

MTA doktora Pályázat
Doktori értekezés tézisei

**Invázióbiológiai és jelleg alapú
növényökológiai kutatások felszíni
vizekben**

Dr. Lukács Balázs András

2025

Bevezetés

A vízi és vizes élőhelyek ideális modell-ökoszisztémák az inváziós fajok közvetlen és közvetett ökológiai hatásainak vizsgálatára, mivel a vízben előforduló fajok között jellemzően erős trofikus kapcsolatok vannak, amelyek egyes fajok kiesése vagy új fajok megjelenése következtében nagyon gyorsan és jelentős mértékben képesek összekuszálódni (CARPENTER et al. 1985, STRONG 1992, PACE et al. 1999). Számos tanulmány igazolta, hogy a vízben zajló biológiai inváziók erősen kontextusfüggők, vagyis hogy ezek a hatások az adott fajtól és élőhelytől függenek (RICCIARDI és ATKINSON 2004, RICCIARDI et al. 2013). Részben ennek is köszönhető, hogy a vizes élőhelyeket érő inváziók ökológiai hatásainak előrejelzésére nincs még egységes elméleti keretrendszer (GALLARDO et al. 2016). Ezért az inváziós fajok elleni védekezés és az ökoszisztémák védelme érdekében elengedhetetlen a folyamatos kutatás és a megfelelő kezelési stratégiák kidolgozása. A teresztris élőhelyekhez képest ugyanakkor jelentősen kevesebb ismeretünk van a vízinövények inváziós dinamikájára és alkalmazkodási stratégiáira vonatkozóan, de a fajok terjedési mechanizmusai és azok ökológiai következményei terén is nagyfokú ismerethiányokkal lehet szembesülni (GREEN et al. 2016, VAN LEEUWEN 2018). Ezen ismertek pótlása nemcsak az invázióbiológia elméleti fejlődését szolgálja, hanem gyakorlati irányelveket is nyújthat a természetvédelem és a vízgazdálkodás számára.

Értekezésemben a biológiai invázió felszíni vizeket érintő kérdéseivel foglalkozom, amiben egy fejezet kivételével kiemelt szerepet kapnak a vízinövények. A vízinövények kulcsszerepet töltenek be az édesvízi ökoszisztémákban: szabályozzák a tápanyagkörforgást, elősegítik a vízminőség fenntartását, és élőhelyet biztosítanak számos élőlény számára. Az eutróf sekély tavak alternatív stabil állapotai – tiszta vagy zavaros – a hínárközösségek dominanciájának és diverzitásának függvénye (SCHEFFER 1989). A vízben élő edényes növényeket a klasszikus és általánosan használt növényökológiai irodalom (lásd pl. Raunkiaer életformái) általában egy (vízinövény) vagy két (hínár és mocsári) kategóriába, ill. életformába sorolja. Változatos testfelépítésük és a vízben betöltött szerteágazó szabályozó szerepük jóval túlmutat azon, mint amit a fenti egyszerű besorolás sejtet. Minden olyan kutatás, ami a vízinövények alkalmazkodásához, ökológiai igényeihez, közösség-szerveződéséhez, stabilitásához vagy rezilienciájához szolgáltat új ismerteket, hozzájárul annak megértéséhez, hogy a környezetben tapasztalható változások milyen hatással lesznek a vízinövényekre és ezen keresztül a felszíni vizeink állapotára.

A hazai botanika és növényökológia szűkösen mérte a vízinövényekkel kapcsolatos kutatásokat. Jelenleg is kevés olyan florista és növényökológus van, aki a víz közvetlen partjától beljebb merészkedik, esetleg még a víz alá is betekint. A víz, mint támasztóközeg, a teresztris növényekétől eltérő alkalmazkodási mechanizmusokra készíti az itt élő növényeket. A vízinövényeknek a testfelépítése, fő limitáló tényezőik, és a környezeti tényezők hatásának ismert összefüggései is kismértékben különböznek attól, amit a teresztris légyszárú fajoknál megszoktunk. Posztdoktori időszakom alatt számos vízinövényekkel kapcsolatos kutatásban vettem részt vagy vezettem, ezekben több környezeti tényező vízinövényekre gyakorolt hatását volt szerencsém vizsgálni (MOLNÁR V. et al. 2015, ALAHUHTA et al. 2018, SZABÓ et al. 2019 és 2020, LUKÁCS et al. 2019 és 2020, KOLESZÁR et al. 2024 és 2022). A saját magam által indított legtöbb kutatást azonban a biológiai invázió kérdéseivel kapcsolatban végeztem, ezért értekezésemet is ezen folyamat köré építettem. Az idegenhonos fajok megjelenése és terjedése a korunkban tapasztalható ökoszisztéma-válság egyik fő eleme. Ennek oka, hogy az idegenhonos fajok ökoszisztéma-mérnökökként viselkednek, és az őshonos fajok helyére lépve lokális kihalási eseményeket idéznek elő (MOONEY és CLELAND 2001).

Az invázióbiológiai kutatások fókuszpontja a közelmúltig annak megértése volt, hogy mitől válik egy idegenhonos faj invázióssá, milyen külső és belső tényezők segítik őket ebben a folyamatban, mitől válnak az idegenhonos fajok sikeresebbé az őshonos fajokkal szemben, és milyen élőhelyek a legfogékonyabbak az invázióra (PYŠEK és RICHARDSON 2006). Őshonosnak általában azokat a fajokat tekintjük, amelyek az adott régióban az utolsó jégkorszak óta velünk élnek, míg az idegenhonos fajok az emberi tevékenységek révén honosodtak meg (PYŠEK 1995). Inváziósnak azokat a fajokat nevezzük, amelyek képesek legyőzni a földrajzi, környezeti és terjedési akadályokat, és sikeresen szaporodnak egy új környezetben (RICHARDSON et al. 2000). Mind az idegenhonos, mind az őshonos fajok képesek invázióssá válni, az utóbbiakat "őshonos inváziós fajoknak" is nevezik (PYŠEK 1995). A vízinövények között ezeket a fajokat a „problémás (nuisance)” jelzővel illetik. Az idegenhonos fajok sikerességét kutató tanulmányok döntő többsége a szárazföldi fajokra összpontosított, pedig a vízi ökoszisztémák is ugyanolyan mértékű inváziós nyomásnak vannak kitéve (LUKÁCS et al. 2016).

Az értekezés szerkezete és fő eredményei

Kutatásaim során idegenhonos-inváziós vízinövények és halak terjedőképességére, idegenhonos vízinövények magbank jellemzőire és jelleg alapú közösségszerveződésére, a vízinövények fenotipikus plaszticitásának jellemzőire, és a fajok közötti kompetíciós folyamatok egyes kérdéseire kerestem válaszokat. Az értekezésben nyolc tudományos közlemény alapján három tematikus fejezetre bontva mutatom be az idegenhonos fajok terjedését, a vízinövények inváziós hatásait, valamint a növényi jellegek közösségszerveződésben betöltött szerepét vizsgáló kutatásaink eredményeit. Az egyes fejezetek célja, hogy az biológiai invázió különböző kérdései, eltérő szempontok szerint kerüljenek bemutatásra. Az első fejezet az idegenhonos fajok endozoochór terjedési potenciálját tárgyalja, kiemelve azokat az ökológiai mechanizmusokat, amelyek lehetővé teszik az idegenhonos-inváziós halak és a növények távoli élőhelyek közötti terjedését. A második fejezet a hazai vízinövény-inváziók helyzetének és dinamikájának áttekintésével, valamint a magbankra gyakorolt hatásuk értékelésével foglalkozik. A két kutatás közötti kapcsolat a növények inváziós folyamatainak hosszú távú ökológiai hatásaiban rejlik. A harmadik fejezet a vízinövényeken végzett jelleg alapú kutatási eredményeimet mutatja be. Ezek a kutatások rávilágítanak a funkcionális diverzitás és a fenotipikus plaszticitás jelentőségére az inváziós fajok hatásának értékelésében.

