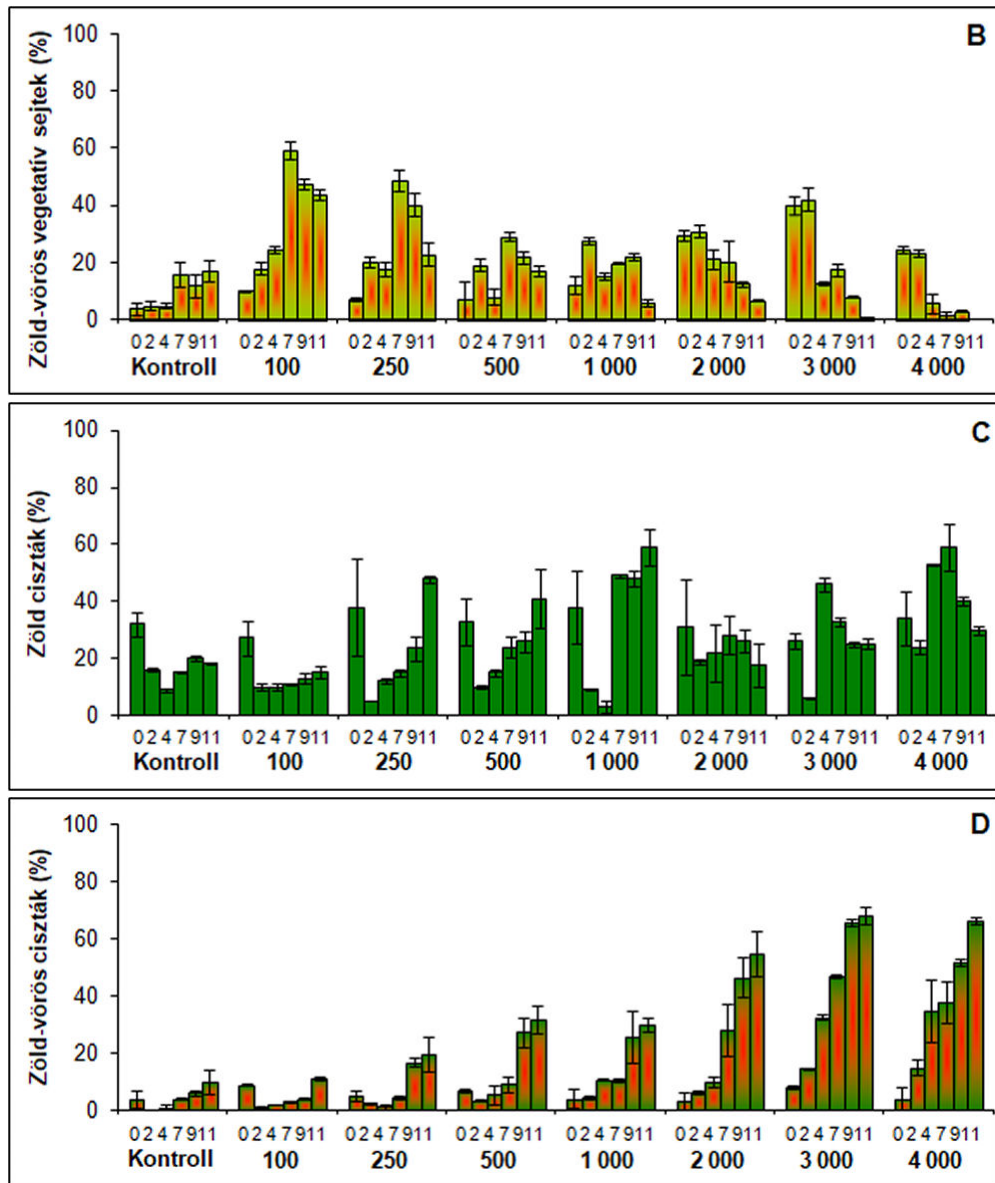
szignifikánsan nagyobb ($p < 0,05$), míg a 7., 9. és 11. napokon szignifikánsan kisebb ($p < 0,05$) arányban voltak megfigyelhetőek a zöld-vörös vegetatív sejtek a kontroll, illetve a 100 - 500 mg/l kezelésekhez képest (13B. ábra; F4e. táblázat).

A zöld ciszták kezdeti viszonylag nagy (30-40%-os) aránya rövid idő alatt, a 2. napra visszaesett minden tenyészetben. Ezt követően arányuk a 100 - 1 000 mg/l kezelésekben a kísérlet végéig nőtt. A 2 000 - 4 000 mg/l kezelésekben a kezdeti visszaesést a zöld ciszták arányának átmeneti növekedése követte a 7. napig, majd arányuk csökkenő tendenciát mutatott az expozíciós idő végéig. Az egyes napok közötti különbségek csak bizonyos esetekben mutatkoztak szignifikánsnak ($p < 0,05$; 13C. ábra). Összehasonlítva a zöld ciszták arányait a különböző kezelésekben elmondható, hogy a legtöbb kezelés esetén az expozíció második felében nagyobb volt a zöld ciszták aránya a kontrollhoz képest (több esetben szignifikáns mértékben, $p < 0,05$; 13C. ábra; F4f. táblázat).

A zöld-vörös ciszták aránya a 2. naptól az expozíciós idő végéig nőtt minden tenyészetben. Ez a növekedés a sókoncentráció emelkedésével egyre kifejezettebb volt: szignifikáns növekedés az 500 és az 1 000 mg/l kezelésekben a 9. naptól ($p < 0,05$), a 2 000 mg/l kezelésekben a 7. naptól ($p < 0,05$), míg a 3 000 és 4 000 mg/l kezelésekben már a 4. naptól látható volt ($p < 0,05$). Összehasonlítva a zöld-vörös ciszták arányát a különböző kezelésekben megfigyelhető, hogy a 2. naptól kezdve a 3 000 - 4 000 mg/l kezelésekben a zöld-vörös ciszták szignifikánsan nagyobb arányban voltak jelen a kontrollhoz, illetve a többi kezeléshez képest. ($p < 0,05$; 13D. ábra; F4g. táblázat).

A vörös ciszták (teljesen érett aplanospórák) csak a 3000 és 4000 mg/l NaCl-dal kezelt tenyészetekben jelentek meg (<5%) a 11. napon.





13. ábra A zöld vegetatív sejtek (A), a zöld-vörös vegetatív sejtek (B), a zöld ciszták (C) és a zöld-vörös ciszták (D) arányának változása a kontroll és NaCl-dal kezelt *Haematococcus pluvialis* tenyészetekben. 0-11: mintavételi napok; 100 - 4 000: a kezelések során alkalmazott NaCl-koncentrációk mg/l-ben. Az ábrán az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A statisztikai értékelés eredményeit az F4d-g. táblázatok foglalják össze (p<0,05; ANOVA).

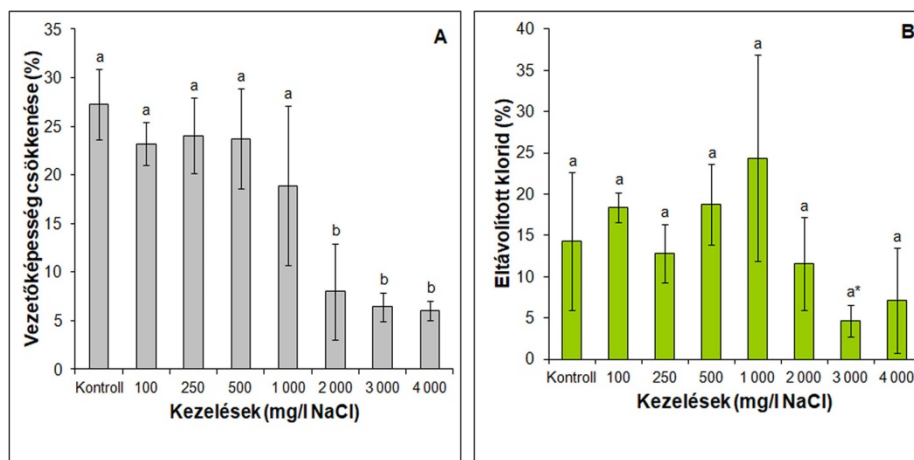
A szakirodalomban leírtak alapján a sókoncentráció növekedése a vegetatív sejtek nyugvó cisztává alakulását idézi elő a *H. pluvialis* tenyészetekben (Janchot és mtsai, 2019; Oslan és mtsai, 2021). A kapott eredmények is azt mutatták, hogy a sókoncentráció növekedésével

párhuzamosan egyre több zöld-vörös ciszta volt látható a tenyészetekben, valamint a legnagyobb sókoncentrációk alkalmazása mellett (3 000 és 4 000 mg/l; F4g. táblázat) a tenyészetekben vörös ciszták jelentek meg a kísérlet végére (11. nap).

4.3.1.3. Vezetőképesség csökkenés és a klorid eltávolítás

Az 1 000 és 2 000 mg/l kezelések kivételével minden kezelésben (ideértve a kontrollt is) szignifikánsan mértékben csökkent vezetőképesség a 0. napról a 11. napra ($p < 0,05$; F5a. táblázat). A vezetőképesség csökkenése 6% (4 000 mg/l kezelés) és 27% (kontroll) között változott a kontroll és a kezelt tenyészetekben. A 2 000 - 4 000 mg/l NaCl-dal kezelt tenyészetekben szignifikánsan kisebb mértékű vezetőképesség csökkenés volt megfigyelhető a kontroll, illetve a kisebb koncentrációjú kezelésekhez képest ($p < 0,05$; 14A. ábra).

A 0. napról a 11. napra szignifikáns mértékű klorid eltávolítás történt a 100, 250 és 500 mg/l NaCl-dal kezelt tenyészetekben ($p < 0,05$; F5a. táblázat). A klorid eltávolítás mértéke 4% (3 000 mg/l kezelés) és 24% (1 000 mg/l kezelés) között változott a tenyészetekben. Megfigyelhető, hogy 1 000 mg/l NaCl-koncentrációig nőtt, nagyobb sókoncentrációk esetében (2 000 - 4 000 mg/l) csökkent a klorid eltávolítás mértéke (14B. ábra).



14. ábra A vezetőképesség-csökkentés (A) és a klorid eltávolítás (B) mértéke %-ban megadva a kontroll és a NaCl-dal kezelt *Haematococcus pluvialis* tenyészetekben. Az ábrán az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A különböző kisbetűk szignifikáns különbségeket jelölnek ($p < 0,05$; ANOVA). A csillag azt jelzi, hogy a szignifikáns eltérés csak részleges, ezért nem jelölhető más betűvel.

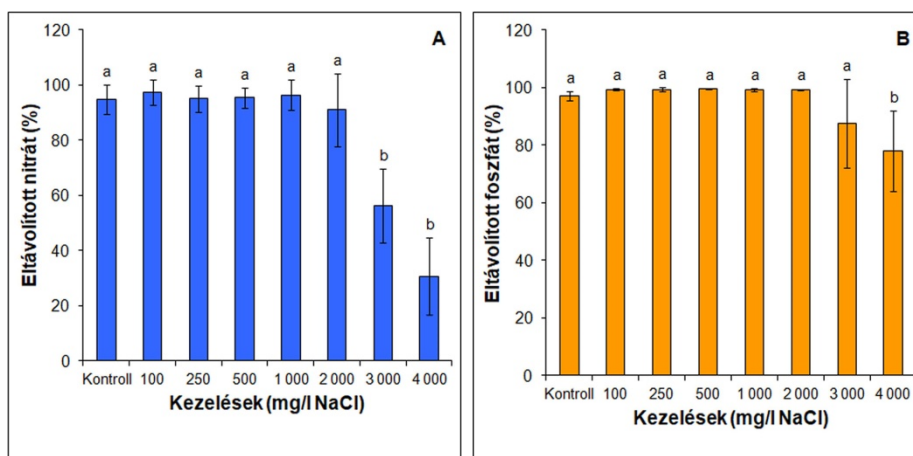
A tenyészetekben mért adatainkat összehasonlítva a Hidrobiológiai Tanszék Algagyűjteményében található izolátumokéval, az eredményeink azt mutatják, hogy a *H. pluvialis* okozta vezetőképesség csökkenés mértéke a *Chlorococcum* sp. (3C. ábra; Figler és mtsai, 2019) és a *Coelastrum morus* (KT-NA tápoldat; 8C. ábra; Figler és mtsai, 2021) izolátuméhoz hasonló, illetve az 1 000 mg/l kezelés esetében kisebb a többi izolátum tenyészetében mért értékeknél (3. ábra; F2b. táblázat; Figler és mtsai, 2019).

A *H. pluvialis* tenyészetek klorid tartalmának csökkenése a *D. spinosus* és az *M. pusillum* izolátumokéhoz hasonló mintázatot mutatott, valamint mértéke a *D. communis* izolátumhoz hasonlóan kicsi volt (4D-E,H. ábra; Figler és mtsai, 2019). A kapott eredmények alapján a *H. pluvialis* képes a tenyészetek klorid tartalmának csökkentésére, azonban ennek mértéke nem kiemelkedően jelentős, és csökken nagyobb sókoncentrációk (2 000 - 4 000 mg/l) mellett. Ennek oka valószínűleg a nagy sókoncentráció okozta növekedés gátlás és a képződött ciszták kisebb anyagsere aktivitása lehet.

4.3.1.4. Nitrát és foszfát eltávolítás

A 100, a 250 és a 4 000 mg/l kezelések kivételével minden összeállításban szignifikáns volt a nitrát eltávolítás a 0. napról a 11. napra ($p < 0,05$; F5b. táblázat). A nitrát eltávolítás mértéke 30% (4 000 mg/l kezelés) és 97% (100 mg/l kezelés) között változott. A kontroll, illetve a 100 - 2 000 mg/l NaCl-dal kezelt tenyészetek esetében a nitrát eltávolítás közel 100%-os volt. A 3000 - 4 000 mg/l kezelések során szignifikánsan kisebb mértékű volt a nitrát eltávolítás a kontrollhoz és a többi kezeléshez képest. A 4 000 mg/l NaCl-dal kezelt tenyészetek nitrát eltávolítása már a 40 %-ot sem érte el, melynek oka a nagy sókoncentráció miatt bekövetkező növekedésgátlás volt (15A. ábra).

A foszfát tartalom minden tenyészetben szignifikáns mértékben csökkent a 0. napról a 11. napra ($p < 0,05$; F5b. táblázat). A foszfát eltávolítás mértéke 78% (4 000 mg/l kezelés) és 100% (500 mg/l kezelés) között változott a tenyészetekben. A 4 000 mg/l NaCl-dal kezelt tenyészetek foszfát eltávolítása szignifikánsan kisebb mértékű volt a kontroll és a többi kezelt tenyészethez képest, melyet a vegetatív sejtek kisebb száma és a metabolikusan inaktív ciszták jelenléte magyaráz (15B. ábra).



15. ábra A nitrát (A) és foszfát eltávolítás (B) mértéke %-ban megadva a kontroll és NaCl-dal kezelt *Haematococcus pluvialis* tenyészetekben. Az ábrán az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A különböző kisbetűk szignifikáns különbségeket jelölnek ($p < 0,05$; ANOVA).

A kapott eredményeket összehasonlítva a Hidrobiológiai Tanszék algagyűjteményében található izolátumokéval, hasonló eredményeket mértünk a *C. morus* zöldalga nagy N:P arányú tápoldatokban (KT-NA, NT-NA) nevelt tenyészeiben (11B-C. ábra; F3h. táblázat; Figler és mtsai, 2021), illetve a tenyészetek foszfát eltávolítása nagyobb volt a többi, kis N:P arányú tápoldatban (BBM) nevelt izolátumhoz képest (6. ábra; F2h. táblázat; Figler és mtsai, 2019). Összességében elmondható, hogy az OHM tápoldat nagy nitrogén:foszfór aránya (6N:1P) mellett a foszfát eltávolítás mértéke jelentős még nagy NaCl-koncentrációk jelenléte esetén is. Ezek az eredmények is azt támasztják alá, hogy a foszfát eltávolítás mértéke jelentősen jobb nagy N:P arány esetén (mint amilyen az OHM tápoldat is).

4.3.2. A kiszáradás hatásai a *Haematococcus pluvialis* életciklusára

4.3.2.1. A térfogat és a klorid-koncentráció változása

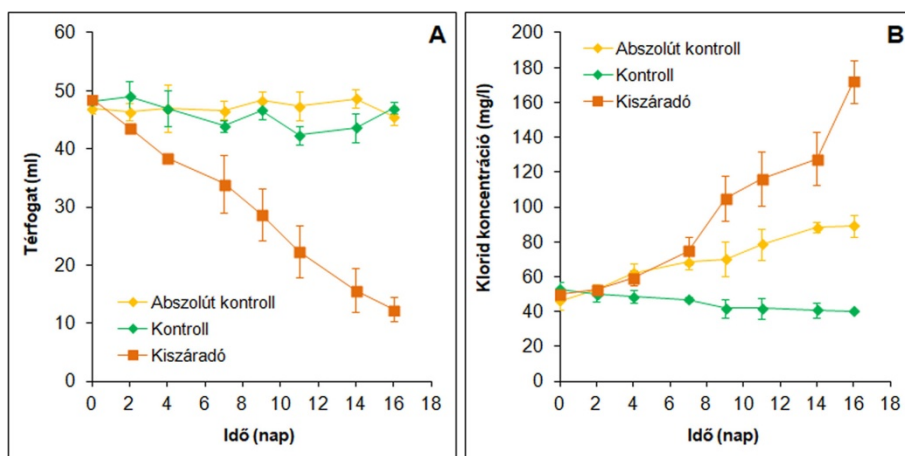
Az állandó térfogaton tartott tenyészetek (abszolút kontroll és kontroll) térfogatában értelemszerűen nem volt megfigyelhető szignifikáns különbség a kísérletek teljes időtartama alatt, míg a kiszáradó tenyészetek térfogata a 4. naptól kezdve szignifikánsan csökkent a kísérletek végéig ($p < 0,05$). A kiszáradó tenyészetek térfogata szignifikánsan kisebb volt a 2. naptól a kontroll, valamint a 4. naptól a kontroll és az abszolút kontroll tenyészetekhez képest a kísérlet 16. napjáig ($p < 0,05$; 16A. ábra; F6a.

táblázat).

A kiszáradó tenyészetekben a térfogat csökkenéssel párhuzamosan bekövetkező betöményedés bizonyítására megmértük a tenyészetek klorid-koncentrációját. Az abszolút kontroll tenyészetek klorid-koncentrációja folyamatosan nőtt a kísérlet 16 napja alatt. Ez a változás szignifikáns volt a 0. naphoz képest a 7-11 napokon, a 0-11. napokhoz képest a 14-16. napokon ($p < 0,05$). A kontroll tenyészetek klorid-koncentrációja a 2. és a 14. nap kivételével kis mértékben folyamatosan csökkent (16B. ábra). A kiszáradó tenyészetek klorid-koncentrációja folyamatosan nőtt a tenyésztési időszak alatt. A változás mértéke szignifikáns volt a 9. naptól csaknem minden megelőző naphoz képest ($p < 0,05$; F6b. táblázat).

Összehasonlítva a különböző beállítások klorid-koncentrációját kiemelő, hogy a kiszáradó tenyészetek klorid-koncentrációja a 9. naptól kezdve szignifikánsan nagyobb volt a kontroll és az abszolút kontroll tenyészetekhez képest ($p < 0,05$; F6b. táblázat).

Az abszolút kontroll tenyészet nagyobb klorid-koncentrációjának hátterében az áll, hogy az állandó térfogatot OHM tápoldat hozzáadásával tartottuk fenn. Az így bejuttatott plusz klorid nem került felvételre, így kimutatható volt a tápoldatból. Ezek az eredmények összhangban vannak a *H. pluvialis* sótoleranciájának vizsgálata során kapott eredménnyel (4.3.1.3. fejezet), miszerint a kontroll tenyészetekben a kloridfelvétel nem jelentős mértékű (15% alatti; 14B. ábra; F5a. táblázat). Ez az oka annak, hogy a klorid-koncentráció változása jó indikátora a tenyészetek térfogatcsökkenése során bekövetkező betöményedésnek. A kontroll tenyészetben tapasztalt klorid-koncentráció csökkenését a sejtek kismértékű ionfelvétele okozta. A kiszáradó tenyészetekben bekövetkező koncentráció-emelkedés oka, hogy viszonylag hasonló mennyiségű klorid volt jelen egyre kisebb térfogatban. Ezek az eredmények bizonyítják, hogy a tenyészetek betöményedtek, igazolva az ozmotikus stressz kialakulását a kiszáradás során. A 9-11. napokon mért klorid-koncentrációk a 100 mg/l NaCl-dal kezelt tenyészetben a 11. napon mért klorid-koncentrációval, míg a kiszáradó tenyészetben a 16. napon mérhető klorid-koncentráció a 250 mg/l NaCl-dal kezelt tenyészetben a 11. napon mérhető klorid koncentrációval mérhető össze.



16. ábra Az abszolút kontroll, a kontroll és a kiszáradó *Haematococcus pluvialis* tenyészetek térfogata ml-ben (A) és klorid-koncentrációja mg/l-ben (B) megadva. Az ábrán az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A statisztikai értékelés eredményeit az F6a-b. táblázatok foglalják össze ($p < 0,05$; ANOVA).

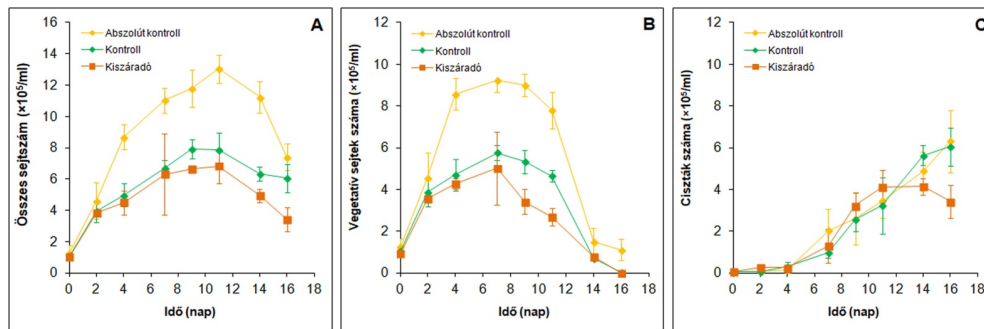
4.3.2.2. Növekedés és kiszáradás-tűrés

A 16 napos kísérletek folyamán az összes sejtszám szignifikánsan nőtt az abszolút kontroll tenyészetekben a 11. napig ($p < 0,05$), majd szignifikánsan csökkent a kísérletek végéig (16. nap; $p < 0,05$). A kontroll tenyészetekben a szintén a 11. napig nőtt a sejtszám (a növekedés a 9. napig volt szignifikáns; $p < 0,05$), majd azt követően csökkent a sejtek száma, a 14. napra szignifikáns mértékben ($p < 0,05$). A kiszáradó tenyészetek összes sejtszáma ugyancsak a 11. napig nőtt, majd a 16. napig csökkent. Szignifikáns különbség csak a 0., illetve a 7-11. napokon a 2. naphoz képest mutatkozott ($p < 0,05$). A 16. napra az összes sejtszám szignifikánsan csökkent ($p < 0,05$; 17A. ábra). Az összes sejtszám alapján összehasonlítva a különböző beállításokat elmondható, hogy a 4. naptól a 14. napig szignifikánsan kevesebb sejt volt a kontroll és a kiszáradó tenyészetekben az abszolút kontroll tenyészetekhez képest, valamint a 16. napon a kiszáradó tenyészetekben a kontroll és az abszolút kontroll tenyészetekhez képest ($p < 0,05$; F6c. táblázat).

A vegetatív sejtek száma minden tenyészetben a 7. napig nőtt, majd a 16. napig csökkent. Az abszolút kontroll tenyészetekben a sejtszám növekedés a 4. napig szignifikáns volt ($p < 0,05$), a 11. naptól szignifikáns csökkenés volt megfigyelhető ($p < 0,05$). A kontroll tenyészetekben a vegetatív sejtek száma a 7. napig szignifikánsan nőtt ($p < 0,05$), a 11. naptól szignifikánsan csökkent ($p < 0,05$). A kiszáradó tenyészetekben a vegetatív sejtszám csak a 0. naphoz képest volt szignifikánsan nagyobb a 11. napig

($p < 0,05$), míg a 14-16. napon az összes megelőző naphoz képest szignifikánsan kevesebb vegetatív sejt volt számolható ($p < 0,05$; 17B. ábra). A vegetatív sejtek alapján összehasonlítva a különböző beállításokat az eredmények azt mutatják, hogy a 4. naptól a 16. napig (a 14. nap kivételével) szignifikánsan kevesebb sejt volt a kontroll és a kiszáradó tenyészetekben az abszolút kontrollhoz képest ($p < 0,05$; F6d. táblázat).

A ciszták száma az idő előrehaladtával folyamatosan nőtt az abszolút kontroll és a kontroll tenyészetekben (a 7. illetve a 9. naptól szignifikáns mértékben; $p < 0,05$), míg a kiszáradó tenyészetben cisztaszám növekedést a 11. napig tapasztaltunk és ezt követően csökkent azok száma (17C. ábra). A ciszták száma alapján összehasonlítva a különböző beállításokat elmondható, hogy hasonló arányban voltak megfigyelhetőek minden tenyészetben az egyes napokon. Ez alól az egyetlen kivétel a kiszáradó tenyészetek 16. napja volt, amikor szignifikánsan kevesebb ciszta volt megfigyelhető az abszolút kontroll és a kontroll és tenyészetekhez képest ($p < 0,05$; F6e. táblázat).



17. ábra Az összes sejt (A), a vegetatív sejtek (B) és a ciszták (C) számának változása az abszolút kontroll, a kontroll, és a kiszáradó *Haematococcus pluvialis* tenyészetekben. Az ábrán az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve ($n=3$). A statisztikai értékelés eredményeit az F6c-e. táblázatok foglalják össze ($p < 0,05$; ANOVA).

