

lukacsb_320_25

MTA doktora Pályázat
Doktori értekezés

Invázióbiológiai és jelleg alapú növényökológiai kutatások felszíni vizekben

Dr. Lukács Balázs András

HUN-REN Ökológiai Kutatóközpont
Vízi Ökológiai Intézet

2025

lukacsb_320_25

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés.....	4
2. Az értekezés szerkezete és kutatási kérdések.....	6
3. Idegenhonos fajok endozoochór terjedésének vizsgálata.....	7
3.1. Halak endozoochór terjedésének bizonyítása.....	8
3.2. Inváziós növények endozoochór terjedésének vizsgálata	12
4. Vízínövény-invázió hazai trendje és következményei	25
4.1. Idegenhonos hínarak inváziójának dinamikája	26
4.2. Idegenhonos hínarak inváziójának hatása az élőhely magbank összetételére.....	32
5. Növényi jellegek vizsgálatán alapú kutatások.....	44
5.1. Honos és idegenhonos vízínövények funkcionális jellegeinek különbségei.....	45
5.2. A fenotipikus plaszticitás szerepe az invázióban: az <i>Elodea</i> fajok esete	59
5.3. A jellegek fajon belüli variabilitásának szerepe a honos és idegenhonos hínárnövények közösségszerveződésében.....	70
5.4. Folyóvízi növényközösségek jelleg alapú szerveződése	80
6. Összegzés	95
7. Köszönetnyilvánítás	98
8. Publikációk.....	99
9. Irodalomjegyzék.....	101
10. Függelékek	118
3.2. Fejezet függelékei.....	118
4.2. Fejezet függelékei.....	123
5.2. Fejezet függelékei.....	126
5.4. Fejezet függelékei.....	128

1. BEVEZETÉS

„[...] A magyar nép a puszták neveltje, innen hozta magával az egyszerű árvalányhaj szeretetét, de a víz meg a hullámrózsa szellemi világában nem keltett nagy érdeklődést, nem vésett maradandó nyomot. [...]”

(BORBÁS 1900: 136, A hővízi tündérrózsa Hévvízen és a megfajtása)

A 20. és 21. század az élővilág sokféleségének drámai csökkenését hozta magával, amely mögött az élőhelypusztulás, az éghajlatváltozás, a környezetszennyezés, az intenzív földhasználat és az idegenhonos inváziós fajok térnyerése folyamatok állnak. Az ember tevékenységének hatására egyes fajok természetes kipusztulási rátája több százszorosára nőtt, egyaránt veszélyeztetve ezzel az ökoszisztémák működését és az élőhelyekhez kapcsolódó ökoszisztéma szolgáltatásokat is. A biodiverzitás csökkenésének mértéke a kontinentális édesvizekben különösen aggasztó, a folyók, a tavak és a vizes élőhelyek fajainak kihalási rátája ugyanis jóval magasabb, mint ami a szárazföldi és tengeri ökoszisztémákban tapasztalható (SALA et al. 2000). Ennek egyik oka, hogy a kontinentális édesvizek területi részesedése globálisan igen csekély, másrészt pedig az ember történelmi léptékben is jelentős nyomást gyakorolt rájuk, ami miatt relatíve nagyobb terhelésnek voltak és vannak kitéve. A felszíni vizek és vizes élőhelyek sok esetben kis területű élőhelyszigetekként vannak jelen a tájban. Ez a helyzetük természetes körülmények között is fennáll, de az ember által átalakított kultúrtájban még fokozottabban érvényes. Az élőhelyek kis kiterjedéséből és elszigeteltségéből adódóan a vízi élőlényekre jelentős hatással lehet az emberi zavarás, a víztestek túlhasználata miatt erősödő eutrofizáció, a biológiai invázió, valamint az izolációból adódó genetikai elszigeteltség is. Ezeken az élőhelyszigeteken előforduló populációk fennmaradását a fajok jó terjedőképessége mellett olyan egyéb tulajdonságok is segíthetik, amelyek növelik a közösségek zavarással szembeni ellenálló képességét. A kontinentális felszíni vizek állapota az emberiség fennmaradásának egyik alapja, ezért a biodiverzitásuk és ökológiai állapotuk vizsgálata kiemelt fontosságú.

A vízinövények kulcsszerepet töltenek be az édesvízi ökoszisztémákban: szabályozzák a tápanyagkörforgást, segítik a kedvező vízminőség fenntartását, és élőhelyet biztosítanak számos élőlény számára. Az ökológiai jelentőségük is nagy, az eutróf sekély tavak alternatív stabil állapotai – tiszta vagy zavaros – például nagymértékben függ a hínárközösségek mennyiségi és diverzitási jellemzőitől (SCHEFFER 1989). A sokféle szerep sokféle alkalmazkodást is megkövetel, emiatt változatos testfelépítés is jellemzi őket, mint ami a klasszikus és általánosan használt növényökológiai irodalomban szerepel (lásd pl. Raunkjær hydrofita és helofita életformái). Minden olyan kutatás, ami a vízinövények alkalmazkodásához, ökológiai igényeihez, közösségszerveződéséhez, 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, eltérő alkalmazkodási mechanizmusokra is készíti az itt élő növényeket. Hasonlóan a fás szárúakhoz, a vízinövényeknek a testfelépítésük, és a fő limitáló tényezőik is kissé eltérnek, emiatt a környezeti tényezők hatásának ismert összefüggései is kisebb-nagyobb mértékben, de eltér attól, amit a teresztris lágyszárú fajoknál megszoktunk. Posztdoktori időszakom alatt számos vízinövényekkel kapcsolatos kutatásban vettem részt, illetve vezettem, ezáltal több környezeti tényező vízinövényekre gyakorolt hatását volt szerencsém tapasztalni (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 az értekezésemben a biológiai invázió felszíni vizeket érintő kérdéseivel foglalkozom, amiben egy fejezet kivételével a vízinövények kapnak kiemelt szerepet.

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). Őshonosnak általában azokat a fajokat tekintjük, amelyek az adott régióban az utolsó jégkorszak óta velünk élnek, az idegenhonos fajok pedig 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).

A vízi és vizes élőhelyek ideális modell-ökoszisztémák az inváziós fajok közvetlen és közvetett ökológiai hatásainak vizsgálatára, mivel a vízben élő fajok között jellemzőek 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, GALLARDO et al. 2016). Részben ennek is köszönhető, hogy a vizes élőhelyeket érő inváziók ökológiai hatásainak előrejelzésére miért nincs még egységes elméleti keretrendszer. 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 ismerethiánnyal lehet szembesülni (GREEN et al. 2016, NILSSON et al. 2010, EGAWA 2017, VAN LEEUWEN 2018). Ezeknek az ismereteknek a pótlása nemcsak az invázióbiológia elméleti fejlődését szolgálja, hanem gyakorlati irányelveket is nyújthat a természetvédelem és a vízgazdálkodás számára.

A biológiai invázió folyamatát több szakaszra lehet bontani: transzport, megtelepedés, meghonosodás és terjedés (BLACKBURN et al. 2011). Hozzávetőlegesen ezekhez a fázisokhoz lehet rendelni a biológiai invázióval kapcsolatos kutatásokat és azok eredményeit is. 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). A témában született teresztris növényökológiai modellek és kutatási keretrendszerek viszont sokáig nem honosodtak meg a hidrobotanikai kutatásokban, vélhetően emiatt nem is lehet ezeket az eredményeket egymás mellé tenni. A vízinövények inváziós dinamikájára és alkalmazkodási stratégiáira vonatkozóan, de a fajok terjedési mechanizmusai terén is ismerethiányok vannak (GREEN et al. 2016, NILSSON et al. 2010, EGAWA 2017, VAN LEEUWEN 2018). Ezek pótlása nemcsak az invázióbiológia elméleti fejlődését szolgálja, hanem gyakorlati irányelveket is nyújthat a természetvédelem és a vízgazdálkodás számára.