1. Idegenhonos fajok endozoochór terjedésének vizsgálata

Az értekezésnek ebben a fejezetében két nagyon hasonló kutatás eredményét mutatom be. Mindkettő esetben inváziós fajok (halak és edényes növények) endozoochór terjedési képességét vizsgáltuk, rámutatva ennek a mechanizmusnak az általános jelentőségére az izolált élőhelyek kolonizációjában és az inváziós fajok terjedési sikerében. Mindkét tanulmány egy-egy etetéses kísérlet eredményeiből született, ahol a tőkés réce volt az endozoochór terjedést végző modellállat.

1.1. Halak endozoochór módon történő terjedésének bizonyítása

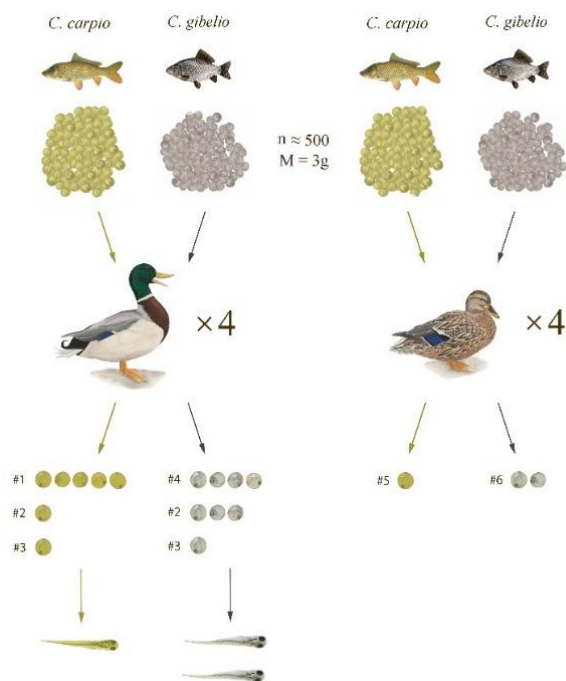
Régóta ismert, hogy a halak egymástól izoláltan elhelyezkedő kis- vagy akár nagyobb tavakat is képesek kolonizálni. Egyes feltételezések szerint a halak ikrái a vízimadarak kültakarójára (tollazatára vagy lábára) tapadva sokáig képesek túlélni, és ilyen módon egyik helyről a másikra

eljutni (HIRSCH et al. 2018, SILVA et al. 2019). A terjedésnek ezen változata (epizootichória) azonban empirikusan még nem bizonyított (RIEHL 1991).

Kísérletes körülmények között vizsgáltuk két lágy ikrával rendelkező idegenhonos-inváziós halfaj (ponty és ezüstkárász) endozootichór terjedési képességét (LOVAS-KISS et al. 2020). Mindkettő széles körben elterjedt, a pontyfélék rendjébe tartozó inváziós halfaj volt, amelyek közismerten hatékonyan képesek terjedni, és a legtöbb csontos halhoz hasonlóan a zigótáik nem rendelkeznek ellenálló ikrahéjjal. A kísérlet célja annak megállapítása volt, hogy az aktív fejlődésben lévő embriók képesek-e túlélni a vízimadarak bélrendszerén történő átjutást.

A ponty esetében nyolc (az etetett ikrák kb. 0,2 %-a), míg az ezüstkárász esetében 10 ép és életképes ikrát (az etetett ikrák kb. 0,25 %-a) találtunk az ürületekben. Minden ikra az etetést követő első órában ürült ki, kivéve egy pontyikrát, amely az etetést követő 4. és 6. óra között került elő. Minden átjutott pontyikrában és 4 ezüstkárászikrában életképes embrió volt, amit az embriók mozgása jelzett.

- ❖ Az általunk végzett kísérlet szolgáltatja az eddigi első közvetlen bizonyítékot arra, hogy az aktív embriófejlődésben lévő, lágyhéjú ikrával rendelkező halembriók is képesek túlélni egy gerinces állat emésztőrendszerén történő áthaladást, ezáltal lehetővé téve az endozootichór terjedésüket. Az ikrák túlélése nem volt véletlenszerű esemény, ugyanis az a kísérleti récék 75 %-ánál, illetve mindkét vizsgált halfajnál is előfordult. Fontos szempont, hogy az érintett halfajok ikrái és embriói olyan tulajdonságokkal rendelkeznek, amelyek a csontos halakra általánosan jellemzőek.
- ❖ Eredményeink segítettek lezárni azt a tudományos vitát, amiben megkérdőjelezték a halak azon képességét, hogy egymástól távol eső, elszigetelt víztesteket (pl. kráter tavakat, sivatagi tavakat és a mezőgazdasági területeken található ideiglenes vizes élőhelyeket) is képesek lennének kolonizálni (WILLIAMS 2005). Bár az ikráknak csupán 0,2 %-a élte túl a tőkés récék bélrendszerén történő átjutást, a halak endozootichór módon történő terjedése vélhetően sokkal gyakoribb jelenség lehet a természetben, mivel a madarak közismerten gyakran fogyasztanak fehérjékben és lipidekben gazdag halikrákat (BISHOP és GREEN 2001).



1. ÁBRA. Az etetési kísérlet eredményeinek grafikus összefoglalása. Feltüntettük az egyes halfajoktól származó és az etetéshez felhasznált ikrák, illetve a bélrendszeren történő áthaladás után visszatallált ikrák és az abból kikelt halivadékok számát.

1.2. Inváziós növények endozoochór terjedésének vizsgálata

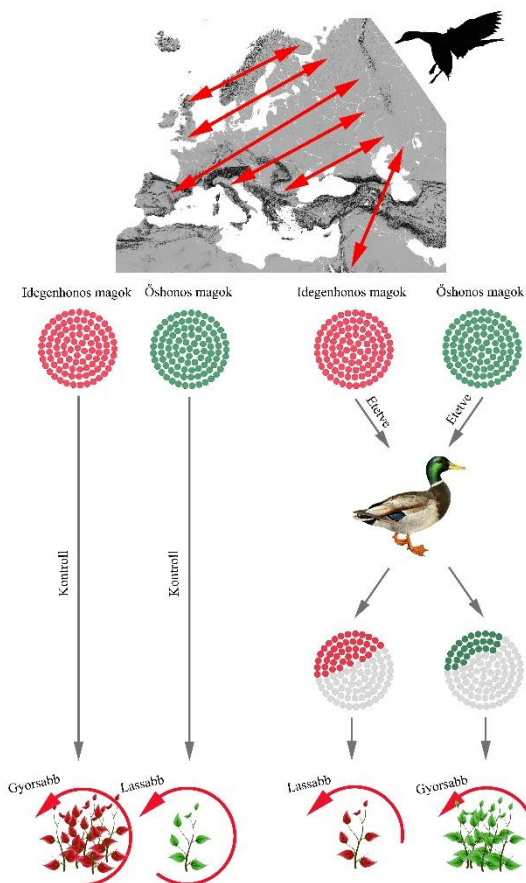
A vándorló vízimadarak az idegenhonos növényfajok terjedésében is kulcsszerepet játszanak (GREEN 2016, GREEN et al. 2023), azonban az endozoochór módon történő terjedésüket mégis gyakran figyelmen kívül hagyják. A vízimadarak élőhelyén számos inváziós növényfaj is található (ZEDLER és KERCHER 2004), amelyeket a vízimadarak többsége előszeretettel fogyaszt és így terjeszthet is. A madarak bélrendszere hatással van a bennük áthaladó magok fizikai és fiziológiai tulajdonságaira. A bélrendszeren történő átjutás során a magok életképességét és túlélését olyan tulajdonságok befolyásolhatják, mint a mag alakja és mérete, a maghéj vastagsága és a mag keménysége (LOVAS-KISS et al. 2020). Azonban ezek a növényi tulajdonságok a bélrendszeren történő átjutás idejét is befolyásolják, ez pedig meghatározza a terjedési távolságot (MARTÍN-VÉLEZ et al. 2021b). Ezekből látható, hogy az endozoochór terjedésnek potenciális szerepe van a biológiai invázió menetében is. Ennek ellenére hiányoznak az olyan kísérletes kutatások, amelyek az idegenhonos és őshonos