Meglepő módon az OHM tápoldattal állandó térfogaton fenntartott abszolút kontroll tenyészet növekedése a kontroll és a kiszáradó tenyészetekben megfigyeltekhez hasonló tendenciát mutatott. A lényegi különbség az, hogy ebben a tenyészetben a vegetatív sejtek száma lényegesen nagyobb volt, mint a többi tenyészetben, és ebből a nagyszámú vegetatív sejtből közel azonos mennyiség alakult cisztává, mint a másik két tenyészetben. Ez azt jelenti, hogy a vegetatív sejtek egy része cisztává alakulás helyett elpusztult. Az abszolút kontroll tenyészetben megfigyelt kisebb mértékű cisztásodás egyik oka a folyamatos tápanyag-utánpótlás lehet, másik oka pedig a nagy denzitás miatt kialakuló árnyékoló hatás.

Általános jelenség a *H. pluvialis* izolátumok esetében, hogy a cisztásodást leginkább a megvilágítás, a fény mennyisége befolyásolja (Borowitzka, 1992; Kobayashi és mtsai, 1997b; Oslan és mtsai, 2021). A nagy sejtsűrűség által okozott árnyékolás akadályozhatta meg a vegetatív sejtek nagyobb arányú cisztává alakulását. A steril desztillált vízzel állandó térfogaton fenntartott kontroll tenyészetben megfigyelt cisztaképződés háttérében a tápanyagok (nitrogén és foszfor) kimerülése áll (ld. 4.3.2.4. fejezet). A kiszáradó tenyészetek 11. naptól megfigyelhető kisebb cisztaszámának oka a 7. naptól szignifikánsan kisebb vegetatív sejtszámban keresendő: a kevesebb vegetatív sejtől kevesebb ciszta képződhetett a kísérlet végére.

4.3.2.3. A különböző sejtípusok aránya a tenyészetekben

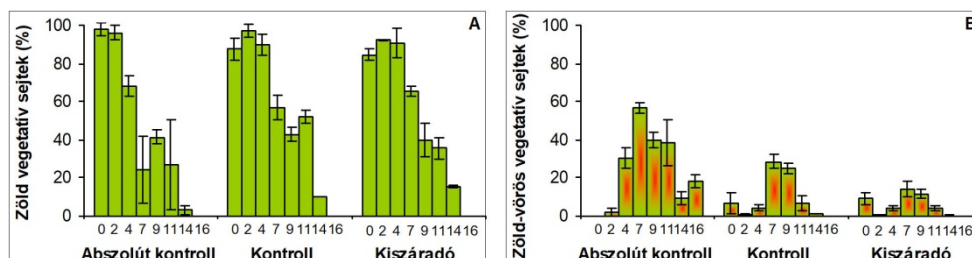
A zöld vegetatív sejtek aránya többé-kevésbé folyamatosan csökkent a 16 napos expozíció alatt minden tenyészetben (18A. ábra). Az abszolút kontroll tenyészetekben a 4., 7. és 14. napokra volt tapasztalható szignifikáns csökkenés ($p < 0,05$). A kontroll tenyészetekben a 2. és 11. nap kivételével minden nap szignifikánsan csökkent a zöld vegetatív sejtek aránya a tenyészetekben ($p < 0,05$). A kiszáradó tenyészetekben a 4. naptól szignifikáns csökkenés volt megfigyelhető a kísérlet végéig ($p < 0,05$; 18A. ábra). Összehasonlítva a különböző beállításokat elmondható, hogy a 4. és 7. napokon a kontroll, a 14. napon a kiszáradó tenyészetben szignifikánsan nagyobb arányban fordultak elő zöld vegetatív sejtek a másik két beállításhoz képest, illetve a 16. napon a kontrollban a kiszáradó és az abszolút kontroll tenyészetekhez képest ($p < 0,05$; F6f. táblázat).

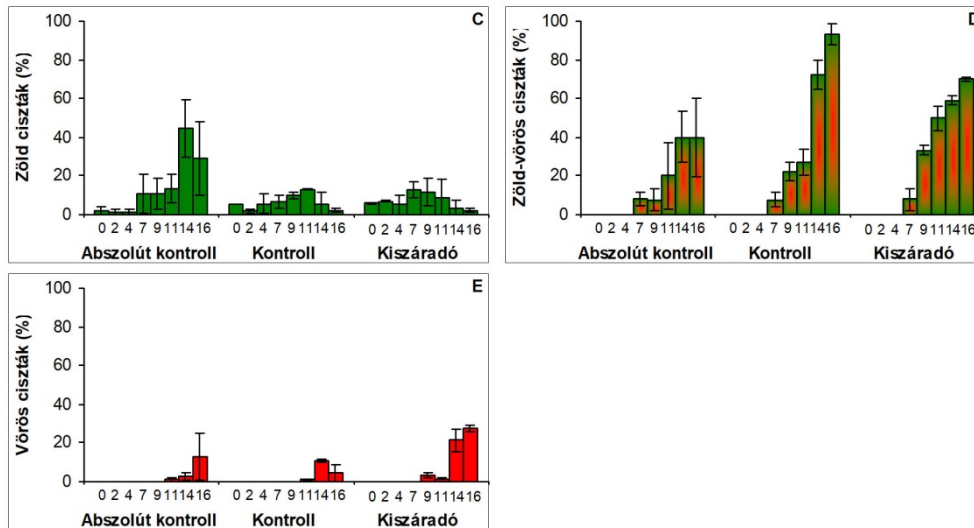
A zöld-vörös vegetatív sejtek aránya növekvő tendenciát mutatott a kísérletek 7. napjáig, majd ezt követően folyamatosan csökkent minden tenyészetben (18B. ábra). Az abszolút kontroll tenyészetekben a 7. napig szignifikáns növekedést, míg a 11 - 14. napokra szignifikáns csökkenést tapasztaltunk a zöld-vörös vegetatív sejtek arányában. A kontroll tenyészetben a 7. napig nőtt a zöld-vörös vegetatív sejtek aránya, majd csökkent, míg a 16. napon már nem volt kimutatható ez a sejtípus. A kiszáradó tenyészetben a kontrollhoz hasonlóan változott a zöld-vörös vegetatív sejtek aránya (18B. ábra). Összehasonlítva a különböző beállításokat megfigyelhető, hogy a 4. naptól a 16. napig a kontroll és a kiszáradó tenyészetekben szignifikánsan kisebb volt a zöld-vörös vegetatív sejtek aránya az abszolút kontroll tenyészetekhez képest ($p < 0,05$; F6g. táblázat).

A zöld ciszták aránya a 14. napig nőtt, majd a 16. napra visszaesett az abszolút kontroll tenyészetekben ($p < 0,05$). A kontroll és kiszáradó tenyészetekben hasonló tendencia volt megfigyelhető, időbeni eltolódással: a zöld ciszták aránya nőtt a 11., illetve a 7. napig, majd csökkent a kísérlet végéig. Szignifikáns különbség a kontroll tenyészetben csak a 11. napon, a kiszáradó tenyészetben pedig a 16. napon volt tapasztalható a többi naphoz képest ($p < 0,05$; 18C. ábra). Összehasonlítva a zöld ciszták arányát a különböző összeállításokban kiemelendő, hogy a tenyésztés végén (14-16. nap), szignifikánsan nagyobb arányban voltak jelen zöld ciszták az abszolút kontroll tenyészetben ($p < 0,05$; F6h. táblázat).

A zöld-vörös ciszták aránya az abszolút kontroll és a kontroll tenyészetekben a 7. naptól, míg a kiszáradó tenyészetekben már 4. naptól kezdve folyamatosan nőtt. Szignifikáns növekedés a kontroll tenyészetben a 14-16. napokra ($p < 0,05$), valamint a kiszáradó tenyészetben a 9. naptól a 16. napig volt megfigyelhető ($p < 0,05$; 18D. ábra). Összehasonlítva a zöld-vörös ciszták arányait a különböző beállításokban elmondható, hogy a kiszáradó tenyészetben hamarabb jelent meg ez a sejtípus, aránya a 11. napig nagyobb volt az abszolút kontroll és kontroll tenyészetekben megfigyelhetőtől (F6i. táblázat).

Teljesen vörös, érett ciszták az abszolút kontroll tenyészetben és a kontroll tenyészetben is megjelentek a 11. naptól 1% körüli arányban. Legnagyobb arányuk a 14., illetve a 16. napon volt tapasztalható, alig több, mint 10% értékkel. A vörös ciszták a kiszáradó tenyészetekben a 9. napra jelentek meg, arányuk a 16. napra csaknem 30%-ot ért el (18E. ábra). Összehasonlítva vörös ciszták arányait a különböző beállításokban elmondható, hogy a 9. és a 14. napon szignifikánsan nagyobb arányban voltak jelen a kiszáradó tenyészetekben a kontroll és az abszolút kontroll tenyészetekhez képest, illetve a 16. napon a kontroll tenyészetekhez képest ($p < 0,05$; F6j. táblázat).





18. ábra A zöld vegetatív sejtek (A), a zöld-vörös vegetatív sejtek (B), a zöld ciszták (C), a zöld-vörös ciszták (D) és a vörös ciszták (E) arányának változása az abszolút kontroll, a kontroll és a kiszáradó *Haematococcus pluvialis* tenyészetekben. 0-16: mintavételi napok. Az ábrán az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A statisztikai értékelés eredményeit az F6f-j. táblázatok foglalják össze ($p < 0,05$; ANOVA).

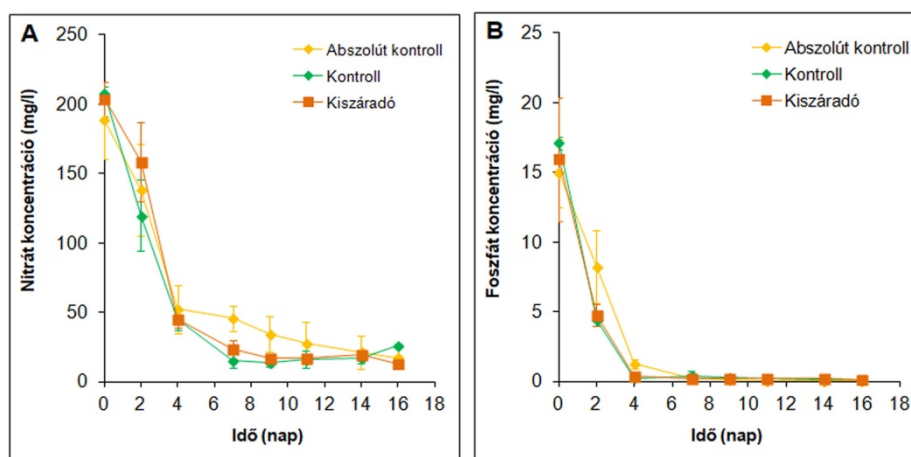
Összevetve a NaCl hatásainak vizsgálata során tapasztaltakat a kiszáradással, a vegetatív sejtek arányai többé-kevésbé hasonló változásokat mutattak (13. és 18. ábra). A zöld ciszták nagyobb arányban jelentek meg a sóval való kezelése során (13C. ábra; F4f. táblázat), mint a kiszáradó kísérletben a kontroll tenyészetben is (18C. ábra; F6h. táblázat), míg a zöld-vörös ciszták aránya kisebb volt a sós kezelés kontroll tenyészetében (13D. ábra; F4g. táblázat), mint a kiszáradó kísérlet kontroll tenyészetében (18D. ábra; F6i. táblázat). A NaCl hatásainak vizsgálata során a kontroll tenyészetekben nem jelentek meg vörös ciszták, csak a nagy NaCl-koncentrációval kezelt tenyészetekben (3 000 és 4 000 mg/l - 16. nap), ott is csak igen kis százalékban. Ezek az eredmények első megközelítésben azt sugallják, hogy a kiszáradás okozta hatások erősebbek a ciszták képződésére és érésére, mint a növekvő sókoncentráció okozta ozmotikus stressz. Figyelembe kell venni azonban, hogy a két kísérletsorozat során alkalmazott térfogat eltérő volt. A megfigyelt maximális összes sejtszámokban ugyan nem volt lényeges különbség a két kísérletsorozat között (12. és 17. ábra), azonban a nagyobb térfogatú sós kezeléseknél a tenyészet fényviszonyai minden bizonnyal jelentősen különböztek a kisebb térfogatú kiszáradó kísérletsorozat tenyészeinek fényviszonyaitól: utóbbi esetben a sejteken nagyobb gyakorisággal érhetett nagy fényintenzitás. Mint az a 4.3.2.2.

fejezetben is említésre került, a cisztásodást és a karotinoidok felhalmozását leginkább a megvilágítás, a fény mennyisége befolyásolja (Borowitzka, 1992; Kobayashi és mtsai, 1997b; Oslan és mtsai, 2021). Az itt részletezett különbségek tehát a NaCl-dal való kezelés és a kiszáradás között részben az eltérő méretű élettérnek is köszönhetőek. Az biztosan kijelenthető, hogy a szalinitás növekedése, akár nagyobb sókoncentráció, akár betöményedés révén alakul ki, a cisztaképződést és a karotinoidok felhalmozását indukálja az alkalmazott *H. pluvialis* izolátumban.

4.3.2.4. A nitrát- és foszfát-koncentráció változása

A nitrát-koncentráció csökkenő tendenciát mutatott, a 7. napra még a folyamatos utánpótlás mellett is a kiindulási koncentráció 30%-ára csökkent az abszolút kontroll tenyészetben, 10% alá a kontroll és a kiszáradó tenyészetekben (19A. ábra). A 9. napon a kontroll tenyészetben mérhető érték kivételével nem volt jelentős különbség az adott napokon az egyes tenyészetekben mért nitrát-koncentrációk között (F6k. táblázat).

A foszfát-koncentráció a napok előrehaladtával szintén folyamatosan csökkent, még gyorsabb ütemben, mint a nitrát esetében, a 4. napra a sejtek szinte teljesen elfogyasztották azt minden tenyészetben (19B. ábra). Összehasonlítva a foszfát koncentrációját a különböző beállításokban elmondható, hogy az abszolút kontroll tenyészetekben szignifikánsan nagyobb volt a foszfát koncentrációja a 2. és a 4. napon a kontroll és a kiszáradó tenyészetekhez képest ($p < 0,05$; F6l. táblázat).



19. ábra Az abszolút kontroll, a kontroll és a kiszáradó *Haematococcus pluvialis* tenyészetek nitrát (A) és foszfát (B) koncentrációja mg/l-ben megadva. Az átlagértékeket és a szórásokat

ábrázoljuk (n=3). A statisztikai értékelés eredményeit az F6k-l. táblázatok foglalják össze (p<0,05; ANOVA).

Az abszolút kontroll tenyészetekben megjelenő nagyobb nitrát, illetve foszfát-koncentrációkat a tápoldattal való folyamatos térfogatpótlás okozta. Kísérletünkben a 4. napon kialakuló foszfát-, majd a 7. naptól fellépő nitráthiány miatt éhezés alakult ki, amelyről korábbi tanulmányok alapján már ismert, hogy cisztaképződéshez és pigment felhalmozódáshoz vezet (Boussiba és mtsai, 1999; Chekanov és mtsai, 2014).

Munkacsoportunk korábbi munkája során is bebizonyosodott, hogy az alkalmazott *H. pluvialis* törzs még a nagyobb térfogatú tenyészetekben is elfogyasztja szinte a teljes foszfát-mennyiséget és a foszfátéhezés cisztaképződéshez és pigment felhalmozódáshoz vezet (Dobronoki, 2020). Kang és munkatársai (2006) a *H. pluvialis* algával végzett kísérleteik során hasonló eredményeket írtak le, amikor előtisztított szennyvízben nevelték a sejteket. A kísérlet során az algasejtek a 2. napra eltávolították az összes foszfátot, az 5. napra pedig az összes nitrátot a tenyészetekből, majd az ezt követő tápanyaghiány hatására a vegetatív sejtek astaxanthint tartalmazó vörös cisztákká alakultak.

A bemutatott eredményeink alapján arra lehet következtetni (különösen a kontroll tenyészetben bekövetkező változásokat figyelembe véve), hogy a tápanyaghiány lehet az egyik fő oka a cisztásodásnak és a pigment felhalmozódásnak. Mint az a 4.3.2.1. fejezetben bemutatásra került, a betöményedés mértéke a klorid tartalom alapján nem kifejezetten kiemelkedő: a kiszáradó tenyészetben a 16. napon mérhető klorid-koncentráció a 250 mg/l NaCl-dal kezelt tenyészetben a 11. napon mérhető klorid-koncentrációval mérhető össze. A 250 mg/l NaCl-dal kezelt tenyészetben nem jelentek meg teljesen érett vörös ciszták (4.3.1.2. fejezet), míg a kiszáradó tenyészetekben már a 9. naptól kimutathatók voltak, és a kísérlet végére arányuk csaknem 30%-ot ért el (4.3.2.3. fejezet). Mindez arra utal, hogy a folyamatokban a térfogatcsökkenés, és ezzel együtt a fényviszonyokban kialakuló különbségek is jelentős szerepet játszanak.

4.4. Új tudományos eredmények

Az algák sótűrő és sótoleráló képességének vizsgálatával kapcsolatban az új tudományos eredmények a következők:

- Bizonyítást nyert, hogy a változatos élőhelyeken előforduló, közönséges zöldalgák általánosságban széles só-toleranciával jellemezhetők, sótűrőnek tekinthetők.
- Kimutattuk, hogy a szárazföldi környezetben is gyakran megjelenő *Chlorella* és *Chlorococcum* fajok nagyobb sótoleranciával jellemezhetők, mint a főleg édesvízi élőhelyeken előforduló fajok.
- A sótolerancia és a vezetőképesség csökkentése, valamint a kloridfelhalmozás között nincs egyértelmű összefüggés. A szárazföldi környezetben is jellemzően előforduló fajok sótűrésének hátterében nem az ionfelhalmozás áll.
- a nitrát és foszfát felvételét a sókoncentráció közvetlenül nem befolyásolja, csak közvetetten, a növekedés gátlásán keresztül.

A tápanyagtartalom (nitrát és foszfát) hatása a sótoleranciára témához kapcsolódó új tudományos eredmények a következők:

- A kis N:P arány nagy tápanyagtartalom mellett sem kedvező a zöldalgák növekedésének, ugyanakkor a nagy tápanyagtartalom javítja a sótoleranciát.
- A nagy tápanyagtartalom kedvezően befolyásolja a kloridfelhalmozást.
- A N:P arány egyértelműen hatással van a foszfát eltávolítás mértékére: a nagy N:P arány kedvez a hatékony foszfát-eltávolításnak.

A szalinitás életsiklusra gyakorolt hatásaival kapcsolatban az alábbi új tudományos eredmények fogalmazhatók meg:

- A NaCl hozzáadásával növelt szalinitás az általános védelmi mechanizmusokat indukálja a *Haematococcus pluvialis* zöldalgában: megindul a cisztaképzés és az astaxanthin-felhalmozás.
- A kis mértékben felvételre kerülő ion (jelen esetben klorid) mennyiségének mérése alkalmas a térfogatcsökkenés során

bekövetkező betöményedés (szalinitás-növekedés) igazolására.

- A növekvő szalinitás mellett a nitrát és a foszfát gyors kimerülése, valamint a térfogatcsökkenés és ezzel együtt az „élőhely” fényviszonyainak megváltozása azok a fő környezeti tényezők, amelyek a cisztaképzést és az anyagcseretermék-felhalmozást indukálják.

5. ÖSSZEFOGLALÁS

5.1. Az algák sótűrő és sótalanító képességének vizsgálata

Az eredmények alapján a Célkitűzésekben feltett kérdésekre az alábbi válaszok adhatók:

A kilenc zöld mikroalga izolátum mindegyike sótűrőnek tekinthető, hiszen még nagy sókoncentrációk (pl.: 1 000 - 10 000 mg/l) mellett is képesek voltak a növekedésre (2. ábra). A szárazföldi környezetben is gyakran megjelenő *Chlorella* és *Chlorococcum* fajok nagyobb sótoleranciával jellemezhetők, mint a főleg édesvízi élőhelyen előfordulók (2. táblázat).

A tenyészetek vezetőképesség-csökkentő képességét tekintve a növekedésükben gátolt, kezelt tenyészetek ionfelvétele szignifikáns volt a legtöbb vizsgált izolátum esetében, így mindegyik hozzájárulhat a klorid tartalom csökkentéséhez is. Nem mutatható ki egyértelmű összefüggés a nagyobb sótolerancia, és a vezetőképesség csökkentés, illetve kloridfelhalmozás között. A toleránsabb, „terresztris” izolátumok kis mértékű vezetőképesség csökkentése és klorid eltávolítása mögött az állhat, hogy esetükben a folyamatos ioncsere-mechanizmusok jellemzőbbek lehetnek, mint az ion-felhalmozás (Fraghl és mtsai, 2015).

A nitrát eltávolítás mértéke csak 5 000 mg/l és afeletti NaCl koncentrációknál csökkent szignifikánsan, de még ezekben az esetekben is jelentős mértékű nitrát eltávolítás történt (5. ábra; F2f. táblázat). Töményebb oldatokban a nitrát eltávolítás gátlása egyértelműen összefügg a tenyészetek növekedésének gátlása miatti kisebb sejtszámmal (kevesebb sejt kevesebb tápanyagot vesz fel; 2. ábra). A Bold's Basal tápoldatban (BBM; N:P = 1,7) nevelt zöld mikroalga tenyészetek nem mutattak jelentős foszfát eltávolítást (6. ábra; F2h. táblázat). Feltételezhető foszfor-raktárak megléte (Moudriková és mtsai, 2017), de nagy valószínűséggel a tápoldat kisebb N:P aránya miatt (Arora és mtsai, 2019) következett be a kismértékű foszfátfelvétel. Kielégítőbb foszfor eltávolítás csak nagyobb, megfelelőbb N:P arány mellett várható (Li és mtsai, 2010; Feng és mtsai, 2011).

Mindegyik vizsgált faj sokféle víztestben gyakori (John és mtsai, 2002), így joggal feltételezhető, hogy a mikroalgák közössége fennmaradna mesterséges inokuláció vagy természetes betelepülés után és hatékonyan tudna hozzájárulni a sós szennyvizek remediációjához (Figler és mtsai, 2019).

5.2. A tápanyagtartalom (nitrát és foszfát) hatása a sótoleranciára

Eredményeink rámutattak arra, hogy a tápoldatok nitrát és foszfát tartalmának csekély eltérései (a „tápanyagban gazdag” kategóriában) a N:P arány eltéréseit eredményezik, ami jelentősen eltérő növekedési jellemzőket eredményezhet. Az eredmények azt sugallják, hogy a nagy nitrát tartalom (100 mg/l felett) hasonlóan nagy foszfát-koncentráció mellett (kicsi N:P arányt eredményezve) nem a legkedvezőbb feltétel a *C. morus* zöldalgának (7A. ábra). A vizsgált izolátum halotoleráns fajnak tekinthető, hisz figyelemre méltó növekedést mutat 1 000 mg/l NaCl koncentrációig (7. ábra). Úgy tűnik, hogy a nagyobb tápanyagtartalom hozzájárul a nagyobb halotoleranciához.

A sótoleranciához hasonlóan a vezetőképesség csökkentése és a klorid eltávolítása nem állt szoros kapcsolatban a kedvező növekedési feltételekkel. A *C. morus* tápanyagtartalomtól és N:P aránytól függetlenül képes eltávolítani a klorid-ionokat, a nagyobb tápanyagtartalom azonban kedvezőbbnek tűnt a folyamat számára (9. ábra; F3d. táblázat).

A nitrát- és foszfátfelvétel esetében megállapítható, hogy ezeket a fiziológiás folyamatokat a vizsgált tartományban a NaCl tartalom közvetlenül nem befolyásolja, ami tovább igazolja a faj halotoleranciáját. Az izolátum jelentős mértékű nitrátot távolított el a különböző tápanyagtartalmú és N:P arányú tápoldatokból különböző sókoncentrációk mellett (10. ábra; F3f. táblázat). A nagy N:P arány kedvez a foszfát eltávolításnak, amit a növekvő NaCl koncentráció jobban gátolt, mint a nitrátfelvételt (11. ábra; F3h. táblázat).

Összességében elmondható, hogy viszonylag nagyobb tápanyagtartalom és kedvező (5 vagy annál nagyobb) N:P arány mellett egy olyan gyakori zöldalga faj, mint a *C. morus*, jelentősen javítani tudná a szennyvíz minőségét. Az eljárás során előállított biomassza összetételének vizsgálata rávilágíthat a faj további felhasználásának előnyeire is (pl.: gyógyszeripar, biodízel előállítás).

5.3. A szalinitás életciklusra gyakorolt hatásai

5.3.1. A különböző sókoncentrációk hatása a *Haematococcus pluvialis* életciklusára

Az utóbbi években folyamatosan nőtt az érdeklődés a *H. pluvialis* zöldalga iránt, amelyről ismert, hogy az astaxanthin-felhalmozó organizmusok közül a legnagyobb mennyiségben képes felhalmozni a pigmentet szélsőséges környezeti feltételek mellett (Masojídek és mtsai, 2008; Ambati és mtsai, 2014). Számos tanulmány foglalkozott azokkal a tényezőkkel, amelyek befolyásolják a *H. pluvialis* növekedését és cisztaképzését, azonban a mai napig vannak elentmondásos eredmények arról, hogy a különböző stressztényezők milyen hatással vannak az algák nyugalmi állapotának megjelenésére ésérésére (pl.: Spencer, 1989; Hata és mtsai, 2001; Park és mtsai, 2014).

Eredményeink alapján elmondható, hogy a tenyészetek növekedésének mértéke a sókoncentráció növekedéssel párhuzamosan folyamatosan csökkent, azaz a növekvő sókoncentráció egyre erősebben gátolta a tenyészetek növekedését (12. ábra). A vegetatív sejtek számát vizsgálva az eredmények azt mutatták, hogy 4. napról a 11. napra nagymértékben csökkent az 50%-os növekedésgátlást okozó NaCl-koncentráció, amely arra utal, hogy a vegetatív sejtek kevésbé toleránsak nagy sókoncentrációk jelenlétében (4. táblázat).

A só okozta stressznek köszönhetően megkezdődött a vegetatív sejtek cisztává alakulása, azok száma folyamatosan emelkedett 1 000 mg/l NaCl-koncentrációig. A növekvő sókoncentráció a karotinoidok felhalmozását indukálta a cisztákban, azaz a NaCl hozzáadásával növelt szalinitás a fajra jellemző védelmi mechanizmusokat indukálja, azok természetes lejátszódását nem akadályozza meg. Az 1 000 mg/l-től nagyobb NaCl-koncentrációk további ciszták képződését nem indukálták, melynek oka valószínűleg az, hogy a nagyobb NaCl-koncentrációk a vegetatív sejtek pusztulását eredményezték (13. ábra).