2. AZ ÉRTEKEZÉS SZERKEZETE ÉS KUTATÁSI KÉRDÉSEK

Értekezésem a biológiai invázió témájában írt nyolc referált nemzetközi publikáció eredményein alapul. Ezek a közlemények a fajok terjedőképességére, a magbank jellemzőkre, a vízinövények kompetíciós viszonyaira és közösségszerveződésére, illetve az azokat meghatározó alkalmazkodási folyamatok egyes kérdéseire keresnek válaszokat. A kérdések és a módszertani megközelítések eltértek, emiatt az egyes fejezetekben egyenként, külön alfejezetekben mutatom be a kutatások háttérét, módszertanát és az eredményeket. Az értekezés három tematikus fejezetre tagolódik, amelyek az idegenhonos fajok terjedését, a vízinövények inváziós hatásait, valamint a növényi jellegek közösségszerveződésben betöltött szerepét tárgyalják. Az egyes fejezetek célja, hogy különböző szempontok szerint vizsgálják az invázióbiológia kérdéseit.

A 3. 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 két vizsgálat eredményei hangsúlyozzák, hogy az ilyen típusú terjedés meghatározó az inváziós fajok sikerében.

A 4. 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.

Az 5. fejezet a vízinövényeken végzett jelleg alapú kutatási eredmények egy részét mutatja be, különös tekintettel a biológiai invázió és a közösségszerveződés mechanizmusaira. Ezek a kutatások rávilágítanak a funkcionális diverzitás és a fenotipikus plaszticitás jelentőségére az inváziós fajok sikerességében és az ökoszisztémák stabilitásában.

A dolgozatban bemutatott kutatási eredmények egy kutatócsoport munkájának a produktumai, emiatt az eredmények ismertetésekor többes szám első személyben írok.

3. IDEGENHONOS FAJOK ENDOZOOCHÓR TERJEDÉSÉNEK VIZSGÁLATA

Az idegenhonos fajok döntő többsége az ember hathatós segítségével, direkt transzport útján jelenik meg az új élőhelyén, ahol még számos földrajzi, környezeti, szaporodási és terjedési akadályt le kell küzdenie ahhoz, hogy valódi inváziós fajjá váljon (BLACKBURN et al. 2011, RICHARDSON et al. 2000). A jelenkor egyik fontos tudományos kihívása, hogy megértsük, milyen tényezők befolyásolják a természetes vektorokkal történő további terjedésüket. Az invázióbiológiai kutatások egy jelentős része törekedett arra, hogy meghatározza azokat a tulajdonságokat vagy tulajdonság-kombinációkat (trait syndromes), amelyek az idegenhonos fajokat az őshonos fajokkal szemben sikeressé teszik (CRAWLEY et al. 1996, PYŠEK és RICHARDSON 2008). Az összehasonlító tanulmányok olyan mérhető jellegekkel próbálták eddig a fajok terjedési képességét kifejezni, mint a pl. magok tömege és mérete (VAN KLEUNEN et al. 2015). Nehéz azonban ok-okozati összefüggést találni ezen magjellegek és a fajok terjedőképessége között, és nehéz azt is megítélni, hogy ezek a tulajdonságok milyen módon befolyásolják az esetleges terjedési események sikerét (NATHAN et al. 2008).

Az élőlények terjedési mechanizmusának a megértése és az azt befolyásoló tényezők feltárása önmagában is az ökológiai kutatások frontvonalába tartozik. Az erre vonatkozó egyik kutatási keretrendszer központi kérdése, hogy milyen módon képesek a fajok a terjedés közben leküzdeni a nagyobb földrajzi távolságokat és akadályokat (NATHAN 2006). A terjedési eseményeknek kulcsfontosságú szerepe van a génáramlásban, a fajképződésben, a fajok elterjedési területének fenntartásában, illetve a biológiai invázió során is. Ezenfelül ez az egyik mozgatórugója annak a folyamatnak is, amit a metapopulációk dinamikájának nevezünk (HUI és RICHARDSON 2017). A nagy távolságra történő terjedési események általában ritkák, többnyire véletlenszerűen következnek be (NATHAN 2006), ennek ellenére fontos szerepük van a fajok elterjedési területének növelésében (HASTINGS et al. 2005). Különösen érdekes, ahogy a vízhez kötődő fajok akár nagyobb vízgyűjtőket áthidalva is képesek egyik folyóról a másikra terjedni, miközben a számukra élethetetlen szárazföldi ökoszisztémákat leküzdik (DOCHERTY et al. 2017). A halaknál például régóta ismert, hogy egymástól izoláltan elhelyezkedő kis- vagy akár nagyobb tavakat is kolonizálnak. 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 (epizoochória) azonban empirikusan még nem bizonyított (RIEHL 1991).

Az endozoochória (a gerincesek bélcsatornáján keresztül történő terjedés) viszont egy igazoltan hatékony módja a fajok terjedésének, hiszen a gerincesek táplálkozásuk révén nagyobb természeti akadályokat is képesek leküzdeni. Az inváziós fajok egyik alapvető jellemzője, hogy nagy földrajzi akadályokat áthidalva új élőhelyeket tudnak kolonizálni. Az endozoochória ezért hasznos terjedési útvonal lehet számukra, amivel új, távoli élőhelyekre is eljuthatnak. A vízimadarak általi endozoochór terjedés más mechanizmusokkal szemben nagyobb rugalmasságot és irányítottságot biztosít, ami kritikus szempont lehet az új élőhelyek elérésében. Ezt igazolták már vízi gerinctelenek (GREEN és SÁNCHEZ 2006), lágy növényi szövetek és magvak esetében is (SILVA et al. 2018, LOVAS-KISS et al. 2018a).

A következő fejezetekben két nagyon hasonló kutatásunk eredményeit mutatom be. Mindkettő esetben inváziós fajok (halak és növények) endozoochór terjedési képességét vizsgáltuk, rámutatva ennek a mechanizmusnak az általános jelentőségére az izolált élőhelyek kolonizációjában és az inváziós fajok terjedési sikerében.

3.1. Halak endozoochór terjedésének bizonyítása¹

3.1.1 Bevezetés

A halak endozoochór terjedését korábban egyetlen tanulmány tudta bizonyítani, ami szerint egyes fogaspontyfajok (*Austrolebias* sp., annaul killifish) nyugalmi állapotban lévő ikrái képesek élve átjutni a koszkoróbahattyú (*Coscoroba coscoroba*) bélrendszerén (SILVA et al. 2019). Ez a tanulmány szolgáltatta az első bizonyítékot gerinces állatok endozoochór terjedésére. A tanulmányban használt fogaspontyfaj egy olyan speciális tulajdonsággal van felvértezve, ami lehetővé teszi, hogy a számára kedvezőtlen környezeti körülményeket túlélje. A vizsgált faj jellemzően efemer élőhelyeken él, és az időszakos kiszáradások idején a zigótái képesek akár éveken át nyugalmi állapotban (diapauza) fennmaradni. A zigóta speciális chorion membránja elszigeteli az embriót, és lehetővé teszi számára, hogy életben maradjon anoxikus, erősen sós élőhelyeken vagy túlélje a kiszáradást (MACHADO és PODRABSKY 2007). Az *Austrolebias*-fajok nyugalmi állapotban levő embrióinak vízáteresztő képessége nagyságrendekkel alacsonyabb lehet, mint más csontos halaké, mindemellett az ikrák burkolósejt-rétegének hatékony ioncseregátló funkciója is van (MACHADO és PODRABSKY 2007). Ez a sejtréteg egyedülálló a csontos halak között (MACHADO és PODRABSKY 2007), ezért nem is annyira meglepő, hogy ezek a nagy ellenálló képességű ikrák képesek voltak túlélni a vízimadarak emésztőrendszerének savas, anoxikus környezetét. Az édesvízi halak többségének azonban lágy ikrái vannak, ezért továbbra is nyitott a kérdés, hogy a halak képesek-e endozoochór módon terjedni.