növények endozoochór terjedőképességét és a magok endozoochór terjedést követően mutatott csírázóképeségét hasonlítani össze.

Kísérletes körülmények között vizsgáltuk az őshonos és idegenhonos vízinövények endozoochór terjedőképességét (LOVAS-KISS et al. 2023). A kísérlethez közeli rokonságban álló idegenhonos (*Bidens frondosa*, *Cyperus difformis*, *Juncus tenuis*, *Lindernia dubia*, *Najas gracillima* és *Typha laxmannii*) és velük közeli rokon őshonos (*Bidens tripartita*, *Cyperus fuscus*, *Juncus compressus*, *Lindernia procumbens*, *Najas minor*, *Typha angustifolia*) vízi növényfajokat használtunk. Célunk annak megállapítása volt, hogy van-e különbség az őshonos és idegenhonos fajok endozoochór terjedési potenciáljában. Az idegenhonos fajok általános, gyors terjedése miatt feltételeztük, hogy a terjedést elősegítő tulajdonságok szelekciója révén ezek a fajok jobb endozoochór terjedési képességgel is rendelkeznek.

- ❖ A kísérletünk eredményei bizonyítják, hogy a vízimadarak fontos szerepet játszhatnak mind az őshonos mind pedig az idegenhonos növényfajok magjainak terjesztésében. A magtulajdonságok (alak, térfogat és egyéb javasolt jellemzők) azonban jelentősen árnyalták a kapott eredményeket. Ez gyakorlatilag az endozoochória folyamatának minden fázisában érzékelhető volt, és arra enged következtetni, hogy az idegenhonos fajok magjai olyan speciális tulajdonságokkal rendelkezhetnek, amelyeknek növelik az endozoochór terjedési potenciáljukat.
- ❖ Az idegenhonos növényfajok magjaiból összességében több jutott át a madarak bélrendszerén az őshonos fajokhoz képest, ami magasabb propagulum nyomást biztosíthat számukra az új élőhelyen. A bélcsatornán történő átjutás azonban eltérő hatással volt az őshonos és idegenhonos fajok magjainak átjutást követő csírázási jellemzőire.
- ❖ Az átjutott magok összességében szignifikánsan magasabb arányban csíráztak, mint a kontroll magok. Azonban míg a kontroll magok között az őshonos fajok magjainak csírázóképesége szignifikánsan alacsonyabb volt az idegenhonos fajokhoz képest, addig a bélrendszeren való átjutás után az őshonos fajokból már szignifikánsan több csírázott, mint az idegenhonos fajok magjaiból.
- ❖ A kontroll csoportban az őshonos magoknak jelentősen hosszabb idő kellett a csírázáshoz. Az átjutott magok esetében ugyanakkor az idegenhonos fajoknak kellett hosszabb idő a csírázáshoz. A kontroll és az átjutott magokra kapott eltérő eredményeket, vizsgálataink szerint az idegenhonos és őshonos fajok magjainak morfológiájában rejlő különbségek magyarázzák.
- ❖ Eredményeink azt mutatják, hogy az endozoochór terjedés egyértelműen segíti az idegenhonos növények terjedését. A terjedést

követő kevésbé hatékony és lassabb csírázás miatt ugyanakkor az idegenhonos fajok el is veszíthetik a magasabb propagulum nyomással szerzett előnyüket.



2. ÁBRA. Az 1.2 kísérlet és eredményeinek grafikus ábrázolása. A tőkésréce Európán belüli mozgását publikált és gyűrzési adatokon alapján ábrázolt térképe. A leveles növények száma a csírázóképeségben mérhető különbségeket mutatja. Az idegenhonos magvak mindkét kezelésben gyorsabban csíráztak, mint az őshonos magvak. A piros nyilak hossza az eltelt csírázási időt jelzik.

2. Vízínövény invázió hazai trendje és következményei

Az élőhelyek közül az édesvízi területeket éri az egyik legnagyobb inváziós nyomás. Területi részesedésükhöz és az itt élő őshonos fajok számához viszonyítva ezeken az élőhelyeken jelent meg és terjed a

legtöbb idegenhonos faj (THIÉBAUT 2007, BRUNDU et al. 2013). A klímaváltozás, és az emberi tevékenységek negatív hatásai is tovább erősíthetik az inváziós fajok terjedését. Ezeknek a problémáknak a kezelése érdekében elengedhetetlen a vízinövény invázió okainak, trendjeinek és következményeinek tudományos vizsgálata. Az ilyen kutatások nemcsak az inváziós fajok terjedési sebességét tudják felmérni, de hasznos segítséget adhatnak hatékonyabb kezelési stratégiák kidolgozásához, amelyek segíthetik a vízgazdálkodást is. Értekezésemben két olyan tanulmányt mutatok be, amelyek a hazai vizekben megjelent idegenhonos edényes növények terjedésének történetét és dinamikáját összegzik, illetve az invázióknak a magbankra kifejtett hatásáról szolgáltatnak új ismereteket.

2.1. Idegenhonos hínarak inváziójának dinamikája

Magyarországról a 18. század második feléből származnak az első idegenhonos hínarakra vonatkozó adatok, melyeket a későbbi időszakokból is csak szórvány ismeretek követtek (BOROS 1937, GOMBOCZ 1945, SZABÓ 2002, KIRÁLY et al. 2007). 2016-ig bezárólag nem ismertük pontosan a Pannon Ökorégióban élő inváziós hínarak számát, az invázió mértékét, és a fajok inváziós tulajdonságait. Célunk volt meghatározni, hogy 1) milyen idegenhonos hínarak találhatók a hazai flórában, 2) ezek közül mely fajok tekinthetők inváziósoknak, és ezek az invázió melyik stádiumában vannak.

Herbáriumi és irodalmi adatok összegzésével vizsgáltuk az idegenhonos hínarak hazai megjelenésének történetiségét és dinamikáját (LUKÁCS et al. 2016).

- ❖ Összesen 20 családból származó, mintegy 48 idegenhonos hínárfajt azonosítottunk a hazai flórában, ami nagyon magas fajszámnak minősül, ha összevetjük a flóra 79 őshonos hínárfajával (KIRÁLY 2009), emiatt a Pannon Ökorégió az idegenhonos hínarak által az egyik legerősebben fertőzött terület Európában (HUSSNER 2012).
- ❖ Kimutattuk, hogy a *Vallisneria spiralis* 1808-ben történő betelepítését követően exponenciálisan nőtt az idegenhonos hínarak száma Magyarországon. A betelepülés módját illetően a fajok többsége szándékos kiültetés, kiszabadulás vagy szennyeződés útján került a természetbe.
- ❖ Az idegenhonos inváziós hínarak szignifikánsan nagyobb gyakorisággal vannak jelen a flórában, mint a nem inváziós fajok, illetve a hideg vizet kedvelő fajok gyakorisága szignifikánsan magasabb, mint a termálvizekben élőké.