Habár a vezetőképesség csökkenésének mértéke csökkent a NaCl-koncentráció emelésével, a vizsgált *H. pluvialis* izolátum még így is képes volt nagy mennyiségű ion eltávolítására azokból a tenyészetekből is, amelyekben nagy volt a kezdeti sókoncentráció (14. ábra; F5a. táblázat).

Még a nagy sókoncentrációk ellenére is jelentős mértékű volt a tenyészetek nitrát, illetve foszfát eltávolítása (15. ábra; F5b. táblázat), amely

eredmények azt sugallják, hogy a vizsgált izolátumot megfelelően lehetne alkalmazni különféle alternatív szennyvíztisztítási folyamatok során. A nagyobb, de a növekedést még nem túlzott mértékben gátló sókoncentrációk karotinoid-felhalmozást indukáló hatása tovább növeli a biomassza biotechnológiai értékét (Spencer, 1989; Borowitzka és mtsai, 1991; Boussiba és Vonshak, 1991; Sarada és mtsai, 2002).

5.3.2. A kiszáradás hatásai a *Haematococcus pluvialis* életciklusára

Munkánk célja a *H. pluvialis* növekedésének és életciklusának tanulmányozása volt az élőhely kiszáradását modellező körülmények között, mivel a kiszáradás az egyik leggyakrabban előforduló jelenség a környezetben. A vízi élőhelyeken megfigyelhető párolgás természetes folyamat, amely a térfogatcsökkenéssel párhuzamosan sókoncentráció növekedést is okoz az adott víztestekben. A kiszáradó tenyészetek térfogatának csökkenése mellett az egyre nagyobb klorid-koncentrációk bizonyították a betöményedés folyamatát (16. ábra; F6b. táblázat); ugyanakkor a betöményedés mértéke a klorid tartalom alapján nem kifejezetten kiemelkedő (maximális mértéke a 250 mg/l NaCl kezelésnek felel meg).

A betöményedés szignifikáns emelkedésével, illetve a térfogat csökkenésével egyidőben következik be a fő tápanyagok, a nitrát és a foszfát kimerülése. Habár az abszolút kontroll tenyészetek térfogatpótlása tápoldattal történt, a sejtek a pótolta tápanyagokat azonnal felvehették. Ez magyarázza, hogy a kontroll és a kiszáradó tenyészetek mellett az abszolút kontroll tenyészetekben is elfogyott az összes foszfát a 4. napra, illetve az összes nitrát a 7. napra (19. ábra; F6k-1. táblázat). Ezt követően a tápanyaghiány (foszfát és nitrát) indukálta a vegetatív sejtek cisztákká alakulását. A teljesen érett, vörös ciszták korábban jelentek meg a kiszáradó tenyészetekben a kontroll tenyészetekhez képest, illetve nagyobb arányban voltak jelen, mint a kontroll és az abszolút kontroll tenyészetekben (18. ábra; F6j. táblázat). Ezek az eredmények azt sugallják, hogy a kiszáradás a tápanyaghiány mellett egy további környezeti stressz volt a jelen kísérleti beállításban, amely a ciszták érését, a karotinoidok felhalmozódását indukálta. Feltételezhető, hogy a természetben is a tápanyagok kimerülése az elsődleges a cisztásodás folyamatában az élőhely térfogatának csökkenése mellett, hiszen a természetes élőhelyek általában tápanyagokban (különösen foszforban) szegényebbek (Padisák, 2005). Természetesen nem szabad megfeledkezni a

fényről, amely még az itt bemutatott kísérleti körülmények között sem tekinthető állandónak a tenyészetekben, mikro-változásai jelentős hatással lehetnek a ciszták képződésére és érési folyamataira (Borowitzka, 1992; Kobayashi és mtsai, 1997b; Oslan és mtsai, 2021).

Összességében elmondható, hogy egyes zöldalgák a jelentősebb sókoncentrációk túlélésére képesek vegetatív állapotban. Meglepő, hogy a tanulmányozott édesvízi fajok a *Haematococcus pluvialis* kivételével sótoleránsnak tekinthetők. A szárazföldi környezetben is gyakran előforduló izolátumok (*Chlorococcum* sp.; *Chlorella sorokiniana* és *C. vulgaris*; John és mtsai, 2002) nagyobb sótoleranciája ellenben várható volt. Az édesvízi, sótoleráns taxonok a klorid (és minden valószínűség szerint a nátrium) felhalmozásával próbálják biztosítani az ozmotikus egyensúlyt. A toleránsabb, „terresztris” taxonokra nem jellemző a kloridfelhalmozás, vélhetően intenzív transzportfolyamatok felelősek az ozmotikus egyensúly biztosításáért (Fraghl és mtsai, 2015). Ezen tulajdonságok ismerete kulcsfontosságú lehet alternatív szennyvíztisztító eljárások kidolgozása során.

A *Haematococcus pluvialis* merőben más stratégiát képvisel: vegetatív állapotban érzékeny a szalinitás emelkedésére, a folyamat kitarató képletek, ciszták képződését indukálja (Spencer, 1989; Borowitzka és mtsai, 1991; Boussiba és Vonshak, 1991). Meg kell jegyezni, hogy a vegetatív sejtek nagyon intenzív tápanyag (nitrát és foszfát) felvétellel jellemezhetők (19. ábra), így nehéz eldönteni, hogy a cisztásodás folyamatának mely környezeti változás az elindítója. A karotinoid-felhalmozást mutató zöld-vörös, illetve vörös ciszták nagyobb arányú, illetve korábbi megjelenése azonban egyértelműen igazolja, hogy a hasonló stratégiát képviselő algák cisztaképzéssel, és a túlélést biztosító anyagcseretermékek felhalmozásával élik túl a kedvezőtlen időszakot (18. ábra; F6j. táblázat). Ez a tulajdonság a hatékony tápanyag-eltávolítás mellett jelentősen növelheti az alternatív szennyvíztisztítási eljárás során termelődő biomassza értékét.

6. SUMMARY

6.1. Studying the salt tolerance and desalination abilities of algae

According to our results, the study questions asked in Chapter 1.2. can be answered as follows:

All of the studied nine green microalgae isolates can be considered as salt-tolerant, as they were capable of growth even in high salt concentrations (e.g.: 1 000 - 10 000 mg/l; Figure 2.). The species *Chlorella* and *Chlorococcum*, which often appear in terrestrial environments, seem to have higher salt tolerance than that of the species mainly inhabiting freshwater habitats (Table 2.).

Regarding the conductivity-decreasing ability of the cultures, the treated cultures that were inhibited in their growth showed significant ion accumulation in the case of the most studied isolates, which means that all of them might contribute to decreasing the chloride content as well. There is no unequivocal correlation between higher salt tolerance and the decrease of conductivity, or the chloride accumulation. The slight decrease of conductivity and chloride removal of the more tolerant, “terrestrial” isolates may be explained by the possibility that in these cases ion exchange mechanisms might be more prevalent than ion accumulation (Fraghl et al., 2015).

The extent of the nitrate removal only decreased significantly at NaCl concentrations of 5 000 mg/l and above, but even in these cases the amount of removed nitrate was remarkable (Figure 5.; Table F2f). In solutions with higher concentrations the inhibition of nitrate removal was clearly correlated with the decreased cell numbers due to inhibition of the cultures’ growth (fewer cells take up less nutrients; Figure 2.). The green algae cultures cultured in Bold’s Basal medium (BBM; N:P = 1.7) did not show significant phosphate removal (Figure 6.; Table F2h). The existence of intracellular phosphorus pools may be possible (Moudriková et al., 2017), but a more likely reason is the low extent of phosphate uptake due to lower N:P ratio of the medium (Arora et al., 2019). More satisfactory phosphorus removal should only be expected under higher, more adequate N:P ratio (Li et al., 2010; Feng et al., 2011).

All of the studied species are widespread in a wide variety of water

bodies (John et al., 2002), which allow us to assume that following artificial inoculation or natural inhabitation, the community of microalgae would survive and could be efficient in remediation of salty wastewaters (Figler et al., 2019).

6.2. The effect of nutrient content (nitrate and phosphate) to salt tolerance

Our results showed that the slight differences in the nitrate and phosphate content of media (in the “nutrient-rich” category) result in the N:P ratio differing, which can lead to significantly different growth characteristics. The results suggest that high nitrate content (above 100 mg/l) alongside a similarly high phosphate content (resulting in a low N:P ratio) creates less than ideal conditions for the *C. morus* green alga (Figure 7A.). The studied isolate can be considered as halotolerant, as it shows remarkable growth in media up to 1 000 mg/l NaCl concentrations (Figure 7.). It seems that higher nutrient contents support higher halotolerance.

Similarly to salt tolerance, the decrease of conductivity and the removal of chloride are not in close correlation with ideal growth conditions. *C. morus* is capable of removing chloride ions independently of nutrient content and N:P ratio, however, higher nutrient content seemed to be more favourable for the process (Figure 9.; Table F3d).

In case of phosphate- and nitrate-uptake it can be stated that these physiological processes are not directly affected by the NaCl content in the studied range, which further confirms the halotolerance of the species. The isolate removed a remarkable amount of nitrate from media with different nutrient contents and N:P ratios with different salt concentrations (Figure 10.; Table F3f). High N:P ratios promote phosphate removal, which was more inhibited by the increasing NaCl concentration than nitrate uptake (Figure 11.; Table F3h).

In conclusion, a widespread green alga species such as *C. morus* could considerably improve the quality of wastewaters under relatively high nutrient content and adequate (5 or higher) N:P ratio. Detailed analyses of the composition of the biomass produced during the procedure might highlight the benefits of further application of the species (e.g.: pharmaceutical industry, biodiesel production).

6.3. Effects of salinity on life cycle

6.3.1. Effects of different salt concentrations on the life cycle of *Haematococcus pluvialis*

In recent years there was a steadily increasing interest in the green alga *H. pluvialis*, which is known to naturally produce the most astaxanthin under extreme environmental conditions (Masojídek et al., 2008; Ambati et al., 2014). A great number of studies investigated the factors affecting the growth and cyst formation of *H. pluvialis*, however, there are some contradicting results to this day on how certain stress factors affect the appearance of the resting state and maturation of the resting cell types (e.g.: Spencer, 1989; Hata et al., 2001; Park et al., 2014).

According to our results it can be stated that the growth of the cultures decreased in accordance with the increasing salt concentration, i.e. increasing salt concentration more and more strongly inhibited the growth of the cultures (Figure 12.). The vegetative cell number changes show that EC₅₀ values decreased substantially from day 4 to day 11, suggesting that vegetative cells are less tolerant to high salt concentrations (Table 4.).

Due to the stress caused by salt, vegetative cells transformed into cysts, their number continuously increased up to 1 000 mg/l NaCl. The increasing salt concentration induced carotenoid accumulation in the cysts, which means the salinity increase due to added NaCl induces species-specific defence mechanisms, it does not prevent to complete the natural process. NaCl concentrations above 1 000 mg/l did not induce further cyst formation, which may be due to the destruction of vegetative cells (Figure 13.).

Even though the extent of conductivity decrease was lower at higher NaCl concentrations, the studied *H. pluvialis* isolate was still able to remove a remarkable amount of ions even from cultures with high initial salt concentrations (Figure 14.; Table F5a).

Regardless of high salt concentrations, the nitrate- and phosphate-removal of the cultures was significant (Figure 15.; Table F5b), which results suggest that the studied isolate might be suitable for use in alternative wastewater-treatment procedures. The carotenoid accumulation inducing effect of higher, but not significantly growth-inhibiting salt concentrations further increase the biotechnological value of the biomass (Spencer, 1989; Borowitzka et al., 1991; Boussiba and Vonshak, 1991; Sarada et al., 2002).

6.3.2. Effects of drying out on the life cycle of *Haematococcus pluvialis*

The aim of our research was studying the growth and life cycle of *H. pluvialis* under conditions modelling habitat drying out, as this is one of the most frequently occurring phenomena in nature. The evaporation observable in water habitats is a natural process, which in parallel with the decrease in volume results in increasing salt concentrations in the given water bodies. Alongside the decreasing volume of the drying out cultures, the higher chloride concentrations have proven the process of concentration (Figure 16; Table F6b); at the same time, the degree of this process was not particularly outstanding based on the chloride content (its maximum degree corresponds to the 250 mg/l NaCl treatment).

The main nutrients, nitrate and phosphate, are depleted at the same time as the concentration increases significantly and the volume decreases. Although the maintenance of culture volume of the absolute control cultures was done by adding culturing medium, the cells were capable of immediately absorbing the replaced nutrients. This explains why the absolute control cultures also removed all phosphate by day 4, and all nitrate by day 7, similarly to the control and to the drying out cultures (Figure 19.; Table F6k-l). After this, the absence of nutrients (phosphate and nitrate) induced transforming vegetative cells into cysts. The fully mature, red cysts appeared sooner in the drying out cultures than in the control cultures, and their proportion was higher than in the control and absolute control cultures (Figure 18.; Table F6j). These results suggest that drying out is an additional environmental stress together with the absence of nutrients in the current experimental settings, which induced the maturing of cysts and carotenoid accumulation. Presumably, the exhaustion of nutrients is the primary reason for cyst production in nature besides the decrease of the volume of the habitats, as the natural habitats typically poor in nutrients (especially in phosphorus; Padisák, 2005). Naturally, light must also be taken into consideration, which cannot be viewed as a constant factor in the cultures even in the research conditions presented here, its micro-changes might have significantly affected cyst formation and maturing (Borowitzka, 1992; Kobayashi et al., 1997b; Oslan et al., 2021).

Overall, it can be said that certain green algae are able to survive higher salt concentrations in their vegetative state. Surprisingly, all studied freshwater species can be considered as halotolerant ones, except *Haematococcus pluvialis*. The salt tolerance of isolates often found in

terrestrial habitats (*Chlorococcum* sp.; *Chlorella sorokiniana* and *C. vulgaris*; John et al., 2002) was according to expectations. The salt-tolerant freshwater taxa attempt to uphold their osmotic balance by accumulating chloride (and most likely sodium). Chloride accumulation is not typical for more tolerant „terrestrial” species, their osmotic balance might be held up by intensive transport processes (Fraghl et al., 2015). Knowledge of these attributes may be crucial for developing alternative wastewater-treatment procedures.

Haematococcus pluvialis represents a very different approach: it is sensitive to the increase in salinity in its vegetative state, the process induces forming dormant state, i.e. cysts (Spencer, 1989; Borowitzka et al., 1991; Boussiba and Vonshak, 1991). It is also important to mention that the vegetative cells can be described with highly intensive nutrient (nitrate and phosphate) uptake (Figure 19.), which makes it hard to point out, which environmental change initiates the process of cyst formation. However, the sooner appearance and higher proportion of green-red and red cysts indicating carotenoid accumulation clearly proves that algae with similar strategies survive adverse conditions by forming cysts and accumulating nutrients that ensure survival (Figure 18.; Table F6j). This characteristic along with the effective nutrient removal might greatly increase the value of the biomass produced during alternative wastewater-treatment procedures.

7. KÖSZÖNETNYÍLVÁNÍTÁS

Köszönetemet szeretném kinyilvánítani témavezetőmnek, Dr. Bácsi Istvánnak az évek során nyújtott szakmai útmutatásért, a doktori értekezés megírása során adott rengeteg hasznos tanácsért, illetve a folyamatos támogatásért még a legnehezebb napjaimon is. Hálával tartozom Dr. B-Béres Viktóriának, aki számos tanáccsal és segítséggel látott el a dolgozat alapjául szolgáló nemzetközi publikációk elkészítése során.

Köszönettel tartozom még Kovácsné Gábor Anikónak, a Hidrobiológiai Tanszék vegyésztechnikusának, hogy tapasztalataival és tudásával segítette a laboratóriumban végzett munkámat. Külön köszönet Bereczki E. Blanka, Fekete B. Rebeka, Gácsi Mónika, Kerekes Donát, Lőrincz Alexandra és Márton Kamilla szakdolgozóknak a kísérletekben való közreműködésükért.

Szeretnék köszönetet mondani a Debreceni Egyetem Hidrobiológiai Tanszékének, amely helyet biztosított kísérleteim elvégzéséhez, illetve hálásan köszönöm a Debreceni Egyetem Növénytani Tanszékének is a biomassa összegyűjtésében nyújtott segítséget a kutatásom kezdetén.

A munka a GINOP-2.2.1-15-2016-00029 - Termál- és gyógyvizek optimalizált újrahasznosítása és környezetterhelő hatásának csökkentése innovatív mikrobiológiai, ipari, valamint kavitációs technológiák ötvözésével, az NKFIH FK 131 917 - Természetes és antropogén eredetű stressz hatása algák kitartó képlet képzésére és raktározott anyag felhalmozására, valamint az ÚNKP-21-3-II-DE-81 - Különböző környezeti tényezők (kiszáradás, sókoncentráció, tápanyagellátás) hatásai a *Haematococcus pluvialis* zöldalga fiziológiájára című pályázatok támogatásával jött létre.

Végül, de nem utolsó sorban teljes szívemből köszönöm barátnőmnek, Keindl Nikolettnek, aki képes volt hosszú órákon keresztül átolvasni velem ezt az értekezést, aki végig mellettem állt és biztosított abban, hogy meg tudom csinálni.

8. IRODALOMJEGYZÉK

- Abdel-Raouf N, Al-Homaidan AA, Ibraheem IBM (2012) Microalgae and wastewater treatment. *Saudi J. Biol. Sci.* 19:257–275.
- Abeliovich A, Azov Y (1976) Toxicity of ammonia to algae in a wastewater oxidation ponds. *Appl. Environ. Microbiol.* 31:801–806.
- Adams C, Bugbee B (2014) Nitrogen retention and partitioning at the initiation of lipid accumulation in nitrogen-deficient algae. *PSA* 50:356–365.
- Aigner S, Glaser K, Arc E, Holzinger A, Schletter M, Karsten U, Kranner I (2020) Adaptation to aquatic and terrestrial environments in *Chlorella vulgaris* (Chlorophyta). *Front. Microbiol.* 11:585836.
- Aitchison PA, Butt VS (1973) The relation between the synthesis of inorganic polyphosphate and phosphate uptake by *Chlorella vulgaris*. *J. Exp. Bot.* 24:497–510.
- Alketife AM, Judd S, Znad H (2017) Synergistic effects and optimization of nitrogen and phosphorus concentrations on the growth and nutrient uptake of a freshwater *Chlorella vulgaris*. *Environ. Technol.* 38:94–102.
- Almomani F, Judd S, Bhosale RR, Shurair M, Aljaml K, Khraisheh M (2019) Integrated wastewater treatment and carbon bio-fixation from flue gases using *Spirulina platensis* and mixed algal culture. *Process. Saf. Environ. Prot.* 124:240–250.
- Alpert P, Oliver MJ (2002) Drying without dying. In: Black M, Pritchard HW (eds.) *Desiccation and survival in plants: drying without dying*. CABI Publishing, Wallingford, UK, pp. 3–44.
- Albert R, Popp M (1977) Chemical composition of halophytes from the Neusiedler Lake region in Austria. *Oecologia* 27:157–170.
- Alvensleben N, Stookey K, Magnusson M, Heimann K (2013) Salinity tolerance of *Picochlorum atomus* and the use of salinity for contamination control by the freshwater cyanobacterium *Pseudanabaena limnetica*. *PLoS One* 8:e63569.
- Alvensleben N, Magnusson M, Heimann K (2016) Salinity tolerance of four freshwater microalgal species and the effects of salinity and nutrient limitation on biochemical profiles. *J. Appl. Phycol.* 28:861–876.
- Ambati RR, Phang S-M, Ravi S, Aswathanarayana RG (2014) Astaxanthin: sources, extraction, stability, biological activities and its commercial applications – a review. *Mar. Drugs* 12:128–152.
- Aoyama H, Saitoh S, Kuroiwa T, Nakamura S (2014) Comparative analysis of zygospore transcripts during early germination in *Chlamydomonas reinhardtii*. *J. Plant Physiol.* 171:1685–1692.
- Apte SK, Thomas J (1983) Sodium transport in filamentous nitrogen-fixing cyanobacteria. *J. Biosci.* 5:225–234.
- Arámburo-Miranda IV, Ruelas-Ramírez EH (2017) Desalination of sea water with aquatic lily (*Eichhornia crassipes*). *Environ. Sci. Pollut. Res.* 24:25676–25681.
- Aravantinou AF, Theodorakopoulos MA, Manariotis ID (2013) Selection of microalgae for wastewater treatment and potential lipids production. *Bioresour. Technol.* 147:130–134.
- Arora N, Laurens LML, Sweeney N, Pruthi V, Poluri KM, Pienkos PT (2019) Elucidating the unique physiological responses of halotolerant *Scenedesmus sp.* cultivated in sea water for biofuel production. *Algal Res.* 37:260–268.

- Aslan S, Kapdan IK (2006) Batch kinetics of nitrogen and phosphorus removal from synthetic wastewater by algae. *Ecol. Eng.* 28:64–70.
- Ayed HBAB, Taidi B, Ayadi H, Pareau D, Stambouli M (2016) Magnesium uptake by the green microalga *Chlorella vulgaris* in batch cultures. *J. Microbiol. Biotechnol.* 26:503–510.
- Aylward B, Bandyopadhyay J, Belausteguigotia J et al. (2005) Freshwater Ecosystem Services. In: Chopra K, Leemans R, Kumar P, Simons H (eds.) *Ecosystems and human well-being: policy responses*. Island Press, Washington, DC, USA, pp. 213–255.
- Ayre JM, Moheimani NR, Borowitzka MA (2017) Growth of microalgae on undiluted anaerobic digestate of piggery effluent with high ammonium concentrations. *Algal Res.* 24:218–226.
- Azov Y, Goldman JC (1982) Free ammonia inhibition of algal photosynthesis in intensive cultures. *Appl. Environ. Microbiol.* 43:735–739.
- Baek MH, Kim JH, Chung BY, Kim JS, Lee IS (2005) Alleviation of salt stress by low dose gamma-irradiation in rice. *Biol. Plant.* 49:273–276.
- Bartels D, Lüttge U, Beck E (2011) Introduction. In: Lüttge U, Beck E, Bartels D (eds.) *Plant desiccation tolerance*. Springer, Berlin, Heidelberg, DE, pp. 3–10.
- Bartosz G (1997) Oxidative stress in plants. *Acta Physiol. Plant.* 19:47–64.
- Bayer A (1985) A többcélú hévízhasznosítás vízminőségi kérdései. *Hidr. Közl.* 4:247–252.
- B-Béres V, Tóthmérész B, Bácsi I, Borics G, Abonyi A, Tapolczai K, Rimet F, Bouchez A, Várbíró G, Török P (2019) Autumn drought drives functional diversity of benthic diatom assemblages of continental streams. *Adv. Water Resour.* 126:129–136.
- Belnap J, Lange OL (eds.) (2001) *Biological soil crusts: structure, function, and management*. Springer, Berlin, DE.
- Beltrán JM (1999) Irrigation with saline water: Benefits and environmental impact. *Agric. Water Manag.* 40:183–194.
- Ben-Amotz A, Tomabene TG, Thomas WH (1985) Chemical profile of selected species of microalgae with emphasis on lipids. *J. Phycol.* 21:72–81.
- BenMoussa-Dahmen I, Chtourou H, Rezgui F, Sayadi S, Dhouib A (2016) Salinity stress increases lipid, secondary metabolites and enzyme activity in *Amphora subtropica* and *Dunaliella* sp. for biodiesel production. *Bioresour. Technol.* 218:816–825.
- Bremauntz MP, Torres-Bustillos LG, Cañizares-Villanueva R-O, Duran-Paramo E, Fernández-Linares L (2011) Trehalose and sucrose osmolytes accumulated by algae as potential raw material for bioethanol. *Nat. Resour.* 2:173–179.
- Billi D, Potts M (2002) Life and death of dried prokaryotes. *Res. Microbiol.* 153:7–12.
- Bisson MA, Gutknecht J (1975) Osmotic regulation in the marine alga, *Codium decorticans*. I. Regulation of turgor pressure by control of ionic composition. *J. Membr. Biol.* 24:183.
- Blumwald E, Aharaon GS, Apse MP (2000) Sodium transport in plant cells. *Biochem. Biophys. Acta* 1465:140–151.
- Borowitzka MA (1992) Comparing carotenogenesis in *Dunaliella* and *Haematococcus*: implications for commercial production strategies. In: Villa TG, Abalde J (eds.) *Profiles on biotechnology*. Universidade de Santiago de Compostela, Santiago de Compostela, ES, pp. 301–310.
- Borowitzka MA, Huisman JM, Osborn A (1991) Culture of astaxanthin-producing green alga

