

Doktori (PhD) értekezés tézisei

Koleszár Gergő

Gödöllő

2024



MAGYAR AGRÁR- ÉS
ÉLETTUDOMÁNYI EGYETEM

Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem

**BIOTIKUS INTERAKCIÓK SZUBMERZ ÉS EMERZ
VÍZI MAKROFITONOK KÖZÖTT**

DOI: 10.54598/004310

Koleszár Gergő

Gödöllő

2024

A doktori iskola

megnevezése: Biológiatudományi Doktori Iskola

tudományága: Biológiai tudományok

vezetője: Prof. Dr. Nagy Zoltán DSc
Növényélettan és Növényökológia Tanszék vezetője
Magyar Agrár-és Élettudományi Egyetem (MATE)
Növénytermesztési-Tudományok Intézet

Témavezető: Prof. dr. Szabó Sándor
Egyetemi tanár
Nyíregyházi Egyetem
Környezettudományi Intézet

.....
Az iskolavezető jóváhagyása

.....
A témavezető jóváhagyása

TARTALOMJEGYZÉK

1. ELŐZMÉNYEK ÉS CÉLKITŰZÉSEK	3
1.1 A vízi makrofitonok közötti kölcsönhatások	3
1.2 Invazív hínárnövények terjedésének problémája és az invázió hatása a felszíni vizekben	5
1.3 Az értekezés főbb célkitűzései.....	7
1.3.1 Az első tanulmány koncepciói és célkitűzései:	8
1.3.2 A második tanulmány koncepciói és célkitűzései:	9
1.3.3 A harmadik tanulmány koncepciói és célkitűzései:	10
2. ANYAGOK ÉS MÓDSZEREK	11
2.1 Első tanulmány: Az epifitikus algák és csigák szerepe az alámerült és szabadon úszó hínárnövények stabil állapotaiban	11
2.2 Második tanulmány: Árnyéktűrő képesség, mint kulcstényező a szubmerz <i>Cabomba caroliniana</i> <i>Myriophyllum spicatum</i> -mal szembeni inváziós sikerében.....	13
2.3 Harmadik tanulmány: A fajon belüli jellegek variabilitása releváns az őshonos és idegenhonos vízinövény-társulások funkcionális összetételbeli különbségének értékelése szempontjából.....	15
3. EREDMÉNYEK	18
3.1 Első tanulmány: Az epifitikus algák és csigák szerepe az alámerült és szabadon úszó hínárnövények stabil állapotaiban	18
3.2 Második tanulmány: Árnyéktűrő képesség, mint kulcstényező a szubmerz <i>Cabomba caroliniana</i> <i>Myriophyllum spicatum</i> -mal szembeni inváziós sikerében.....	19

3.3	Harmadik tanulmány: A fajon belüli jellegek variabilitása releváns az őshonos és idegenhonos vízinövénytársulások funkcionális összetételbeli különbségének értékelése szempontjából.....	20
4.	KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK	22
5.	ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK	27
6.	IRODALOMJEGYZÉK	29
7.	AZ ÉRTEKEZÉS TÉMAKÖRÉBEN KÉSZÜLT PUBLIKÁCIÓK.....	42
7.1	Publikációk lektorált folyóiratokban	42
7.2	Publikációk egyéb folyóiratokban	43
7.3	Konferenciaközlemények és absztraktok	43
8.	EGYÉB PUBLIKÁCIÓK	45

1. ELŐZMÉNYEK ÉS CÉLKITŰZÉSEK

1.1 A vízi makrofitonok közötti kölcsönhatások

Az EU Víz Keretirányelv (VKI) jogszabály megszabja, hogy az EU országok felszíni vizeinek jó minőségűnek kell lennie adott fizikai, kémiai és biológiai mutatók alapján. Ennek megvalósítása komoly kihívások elé állítja a hidrobiológus szakembereket, mivel hazánkban számos állóvíz van, melynek minősége nem éri el az uniós elvárásokat. Felszíni vizeink a társadalom számára számos fontos szolgáltatást nyújtanak (ivóvíz, öntözés, fürdőzés, vízi sportok, halászat stb.). Ezeket közösen ökoszisztéma szolgáltatásoknak nevezzük, melyet alapvetően két tényező veszélyeztet: a növényi tápanyag túlkínálat (eutrofizáció) és a globális klímaváltozás. Ezen környezeti változások együttes hatására Magyarország vizes élőhelyeinek élőlényközösségei is jelentős átalakulásokon mennek keresztül: egyes fajok populációi gyorsan előretörnek, míg másoké hirtelen eltűnnek. A klímaváltozás és az eutrofizáció egymás hatását felerősítve fokozza a planktonikus algák (SCHEFFER & VAN NES 2007) vagy a felszínen úszó hínárnövények dominanciáját (SCHEFFER et al. 2003, SMITH 2014), továbbá az idegenhonos özönnövények invázióját (THUILLER et al. 2007). Az antropogén tevékenységek (pl. mezőgazdaság) miatt létrejött növényi tápanyag túlkínálat tovább erősíti az említett folyamatokat (PORTIELJE & ROIJACKERS 1995, ROIJACKERS et al. 2004), ezen túl a vízminőséget pozitívan befolyásoló őshonos alámerült hínárállományok visszaszorulását és pusztulását is okozza (PHILLIPS et al. 1978, 2016). Ennek hatására jelentős ökológiai károk jönnek létre, amelyek egyrészt az ember egészségére nézve számos káros következménnyel járnak (pl. cianobakteriális tömegprodukció invázió), másrészt az élőhelyek leromlását, a biodiverzitás csökkenését és a vízminőség romlását is eredményezik (JAKLIČ et al. 2020). Emiatt végső soron csökken a vizes élőhelyek társadalmi használati értéke. Az ökológiai károk elkerülése érdekében

azonban fontos megismernünk, hogy az abiotikus környezeti tényezők hogyan befolyásolják a felszíni vizekben élő makrofitonok közötti biotikus kölcsönhatásokat.

A felszíni vizeinkben az elsődleges termelő szervezetek csoportjai (pl. vízinövények, algák) számos egymástól jól elkülönült ún. alternatív stabil állapotot tartanak fenn. Ezek az állapotok adott környezeti küszöbértéket átlépve újabb állapotra cserélődnek (regime shift), amely változás jelentős vízminőség-változással jár (PINTO & O'FARRELL 2014). Az elmúlt néhány évtizedben számos kutatás foglalkozott az úszó és az alámerült növények közötti kompetíciós viszonyok feltárásával, számításba véve az algák jelenlétét is. A nagy növényi tápelemkoncentráció (nitrogén, foszfor) a hullámvásznak kitett nyílt víztestekben algadominanciát eredményez nagy zavarossággal párosulva (SCHEFFER et al. 1993), míg ugyanez a tényező hullámvásmentes kis vizekben a szabadon úszó növényzet térhódítását okozhatja (SCHEFFER et al. 2003, PORTIELJE & ROIJACKERS 1995). Az úszó növényzet vastag takarója révén teljesen beárnyékolja a víztestet ami oxigénhiányhoz vezet, továbbá az alámerült (szubmerz) növények kipusztulásához vezet (MORRIS et al. 2003, PHILLIPS et al. 2016), továbbá állatok, kisebb makrogerinctelenek és a planktonikus algák pusztulását okozza (PINTO & O'FARRELL 2014). A globális felmelegedés az eutrofizációt támogatva tovább növeli az úszó hínárnövényzet inváziójának kockázatát (NETTEN et al. 2010). Ugyanakkor a sekélyebb víz kisebb tápanyag-koncentrációval (mezotróf-eutróf) párosulva elősegítheti a gyökerező szubmerz növények stabil dominanciájának kialakulását (VAN ZUIDAM & PEETERS 2013, SMITH 2014), aminek következtében nagyobb a víz átlátszósága, nagyobb az élőhely biodiverzitása és egyben a társadalmi használati értéke is. Terepi körülmények között több kutató megfigyelte, hogy sűrű alámerült hínárállomány fölött az úszó növények jelentősen kisebb mennyiségben vannak jelen (SCHEFFER et al. 2003, VAN ZUIDAM & PEETERS 2013). Ennek köszönhetően azt feltételezték, hogy az alámerült növények gátló hatást fejtenek

ki a felettük elhelyezkedő úszó hínárállományra, melyet sikerült kísérletileg is bizonyítaniuk (SZABÓ et al. 2010, SZABÓ et al. 2022). Az alámerült növényzet ugyan széles tápelemkoncentráció-tartományban képes stabil dominanciát fenntartani, viszont egy környezeti küszöbérték felett vagy a planktonalgák, vagy pedig az úszó növényzet térhódításával dominanciájuk hanyatlani kezd. Az alámerült és az úszó növényzet közötti verseny kimenetelét a hínárállományon élő algabevonat (epifiton) is befolyásolhatja, mivel jelentősen leárnyékolja a szubmerz hínárnövényeket és csökkenti azok tápelem-felvételét. A megemelkedett tápelem-koncentráció és magasabb vízhőmérséklet, továbbá a növényevő makrogerinctelen szervezetek szintén módosíthatják az algák és a hínárnövények közötti verseny kimenetelét és elősegíthetik az idegenhonos hínárfajok invázióját.

1.2 Invazív hínárnövények terjedésének problémája és az invázió hatása a felszíni vizekben

Napjainkban a klímaváltozáson és eutrofizáción túl egy másik nagyon fontos biodiverzitást veszélyeztető tényezőként említhetjük az idegenhonos növények nagymértékű térhódítását (DUDGEON et al. 2006, STRAYER 2010). Számos felszíni vízben találkozhatunk invazív hínárnövényekkel, melyek megtelepedését, inváziós sikerességét több tényező befolyásolhatja. Az idegenhonos vízinövények megjelenése számos módon veszélyeztetheti a hazai hínárközösségeket. Az idegenhonos invazív hínárnövények a gyors növekedésük, a széleskörű elterjedésük valamint nagy fenotípusos plaszticitásuk révén súlyos gazdasági- és ökológiai károkat képesek okozni az újonnan meghódított területeken (GETSINGER et al. 2014, BRUNDU 2015). Gazdasági károk között főként a felszíni vizek eltorlaszolását említhetjük, mely kedvezőtlenül hat nem csak a hajózásra, de az ökoszisztéma szolgáltatásokra is. Ökológiai károk közé sorolhatjuk az abiotikus környezeti tényezők megváltozását, melyek magukba

foglalják a fényintenzitás csökkenését a víz mélyebb rétegeiben (ROMMENS et al. 2003), az oldott oxigén koncentrációjának drasztikus csökkenését (JAMES et al. 1999, VILAS et al. 2017), valamint az anoxikus körülmények révén a biodiverzitás csökkenését (MORRIS et al. 2003). Ebből adódóan a hínárnövények azon tulajdonsága, hogy hogyan képesek a fent említett változásokra reagálni kulcsfontosságú lehet a vízinövények evolúciós sikerességét tekintve. Teljesen ismeretlenek azok a biológiai mechanizmusok, amellyel az őshonos és idegenhonos növényzet képes fenntartani stabil dominanciáját. Az sem feltárt még, hogy milyen környezeti és biológiai mechanizmusok irányítják az idegenhonos növényfajok felszíni vizekben való meghonosodását.