Ez utóbbi eredmény előre vetíti, hogy a nem termál (hideg) vizekhez alkalmazkodott idegenhonos fajok sokkal veszélyesebbek, mint a termálvizekből még ki nem jutott fajok. Ezek az eredmények a megelőzés és prioritizálás során nyújthatnak támpontot a természetvédelemben, illetve a későbbi ökológiai kutatások céljainak meghatározásához nyújtott számunkra segítséget.

2.2. Idegenhonos hínarak inváziójának hatása az élőhely magbank összetételére

A magbanknak fontos szerepe van a vegetáció összetételének fenntartásában (FENNER és THOMPSON 2005). Emellett a magbank invázióbiológiai szempontból is fontos, mert az összetételétől erősen függ a növényi inváziók sikere. Ezt bizonyítja, hogy (1) az őshonos fajok a magbank segítségével képesek kivédeni, lassítani eltűnésüket a felszíni vegetációból, illetve (2) egy idő után az idegenhonos fajok hosszútávú fennmaradása is a magbank függvénye (GIORIA és PYŠEK 2016). Mindkét esetben a honos és idegenhonos fajok magbank jellemzői döntenek, ezek határozzák meg az élőhely rezilienciáját, és hosszútávon az invázióval szembeni védekezőképességét. A mi kutatásunk célja az volt, hogy részletesen elemezzük a vízinövény vegetáció őshonos és idegenhonos fajainak magbank jellemzőit egy olyan termálvíz kifolyó mentén, ahol a víz hőmérséklete folyásirány mentén csökken. Az inváziós hínarakkal erősen fertőzött Hévízi-csatorna propagulumbank összetételének vizsgálata során megállapítottuk, hogy a magbank fajösszetétele az invázióval erősen érintett felvízi szakaszon hasonlított legkevésbé a felszíni vegetáció összetételéhez (E-VOJTKÓ et al. 2017).

- ❖ Az idegenhonos fajok a csatorna teljes hosszában jóval kisebb arányban voltak jelen a magbankban, mint az őshonos fajok. Az őshonos fajok magsűrűsége pedig csak a felvízi szakaszon volt alacsony, ami egyértelműen jelzi, hogy az idegenhonos fajok populációinak fenntartásában a magbank nem játszik jelentős szerepet.
- ❖ A kutatás eredményei egyértelműen igazolták, hogy az őshonos fajok alapvetően tartós magbankot képeznek a csatornában, de feltételezhető, hogy ha ezek a fajok a felvízi szakaszon még ki is tudnak csírázni, az idegenhonos fajok az erősebb kompetíciós képességük miatt visszafojtják őket, így az őshonos fajok magbankja fokozatosan csökken, elszegényedik.

3. Növényi jellegek vizsgálatán alapú kutatások

Az invázióbiológia területén végzett kutatások egy jelentős része elsősorban a potenciálisan invázióssá válható fajokat igyekezett azonosítani (PYŠEK et al. 2012), és próbálták meghatározni, mely tulajdonságok birtokában válnak invázióssá (FENESI és BOTTA-DUKÁT 2010). Csak néhány olyan invázióbiológiai tanulmány született, ami az idegenhonos vízinövények sikerességét és biológiai tulajdonságait vizsgálja (KLIBER és Eckert 2005, RIIS et al., 2010), és rendre kihagyták ezeket a fajokat a tulajdonság-alapú összehasonlító vizsgálatokból is. POORTER et al. (2009) készítette az egyetlen olyan kutatást, ami tartalmazta a növényeknek ezt a csoportját, de ők is egy életforma kategóriába sorolták a vízinövényeket, míg a teresztris fajokat több életforma típusba is. A vízinövények valójában változatos életmenet stratégiákkal rendelkeznek, és ezek ugyanazokat az alapvető kompromisszumokat tükrözik, amik a szárazföldi növényeket is irányítják (Pierce et al. 2012). Az, hogy ez miért mégsem kellően ismert és elfogadott a nemzetközi szakmai körökben, magyarázható azzal, hogy mindeddig mellőzték a jelleg alapú megközelítéseket a hidrobiológiai kutatásokban.

3.1. Honos és idegenhonos vízinövények funkcionális jelleg különbségeinek értékelése

Az idegenhonos fajok sikere a funkcionális ökológia két hipotézisén keresztül is vizsgálható, úgymint a "fenotípusos konvergencia" (DAEHLER 2003, SMITH és KNAPP 2001) és a "fenotípusos divergencia" (VAN KLEUNEN et al. 2010, LAKE és LEISHMAN 2004). A két hipotézis abban különbözik, hogy a vizsgált tulajdonságokban hasonlóságot vagy különbséget találtak-e az őshonos és idegenhonos fajok között. Ennek a kutatásnak a célja az volt, hogy összehasonlítsuk az idegenhonos és őshonos vízinövényfajokat négy kulcsfontosságú levéltulajdonság (levélterület, levél szárazanyag-tartalom, specifikus levélterület és levél nitrogéntartalom) alapján. Azt kívántuk meghatározni, hogy vannak-e olyan funkcionális növényi jellegek, amelyek magyarázhatják az idegenhonos fajok sikerét. Másodsorban azt is vizsgáltuk, hogy a "fenotípusos konvergencia" vagy a "fenotípusos divergencia" hipotézisek magyarázzák az őshonos és idegenhonos fajokból álló vízinövény közösségek jellegösszetételét.

A TRY adatbázisban található hínár adatokat elemezve vizsgáltuk, hogy a honos és idegenhonos hínarak milyen funkcionális növényi jellegeikben térnek el a (LUKÁCS et al. 2017).

- ❖ Az összesített adatsor alapján igazoltuk azt a teresztris növényközösségekben is fennálló összefüggést, hogy az őshonos fajokhoz képest az idegenhonos vízinövények leveleinek szignifikánsan nagyobb levélfelület (LA) és specifikus levélfelület (SLA) értékei vannak. Ez az összefüggés a vízinövények között azonban nem univerzális, az összefüggés erősségét a növekedési forma típusa is erősen befolyásolja.
- ❖ Az idegenhonos fajok bizonyos növekedési formákban (pl. *Myriophyllid*, *Peplid*, *Pleustophyte* és *Potamid*) magasabb LA értékeket mutattak, míg más életformákban nem tapasztaltunk szignifikáns eltéréseket.
- ❖ Az levél nitrogén tartalom (LNC) értékek esetében jelentős különbséget találtunk az idegenhonos és őshonos fajok között a *Herbid*, *Nymphaeid* és *Vallisnerid* életformájú fajok esetében (és az összesített fajkészlet esetében is).