Az alábbi a tanulmányban kísérletes körülmények között vizsgáltuk két lágy ikrával rendelkező halfaj endozoochór terjedési képességét. Mindkettő széles körben elterjedt, a pontyfélék rendjébe tartozó inváziós halfaj, közismerten hatékonyan képesek terjedni és a legtöbb csontos halhoz hasonlóan a zigótáik nem rendelkeznek ellenálló chorion membránnal. A kísérlet célja annak megállapítása volt, hogy az aktív fejlődésben lévő embriók képesek-e túlélni a vízimadarak bélrendszerén történő átjutást.

3.1.2 Anyag és módszer

A vizsgálat során két etetési kísérletet végeztünk. Mindkét esetben az endozoochór terjedést végző modellállat a tőkés réce (*Anas platyrhynchos*) volt. A tőkés réce egy kozmopolita elterjedésű récefaj, melynek jól ismert a szerepe a szárazföldi és vízinváziók terjesztésében is (LOVAS-KISS et al. 2018a). A kísérletek előtt egy nappal a récéket dróthálóból készült egyedi ketrecekbe (60 × 40 × 50 cm) helyeztük. Minden ketrec alá műanyag tálcákat helyeztünk az ürülék összegyűjtése érdekében. A vizet és a táplálékot (búza, kukorica és napraforgómag keveréke) korlátozás nélkül biztosítottuk a récék számára. Minden madár 1 éves volt és azonos körülmények között nevelkedtek. A récéket az első kísérletben közönséges ponty (*Cyprinus carpio*) ikrájával, míg a másodikban ezüstkárász (*Cyprinus gibelio*) ikrájával etettük. Az élő és megtermékenyített ikrákat a Szarvasi Halászati és Öntözési Kutatóintézettől (Szarvas, Magyarország) szereztük be. Az ikrákat és a haltejet összekeverve a közönséges ponty esetében 100%-os, az ezüstkárász esetében 30%-os megtermékenyítési arányt tudtunk elérni. A mesterséges megtermékenyítést követően az ikrákat 24 órán keresztül 22 °C-on,

¹ 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.

Zuger-üvegben inkubáltuk. Az embriók az etetés idején morula stádiumban voltak. Mindkét halfaj esetében megmértünk 3×100 ikrát tartalmazó tétel súlyát (átlag $\pm$ SD a közönséges ponty esetében $= 0,63 \pm 0,05$ g; ezüstkárász $= 0,55 \pm 0,05$ g). Minden kísérletben nyolc récét (négy hím, négy nőstény), egyenként 3 g (~500 db) ikrával etettünk meg.

Az etetést követő 1., 2., 4., 6., 8., 12. és 24. órában összegyűjtöttük az ürülékeket a műanyag tálcákról, és azonnal szűrt folyóvízbe (ami a Keleti-főcsatornából származott) helyeztük. Az ürülmintákat szitáltuk ($100 \mu\text{m}$), és az ép (embriókat tartalmazó) ikrákat kiválogattuk belőle. A gombafertőzés elkerülése végett ezeket az ikrákat 15 percre FIAP Proficare © K30 1,5%-os oldatba helyeztük, majd szűrt folyóvízzel töltött és levegőztetett akváriumba helyeztük. Az ikrákat finom szövetű hálóval lezárt műanyag csövekbe tettük, ami biztosította a víz keringését, de el is különítette az egyes időpontokban kiválogatott ikrákat (az egy adott órában egy adott tőkés récétől begyűjtött ikrákat ugyanabba a csőbe helyeztük). Kontrollként minden halfaj esetében ugyanabból a kísérleti ikra tételből 50 megtermékenyített ikrát választottunk ki, és ugyanolyan kezelésnek vetettük alá, mint a tőkés récék tápcsatornáján áthaladt ikrákat. Az akváriumokat szobahőmérsékleten (kb. 26°C) tartottuk.

3.1.3 Eredmények

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 ürülékekben (1. ábra). Minden ikra az etetést követő első órában ürült ki, kivéve 1 pontyikrát, amely az etetést követő 4. és 6. óra között került elő. Minden átjutott pontyikrában és négy ezüstkárászikrában életképes embrió volt, amit az embriók mozgása jelzett. A maradék hat ezüstkárászikra megtermékenyítettnek tűnt, de az embrió a bélcsatornán történő átjutás során elpusztult. A nyolcból hat tőkés récén legalább egy ikra haladt át (1. ábra). A gácsérok (hím madarak) több ikra ment keresztül, mint a tojókon (gácsér 15 ikra, tojó 3 ikra). Az inkubáció alatt 7 ponty- és 2 ezüstkárász-embrió pusztult el gombás fertőzés miatt. A 4. és 6. óra között átjutott pontyikra az etetést követő 68. órában kelt ki. 2 ezüstkárászikra (az etetést követő 1 órán belül átjutott) 49 órával az etetés után kelt ki. A kontrollként használt pontyikrák mindegyike gombafertőzés miatt elpusztult. A kontroll ezüstkárászikrák közül 14 kelt ki, a többi gombafertőzés miatt elpusztult.

3.1.4 Diszkusszió

Az általunk végzett kísérlet szolgáltatta az eddigi első közvetlen bizonyítékot arra, hogy az aktív embriófejlődésben lévő, lágy héjazatú halembriók is képesek túlélni egy gerinces állat emésztőrendszerén történő áthaladást, ezáltal lehetővé téve az endozoochór terjedésüket. Az ikrák túlélése nem volt véletlenszerű esemény, ugyanis 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 csak 0,2%-a élte túl a tőkés récék bélrendszerén történő átjutást, ennek ellenére a halak endozoochór 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). A táplálékbázis-vizsgálatok már korábban is mutattak ki halikrát

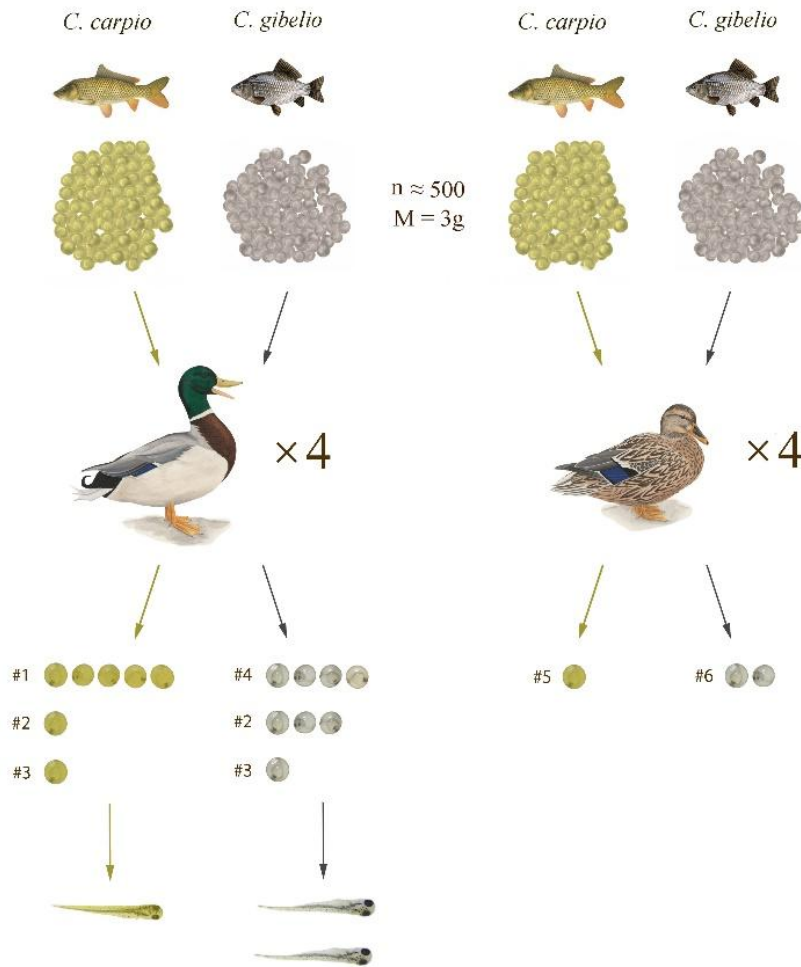
bukórecék (STEMPNIEWICZ 1995), sirályok és parti madarak emésztőrendszerében (BISHOP és GREEN 2001). STREET (1977) például a tőkés réce gyomrában talált 217 halikrát. Ha azonban az ikra bőségesen rendelkezésre áll, az akár a madarak gyomrának 100%-át is kitöltheti, ami egy sirály esetében 63 501 ikrát jelent (BISHOP és GREEN 2001). Ezen adatok ismeretében véleményünk szerint íváskor jelentősen megnő az endozoochór módon történő terjedés valószínűsége, ugyanis ilyenkor nagy mennyiségben áll rendelkezésre ikra, és az ikrákat elfogyasztó vízimadarak is nagy számban és diverzitásban vannak jelen. Az általunk vizsgált mindkét halfaj kiemelkedően termékenynek minősül. Egy közönséges ponty akár 1,5 millió ikrát is lerakhat egy ívási esemény során, de az ezüstkárász is képes 400 000-et produkálni. A tőkés recék világállományának mérete tízmilliós nagyságrendű (WETLANDS INTERNATIONAL 2020), és azokat az eurázsiai és amerikai vizes élőhelyeket is látogatják, ahol a vizsgált pontyfélék élnek. Ezen halfajok tehát a széles ökológiai tűrőképességüknek, a fertilitásuknak és az endozoochór terjedési képességüknek is egyaránt köszönhetik az inváziós sikerüket, illetve az ezüstkárász esetében ez még az aszexuális szaporodási képességgel is összefüggésben van (TÓTH et al. 2005).