- Haematococcus pluvialis*. I. Effects of nutrients on growth and cell type. *J. Appl. Phycol.* 3:295–304.
- Borowitzka MA, Moheimani NR (2013) Sustainable biofuels from algae. *Mitig. Adapt. Strateg. Glob. Chang.* 18:13–25.
- Boussiba S, Vonshak A (1991) Astaxanthin accumulation in the green alga *Haematococcus pluvialis*. *Plant Cell Physiol.* 32:1077–1082.
- Boussiba S, Bing W, Yuan JP, Zarka A, Chen F (1999) Changes in pigments profile in the green alga *Haematococcus pluvialis* exposed to environmental stresses. *Biotechnol. Lett.* 21:601–604.
- Brown N, Shilton A (2014) Luxury uptake of phosphorus by microalgae in waste stabilisation ponds: current understanding and future direction. *Rev. Environ. Sci. Biotechnol.* 13:321–328.
- Burchardt L, Balcerkiewicz S, Kokocinski M, Samardakiewicz S, Adamski Z (2006) Occurrence of *Haematococcus pluvialis* Flotow emend Wille in a small artificial pool on the university campus of the collegium biologicum in poznan (Poland). *Biodivers. Res. Conserv.* 1:163–166.
- Büdel B (2005) Microorganisms of biological crusts on soil surface. In: Buscot F, Varma A (eds.) *Microorganisms in Soils: Roles in Genesis and Functions*, Springer, Berlin, Heidelberg, DE, pp. 307–323.
- Büdel B (2011) Eukaryotic algae. In: Lüttge U, Beck E, Bartels D (eds.) *Plant desiccation tolerance*, Springer, Berlin, Heidelberg, DE, pp. 45–61.
- Cai W, Zhao Z, Li D, Lei Z, Zhang Z, Lee D-J (2019) Algae granulation for nutrients uptake and algae harvesting during wastewater treatment. *Chemosphere* 214:55–59.
- Calahan D, Dunham M, DeSevo C, Koshland DE (2011) Genetic analysis of desiccation tolerance in *Saccharomyces cerevisiae*. *Genetics* 189:507–519.
- Calheiros CS, Rangel AO, Castro PM (2008) Evaluation of different substrates to support the growth of *Typha latifolia* in constructed wetlands treating tannery wastewater over long-term operation. *Bioresour. Technol.* 99:6866–6877.
- Cardon ZG, Gray DW, Lewis LA (2008) The green algal underground: evolutionary secrets of desert cells. *Bioscience* 58:114–122.
- CCAP Media Recipes A. <https://www.ccap.ac.uk/media/documents/BB.pdf> (2021. febrúar 5.).
- CCAP Media Recipes B. <https://www.ccap.ac.uk/media/documents/JM.pdf> (2021. febrúar 5.).
- Chawla P, Malik A, Sreekrishnan TR, Dalvi V, Gola D (2020) Selection of optimum combination via comprehensive comparison of multiple algal cultures for treatment of diverse wastewaters. *Environ. Technol. Innov.* 18:100758.
- Chekanov K, Lobakova E, Selyakh I, Semenova L, Sidorov R, Solovchenko A (2014) Accumulation of astaxanthin by a new *Haematococcus pluvialis* strain BM1 from the White Seacoastal rocks (Russia). *Mar. Drugs* 12:4504–4520.
- Chisti Y (2013) Constraints to commercialization of algal fuels. *J. Biotechnol.* 167:201–214.
- Choi HJ, Lee SM (2015) Effect of the N/P ratio on biomass productivity and nutrient removal from municipal wastewater. *Bioprocess Biosyst. Eng.* 38:761–766.
- Coleman AW (1983) The roles of resting spores and akinetes in chlorophyte survival. In: Fryxell GA (ed.) *Survival Strategies of the Algae*. Cambridge University Press, New

- York, NY, USA, pp. 1–21.
- Collos Y, Gagne C, Laabir M, Vaquer A, Cecchi P, Souchu P (2004) Nitrogenous nutrition of *Alexandrium catenella* (Dinophyceae) in cultures and in Thau lagoon, southern France. *J. Phycol.* 40:96–103.
- Collos Y, Vaquer A, Souchu P (2005) Acclimation of nitrate uptake by phytoplankton to high substrate levels. *J. Phycol.* 41:466–478.
- Courchesne NM, Parisien A, Wang B, Lan CQ (2009) Enhancement of lipid production using biochemical, genetic and transcription factor engineering approaches. *J. Biotechnol.* 141: 31–41.
- Crowe JH, Hoekstra FA, Crowe LM (1992) Anhydrobiosis. *Annu. Rev. Physiol.* 54:579–599.
- Czygan FC (1970) Blood-rain and blood-snow: nitrogen-deficient cells of *Haematococcus pluvialis* and *Chlamydomonas nivalis*. *Arch. Mikrobiol.* 74:69–76.
- Daily G (1997) *Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems*. Island Press, Washington, DC, USA.
- Dainty J (1960) Ion transport across plant cell membranes. *Proc. Roy. Soc.* 28:3–14.
- Dale B (1983) Dinoflagellate resting cysts: “benthic plankton”. In: Fryxell GA (ed.) *Survival Strategies of the Algae*. Cambridge University Press, New York, NY, USA, pp. 69–136.
- Dash RC, Mohapatra PK, Mohanty RC (1995) Salt induced changes in the growth of *Chlorococcum humicola* and *Scenedesmus bijugatus* under nutrient limited cultures. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 54:695–702.
- De Baar HJW (1994) von Liebig's law of the minimum and plankton ecology (1899–1991). *Prog. Oceanogr.* 33:347–386.
- Delrue F, Álvarez-Díaz PD, Fon-Sing S, Fleury G, Sassi JF (2016) The environmental biorefinery: Using microalgae to remediate wastewater, a win-win paradigm. *Energies* 9:132.
- Demetriou G, Neonaki C, Navakoudis E, Kotzabasis K (2007) Salt stress impact on the molecular structure and function of the photosynthetic apparatus – the protective role of polyamines. *Biochim. Biophys. Acta Bio.* 1767:272–280.
- Dibrova DV, Galperin MY, Mulkidjanian AY (2010) Characterization of the N-ATPase, a distinct, laterally transferred Na⁺-translocating form of the bacterial F-type membrane ATPase. *Bioinformatics* 26:1473–1476.
- Dinakar C, Bartels D (2013) Desiccation tolerance in resurrection plants: new insights from transcriptome, proteome and metabolome analysis. *Front. Plant. Sci.* 4:482.
- Dobronoki D (2020) Cilindrospermopszin tartalmú cianobakteriális kivonatok algaközösségekben betöltött lehetséges szerepe. Egyetemi doktori (PhD) értekezés, Debreceni Egyetem, Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola, Debrecen.
- Donnert D, Salecker M (1999) Elimination of phosphorus from municipal and industrial wastewater. *Water Sci. Technol.* 40:195–202.
- Dortch Q, Clayton JR, Thoresen SS, Ahmed SI (1984) Species differences in accumulation of nitrogen pools in phytoplankton. *Mar. Biol.* 81:237–250.
- Duff KE, Zeeb BA, Smol JP (1997) Chrysophyte cyst biogeographical and ecological distributions: A synthesis. *J. of Biogeogr.* 24:791–812.
- Dupont S, Rapoport A, Gervais P, Beney L (2014) Survival kit of *Saccharomyces cerevisiae*

- for anhydrobiosis. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 98:8821–8834.
- Edlund MB, Stoermer EF (1997) Ecological, evolutionary, and systematic significance of diatom life histories. *J. Phycol.* 33:897–918.
- Edwards AC, Withers PJA (2007) Linking phosphorus sources to impacts in different types of water body. *Soil Use Manag.* 23:133–143.
- Eixler S, Karsten U, Selig U (2006) Phosphorus storage in *Chlorella vulgaris* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) cells and its dependence on phosphate supply. *Phycologia* 45: 53–60.
- Ellegaard M, Ribeiro S, Lundholm N, Andersen T J, Berje T, Ekelund F, Härnström K, Godhe A (2013) Using the sediment archive of living dinoflagellate cysts and other protist resting stages to study temporal population dynamics. In: Lewis JM, Marret F, Bradley L (eds.) *Biological and Geological Perspectives of Dinoflagellates*. Micropalaeontological Society, Special Publications, Geological Society, London, UK, pp. 149–153.
- Ellegaard M, Moestrup Ø, Andersen TJ, Lundholm N (2016) Long-term survival of haptophyte and prasinophyte resting stages in marine sediment. *Eur. J. Phycol.* 51:328–337.
- Ellegaard M, Ribeiro S. (2018) The long-term persistence of phytoplankton resting stages in aquatic 'seed banks'. *Biol. Rev. Camb. Philos.* 93:166–183.
- Elliot AM (1934) Morphology and life history of *Haematococcus pluvialis*. *Arch. Protistenk.* 82:250–272.
- Elser J, Bennett E (2011) A broken biogeochemical cycle. *Nature* 478:29–31.
- Elser JJ (2012) Phosphorus: a limiting nutrient for humanity? *Curr. Opin. Biotech.* 23:833–838.
- Eppley RW (1958) Sodium exclusion and potassium retention by the red marine alga, *Porphyra perforata*. *J. Gen. Physiol.* 41:901–911.
- Erdmann N, Hagemann M (2001) Salt acclimation of algae and cyanobacteria: A comparison. In: Rai LC, Gaur JP (eds.) *Algal Adaptation to Environmental Stresses*. Springer, Berlin, DE, pp. 323–361.
- Evans JH (1958) The survival of freshwater algae during dry periods: Part I. An investigation of the algae of five small ponds. *J. Ecol.* 46:149–167.
- Fábregas J, Domínguez A, Regueiro M, Maseda A, Otero A (2000) Optimization of culture medium for the continuous cultivation of the microalga *Haematococcus pluvialis*. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 53:530–535.
- Fábregas J, Domínguez A, Maseda A, Otero A (2003) Interactions between irradiance and nutrient availability during astaxanthin accumulation and degradation in *Haematococcus pluvialis*. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 61:545–551.
- Fahad S, Hussain S, Matloob A, Khan FA, Khaliq A, Saud S, Hassan S, Shan D, Khan F, Ullah N, Faiq M, Khan MRU, Tareen A, Khan A, Ullah A, Ullah N, Huang J (2015) Phytohormones and plant responses to salinity stress: a review. *Plant Growth Regul.* 75:391–404.
- Faria JMR, Buitink J, van Lammeren AAM, Hilhorst HWM (2005) Changes in DNA and microtubules during loss and re-establishment of desiccation tolerance in germinating *Medicago truncatula* seeds. *J. Exp. Bot.* 56:2119–2130.
- Fazeli MR, Tofighi H, Samadi N, Jamalifar H (2005) Effects of salinity on β -carotene

- production by *Dunaliella tertiolecta* DCCBC26 isolated from the Urmia salt lake, north of Iran. *Bioresour. Technol.* 97:2453–2456.
- Feifel KM, Fletcher S J, Watson LR, Moore SK, Lessard EJ (2015) *Alexandrium* and *Scrippsiella* cyst viability and cytoplasmic fullness in a 60 cm sediment core from Sequim Bay, WA. *Harmful Algae* 47:56–65.
- Feng W, Lindner H, Robbins NE, Dinneny JR (2016) Growing out of stress: the role of cell- and organ-scale growth control in plant waterstress responses. *Plant Cell* 28:1769–82.
- Feng Y, Li C, Zhang D (2011) Lipid production of *Chlorella vulgaris* cultured in artificial wastewater medium. *Bioresour. Technol.* 102:101–105.
- Figler A, B-Béres V, Dobronoki D, Márton K, Nagy SA, Bácsi I (2019) Salt tolerance and desalination abilities of nine common green microalgae isolates. *Water* 11:2527.
- Figler A, Márton K, B-Béres V, Bácsi I (2021) Effects of nutrient content and nitrogen to phosphorous ratio on the growth, nutrient removal and desalination properties of the green alga *Coelastrum morus* on a laboratory scale. *Energies* 14:2112.
- Flechtner VR (2007) North American desert microbiotic soil crust communities: diversity despite challenge. In: Seckbach J (ed.) *Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments*. Springer, Berlin, DE, pp. 537–551.
- Fraghl AM, Shaddad MAK, Galal HR, Hassan EA (2015) Effect of salt stress on growth, antioxidant enzymes, lipid peroxidation and some metabolic activities in some freshwater and marine algae. *Egypt. J. Bot.* 55:1–15.
- French FW, Hargraves PE (1985) Spore formation in the life cycles of the diatoms *Chaetoceros diadema* and *Leptocylindrus danicus*. *J. Phycol.* 21:477–483.
- Fritioff A, Kautsky L, Greger M (2005) Influence of temperature and salinity on heavy metal uptake by submersed plants. *Environ. Pollut.* 133:265–274.
- Fritsch FE, Haines FM (1923) Moisture relation of terrestrial algae. The changes during exposure to drought and treatment with hypertonic solutions. *Ann. Bot.* 37:683–728.
- Fu W, Paglia G, Magnúsdóttir M, Steinarsdóttir EA, Guðmundsson S, Palsson BØ, Brynjólfsson S (2014) Effects of abiotic stressors on lutein production in the green microalga *Dunaliella salina*. *Microb. Cell Fact.* 13:3.
- Gan, X, Shen G, Xin B, Li M (2016) Simultaneous biological desalination and lipid production by *Scenedesmus obliquus* cultured with brackish water. *Desalination* 400:1–6.
- Gao B, Li X, Zhang D, Liang Y, Yang H, Chen M, Zhang Y, Zhang J, Wood A (2017) Desiccation tolerance in bryophytes: the dehydration and rehydration transcriptomes in the desiccation-tolerant bryophyte *Bryum argenteum*. *Sci. Rep.* 7:7571.
- Gao Z, Meng C, Chen YC, Ahmed F, Mangott A, Schenk PM, Li Y (2015) Comparison of astaxanthin accumulation and biosynthesis gene expression of three *Haematococcus pluvialis* strains upon salinity stress. *J. Appl. Phycol.* 27:1853–1860.
- Garcia J, Mujeriego R, Bourrouet A, Penuelas G, Freixes A (2000) Wastewater treatment by pond systems: experiences in Catalonia, Spain. *Water Sci. Technol.* 42:35–42.
- Garciadeblas B, Benito B, Rodríguez-Navarro A (2001) Plant cells express several stress calcium ATPases but apparently no sodium ATPases. *Plant Soil* 235:181–192.
- Garrill A, Tyermam SD, Findlay GP (1994) Ion channels in the plasma membrane of protoplast from the halophytic angiosperm *Zostera muelleri*. *J. Membr. Biol.* 142:381–393.
- Gasulla F, de Nova PG, Esteban-Carrasco A, Zapata JM, Barreno E, Guéra A (2009)

- Dehydration rate and time of desiccation affect recovery of the lichenic algae *Trebouxiaerici*: alternative and classical protective mechanisms. *Planta* 231:195–208.
- Gasulla F, Del Campo EM, Casano LM, Guéra A (2021) Advances in Understanding of Desiccation Tolerance of Lichens and Lichen-Forming Algae. *Plants* 10:807.
- George TS, Giles CD, Menezes-Blackburn D, Condrón LM, Gama-Rodrigues AC, Jaisi D et al. (2017) Organic phosphorus in the terrestrial environment: a perspective on the state of the art and future priorities. *Plant Soil* 427:191–208.
- Gessner F, Schramm W (1971) Salinity and plants. In: Kinne O (ed.) *Marine Ecology, Environmental Factors*. Wiley Interscience, London, UK, pp. 705–1083.
- Ghazy MME, El-Senousy WM, Abdel-Aatty AM, Kamel M (2008) Performance evaluation of a waste stabilization pond in a rural area in Egypt. *Am. J. Environ. Sci.* 4:316–325.
- Ghobadi NM, Rahimi H, Sohrabi T, Naseri A, Tofighi H (2010) Potential risk of calcium carbonate precipitation in agricultural drain envelopes in arid and semi-arid areas. *Agric. Water Manag.* 97:1602–1608.
- Gilbert N (2009) The disappearing nutrient. *Nature* 461:716–718.
- Gilmour DJ, Hipkins MF, Boney AD (1982) The effect of salt stress on the primary processes of photosynthesis in *Dunaliella tertiolecta*. *Plant Sci. Lett.* 26:325–330.
- Gilmour DJ, Hipkins MF, Webber AN, Baker NR, Boney AD (1985) The effect of ionic stress on photosynthesis in *Dunaliella tertiolecta*. Chlorophyll fluorescence kinetics and spectral characteristics. *Planta* 163:250–256.
- Goyal K, Walton LJ, Tunnacliffe A (2005) LEA proteins prevent protein aggregation due to water stress. *Biochem. J.* 388:151–157.
- Gray DW, Lewis LA, Cardon ZG (2007) Photosynthetic recovery following desiccation of desert green algae (Chlorophyta) and their aquatic relatives. *Plant Cell Environ.* 30:1240–1255.
- Guiry MD (2016). In: Guiry MD, Guiry GM (eds.) *AlgaeBase*, World-wide electronic publication. Online elérhető: <https://www.algaebase.org> (2022. március 26.).
- Guiry MD (2018). In: Guiry MD, Guiry GM (eds.) *AlgaeBase*, World-wide electronic publication. Online elérhető: <https://www.algaebase.org> (2022. március 26.).
- Gusev O, Suetsugu Y, Kondrashov AS, Cornette R, Penin AA, Hatanaka R, Kawashima T, Kikuta S, Kanamori H, Katayose Y, Matsumoto T, Logacheva MD, Shimura S, Shagimardanova E, Govorun V, Wisecaver J, Mikheyev A, Koyanagi R, Nishiyama T, Shigenobu S, Shibata TF, Alexeev D, Fujie M, Golygina V, Hasebe M, Okuda T, Satoh N, Kikawada T (2014) Comparative genome sequencing reveals genomic signature of extreme desiccation tolerance in the anhydrobiotic midge. *Nat. Commun.* 5:44784.
- Gustavs L, Görs M, Karsten U (2011) Polyols as chemotaxonomic markers to differentiate between aeroterrestrial green algae (Trebouxiophyceae, Chlorophyta). *J. Phycol.* 47:533–537.
- Hagen C, Siegmund S, Braune W (2002) Ultrastructural and chemical changes in the cell wall of *Haematococcus pluvialis* (Volvocales, Chlorophyta) during aplanospore formation. *Eur. J. Phycol.* 37:217–226.
- Hajibagheri MA, Gilmour DJ, Collins JC, Flowers TJ (1986) Xray microanalysis and ultrastructural studies of cell compartments of *Dunaliella parva*. *J. Exp. Bot.* 37:1725–1732.
- Halterman SG, Toetz DW (1984) Kinetics of nitrate uptake by freshwater algae.

- Hydrobiologia 114:209–214.
- Hammer O, Harper DAT, Ryan PD (2001) PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.* 4:9.
- Harris EH (2001) *Chlamydomonas* as a model organism. *Annu. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.* 52:363–406.
- Hárs, T (2006) A termálvizek környezetterhelési és gazdasági hatásai. PhD Disszertáció, Szent István Egyetem, Gödöllő, HU.
- Hasegawa PM, Bressan RA, Zhu J-K, Bohnert HJ (2000) Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annu. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.* 51:463–499.
- Hata N, Ogbonna JC, Hasegawa Y, Taroda H, Tanaka H (2001) Production of astaxanthin by *Haematococcus pluvialis* in a sequential heterotrophic-photoautotrophic culture. *J. Appl. Phycol.* 13:395–402.
- Hazen TE (1899) The life history of *Sphaerella lacustris*. *Mem. Torrey Bot. Club* 6:211–244.
- Head M (1996) Modern dinoflagellate cysts and their biological affinities. In: Jansonius J, McGregor DC (eds.) *Palynology: Principles and Applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists, Dallas, TX, USA, pp. 1197–1248.
- Healey FP (1973) Inorganic nutrient uptake and deficiency in algae. *CRC Crit. Rev. Microbiol.* 3:69–113.
- Hecky RE, Kilham P (1988) Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: a review of recent evidence on the effects of enrichment. *Limnol. Oceanogr.* 33:796–822.
- Hema R, Senthil-Kumar M, Shivakumar S, Reddy PC, Udayakumar M (2007) *Chlamydomonas reinhardtii*, a model system for functional validation of abiotic stress responsive genes. *Planta* 226:655–670.
- Herbst DB, Blinn DW (1998) Experimental mesocosm studies of salinity effects on the benthic algal community of a saline lake. *J. Phycol.* 34:772–778.
- Herbst DB, Bradley TJ (1989) Salinity and nutrient limitations on growth of benthic algae from two alkaline salt lakes of the western great basin (USA). *J. Phycol.* 25:673–678.
- Hicks GR, Hironaka CM, Dauvillee D, Funke RP, D’Hulst C, Waffenschmidt S, Ball SG (2001) When simpler is better: Unicellular green algae for discovering new genes and functions in carbohydrate metabolism. *Plant Physiol.* 127:1334–1338.
- Ho SH, Nakanishi A, Ye X, Chang JS, Hara K, Hasunuma T, Kondo A (2014) Optimizing biodiesel production in marine *Chlamydomonas* sp. JSC4 through metabolic profiling and an innovative salinity-gradient strategy. *Biotechnol. Biofuels* 7:1–16.
- Hoekstra FA, Golovina EA, Buitink J (2001) Mechanisms of plant desiccation tolerance. *Trends Plant Sci.* 6:431–438.
- Holguin FO, Schaub T (2013) Characterization of microalgal lipid feedstock by direct-infusion FT-ICR mass spectrometry. *Algal Res* 2:43–50.
- Holmberg N, Bulow L (1998) Improving stress tolerance in plants by gene transfer. *Trends Plant Sci.* 3:61–66.
- Holzinger A, Karsten U (2013) Desiccation stress and tolerance in green algae: consequences for ultrastructure, physiological and molecular mechanisms. *Front. Plant Sci.* 4: 327.
- Holzinger A, Lütz C, Karsten U (2011) Desiccation stress causes structural and ultrastructural alterations in the aeroterrestrial green alga *Klebsormidium crenulatum*

- (Klebsormidiophyceae, Streptophyta) isolated from an alpine soil crust. *J. Phycol.* 47:591–602.
- Holzinger A, Roleda MY, Lütz C (2009) The vegetative arctic freshwater green alga *Zygnema* is insensitive to experimental UV exposure. *Micron* 40:831–838.
- Honjoh K, Matsumoto H, Shimizu H, Ooyama K, Tanaka K, Oda Y, Takata R, Joh T, Suga K, Miyamoto T, Iio M, Hatano S (2000) Cryoprotective activities of group 3 late embryogenesis abundant proteins from *Chlorella vulgaris* C-27. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 64:1656–1663.
- Hu Q, Sommerfeld M, Jarvis E, Ghirardi M, Posewitz M, Seibert M, Darzins A (2008) Microalgal triacylglycerols as feedstocks for biofuel production: perspectives and advances. *Plant J.* 54:621–639.
- Hu Y, Schmidhalter U (2005) Drought and salinity: A comparison of their effects on mineral nutrition of plants. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 168:541–549.
- Hussain A, Kumari R, Sachan SG, Sachan A (2021) Biological wastewater treatment technology: Advancement and drawbacks. In: Shah M, Rodriguez-Couto S (eds.) *Microbial ecology of wastewater treatment plants*. Elsevier Science, Amsterdam, NL, pp. 175–192.
- Isaksson A (1998) Phagotrophic phytoflagellates in lakes – a literature review. *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues. Advanc. Limnol.* 51:63–90.
- Ismagulova T, Chekanov K, Gorelova O, Baulina O, Semenova L, Selyakh I, Chivkunova O, Lobakova E, Karpova O, Solovchenko A (2018) A new subarctic strain of *Tetrademus obliquus* – Part I: Identification and fatty acid profiling. *J. Appl.: Phycol.* 30:2737–2750.
- Jain M., Mathur G, Koul S, Sarin NB (2001) Ameliorative effects of proline on salt stress-induced lipid peroxidation in cell lines of groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *Plant Cell Rep.* 20:463–468.
- Janchot K, Rauytanapanit M, Honda M, Hibino T, Sirisattha S, Praneenarat T, Kageyama H, Waditee-Sirisattha R (2019) Effects of potassium chloride-induced stress on the carotenoids canthaxanthin, astaxanthin, and lipid accumulations in the green *Chlorococcal* microalga strain TISTR 9500. *J. Eukaryot. Microbiol.* 66(5):778–787.
- Ji X, Cheng J, Gong D, Zhao X, Qi Y, Su Y, Ma W (2018) The effect of NaCl stress on photosynthetic efficiency and lipid production in freshwater microalga - *Scenedesmus obliquus* XJ002. *Sci. Total Environ.* 15:593-599.
- Jiang DM, Wang XY, Liu MH, Lu GF (2006) Study on agricultural structure and non-point source pollution: A case in Dapu Town of Yixing City. *Ecol. Econ.* 2:270–280.
- John, DM, Whitton, BA., Brook, AJ (eds.) (2002) *The freshwater algal flora of the British Isles. An identification guide to freshwater and terrestrial algae*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Kalaji MH, S Pietkiewicz (1993) Salinity effects on plant growth and other physiological processes. *Acta Physiol. Plant.* 15:89–124.
- Källqvist T, Svenson A (2003) Assessment of ammonia toxicity in tests with the microalga, *Nephroselmis pyriformis*, Chlorophyta. *Water Res.* 37:477–484.
- Kang CK, An JY, Park TH, Sim SJ (2006) Astaxanthin biosynthesis from simultaneous N and P uptake by the green alga *Haematococcus pluvialis* in primary-treated wastewater. *Biochem. Eng. J.* 31:234–238.
- Karimi G, Ghorbanli M, Heidari H, Khavarinejad RA, Assareh MH (2005) The effects of

- NaCl on growth, water relations, osmolytes and ion content in *Kochia prostrate*. Biol. Plant. 49:301–304.
- Karsten U, Herburger K, Holzinger A (2016) Living in biological soil crusts communities of African deserts – physiological traits of green algal *Klebsormidium* species (Streptophyta) to cope with desiccation, light and temperature gradients. J. Plant Physiol. 194:2–12.
- Karsten U, Holzinger A (2012) Light, temperature, and desiccation effects on photosynthetic activity, and drought-induced ultrastructural changes in the green alga *Klebsormidium dissectum* (Streptophyta) from a high alpine soil crust. Microb. Ecol. 63:51–63.
- Karsten U, Holzinger A (2014) Green algae in alpine biological soil crust communities: acclimation strategies against ultraviolet radiation and dehydration. Biodivers. Conserv. 23:1845–1858.
- Kessler H (1965) Turgor, Osmotisches Potential und ionale Zusammensetzung des Zellsaftes einiger Meeresalgen verschiedener Verbreitungsgebiete. Bot. Gothoburgensia 3: 103–111.
- Kiegle EA, Bisson MA (1996) Plasma membrane Na⁺ transport in a salt-tolerant *Charophyte*. Isotopic fluxes, electrophysiology, and thermodynamics in plant adapted to saltwater and freshwater. Plant Physiol. 111:1191–1197.
- Kimura S, Yamada T, Ban S, Koyama M, Toda T (2019) Nutrient removal from anaerobic digestion effluents of aquatic macrophytes with the green alga, *Chlorella sorokiniana*. Biochem. Eng. J. 142:170–177.
- Kirst GO (1977) Ion composition of unicellular marine and fresh-water algae, with special reference to *Platymonas subcordiformis* cultivated in media with different osmotic strengths. Oecologia 28:177–189.
- Kirst GO (1989) Salinity tolerance of eukaryotic marine algae. Annu. Rev. Plant Physiol. 41:21–53.
- Kobayashi M, Toshida K, Nagai S (1991) Astaxanthin production by a green alga *Haematococcus pluvialis* accompanied with morphological changes in acetate media. J. Ferment. Bioeng. 75:335–339.
- Kobayashi M, Kakizono T, Nagai S (1993) Enhanced carotenoid biosynthesis by oxidative stress in acetate induced cyst cells of a green unicellular alga, *Haematococcus pluvialis*. Appl. Environ. Microbiol. 59:867–873.
- Kobayashi M, Hirai N, Kurimura Y, Ohigashi H, Tsuji Y (1997a) Abscisic acid-dependent algal morphogenesis in the unicellular green alga *Haematococcus pluvialis*. Plant Growth Regul. 22:79–85.
- Kobayashi M, Kurimura Y, Kakizono T, Nishio N, Tsuji Y (1997b) Morphological changes in the life cycle of the green alga *Haematococcus pluvialis*. J. Ferment. Bioeng. 84:94–97.
- Kobayashi N, Noel EA, Barnes A, Watson A, Rosenberg JN, Erickson G, Oyler GA (2013) Characterization of three *Chlorella sorokiniana* strains in anaerobic digested effluent from cattle manure. Bioresour. Technol. 150:377–386.
- Kokabian B, Ghimire U, Gude VG (2018) Water deionization with renewable energy production in microalgae — Microbial desalination process. Renew. Energy 122:354–361.
- Kókai Zs, Bácsi I, Török P, Buczkó K, T-Krasznai E, Balogh C, Tóthmérész B, B-Béres V