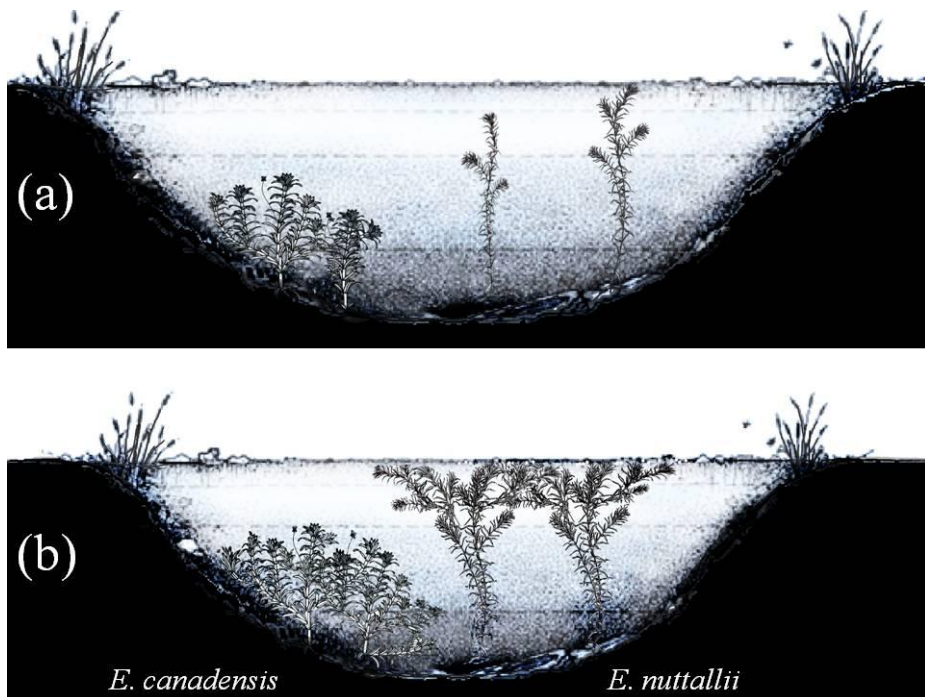
Az általunk végzett kutatás volt az első, amelyik folytonos skálán mért jellegeket felhasználva hasonlította össze a honos és idegenhonos vízinövényeket, és vette számításba az egyes növekedési formák eltérő ökológiai alkalmazkodási mechanizmusait.

3.2. A fenotipikus plaszticitás szerepe az invázióban: az *Elodea* fajok esete

Az Észak-Amerikából származó, és a 19. század közepén megtelepedett *Elodea canadensis* mára már a legtöbb európai ország édesvízi élőhelyein meghonosodott (SIMPSON 1984, COOK és URMI-KÖNIG 1985). A 20. század közepén ugyanezen nemzetség másik tagja, az Észak-amerikai *E. nuttallii* (Plach) St. John is feltűnt, és fokozatosan kiszorította az *E. canadensis*-t még olyan élőhelyekről is, ahol az már stabil állományokkal rendelkezett (GREULICH és TREMOLIERES 2006). A két idegenhonos és inváziós faj közötti kompetíció, és az *E. nuttallii* sikeres inváziójának hátterében működő ökológiai mechanizmus még nem teljesen ismert. Ennek tisztázása érdekében mi a vízben mérhető fény- és nitrogén mennyiségének kombinált hatását vizsgáltuk az *Elodea* fajok fenotípusos jellemzőire. A fenotípusos plaszticitás különbségek mentén értékeltük a két faj között a természetben érzékelhető kompetíció kimenetelét (SZABÓ et al. 2019).

- ❖ Eredményeink igazolták azt a hipotézisünket, hogy a vizsgált fényintenzitás és nitrogénkoncentráció gradiensek mentén az *E. nuttallii* fenotípusos plaszticitás tartománya szélesebb, mint az *E. canadensis*-é.
- ❖ A magasabb nitrogénkoncentráció alapvetően erőteljesebb megnyúlásra serkenti az *E. nuttallii*-t, de a fényintenzitás és a nitrogénkoncentráció magas értékei, együttesen az *E. nuttallii* hajtásainak fokozott elágazódását váltják ki.

Tanulmányunk két idegenhonos testvérfaj együttélését biztosító mechanizmus működését tárta fel, és választ adott a két faj között tapasztalható kompetitív kizárás hátterére. Eredményeink alátámasztják azt az általános ökológiai nézetet, miszerint az invázió sikere részben vagy egészen a plaszticitáson múlik.



3. ÁBRA. Az *E. canadensis* és *E. nuttallii* fenotípusos jellemzői alacsony (a) és magas (b) nitrogénkoncentrációval rendelkező élőhelyeken. A rajz az apikális hajtás relatív növekedési ráta (RGR) és az elágazódási fok adatain alapul.

3.3. A jellegek fajon belüli variabilitásának szerepe a honos és idegenhonos hínárnövények közösségszerveződésében

VIOLLE et al. (2012) szerint a funkcionális növényi tulajdonságoknak az egyed szintjén mérhetőnek kell lennie, ugyanis ez teszi lehetővé, hogy a tulajdonságok változását a fajok közötti (*interspecifikus variancia*), és a fajon belüli (*intraspecifikus variancia*) szinteken is értékelni lehessen. Ez utóbbi variancia mértéke az egyes növénycsaládokban, és életformatípusokban eltérő lehet, de a vízínövények körében köztudottan nagyon magas (WILLBY et al. 2000). Hagyományosan azt szokás feltételezni, hogy a tulajdonságok fajok közötti varianciája sokkal nagyobb, mint a fajon belüli (SHIPLEY et al. 2016). Az utóbbit ezért gyakran figyelmen kívül is hagyják, és minden fajt egyetlen (átlagos) tulajdonságértékkel jellemeznek a közösségi szintű elemzések során, ami gyakran egy adatbázisból származó adat (PAVOINE és BONSAILL 2011). A fentebbi alapfeltevés azonban nem mindig teljesül. Ha figyelmen kívül hagyjuk a tulajdonságok fajon belüli varianciáját, és egy globális átlagértéket alkalmazunk, az torzíthatja a funkcionális diverzitás becsült értékét, és téves következtetésekhez vezethet. Az újabb gyakorlat szerint már a jellegeknek a fajok közötti, és fajon belüli varianciáját is figyelembe veszik (CARMONA et al. 2016, 2019). Ugyanakkor még a legtöbb vízínövényekkel foglalkozó kutatás is csak a közösség egészének szintjére fókuszál, és nem veszi figyelembe a jellegek fajon belüli varianciáját (VECCIA et al. 2020). Egy korábbi tanulmányunkban megmutattuk, hogy az összes adat egy halmazba vonása (teljes összevonás: *global pooling*) a fajon belüli variancia torzított becslését eredményezheti, egyszerűen azért, mert nem veszi figyelembe a változó környezet hatásait (BOTTA-DUKÁT és LUKÁCS 2021). Ennek a módszernek a gyakorlati tesztelése érdekében vizsgáltuk a biológiai invázió hatását az őshonos vízínövény-közösségek funkcionális szerkezetére és diverzitására, figyelembe véve a jellegek fajon belüli varianciáját is (KOLESZÁR et al. 2024).

- ❖ Kimutattuk, hogy a biológiai invázió jelentős hatással volt a vízínövény-közösségek funkcionális összetételére, és ökoszisztéma funkcióira, ami a közösségi szinten mérhető biomassza mennyiségének változásában volt tapasztalható.
- ❖ A gyakorlatban is igazoltuk, hogy a jellegek fajon belüli varianciájának mellőzése – a jelleg és a közösség típusától függően – a funkcionális diverzitási indexek szignifikáns alul- vagy túlbecslését okozhatják.