A kísérlet során 18 halikrának sikerült átjutnia a tőkés recék bélcsatornáján, amelyek közül 12 tartalmazott életképes embriót. A keltetési folyamat során ezekből az ikrákból csak három kelt ki, a többi gombafertőzés miatt elpusztult, de ez a kontrollcsoportokban is hasonlóan magas embrióhalandóságot okozott. Az ikrák alacsony túlélési arányának oka valószínűleg a nem megfelelő keltetési körülményekben keresendő, és nem az emésztőrendszeren történő átjutás következménye. A keltetés során az alkalmazott kísérleti elrendezés, a nem megfelelő gombaellenes kezelés, a kis vízmennyiség, az ikrák keltetéshez használt közös tartály és az ikrák körüli elégtelen vízkeringés mind elősegíthette a gombafertőzést. Ezek a technikai problémák rendszeresen növelik az ikrák gombafertőzésre való fogékonyságát még mesterséges haltenyészetekben is (BRUNO et al. 2013). Ezzel szemben a vadon fejlődő ikráknál kisebb valószínűséggel fordulhat elő gombafertőzés, különösen a nagyobb vízmennyiség és az ikrák optimális távolsága miatt (VAN DEN BERG et al. 2013).

Eredményeink nem adnak választ arra, hogy a halak egyes jellemzői (pl. az ikra mérete, kelési idő, termékenység, ívási idő és szubsztrátum) vagy a madarak tulajdonságai (pl. táplálkozási típus, mozgás) milyen hatással lehetnek a halak endozoochór terjedési képességeire. Ezek szerepének a tisztázáshoz további kutatásokra van szükség. A mederfenéken ívó halakat vélhetően nagyobb valószínűséggel terjesztik a fenéken táplálkozó madarak (pl. a bukórecék), illetve azokat a halakat, amelyek vízínövényekre ívnak (pl. a pontyok) nagyobb valószínűséggel terjeszthetik úszórecék és egyéb növényevő vízimadarak. A tömegesen vagy többször is ívó fajoknak eltérő endozoochór terjedési lehetőségeik vannak. A tömegesen (v. rajokban) ívó fajok egy időpontban nagy mennyiségű ikrát termelnek, ezért ívási időben a madarak nagy mennyiségű ikrát falhatnak fel rövid idő alatt, növelve az ikrák emésztőrendszerben való túlélésének az esélyét (GREEN et al. 2016). A többször ívó fajok nem egy időpontban rakják le az ikráikat, így azok hosszabb időn keresztül állnak a madarak rendelkezésére, illetve a madárfajok nagyobb csoportja számára válnak hozzáférhetővé. Ebben az esetben megnő annak is az esélye, hogy valamely ívás a madarak vonulási időszakával is átfedésbe kerül. Ezen kívül nem tisztázott még kellőképpen az sem, hogy az emésztőrendszerben uralkodó biológiai (pl. kórokozók), fizikai (pl. hőmérséklet) és kémiai (pl. savasság) körülmények hogyan befolyásolják a halak ikráinak az életképességét vagy a poszttembrionális fejlődését.

Bár az ikrák viszonylag rövid ideig tartózkodtak a tőkés recék emésztőrendszerében, ezek a madarak mégis jelentős szerepet játszhatnak a pontyok nagy távolságra történő terjesztésében. Kísérletünkben a legtöbb halikra a lenyelést követő 1 órán belül átjutott a madarak emésztőrendszerén, ami a tőkés recék átlagos repülési sebessége mellett 60 km-es

terjedési távolságot feltételez (WELHUN 1994). Egy ikránál azonban 4–6 óranyi átjutási időt mértünk, ami egy madárnak akár 360 km megtételére ad lehetőséget. A rovar- (LAUX és KÖLSCH 2014) és zooplankton petékhez vagy a növények magjaihoz hasonlóan a halak ikrái is rövidebb távolságra tudnak endozoochór módon terjedni. Azonban a gyűrűzési adatok elemzése alapján a 100 km feletti terjedés is lehetséges, illetve a terjedés távolsága Észak-Amerikában nagyobb lehet, mint Európában (VIANA et al. 2013). A nagy felbontású vándorlási adatok szerint a tőkés récék által szállított halikrák döntő többsége 10 km-en belül szóródhat szét a madarak táplálkozó- és pihenőhelyek közötti mozgásával (KLEYHEEG et al. 2017a). Mindazonáltal az, hogy az általunk itt bizonyított endozoochór terjedési események milyen eséllyel vezetnek új inváziós édesvízi halpopulációk sikeres létrejöttéhez, jelenleg egy jövőben tisztázandó kérdés.



1. ÁBRA. Az etetési kísérlet eredményeinek grafikus összefoglalása. Feltüntettük az egyes halfajoktól származó és az etetéshez felhasznált ikrák, illetve a bélrendszeren történő áthaladás után visszatartott ikrák és az abból kikelt halivadékok számát. (# a számok a kacsák kísérleti azonosítóit jelölik.)

3.2. Inváziós növények endozoochór terjedésének vizsgálata²

3.2.1 Bevezetés

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. Ennek oka, hogy a terjedést a legtöbb esetben a terjedési szindrómákkal szemléltetik, viszont ez a paradigma sok hibával terhelt (GREEN et al. 2021). Az endozoochóriához kapcsolódó kutatások többnyire a frugivor (gyümölcssevő) gerincesek általi magterjesztésre irányulnak, ezért kevésbé ismert, hogy a többnyire száraz magokkal rendelkező idegenhonos fajok milyen mértékben képesek állatok segítségével nagyobb távolságokra terjedni (VAN LEEUWEN 2018). Tehát ebben a témában jóval kevesebb figyelem jutott a húsos terméssel nem rendelkező idegenhonos növényekre és a nem-frugivor gerincesekre (GREEN et al. 2021).