Jelenlegi adatok alapján kijelenthető, hogy az idegenhonos hínárnövényzet inváziója jelentős mértékben befolyásolja egy adott élőhelyre jellemző fajok sokféleségét és a funkcionális diverzitást (HEJDA & DE BELLO 2013). Közismert, hogy az idegenhonos fajok terjedése a fajok diverzitásának csökkenését okozza szárazföldi (HEJDA & DE BELLO 2013) és vízi környezetben egyaránt (VOJTKÓ et al. 2017, HUSSNER et al. 2021). Azáltal, hogy a területre jellemző őshonos fajok lecserélődnek, nagymértékben megváltoznak a különböző növényi jellegek (relatív növekedési ráta, specifikus levélfelület, levél szárazanyag-tartalom), melynek következtében megváltozik az ökoszisztéma működése és stabilitása (VILÀ et al. 2011).

1.3 Az értekezés főbb célkitűzései

Az értekezésben bemutatott tanulmányok mindegyike a felszíni vizeket érintő globális problémákkal foglalkozik a vízi makrofitonok közötti kölcsönhatásokat, a globális klímaváltozás hatását, illetve a növényi invázió témakörét kutatva. A hínárnövények közötti biotikus interakciók kutatása az ökoszisztéma szolgáltatások fenntartható használatához teremti meg az elméleti alapot. A laboratóriumi kísérletek és terepi adatelemzések során célunk volt, hogy feltárjuk az úszó és a szubmerz vízinövények közötti azon kölcsönhatásokat, melyek jelentős szerepet játszanak a vizes élőhelyek vízminőségének és természetközeli állapotának alakulásában.

Az értekezés célja feltárni, hogy:

- mekkora szerepet játszanak a makrofitonokon élő epifitikus algák és az őket fogyasztó makrogerinctelenek a szubmerz és emerz hínarak versenyében,
- a hazai vizekben már megjelent idegenhonos és honos fajok hogyan reagálnak különböző környezeti tényezők (fényintenzitás, hőmérséklet, tápanyagkoncentráció) változásaira,
- mely funkcionális jellegek teszik sikeressé az idegenhonos fajokat az őshonos fajokkal szembeni versenyben.

Ezen ismeretek birtokában a vízügyi ágazat részéről gyorsabb és hatékonyabb intézkedések tervezhetőek, amelyek segítségével hatékonyabban kontrollálható az idegenhonos és honos inváziós fajok terjedése, továbbá javítható a felszíni vizeink társadalmi hasznosíthatósági értéke. A kutatási kérdéseket laboratóriumi (mikrokozmosz) kísérletekből és terepi mérésekből származó adatok (Magyar Felszíni Vizek Adatbázisa) elemzésével és összevetésével válaszoljuk meg.

1.3.1 Az első tanulmány koncepciói és célkitűzései:

A felszíni vizekben az úszó és szubmerz növényzet egyaránt képes alternatív stabil állapotot fenntartani (SCHEFFER et al. 2003, SZABÓ et al. 2010, SZABÓ et al. 2022). Hipertróf körülmények között, a csatornában és kisebb tavakban a világszerte elterjedt érdes tócsagaz (*Ceratophyllum demersum*) gyakran alakít ki sűrű állományokat a vízfelszín alatt (LOMBARDO & COOKE 2003), azonban ugyanezen területeken sok esetben találkozhatunk púpos békalencsével (*Lemna gibba*), ami a felszínen úszó hínarak közé tartozik. Ugyanakkor a két növénycsoport közötti kompetíciós viszonyt a növények felületén élő epifitikus algák nagymértékben befolyásolhatják. Az epifitikus algák fontos szereplői a vizek litorális régiójának, hiszen nagymértékben meghatározzák a növények számára elérhető tápanyagok mennyiségét, illetve a fényviszonyokat (TÓTH 2013, LEVI et al. 2015). Ezen algák mennyiségét számos tényező befolyásolja, mint a fényviszonyok (CAO et al. 2017), a tápelem-koncentráció (YANG et al. 2020) vagy a hőmérséklet (KAZANJIAN et al. 2018) változása, illetve biotikus faktorok közül a forrásokért történő kompetíció (HANSSON 1988), valamint a herbivorok (CARPENTER & LODGE 1986). A csigák gyakran előfordulnak a vízi ökoszisztémákban és köztudott, hogy előszeretettel fogyasztják a növények felületén élő epifitikus algákat (PIP & STEWART 1976), melynek köszönhetően a növények több fényhez jutnak, ezáltal fokozzák azok növekedését (YE et al. 2019). A tanulmány fő célja tehát feltárni, hogy mekkora szerepet játszanak a makrofítonokon élő epifitikus algák és az őket fogyasztó makrogerinctelenek a szubmerz és úszó növények közötti versenyben.

1.3.2 A második tanulmány koncepciói és célkitűzései:

Napjainkban az idegenhonos fajok megjelenése és a globális klímaváltozás két olyan tényező, melyek a biodiverzitást nagymértékben veszélyeztetik. A klímaváltozás a környezetvédelem egyik legnagyobb problémája, hiszen édesvizekben jelentősen elősegíti az eutrofizáció folyamatát (JEPPESEN et al. 2010), továbbá hatására az őshonos hínárnövények képtelenek felvenni a versenyt az idegenhonos növényekkel szemben (REJMANEK & RICHARDSON 1996). A globális felmelegedés fokozza a szabadon úszó növényzet dominanciáját (PEETERS et al. 2013), melynek kialakulását a nagy tápelem-terhelés még inkább elősegíti (SCHEFFER et al. 2003, SMITH 2014, SZABÓ et al. 2022), ezáltal csökkentve a szubmerz növények számára elérhető fény mennyiségét. A tanulmányban felhasznált két alámerült növény a karolinai tündérhínár (*Cabomba caroliniana*) és a füzéres süllőhínár (*Myriophyllum spicatum*). A *Cabomba* egy gyors növekedésű szubmerz növény, mely Dél-Amerikában és az Egyesült Államok délkeleti részén őshonos (ØRGAARD 1991), azonban az elmúlt években nagy számban jelentették európai megjelenését, köszönhetően annak, hogy az akvarisztikában rendkívül közkedvelt és széles körben alkalmazott növénnyé vált. A *Myriophyllum* egy hasonló életformájú növény, mely Európában, Ázsiában és Észak Afrikában őshonos (PATTEN 1954). A két növény gyakran megtalálható együtt, ugyanazon élőhelyen, így kompetíciós kölcsönhatás is kialakul közöttük. Ezért a tanulmányunk célja volt, hogy feltárjuk a különböző környezeti tényezők (fényintenzitás, hőmérséklet, tápelemkoncentráció) kombinált hatását a két növény bizonyos jellegeire nézve. További célunk volt, hogy ezen eredmények alapján felmérjük, hogyan változik meg a két növény közötti kompetíció a változó környezeti tényezők hatására.

1.3.3 A harmadik tanulmány koncepciói és célkitűzései:

A biológiai invázió következtében egy adott területre jellemző növények funkcionális sokféleségének csökkenése a vízinövények esetében még mindig kevésbé tanulmányozott. A legtöbb újonnan megtelepedett invazív idegenhonos vízinövény rendkívül gyorsan képes terjedni, ezáltal súlyos károkat okozva az adott területen (BRUNDU 2015, ZHAN et al. 2017). Az idegenhonos növényfajok terjedése - szárazföldi (HEJDA & DE BELLO 2013) és vízi élőhelyeken (HUSSNER et al. 2021) egyaránt - kedvezőtlenül befolyásolja a terület biodiverzitását. Az új invazív növényfajok elterjedése alapjaiban képes megváltoztatni az ökoszisztéma működését és stabilitását (VILÀ et al. 2011). Az idegenhonos vízinövényekre jellemző magasabb növekedési ráta, a hatékonyabb terjedési mechanizmusok (HUSSNER et al. 2021, TASKER et al. 2022), a nagyobb fenotipikus plaszticitás (FLEMING & DIBBLE 2015, SZABÓ et al. 2019), az árnyéktűrő képesség (SZABÓ et al. 2020), az erőforrások jobb felhasználása (LUKÁCS et al. 2017) mind hozzájárulnak az idegenhonos fajok terjedésének sikerességéhez az őshonos fajokkal szemben. Ezen tulajdonságoknak köszönhetően ezek a növények gyakran hoznak létre monospecifikus állományokat az adott élőhelyen, ami miatt megváltozik az élőhely szerkezete. Ennek a tanulmánynak a célja tehát, hogy feltárjuk, hogyan változtatja meg a biológiai invázió az őshonos hínárnövény-közösségek funkcionális szerkezetét és sokféleségét.

2. ANYAGOK ÉS MÓDSZEREK

2.1 Első tanulmány: Az epifitikus algák és csigák szerepe az alámerült és szabadon úszó hínárnövények stabil állapotaiban

A kísérletben felhasznált púpos békalencsét (*Lemna gibba*) és érdes tócsagazt (*Ceratophyllum demersum*) valamint a nagy pocsolyacsigát (*Radix labiata*) a Nyíregyháza mellett húzódó Igrice csatornából gyűjtöttük. A kísérletet laboratóriumi körülmények között végeztük, melynek megkezdése előtt a növényeket BARKO & SMART (1985) által kidolgozott tápoldaton inkubáltuk. Ehhez hozzáadtunk 5 mg L^{-1} nitrogént (NaNO_3) és 1 mg L^{-1} foszfort (K_2HPO_4), illetve a tápoldat mikroelem tartalmát $0,1 \text{ mL L}^{-1}$ Tropica oldat hozzáadásával biztosítottuk. A növényeket 14 napon keresztül 20 literes tenyészedényekben neveltük $220 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ megvilágításon, 16:8 (fény:sötét) óra fotoperiódussal, $25 \text{ }^\circ\text{C}$ -on.