3.4. Folyóvízi növényközösségek jelleg alapú szerveződése

A jelleg alapú megközelítések széles körben alkalmazott ökológiai módszerekké váltak a közösségek szerveződésének vizsgálatában, mert sokkal több információt képesek nyújtani a fajok közösségen belüli és azok közötti kölcsönhatásairól (GÖTZENBERGER et al. 2012). Közösségi szinten a fajok együttélését alapvetően két, nem-random (nem véletlenül bekövetkező) folyamat irányítja: a *környezeti szűrés* és a *niche-differenciálódás*. Ezek a közösségszerveződési folyamatok eltérő módon alakítják a funkcionális jellegértékek átlagát, eloszlását és távolságát a közösségeken belül és azok között (CORNWELL és ACKERLY 2009).

Folyók és patakok vízinnövény-közösségeiben vizsgáltuk a környezeti szűrés hatásait a fajok jellegösszetételére alkalinitás, kémhatás, vízsebesség és trofitás gradiensek mentén (LUKÁCS et al. 2019). Feltételeztük, hogy tápanyaghiányos és az erőteljes fizikai hatásokkal jellemezhető körülmények között a növények növekedése korlátozott, ami a domináns jellegek változásához, és a jellegdiverzitás csökkenéséhez vezet az együtt élő fajok között, míg optimális körülmények között fokozódik a fényért és tápanyagokért folyó verseny, ami végül a jellegek diverzitásának növekedését okozza. Célunk volt megvizsgálni hogyan változik a makrofiton közösségek funkcionális jellegeinek összetétele a szén (kémhatással összefüggő), a talajtápanyag és az áramlási sebesség gradiens mentén patakokban és folyókban, valamint ezek hogyan és miben különböznek a HH és RB közösségek között. A kutatás fő eredményei a következők voltak:

- ❖ Eredményeink szerint a folyóvízi növényközösségekben a környezeti szűrés miatt minden vizsgált környezeti gradiens mentén döntő többségben a funkcionális konvergencia érvényesül. A jellegek ritkán tapasztalható divergenciája a folyóvízi környezet kis léptékű heterogenitásának tudható be.
- ❖ Jelentős különbségeket találtunk a hínár és a folyóparti növényközösségek funkcionális diverzitása, és a jellegek CWM értékei között, ami alátámasztja a két közösség eltérő erőforrás-használati stratégiáját és alkalmazkodási mechanizmusát folyókban és patakokban. A legerősebb és legeggyöntetűbb különbségeket a patak méret, pH és mederanyag-tulajdonság gradiensek mentén figyeltük meg.
- ❖ A makrofita közösségek jellegeinek eloszlása jelentősen változott a patak méret gradiens mentén. Az SLA esetében konvergenciáról divergenciára történő eltolódást találtunk.

- ❖ A HH közösség esetén szignifikánsan magasabb funkcionális diverzitást mértünk a LA és SLA jellegek esetében a finomabb, tápanyagban gazdagabb üledékkel rendelkező folyóvizekben. Az RB közösségek esetében ezzel ellentétes mintázatot találtunk: a LA és SLA diverzitása csökkent az ilyen folyókban.
- ❖ Az SLA, LA és LDMC funkcionális diverzitásának a pH-gradiens mentén tapasztalt csökkenése a HH közösségben, valamint az SLA csökkenő diverzitása az RB közösségben azt mutatja, hogy a környezeti szűrésnek ez a típusa szignifikánsan erősödik a magasabb pH felé (azaz ahol CO₂ limitáció lép fel).

Az értekezés témaköréhez kapcsolódó publikációk

Az értekezés alapjául szolgáló közlemények jegyzéke

- Koleszár, G., Szabó, S., Kékedi, L., Löki, V., Botta-Dukát, Z., & **Lukács, B.A.** (2024). Intraspecific trait variability is relevant in assessing differences in functional composition between native and alien aquatic plant communities. *Hydrobiologia*, 851, 5071–5084.
- Lovas-Kiss, Á., Navarro-Ramos, M.J., Vincze, O., Löki, V., Urgyán, R., Pallér-Kapusi, F., van Leeuwen, C.H.A., Green, A.J., & **Lukács, B.A.** (2023). Traits for transport: Alien wetland plants gain an advantage during endozoochorous seed dispersal by waterfowl. *Freshwater Biology*, 68, 1703–1715.
- Lovas-Kiss, Á., Vincze, O., Löki, V., Pallér-Kapusi, F., Halasi-Kovács, B., Kovács, G., Green, A.J., & **Lukács, B.A.** (2020). Experimental evidence of dispersal of invasive cyprinid eggs inside migratory waterfowl. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117, 15397–15399.
- Lukács, B.A.**, E-Vojtkó, A., Erős, T., Molnár V., A., Szabó, S., & Götzenberger, L. (2019). Carbon forms, nutrients and water velocity filter hydrophyte and riverbank species differently: A trait-based study. *Journal of Vegetation Science*, 30, 471–484.
- Lukács, B.A.**, Mesterházy, A., Vidéki, R., & Király, G. (2016). Alien aquatic vascular plants in Hungary (Pannonian ecoregion): Historical aspects, data set and trends. *Plant Biosystems*, 150, 388–395.
- Lukács, B.A.**, Vojtkó, A.E., Mesterházy, A., Molnár, 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 & Evolution*, 7, 950–963.

- Szabó, S., Peeters, E.T.H.M., Várbíró, G., Borics, G., & **Lukács, B.A.** (2019). Phenotypic plasticity as a clue for invasion success of the submerged aquatic plant *Elodea nuttallii*. *Plant Biology*, 21, 54–63.
- E-Vojtkó, A., Mesterházy, A., Süveges, K., Valkó, O., & **Lukács, B.A.** (2017). Changes in sediment seed-bank composition of indádé macrophyte communities in a thermal river. *Freshwater Biology*, 62, 1024–1035.

Az értekezés témaköréhez kapcsolódó további közleményeim

- Almeida, B.A., **Lukács, B.A.**, Lovas-Kiss, Á., Reynolds, C., & Green, A.J. (2022). Functional traits drive dispersal interactions between European waterfowl and seeds. *Frontiers in Plant Science*, 12, 795288.
- Botta-Dukát, Z. & **Lukács, B.A.** (2021). Optimal pooling of data for the reliable estimation of trait probability distributions (TPDs). *Global Ecology & Biogeography*, 30, 1344–1352.
- Botta-Dukát, Z., Bartha, D., **Lukács B.A.**, & Pinke, Gy. (2023). Adaptation of life-form categorization of Ellenberg and Müller-Dombois to the Hungarian flora. *Acta Botanica Hungarica*, 65, 1–34.
- Koleszár, G., **Lukács, B.A.#**, Nagy, P.T., & Szabó, S. (2022). Shade tolerance as a key trait in invasion success of submerged macrophytes. *Ecology & Evolution*, 12, e9306. # megosztott elsőszerező.
- Koleszár, G., **Lukács, B. A.**, Coetzee, J., Korponai, J., & Szabó, S. (2024). Warming induced shade tolerance to become a key trait in invasion success of free-floating plant *Pistia stratiotes* over the native *Hydrocharis morsus-ranae*. *Aquatic Botany*, 194, 103786.
- Lovas-Kiss, A., Antal, L., Mozsár, A., Nyeste, K., Somogyi, D., Kiss, B., Tóth, R. Tóth, F., Fazekas, D.L., Vítál, Z., Halasi-Kovács, B., Tóth, P., Szabó, N., Löki, V., Vincze, O., & **Lukács B.A.** (2024). Bird-mediated endozoochory as a potential dispersal mechanism of bony fishes. *Ecography*, 6, e07124.
- Lukácsné Urgyán, R., **Lukács, B.A.**, Fekete, R., Molnár V., A., Nagy, A., Vincze, O., Andy, J.G., & Lovas-Kiss, Á. (2023). Plants dispersed by a non-frugivorous migrant change throughout the annual cycle. *Global Ecology & Biogeography*, 32, 70–82.
- Molnár V., A., Tóth, J.P., Sramkó, G., Horváth, O., Popiela, A., Mesterházy, A., & **Lukács B.A.** (2015). Flood induced phenotypic plasticity in amphibious genus *Elatine* (Elatinaceae). *PeerJ*, 3, e1473.
- Szabó, S., Peeters, E.T.H.M., Borics, G., Veres, Sz., 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.