A vizes élőhelyeken számos inváziós növényfaj található (ZEDLER és KERCHER 2004), amelyeket a vízimadarak többsége előszeretettel fogyaszt, és így terjeszthet is. Ezen potenciális vektorok között vannak a sirályok (LOVAS-KISS et al. 2018b, MARTÍN-VÉLEZ et al. 2021a), a kormoránok (VAN LEEUWEN et al. 2017), a kócsagok (NAVARRO-RAMOS et al. 2021), a ludak (HATTERMANN et al. 2019), a partimadarak (LOVAS-KISS et al. 2019) és a bukórécék (SOONS et al. 2016, URGYÁN et al. 2023, VAN LEEUWEN et al. 2012). 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 (COSTEA et al. 2019, LOVAS-KISS et al. 2020, TRAVESET et al. 2007, VAN LEEUWEN et al. 2023). 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 emésztőrendszeren való áthaladását követő csírázóképeségét hasonlítaná össze. Az egyetlen tanulmány, amely ezt igyekezett eddig vizsgálni, nem talált szignifikáns eltérést az idegenhonos és őshonos fajok endozoochór terjedési potenciálja között (GARCÍA-ÁLVAREZ et al. 2015). Ebben az etetési kísérletben két idegenhonos és két őshonos növényfajt vizsgáltak, melyhez a tőkés récét (*Anas platyrhynchos*), illetve a nyári ludat (*Anser anser*) alkalmaztak modellállatnak. Azonban az elemzéseikbe nem vontak be magtulajdonságokat, holott már ekkor is ismert volt ezek hatása a magok átjutási idejére és rátájra, illetve a későbbi csírázóképeségükre is (GREEN et al. 2023, VAN LEEUWEN et al. 2023).

Ebben a tanulmányban az őshonos és idegenhonos vízinövények endozoochór terjedőképességének kísérletes vizsgálatát tűztük ki célul. A kísérlethez közeli rokonságban álló idegenhonos és őshonos vízinövényfajokat 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

² 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.

rendelkeznek. Feltételeztük (H1), hogy az idegenhonos növényfajok magjai nagyobb arányban élnek túl a bélrendszeren történő áthaladást (azaz jobb az átjutási arányuk), hosszabb tartózkodási idővel rendelkeznek a bélben, és az átjutást követően nagyobb csírázóképeséget és rövidebb csírázási időt mutatnak, mint az őshonos rokonaik. Feltételeztük továbbá (H2), hogy ezeket különbségeket a magok jellegei magyarázzák.

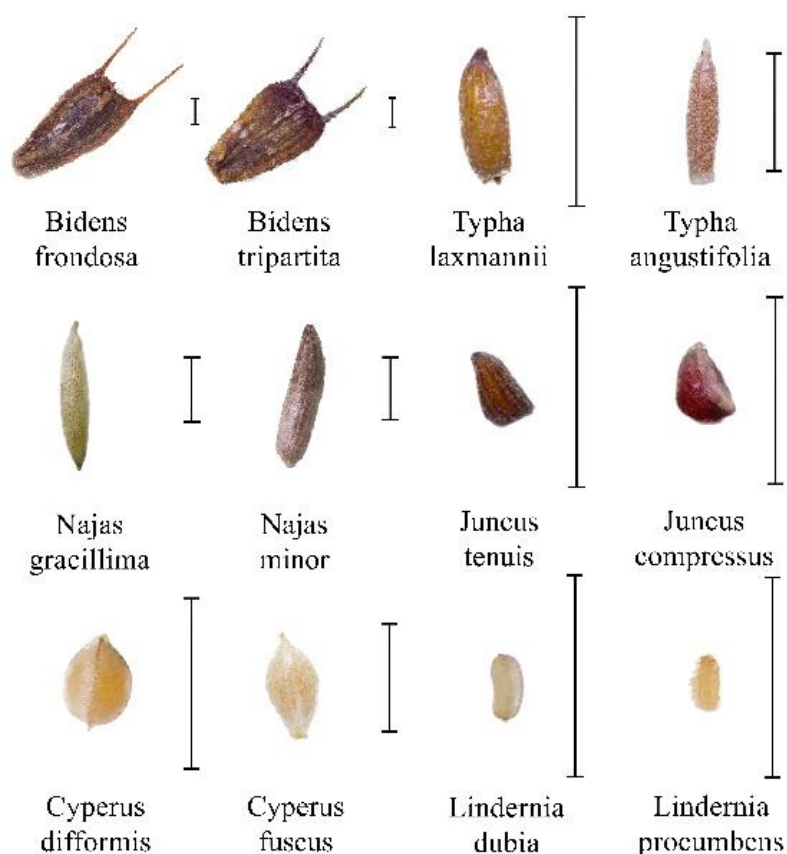
3.2.2 Anyag és módszer

A növényfajok és a magok tulajdonságai

Az idegenhonos és az őshonos rokon fajok endozoochór terjedőképességének vizsgálatához egy etetési kísérletsorozatot végeztünk. A kísérlethez tizenkét vizes élőhelyekhez kötődő növényfajt (hat őshonos, hat idegenhonos) használtunk (1. ábra). Az idegenhonos fajok, amelyek inváziós fajoknak is számítanak (3.2-S1 függelék) a következők voltak: *Bidens frondosa*, *Cyperus difformis*, *Juncus tenuis*, *Lindernia dubia*, *Najas gracillima* és *Typha laxmannii*. Ezeket őshonos európai rokon fajtáikkal párosítottuk: *Bidens tripartita*, *Cyperus fuscus*, *Juncus compressus*, *Lindernia procumbens*, *Najas minor* és *Typha angustifolia*. Így összesen hat növény családba tartozó fajtát vontunk be. (A fajok közötti különbségeket 3.2-S2. függelék tartalmazza). A *Lindernia* kivételével az összes fentebb említett nemzetség magjairól ismert, hogy a tőkés réce természetes étrendjében érintett (SOONS et al. 2016). A kísérletben felhasznált magokat magyarországi vizes élőhelyeken gyűjtöttük a kísérleteket megelőző nyáron. A magokat a kísérlet megkezdéséig több hónapon át sötétben, 4°C-on tároltuk. Minden fajra jellemző a fiziológiai dormancia (BASKIN és BASKIN 2014). A vizsgált növényfajok három kulcsfontosságú magtulajdonságát mértük meg: ez a magok szélessége, magassága és hossza volt. Ezekből a mért adatokból számoltunk a későbbi elemzésekben használt két további tulajdonságot: a magok térfogatát és alakját (1. táblázat). Minden faj esetében 10 mag szélességét, magasságát és hosszát mértük meg, amelyeket sztereomikroszkóp alatt készített képeken, a TCAPTURE (5.1 verziójú) szoftver segítségével végeztünk (LOVAS-KISS et al. 2020). A magok alakját BEKKER et al. (1998) szerint számoltuk. A magok térfogatát az ellipszoid térfogataként értelmeztük, és ennek megfelelően számoltuk: $(4/3)\pi \times (\text{szélesség}/2) \times (\text{magasság}/2) \times (\text{hossz}/2)$ (CHEN és MOLES 2015). Az őshonos és az idegenhonos fajoknál a magtulajdonságokban tapasztalható különbségeket Wilcoxon-párosított tesztekkel hasonlítottuk össze.

1. TÁBLÁZAT. A kísérletben használt növényfajok magtulajdonságainak átlagértékei. A honos- és idegenhonos fajok összetartozó értékei közötti szignifikáns különbséget *-al jelöltük.