A kísérlet során az inkubációs körülmények változatlanok maradtak, csupán a tenyészedények mérete változott, ebben az esetben 2 literes műanyag akváriumokat alkalmaztunk, melyek oldalait befedtük fekete fóliával a zavaró fényhatás kiküszöbölése érdekében. Az oldathoz 10 mL L^{-1} algaszuszpenziót adtunk, melyet a tócsagaz felületéről öblítettünk a tápoldatba. Az akváriumok közepén elhelyezkedő PVC csőbe 100 mg nedves tömegű békalencsét helyeztünk (SZABÓ et al. 2003). A békalencsék túlszűfoaltságát és az emiatt bekövetkező intraspecifikus kompetíciót elkerülve a PVC cső méretét mindig 1 cm -rel nagyobb átmérőjűre cseréltük, ahogy a békalencsék szaporodtak. Az összesen 5 féle kezelésből két különböző kontroll kultúrát alkalmaztunk: egy algamenteset és egy algával kezeltet. Az algával kezelt kontroll kultúra tenyészedényeiben lévő víz felszínét műanyag lappal takartuk le. A békalencse-tócsagaz kevert kultúrákba 0 g és 10 g nedves tömegű tócsagaz hajtást helyeztünk (KOLESZÁR et al. 2022, 1. ábra). Az algával kezelt békalencse kultúrák és a békalencse-tócsagaz kevert

kultúrák esetében további kezelésként akváriumonként 3 db (egyenként 1,5-3 g) nagy pocsolyacsigát alkalmaztunk az algásodás minimalizálása érdekében. A csigák elvándorlásának és a békalencse fogyasztás megakadályozásának érdekében ragasztószalagot helyeztünk az akváriumok és a PVC cső széleire. A kultúrákat alacsony és magas (0,5 és 5 mg N L⁻¹, NaNO₃) nitrogénkoncentráción és állandó foszforkoncentráción (1 mg P L⁻¹, K₂HPO₄) neveltük. Minden kezelést háromszoros ismétlésben végeztünk el. A békalencse-tócsagaz (5 mg N L⁻¹) kevert kultúrák tápoldataiból vízmintát vettünk melynek megmértük a pH-ját, majd a szűrést követően (0,45 µm pórusátmérő) meghatároztuk a PO₄³⁻-P tartalmát valamint az oldott szerves nitrogén (NO₃⁻-N, NH₄⁺-N) koncentrációját (MSZ ISO 7150-1:1992, MSZ EN ISO 6878:2004, MSZ 1484-13:2009). A békalencse nedves tömegét a 4., 8. és 12. napon mértük le, majd számoltunk belőle növekedési rátát (RGR) a következők szerint: $RGR = (\ln W_t - \ln W_0)/t$, ahol a W_0 a kiindulási nedves tömeg, W_t pedig a "t" napon mért nedves tömeg (LANDOLT & KANDELER 1987). A 12. napon lemértük a növények száraztömegét is, valamint a tenyészedényekben lévő algák biomasszáját, melyet a növények felületéről és az akváriumok oldaláról ecset segítségével a tápoldatba mostunk, majd algaszűrőn (5-8 µm pórusátmérő) szűrtük, végül a szűrőpapírt szárítószekrényben 80 °C-on 48 órán keresztül szárítottuk. Az algák és makrofitonok nitrogén tartalmát Vario Max Cube segítségével határoztuk meg, majd a növények nitrogén felvételét (mg) a kiindulási alminták és az utolsó napon mért biomasszák nitrogéntartalmának különbségéből számítottuk ki.

A laboratóriumi eredményeket összevetettük az Országos Vízügyi Főigazgatóság (<https://www.ovf.hu/>) honlapjáról gyűjtött adatokkal, valamint 349 olyan méréssel, amely 17 különböző európai országból származik 1994 és 2011 között, olyan területekről, ahol a púpos békalencse (*L. gibba*) és/vagy az érdes tócsagaz (*C. demersum*) megtalálható.

A független és függő változók közötti interakciókat általánosított lineáris modell (GLM) segítségével vizsgáltuk. A változók normál eloszlását és a szóráshomogenitást Levene-tesztel ellenőriztük. A csigákkal történő kezelések közötti különbségeket (békalencse biomassza, békalencse- és tócsagaz növekedési ráta, alga száraztömeg, pH, nitrogénfelvétel) páronkénti összehasonlítással (PC) elemeztük. A makrofitonok (békalencse, tócsagaz) és a fitoplankton klorofill-a közötti kapcsolatot, valamint a békalencse és tócsagaz borítása közötti kapcsolatot Fisher egzakt teszttel elemeztük. A statisztikai elemzéseket SPSS 16.0 programmal végeztük el.

2.2 Második tanulmány: Árnyéktűrő képesség, mint kulcstényező a szubmerz *Cabomba caroliniana* *Myriophyllum spicatum*-mal szembeni inváziós sikerében

A kísérletben felhasznált karolinai tündérhínárt (*Cabomba caroliniana*) a hévízi tóból, a füzéres süllőhínárt (*Myriophyllum spicatum*) a Keleti-főcsatornából gyűjtöttük. A növényeket a kísérlet megkezdése előtt tenyészedenyekben előinkubáltuk, melyeket BARKO & SMART (1985) leírása alapján elkészített tápoldaton neveltük. A növényeket két különböző tápanyagkoncentráción (eutróf (0,5 mg N L⁻¹ és 0,05 mg P L⁻¹) és hipertróf (2 mg N L⁻¹ és 0,2 mg P L⁻¹) neveltük NH₄NO₃ és K₂HPO₄ hozzáadásával. A tápoldat mikroelem tartalmát 0,1 mL L⁻¹ TROPICA törzsoldat felhasználásával biztosítottuk. Az előinkubáció 14 napon keresztül tartott a következő feltételek mellett: 220 μmol m⁻² s⁻¹ megvilágítás, 16:8 (fény:sötét) óra fotoperiódus, 24,5 ± 0,5 °C. A kísérlet megkezdése előtt a növények felületén lévő vizet centrifuga (Hajdu 407.6 centrifuga, 1400 RPM, 10 másodperc) segítségével eltávolítottuk, majd mindkét faj hajtásaiból almintákat vettünk, melynek lemértük a nedves-, illetve a száraz tömegét is.

A kísérletben mindkét növényből 6 db (11-14 cm-es) apikális hajtásrészt helyeztünk nagyjából hasonló tömegben ($7,4 \pm 0,2$ g nedves tömeg) egymástól elkülönítve 2 literes akváriumokba, melynek oldalát fekete fóliával fedtük be meggátolva a fény áthaladását az oldalakon keresztül. Az akváriumokba a fent ismertetett módon készítettük el a tápoldatot, majd a pH-t 7,3-ra állítottuk be. A kísérlet során két különböző tápanyag-koncentrációt ($0,5 \text{ mg N L}^{-1}$, $0,05 \text{ mg P L}^{-1}$; 2 mg N L^{-1} és $0,2 \text{ mg P L}^{-1}$), négy különböző fényintenzitást (22–28, 52–82, 170–290 és $260\text{--}330 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) és két eltérő hőmérsékletet ($21,5$ és $27,5 \pm 0,5$ °C) állítottunk be. A kísérlet 8 napon keresztül tartott. A tápanyag-utánpótlás kétnaponta, azaz a 2., 4. és 6. napon történt. Minden kezelést ($2 \times 2 \times 2 \times 4 = 32$) háromszoros ismétlésben végeztünk el, ami azt jelenti, hogy összesen 96 akváriummal dolgoztunk.

Minden akváriumból 3 db levelet vettünk a növényekről ($96 \times 3 = 288$) PÉREZ-HARGUINDEGUY et al. (2016) protokollja alapján, majd megmértük a levelek felületét LI-3000 Leaf Area Meter + LI-3050C Transparent Belt Conveyor Accessory műszerek segítségével. Ezt követően lemértük a teljes szubmerz növény és a levágott három levél nedves tömegét és szárítószekrényben 80 °C-on 48 órán keresztül történő szárítás után a száraz tömegét is. Ezen értékek alapján számítottunk relatív növekedési rátát (RGR), specifikus levélfelületet (SLA) és levél szárazanyagtartalmat (LDMC). Az RGR számítása az első tanulmányban részletezett módon történt. A növények specifikus levélfelületét a következőképpen számoltuk: $SLA = (LA/W \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1})$, ahol LA a levélfelület és W a levelek száraz tömege (GARNIER et al. 2001). A levelek szárazanyagtartalmát a következőképpen számítottuk: $LDMC = (DW/WW \text{ mg g}^{-1})$, ahol DW levelek száraz tömege és WW a levelek nedves tömege (GARNIER et al. 2001). A szárított növények nitrogén és szén tartalmát a Vario Max Cube elemental analyzer műszer segítségével határoztuk meg. Kiszámítottuk a fény (T), a hőmérséklet (T) és tápelemkoncentráció (N) hatására történt RGR, SLA és LDMC értékek változásaiból mindkét faj plaszticitási indexeit (PI_L , PI_T PI_N)

VALLADARES et al. (2002, 2005) módszere alapján, miszerint: $PI = (\text{maximum \text{átlag} - \text{minimum \text{átlag}}) / \text{maximum \text{átlag}}$. Az eredmény 0 és 1 közé eső szám, ahol „0” jelentése: nincs plaszticitás; „1” jelentése: maximális plaszticitás.

A változók normál eloszlását Kolmogorov-Smirnov teszttel ellenőriztük. A változók közötti kölcsönhatásokat és azok szignifikancia szintjét általánosított lineáris modell (GLM) segítségével vizsgáltuk. A fajok (*C. caroliniana*, *M. spicatum*) közötti különbségeket páronkénti összehasonlítással (PC) elemeztük. A független változók függő változókra gyakorolt hatását varianciaelemzéssel (ANOVA) elemeztük. A statisztikai elemzéseket SPSS 16.0 programmal végeztük el.

2.3 Harmadik tanulmány: A fajon belüli jellegek variabilitása releváns az őshonos és idegenhonos vízinövény-társulások funkcionális összetételbeli különbségének értékelése szempontjából.

A kutatás helyszínéül a Hévízi-csatorna szolgált, amely egy természetes kis folyó, állandó vízzinttel és körülbelül 20 °C-os évi átlag középhőmérséklettel rendelkezik. Az 1980-as években a csatorna felső szakaszán illegálisan természetek akváriumi növényeket, aminek köszönhetően az idegenhonos invazív növények sűrű társulásokat alkothatnak szemben a csatorna alsó szakaszával, ahol az őshonos vízinövényzet az uralkodó. A mérséklet égövi területeken az idegenhonos trópusi növények áttelelése szempontjából egy nagyon fontos tényező a téli időszak átvészélése. Azok az édesvízi élőhelyek, melyek magasabb vízhőmérséklettel rendelkeznek, kitűnő feltételeket biztosítanak a hidegérzékeny vízinövények számára az átteleléshez. Az ilyen területek lehetőséget biztosítanak a trópusi, szubtrópusi fajok számára a vegetatív formában történő áttelelésre, vagy elősegíthetik a magok és/vagy rügyek fennmaradását, aminek köszönhetően a tavasz beköszöntével még az őshonos vízinövények elterjedése előtt sűrű vegetációkat alkothatnak. Európai

viszonylatban ezek a területek a fő helyszínei a vízinövények inváziójának (ŠAJNA et. al 2007, HUSSNER et al. 2014, LUKÁCS et. al 2016), amelyek köszönhetően ideális kutatási területet biztosítanak az idegenhonos és őshonos vízinövények közötti funkcionális diverzitásbeli különbségek tanulmányozásához.

Összesen 20 db (2x2 m-es) kvadrátot helyeztünk el a csatorna mentén, melyből 10 db-ot a Hévízi-csatorna meleg vizű, felvízi szakaszán és 10 db kvadrátot a csatorna hidegebb vizű, alvízi szakaszán helyeztünk el. Erre az idegenhonos és őshonos fajok egyenlőtlen eloszlása miatt volt szükség. A kvadrátokat a csatorna középvonalában (sodorvonal) helyeztük el, azokban rögzítettük a fajok %-os borítását, 2017. szeptember 9-11 között. A borításbecslés során figyelembe vettük, hogy a hínárnövények esetében kifejezett az egyes szintek közötti átfedés, ezért a kvadrátok teljes borítása meghaladhatta a 100%-ot. A becslést követően minden kvadrátban, minden fajból 5 db levélmintát gyűjtöttünk a funkcionális jellegek meghatározásához, majd begyűjtöttük a teljes növényzetet a nedves fitomassza meghatározása érdekében. Minden kvadrátban megmértük a víz hőmérsékletét, pH és vezetőképesség értékeit Hach Lange HQ40D multiparaméteres szondákkal, valamint vízmintát vettünk az összes nitrogén- és foszfortartalom meghatározásához. Lemértük a levelek nedves- és száraztömegét, valamint levélfelületét is. A száraztömeg értékeket szárítószekrényben 80°C-on 48 órán keresztül történő szárítás után mértük le, a levélfelület meghatározásához pedig a LI-3000 Leaf Area Meter + LI-3050C Transparent Belt Conveyor Accessory műszereket használtuk. A specifikus levélfelület (SLA) és a levél szárazanyagtartalom (LDMC) meghatározása a második tanulmányban is ismertetett módon történt.