- (2015) Halophilic diatom taxa are sensitive indicators of even short term changes in lowland lotic systems. *Acta Bot. Croat.* 74:287–302.
- Koster KL, Balsamo RA, Espinoza C, Oliver MJ (2010) Desiccation sensitivity and tolerance in the moss *Physcomitrella patens*: assessing limits and damage. *Plant Growth Regul.* 62:293–302.
- Kranner I, Beckett R, Hochman A, Nash TH (2008) Desiccation tolerance in lichens: a review. *Bryologist* 11:576–593.
- Kranner I, Birtic F (2005) A modulation role for antioxidants in desiccation tolerance. *Integr. Comp. Biol.* 45:734–740.
- Kremp A, Parrow MW (2006) Evidence for asexual resting cysts in the life cycle of the marine peridinioid dinoflagellate, *Scrippsiella hangoei*. *J. Phycol.* 42:400–409.
- Krishna Pillai V (1955) Observations of the ionic composition of blue-green algae growing in saline lagoons. *Proc. Natl. Inst. Sci.* B21:90–102.
- Kronberg A (1995) Inorganic polyphosphate: toward making a forgotten polymer unforgettable. *J. Bacteriol.* 177:491–496.
- Kumari A, Das P, Parida AK, Agarwal PK (2015) Proteomics, metabolomics, and ionomics perspectives of salinity tolerance in halophytes. *Front. Plant Sci.* 6:537.
- Lagus A, Suomela J, Weithoff G, Heikkilä K, Helminen H, Sipura J (2004) Species-specific differences in phytoplankton responses to N and P enrichments and the N:P ratio in the Archipelago Sea, northern Baltic Sea. *J. Plankton Res.* 26:779–798.
- Larsen H (1986) Halophilic and halotolerant microorganisms—An overview and historical perspective. *FEMS Microbiol. Rev.* 39:3–7.
- Larson CA, Belovsky GE (2013) Salinity and nutrients influence species richness and evenness of phytoplankton communities in microcosm experiments from Great Salt Lake, Utah, USA. *J. Plankton Res.* 35:1154–1166.
- Lean DRS, Murphy TP, Pick FR (1982) Photosynthetic response of lake plankton to combined nitrogen enrichment. *J. Phycol.* 18:509–521.
- Lefebvre O, Moletta R (2006) Treatment of organic pollution in industrial saline wastewater: a literature review. *Water Res.* 40:3671–3682.
- Lembi CA (2003) Control of nuisance algae. In: Wehr JD, Sheath RG (eds.) *Freshwater Algae of North America*. Academic Press, Cambridge, MA, USA, pp. 805–834.
- Leprince O, Buitink J (2015) Introduction to desiccation biology: from old borders to new frontiers. *Planta* 242:369–378.
- Leprince O, Colson P, Houssier C, Deltour R (1995) Changes in chromatin structure associated with germination of maize and their relation with desiccation tolerance. *Plant Cell Environ.* 18:619–629.
- Levine SN, Schindler DW (1999) Influence of nitrogen to phosphorus supply ratios and physiochemical conditions on cyanobacteria and phytoplankton species composition in the Experimental Lakes Area, Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56:451–466.
- Lewin RE (ed.) (1962) *Physiology and Biochemistry of Algae*. Academic Press, Cambridge, MA, USA.
- Li X, Hu H-Y, Gan K, Sun Y-X (2010) Effects of different nitrogen and phosphorus concentrations on the growth, nutrient uptake, and lipid accumulation of a freshwater microalga *Scenedesmus sp.* *Bioresour. Technol.* 101:5494–5500.
- Li X, Yuan Y, Cheng D, Gao J, Kong L, Zhao Q, Wei W, Sun Y (2018) Exploring stress

- tolerance mechanism of evolved freshwater strain *Chlorella sp.* S30 under 30 g/L salt. *Bioresour. Technol.* 250:495–504.
- Li Q, You J, Qiao T, Zhong D, Yu X (2022) Sodium chloride stimulates the biomass and astaxanthin production by *Haematococcus pluvialis* via a two-stage cultivation strategy. *Bioresour. Technol.* 344:126214.
- Liang Y, Zhu H, Bañuelos G, Yan B, Zhou Q, Yu X, Cheng X (2019) Constructed wetlands for saline wastewater treatment: A review. *Ecol. Eng.* 98:275–285.
- Ligrone R, Duckett JG, Renzaglia KS (2012) Major transitions in the evolution of early land plants: a bryological perspective. *Ann. Bot.* 109:851–871.
- Liu J, Vyverman W (2015) Differences in nutrient uptake capacity of the benthic filamentous algae *Cladophora sp.*, *Klebsormidium sp.* and *Pseudanabaena sp.* under varying N/P conditions. *Bioresour. Technol.* 179:234–242.
- Liu Y, Li L, Jia R (2011) The Optimum Resource Ratio (N:P) for the Growth of *Microcystis aeruginosa* with Abundant Nutrients. *Procedia Environ. Sci.* 10:2134–2140.
- Liu Y, Liu YJ (2008) Biosorption isotherms, kinetics and thermodynamics. *Sep. Purif. Technol.* 61:229–242.
- Lundholm N, Ribeiro S, Andersen TJ, Koch T, Godhe A, Ekelund F, Ellegaard M (2011) Buried alive – germination of up to a century-old marine protist resting stages. *Phycologia* 50:629–640.
- Masojidek J, Torzillo G (2008) Mass Cultivation of Freshwater Microalgae. In: Jørgensen SE, Fath BD (eds.) *Encyclopedia of Ecology*. Elsevier Science, Amsterdam, NL, pp. 2226–2235.
- Mayers JJ, Flynn KJ, Shields RJ (2014) Influence of the N:P supply ration biomass productivity and time-resolved changes in elemental and bulk biochemical composition of *Nannochloropsis sp.* *Bioresour. Technol.* 169:588–595.
- Mburu N, Tebitendwa SM, Bruggen JJA, Rousseau DLP, Lens PNL (2013) Performance comparison and economics analysis of waste stabilization ponds and horizontal subsurface flow constructed wetlands treating domestic wastewater: a case study of the Juja sewage treatment works. *J. Environ. Manag.* 128:220–225.
- McLean RJ, Pessoney GF (1971) Formation and resistance of akinetes of *Zygnema*. In: Parker BC, Brown Jr RM (eds.) *Contributions in phycology*. Allen Press, Lawrence, KS, USA, pp. 145–152.
- Miyachi S, Kanai R, Mihara S, Miyachi S, Aoki S (1964) Metabolic roles of inorganic polyphosphates in *Chlorella* cells. *Biochim. Biophys. Acta* 93:625–634.
- Miyazono A, Nagia S, Kudo I, Tanizawa K (2012) Viability of *Alexandrium tamarense* cysts in the sediment of Funka Bay, Hokkaido, Japan: over a hundred year survival times for cysts. *Harmful Algae* 16:81–88.
- Mohapatra PK, Dash RC, Panda SS, Mishra RK, Mohanty RC (1998) Effects of nutrients at different salinities on growth of the freshwater green alga *Scenedesmus bijugatus* in water of Narendra Pond, Puri, Orissa. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 83:297–304.
- Mohapatra PK, Mohanty RC (1992) Differential effect of dimethoate toxicity to *Anabaena doliolum* with change in nutrient status. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 48:223–229.
- Morison MO, Sheath RG (1985) Response to desiccation stress by *Klebsormidium rivulare* (Ulotrichales, Chlorophyta) from a Rhode Island stream. *Phycologia* 24:129–145.
- Moudriková S, Sadowsky A, Metzger S, Nedbal L, Mettler-Altmann T, Mojžeš P (2017)

- Quantification of polyphosphate in microalgae by Raman microscopy and by a reference enzymatic assay. *Anal. Chem.* 89:12006–12013.
- Mulbry W, Westhead EK, Pizarro C, Sikora L (2005) Recycling of manure nutrients: use of algal biomass from dairy manure treated as a slow release fertiliser. *Bioresour. Technol.* 96:451–458.
- Munns R (1993) Physiological processes limiting plant growth in saline soils – some dogmas and hypotheses. *Plant Cell Environ.* 16:15–24.
- Narayanan CM, Narayan V (2019) Biological wastewater treatment and bioreactor design: a review. *Sustain. Environ. Res.* 29:33.
- Nawata T, Sibaoka T (1976) Ionic composition and pH of the vacuolar sap in marine dinoflagellate *Noctiluca*. *Plant and Cell Physiol.* 17:265–272.
- Németh, J. (1998) A biológiai vízminőség mődszerei. Környezetgazdálkodási Intőzet, Budapest, HU.
- Nielsen DL, Brock MA, Rees GN, Baldwin DS (2003) Effects of increasing salinity on freshwater ecosystems in Australia. *Aust. J. Bot.* 51:655–665.
- Nienow JA (1996) Ecology of subaerial algae. *Nova Hedwig. Beih.* 112:537–552.
- Niizawa I, Espinaco BY, Leonardi JR, Heinrich JM, Sihufe GA (2018) Enhancement of astaxanthin production from *Haematococcus pluvialis* under autotrophic growth conditions by a sequential stress strategy. *Prep. Biochem. Biotechnol.* 48:528–534.
- Niu X, Bressan RA, Hasegawa PM, Pardo JM (1995) Ion homeostasis in NaCl stress environments. *Plant Physiol.* 109:735–742.
- Nozaki H (1996) Morphology and evolution of sexual reproduction in the Volvocaceae (Chlorophyta). *J. Plant Res.* 109:353–361.
- Nygaard K, Tobiesen A (1993) Bacterivory in algae: a survival strategy during nutrient limitation. *Limnol. Oceanogr.* 38:273–279.
- Oliver MJ, Bewley JD (1997) Desiccation-tolerance of plant tissues: A mechanistic overview. *Hortic. Rev.* 18:171–213.
- Orosa M, Franqueira D, Cid A, Abalde J (2005) Analysis and enhancement of astaxanthin accumulation in *Haematococcus pluvialis*. *Bioresour. Technol.* 96:373–378.
- Oslan SNH, Shoparwe NF, Yusoff AH, Rahim AA, Chang CS, Tan JS, Oslan SN, Arumugam K, Ariff AB, Sulaiman AZ, Mohamed MS (2021) A Review on *Haematococcus pluvialis* Bioprocess Optimization of Green and Red Stage Culture Conditions for the Production of Natural Astaxanthin. *Biomolecules* 11:256.
- Packard TT (1979) Half-saturation constants for nitrate reductase and nitrate translocation in marine phytoplankton. *Oceanogr. Res. Pap.* 26: 321–326.
- Padam E, Schuldiner S (1994) Molecular biology of Na⁺/H⁺ antiporters: molecular devices that couple the Na⁺ and H⁺ circulation in cells. *Biochim. Biophys. Acta* 1187:206–210.
- Padisák, J (2005) Általános limnológia. ELTE Eötvös Kiadó Kft., Budapest, HU.
- Pal D, Khozin-Goldberg I, Cohen Z, Boussiba S (2011) The effect of light, salinity, and nitrogen availability on lipid production by *Nannochloropsis sp.* *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 90:1429–1441.
- Pancha I, Chokshi K, Mishra S (2015) Enhanced biofuel production potential with nutritional stress amelioration through optimization of carbon source and light intensity in *Scenedesmus sp.* *CCNM 1077. Bioresour. Technol.* 179:565–572.
- Park JC, Choi SP, Hong ME, Sim SJ (2014) Enhanced astaxanthin production from

- microalga, *Haematococcus pluvialis* by two-stage perfusion culture with stepwise light irradiation. *Bioprocess Biosyst. Eng.* 37:2039–2047.
- Park MH, Park CH, Sim YB, Hwang SJ (2020) Response of *Scenedesmus quadricauda* (Chlorophyceae) to Salt Stress Considering Nutrient Enrichment and Intracellular Proline Accumulation. *Int. J. Environ. Res. Public Health* 17:3624.
- Peredo EL, Cardon ZG (2020) Shared up-regulation and contrasting down-regulation of gene expression distinguish desiccation tolerant from intolerant green algae. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 117:17438–17445.
- Perrineau MM, Zelzion E, Gross J, Price DC, Boyd J, Bhattacharya D (2014) Evolution of salt tolerance in a laboratory reared population of *Chlamydomonas reinhardtii*. *Environ. Microbiol.* 16:1755–1766.
- Pichrtová M, Hájek T, Elster J (2014a) Osmotic stress and recovery in field populations of *Zygnema sp.* (Zygnematophyceae, Streptophyta) on Svalbard (High Arctic) subjected to natural desiccation. *FEMS Microbiol. Ecol.* 89:270–280.
- Pichrtová M, Kulichová J, Holzinger A (2014b) Nitrogen limitation and slow drying induce desiccation tolerance in conjugating green algae (Zygnematophyceae, Streptophyta) from polar habitats. *PLoS One* 9:e113137.
- Pichrtová M, Remias D, Lewis LA, Holzinger A (2013) Changes in phenolic compounds and cellular ultrastructure of arctic and Antarctic strains of *Zygnema* (Zygnematales, Streptophyta) after exposure to experimentally enhanced UV to PAR ratio. *Microb. Ecol.* 65:68–83.
- Pick U, Ben-Amotz A, Karni L, Seebergs CJ, Avron M (1986) Partial characterisation of K⁺ and Ca²⁺ uptake systems in the halotolerant alga *Dunaliella salina*. *Plant Physiol.* 81:875–881.
- Picot B, Bahlaoui A, Moersidik B, Baleux B, Bontoux J (1992) Comparison of the purifying efficiency of high rate algal pond with stabilization pond. *Water Sci. Technol.* 25:197–206.
- Pierangelini M, Glaser K, Mikhailyuk T, Karsten U, Holzinger A (2019) Light, dehydration but not temperature drive photosynthetic adaptations of basal streptophytes (*Hormidiella*, *Streptosarcina* and *Streptofilum*) living in terrestrial habitats. *Microb. Ecol.* 77:380–393.
- Pierangelini M, Rysanek D, Lang I, Adlassnig W, Holzinger A (2017) Terrestrial adaptation of green algae *Klebsormidium* and *Zygnema* (Charophyta) involves diversity in photosynthetic traits but not in CO₂ acquisition. *Planta* 246:971–986.
- Piatek J, Piatek M, Zeeb BA, el Shahed A (2009) Chrysophyte stomatocysts in Africa: the first description of an assemblage in the recent sediments of a thermos-mineral spring in Egypt. *Phycologia* 48:13–23.
- Potts M, Slaughter SM, Hunneke F-U, Garst JF, Helm RF (2005) Desiccation tolerance of prokaryotes: application of principle to human cells. *Integr. Comp. Biol.* 45:800–809.
- Powell N, Shilton A, Pratt S, Chisti Y (2008) Factors influencing luxury uptake of phosphorus by microalgae in waste stabilization ponds. *Environ. Sci. Technol.* 42:5958–5962.
- Présing M, Herodek S, Vörös L, Preston T, Abrusán G (1999) Nitrogen uptake by summer phytoplankton in Lake Balaton. *Arch. Hydrobiol.* 145(1): 93–110.
- Prestrelski SJ, Tedeschi N, Arakawa T, Carpenter JF (1993) Dehydration-induced conformational transitions in proteins and their inhibition by stabilizers. *Biophys. J.*

- 65:661–671.
- Proctor MC, Oliver MJ, Wood AJ, Alpert P, Stark LR, Cleavitt NL, Mishler BD (2007) Desiccation-tolerance in bryophytes: a review. *Bryologist* 110:595–621.
- Proctor MC, Smirnoff N (2000) Rapid recovery of photosystems on rewetting desiccation-tolerant mosses: chlorophyll fluorescence and inhibitor experiments. *J. Exp. Bot.* 51:1695–1704.
- Pulz O, Gross W (2004) Valuable products from biotechnology of microalgae. *Appl.: Microbiol. Biotechnol.* 65:635–648.
- Qian J, Liu X, Ban S, Fujiwara M, Kodera T, Akizuki S, Toda T (2020) pH treatments in continuous cultivation to maximize microalgal production and nutrient removal from anaerobic digestion effluent of aquatic macrophytes. *J. Appl. Phycol.* 30:3349–3362.
- Racault Y, Boutin C, Seguin A (1995) Waste stabilisation ponds in France: a report on fifteen years experience. *Water Sci. Technol.* 31:91–101.
- Rai AK, Abraham G (1995) Relationship of combined nitrogen sources to salt tolerance in freshwater cyanobacterium *Anabaena doliolum*. *J. Appl. Microbiol.* 78:501–506.
- Rasdi NW, Qin J (2015) Effect of N:P ratio on growth and chemical composition of *Nannochloropsis oculata* and *Tisochrysis lutea*. *J. Appl. Psychol.* 27:2221–2230.
- Rauytanapanit M, Janchot K, Kusolkumbot P, Sirisattha S, Waditee-Sirisattha R, Praneenarat T (2019) Nutrient Deprivation - Associated Changes in Green Microalga *Coelastrum sp.* TISTR 9501RE Enhanced Potent Antioxidant Carotenoids. *Mar. Drugs* 17:328.
- Raven JA (1976) Transport in algal cells. In: Lüttge U, Pitman MG (eds.) *Encyclopedia of plant physiology*, Vol. 2, Transport in plants. Springer, New York, NY, USA, pp. 129–141.
- Raven JA (1985) *Energetics and transport in aquatic plants*. Alin R. Liss, New York, NY, USA.
- Raven JA (2017) Chloride: Essential micronutrient and multifunctional beneficial ion. *J. Exp. Bot.* 68:359–367.
- Ray K, Mukherjee C, Ghosh AN (2013) A way to curb phosphorus toxicity in the environment: use of polyphosphate reservoir of cyanobacteria and microalga as a safe alternative phosphorus biofertilizer for Indian agriculture. *Environ. Sci. Technol.* 47:11378–11379.
- Redfield AC (1958) The biological control of chemical factors in the environment. *Am. Sci.* 46:205–221.
- Remacle C, Eppe G, Coosemans N, Fernandez E, Vigeolas H (2014) Combined intracellular nitrate and NIT2 effects on storage carbohydrate metabolism in *Chlamydomonas*. *J. Exp. Bot.* 65:23–33.
- Remias D, Holzinger A, Aigner S, Lütz C (2012) Ecophysiology and ultrastructure of *Ancylonema nordenskiöldii* (Zygnematales, Streptophyta), causing brown ice on glaciers in Svalbard (high arctic). *Polar Biol.* 35:899–908.
- Remias D, Holzinger A, Lütz C (2009) Ultrastructure and physiological characterization of the icealga *Mesotaenium berggrenii* (Zygnemaphyceae, Chlorophyta) from glaciers in the European Alps. *Phycologia* 48:302–312.
- Rengefors K, Karlsson I, Hansson L-A (1998) Algal cyst dormancy: a temporal escape from herbivory. *Proc. R. Soc. Lond.* 265:1353–1358.

- Richmond A (2004) Handbook of Microalgal Culture: Biotechnology and Applied Phycology. Wiley-Blackwell, Hoboken, NJ, USA.
- Rippin M, Becker B, Holzinger A (2017) Enhanced desiccation tolerance in mature cultures of the streptophytic green alga *Zygnema circumcarinatum* revealed by transcriptomics. *Plant Cell Physiol.* 58:2067–2084.
- Ritchie RJ (1988) The ionic relations of *Ulva lactuca*. *J. Plant Physiol.* 133:183–192.
- Rockström J, Steffen W, Noone K, Persson A, Chapin FS, Lambin E, Lenton TM, Scheffer M, Folke C, Schellnhuber H, Nykvist B, De Wit CA, Hughes T, van der Leeuw S, Rodhe H, Sörlin S, Snyder PK, Costanza R, Svedin U, Falkenmark M, Karlberg L, Corell RW, Fabry VJ, Hansen J, Walker B, Liverman D, Richardson K, Crutzen P, Foley J (2009) Planetary boundaries: exploring the safe operating space for humanity. *Ecol. Soc.* 14:32.
- Rout NP, Shaw BP (2001) Salt tolerance in aquatic macrophytes: possible involvement of the antioxidative enzymes. *Plant Sci.* 160:415–423.
- Ruzhitskaya O, Gogina E (2017) Methods for Removing of Phosphates from Wastewater. MATEC Web Conf. 106:07006.
- Saha SK, McHugh E, Hayes J, Moane S, Walsh D, Murray P (2013) Effect of various stress regulatory factors on biomass and lipid production in microalga *Haematococcus pluvialis*. *Bioresour. Technol.* 128:118–124.
- Sahle-Demessie E, Aly Hassan A, El Badawy A (2019) Bio-desalination of brackish and seawater using halophytic algae. *Desalination* 465:104–113.
- Sanders JG, Cibik SJ, D'Elia C- F, Boynton WR (1987) Nutrient enrichment studies in a coastal plain estuary: changes in phytoplankton species composition. *Can J. Fish. Aquat. Sci.* 44:83–90.
- Sangeetha T, Rajneesh CP, Yan W-M (2020) Integration of microbial electrolysis cells with anaerobic digestion to treat beer industry wastewater. In: Abbassi R, Yadav AK, Khan F, Garaniya V (eds.) Integrated microbial fuel cells for wastewater treatment. Butterworth-Heinemann, Oxford, UK, pp. 313–346.
- Santos MF, Mesquita JF (1984) Ultrastructural study of *Haematococcus lacustris* (Girod.) Rostafinski (Volvocales) I. Some aspects of carotenogenesis. *Cytologia* 49:215–228.
- Sarada R, Tripathi U, Ravishankar GA (2002) Influence of stress on astaxanthin production in *Haematococcus pluvialis* grown under different culture conditions. *Process. Biochem.* 37:623–627.
- Scheibe R, Beck E (2011) Drought, desiccation, and oxidative stress. In: Lüttge U, Beck E, Bartels D (eds.) Plant Desiccation Tolerance. Springer, Heidelberg, DE, pp. 209–232.
- Schreurs H (1992) Cyanobacterial Dominance, Relation to Eutrophication and Lake Morphology. Ph.D. Thesis, University of Amsterdam, Amsterdam, NL.
- Schubert H, Feuerpfeil P, Marquardt R, Telesh I, Skarlato S (2011) Macroalgal diversity along the Baltic Sea salinity gradient challenges Remane's species-minimum concept. *Mar. Pollut. Bull.* 62:1948–1956.
- Shah MMR, Liang Y, Cheng JJ, Daroch M (2016) Astaxanthin-producing green microalga *Haematococcus pluvialis*: From single cell to high value commercial products. *Front. Plant Sci.* 28:531.
- Shaw BP (1995) Changes in the levels of photosynthetic pigments in *Phaseolus aureus* Roxb. exposed to Hg and Cd at two stages of development: a comparative study. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 55:574–580.

- Shilton A, Powell N, Guieysse B (2012) Plant based phosphorus recovery from wastewater via algae and macrophytes. *Curr. Opin. Biotechnol.* 23:884–889.
- Shriwastav A, Gupta SK, Ansari FA, Rawat I, Bux B (2014) Adaptability of growth and nutrient uptake potential of *Chlorella sorokiniana* with variable nutrient loading. *Bioresour. Technol.* 174:60–66.
- Singh M, Reynolds DL, Das KC (2011) Microalgal system for treatment of effluent from poultry litter anaerobic digestion. *Bioresour. Technol.* 102:10841–10848.
- Singh R, Upadhyay AK, Chandra P, Singh DP (2018) Sodium chloride incites reactive oxygen species in greenalgae *Chlorococcum humicola* and *Chlorella vulgaris*: Implication on lipid synthesis, mineral nutrients and antioxidant system. *Bioresour. Technol.* 270:489–497.
- Skene KR (2004) Key differences in photosynthetic characteristics of nine species of intertidal macroalgae are related to their position on the shore. *Canad. J. Bot.* 82:177–184.
- Slama I, Abdely C, Bouchereau A, Flowers T, Savouré A (2015) Diversity, distribution and roles of osmoprotective compounds accumulated in halophytes under abiotic stress. *Ann. Bot.* 115:433–47.
- Smith VH (1983) Low nitrogen to phosphorus ratios favor dominance by blue-green algae in lake phytoplankton. *Science* 221:669–671.
- Smith VH (1986) Light and nutrient effects on the relative biomass of blue-green algae in lake phytoplankton. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43:148–153.
- Spencer KG (1989) Pigmentation supplements for animal feed compositions. U.S. Patent No. 4871551.
- Starr RC (1955) Zygospore germination in *Cosmarium botrytis* var. *subtumidum*. *Am. J. Bot.* 42:577–581.
- Steffen W, Richardson K, Rockström J, Cornell SE, Fetzer I, Bennett EM, Biggs R, Carpenter SR, de Vries W, de Wit CA, Folke C, Gerten D, Heinke J, Mace GM, Persson LM, Ramanathan V, Reyers B, Sörlin S (2015) Planetary boundaries: guiding human development on a changing planet. *Science* 347:1259855.
- Stibor H, Sommer U (2003) Mixotrophy of a photosynthetic flagellate viewed from an optimal foraging perspective. *Protist*, 154:91–98.
- Stoyanova-Bakalova E, Toncheva-Panova T (2004) Subcellular adaptation to salinity and irradiance in *Dunaliella salina*. *Biol. Plant* 47:233–236.
- Subramanyam R, Jolley C, Thangaraj B, Nellaepalli S, Webber AN, Fromme P. Structural and functional changes of PSI-LHCI supercomplexes of *Chlamydomonas reinhardtii* cells grown under high salt conditions. *Planta* 231:913–922.
- Sudhir P, Murthy SDS (2004) Effects of salt stress on basic processes of photosynthesis. *Photosynthetica* 42:481–486.
- Suleiman AKA, Lourenço KS, Clark C, Luz RL, da Silva GHR, Vet LEM, Cantarella H, Fernandes TV, Kuramae EE (2020) From toilet to agriculture: Fertilization with microalgal biomass from wastewater impacts the soil and rhizosphere active microbiomes, greenhouse gas emissions and plant growth. *Resour. Conserv. Recycl.* 161:104924.
- Sun B, Zhang LX, Yang LZ, Zhang FS, Norse D, Zhu ZL (2012) Agricultural non-point source pollution in China: Causes and mitigation measures. *Ambio* 41:370–379.
- Szabados L, Savouré A (2010) Proline: a multifunctional amino acid. *Trends Plant Sci.*

15:89–97.