		Térfogat (mm ³ , átl. ± S.E.)	Alak (átl. ± S.E.)	Hossz (mm, átl. ± S.E.)	Szélesség (mm, átl. ± S.E.)	Magasság (mm, átl. ± S.E.)
<i>Bidens frondosa</i>	Idegenhonos	3,297±0,307	0,109±0,004	5,168±0,352	1,859±0,101	0,657±0,029
<i>Bidens tripartita</i>	Őshonos	4,352±0,282*	0,135±0,005*	4,207±0,157*	2,429±0,075*	0,817±0,045*
<i>Cyperus difformis</i>	Idegenhonos	0,024±0,001	0,045±0,002	0,531±0,007	0,333±0,006	0,266±0,008
<i>Cyperus fuscus</i>	Őshonos	0,044±0,003*	0,085±0,004*	0,812±0,008*	0,410±0,007*	0,252±0,017*
<i>Lindernia dubia</i>	Idegenhonos	0,003±0,001	0,049±0,004	0,312±0,005	0,156±0,007	0,138±0,006
<i>Lindernia procumbens</i>	Őshonos	0,005±0,001*	0,063±0,005	0,324±0,006	0,185±0,007*	0,164±0,007*
<i>Najas gracillima</i>	Idegenhonos	0,184±0,007	0,134±0,001	1,898±0,026	0,437±0,005	0,421±0,008
<i>Najas minor</i>	Őshonos	0,270±0,012*	0,133±0,000	2,178±0,036*	0,501±0,009*	0,471±0,008*
<i>Juncus tenuis</i>	Idegenhonos	0,012±0,001	0,036±0,002	0,401±0,003	0,248±0,007	0,232±0,006
<i>Juncus compressus</i>	Őshonos	0,012±0,001	0,046±0,003*	0,437±0,011*	0,246±0,005	0,227±0,004
<i>Typha laxmannii</i>	Idegenhonos	0,018±0,001	0,128±0,003	0,696±0,016	0,228±0,006	0,215±0,004
<i>Typha angustifolia</i>	Őshonos	0,033±0,001*	0,103±0,003*	1,041±0,021*	0,274±0,005*	0,223±0,007



1. ÁBRA. Az etetési kísérlethez használt növényfajok magjainak képe.
A méretarányt jelző vonalak 1 mm-t jelölnek.

Kísérleti elrendezés

Az etetési kísérletben helyi tenyésztőktől származó nyolc tőkés réce egyedet használtunk, amelyeket egész életük során frissen szedett növényekkel és kevert gabonával etettek. Valamennyi madár fogságban született és nőtt fel (kb. 1,5 éves, átlagos testtömegük $1,05 \text{ kg} \pm 0,19 \text{ SD}$). A kísérletet megelőzően a madarakat szabadtéri körülmények között, közösen tartották, vegyes gabonával (kukorica, búza és zab) és zöld növényekkel (pl. *Stellaria media*, *Taraxacum officinale*) etették. A kísérletek között a madarak számára szemestakarmányt biztosítottunk. A kísérleteket a kolozsvári Babeş-Bolyai Tudományegyetem Tudományos Tanácsa által kiadott etikai engedély alapján végeztük (hivatkozási szám: 14689/31.08.2018). A kísérleti elrendezés a következő volt: minden egyes tőkés récét egy műanyag lapból készített tölcser segítségével megettettünk (megtömtünk, force-fed, továbbiakban etettük) úgy, hogy minden mag biztosan a nyelőcsőbe kerüljön. Ez a módszer kiküszöböli, hogy a madarak a csőrükkel megtörjék a magokat (GURD 2007). Három etetési kísérletet végeztünk 2019. április 1-jén, 3-án és 5-én. A kísérletek között csak 1 napos (azaz 24 órás) szünetet tartottunk, mert hosszabb szünet alatt a madarak emésztőrendszere megváltozhat, ami befolyásolhatta volna a kísérlet eredményét (KLEYHEEG et al. 2018a). Minden kísérletben minden egyes madarat a két növényfaj fajonkénti 500 magjával (sztereomikroszkóp alatt megszámlálva) etettünk meg (azaz kísérletenként minden tőkés réce 1000 magot kapott). Az egyéni különbségek hatásának minimalizálása érdekében véletlenszerűen választottuk ki, hogy melyik növényfaj párosítást etettük az egyes tőkés récékkel az egyes kísérletek során (POLLUX 2017), de soha nem etettük együtt ugyanazon nemzetség mindkét fajtát. Így biztosítottuk, hogy egyetlen kacsát sem etettünk ugyanazzal a fajkombinációval a három kísérlet során. Emellett

biztosítottuk azt is, hogy a hasonló kinézetű, azonos nemzetségbe tartozó magokat könnyen meg tudjuk különböztetni az ürülékben. 48 órával az etetés előtt a tőkés récéket rácsos aljú ketrecekben (60 × 40 × 50 cm) elkülönítve tartottuk, amelyekben vízzel és darált gabonával (kukorica, búza és zab) töltött tálak voltak, hogy az állatok folyamatosan táplálkozhassanak és ihassanak. Az ürülminták összegyűjtésére a ketrecek alá műanyag fóliát és tálcákat helyeztünk.

Az etetés után a keletkezett ürülmintákat a tálcákból műanyag zacskókba gyűjtöttük az 1., 2., 4., 6., 8., 12. és 24. órában. Hasonló gyűjtési időközöket alkalmaztunk korábbi kísérletek során is (KLEYHEEG et al. 2018b, LOVAS-KISS et al. 2020). Az ürülmintákat a gyűjtést követően 4°C-on hűtőszekrényben tároltuk az 1–46 napon belül történő kiválogatásig. A mintákat 100 µm-es szitán ioncserélt vízzel átmostuk, és a magokat sztereomikroszkóp alatt különítettük el. Feljegyeztük a válogatási időt (azaz a minták gyűjtése és feldolgozása között eltelt napok számát), mivel az hatással van a magok csírázására (BARNEA et al. 1991). A válogatási idő hatásának minimalizálása érdekében arra törekedtünk, hogy a fajpárokon belüli különbségeket a lehető legkisebbre csökkentsük (2. táblázat). Az ép magokat azonnal nedvesített szűrőpapírral töltött, zárt Petri-csészékbe tettük, és csíráztattuk. Kontrollként minden egyes növényfajból 100 db intakt magot ugyanabban az időben, mint az utoljára kiválogatott magokat és ugyanolyan csírázási körülmények közé helyeztünk. A csíráztatást szobahőmérsékleten (20–25 °C) 16 óra világos és 8 óra sötét fotóperiódus alkalmazása mellett, speciális kertészeti lámpákkal (Sylvania GRO-LUX F18W/GRO-T8) megvilágítva végeztük. Minden Petri-csészét 2 hónapon keresztül naponta ellenőriztünk, és napra pontosan vezettük a csírázási időket. Annak érdekében, hogy elkerüljük az ismételt számolást, a kicsírázott magokat azonnal eltávolítottuk. Az etetett magokról egy 24 000 rekordot, míg a kontroll magokról egy 1200 rekordot tartalmazó adatbázis jött létre.

Statisztikai elemzés

Az idegenhonos és őshonos fajok között a magok átjutásában (azaz a bélrendszeren történő átjutás után visszanyert magok aránya), csírázókéességében (azaz a csírázó magok aránya), átjutási idejében (azaz a magok lenyelése és a visszanyerése között eltelt órák száma) és a csírázási időben (azaz a csírázásig eltelt napok száma, log-transzformálva) mérhető különbségek értékeléséhez (általánosított) lineáris kevert modelleket ([GJ]LMM) készítettünk Poisson, Gauss és binomiális hibaeloszlásokkal. Mivel a vizsgálatunk célja kifejezetten az őshonosság (idegenhonos vagy őshonos) szerepének feltárása volt, ezért nem modellszelekciót alkalmaztunk, hanem az őshonosságot minden modellben fix magyarázó változóként kezeltük. A függő változók minden modellben az átjutási arány, az átjutási idő, a csírázási arány és a csírázási idő voltak (3. táblázat). Minden összefüggés vizsgálatára két statisztikai modellt alkottunk. Az első modellben a magyarázó és függő változók mellett egyetlen fix prediktort alkalmaztunk. A második modellben teszteltük, hogy a magtulajdonságok hogyan befolyásolják az idegenhonos és az őshonos fajok között vélt különbségeket. Emiatt a második modellben a magjellemzőket, mint kovariánsok adtuk hozzá az első modellhez (3. táblázat). A válogatási időnek (azaz az ürülék gyűjtése és a magok kiválogatása között eltelt napok száma) a magok életképességére gyakorolt potenciális negatív hatása miatt ezt is mint kovariáns használtuk a releváns (csírázókéességet és csírázási időt érintő) modellekben (GUTTAL et al. 2011, MARTÍN-VÉLEZ et al. 2021).