Az értekezésben szereplő tanulmányok készítése során mért növényi tulajdonságok adatait közlő publikációk

- E-Vojtkó, A., Takács, A., Nagy, T., Molnár V., A., Lovas-Kiss, Á., Löki, V., Süveges, K., Vojtkó, A., Tóth, E., Balogh, N., Sonkoly, J., Kis, Sz., Kelemen,

- A., Valkó, O., Deák, B., Tóth, K., Kiss, R., Lukács, K., Tóthmérész, B., Török, P., & **Lukács, B.A.** (2020): Leaf trait records of vascular plant species in the Pannonian flora with special focus on endemics and rarities. *Folia Geobotanica*, 55, 73-79.
- McIntosh-Buday, A., Sonkoly, J., Takács, A., Balogh, N., Kovacsics-Vári, G., Teleki, B., Süveges, K., Tóth, K., Hábcenzyus, A.A., **Lukács, B.A.**, Lovas-Kiss, Á., Löki, V., Tomasovszky, A., Tóthmérész, B., Török, P., & Tóth, E. (2022). New data of plant leaf traits from Central Europe. *Data in Brief*, 42, 108286.
- Sonkoly, J., Tóth, E., Balogh, N., Balogh, L., Bartha, D., Bata, K., Bátori, Z., Békefi, N., Botta-Dukát, Z., Bölöni, J., Csecserits, A., Csiky, J., Csontos, P., Dancza, I., Deák, B., Dobolyi, K.Z., E-Vojtkó, A., Gyulai, F., Hábcenzyus, A.A., Henn, T., Horváth, F., Höhn, M., Jakab, G., Kelemen, A., Király, G., Kis, Sz., Kovacsics-Vári, G., Kun, A., Lehoczky, É., Lengyel, A., Lhotsky, B., Löki, V., **Lukács, B.A.**, Matus, G., McIntosh-Buday, A., Mesterházy, A., Miglécz, T., Molnár V., A., Molnár, Zs., Morschhauser, T., Papp, L., Pósa, P., Rédei, T., Schmidt, D., Szmorad, F., Takács, A., Tamás, J., Tiborcz, V., Tölgyesi, C., Tóth, K., Tóthmérész, B., Valkó, O., Virók, V., Wirth, T., & Török, P. (2023). PADAPT 1.0 – The Pannonian database of plant traits. *Scientific Data*, 10, 742.

A teljes életmű összesített impakt faktora: 222

A tézisfüzetben hivatkozott további közlemények

- Alahuhta, J., Lindholm, M., Bove, C.P., Chappuis, E., Clayton, J., de Winton, M., Feldmann, T., Ecke, F., Gacia, E., Grillas, P., Hoyer, M.V., Johnson, L.B., Kolada, A., Kosten, S., Lauridsen, T., Lukács, B.A., Mjelde, M., Mormul, R.P., Rhazi, L., Rhazi, M., Sass, L., Søndergaard, M., Xu, J. & Heino, J. (2018). Global patterns in the metacommunity structuring of lake macrophytes: regional variations and driving factors. *Oecologia*, 188, 1167–1182.
- Bishop, M.A., & Green, S.P. (2001). Predation on Pacific herring (*Clupea pallasii*) spawn by birds in Prince William Sound, Alaska. *Fisheries Oceanography*, 10, 149–158.
- Boros, Á. (1937). Magyarországi hévizek felsőbbrendű növényzete. *Botanikai Közlemények*, 34, 80–118.
- 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.

- Brundu, G., Azzella, M.M., Blasi, C., Camarda, I., Iberite, M., & Celesti-Grapow, L. (2013). The silent invasion of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms in Italy. *Plant Biosystems*, 147, 1120–1127.
- Carmona, C.P., de Bello, F., Mason, N.W.H., & Lepš, J. (2016). Traits without borders: Integrating functional diversity across scales. *Trends in Ecology and Evolution*, 31, 382–394.
- Carmona, C.P., de Bello, F., Mason, N.W.H., & Lepš, J. (2019). Trait probability density (TPD): Measuring functional diversity across scales based on TPD with R. *Ecology*, 100,
- Carpenter SR, Kitchell JF, Hodgson JR (1985) Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience*, 35, 634–639
- Cook, C.D.K., & Urmi-König, K. (1985). A revision of the genus *Elodea* (*Hydrocharitaceae*). *Aquatic Botany*, 21, 111–156.
- Cornwell, W.K., & Ackerly, D.D. (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79, 109–126.
- Daehler, C.C. (2003). Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 183–211.
- E-Vojtkó, A., 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.
- Fenesi, A., & Botta-Dukát, Z. (2010). Do short-lived and long-lived alien plant species differ regarding the traits associated with their success in the introduced range? *Biological Invasions*, 12, 611–623.
- Fenner, M., & Thompson, K. (2005). *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gallardo, B., Clavero, M., Sánchez, M. I., & Vilà, M. (2016). Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. *Global Change Biology*, 22, 151–163.
- Gioria, M., & Pyšek, P. (2016). The legacy of plant invasions: Changes in the soil seed bank of invaded plant communities. *BioScience*, 66.
- Gombocz, E. (1945). *Diaria itinerum Pauli Kitaibelii I-II*. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest.
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bräthen, K.A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Zobel, M., & Lepš, J. (2012). Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, 87, 111–127.
- Green, A.J., Lovas-Kiss, Á., Reynolds, C., Sebastián-González, E., Silva, G.G., van Leeuwen, C.H.A., & Wilkinson, D.M. (2023). Dispersal of aquatic and terrestrial organisms by waterbirds: A review of current knowledge and future priorities. *Freshwater Biology*, 68, 173–190.
- Green, A.J., Soons, M., Brochet, A.L., & Kleyheeg, E. (2016). Dispersal of plants by waterbirds. In Ç.H. Sekercioglu, D. Wenny, C.J. Whelan, & C. Floyd (Eds.), *Why Birds Matter: Avian Ecological Function and Ecosystem Services* (pp. 147–195). University of Chicago Press.