- Takács J, Nagy S (2009) A termálvíz-hasznosítás környezetvédelmi igénye. *Bányászat* 77:169–180.
- Tapia H, Koshland DE (2014) Trehalose is a versatile and long-lived chaperone for desiccation tolerance. *Curr. Biol.* 24:2758–2766.
- Terlova EF, Holzinger A, Lewis LA (2021) Terrestrial Green Algae Show Higher Tolerance to Dehydration than Do Their Aquatic Sister-Species. *Microb. Ecol.* 82:770–782.
- Tilman D (1982) *Resource Competition and Community Structure*. University Press, Princeton, NJ, USA.
- Tilman D, Kiesling RL, Sterner R, Kilham SS, Johnson FA (1986) Green, bluegreen and diatom algae: taxonomic differences in competitive ability for phosphorus, silicon, and nitrogen. *Arch. Hydrobiol.* 106:473–485.
- Tilman D, Kilham S, Kilham P (1982) Phytoplankton community ecology: the role of limiting nutrients. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13:349–372.
- Tilman D, Sterner RW (1984) Invasions of equilibria: tests of resource competition using two species of algae. *Oecologia* 61:197–200.
- Toetz DW, Varga LP, Loughran ED (1973) Half-Saturation Constants for Uptake of Nitrate and Ammonia by Reservoir Plankton. *Ecology* 54:903–908.
- Touchette BW (2007) Seagrass-salinity interactions: Physiological mechanisms used by submersed marine angiosperms for a life at sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 350:194–215.
- Tuna AL, Kaya C, Higgs D, Murillo-Amador B, Aydemir S, Girgin AR (2008) Silicon improves salinity tolerance in wheat plants. *Environ. Exp. Bot.* 62:10–16.
- Uherkovich G, Schmidt A, Ács É (1995) A *Scenedesmus* zöldalga nemzetség (Chlorococcales, Chlorophyceae) különös tekintettel magyarországi előfordulásátaxonjaira. Magyar Algológiai Társaság, Budapest, HU.
- Ullrich-Eberius CJ, Yingchol Y (1974) Phosphate uptake and its pH dependence in halophytic and glycophytic algae and higher plants. *Oecologia* 17:17–26.
- Úbeda B, Galvez JA, Michel M, Bartual A (2016) Microalgae cultivation in urban wastewater: *Coelastrum cf. pseudomicroporum* as a novel carotenoid source and a potential microalgae harvesting tool. *Bioresour. Technol.* 228:210–217.
- Van AT, Glaser K (2022) *Pseudostichococcus* stands out from its siblings due to high salinity and desiccation tolerance. *Phycology* 2:108–119.
- Van Dam H, Mertens A, Sinkeldam J (1994) A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from The Netherlands. *Neth. J. Aquat. Ecol.* 28:117–133.
- Van den Hoff J, Burton HR, Vesik M (1989) An encystment stage, bearing a new scale type, of the Antarctic prasinophyte *Pyramimonas gelicoda* and its palaeolimnological and taxonomic significance. *J. Phycol.* 25:446–454.
- Van Diggelen J, Rozema J, Broekman R (1987) Mineral composition of and proline accumulation by *Zostera marina* L. in response to environmental salinity. *Aquat. Bot.* 27:169–176.
- Van Zelm E, Zhang Y, Testerink C (2020) Salt tolerance mechanisms of plants. *Plant Biol.* 71:403–433.
- Vardon DR, Sharma BK, Blazina GV, Rajagopalan K, Strathmann TJ (2012) Thermochemical conversion of raw and defatted algal biomass via hydrothermal liquefaction and slow pyrolysis. *Bioresour. Technol.* 19:178–187.

- Velasco J, Gutiérrez-Cánovas C, Botella-Cruz M, Sánchez-Fernández D, Arribas P, Carbonell JA, Millán A, Pallarés S (2019) Effects of salinity changes on aquatic organisms in a multiple stressor context. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 374:20180011.
- Wang B, Song F, Zhang J (2007) Advances in study of salt-stress tolerance in plants. *J. Maize Sci.* 23:212–216.
- Wang HL, Postier BL, Burnap RL (2002) Polymerase chain reaction-based mutageneses identify key transporters belonging to multigene families involved in Na⁺ and pH homeostasis of *Synechocystis sp.* PCC 6803. *Mol. Microbiol.* 44:1493–1506.
- Wang T, Ge H, Liu T, Tian X, Wang Z, Guo M, Chu J, Zhuang Y (2016) Salt stress induced lipid accumulation in heterotrophic culture cells of *Chlorella protothecoides*: Mechanisms based on the multi-level analysis of oxidative response, key enzyme activity and biochemical alteration. *J. Biotechnol.* 228:18–27.
- Wauchope RD (1978) The pesticide content of surface water draining from agricultural fields - A review. *J. Environ. Qual.* 7:459–472.
- Weissman L, Garty J, Hochman A (2005) Rehydration of the lichen *Ramalina lacera* results in production of reactive oxygen species and nitric oxide and a decrease in antioxidants. *Appl. Environ. Microbiol.* 71:2121–2129.
- Wiangnon K, Raksajit W, Incharoensakdi A (2007) Presence of a Na⁺-stimulated P-type ATPase in the plasma membrane of the alkaliphilic halotolerant cyanobacterium *Aphanothece halophytica*. *FEMS Microbiol. Lett.* 270:139–145.
- Xia J, Li Y, Zou D (2004) Effects of salinity stress on PSII in *Ulva lactuca* as probed by chlorophyll fluorescence measurements. *Aquat. Bot.* 80:129–137.
- Xia L, Rong J, Yang H, He Q, Zhang D, Hu C (2014) NaCl as an effective inducer for lipid accumulation in freshwater microalgae *Desmodesmus abundans*. *Bioresour. Technol.* 161:402–409.
- Xu XQ, Beardall J (1997) Effect of salinity on fatty acid composition of a green microalga from an antarctic hypersaline lake. *Phytochem.* 45:655–658.
- Yang L, Yu H, He Y (2012) Research progress on response of cyanobacteria to salt stress. *J. Shandong Polytechnic. Univ.* 26:10–14.
- Yao Z, Ying C, Lu J, Lai Q, Zhou K, Wang H, Chen L (2013) Removal of K⁺, Na⁺, Ca²⁺, and Mg²⁺ from saline-alkaline water using the microalga *Scenedesmus obliquus*. *Chin. J. Oceanol. Limnol.* 31:1248–1256.
- Ye CJ, Zhao KF (2003) Osmotically active compounds and their localization in the marine halophyte eelgrass. *Biol. Plant.* 46:137–140.
- Yilancioglu K, Cokol M, Pastirmaci I, Erman B, Cetiner S (2014) Oxidative stress is a mediator for increased lipid accumulation in a newly isolated *Dunaliella salina* strain. *PLoS One* 9:e91957.
- Yobi A, Wone BW, Xu W, Alexander DC, Guo L, Ryals JA, Oliver MJ, Cushman JC (2012) Comparative metabolic profiling between desiccation-sensitive and desiccation-tolerant species of *Selaginella* reveals insights into the resurrection trait. *Plant J.* 72:983–999.
- Yokthongwattana C, Mahong B, Roytrakul S, Phaonaklop N, Narangajavana J, Yokthongwattana K (2012) Proteomic analysis of salinity-stressed *Chlamydomonas reinhardtii* revealed differential suppression and induction of a large number of important housekeeping proteins. *Planta* 235:649–659.

- Yoo JJ, Choi SP, Kim BW, Sim SJ (2012) Optimal design of scalable photobioreactor for phototropic culturing of *Haematococcus pluvialis*. *Bioprocess Biosyst. Eng.* 35:309–315.
- You Z, Zhang Q, Peng Z, Miao X (2019) Lipid droplets mediate salt stress tolerance in *Parachlorella kessleri*. *Plant Physiol.* 181:510-526.
- Yu X, Chen L, Zhang W (2015) Chemicals to enhance microalgal growth and accumulation of high value bioproducts. *Front. Microbiol.* 6:56.
- Zabed HM, Akter S, Yun J, Zhang G, Zhang Y, Qi X (2020) Biogas from microalgae: Technologies, challenges and opportunities. *Renew. Sust. Energ.* 117:109503.
- Zar JH (1996) *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall International, New Jersey, NJ, USA.
- Zharova DA, Ivanova AN, Drozdova IV, Belyaeva, AI, Boldina ON, Voitsekhovskaja OV, Tyutereva EV (2022) Role of autophagy in *Haematococcus lacustris* cell growth under salinity. *Plants* 11:197.
- Ziska LH, Seemann JR, De Jong TM (1990) Salinity induced limitation on photosynthesis in *Prunus salicina*, a deciduous tree species. *Plant Physiol.* 93:864–870.

8.1. Szabványhivatkozások

- European Standard EN 15204: Water Quality-Guidance Standard on the Enumeration of Phytoplankton Using Inverted Microscopy (Utermöhl Technique). Online elérhető: <https://standards.iteh.ai/catalog/standards/cen/d9020a71-2bd3-478f-867f-46ea3a0c0620/en-15204-2006> (elérhető: 2022. január 24).
- MSZ 1484-13: 2009 Vízminőség. 13. rész: A nitrát- és a nitrattartalom meghatározása spektrofotometriás módszerrel.
- MSZ EN ISO 6878: 2004 Vízminőség. Foszfor meghatározása. Ammónium-molibdenátos spektrometriás módszer (ISO 6878:2004).

8.2. Internetes hivatkozások

- web1: https://botany.natur.cuni.cz/algo/database/sites/default/files/H1986_3.JPG
- web2: https://botany.natur.cuni.cz/algo/images/CAUP/H1955_1.jpg
- web3: https://www.plingfactory.de/Science/Atlas/Kennkarten%20Algen/01_e-algae/Chlorophyta/e-source/Desmodesmus%20subspicatus.html

9. FÜGGELÉK

Függelék 1. A tápanyagtartalom (nitrát és foszfát) hatása a sótoleranciára kísérletek során használt tápoldatok összetétele.

F1a. táblázat. A Bold's Basal Medium (BBM), nagy tápanyagtartalmú, kis N:P arányú (NT-KA) tápoldat összetétele. N:P arány: 1,7.

Összetevők (vegyületek)	mg/l	Összetevők (elemek)	mg/l
NaNO ₃	250	Nitrogén: nitrát-N	41
		ammónium-N	0,06
MgSO ₄ ×7H ₂ O	75	Kén	12,49
K ₂ HPO ₄	175	Foszfor	53
KH ₂ PO ₄	75	Klorid	27,8
CaCl ₂ ×2H ₂ O	25	Nátrium	77,5
NaCl	25	Magnézium	7,4
ZnSO ₄ ×7H ₂ O	8,82	Kálium	84
MnCl ₂ ×4H ₂ O	1,44	Kalcium	6,8
(NH ₄) ₆ Mo ₇ O ₂₄ ×4H ₂ O	0,88	Cink	2
CuSO ₄ ×5H ₂ O	1,57	Mangán	0,4
Co(NO ₃) ₂ ×6H ₂ O	0,49	Molibdén	0,5
H ₃ BO ₃	11,42	Réz	0,4
Fe ₂ (SO ₄) ₃ ×7H ₂ O	4,98	Bór	2
cc. H ₂ SO ₄	1,83	Vas	1,1
		Kobalt	0,1

F1b. táblázat. A módosított Bold's Basal Medium, nagy tápanyagtartalmú, nagy N:P arányú (NT-NA) tápoldat összetétele. N:P arány: 5,8.

Összetevők (vegyületek)	mg/l	Összetevők (elemek)	mg/l
NaNO ₃	250	Nitrogén: nitrát-N	41
		ammónium-N	0,06
MgSO ₄ ×7H ₂ O	75	Kén	12,49
K ₂ HPO ₄	51	Foszfor	15,5
KH ₂ PO ₄	22,5	Klorid	27,8
CaCl ₂ ×2H ₂ O	25	Nátrium	77,5
NaCl	25	Magnézium	7,4
ZnSO ₄ ×7H ₂ O	8,82	Kálium	84
MnCl ₂ ×4H ₂ O	1,44	Kalcium	6,8
(NH ₄) ₆ Mo ₇ O ₂₄ ×4H ₂ O	0,88	Cink	2
CuSO ₄ ×5H ₂ O	1,57	Mangán	0,4
Co(NO ₃) ₂ ×6H ₂ O	0,49	Molibdén	0,5
H ₃ BO ₃	11,42	Réz	0,4
Fe ₂ (SO ₄) ₃ ×7H ₂ O	4,98	Bór	2
cc. H ₂ SO ₄	1,83	Vas	1,1
		Kobalt	0,1

F1c. táblázat. A Jaworski Medium (JM), kis tápanyagtartalmú, nagy N:P arányú (KT-NA) tápoldat összetétele. N:P arány: 5,8.

Összetevők (vegyületek)	mg/l	Összetevők (elemek)	mg/l
NaNO ₃	80	Nitrogén: nitrát-N	15,57
		ammónium-N	0,07
MgSO ₄ ×7H ₂ O	50	Kén	6,3
K ₂ HPO ₄	-	Foszfor	5,94
KH ₂ PO ₄	12,4	Klorid	0,5
CaCl ₂ ×2H ₂ O	-	Nátrium	30,71
NaCl	-	Magnézium	4,72
ZnSO ₄ ×7H ₂ O	-	Kálium	3,56
MnCl ₂ ×4H ₂ O	13,9	Kalcium	3,4
(NH ₄) ₆ Mo ₇ O ₂₄ ×4H ₂ O	1	Cink	-
CuSO ₄ ×5H ₂ O	-	Mangán	0,39
Co(NO ₃) ₂ ×6H ₂ O	-	Molibdén	0,54
H ₃ BO ₃	2,48	Réz	-
Fe ₂ (SO ₄) ₃ ×7H ₂ O	-	Bór	0,44
cc. H ₂ SO ₄	-	Vas	0,34
Ca(NO ₃) ₂	20	Kobalt	-
Na ₂ HPO ₄ ×12H ₂ O	36		
NaHCO ₃	15,9		
FeNa-EDTA	2,25		
Na ₂ -EDTA	2,25		
Cianokobolamin	0,04		
Tiamin-HCl	0,04		
Biotin	0,04		

F1d. táblázat. A módosított Jaworski Medium, kis tápanyag tartalmú, kis N:P arányú (KT-KA) tápoldat összetétele. N:P arány: 1,7.

Összetevők (vegyületek)	mg/l	Összetevők (elemek)	mg/l
NaNO ₃	80	Nitrogén: nitrát-N	15,57
		ammónium-N	0,07
MgSO ₄ ×7H ₂ O	50	Kén	6,3
K ₂ HPO ₄	-	Foszfor	20,31
KH ₂ PO ₄	12,4	Klorid	0,5
CaCl ₂ ×2H ₂ O	-	Nátrium	30,71
NaCl	-	Magnézium	4,72
ZnSO ₄ ×7H ₂ O	-	Kálium	3,56
MnCl ₂ ×4H ₂ O	13,9	Kalcium	3,4
(NH ₄) ₆ Mo ₇ O ₂₄ ×4H ₂ O	1	Cink	-
CuSO ₄ ×5H ₂ O	-	Mangán	0,39
Co(NO ₃) ₂ ×6H ₂ O	-	Molibdén	0,54
H ₃ BO ₃	2,48	Réz	-
Fe ₂ (SO ₄) ₃ ×7H ₂ O	-	Bór	0,44
cc. H ₂ SO ₄	-	Vas	0,34
Ca(NO ₃) ₂	20	Kobalt	-
Na ₂ HPO ₄ ×12H ₂ O	194,8		
NaHCO ₃	15,9		
FeNa-EDTA	2,25		
Na ₂ -EDTA	2,25		
Cianokobolamin	0,04		
Tiamin-HCl	0,04		
Biotin	0,04		

Függelék 2. Az algák sótűrő és sótalanító képességének vizsgálata kísérletek során a 0. napon és a 14. napon mért vezetőképesség és vezetőképesség csökkenés, klorid tartalom és eltávolítás, valamint foszfát tartalom és eltávolítás adatok a szignifikáns eltérések jelölésével.

	CSOR		CVUL		CHLO		DCOM		DSPI		SOBL		SOBT		MKOM		MPUS	
	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14
Kontroll	727,0 ±1,0	645,0 ±2,0	742,5 ±16,5	663,5 ±20,5	785,3 ±11,0	532,7 ±31,1	818,3 ±13,0	682,7 ±129,6	759,0 ±11,0	646,7 ±0,6	778,0 ±8,7	663,3 ±87,0	778,0 ±8,7	632,7 ±48,3	751,3 ±6,7	679,3 ±28,3	747,0 ±7,0	691,0 ±28,0
500	-	-	-	-	1758,3 ±73,3	1226,7 ±52,4	1756,3 ±117,4	1399,7 ±196,0	1780,3 ±29,5	1299,0 ±41,0	1784,0 ±8,7	1387,0 ±101,5	1784,0 ±8,7	1399,3 ±107,3	1767,0 ±13,9	1361,7 ±53,0	1774,0 ±14,0	1347,0 ±53,0
1 000	-	-	-	-	2830,0 ±0,0	2041,0 ±16,0	2970,0 ±620,0	2076,7 ±160,0	3045,0 ±265,0	2153,3 ±96,5	2723,3 ±11,5	2012,3 ±273,1	2723,3 ±11,5	2076,3 ±327,7	2770,0 ±26,5	2102,0 ±246,8	2790,0 ±26,0	2200,0 ±247,0
5 000	-	-	-	-	10063,3 ±248,3	7666,7 ±186,1	10970,0 ±2670,9	7396,7 ±1016,2	12465,0 ±2175,0	7420,0 ±710,0	8430,0 ±193,1	7770,0 ±364,4	10540,0 ±327,4	7770,0 ±346,4	10286,7 ±225,0	8206,7 ±490,3	10510,0 ±225,0	8280,0 ±490,0
10 000	18585,0 ±55,0	14870,0 ±340,0	18760,0 ±230,0	15465,0 ±935,0	18423,3 ±525,4	13895,0 ±525,0	18080,0 ±1888,7	12753,3 ±620,7	24605,0 ±5395,0	15295,0 ±655,0	16100,0 ±0,0	15656,7 ±126,6	18433,3 ±577,4	16193,3 ±373,1	19063,3 ±127,0	14983,3 ±592,0	18990,0 ±127,0	14780,0 ±592,0
15 000	27360,0 ±60,0	21100,0 ±300,0	27500,0 ±200,0	22250,0 ±1450,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20 000	35190,0 ±10,0	27400,0 ±1600,0	36000,0 ±800,0	27950,0 ±2150,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

F2b. táblázat. A vezetőképesség csökkenése (%) a vizsgált zöldalga kontroll és NaCl-dal (500 – 20 000 mg/l) kezelt tenyészetekben a 14. napon. A táblázatban az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A különböző kisbetűk az izolátumok közötti szignifikáns különbségeket jelzik az azonos kezelésekben belül (p<0,05; ANOVA).

	CSOR		CVUL		CHLO		DCOM		DSPI		SOBL		SOBT		MKOM		MPUS	
	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14
Kontroll	11,3±0,2 a	-	10,7±0,8 a	-	32,1±4,8 b	-	16,7±14,5 a,b	-	14,8±1,3 a,b	-	14,8±10,4 a,b	-	18,7±5,3 a,b	-	9,6±3,8 a	-	7,5±2,9 a	-
500	-	-	-	-	30,1±5,0 a	-	20,2±11,2 a	-	27,0±3,5 a	-	22,2±6,0 a	-	21,5±6,4 a	-	22,9±3,3 a	-	24,1±2,4 a	-
1 000	-	-	-	-	27,9±0,6 a	-	28,3±14,0 a	-	28,7±9,4 a	-	26,1±9,7 a	-	23,8±11,7 a	-	24,2±8,3 a	-	21,2±8,1 a	-
5 000	-	-	-	-	23,8±2,5 a	-	29,7±19,6 a	-	38,5±16,7 a	-	7,8±2,9 a	-	26,3±2,2 a	-	20,2±3,9 a	-	21,3±3,0 a	-
10 000	20,0±1,6 a	-	17,6±4,0 a	-	24,5±3,6 a	-	29,1±6,4 a	-	36,2±11,6 a	-	2,8±0,8 b	-	12,1±0,9 a	-	21,4±2,9 a	-	22,2±2,6 a	-
15 000	22,9±0,9 a	-	19,1±4,7 a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20 000	22,1±4,6 a	-	22,4±4,2 a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

CSOR: *Chlorella sorokiniana*; CVUL: *Chlorella vulgaris*; CHLO: *Chlorococcum* sp.; DCOM: *Desmodesmus communis*; DSPI: *Desmodesmus spinosus*; SOBL: *Scenedesmus obliquus*; SOBT: *Scenedesmus obtusius*; MKOM: *Monoraphidium komarkovei*; és MPUS: *Monoraphidium pusillum*.

F2c. táblázat. Klorid tartalom (mg/l) a kísérletek kezdetén (0. nap) és végén (14. nap) a vizsgált zöldalga kontroll és NaCl-dal (500 – 20 000 mg/l) kezelt tenyészetekben. A táblázatban az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A félkövér piros számok a 0 és a 14 napos értékek közötti szignifikáns különbséget jelzik (p<0,05; páros t-teszt).

	CSOR		CVUL		CHLO		DCOM		DSPI		SOBL		SOBT		MKOM		MPUS			
	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14		
Kontroll	28,2 ±1,5	24,8 ±0,2	28,6 ±3,1	24,4 ±1,8	27,1 ±0,2	16,5 ±2,7	28,9 ±10,7	22,1 ±7,4	30,6 ±2,2	24,3 ±1,7	26,4 ±2,7	25,7 ±2,6	28,3 ±5,3	23,6 ±6,6	23,1 ±4,8	12,8 ±1,5	27,2 ±2,8	21,7 ±2,5	21,7 ±2,5	
500	-	-	-	-	336,0 ±18,9	253,6 ±12,7	283,1 ±44,4	260,4 ±22,7	328,3 ±3,5	236,7 ±6,7	334,2 ±4,2	255,9 ±21,3	334,2 ±4,2	267,5 ±31,7	352,4 ±18,4	266,5 ±18,1	331,3 ±11,5	243,0 ±12,7	243,0 ±12,7	243,0 ±12,7
1 000	-	-	-	-	651,2 ±22,0	494,1 ±3,9	571,4 ±57,3	501,0 ±32,3	621,8 ±12,0	463,7 ±34,1	615,0 ±38,8	439,5 ±70,0	612,0 ±38,8	507,6 ±52,3	654,7 ±20,2	500,5 ±65,1	634,0 ±16,5	494,0 ±60,8	494,0 ±60,8	494,0 ±60,8
5 000	-	-	-	-	3122,7 ±108,3	2420,6 ±88,6	2707,8 ±433,6	2343,9 ±312,6	2990,0 ±70,6	2127,4 ±198,8	2602,0 ±793,5	1538,5 ±305,2	2602,0 ±793,5	1779,0 ±510,0	3017,0 ±300,5	2433,9 ±165,0	3060,5 ±309,1	2752,1 ±108,8	2752,1 ±108,8	2752,1 ±108,8
10 000	6043,5 ±45,0	4430,0 ±60,1	6100,9 ±309,6	4760,9 ±37,7	6102,7 ±18,5	4958,5 ±115,4	5637,4 ±247,5	4749,3 ±174,0	5404,3 ±617,0	4480,2 ±481,1	5907,5 ±320,0	4525,9 ±280,7	5907,5 ±320,0	4690,0 ±494,2	6081,7 ±90,4	4805,1 ±238,5	6092,6 ±90,4	4611,1 ±241,0	4611,1 ±241,0	4611,1 ±241,0
15 000	9164,5 ±65,0	6546,7 ±37,3	9125,3 ±364,2	6945,1 ±78,6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20 000	12298,2 ±75,4	8755,3 ±404,0	12158,2 ±0,8	8876,8 ±275,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

F2d. táblázat. A klorid eltávolítás mértéke (%) a vizsgált zöldalga kontroll és NaCl-dal (500 – 20 000 mg/l) kezelt tenyészetekben a 14. napra. A táblázatban az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A különböző kisbetűk az izolátumok közötti szignifikáns különbségeket jelzik az azonos kezeléseken belül (p<0,05; ANOVA).