A kontroll magok esetében is lefuttattuk a csírázókéességet és a csírázási időt elemző modelleket, ugyanazokat a modellstruktúrákat használva, de az elválasztási idő nélkül. A kontroll magok esetében a válogatási idő nem értelmezhető, ugyanakkor mivel ez a változó az átjutott magok életképességének egyik kulcstényezője, ezért a válogatási időt önkényesen az átjutott magok minimális értékére (azaz 1 napra) állítottuk be. Megjegyezzük továbbá, hogy

ezekben a modellekben nem használtuk az egyedi kacsazonosítót és a kísérleti azonosítót sem. A magjellemzőket a normalitásra vonatkozó feltételek teljesülése érdekében minden modellben log-transzformáltuk (természetes alapú logaritmussal). A GLMM-modellekben a rögzített feltételek statisztikai szignifikanciáját akkor fogadtuk el, ha $|t| > 2,00$ (CRAWLEY 2007). Minden statisztikai elemzést és grafikus megjelenítést az R statisztikai és programozási környezet 4.0.4-es verziójában (R CORE TEAM 2021) végeztünk. Minden LMM-et az R csomag lme4, az „lmer” (Gauss hibaeloszlású modellek esetén) vagy a „glmer” (binomiális/Poisson hibaeloszlású modellek esetén, BATES et al. 2015) függvények segítségével futtattunk.

3.2.3 Eredmények

A magok átjutási aránya és ideje

Az őshonos fajok magtérfogata szignifikánsan nagyobb (Wilcoxon-teszt, $Z = 9,5$, $p < 0,001$) és hosszúkásabb (Wilcoxon-teszt, $Z = 9,5$, $p < 0,001$) volt, mint az idegenhonos társaiké. Az őshonos fajok magjainak átjutási aránya (vagyis túlélése) szignifikánsan alacsonyabb volt, mint az idegenhonos társaiké (2. és 4. táblázat, 2. ábra). A teljes fajkészletre vonatkozóan az idegenhonos magok 32%-a sértetlenül haladt át a tőkés récék emésztőrendszerén, szemben az őshonos magok 29%-ával, ami arra utal, hogy az idegenhonos növényi magoknak kissé nagyobb az esélyük a túlélésre (4. táblázat). Ezek a különbségek azonban a nemzetségek szintjén eltértek, ugyanis a *Bidens*- és *Najas*-fajok esetében az őshonos magoknak volt magasabb az átjutási aránya (2. táblázat). A magok tulajdonságait is figyelembe vevő modellek szerint sem a magtérfogat, sem a mag alakja nem befolyásolta az átjutási arányra vonatkozó eredményeket (4. táblázat). Következésképpen a magok őshonosságának hatása továbbra is szignifikáns maradt a magtulajdonságok bevonása után is, ami egyértelműen az idegenhonos magok magasabb arányú átjutását jelezte (4. táblázat).

A magok átlagos átjutási ideje soha nem haladta meg a 12 órát (2. táblázat), és az előző etetési kísérletekből származó fajok magjait soha nem találtuk meg a kísérletek során gyűjtött mintákban (ahogy várható lenne, ha az extrém átjutási idők meghaladnák a 48 órát). Az őshonos taxonok átjutási ideje hosszabb volt (4. táblázat). A magtulajdonságokkal korrigált eredmények szerint az őshonos magok rövidebb átjutási idővel rendelkeztek adott magtérfogatra vonatkoztatva, mint az idegenhonos magok. Ez a modell hosszabb átjutási időket is jelzett a nagyobb magok esetében (4. táblázat).

2. TÁBLÁZAT. Az átjutott és csírázott magok számára, illetve az átjutási, csírázási és válogatási időre vonatkozó deskriptív statisztikai értékelés eredményei. A százalékos értékek az etetett magokhoz viszonyított arányokat jelölik.

Őshonosság		Etetett magok száma	Átjutott magok száma	Átjutott-csírázott magok száma	Kontrol csírázott magok száma	Átjutott-magok csírázási ideje (átlag nap $\pm$ S.E.)	Kontroll magok csírázási ideje (átlag nap $\pm$ S.E.)	Átjutási idő (átlag óra $\pm$ S.E.)	Válogatási idő (átlag nap $\pm$ S.E.)
Fajpár									
<i>Bidens frondosa</i>	Idegenhonos	2000	19 (1%)	1 (2,9%)	0	2 $\pm$ NA	NA	12 $\pm$ 3,829	19,56 $\pm$ 2,795
<i>Bidens tripartita</i>	Őshonos	2000	16 (0,8%)	1 (9%)	2 (2%)	9 $\pm$ 2,449	37,52 $\pm$ 0,366	3,4 $\pm$ 0,871	19,607 $\pm$ 2,739
<i>Cyperus difformis</i>	Idegenhonos	2000	739 (37%)	281 (38%)	98 (98%)	13,078 $\pm$ 0,502	12,66 $\pm$ 0,533	8,5 $\pm$ 1,538	23,458 $\pm$ 3,170
<i>Cyperus fuscus</i>	Őshonos	2000	838 (42%)	303 (36%)	97 (97%)	4,815 $\pm$ 0,1799	11,59 $\pm$ 0,531	6,882 $\pm$ 1,311	20,444 $\pm$ 2,772
<i>Juncus tenuis</i>	Idegenhonos	2000	963 (48%)	152 (16%)	91 (91%)	35,117 $\pm$ 0,630	33,87 $\pm$ 1,128	6,882 $\pm$ 1,311	20,444 $\pm$ 2,772
<i>Juncus compressus</i>	Őshonos	2000	741 (37%)	165 (22%)	1 (1%)	32,203 $\pm$ 0,541	23,44 $\pm$ 0,446	8,166 $\pm$ 1,580	23,458 $\pm$ 3,170
<i>Lindernia dubia</i>	Idegenhonos	2000	604 (30%)	162 (27%)	63 (63%)	6,686 $\pm$ 0,435	21,61 $\pm$ 1,294	3,272 $\pm$ 0,540	10,037 $\pm$ 1,268
<i>Lindernia procumbens</i>	Őshonos	2000	590 (30%)	97 (16%)	14 (14%)	7,969 $\pm$ 0,552	6,33 $\pm$ 0,965	7,857 $\pm$ 1,459	10,8 $\pm$ 1,205
<i>Najas gracillima</i>	Idegenhonos	2000	750 (37%)	42 (6%)	11 (11%)	14,872 $\pm$ 1,720	34,09 $\pm$ 0,849	6,466 $\pm$ 1,469	10,8 $\pm$ 1,205
<i>Najas minor</i>	Őshonos	2000	579 (29%)	156 (27%)	10 (10%)	14,004 $\pm$ 1,042	34,32 $\pm$ 0,848	6,25 $\pm$ 1,874	10,037 $\pm$ 1,268
<i>Typha laxmannii</i>	Idegenhonos	2000	922 (46%)	328 (36%)	66 (66%)	7,205 $\pm$ 0,229	20,15 $\pm$ 1,320	5,888 $\pm$ 1,325	19,607 $\pm$ 2,739
<i>Typha angustifolia</i>	Őshonos	2000	736 (37%)	308 (42%)	63 (63%)	8,731 $\pm$ 0,455	20,83 $\pm$ 1,316	7,333 $\pm$ 1,797	19,56 $\pm$ 2,795
<i>Összesen</i>	Idegenhonos	12000	3997 (32%)	966 (24%)	329 (55%)	13,160 $\pm$ 0,352	24,476 $\pm$ 0,512	7,165 $\pm$ 0,834	18,621 $\pm$ 1,162
<i>Összesen</i>	Őshonos	12000	3500 (29%)	1030 (29%)	187 (31%)	12,787 $\pm$ 0,435	25,540 $\pm$ 0,373	6,645 $\pm$ 0,741	18,621 $\pm$ 1,162