- Greulich, S., & Trémoières, M. (2006). Present distribution of the genus *Elodea* in the Alsatian Upper Rhine floodplain (France) with a special focus on the expansion of *Elodea nuttallii* St. John during recent decades. *Hydrobiologia*, 570, 249–255.
- Hirsch, P.E., N'Guyen, A., Muller, R., Adrian-Kalchhauser, I., & Burkhardt-Holm, P. (2018). Colonizing islands of water on dry land—On the passive dispersal of fish eggs by birds. *Fish and Fisheries*, 19, 502–510.
- Hussner, A. (2012). Alien aquatic plant species in European countries. *Weed Research*, 52, 297–306.
- Király, G. (Ed.). (2009). *Új Magyar Füvészkönyv. Magyarország edényes növényei: Határozókulcsok*. Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság, Jósvafő.
- Király, G., Steták, D., & Bányász, Á. (2007). Spread of invasive macrophytes in Hungary. *Neobiota*, 7, 123–130.
- Kliber, A., & Eckert, C.G. (2005). Interaction between founder effect and selection during biological invasion in an aquatic plant. *Evolution*, 59, 1900–1913.
- Koleszár, G., Lukács, B. A., Coetzee, J., Korponai, J., & Szabó, S. (2024). Warming induced shade tolerance to become a key trait in invasion success of free-floating plant *Pistia stratiotes* over the native *Hydrocharis morsus-ranae*. *Aquatic Botany*, 194, 103786.
- 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.
- 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.
- Lovas-Kiss, Á., Vincze, O., Kleyheeg, E., Sramkó, G., Laczkó, L., Fekete, R., & Green, A.J. (2020). Seed mass, hardness, and phylogeny explain the potential for endozoochory by granivorous waterbirds. *Ecology and Evolution*, 10, 1413–1424.
- Lovas-Kiss, Á., Navarro-Ramos, M. J., Vincze, O., Löki, V., Urgyán, R., Pallér-Kapusi, F., van Leeuwen, C. H. A., Green, A. J., & Lukács, B.A. (2023). Traits for transport: Alien wetland plants gain an advantage during endozoochorous seed dispersal by waterfowl. *Freshwater Biology*, 68, 1703–1715.
- Lukács, B. A., Mesterházy, A., Vidéki, R., & Király, G. (2016). Alien aquatic vascular plants in Hungary (Pannonian ecoregion): Historical aspects, data set and trends. *Plant Biosystems*, 150, 388–395.
- Lukács, B.A., Vojtkó, A.E., Mesterházy, A., Molnár, V.A., Süveges, K., Végvári, Z., et al. (2017). Growth-form and spatiality driving the functional difference of native and alien aquatic plants in Europe. *Ecology and Evolution*, 7, 950–963.
- Lukács, B.A., Vojtkó, A.E., Erős, T., Molnár V., A., Szabó, S. & Götzenberger, L. (2019). Carbon forms, nutrients and water velocity filter hydrophyte and

- river-bank species differently: A trait-based study. *Journal of Vegetation Science*, 30, 471–484.
- Lukács, B. A., Molnár V., A., Mészáros, A., Lovas-Kiss, Á., Vincze, O., Süveges, K., Fekete, R., & Mesterházy, A. (2020). The decline and recovery of populations of *Potamogeton coloratus* in Hungary. *Preslia*, 92(1), 73–86.
- Martín-Vélez, V., Lovas-Kiss, Á., Sánchez, M.I., & Green, A.J. (2021b). Endozoochory of the same community of plants lacking fleshy fruits by storks and gulls. *Journal of Vegetation Science*, 32, e12967.
- Molnár V., A., Tóth, J.P., Sramkó, G., Horváth, O., Popiela, A., Mesterházy, A. & Lukács, B.A. (2015). Flood-induced phenotypic plasticity in amphibious genus *Elatine* (*Elatinaceae*). *PeerJ*, 3, e1473.
- Mooney, H.A. & Cleland, E.E. (2001). The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98, 5446–5451.
- Pace, M.L., Cole, J.J., Carpenter, S.R., Kitchell, J.F. (1999). Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 483–488.
- Pavoine, S. & Bonsall, M.B. (2011). Measuring biodiversity to explain community assembly: A unified approach. *Biological Reviews*, 86, 792–812.
- Pierce, S., Brusa, G., Sartori, M. & Cerabolini, B.E.L. (2012). Combined use of leaf size and economics traits allows direct comparison of hydrophyte and terrestrial herbaceous adaptive strategies. *Annals of Botany*, 109, 1047–1053.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J. & Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 182, 565–588.
- Pyšek, P. (1995). On the terminology used in plant invasion studies. In *Plant Invasions. General Aspects and Special Problems*, P. Pyšek, K. Prach, M. Rejmánek & M. Wade (eds.), pp. 71–81. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Pyšek, P. & Richardson, D.M. (2006). The biogeography of naturalization in alien plants. *Journal of Biogeography*, 33, 2040–2050.
- Pyšek, P., Danihelka, J., Sádlo, J., Chrtěk Jr., J., Chytrý, M., Jarošík, V., Zdeněk, K., Krahulec, F., Moravcová, L., Pergl, J., Štajerová, K. & Tichý, L. (2012). Catalogue of alien plants of the Czech Republic (2nd edition): checklist update, taxonomic diversity and invasion patterns. *Preslia*, 84, 155–255.
- Ricciardi A, Atkinson SK (2004) Distinctiveness magnifies the impact of biological invaders in aquatic ecosystems. *Ecology Letters*, 7, 781–784.
- Ricciardi A, Hoopes MF, Marchetti MP, Lockwood JL (2013) Progress toward understanding the ecological impacts of nonnative species. *Ecological Monographs*, 83, 263–282.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D. & West, C.J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6, 93–107.

- Riehl, R. (1991). Können einheimische Fische anhand ihrer Eier durch Wasservögel verbreitet werden? *Zeitschrift für Fischkd.*, 1, 79–83.
- Riis, T., Lambertini, C., Olesen, B., Clayton, J.S., Brix, H. & Sorrell, B.K. (2010). Invasion strategies in clonal aquatic plants: are phenotypic differences caused by phenotypic plasticity or local adaptation? *Annals of Botany*, 106, 813–822.
- Scheffer, M. (1989). Alternative stable states in eutrophic, shallow freshwater systems: A minimal model. *Hydrobiological Bulletin* 23, 73–83.
- Shipley, B., de Bello, F., Cornelissen, J.H.C., Laliberté, E., Laughlin, D.C. & Reich, P.B. (2016). Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia*, 180, 923–931.
- Silva, G.G., et al. (2019). Killifish eggs can disperse via gut passage through waterfowl. *Ecology*, 100, e02774.
- Simpson, D.A. (1984). A short history of the introduction and spread of *Elodea Michx* in the British Isles. *Watsonia*, 15, 1–9.
- Smith, M.D. & Knapp, A.K. (2001). Physiological and morphological traits of exotic, invasive exotic, and native plant species in tallgrass prairie. *International Journal of Plant Sciences*, 162, 785–792.
- Strong, D.R. (1992) Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. *Ecology*, 73, 747–754.
- Szabó, I. (2002). Melegvízi növényfajok Hévíz és Keszthely vizeiben. *Botanikai Közlemények*, 89, 105–115.
- 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.
- 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.
- Thiébaud, G. (2007). Invasion success of non-indigenous aquatic and semi-aquatic plants in their native and introduced ranges: A comparison between their invasiveness in North America and in France. *Biological Invasions*, 9, 1–12.
- van Kleunen, M., Weber, E. & Fischer, M. (2010). A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters*, 13, 235–245.
- van Leeuwen, C.H.A. (2018). Internal and external dispersal of plants by animals: An aquatic perspective on alien interference. *Frontiers in Plant Science*, 9, 153.
- Veccia, A. D., Villa, P. & Bolpagni, R. (2020). Functional traits in macrophyte studies: Current trends and future research agenda. *Aquatic Botany*, 167, 103290.
- Violle, C., Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L., Albert, C.H., Hulshof, C., Jung, V. & Messier, J. (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 27, 244–252.

- Willby, N. J., Abernethy, V. J. & Demars, O.L. (2000). Attribute-based classification of European hydrophytes and its relationship to habitat utilization. *Freshwater Biology*, 43, 43–74.
- Williams, D.D. (2005). The biology of temporary waters. Oxford University Press.
- Zedler, J. B. & Kercher, S. (2004). Causes and consequences of invasive plants in wetlands: Opportunities, opportunists, and outcomes. *Critical Review in Plant Sciences*, 23, 431–452.