Kiszámoltuk a közösségi súlyozott átlagos jellegértékeket (GARNER et al. 2004) melyek az abundancia által súlyozott jellegek átlagértékei. Számoltunk funkcionális diverzitás értékeket, melynek során figyelembe vettük a funkcionális

gazdagságot, a funkcionális egyenletességet és a funkcionális divergenciát (MASON et al. 2005, VILLÉGER et al. 2008). A funkcionális gazdagság nem más, mint a fajok által kitöltött „jellegtér”; a funkcionális egyenletesség a jellegértékek eloszlását mutatja meg az adott területen; a funkcionális divergencia pedig annak a mérőszáma, hogy az abundancia eloszlása mennyire maximalizálja a közösség funkcionális karaktereinek különbözőségét (MASON et al. 2005). A funkcionális gazdagság, a funkcionális egyenletesség és a funkcionális divergencia értékeket a fajszintű jelleg valószínűségi eloszlásokból (TPDs) számítottuk CARMONA et al. (2016, 2019) módszere alapján. Az elemzéshez két féle módszert alkalmaztunk, az ún. global és optimal pooling módszert. Global pooling módszer esetében egyetlen jelleg valószínűségi eloszlást (TPDs) vizsgáltunk minden egyes fajra. Optimal pooling módszer esetében a kijelölt kvadrátokat csoportokra osztottuk Gaussian finite mixture model alapján, majd így vizsgáltuk a jelleg valószínűségi eloszlásokat minden egyes csoportra BOTTA-DUKÁT & LUKÁCS (2021) módszere szerint. A funkcionális diverzitás elemzése R programcsomag használatával, ks (DUONG et al. 2022), mclust (SCRUCCA et al. 2016) és TPD (CARMONA 2019) csomag segítségével történt. Az idegenhonos és őshonos fajok közösségi súlyozott átlagait, valamint a funkcionális diverzitás indexeit Wilcoxon teszt segítségével hasonlítottuk össze. Az ábrákat és a Wilcoxon tesztet Origin Pro 2023 program alkalmazásával készítettük.

3. EREDMÉNYEK

3.1 Első tanulmány: Az epifitikus algák és csigák szerepe az alámerült és szabadon úszó hínárnövények stabil állapotaiban

Mind az algák mind a tócsagaz jelenléte szignifikánsan csökkentette a békalencse biomasszáját. A tócsagaz és az algák békalencsére gyakorolt együttes gátló hatásból 20%-ot az algák okoztak. A békalencse-tócsagaz kevert kultúrákban alacsony nitrogénkoncentráción ($0,5 \text{ mg N L}^{-1}$) nem volt különbség a békalencse növekedési rátáját tekintve a csigákkal kezelt és a csigák nélküli akváriumok között, azonban magas (5 mg N L^{-1}) nitrogénkoncentráción a csigák jelenléte fokozta a békalencse növekedését. Ugyanezt a serkentő hatást tapasztaltuk tócsagaz esetében is, ugyanis csigák jelenlétében a tócsagaz biomasszája jelentősen nagyobb volt, mint csigák nélkül. A békalencse-tócsagaz kevert kultúrákban a csigák 67-86%-al csökkentették az algák biomasszáját. Csigák jelenlétében jelentősen ($10,01 \pm \text{SE } 0,027$ -ről $9,63 \pm \text{SE } 0,036$ -ra) csökkent a tápoldat pH értéke. A kísérlet 6. napjára csigák nélkül a tápoldat NO_3^- -N koncentrációja 97%-al, PO_4^{3-} -P koncentrációja pedig 70%-al volt alacsonyabb, mint csigákkal. Csigák jelenlétében magasabb volt a békalencse és a tócsagaz szöveti nitrogénkoncentrációja (8 és 15%-al), valamint 128%-al fokozódott a békalencsék és 194%-al a tócsagaz nitrogénfelvétele, ugyanakkor az alga biomassza 96%-os csökkenést mutatott. A terepi mérések szerint nem találtunk szignifikáns kapcsolatot sem a tócsagaz borítás és a fitoplankton klorofill-a mennyisége, sem a békalencse borítás és a fitoplankton klorofill-a mennyisége között. Azonban az elemzések alapján a fitoplankton klorofill-a mennyisége azokon a területeken volt a legnagyobb, ahol alacsony volt a békalencsék vagy a tócsagaz borítása. Amint a fitoplankton klorofill-a koncentráció $30 \mu\text{g L}^{-1}$ -nél magasabb volt, ott a békalencsék és a tócsagaz borítása kevesebb volt, mint 3%. 715 európai adat elemzése alapján a Fisher egzakt teszt szignifikáns ($P < 0,001$) kapcsolatot mutatott a békalencse és a tócsagaz borítás

között, mely kapcsolat erősen negatív, ebből adódóan minél nagyobb a békalencse borítás egy adott területen, annál kisebb a tócsagaz mennyisége. Ugyanakkor az eredmények azt mutatták, hogy a tócsagaz és a csigák mennyisége között pozitív korrelációs kapcsolat áll fenn, mivel a nagyobb tócsagaz denzitás mellett nagyobb volt a csigák egyedszáma.

A strukturális egyenletmodellek eredményei alapján a víz nitrogénkoncentrációja serkentette mind a békalencsék, mind az epifitikus algák biomasszáját, ugyanakkor a nitrogénkoncentráció 0,5 mg L⁻¹-ről 5 mg L⁻¹-re történő emelése csökkentette a tócsagaz növekedését. Az epifitikus algák növelték a tápoldat pH-ját, ugyanakkor csökkentették a tápoldat szerves nitrogén és foszfor koncentrációját, valamint a békalencsék biomasszáját. A csigák jelenléte csökkentette az algák biomasszáját és a tápoldat pH-ját, valamint erősen fokozta a tócsagaz és a békalencse növekedését.

3.2 Második tanulmány: Árnyéktűrő képesség, mint kulcstényező a szubmerz *Cabomba caroliniana* *Myriophyllum spicatum*-mal szembeni inváziós sikerében

A kísérlet során a magasabb hőmérséklet ($27,5 \pm 0,5$ °C) alacsony fényintenzitáson (22–28 és 52–82 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) szignifikánsan csökkentette mindkét faj növekedését. A kísérlet egészét tekintve a *Cabomba* jelentősen nagyobb növekedési rátát mutatott a *Myriophyllum*-hoz viszonyítva, azonban ez a különbség alacsony fényintenzitáson (22–28 és 52–82 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) még nagyobb volt. Az erősen megvilágított körülmények között (170–290 és 260–330 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) viszont a fajok növekedési ráta értékei nem különböztek egymástól. A két faj közül a *Cabomba* szignifikánsan nagyobb specifikus levélfelület értékekkel rendelkezett, mint a *Myriophyllum*. A fényintenzitás és a hőmérséklet is befolyásolta a *Cabomba* specifikus levélfelület értékeit, azonban a

Myriophyllum esetében sem a fényintenzitás, sem a hőmérséklet sem pedig a tápanyagkoncentráció nem volt rá hatással. Levél szárazanyagtartalom tekintetében a *Myriophyllum* rendelkezett magasabb értékekkel. A nitrogén:szén arányt vizsgálva elmondható, hogy a *Myriophyllum* értékei nagyobbak voltak, mint a *Cabomba*-é és ez a különbség kisebb fényintenzitáson (22–28 és 52–82 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) még nagyobb volt. Alacsony fényintenzitáson és magas hőmérsékleten a *Cabomba* nitrogénfelvétele több mint háromszor magasabb volt, mint a *Myriophyllum*-é. Minden vizsgált változót figyelembe véve a *Cabomba* jelentősen nagyobb fenotipikus plaszticitással rendelkezett a *Myriophyllum*hoz képest.

3.3 Harmadik tanulmány: A fajon belüli jellegek variabilitása releváns az őshonos és idegenhonos vízinövénytársulások funkcionális összetételbeli különbségének értékelése szempontjából.

A tanulmány helyszínéül szolgáló Hévízi-csatorna alsó, hidegebb vízhőmérsékletű szakaszán az őshonos vízinövényzet (*Ceratophyllum demersum*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *Nuphar lutea*, *Spirodela polyrhiza*) volt uralkodó. Idegenhonos növények ezen a területen nem fordultak elő. A felső, melegebb vízhőmérsékletű szakaszon ezzel szemben az idegenhonos fajok voltak túlsúlyban (*Cabomba caroliniana*, *Hygrophila diformis*, *Nymphaea lotus*, *Nymphaea rubra*, *Rotala rotundifolia*, *Vallisneria americana*, *Vallisneria spiralis*), az őshonos fajok pedig nem fordultak elő ezen a területen. A csatorna felső szakaszán jóval magasabb volt az összes foszforkoncentráció, valamint a víz vezetőképessége, mint az alsó szakaszon; a pH-ja viszont alacsonyabb volt. Az őshonos fajok uralta területeken 64%-al kisebb nedvestömeg biomasszát mértünk, mint a csatorna felső szakaszán. Ugyanakkor az itt előforduló őshonos fajok levélfelülete (LA) nagyobb volt, specifikus levélfelületük (SLA) pedig kisebb, mint az idegenhonos fajoké. Levél szárazanyag tartalom (LDMC) tekintetében

nem találtunk különbségeket az idegenhonos és őshonos fajok között. Az eredmények értelmezésekor a global és az optimal pooling módszer között jelentős eltéréseket tapasztaltunk. A global pooling módszer jellemzően túlbecsülte a funkcionális gazdagság értékeit függetlenül a különböző jellegektől (LA, SLA, LDMC) és közösségtípusoktól, ugyanakkor idegenhonos fajok esetében az SLA és LDMC funkcionális divergencia értékeit jellemzően alábecsülte. A funkcionális egyenletességet vizsgálva a két módszer között nem volt lényeges különbség. A global pooling módszer eredményei szerint az idegenhonos fajok levélfelületi funkcionális gazdagsága és egyenletessége, valamint a levél szárazanyag tartalom és specifikus levélfelület funkcionális egyenletessége szignifikánsan nagyobb volt, míg a levélfelület funkcionális divergenciája és a specifikus levélfelület funkcionális gazdagsága alacsonyabb volt, mint az őshonos fajoké. Az optimal pooling módszer alkalmazásával ezen hat tényező közül mindössze négy esetben találtunk jelentős eltéréseket. Ezek alapján az idegenhonos fajok magasabb levélfelületi funkcionális gazdagsága és egyenletessége, valamint a levél szárazanyag tartalom magasabb funkcionális egyenletessége és az idegenhonos fajok alacsonyabb levélfelületi funkcionális divergencia értékei egyeztek meg a global pooling módszer eredményeivel.

4. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

Ennek az értekezésnek a fő célkitűzése az alámerült és felszínen úszó hínárnövények közötti biotikus kölcsönhatások vizsgálata és bemutatása volt. Ezeket az interakciókat főként az első tanulmány keretein belül vizsgáltuk, ahol sikerült több kölcsönhatást is kimutatni az úszó- és szubmerz növények, valamint az epifitikus algák és csigák között az abiotikus tényezők változásának nyomon követésével (pH érték, tápelem-koncentráció). A kísérletben a két különböző életformájú növénycsoportot a szabadon úszó békalencse (*Lemna gibba*) és az alámerült nem gyökerező érdes tócsagaz (*Ceratophyllum demersum*) képviselte. Egy korábbi tanulmány keretein belül (SZABÓ et al. 2022) már vizsgáltuk, hogy ezek a növénycsoportok milyen körülmények között képesek fenntartani stabil dominanciájukat a másik növénycsoporttal szemben. SZABÓ et al. (2022) eredményei alapján azt a következtetést vontuk le, hogy kisebb nitrogénkoncentráció (<3 mg N L⁻¹) mellett tócsagaz dominancia alakul ki, míg nagyobb nitrogénkoncentráción (>5 mg N L⁻¹) békalencse dominancia jellemző egy adott víztestben. Azonban a disszertáció keretein belül bemutatott első tanulmányban megvizsgáltuk, hogy a nagy pocsolyacsiga jelenléte a rendszerben milyen hatással van az algaközösségek biomasszájára, hogyan változtatja meg a tápoldat nitrogén- és foszfortartalmát, valamint az algák mekkora szerepet játszanak a békalencsék növekedésgátlásban. A második és harmadik tanulmányban nagyobb hangsúlyt fektettünk a klímaváltozás által megváltoztatott abiotikus környezeti tényezők (fényintenzitás, hőmérséklet, tápelemkoncentráció) idegenhonos és őshonos vízinövény fajokra gyakorolt hatásainak vizsgálatára, valamint a növényi invázió által okozott ökoszisztémát érintő problémákra és változásokra.

Végezetül szeretném összefoglalni az értekezés keretein belül bemutatott három tanulmányban milyen kölcsönhatásokat sikerült kimutatni, valamint ezek

eredményei alapján milyen következtetéseket vonhatunk le, illetve milyen javaslatokat tehetünk.

Az értekezésben bemutatott tanulmányok eredményei szerint az epifitikus algák és a tócsagaz jelenléte egyaránt gátolta a békalencsék növekedését, ami főként a tápanyagelvonás miatt következhetett be, ugyanis a tócsagaz-alga komplex csigák nélkül jóval gyorsabban csökkentette a tápoldat nitrogén és foszforkoncentrációját, mint csigák jelenlétében. Ugyanakkor az algák és a tócsagaz is képes fokozni a tápoldat pH értékét, hiszen a fotoszintézisükhöz szükséges HCO_3^- felvétele miatt hidroxidion (OH^-) szabadul fel (PEDERSEN et al. 2013). A víz megemelkedett pH értéke csökkenti az anionok (NO_3^- , PO_4^{3-}) felvehetőségét (ULLRICH-EBERIUS 1981) valamint hozzájárul a foszfát, a vas és a mangán kicsapódásához (OTSUKI & WETZEL 1972, STUMM & MORGAN 1995). A tanulmányban laboratóriumi körülmények között kimutatott nagy (> 10) pH gyakran megtalálható terepi körülmények között is azokon a területeken, ahol az alámerült növények (pl. *Ceratophyllum*, *Elodea*) sűrű állományokat alkotnak (FRODGE et al. 1990). A csigák képesek voltak fokozni a békalencsék növekedését, ami egy közvetett hatásnak tudható be, hiszen a hatékony algalegelés miatt csökken az algák fotoszintetikus aktivitása és tápelem-felvétele. Ennek következtében a tápoldat pH értéke csökken, tápelem-koncentrációja (N, P) viszont emelkedik. Ezen túlmenően a csigák a szubmerz növények növekedését is elősegítették, hiszen a növények felületén élő algabevonat egyfajta akadályt képez a növények számára (SAND-JENSEN 1977), melyek így képtelenek felvenni a szükséges mennyiségű tápanyagot. Az epifita algák gátló hatása nagy tápanyag-koncentráció mellett erősebb volt. Alacsony tápanyag-koncentráción az algák békalencsék növekedésére gyakorolt gátló hatása nem volt jelentős, hiszen ebben az esetben az alámerült tócsagaz olyan mértékben képes elvonni a tápanyagot a környezetéből, amely már alapvetően megakadályozza az epifitikus algák elszaporodását. Ezek alapján azt a következtetést vonhatjuk le, hogy a szubmerz és úszó növények közötti

kompetíció kimenetelét, valamint a növénycsoportok (úszó és szubmerz) stabil állapotait az algák és a csigák jelentős mértékben képesek befolyásolni. A csigák annak ellenére, hogy elősegítik a szubmerz növények növekedését, mégis destabilizálják az alámerült növények úszó növényekkel szembeni stabil állapotát, hiszen az algák fogyasztásával csökken az alámerült növények úszó növényekre gyakorolt negatív hatása. Ennek köszönhetően az úszó növények már alacsonyabb tápelem-koncentráció mellett is képesek kialakítani a stabil dominanciát a szubmerz növények fölött.

Napjainkban a klímaváltozás különböző hatásainak köszönhetően számos tényező megváltozik a víz mélyebb rétegeiben, amelyhez való alkalmazkodás a szubmerz növények szempontjából kulcstényezőnek bizonyulhat. Eredményeink szerint az idegenhonos *Cabomba caroliniana* specifikus levélfelülete (SLA) jelentősen nagyobb volt, mint a *Myriophyllum spicatum* SLA értékei, a levél szárazanyag tartalom tekintetében pedig ellenkezőleg, a *Cabomba* értékei voltak alacsonyabbak. A magasabb SLA és az alacsonyabb LDMC pedig arra enged következtetni, hogy egységnyi száraz biomasszából a *Cabomba* jelentősen nagyobb levélfelületet képes előállítani, amely hatékonyabb fényelnyelést és fotoszintézist eredményez. Ezen túlmenően több tanulmány is alátámasztja (LAKE & LEISHMAN 2004, HAMILTON et al. 2005), hogy a magasabb SLA elősegítheti a növények invázióját. Továbbá a *Cabomba* egy másik hatalmas előnye lehet, hogy jóval nagyobb relatív növekedési ráta (RGR) értékeket produkál az árnyékosabb területeken. Ez azért lehet lényeges, mert előreláthatóan a globális klímaváltozás hatására a vizeink hőmérséklete (2-4 °C-kal (PACHAURI et al. 2014)) és tápanyag-koncentrációja (VELTHUIS et al. 2018, MEERHOFF et al. 2022) is emelkedni fog. Ezek egymás hatásait felerősítve fokozzák az úszó növényzet térhódítását (NETTEN et al. 2010). Az első tanulmányban kimutattuk, hogy a magas tápanyag-koncentráció vagy úszónövény dominanciát vagy pedig a planktonikus és a perifitikus algák dominanciáját eredményezi, aminek köszönhetően csökken a vízfelszín alatti

fényintenzitás. Emiatt az árnyéktűrő képesség kulcstényezőnek bizonyulhat a *Cabomba* inváziós sikerét tekintve. Egy másik fontos tényező, amely szintén előnyhöz juttatja a *Cabombát* a *Myriophyllum*-mal szemben, hogy több mint háromszoros a nitrogénfelvétele. Azonban fontosnak tartom figyelembe venni, hogy ez a tanulmány jelentősen különbözik a természetes körülményektől és azok komplexitásától. Az eredmények laboratóriumi kísérletből származnak, így számos olyan tényező lehet, amely befolyásolhatja a különböző növénycsoportok inváziós sikerét. Ugyanakkor az eredményeink alátámasztják azokat a megfigyeléseket, amelyeket a *Cabomba* inváziójával kapcsolatosan napjainkig dokumentáltak.

A felszíni vizekben megjelenő növényi invázió nagymértékben veszélyezteti a vizes élőhelyek biodiverzitását. Eredményeink alapján az idegenhonos vízinövények jelentősen nagyobb biomasszát termelnek az őshonos növényekhez viszonyítva, amely összhangban áll DAWSON et al. (2010) eredményeivel. Azt feltételeztük, hogy a nagyobb növekedési rátával rendelkező idegenhonos fajok sűrű állományai nagymértékben ki lesznek téve az önárnyékoló hatásnak. Ugyanakkor ezen fajok alacsonyabb levélfelület (LA) értékekkel rendelkeztek, mint őshonos társaik. Ez arra utal, hogy vagy kisebb leveleik vannak, vagy több szeldelt levéllel rendelkeznek ezzel biztosítva nagyobb felület-térfogat arányt, amely előnyös lehet a fényhasznosítás szempontjából. Ezen túlmenően a nagyobb felület-térfogat arány az önárnyékoló hatás kiküszöbölése miatt is kedvező, hiszen a kisebb méretű és/vagy szeldelt leveleket könnyebb pozicionálni az optimális fénymegkötés érdekében (RITCHIE & OLFF 1999, POORTER & ROOZENDAL 2008). Az idegenhonos fajokra jellemző magasabb levélfelületi funkcionális gazdagság értékei azt jelzik, hogy ezek a fajok levélfelület méretei jelentősen szélesebb tartományt fednek le, amelynek köszönhetően a jellegtér sokkal nagyobb részét töltik ki az őshonos fajokhoz viszonyítva, amely szintén hozzájárulhat a hatékonyabb fénymegkötéshez (NAEM 1998). Ezeket a megállapításokat támasztják alá az

idegenhonos növényközösségekben mért alacsonyabb levélfelületi funkcionális divergencia értékei is. Specifikus levélfelület (SLA) esetében nem találtunk szignifikáns különbséget az idegenhonos és őshonos fajok vonatkozásában, ami arra enged következtetni, hogy ebben az esetben az SLA nem járult hozzá a magasabb fitomassza termeléshez. Ez a megállapítás összhangban áll GUSTAFSSON & NORRKO (2019) eredményeivel, mely szerint az SLA csupán közvetett módon befolyásolja a vízinövények primer produkcióját. A fajok levél szárazanyag tartalmát (LDMC) vizsgálva nem találtunk jelentős különbséget az őshonos és idegenhonos fajok között. A növények LDMC értéke korábbi kutatások alapján összhangban áll a növényekre jellemző palatabilitással szárazföldi (PAKEMAN 2014) és vízi környezetben (ELGER & WILLBY 2003, ELGER & LEMOINE 2005, ZHANG et al. 2019) egyaránt. A funkcionális diverzitás összehasonlításához alkalmazott két különböző módszer (global pooling, optimal pooling) eredményei közötti különbség idegenhonos fajok esetében tért el nagyobb mértékben, amiből arra következtethetünk, hogy az idegenhonos fajok jelleg eloszlásai változatosabbak, amely vélhetően a nagyobb fenotipikus plaszticitásuknak és genetikai sokféleségüknek köszönhető. Általánosságban elmondható, hogy a global pooling módszer a funkcionális gazdagság értékeit túlbecsülte, mely a jelleg értékek környezethez való alkalmazkodásával magyarázható. Ugyanakkor a funkcionális divergencia értékeit alábecsülte, míg a funkcionális egyenletességet vizsgálva nem volt különbség az alkalmazott módszerek szempontjából. Elmondható tehát, hogy a két módszer eredményei közötti különbségek nagymértékben befolyásolják az idegenhonos és őshonos fajok összehasonlítását, ezért ezek alapján erősen megkérdőjelezhetőek a csak a global pooling módszer alkalmazásán alapuló vizsgálatok eredményei.

5. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

- Az értekezés keretében bemutatott tanulmányok alapján bizonyítást nyert, hogy az epifitikus algák jelentősen gátolják mind a szubmerz-, mind pedig az úszó növények nitrogén- és foszforfelvételét.
- Kimutattuk, hogy a békalencsék növekedésgátlásában 20%-ban az epifitikus algák voltak felelősek, 80%-ot pedig a tócsagaz (*Ceratophyllum demersum*) vízkémiai paraméterekre gyakorolt hatásai (pH növekedés, tápelem-koncentráció csökkenés) okoztak, ebből kifolyólag az algák fogyasztása által a csigák képesek destabilizálni az úszó és szubmerz növények alternatív stabil állapotait.
- Strukturális egyenletmodell segítségével teljes komplexitásában sikerült feltárnunk a szubmerz és úszó növények, továbbá az epifitikus algák és az algaevő csigák közötti gátló és serkentő kölcsönhatások erősségét, figyelembe véve a tápoldat nitrogén-koncentrációját, valamint pH értékét.
- Bizonyítást nyert, hogy az idegenhonos *Cabomba caroliniana* növekedési rátája alacsony fényintenzitáson minden esetben felülmúlta az őshonos *Myriophyllum spicatum* növekedési rátáját.
- Sikerült kimutatnunk, hogy az alacsony fényintenzitás és a magasabb hőmérséklet fokozta a *Cabomba caroliniana* specifikus levélfelületét, amely az alacsonyabb levél szárazanyag-tartalommal, valamint a nagyobb nitrogénfelvételi képességgel együtt jelentősen hozzájárulhat az idegenhonos faj inváziós sikeréhez.
- Elsőként sikerült bizonyítani, hogy az idegenhonos vízínövények inváziója nem csak a fajok sokféleségére gyakorol negatív hatást, hanem az adott közösség funkcionális diverzitására is.
- Kimutattuk, hogy az idegenhonos növények jelentősen nagyobb biomasszát termelnek, amely egyrészt olyan tényezőknek köszönhető, mint a kisebb és/vagy tagoltabb levelek, melynek következtében

hatékonyabbá válik a levelek pozícionálása az optimális fotoszintézis érdekében, másrészt a különböző funkcionális diverzitás indexek (a levélfelület értékeket vizsgálva magasabb funkcionális gazdagság és egyenletesség, illetve alacsonyabb funkcionális divergencia) szintén jelentősen hozzájárulnak az idegenhonos növények magasabb biomassza-hozamához.

6. IRODALOMJEGYZÉK

- BARKO, J. W., SMART, R. M. (1985): Laboratory culture of submerged freshwater macrophytes on natural sediments. *Aquatic Botany*, 21, 251–263. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(85\)90053-1](https://doi.org/10.1016/0304-3770(85)90053-1)
- BOTTA-DUKÁT, Z., LUKÁCS, B. A. (2021): Optimal pooling of data for the reliable estimation of trait probability distributions. *Global Ecology and Biogeography*, 30, 1344–1352. <https://doi.org/10.1111/geb.13293>
- BRUNDU, G. (2015): Plant invaders in European and Mediterranean inland waters: profiles, distribution, and threats. *Hydrobiologia*, 746, 61–79. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1910-9>
- CAO, Y., OLSEN, S., GUTIERREZ, M. F., BRUCET, S., DAVIDSON, T. A., LI, W., LAURIDSEN, T. L., SØNDERGAARD, M., JEPPESEN, E. (2017): Temperature effects on periphyton, epiphyton and epipelon under a nitrogen pulse in low-nutrient experimental freshwater lakes. *Hydrobiologia*, 795, 267–279. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3140-4>
- CARMONA, C. P. (2019): TPD: Methods for measuring functional diversity based on trait probability density. R package version 1.1.0 [available on internet at <https://CRAN.Rproject.org/package=TPD>]
- CARPENTER, S. R., LODGE, D. M. (1986): Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany*, 26, 341–370. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(86\)90031-8](https://doi.org/10.1016/0304-3770(86)90031-8)
- DAWSON, W., FISCHER, M., VAN KLEUNEN, M. (2010): The maximum relative growth rate of common UK plant species is positively associated with their global invasiveness. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 299–306. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00599.x>

- DUDGEON, D., ARTHINGTON, A. H., GESSNER, M. O., KAWABATA, Z. I., KNOWLER, D. J., LÉVÊQUE, C., NAIMAN, R. J., PRIEUR-RICHARD, A. H., SOTO, D., STIASSNY, M. L. J., SULLIVAN, C. A. (2006): Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological reviews*, 81, 163-182. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006950>
- DUONG, T., DUONG, M. T., SUGGESTS, M. A. S. S. (2022): Package 'ks'. R package version, 1.14.0 [available on internet at <https://CRAN.R-project.org/package=ks>]
- ELGER, A., LEMOINE, D. (2005): Determinants of macrophyte palatability to the pond snail *Lymnaea stagnalis*. *Freshwater Biology*, 50, 86–95. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01308.x>
- ELGER, A., WILLBY, N. J. (2003): Leaf dry matter content as an integrative expression of plant palatability: the case of freshwater macrophytes. *Functional Ecology*, 17, 58–65. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2003.00700.x>
- FLEMING, J. P., DIBBLE, E. D. (2015): Ecological mechanisms of invasion success in aquatic macrophytes. *Hydrobiologia*, 746, 23–37. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2026-y>
- FRODGE, J. D., THOMAS, G. L., PAULEY, G. B. (1990): Effects of canopy formation by floating and submergent aquatic macrophytes on the water quality of two shallow pacific Northwest lakes. *Aquatic Botany*. 38, 231–248. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(90\)90008-9](https://doi.org/10.1016/0304-3770(90)90008-9)
- GARNIER, E., SHIPLEY, B., ROUMET, C., LAURENT, G. (2001): A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional ecology*, 688-695. <https://www.jstor.org/stable/826696>

- GARNIER, E., CORTEZ, J., BILLÈS, G., NAVAS, M. L., ROUMET, C., DEBUSSCHE, M., LAURENT, G., BLANCHARD, A., AUBRY, D., BELLMANN, A., NEILL, C., TOUSSAINT, J. P. (2004): Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630-2637. <https://doi.org/10.1890/03-0799>
- GETSINGER, K. D., DIBBLE, E., RODGERS, J. H., SPENCER, D. (2014): Benefits of controlling nuisance aquatic plants and algae in the United States. *CAST Commentary*, QTA-2014-1, 12 pp.
- GUSTAFSSON, C., NORKKO, A. (2019): Quantifying the importance of functional traits for primary production in aquatic plant communities. *Journal of Ecology*, 107, 154–166. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13011>
- HAMILTON, M. A., MURRAY, B. R., CADOTTE, M. W., HOSE, G. C., BAKER, A. C., HARRIS, C. J., LICARI, D. (2005): Life-history correlates of plant invasiveness at regional and continental scales. *Ecology Letters*, 8, 1066–1074. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00809.x>
- HANSSON, LA., (1988): Effects of competitive interactions on the biomass development of planktonic and periphytic algae in lakes. *Limnology and Oceanography*, 33, 121–128. <https://doi.org/10.4319/lo.1988.33.1.0121>
- HEJDA, M., DE BELLO, F. (2013): Impact of plant invasions on functional diversity in the vegetation of Central Europe. *Journal of Vegetation Science*, 24, 890–897. <https://doi.org/10.1111/jvs.12026>
- HUSSNER, A., VAN DAM, H., VERMAAT, J. E., HILT, S. (2014): Comparison of native and neophytic aquatic macrophyte developments in a geothermally warmed river and thermally normal channels. *Fundamental and Applied Limnology*, 185, 155–166. <https://doi.org/10.1127/fal/2014/0629>

- HUSSNER, A., HEIDBÜCHEL, P., COETZEE, J., GROSS, E. M. (2021): From introduction to nuisance growth: A review of traits of alien aquatic plants which contribute to their invasiveness. *Hydrobiologia*, 848, 2119–2151. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04463-z>
- JAKLIČ, M., KOREN, Š., JOGAN, N. (2020): Alien water lettuce (*Pistia stratiotes* L.) outcompeted native macrophytes and altered the ecological conditions of a Sava oxbow lake (SE Slovenia). *Acta Botanica Croatia*, 79, 35-42. <https://doi.org/10.37427/botcro-2020-009>
- JAMES, C. S., EATON, J. W., HARDWICK, K. (1999): Competition between three submerged macrophytes, *Elodea canadensis* Michx, *Elodea nuttallii* (Planch.) St John and *Lagarosiphon major* (Ridl.) Moss. *Hydrobiologia*, 415, 35–40. <https://doi.org/10.1023/A:1003802205092>
- JEPPESEN, E., MOSS, B., BENNION, H., CARVALHO, L., DEMEESTER, L., FEUCHTMAYR, H., FRIBERG, N., GESSNER, M. O., HEFTING, M., LAURIDSEN, T. L., LIBORIUSSEN, L., MALMQUIST, H. J., MAY, L., MEERHOFF, M., OLAFSSON, J. S., SOONS, M. B., VERHOEVEN, J. T. A. (2010): Interaction of climate change and eutrophication. *Climate Change Impacts on Freshwater Ecosystems*, 6, 119–151. <https://doi.org/10.1002/9781444327397>
- KAZANJIAN, G., VELTHUIS, M., ABEN, R., STEPHAN, S., PEETERS, E. T. H. M., FRENKEN, T., TOUWEN, J., XUE, F., KOSTEN, S., VAN DE WAAL, D. B., DE SENERPONT-DOMIS, L. N., VAN DONK, E., HILT, S. (2018): Impacts of warming on top-down and bottom-up controls of periphyton production. *Scientific Reports*, 8, 9901. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-26348-x>
- KOLESZÁR, G., LUKÁCS, B. A., NAGY, P. T., SZABÓ, S. (2022): Shade tolerance as a key trait in invasion success of submerged macrophyte

Cabomba caroliniana over *Myriophyllum spicatum*. *Ecology and Evolution*, 12, e9306. <http://doi.org/10.1002/ece3.9306>

LAKE, J. C., LEISHMAN, M. R. (2004): Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: The role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biological Conservation*, 117, 215–226. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00294-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00294-5)

LANDOLT, E., KANDELER, R. (1987): The family of Lemnaceae - a monographic study, Vol. 2. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel, Zürich, pp. 95.