	CSOR		CVUL		CHLO		DCOM		DSPI		SOBL		SOBT		MKOM		MPUS			
	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14		
Kontroll	12,0±5,4 a	-	14,6±2,9 a	-	39,3±10,2 a	21,7±18,4 a	20,2±11,3 a	2,6±0,1 a	17,5±13,0 a	41,9±19,4 a	20,3±1,2 a	20,3±1,2 a	20,3±1,2 a	20,3±1,2 a	20,3±1,2 a	20,3±1,2 a	20,3±1,2 a	20,3±1,2 a	20,3±1,2 a	
500	-	-	-	-	24,3±7,1 a	7,4±6,4 b	27,0±3,5 a	23,4±7,3 a,b	27,0±3,5 a	25,3±6,9 a	19,9±10,3 a,b	24,4±1,3 a	26,7±1,3 a	26,7±1,3 a	26,7±1,3 a	26,7±1,3 a	26,7±1,3 a	26,7±1,3 a	26,7±1,3 a	26,7±1,3 a
1 000	-	-	-	-	24,0±3,1 a	12,1±5,2 a	25,3±6,9 a	25,5±1,8 a	25,3±6,9 a	25,3±6,9 a	17,1±5,3 a	23,7±7,6 a	22,2±7,6 a	22,2±7,6 a	22,2±7,6 a	22,2±7,6 a	22,2±7,6 a	22,2±7,6 a	22,2±7,6 a	22,2±7,6 a
5 000	-	-	-	-	22,5±0,7 a	12,7±11,0 a	28,9±16,7 a	39,1±8,3 a	28,9±16,7 a	28,9±16,7 a	30,6±9,4 a	18,8±9,7 a	9,7±5,6 a	9,7±5,6 a	9,7±5,6 a	9,7±5,6 a	9,7±5,6 a	9,7±5,6 a	9,7±5,6 a	9,7±5,6 a
10 000	26,7±1,5 a	-	21,9±3,4 a	-	18,8±1,8 a	15,7±2,0 a	17,1±1,0 a	23,4±0,7 a	17,1±1,0 a	17,1±1,0 a	20,8±4,2 a	21,0±2,8 a	24,3±2,8 a	24,3±2,8 a	24,3±2,8 a	24,3±2,8 a	24,3±2,8 a	24,3±2,8 a	24,3±2,8 a	24,3±2,8 a
15 000	28,6±0,9 a	-	23,8±3,9 a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20 000	28,8±2,8 a	-	26,9±4,9 a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

CSOR: *Chlorella sorokiniana*; CVUL: *Chlorella vulgaris*; CHLO: *Chlorococcum* sp.; DCOM: *Desmodesmus communis*; DSPI: *Desmodesmus spinosus*; SOBL: *Scenedesmus obliquus*; SOBT: *Scenedesmus obtusius*; MKOM: *Monoraphidium komarkovei*; MPUS: *Monoraphidium pusillum*.

F2e. táblázat. Nitrát tartalom (mg/l) a kísérletek kezdetén (0. nap) és végén (14. nap) a vizsgált zöldalga kontroll és NaCl-dal (500 – 20 000 mg/l) kezelt tenyészetekben. A táblázatban az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A főkívér piros számok a 0 és a 14 napos értékek közötti szignifikáns különbséget jelzik (p<0,05; páros t-teszt).

	CSOR		CVUL		CHLO		DCOM		DSPI		SOBL		SOBT		MKOM		MPUS	
	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14
Kontroll	182,5 ±0,6	9,5 ±1,9	181,7 ±0,9	0,3 ±0,3	179,4 ±13,4	6,2 ±1,3	201,5 ±22,3	30,4 ±7,6	182,7 ±0,7	16,3 ±0,4	179,1 ±6,5	36,3 ±5,8	185,5 ±3,3	49,0 ±13,8	177,4 ±15,1	41,0 ±7,1	172,0 ±24,2	19,2 ±7,7
500	-	-	-	-	206,1 ±35,0	12,5 ±5,3	214,3 ±35,5	23,7 ±3,5	182,1 ±0,4	30,8 ±0,2	177,2 ±4,3	41,8 ±3,2	183,1 ±3,5	53,8 ±11,3	190,6 ±9,5	59,2 ±17,3	192,4 ±9,5	26,0 ±6,6
1 000	-	-	-	-	201,9 ±27,6	19,2 ±1,2	241,4 ±54,1	33,1 ±5,5	182,4 ±1,2	40,1 ±1,7	172,5 ±12,1	32,5 ±5,6	189,3 ±18,3	54,8 ±10,5	178,3 ±8,4	84,7 ±20,2	170,4 ±11,6	29,4 ±8,3
5 000	-	-	-	-	178,8 ±13,2	16,4 ±12,1	190,6 ±7,9	53,3 ±11,6	182,5 ±0,8	31,1 ±1,2	192,8 ±8,6	58,1 ±33,1	179,7 ±3,2	87,2 ±23,6	186,3 ±24,0	110,5 ±6,7	182,9 ±28,9	70,8 ±8,2
10 000	182,5 ±8,1	21,3 ±1,1	169,4 ±11,4	5,8 ±0,3	189,9 ±6,8	36,7 ±1,1	202,2 ±21,6	57,2 ±10,1	182,4 ±0,0	74,6 ±0,4	196,6 ±12,5	84,4 ±19,9	180,9 ±14,6	103,2 ±33,8	173,8 ±16,2	109,7 ±11,4	171,4 ±20,3	72,4 ±2,3
15 000	±0,9	±4,2	181,5	9,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20 000	185,8 ±0,9	51,1 ±1,7	171,2 ±11,00	14,5 ±1,6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

124

F2f. táblázat. A nitrát eltávolítás mértéke (%) a vizsgált zöldalga kontroll és NaCl-dal (500 – 20 000 mg/l) kezelt tenyészetekben a 14. napra. A táblázatban az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A különböző kisbetűk az izolátumok közötti szignifikáns különbségeket jelzik az azonos kezeléseken belül (p<0,05; ANOVA).

	CSOR		CVUL		CHLO		DCOM		DSPI		SOBL		SOBT		MKOM		MPUS	
	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14
Kontroll	94,8±1,0 a	-	99,9±0,1 a	-	96,4±1,0 a	-	85,5±2,6 b	-	91,1±0,2 a,b	-	80,5±2,0 b	-	76,1±4,8 c	-	76,8±2,1 b,c	-	88,9±3,1 a,b	-
500	-	-	-	-	93,7±3,4 a	-	88,6±3,2 a	-	83,1±0,1 a	-	76,4±2,4a, b	-	70,6±6,3 a,b	-	69,1±8,3 b	-	86,5±3,3 a	-
1 000	-	-	-	-	90,3±1,8 a	-	85,4±5,9 a	-	78,0±0,8 a	-	81,3±2,0 a	-	70,6±7,8 a,b	-	52,1±13,7 b	-	82,8±4,8 a	-
5 000	-	-	-	-	90,9±6,6 a	-	71,9±6,7 a	-	83,0±0,6 a	-	69,3±18,9 a	-	51,6±12,4 a,b	-	40,4±4,0 b	-	61,1±1,7 a	-
10 000	88,3±1,1 a	-	96,5±0,1 a	-	80,6±0,8 a	-	71,3±7,0 a	-	59,1±0,2 a,b	-	56,8±11,3 a,b	-	42,2±20,7 b	-	36,8±3,3 b	-	57,4±4,5 a,b	-
15 000	69,0±2,2 a	-	95,1±3,1 b	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20 000	72,5±1,0 a	-	91,6±0,4 b	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

CSOR: *Chlorella sorokiniana*; CVUL: *Chlorella vulgaris*; CHLO: *Chlorococcum* sp.; DCOM: *Desmodesmus communis*; DSPI: *Desmodesmus spinosus*; SOBL: *Scenedesmus obliquus*; SOBT: *Scenedesmus obtusius*; MKOM: *Monoraphidium komarkovei*; és MPUS: *Monoraphidium pusillum*.

F2g. táblázat. Foszfát tartalom (mg/l) a kísérletek kezdetén (0. nap) és végén (14. nap) a vizsgált zöldalga kontroll és NaCl-dal (500 – 20 000 mg/l) kezelt tenyészetekben. A táblázatban az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A félkövér piros számok a 0 és a 14 napos értékek közötti szignifikáns különbséget jelzik (p<0,05; páros t-teszt).

	CSOR		CVUL		CHLO		DCOM		DSPI		SOBL		SOBT		MKOM		MPUS	
	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14
Kontroll	163,7 ±0,4	146,6 ±0,3	160,9 ±2,6	159,2 ±3,9	181,1 ±16,1	159,5 ±17,7	157,3 ±6,9	150,9 ±3,2	163,4 ±3,5	142,0 ±1,8	156,2 ±6,3	149,3 ±2,2	179,1 ±13,9	174,9 ±15,9	157,7 ±6,5	152,6 ±6,2	162,5 ±1,4	155,1 ±3,3
500	-	-	-	-	183,1 ±18,6	179,9 ±22,9	167,4 ±3,5	161,0 ±1,5	163,1 ±1,7	154,9 ±0,8	156,6 ±9,1	149,4 ±5,4	160,1 ±8,9	151,9 ±6,4	164,0 ±1,7	161,3 ±1,2	158,2 ±8,8	153,9 ±9,6
1 000	-	-	-	-	197,6 ±30,1	179,9 ±29,8	174,5 ±11,5	149,1 ±11,4	162,2 ±1,0	154,2 ±1,1	161,3 ±2,0	154,9 ±1,2	172,7 ±14,8	158,5 ±13,9	164,1 ±0,7	158,1 ±4,3	155,3 ±5,7	152,1 ±5,8
5 000	-	-	-	-	189,8 ±27,8	177,3 ±27,9	156,1 ±7,2	136,9 ±8,0	161,8 ±2,8	149,8 ±3,5	159,8 ±7,3	150,6 ±2,8	162,9 ±1,9	155,4 ±2,1	159,9 ±6,3	154,5 ±1,9	160,1 ±0,8	152,7 ±6,6
10 000	164,0 ±7,3	147,9 ±5,2	151,2 ±12,3	148,2 ±9,5	181,6 ±16,7	171,1 ±17,0	166,7 ±0,2	149,7 ±3,1	162,3 ±1,1	149,3 ±0,1	164,6 ±2,8	162,2 ±1,3	168,4 ±6,5	159,3 ±5,4	163,9 ±3,7	155,1 ±4,8	163,9 ±1,8	162,4 ±2,1
15 000	±0,7	±1,5	±1,1	±3,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20 000	163,7 ±5,2	146,7 ±5,1	154,1 ±9,3	150,4 ±9,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

125

F2h. táblázat. A foszfát eltávolítás mértéke (%) a vizsgált zöldalga kontroll és NaCl-dal (500 – 20 000 mg/l) kezelt tenyészetekben a 14. napra. A táblázatban az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A különböző kisbetűk az izolátumok közötti szignifikáns különbségeket jelzik az azonos kezeléseken belül (p<0,05; ANOVA).

	CSOR		CVUL		CHLO		DCOM		DSPI		SOBL		SOBT		MKOM		MPUS	
	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14	0	14
Kontroll	10,4±0,0 a	-	1,1±0,8 b	-	12,0±3,9 a	10,0±5,5 a	4,0±2,8 b	3,8±1,4 a	13,1±0,8 a	5,0±0,5 a	4,4±2,4 a,b	4,5±2,5 a	2,4±1,9 b	3,2±1,7 b	4,5±2,6 a,b	-	-	-
500	-	-	-	-	9,0±3,1 a	6,6±3,3 a	14,4±7,3 a	12,2±7,6 a	5,0±0,1 a	7,5±1,2 a	4,0±1,5 a	5,7±4,1 a	8,2±2,5 a	5,1±1,9 a	1,6±1,3 a	2,7±0,7 a	-	-
1 000	-	-	-	-	6,0±2,6 a	-	10,3±1,8 b	-	7,9±0,6 a	-	1,6±0,8 b	-	5,8±0,4 a,b	-	5,0±0,6 a,b	4,6±3,9 a	2,1±1,6 a	4,6±3,9 a
5 000	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10 000	9,8±0,8 a	-	1,3±1,0 b	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
15 000	12,1±1,3 a	-	2,2±1,3 b	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20 000	10,4±0,2 a	-	2,4±0,1 b	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

CSOR: *Chlorella sorokiniana*; CVUL: *Chlorella vulgaris*; CHLO: *Chlorococcum* sp.; DCOM: *Desmodesmus communis*; DSPI: *Desmodesmus spinosus*; SOBL: *Scenedesmus obliquus*; SOBT *Scenedesmus obliquus*; MKOM: *Monoraphidium komarkovei*; és MPUS: *Monoraphidium pusillum*.

Függelék 3. A tápanyagtartalom (nitrát és foszfát) hatása a sótoleranciára kísérletek során a 0. napon és a 14. napon mért vezetőképesség és vezetőképesség csökkenés, klorid tartalom és eltávolítás, valamint foszfát tartalom és eltávolítás adatok a szignifikáns eltérések jelölésével.

t

	v	14		v	14		v	14	
		NT-KA tápoldat	KT-KA tápoldat		NT-NA tápoldat	KT-NA tápoldat			
Kontroll	817,0±17,0	429,0±16,0	617,0±1,0	553,5±18,5	252,0±29,4	189,1±13,1	441,0±1,0	292,5±3,5	
500	1741,5±96,5	897,0±219,0	1614,0±1,0	1214,5±0,5	1156,3±54,3	886,3±80,3	1448,0±1,0	1010,5±16,5	
1 000	2640,0±140,0	1210,0±352,0	2345,0±5,0	1967,0±50,0	1998,7±162,2	1548,3±198,0	3799,0±1,0	2545,5±60,0	
5 000	9335,0±395,0	2802,5±867,5	9905,0±5,0	7390,0±0,0	8756,7±565,8	7103,3±213,6	10985,0±5,0	7090,0±140,0	
10 000	19915,0±1685,0	9035,0±2135,0	19775,0±5,0	13920,0±90,0	16490,0±1351,0	13500,0±692,8	22405,0±5,0	15070,0±420,0	

F3b. táblázat. A vezetőképesség csökkenésének mértéke (%) a különböző tápoldatokban nevelt *Coelastrum morus* kontroll és NaCl-dal (500 – 10 000 mg/l) kezelt tenyészetekben a 14. napra. A táblázatban az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A különböző kisbetűk a tápoldatok közötti szignifikáns különbségeket jelzik az azonos kezeléseken belül (p<0,05; ANOVA).

	v	14		v	14		v	14	
		NT-KA tápoldat	KT-KA tápoldat		NT-NA tápoldat	KT-NA tápoldat			
Kontroll	47,4±3,1 a	10,3±4,0 b	24,7±3,4 c	33,7±1,3 d					
500	47,9±15,5 a	24,8±0,1 b	23,5±3,3 b	30,2±1,5 b					
1 000	53,6±15,8 a	16,1±3,3 b	22,7±3,5 b	33,0±2,3 b					
5 000	69,7±10,6 a	25,4±0,1 b	18,8±2,7 c	35,5±1,8 d					
10 000	55,0±6,9 a	29,6±0,6 b	18,9±2,4 b	32,7±2,7 c					

F3c. táblázat. Klorid tartalom (mg/l) a kísérletek kezdetén (0. nap) és végén (14. nap) a különböző tápoldatokban nevelt *Coelastrum morus* kontroll és NaCl-dal (500 – 10 000 mg/l) kezelt tenyészetekben. A táblázatban az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A félkövér piros számok a 0 és a 14 napos értékek közötti szignifikáns különbségeket jelzik (p<0,05; páros t-teszt).

	v	14		v	14		v	14	
		NT-KA tápoldat	KT-KA tápoldat		NT-NA tápoldat	KT-NA tápoldat			
Kontroll	29,8±2,0	22,8±1,4	24,3±0,0	18,2±0,2	0,6±0,1	0,3±0,0	14,5±0,0	4,0±0,7	
500	323,9±8,2	187,1±4,5	341,5±0,0	248,7±5,4	308,7±21,6	264,8±6,1	276,1±0,0	277,7±12,4	
1 000	587,8±15,8	310,8±1,3	630,0±0,0	371,8±0,7	577,3±54,4	498,3±30,0	633,6±0,0	465,0±5,2	
5 000	3160,7±46,1	1399,3±194,0	3600,0±0,0	1276,2±37,8	3012,6±36,2	2382,5±130,0	3094,9±0,0	2139,3±159,3	
10 000	6312,9±75,2	3266,7±166,5	6611,2±0,0	2226,9±18,8	5620,5±427,1	4651,5±256,8	6018,0±0,0	4336,3±60,9	

F3d. táblázat. A klorid eltávolítás mértéke (%) a különböző tápoldatokban nevelt *Coelastrum morus* kontroll és NaCl-dal (500 – 10 000 mg/l) kezelt tenyészetekben a 14. napra. A táblázatban az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A különböző kisbetűk a tápoldatok közötti szignifikáns különbségeket jelzik az azonos kezeléseken belül (p<0,05; ANOVA).

	v	14		v	14		v	14	
		NT-KA tápoldat	KT-KA tápoldat		NT-NA tápoldat	KT-NA tápoldat			
Kontroll	23,5±0,5 a	24,9±1,4 a	50,0±2,7 b	72,4±7,3 c					
500	42,2±2,7 a	27,2±2,2 b	13,8±7,7 c	17,5±6,3 c					
1 000	47,1±1,5 a	41,0±0,2 b	13,5±3,8 c	26,6±1,2 d					
5 000	55,7±6,8 a	64,6±1,5 a	20,9±3,4 b	30,9±7,3 b					
10 000	48,2±3,3 a	66,3±0,4 b	17,2±1,7 c	27,9±1,4 d					

NT: nagy tápanyagtartalom; KT: kis tápanyagtartalom; NA: nagy N:P arány; KA: kis N:P arány.

F3e táblázat. Nitrát tartalom (mg/l) a kísérletek kezdetén (0. nap) és végén (14. nap) a különböző tápoldatokban nevelt *Coelastrum morus* kontroll és NaCl-dal (500 – 10 000 mg/l) kezelt tenyészetekben. A táblázatban az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A felkővér piros számok a 0 és a 14 napos értékek közötti szignifikáns különbséget jelzik (p<0,05; páros t-teszt), n.d.: nem detektálható

	NT-KA tápoldat		NT-NA tápoldat		KT-KA tápoldat		KT-NA tápoldat	
	0	14	0	14	0	14	0	14
Kontroll	209,2±34,7	5,1±8,7	184,6±0,2	18,8±4,4	63,8±5,0	n.d.	61,2±1,3	n.d.
500	148,3±30,0	17,6±15,8	180,6±0,1	12,4±0,2	54,0±7,0	n.d.	62,8±0,9	n.d.
1 000	146,4±30,1	23,3±20,4	175,6±7,4	19,8±4,6	57,0±11,9	n.d.	55,5±0,9	n.d.
5 000	184,2±23,4	35,5±2,6	176,2±0,1	23,9±5,2	62,7±7,1	n.d.	61,7±2,1	0,1±0,1
10 000	193,2±9,7	61,9±16,0	172,2±2,8	24,7±2,6	60,0±5,7	n.d.	61,7±2,3	0,4±0,4

F3f. táblázat. A nitrát eltávolítás mértéke (%) a különböző tápoldatokban nevelt *Coelastrum morus* kontroll és NaCl-dal (500 – 10 000 mg/l) kezelt tenyészetekben a 14. napra. A táblázatban az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A különböző kisbetűk a tápoldatok közötti szignifikáns különbségeket jelzik az azonos kezeléseken belül (p<0,05; ANOVA).

	NT-KA tápoldat		NT-NA tápoldat		KT-KA tápoldat		KT-NA tápoldat	
	0	14	0	14	0	14	0	14
Kontroll	97,9±3,6 a		89,8±3,3 b		100 a		100 a	
500	87,0±11,3 a		93,1±0,2 a		100 a		100 a	
1 000	82,2±15,4 a		88,6±4,4 a		100 a		100 a	
5 000	80,6±1,2 a		86,4±4,1 b		100 c		99,8±0,2 c	
10 000	68,2±6,9 a		85,7±1,8 b		100 c		99,2±1,1 c	

F3g. táblázat. Foszfát tartalom (mg/l) a kísérletek kezdetén (0. nap) és végén (14. nap) a különböző tápoldatokban nevelt *Coelastrum morus* kontroll és NaCl-dal (500 – 10 000 mg/l) kezelt tenyészetekben. A táblázatban az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A felkővér piros számok a 0 és a 14 napos értékek közötti szignifikáns különbséget jelzik (p<0,05; páros t-teszt).

	NT-KA tápoldat		NT-NA tápoldat		KT-KA tápoldat		KT-NA tápoldat	
	0	14	0	14	0	14	0	14
Kontroll	155,5±7,9	88,3±13,2	46,0±1,6	11,0±3,9	18,0±0,3	0,3±0,2	67,3±0,0	40,9±1,4
500	153,5±11,2	98,7±20,5	50,1±0,1	14,0±2,3	17,7±1,1	2,9±0,2	67,7±0,1	44,0±1,0
1 000	163,9±5,7	105,6±15,0	49,5±0,7	23,7±3,0	18,9±0,9	5,9±1,7	66,4±1,6	47,7±1,7
5 000	155,1±1,9	108,7±10,8	51,2±0,2	32,5±1,6	18,5±0,4	11,7±1,7	65,4±0,1	60,2±0,6
10 000	162,7±9,5	121,0±16,5	52,1±0,4	43,8±1,1	18,7±0,9	14,1±2,2	66,4±0,5	64,1±1,1

F3h. táblázat. A foszfát eltávolítás mértéke (%) a különböző tápoldatokban nevelt *Coelastrum morus* kontroll és NaCl-dal (500 – 10 000 mg/l) kezelt tenyészetekben a 14. napra. A táblázatban az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A különböző kisbetűk a tápoldatok közötti szignifikáns különbségeket jelzik az azonos kezeléseken belül (p<0,05; ANOVA).

	NT-KA tápoldat		NT-NA tápoldat		KT-KA tápoldat		KT-NA tápoldat	
	0	14	0	14	0	14	0	14
Kontroll	43,0±10,4 a		76,3±10,8 b		98,2±1,3 c		39,2±2,9 a	
500	35,7±12,6 a		72,0±6,6 b		83,6±2,2 b		35,0±2,0 a	
1 000	35,7±7,0 a		52,0±9,6 a		68,4±10,7 b		28,3±1,2 a	
5 000	29,8±7,8 a		36,6±4,8 a		36,5±10,0 a		8,0±1,0 b	
10 000	25,8±8,3 a		15,8±3,8 a		24,2±12,6 a		3,4±3,4 b	

NT: nagy tápanyagtartalom; KT: kis tápanyagtartalom; NA: nagy N:P arány; KA: kis N:P arány.

Függelék 4. A különböző sókoncentrációk hatása a *Haematococcus pluvialis* életciklusára kísérletek sejtszám, illetve sejttípus-arány adatai a szignifikáns eltérések jelölésével.