LEVI, P. S., RIIS, T., BAISNER, A. J., PEIPOCH, M., PEDERSEN, C. B., BAATTRUP-PEDERSEN, A. (2015): Macrophyte complexity controls nutrient uptake in lowland streams. *Ecosystems*, 18, 914–931. <https://doi.org/10.1007/s10021-015-9872-y>

LOMBARDO, P., COOKE, GD. (2003): *Ceratophyllum demersum*—phosphorus interactions in nutrient enriched aquaria. *Hydrobiologia*, 497, 79–90. <https://doi.org/10.1023/a:1025461604808>

LUKÁCS, B. A., MESTERHÁZY, A., VIDÉKI, R., KIRÁLY, G. (2016): Alien aquatic vascular plants in the pannonian ecoregion: historical aspects, dataset and trends. *Plant Biosystems* 150, 388–395. <https://doi.org/10.1080/11263504.2014.987846>

LUKÁCS, B. A., VOJTKÓ, A. E., MESTERHÁZY, A., MOLNÁR, V. A., SÜVEGES, K., VÉGVÁRI, Z., BRUSA, G., CERABOLINI, B. E. L. (2017): Growth-form and spatiality driving the functional difference of native and alien aquatic plants in Europe. *Ecology and Evolution*, 7, 950–963. <https://doi.org/10.1002/ece3.2703>

MASON, N. W. H., MOUILLOT, D., LEE, W. G., WILSON, J. B. (2005): Functional richness, functional evenness and functional divergence: the

- primary components of functional diversity. *Oikos*, 111, 112–118.
<https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>
- MEERHOFF, M., AUDET, J., DAVIDSON, T. A., DE MEESTER, L., HILT, S., KOSTEN, S., LIU, Z., MAZZEO, N., PAERL, H., SCHEFFER, M., JEPPESEN, E. (2022): Feedback between climate change and eutrophication: Revisiting the allied attack concept and how to strike back. *Inland Waters*, 12, 187–204.
<https://doi.org/10.1080/20442041.2022.2029317>
- MORRIS, K., BAILEY, P. C., BOON, P. I., HUGHES, L. (2003): Alternative stable states in the aquatic vegetation of shallow urban lakes. II. Catastrophic loss of aquatic plants consequent to nutrient enrichment. *Marine and Freshwater Research*, 54, 201–215.
<https://doi.org/10.1071/MF02003>
- MSZ ISO 7150-1:1992. Hungarian Standard. Determination of ammonium in water. Manual spectrophotometric method.
- MSZ EN ISO 6878:2004. Hungarian Standard. Water quality. Determination of phosphorus. Ammonium molybdate spectrometric method.
- MSZ 1484-13:2009. Hungarian Standard. Spectrophotometric determination of nitrate ion; Hungarian Standard Institution, Budapest, Hungary.
- NAEM, S. (1998): Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology*, 12, 39–45. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1998.96379.x>
- NETTEN, J. J. C., ARTS, G. H. P., GYLSTRA, R., VAN NES, E. H., SCHEFFER, M., ROIJACKERS, R. M. M. (2010): Effect of temperature and nutrients on the competition between free-floating *Salvinia natans* and submerged *Elodea nuttallii* in mesocosms. *Fundamental and Applied Limnology*, 177, 125–132. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2010/0177-0125>

- ØRGAARD, M. (1991): The genus *Cabomba* (Cabombaceae). A taxonomic study. *Nordic Journal of Botany*, 11, 179–203. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1991.tb01819.x>
- OTSUKI, A., WETZEL, R. G. (1972): Coprecipitation of phosphates with carbonates in marl lake. *Limnology and Oceanography*. 17, 763–767. <https://doi.org/10.4319/lo.1972.17.5.0763>
- PACHAURI, R. K., ALLEN, M. R., BARROS, V. R., BROOME, J., CRAMER, W., CHRIST, R., CHURCH, J. A., CLARKE, L., VAN YPSELER, J. P. (2014): *Climate change 2014: Synthesis report. Contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (p. 151). IPCC.
- PAKEMAN, R. J. (2014): Leaf dry matter content predicts herbivore productivity, but its functional diversity is positively related to resilience in grasslands. *PLoS One*, 9, e101876. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101876>
- PATTEN, B. C. (1954): The status of some American species of *Myriophyllum* as revealed by the discovery of intergrade material between *M. exalbescens* Fern. And *M. spicatum* L. in New Jersey. *Rhodora*, 56, 213–225. <https://www.jstor.org/stable/23304831>
- PEDERSEN, O., COLMER, T. D., SAND-JENSEN, K. (2013): Underwater photosynthesis of submerged plants-recent advances and methods. *Frontiers in Plant Science*, 4, 140. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00140>
- PEETERS, E. T. H. M., VAN ZUIDAM, J. P., VAN ZUIDAM, B. G., VAN NES, E. H., KOSTEN, S., HEUTS, P. G. M., ROIJACKERS, R. M. M., NETTEN, J. J. C., SCHEFFER, M. (2013): Changing weather conditions

- and floating plants in temperate drainage ditches. *Journal of Applied Ecology*, 50, 585–593. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12066>
- PHILLIPS, G. L., EMINSON, D., MOSS, B. (1978): A mechanism to account for macrophyte decline in progressively eutrophicated freshwaters. *Aquatic botany*, 4, 103-126. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(78\)90012-8](https://doi.org/10.1016/0304-3770(78)90012-8)
- PHILLIPS, G. L., WILLBY, N., MOSS, B. (2016): Submerged macrophyte decline in shallow lakes: What have we learnt in the last forty years? *Aquatic Botany*, 135, 37–45. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2016.04.004>
- PINTO, P. T., O'FARRELL, I. (2014): Regime shifts between free-floating plants and phytoplankton: a review. *Hydrobiologia*, 740, 13-24. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1943-0>
- PIP, E., STEWART, J. M. (1976): The dynamics of two aquatic plant snail associations. *Canadian Journal of Zoology*, 54, 1192–1205. <https://doi.org/10.1139/z76-136>
- POORTER, L., ROOZENDAL, D. M. A. (2008): Leaf size and leaf display of thirty-eight tropical tree species. *Oecologia*, 158, 35–46. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1131-x>
- PORTIELJE, R., ROIJACKERS, R. M. M. (1995): Primary succession of aquatic macrophytes in experimental ditches in relation to nutrient input. *Aquatic Botany*, 50, 127–140. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(94\)00439-S](https://doi.org/10.1016/0304-3770(94)00439-S)
- REJMANEK, M., RICHARDSON, D. M. (1996): What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*, 77, 1655–1661. <https://doi.org/10.2307/2265768>
- RITCHIE, M. E., OLFF, H. (1999): Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity. *Nature*, 400, 557–560. <https://doi.org/10.1038/23010>

- ROIJACKERS, R. M. M., SZABÓ, S., SCHEFFER, M. (2004): Experimental analysis of the competition between algae and duckweed. *Archiv Für Hydrobiologie*, 160, 401–412. <https://doi.org/10.1127/0003-9136/2004/0160-0401>
- ROMMENS, W., MAES, J., DEKEZA, N., INGHELBRECHT, P., NHIWATIWA, T., HOLSTERS, E., OLLEVIER, F., MARSHALL, B., BRENDONCK, L. (2003): The impact of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in a eutrophic subtropical impoundment (Lake Chivero, Zimbabwe). I. Water quality. *Archiv für Hydrobiologie*, 158, 373–388. <https://doi.org/10.1127/0003-9136/2003/0158-0389>
- ŠAJNA, N., HALER, M., ŠKORNIK, S., KALIGARIČ, M. (2007): Survival and expansion of *Pistia stratiotes* L. in a thermal stream in Slovenia. *Aquatic Botany*, 87, 75–79. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2007.01.012>
- SAND-JENSEN, K. (1977): Effects of epiphytes on eelgrass photosynthesis. *Aquatic Botany*, 3, 55–63. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(77\)90004-3](https://doi.org/10.1016/0304-3770(77)90004-3)
- SCHEFFER, M., HOSPER, S., MEIJER, M., MOSS, B., JEPPESEN, E. (1993): Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology and Evolution*, 8, 275–279. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90254-M](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90254-M)
- SCHEFFER, M., SZABÓ, S., GRAGNANI, A., VAN NES, E., RINALDI, S., KAUTSKY, N., NORBERG, J., ROIJACKERS, R. M. M., FRANKEN, R. J. M. (2003). Floating plant dominance as a stable state. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 4040–4045. <https://doi.org/10.1073/pnas.0737918100>
- SCHEFFER, M., VAN NES, E. H. (2007): Shallow lakes theory revisited: Various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. *Hydrobiologia*, 584, 455–466. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-0616-7>

- SCRUCCA, L., FOP, M., MURPHY, T. B., RAFTERY, A. E. (2016): mclust 5: clustering, classification and density estimation using Gaussian finite mixture models. *The R Journal*, 8, 289–317.
- SMITH, S. D. D. (2014): The role of nitrogen and phosphorus in regulating the dominance of floating and submerged aquatic plants in field mesocosm experiment. *Aquatic Botany*, 112, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2013.07.001>
- STRAYER, D. L. (2010): Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biology*, 55, 152–174. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02380.x>
- STUMM, W., MORGAN, J. J. (1995): Aquatic chemistry: chemical equilibria and rates in natural waters. 3rd edition (New York: J. Wiley & Sons), 1040 pp.
- SZABÓ, S., ROIJACKERS, R. M. M., SCHEFFER, M. (2003): A simple method for analysing the effects of algae on the growth of *Lemna* and preventing the algal growth in duckweed bioassays. *Archiv für Hydrobiologie*, 157, 567–575. <https://doi.org/10.1127/0003-9136/2003/0157-0567>
- SZABÓ, S., SCHEFFER, M., ROIJACKERS, R., WALUTO, B., BRAUN, M., NAGY, P., BORICS, G., ZAMBRANO, L. (2010): Strong growth limitation of a floating plant (*Lemna gibba*) by submerged macrophyte (*Elodea nuttallii*) under laboratory conditions. *Freshwater Biology*, 55, 681–690. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02308.x>
- SZABÓ, S., PEETERS, E. T. H. M., VÁRBÍRÓ, G., BORICS, G., LUKÁCS, B. A. (2019): Phenotypic plasticity as a clue for the invasion success of the submerged aquatic plant *Elodea nuttallii*. *Plant Biology*, 21, 54–63. <https://doi.org/10.1111/plb.12918>