F4. táblázat. Sejtszám és sejttípus-arány adatok a kontroll és a NaCl-dal kezelt (100 - 4 000 mg/l) *Haematococcus pluvialis* tenyészetekben. A táblázatokban az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A különböző kisbetűk a napok (0 - 11) közötti szignifikáns különbségeket jelzik az azonos kísérleti beállításokon belül (sor; p<0,05; rm ANOVA). A csillagok a különböző kezelések közötti szignifikáns különbséget jelzik az adott napokon (oszlop; p<0,05; ANOVA). n.d.: nem detektálható.

a) Összes sejt ($\times 10^5$ /ml)

	0	2	4	7	9	11
Kontroll	0,7±0,1 a	2,2±0,3 b	3,3±0,4 c	5,6±0,6 d	7,8±0,5 e	7,6±0,6 e
100	0,9±0,1 a	2,4±0,1 b	4,3±0,1 c *	4,6±0,6 d	5,6±0,2 e *	7,2±0,1 f *
250	0,8±0,1 a	2,9±0,2 b	3,2±0,2 c	4,5±0,3 d	3,8±0,3 e **	5,2±0,3 f *
500	1,0±0,1 a	2,8±0,1 b	2,7±0,3 b	4,9±0,2 c	5,1±0,3 c *	4,8±0,9 c *
1 000	1,0±0,1 a	2,1±0,4 b	3,2±0,5 b	4,5±0,2 c	4,8±1,1 c *	4,4±0,4 c *
2 000	0,8±0,1 a	1,6±0,1 b *	2,5±0,3 c	3,6±0,7 d	3,2±0,4 d **	3,6±0,6 d *
3 000	0,7±0,1 a	1,0±0,1 b **	1,4±0,1 c **	1,1±0,0 b *	1,2±0,0 b,c ***	1,7±0,1 d **
4 000	0,9±0,2 a	0,9±0,0 a **	1,0±0,1 a *	0,8±0,1 a *	0,7±0,0 a,b ***	0,8±0,0 a **

b) Vegetatív sejt ($\times 10^5$ /ml)

	0	2	4	7	9	11
Kontroll	0,5±0,1 a	2,1±0,3 b	3,1±0,4 c	5,3±0,6 d	7,2±0,6 e	6,3±0,8 f
100	0,6±0,0 a	2,1±0,1 b	3,8±0,1 c	3,9±0,5 c *	4,6±0,2 d *	5,4±0,2 e *
250	0,5±0,1 a	2,7±0,2 b	2,8±0,1 b	3,7±0,3 c *	2,3±0,3 d **	1,7±0,2 e **
500	0,6±0,1 a	2,4±0,1 b	2,2±0,1 c	3,3±0,2 d *	2,4±0,2 b **	1,3±0,3 e **
1 000	0,6±0,0 a	1,8±0,4 b	2,4±0,8 b	1,9±0,2 b **	1,5±0,2 a **	0,5±0,2 a **
2 000	0,5±0,1 a	1,2±0,1 b *	1,3±0,2 b *	1,6±0,1 b,c **	1,6±0,1 b,c **	0,4±0,0 a **
3 000	0,5±0,1 a	0,8±0,1 b *	0,3±0,0 c *	0,2±0,0 c ***	0,1±0,0 d ***	n.d.
4 000	0,6±0,1 a	0,6±0,0 a *	0,1±0,0 b *	0,0±0,0 c ***	0,1±0,0 b ***	n.d.

c) Ciszta ($\times 10^5$ /ml)

	0	2	4	7	9	11
Kontroll	0,2±0,1 a	0,2±0,0 a	0,3±0,1 a	0,3±0,0 a	0,6±0,2 a,b	1,4±0,3 b
100	0,3±0,1 a	0,3±0,0 a	0,5±0,1 a,b	0,6±0,0 a,b	1,0±0,1 b	1,9±0,2 c
250	0,3±0,2 a	0,2±0,0 a	0,4±0,1 a	0,9±0,1 b	1,5±0,2 c	3,6±0,4 d *
500	0,4±0,1 a	0,4±0,0 a *	0,5±0,1 a	1,6±0,3 b *	2,7±0,4 c	3,5±0,7 d *
1 000	0,5±0,1 a	0,3±0,1 a	0,9±0,5 a	2,7±0,1 b **	3,4±1,3 b	3,9±0,2 b *
2 000	0,3±0,2 a	0,4±0,0 a *	1,1±0,3 b	2,0±0,6 c *	1,6±0,4 b,c	3,2±0,6 d *
3 000	0,2±0,0 a	0,2±0,0 a	1,1±0,0 b	0,9±0,0 c	1,1±0,0 b	1,7±0,1 d
4 000	0,4±0,1 a	0,4±0,1 a *	0,9±0,1 b	0,8±0,1 b	0,6±0,0 c	0,8±0,0 b

d) Zöld vegetatív sejtek (%)		0		2		4		7		9		11	
Kontroll	60,0±16,2 a	79,0±11,9 b	85,0±11,9 b	65,0±6,3 a	62,0±3,8 a	55,0±6,4 a							
100	54,0±0,4 a	71,0±2,5 b	63,0±1,7 b *	27,0±9,0 c *	36,0±1,6 d *	30,0±1,1 c *							
250	50,0±8,0 a	72,0±3,6 b	69,0±1,7 b *	38,0±3,0 c *	19,2±4,1 d **	9,2±0,2 e **							
500	53,0±4,9 a	67,0±2,6 b	72,0±2,8 c	38,0±2,5 d *	24,7±2,0 e **	10,0±3,6 f **							
1 000	46,0±3,1 a	59,0±2,6 b	71,0±7,1 c	20,5±0,1 d *	4,0±0,5 e ***	5,5±5,1 f **							
2 000	36,0±8,2 a *	44,0±3,5 a *	46,8±5,9 b **	23,2±0,4 c **	14,4±2,8 c **	20,4±0,3 c ***							
3 000	25,9±8,0 a *	37,0±6,7 b *	8,0±1,2 c ***	2,5±2,0 c **	1,0±0,1 c ***	n.d.							
4 000	37,0±8,3 a	38,0±0,6 a *	6,8±3,0 b ***	1,0±0,9 b **	5,0±1,6 b ***	n.d.							

e) Zöld-vörös vegetatív sejtek (%)		0		2		4		7		9		11	
Kontroll	4,0±2,1 a	5,0±1,7 a	16,0±4,4 b	12,0±3,9 c	17,0±3,8 b								
100	10,2±0,3 a	18,1±1,9 b *	24,5±1,3 c *	59,3±3,0 d *	47,6±2,1 e **	44,1±1,9 f *							
250	7,1±0,7 a	20,1±2,0 b *	17,9±2,2 c **	48,9±3,6 d **	40,4±4,1 e **	23,0±4,1 b							
500	7,3±6,5 a	19,4±1,9 b *	8,2±2,6 a	29,1±1,6 c ***	21,9±2,0 b ***	17,3±1,9 b							
1 000	12,1±3,3 a	27,9±1,3 b **	15,2±1,2 c **	20,0±0,1 d	22,0±1,2 d ***	6,0±1,0 e **							
2 000	29,6±1,6 a *	31,0±2,2 a **	21,4±3,3 b *	20,5±7,2 b	12,8±1,0 c	7,0±0,1 c **							
3 000	40,0±3,1 a **	42,2±4,1 a **	12,7±0,5 b **	17,8±2,1 c	8,2±0,2 b	1,0±0,2 d **							
4 000	24,6±1,3 a *	23,5±1,2 a *	6,0±3,4 b	1,7±1,0 c *	3,2±0,3 b	n.d.							

f) Zöld cisztiák (%)		0		2		4		7		9		11	
Kontroll	32,0±4,2 a	16,0±0,6 b	9,0±0,7 c	15,0±0,3 b	20,0±0,9 b	18,0±0,3 b							
100	27,1±6,0 a	10,0±1,0 b *	10,0±1,0 b	11,0±0,3 b	13,0±2,0 b	15,0±2,1 b							
250	38,0±17,1 a	5,0±0,1 b **	12,0±0,9 b	15,0±1,3 b	23,5±4,1 a,b	48,0±1,2 a *							
500	33,0±0,5 a	10,0±0,5 b *	15,0±1,4 b	24,0±3,4 a,b	26,1±3,6 a,b	41,0±10,3 a *							
1 000	38,0±12,8 a	9,0±0,2 b *	3,0±2,3 b	49,0±0,5 a *	48,0±2,8 a *	59,0±6,4 a,b *							
2 000	31,0±16,6 a	19,0±1,0 a	21,9±10,3 a *	28,2±6,8 a	26,2±3,9 a	17,6±7,5 a							
3 000	26,2±2,7 a	6,0±0,5 b **	46,0±2,4 c **	32,8±1,3 d	25,0±0,8 a	25,2±2,0 a							
4 000	34,0±9,6 a	24,0±2,6 a ***	52,7±0,2 b **	59,1±8,1 b *	40,0±1,6 a,b **	30,0±1,6 a							

g) Zöld-vörös cisztiák (%)		0		2		4		7		9		11	
Kontroll	4,0±3,2 a	n.d.	1,0±0,8 a	4,0±0,2 a	6,0±1,0 a,b	10,0±4,1 b							
100	9,0±0,1 a	1,0±0,2 b	2,1±0,2 c	3,1±0,2 d	4,0±0,4 e	11,1±0,6 f							
250	5,2±1,8 a	2,4±0,1 a	1,3±1,0 a	4,4±0,6 a	16,9±1,4 b	19,8±6,1 b							
500	6,7±0,5 a	3,5±0,5 a	5,4±3,4 a	9,2±2,7 a	27,3±4,9 b	31,9±4,8 b							
1 000	4,1±3,6 a	4,4±0,8 a	10,6±0,3 a	10,4±0,5 a	25,9±2,8 b	30,3±6,4 b							
2 000	3,3±2,9 a	6,2±0,7 a	10,0±1,9 a	28,2±8,9 b *	46,6±7,1 c *	55,1±8,0 c *							
3 000	7,9±0,6 a	14,7±0,3 b *	32,7±0,9 c *	47,0±0,7 d **	65,9±1,1 e **	68,5±2,9 e **							
4 000	4,0±3,9 a	15,0±2,7 a *	35,0±11,0 b *	38,0±7,4 b *	52,0±1,2 b *	66,5±1,4 c **							

Függelék 5. A különböző sókoncentrációk hatása a *Haematococcus pluvialis* életciklusára kísérletek során a 0. napon és a 14. napon mért vezetőképesség, klorid tartalom, nitrát tartalom és foszfát tartalom adatok a szignifikáns eltérések jelölésével.

F5. táblázat. Vezetőképesség és klorid tartalom illetve nitrát és foszfát tartalom adatok a kísérletek kezdetén (0. nap) és végén (11. nap) a különböző tápoldatokban nevelt *Haematococcus pluvialis* kontroll és NaCl-dal (100 – 4 000 mg/l) kezelt tenyészetekben. A táblázatban az átlagértékek és a szórások vannak feltüntetve (n=3). A félkövér piros számok a 0 és a 14 napos értékek közötti szignifikáns különbséget jelzik (p<0,05; páros t-teszt).

a) Vezetőképesség ($\mu\text{S}/\text{cm}$) és klorid tartalom (mg/l)

	Vezetőképesség ($\mu\text{S}/\text{cm}$)		Klorid tartalom (mg/l)	
	0	11	0	11
Kontroll	915,7 \pm 22,9	665,7 \pm 32,9	61,1 \pm 10,2	52,7 \pm 13,0
100	1088,3 \pm 39,5	835,0 \pm 13,5	123,0 \pm 4,5	100,4 \pm 1,8
250	1454,7 \pm 112,6	1103,0 \pm 68,2	224,4 \pm 15,7	195,5 \pm 14,0
500	2023,7 \pm 202,4	1536,3 \pm 49,6	400,1 \pm 22,0	324,4 \pm 7,4
1 000	2937,3 \pm 412,8	2390,0 \pm 95,4	671,2 \pm 177,1	492,8 \pm 53,7
2 000	4446,7 \pm 142,9	4086,7 \pm 116,8	1144,5 \pm 207,2	1005,2 \pm 127,4
3 000	6315,0 \pm 105,0	5910,0 \pm 190,0	1522,9 \pm 20,7	1452,3 \pm 49,8
4 000	8070,0 \pm 208,8	7583,3 \pm 259,7	2218,8 \pm 278,4	2053,3 \pm 186,7

b) Nitrát és foszfát tartalom (mg/l)

	Nitrát tartalom (mg/l)		Foszfát tartalom (mg/l)	
	0	14	0	14
Kontroll	262,0 \pm 52,7	13,2 \pm 13,2	9,8 \pm 1,2	0,3 \pm 0,2
100	176,2 \pm 89,0	6,8 \pm 11,8	10,9 \pm 1,5	0,1 \pm 0,0
250	240,0 \pm 176,8	9,6 \pm 14,5	10,1 \pm 1,4	0,1 \pm 0,1
500	203,4 \pm 65,0	9,3 \pm 8,5	10,9 \pm 2,4	-
1 000	272,9 \pm 70,9	8,8 \pm 12,8	12,0 \pm 0,9	0,1 \pm 0,1
2 000	183,8 \pm 6,4	17,1 \pm 25,2	12,0 \pm 1,5	0,1 \pm 0,0
3 000	246,5 \pm 21,6	109,1 \pm 43,1	12,1 \pm 1,5	1,4 \pm 1,3
4 000	201,8 \pm 15,1	138,8 \pm 22,7	11,6 \pm 1,3	2,6 \pm 1,7

Függelék 6. A kiszáradás hatásai a *Haematococcus pluvialis* életciklusára kísérlet térfogat, klorid tartalom, sejtszám, sejttípus-arány, nitrát, valamint foszfát tartalom adatai a szignifikáns eltérések jelölésével.

F6 táblázat Térfogat klorid tartalom sejtszám nitrát és foszfát tartalom adatak az abszolút kontroll a kontroll és a kiszáradó *Haematococcus pluvialis*

p<0,05; ANOVA).

a) Térfogat (ml)	0	2	4	7	9	11	14	16
Abszolút kontroll	47,0 ±1,0 a	46,3 ±1,5 a	47,0 ±4,0 a	46,7 ±1,5 a	48,3 ±1,5 a	47,3 ±2,5 a	48,7 ±1,5 a	45,7 ±1,5 a
Kontroll	48,3 ±0,5 a	49,0 ±1,0 a	47,0 ±3,0 a	44,0 ±1,0 a	46,7 ±1,5 a	42,3 ±1,5 a	43,7 ±2,5 a	47,0 ±1,0 a
Kiszáradó	32,3 ±0,6 a	30,2 ±3,5 a	27,2 ±0,4 b *	25,0 ±3,5 c *	23,7 ±3,5 d *	20,3 ±4,9 e *	16,0 ±0,7 f *	14,3 ±2,1 g *

b) Klorid (mg/l)	0	2	4	7	9	11	14	16
Abszolút kontroll	46,1 ±5,1 a	52,4 ±3,0 a	62,0 ±5,8 a	68,2 ±4,0 a *	70,1 ±9,8 a	78,7 ±8,8 a	88,4 ±2,9 b	89,1 ±6,1 b
Kontroll	52,7 ±4,3 a	49,7 ±4,0 a	48,5 ±3,7 a *	46,9 ±1,4 a *	41,8 ±6,2 a *	41,8 ±6,2 a *	40,8 ±4,5 a *	40,2 ±0,2 a *
Kiszáradó	49,7 ±2,3 a	52,4 ±2,1 a	59,2 ±4,4 a	74,8 ±7,8 a	104,8 ±12,8 b **	116,3 ±15,4 b **	127,8 ±15,1 b **	172,2 ±12,3 c **

c) Összes sejt ($\times 10^5$ /ml)

	0	2	4	7	9	11	14	16
Abszolút kontroll	1,3±0,5 a	4,6±1,2 b	8,7±0,8 c	11,0±0,8 c	11,8±1,2 d	13,1±0,9 e	11,2±1,0 c,d	7,4±0,9 f
Kontroll	1,1±0,2 a	3,9±0,7 b	5,0±0,7 c *	6,7±0,5 d *	7,9±0,6 e *	7,9±1,1 e *	6,3±0,5 d *	6,1±0,9 d
Kiszáradó	1,0±0,0 a	3,8±0,2 b	4,5±0,8 c *	6,3±2,6 c *	6,6±0,2 c *	6,8±1,1 c *	4,9±0,4 c *	3,4±0,8 c *

d) Vegetatív sejt ($\times 10^5$ /ml)

	0	2	4	7	9	11	14	16
Abszolút kontroll	1,2±0,4 a	4,6±1,2 b	8,6±0,8 c	9,2±0,6 c	9,0±0,5 c	7,8±0,9 d	1,5±0,7 a	1,1±0,5 a
Kontroll	1,0±0,3 a	3,9±0,7 b	4,7±0,88 c *	5,8±0,4 d *	5,3±0,6 c *	4,6±0,3 b,c *	0,7±0,0 a	n.d.
Kiszáradó	1,0±0,0 a	3,6±0,2 b	4,3±0,3 b *	5,0±1,8 b *	3,4±0,6 b **	2,7±0,4 b *	0,8±0,0 a	n.d.

e) Ciszta ($\times 10^5$ /ml)

	0	2	4	7	9	11	14	16
Abszolút kontroll	n.d.	0,1±0,0 a	0,1±0,1 a	2,0±1,0 b	2,6±1,2 b	3,5±0,8 b	4,9±0,9 c	6,3±1,5 c
Kontroll	0,1±0,1 a	0,3±0,4 a	0,5±0,5 a	1,0±0,3 a	2,6±0,6 b	2,9±0,9 b	5,5±0,3 c	5,7±0,5 c
Kiszáradó	0,1±0,0 a	0,3±0,1 a	0,2±0,2 a	0,3±0,8 b	3,2±0,6 c	4,1±0,8 c	4,1±0,4 c	3,4±0,8 c *

f) Zöld vegetatív sejtek (%)

	0	2	4	7	9	11	14	16
Abszolút kontroll	97,8±3,3 a	96,2±3,5 a	68,2±5,2 b	24,2±17,4 c	41,5±3,7 c	27,2±23,7 c	3,2±2,5 d	n.d.
Kontroll	87,7±5,8 a	97,4±3,5 b	89,9±5,4 a *	57,1±6,4 c *	42,7±3,8 d	52,0±3,2 c	10,0±0,0 e *	n.d.
Kiszáradó	84,8±3,4 a	92,3±0,5 a	90,8±7,7 a *	65,6±2,8 b *	39,8±8,7 c	35,5±5,9 c	15,7±0,6 d **	n.d.

g) Zöld-vörös vegetatív sejtek (%)

	0	2	4	7	9	11	14	16
Abszolút kontroll	n.d.	2,3±2,0 a	30,3±5,5 b	57,0±2,7 c	40,0±4,0 b	38,3±12,3 b	9,5±3,6 a	18,0±3,5 a
Kontroll	6,8±5,5 a	0,7±0,4 b	4,4±1,7 a *	28,6±4,0 c *	24,9±2,7 c *	7,0±3,9 a *	1,1±0,1 a,b *	0,1±0,1 d *
Kiszáradó	9,3±3,2 a *	0,6±0,0 b	3,9±1,4 b *	13,9±4,1 c *	11,6±2,4 a *	3,9±1,2 a *	0,3±0,1 a *	n.d.

h) Zöld ciszták (%)

	0	2	4	7	9	11	14	16
Abszolút kontroll	2,0±1,8 a	1,5±1,5 a	1,5±1,5 a	11,0±10,0 a	10,7±8,3 a	13,3±7,5 a	44,7±14,8 b	29,2±19,0 a,b
Kontroll	5,5±0,3 a	1,9±1,1 a	5,7±5,1 a	6,7±3,3 a	10,0±1,8 a	13,0±0,3 b	5,7±5,6 a *	2,3±1,2 a *
Kiszáradó	5,9±0,3 a	7,1±0,5 a *	5,2±5,1 a	12,7±4,0 a	11,8±6,9 a	9,1±9,0 a	3,6±3,6 a *	2,3±0,8 a *

i) Zöld-vörös ciszták (%)

	0	2	4	7	9	11	14	16
Abszolút kontroll	0,3±0,3 a	n.d.	n.d.	7,9±3,4 a	7,7±5,5 a	20,1±17,2 a	40,1±13,3 b	39,9±20,2 b
Kontroll	n.d.	n.d.	n.d.	6,4±5,8 a	16,4±14,4 a	20,6±17,5 a	54,1±38,3 a	63,9±55,2 a
Kiszáradó	n.d.	n.d.	0,2±0,1 a	7,8±6,0 b	33,4±2,2 c	49,8±6,6 d	59,0±2,4 e	70,1±1,0 f

j) Vörös ciszták (%)

	0	2	4	7	9	11	14	16
Abszolút kontroll	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	0,2±0,1 a	1,2±1,1 a	2,6±2,1 a	12,8±11,9 b
Kontroll	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	1,0±0,3 a	10,9±0,8 b	4,6±4,4 c
Kiszáradó	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	3,3±1,1 a *	1,7±0,4 a	21,4±5,7 b *	27,6±1,8 c

k) Nitrát (mg/l)

	0	2	4	7	9	11	14	16
Abszolút kontroll	188,5±27,8 a	138,2±33,2 a	52,3±17,1 b	45,7±9,3 b	34,3±13,0 b	27,8±15,3 b	21,3±11,9 b	17,3±7,7 b
Kontroll	207,7±5,3 a	119,9±25,4 b	45,3±7,8 c	15,3±5,6 c	13,9±3,5 d *	16,4±6,3 c	16,9±3,3 c	25,8±1,3 c
Kiszáradó	238,1±60,2 a	140,4±28,4 b	45,4±6,3 c	23,4±6,6 c	16,9±1,1 c	16,6±0,6 c	19,7±2,6 c	13,2±4,3 c

l) Foszfát (mg/l)

	0	2	4	7	9	11	14	16
Abszolút kontroll	15,0±2,4 a	8,3±2,6 b	1,3±0,3 c	0,2±0,0 c	0,1±0,0 c	n.d.	n.d.	n.d.
Kontroll	17,1±0,5 a	4,4±0,4 b *	0,2±0,2 c *	0,4±0,4 c	0,3±0,2 c	0,2±0,1 c	0,2±0,1 c	0,1±0,1 c
Kiszáradó	16,0±4,4 a	4,8±0,8 b *	0,4±0,3 c *	0,2±0,0 c	0,2±0,1 c	0,2±0,1 c	0,2±0,0 c	0,1±20,1 c

10. A JELÖLT TUDOMÁNYOS TEVÉKENYSÉGE

Az értekezés témájában megjelent közlemények (IF:5.796)

Referált folyóiratokban megjelent közlemények idegen (angol) nyelven:

Figler A, B-Béres V, Dobronoki D, Márton K, Nagy SA, Bácsi I. (2019) Salt tolerance and desalination abilities of nine common green microalgae isolates. *Water* 11, 2527: 1-17. **IF: 2.544; Q2**

Figler A, Márton K, B-Béres V, Bácsi I. (2021) Effects of nutrient content and nitrogen to phosphorous ratio on the growth, nutrient removal and desalination properties of the green alga *Coelastrum morus* on a laboratory scale. *Energies* 14, 2112: 8. **IF: 3.252; Q2**

Nemzetközi konferenciák, poszterek:

Figler A, Bácsi I (2018) *Chlorella* fajok sótoleranciájának és sótelenítő képességének vizsgálata/ Study of the salt tolerance and desalination capacity of *Chlorella* species. 19. Kolozsvári Biológus Napok, 2018. április 13-14., Kolozsvár, Románia.

Figler A, Bácsi I (2018) Effects of different salt concentrations on growth, chloride-, phosphate- and nitrate-uptake of *Chlorella* species. Scientific conference for student and high school teachers, 2018. May 25., Oradea, Romania.

Figler A, Gácsi M, Fekete BR, Kerekes D, Bácsi I (2019) Salt tolerance of common green algae – possible economical benefits. 7th European Phycological Congress, 2019. August 25-30., Zagreb, Croatia.

Figler A, Márton K, Bácsi I (2022) Salinity stress and encystment in the green alga *Haematococcus pluvialis*. International Conference of Students and PhD Students „NATURE AND SCIENCE”, 2022. May 20-22., Stana de Vale, Romania.

Hazai konferenciák, posztterek:

Figler A, Gácsi M (2017) *Chlorella* és *Scenedesmus* fajok sótoleranciájának és sótalanító képességének vizsgálata. Őszi Tudományos Diákköri Konferencia, 2017. november 24., Debrecen.

Figler A, Gácsi M (2018) *Chlorella* és *Scenedesmus* fajok sótoleranciájának és sótalanító képességének vizsgálata. Országos Felsőoktatási Környezettudományi Diákkonferencia, 2018. május 10-12., Budapest.

Figler A, Gácsi M, Fekete BR, Kerekes D, Bácsi I (2019) Édesvízi zöldalgák sótoleranciája. XII. Algológiai találkozó és továbbképzés, 2019. május 9., Budapest.

Figler A, Márton K, Bácsi I (2019) *Coelastrum morus* édesvízi zöldalga foszfáteltávolító képessége sós környezetben. LXI. Hidrobiológus Napok, 2019. október 2-4., Tihany.

Figler A, Márton K, Bácsi I (2021) A *Haematococcus pluvialis* zöldalga cisztaképzése kiszáradás hatására. LXII. Hidrobiológus Napok, 2021. október 6-8., Tihany.

Figler A, Márton K, Bácsi I (2022) Különböző környezeti tényezők (kiszáradás, sókoncentráció, tápanyagellátás) hatásai a *Haematococcus pluvialis* zöldalga életciklusára. DE Intézményi Konferencia, 2022. január 31., Debrecen.

Egyéb megjelent közlemények (IF:3.530)

Referált folyóiratokban megjelent közlemények idegen (angol) nyelven:

Tumurtoogoo U, **Figler A**, Korponai J, Sajtos Z, Grigorszky I, Berta C, Gyulai I (2022) Density and diversity differences of contemporary and subfossil cladocera assemblages: A case study in an oxbow lake. *Water* 14:2149. **IF: 3.530; Q1**



Nyilvántartási szám: DEENK/378/2022.PL
Tárgy: PhD Publikációs Lista

Jelölt: Figler Aida
Doktori Iskola: Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
MTMT azonosító: 10073137

A PhD értekezés alapjául szolgáló közlemények

Idegen nyelvű tudományos közlemények külföldi folyóiratban (2)

1. **Figler, A.**, Márton, K., B-Béres, V., Bácsi, I.: Effects of Nutrient Content and Nitrogen to Phosphorous Ratio on the Growth, Nutrient Removal and Desalination Properties of the Green Alga *Coelastrum moros* on a Laboratory Scale.
Energies. 14 (8), 1-16, 2021. ISSN: 1996-1073.
DOI: <http://dx.doi.org/10.3390/en14082112>
IF: 3.252
2. **Figler, A.**, B-Béres, V., Dobronoki, D., Márton, K., Nagy, S. A., Bácsi, I.: Salt Tolerance and Desalination Abilities of Nine Common Green Microalgae Isolates.
Water. 11, 1-17, 2019. EISSN: 2073-4441.
DOI: <http://dx.doi.org/10.3390/w11122527>
IF: 2.544





További közlemények

Idegen nyelvű tudományos közlemények külföldi folyóiratban (1)

3. Tumorogoo, U., **Figler, A.**, Korponai, J., Sajtos, Z., Grigorszky, I., Berta, C., Gyulai, I.: Density and Diversity Differences of Contemporary and Subfossil Cladocera Assemblages: A Case Study in an Oxbow Lake.

Water. 14 (14), 1-14, 2022. EISSN: 2073-4441.

DOI: <http://dx.doi.org/10.3390/w14142149>

IF: 3.53 (2021)

A közlő folyóiratok összesített impakt faktora: 9,326

**A közlő folyóiratok összesített impakt faktora (az értekezés alapjául szolgáló közleményekre):
5,796**

A DEENK a Jelölt által az iDEa Tudóstérbe feltöltött adatok bibliográfiai és tudományometriai ellenőrzését a tudományos adatbázisok és a Journal Citation Reports Impact Factor lista alapján elvégezte.

Debrecen, 2022.07.29.





Registry number: DEENK/378/2022.PL
Subject: PhD Publication List

Candidate: Aida Figler
Doctoral School: Pál Juhász-Nagy Doctoral School of Biology and Environmental Sciences
MTMT ID: 10073137

List of publications related to the dissertation

Foreign language scientific articles in international journals (2)

1. **Figler, A.**, Márton, K., B-Béres, V., Bácsi, I.: Effects of Nutrient Content and Nitrogen to Phosphorous Ratio on the Growth, Nutrient Removal and Desalination Properties of the Green Alga *Coelastrum morus* on a Laboratory Scale.
Energies. 14 (8), 1-16, 2021. ISSN: 1996-1073.
DOI: <http://dx.doi.org/10.3390/en14082112>
IF: 3.252
2. **Figler, A.**, B-Béres, V., Dobronoki, D., Márton, K., Nagy, S. A., Bácsi, I.: Salt Tolerance and Desalination Abilities of Nine Common Green Microalgae Isolates.
Water. 11, 1-17, 2019. EISSN: 2073-4441.
DOI: <http://dx.doi.org/10.3390/w11122527>
IF: 2.544





List of other publications

Foreign language scientific articles in international journals (1)

3. Tumurtogoo, U., **Figler, A.**, Korponai, J., Sajtos, Z., Grigorszky, I., Berta, C., Gyulai, I.: Density and Diversity Differences of Contemporary and Subfossil Cladocera Assemblages: A Case Study in an Oxbow Lake.

Water. 14 (14), 1-14, 2022. EISSN: 2073-4441.

DOI: <http://dx.doi.org/10.3390/w14142149>

IF: 3.53 (2021)

Total IF of journals (all publications): 9,326

Total IF of journals (publications related to the dissertation): 5,796

The Candidate's publication data submitted to the iDEa Tudóstér have been validated by DEENK on the basis of the Journal Citation Report (Impact Factor) database.

29 July, 2022