- SZABÓ, S., PEETERS, E. T. H. M., BORICS, G., VERES, S., NAGY, P. T., LUKÁCS, B. A. (2020): The ecophysiological response of two invasive submerged plants to light and nitrogen. *Frontiers in Plant Science*, 10, 1747. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01747>
- SZABÓ, S., KOLESZÁR, G., BRAUN, M., NAGY, Z., VICEI, T. T., PEETERS, E. T. H. M. (2022): Submerged rootless macrophytes sustain stable state against free-floating plants. *Ecosystems*, 25, 17–29. <https://doi.org/10.1007/s10021-021-00637-5>
- TASKER, S. J. L., FOGGO, A., BILTON, D. T. (2022): Quantifying the ecological impacts of alien aquatic macrophytes: a global meta-analysis of effects on fish, macroinvertebrate and macrophyte assemblages. *Freshwater Biology*, 67, 1847-1860. <https://doi.org/10.1111/fwb.13985>
- THUILLER, W., RICHARDSON, D. M., MIDGLEY, G. F. (2007): 12 Will Climate Change Promote Alien Plant Invasions?. *Ecological Studies*, 193, 197-211. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2>
- TÓTH, V. R. (2013): The effect of periphyton on the light environment and production of *Potamogeton perfoliatus* L. in the mesotrophic basin of Lake Balaton. *Aquatic Sciences* 75:523–534. <https://doi.org/10.1007/s00027-013-0297-4>
- ULLRICH-EBERIUS, C. I., NOVACKY, A., FISHER, E., LUETTGE, U. (1981): Relationship between energy-dependent phosphate uptake and the electrical membrane potential in *Lemna gibba* G1. *Plant Physiology*, 67, 797–801. <https://doi.org/10.1104/pp.67.4.797>
- VALLADARES, F., CHICO, J. M., ARANDA, I., BALAGUER, L., DIZENGREMEL, P., MANRIQUE, E., DREYER, E. (2002): Greater high light seedling tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to

a greater physiological plasticity. *Trees*, 16, 395-403.
<https://doi.org/10.1007/s00468-002-0184-4>

VALLADARES, F., ARRIETA, S., ARANDA, I., LORENZO, D., TENA, D., SÁNCHEZ -GÓMEZ, D., SUAREZ, F., PARDOS, J. A. (2005): Shade tolerance, photoinhibition sensitivity and phenotypic plasticity of *Ilex aquifolium* in continental -Mediterranean sites. *Tree Physiology*, 25, 1041-1052. <https://doi.org/10.1093/treephys/25.8.1041>

VELTHUIS, M., KOSTEN, S., ABEN, R., KAZANJIAN, G., HILT, S., PEETERS, E. T., VAN DONK, E., BAKKER, E. S. (2018): Warming enhances sedimentation and decomposition of organic carbon in shallow macrophyte-dominated systems with zero net effect on carbon burial. *Global Change Biology*, 24, 5231-5242.
<https://doi.org/10.1111/gcb.14387>

VILÀ, M., ESPINAR, J. L., HEJDA, M., HULME, P. E., JAROŠÍK, V., MARON, J. L., PERGL, J., SCHAFNER, U., SUN, Y., PYŠEK, P. (2011): Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems: ecological impacts of invasive alien plants. *Ecology Letters*, 14, 702–708.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01628.x>

VILAS, M. P., MARTI, C. L., ADAMS, M. P., OLDHAM, C. E., HIPSEY, M. R. (2017): Invasive macrophytes control the spatial and temporal patterns of temperature and dissolved oxygen in a shallow lake: a proposed feedback mechanism of macrophyte loss. *Frontiers in Plant Science*, 8, 2097.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02097>

VILLÉGER, S., MASON, N. W. H., MOUILLOT, D. (2008): New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework

in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290-2301. <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>

VOJTKÓ, A. E., MESTERHÁZY, A., SÜVEGES, K., VALKÓ, O., LUKÁCS, B. A. (2017): Changes in sediment seed-bank composition of invaded macrophyte communities in a thermal river. *Freshwater Biology*, 62, 1024–1035. <https://doi.org/10.1111/fwb.12922>

YANG, L., HE, H., GUAN, B., YU, J., YAO, Z., ZHEN, W., YIN, C., WANG, Q., JEPPESEN, E., LIU, Z. (2020): Mesocosm experiment reveals a strong positive effect of snail presence on macrophyte growth, resulting from control of epiphyton and nuisance filamentous algae: implications for shallow lake management. *Science of the Total Environment*, <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135958>

YE, J., TANG, Y., ZHANG, X., ZHONG, P., LIU, Z. (2019): Omnivorous shrimp *Neocaridina denticulata* sinensis enhances the growth of submerged macrophyte *Vallisneria denseserrulata*. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystem*, 420, 32. <https://doi.org/10.1051/kmae/2019025>

ZHAN, A., NI, P., XIONG, W., CHEN, Y., LIN, Y., HUANG, X., YANG, Y., GAO, Y. (2017): Biological invasions in aquatic ecosystems in China. In Wan, F., M. Jiang & A. Zhan (eds), *Biological invasions and its management in China*. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-024-0948-2_4

ZHANG, P., GRUTTERS, B. M. C., VAN LEEUWEN, C. H. A., XU, J., PETRUZZELLA, A., VAN DEN BERG, R. F., BAKKER, E. S. (2019): Effects of rising temperature on the growth, stoichiometry, and palatability of aquatic plants. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1947. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01947>

ZUIDAM, J. P., PEETERS, E. T. H. M. (2013): Occurrence of macrophyte monocultures in drainage ditches relates to phosphorus in both sediment and water. *SpringerPlus*, 2, 564. <https://doi.org/10.1186/2193-1801-2-564>

7. AZ ÉRTEKEZÉS TÉMAKÖRÉBEN KÉSZÜLT PUBLIKÁCIÓK

7.1 Publikációk lektorált folyóiratokban

KOLESZÁR, G., LUKÁCS, B. A., NAGY, P. T., SZABÓ, S. (2022a): Shade tolerance as a key trait in invasion success of submerged macrophyte *Cabomba caroliniana* over *Myriophyllum spicatum*. *Ecology and Evolution*, 12, e9306. <http://doi.org/10.1002/ece3.9306>

KOLESZÁR, G., NAGY, Z., PEETERS, E. T. H. M., BORICS, G., VÁRBÍRÓ, G., BIRK, S., SZABÓ, S. (2022b): The role of epiphytic algae and grazing snails in stable states of submerged and of free-floating plants. *Ecosystems*, 25, 1371–1383. <http://doi.org/10.1007/s10021-021-00721-w>

KOLESZÁR, G., SZABÓ, S., KÉKEDI, L., LÖKI, V., BOTTA-DUKÁT, Z., LUKÁCS, B. A. (2023): Intraspecific trait variability is relevant in assessing differences in functional composition between native and alien aquatic plant communities. *Hydrobiologia*, 1-14. <http://doi.org/10.1007/s10750-023-05313-4>

SZABÓ, S., KOLESZÁR, G., BRAUN, M., NAGY, Z., VICEI, T. T., PEETERS, E. T. H. M. (2022a): Submerged rootless macrophytes sustain stable state against free-floating plants. *Ecosystems*, 25, 17–29. <https://doi.org/10.1007/s10021-021-00637-5>

SZABÓ, S., KOLESZÁR, G., ZAVANYI, G., NAGY, P. T., BRAUN, M., HILT, S. (2022b): Disentangling the mechanisms sustaining a stable state of

submerged macrophyte dominance against free-floating competitors. *Frontiers in Plant Science*, 13, 4419. <http://doi.org/10.3389/fpls.2022.963579>

7.2 Publikációk egyéb folyóiratokban

KOLESZÁR, G., NAGY, Z., VICEI, T., SZABÓ, S. (2017): Hogyan befolyásolják az epifitikus algák a hínárnövények kompetícióját? *Hidrológiai Közlöny*, 97, 5–8.

KOLESZÁR, G., CSIZMÁR, A., NAGY, Z., SZABÓ, S. (2018): Denzitásfüggő kölcsönhatások hínárnövények között. *Hidrológiai Közlöny*, 98, 33–37.

KOLESZÁR, G., FEDOR, N., SZABÓ, S. (2019): Limitáló tényezők a szubmerz és emerz hínárnövények versenyében. *Hidrológiai Közlöny*, 99, 48–52.

7.3 Konferenciaközlemények és absztraktok

KOLESZÁR, G., NAGY, Z., VICEI, T. T., SZABÓ, S. (2015): A perifiton algák szerepe a hínárnövények versenyében. In X. Magyar Ökológus Kongresszus (p. 78).

KOLESZÁR, G., FEDOR, N., SZABÓ, S. (2018): A magas pH mint kulctényező a szubmerz és emerz hínárnövények versenyében. In 11. Magyar Ökológus Kongresszus (p. 46).

KOLESZÁR, G., NAGY, P. T., SZABÓ, S., LUKÁCS, B. A., (2023): Key traits in invasion success of alien submerged plant *Cabomba caroliniana*. 13th Symposium for European Freshwater Sciences.

SZABÓ, S., NAGY, Z., VICEI, T. T., KOLESZÁR, G., BORICS, G. (2016): Interactions between submerged rootless and floating plants: competition

and facilitation, the role of periphyton. In 33rd SIL Congress. Book of abstracts (p. 121).

SZABÓ, S., KOLESZÁR, G., FEDOR, N., LUKÁCS, B. A. (2019): Key factors sustaining alternative stable states between submerged and free-floating plants. In SEFS11 Abstract book (p. 203).

SZABÓ, S., KOLESZÁR, G., BRAUN, M., EDWIN, P. (2021): Stabil állapotok fenntartása szubmerz és úszó hínárnövényzet között. In 12. Magyar Ökológus Kongresszus: Előadások és poszterek összefoglalói (pp. 112–112).

SZABÓ, S., NAGY, Z., PEETERS, E. T. H. M., BIRK, S., BORICS, G., VÁRBÍRÓ, G., KOLESZÁR, G. (2021): Milyen módon befolyásolják a csigák és az epifita algák a hínárnövények stabil állapotait? = How do snails and epiphytic algae affect the stable states of aquatic plants? In XIII. Aktuális Flóra- és Vegetációkutatás a Kárpát-medencében nemzetközi konferencia: Program és összefoglalók. 13th “Advances in Research on the Flora and Vegetation of the Carpatho-Pannonian Region” International Conference: Programme and Abstracts (pp. 67–67).

SZABÓ, S., KOLESZÁR, G., NAGY, Z., BRAUN, M., BIRK, S., PEETERS, E. T. H. M. (2023): Sustaining stable states between submerged and free-floating vegetation. In 16th International Symposium on Aquatic Plants (p. 62).

SZABÓ, S., PEETERS, E. T. H. M., VÁRBÍRÓ, G., BORICS, G., BIRK, S., KOLESZÁR, G. (2023): How do epiphytic algae and grazing snails modify the stable states between free-floating and submerged plants? 13th Symposium for European Freshwater Sciences.

VICEI, T. T., KOLESZÁR, G., SZABÓ, S., NAGY, Z. (2015): Hínárnövények dominanciájának változásai egy tápelemgrádiens mentén. In X. Magyar Ökológus Kongresszus (p. 160).

8. EGYÉB PUBLIKÁCIÓK

SZABÓ, S., ZAVANYI, G., KOLESZÁR, G., DEL CASTILLO, D., OLÁH, V., BRAUN, M. (2023): Phytoremediation, recovery and toxic effects of ionic gadolinium using the free-floating plant *Lemna gibba*. *Journal of Hazardous Materials*, 458. <http://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2023.131930>

A szerző teljes publikációs listája az MTMT-n a következő linkre kattintva érhető el:

<https://m2.mtmt.hu/gui2/?type=authors&mode=browse&sel=10072440>