3. TÁBLÁZAT. Az egyes (általánosított) lineáris kevert modellekben ([G]LMM) használt függő és magyarázó változók.

	Modell neve	Függő változó	Magyarázó változó	Prediktorok
ÁTJUTÁS (Binomiális) csak az átjutott magokra	Modell az átjutott magokra magjellemzők nélkül	Átjutási arány	Őshonosság	Fajpár + Kísérlet ID + Kacsa ID
	Modell az átjutott magokra magjellemzőkkel	Átjutási arány	Őshonosság	Fajpár + Kísérlet ID + Kacsa ID + Magtérfogat + Magalak
ÁTJUTÁSI IDŐ (Poisson) csak az átjutott magokra	Modell az átjutott magokra magjellemzők nélkül	Átjutási idő	Őshonosság	Fajpár + Kísérlet ID + Kacsa ID
	Modell az átjutott magokra magjellemzőkkel	Átjutási idő	Őshonosság	Fajpár + Kísérlet ID + Kacsa ID + Magtérfogat + Magalak
CSÍRÁZÁSI ARÁNY (Binomiális)	Modell az átjutott magokra magjellemzők nélkül	Csírázási arány	Őshonosság	Fajpár + Kísérlet ID + Kacsa ID + Válogatási idő
	Modell az átjutott magokra magjellemzőkkel	Csírázási arány	Őshonosság	Fajpár + Kísérlet ID + Kacsa ID + Magtérfogat + Magalak
	Modell a kontrol magokra magjellemzők nélkül	Csírázási arány	Őshonosság	Fajpár
	Modell a kontrol magokra magjellemzőkkel	Csírázási arány	Őshonosság	Fajpár + Mag térfogat + Mag alak
CSÍRÁZÁSI IDŐ (Gauss)	Modell az átjutott magokra magjellemzők nélkül	A csírázásig eltelt napok száma	Őshonosság	Fajpár + Kísérlet ID + Kacsa ID + Válogatási idő
	Modell az átjutott magokra magjellemzőkkel	A csírázásig eltelt napok száma	Őshonosság	Fajpár + Kísérlet ID + Kacsa ID + Válogatási idő + Magtérfogat + Magalak
	Modell a kontrol magokra magjellemzők nélkül	A csírázásig eltelt napok száma	Őshonosság	Fajpár
	Modell a kontrol magokra magjellemzőkkel	A csírázásig eltelt napok száma	Őshonosság	Fajpár + Magtérfogat + Magalak

lukacsb_320_25

4. TÁBLÁZAT. A (G)LMM elemzések eredménye. A magok átjutási aránya, az átjutási idő, a csírázási arány és a csírázási idő változását vizsgáló modellek eredményei.

	Becsült érték	S.E.	Z	Pr(> z)
Átjutási arány				
Metszéspon	-1,172 / -0,205	0,659 / 0,882	-1,776 / -0,233	0,075 / 0,702
Őshonosság	-0,202 / -0,320	0,031 / 0,070	-6,565 / -4,548	< 0,001 / < 0,001
Magalak	0,225	0,155	1,455	0,146
Magtérfog	0,103	0,111	0,934	0,350
Átjutási idő				
Metszéspon	1,270 / 4,461	0,146 / 1,148	8,675 / 3,824	< 0,001 / < 0,001
Őshonosság	0,093 / -0,457	0,012 / 0,028	7,435 / -15,85	< 0,001 / < 0,001
Magalak	-0,025	0,047	-0,550	0,582
Magtérfog	1,367	0,060	22,566	< 0,001
Kontrol magok csírázási aránya				
Metszéspon	0,371 / 6,220	1,199 / 2,145	0,309 / 2,634	0,757 / 0,008
Őshonosság	-0,681 / 0,082	0,180 / 0,334	3,787 / 0,248	< 0,001 / 0,804
Magalak	4,170	0,821	5,077	< 0,001
Magtérfog	-2,017	0,609	-3,311	< 0,001
Átjutott magok csírázási aránya				
Metszéspon	-0,698 / -5,288	0,535 / 1,101	-1,302 / -4,802	0,193 / < 0,001
Őshonosság	0,571 / 1,356	0,059 / 0,139	9,530 / 9,747	< 0,001 / < 0,001
Válogatási idő	-0,918 / -1,227	0,081 / 0,098	-11,33 / -12,52	< 0,001 / < 0,001
Magalak	-1,081	0,328	-3,286	0,001
Magtérfog	-0,568	0,209	-2,706	0,006
	Becsült érték	S,E,	t-érték	
Kontrol magok csírázási ideje				
Metszéspon	3,094 / 0,724	0,184 / 0,534	16,754 / 1,374	
Őshonosság	0,066 / 0,162	0,030 / 0,071	2,154 / 2,271	
Magalak	-1,211	0,162	-7,450	
Magtérfog	0,475	0,104	4,530	
Átjutott magok csírázás ideje				
Metszéspon	2,397 / 0,272	0,284 / 0,382	8,419 / 0,712	
Őshonosság	-0,395 / -0,062	0,025 / 0,045	-15,687 / -1,376	
Válogatási idő	-0,027 / -0,072	0,031 / 0,028	-0,899 / -2,564	
Magalak	-0,851	0,088	-9,625	
Magtérfog	0,030	0,074	0,413	

Megjegyzés: Egyes cellák két értéket tartalmaznak: az adott prediktor hatását az alapmodellben (magjellemezők nélkül) és a többváltozós modellben (magjellemezőkkel együtt). Az őshonosság pozitív előjelű becslési értékei azt mutatják, hogy az adott függő változó értéke az őshonos fajok esetében magasabb. Minél magasabb értéket vesz fel a mag alakja annál megnyúltabb alakú. Azoknál a modelleknél, ahol a hiba Gauss-eloszlást követ (csírázási idő), a $|t| > 2,00$ statisztikailag szignifikáns hatásokat jelez. A szignifikáns hatásokat félkövérrel jelöltem.

A magok csírázási aránya

Az átlagos válogatási idő 10,0 naptól (*Lindernia dubia*) 23,4 napig terjedt (*Juncus compressus* és *Cyperus difformis*). Az egyes nemzetségek esetében ez az idő 0,047 nap (*Bidens* és *Typha*) és 3,0 nap (*Juncus* és *Cyperus*, 2. táblázat) között változott. A kontroll magok között az őshonos fajok csírázóképesége szignifikánsan alacsonyabb volt, mint az idegenhonos párjaiké (2. és 4. táblázat). Ezzel szemben a bélrendszeren való átjutás után az őshonos fajok magjai szignifikánsan magasabb csírázóképeséget mutattak, mint az idegenhonos fajok (29%, illetve 24% az áthaladt magokhoz viszonyítva, és 8,5%, illetve 8% az eredetileg elfogyasztott magokhoz képest). A hosszabb válogatási idő szignifikánsan csökkentette a magok csírázóképeségét (2. és 4. táblázat). A magtulajdonságok hatásainak korrigálása után a magok őshonossága már nem magyarázta a kontroll magok csírázóképeségében tapasztalt különbségeket. A kontroll magok esetében a kisebb, hosszúkás magok csírázóképesége magasabb volt, az etetett magok esetében pedig a kisebb, kerekdedebb magok csírázóképesége volt magasabb (2. és 4. táblázat), vagyis a bélrendszeren történő átjutás kimondottan a hosszúkás magok csírázóképeségét csökkentette.

Az őshonos fajok magjainak szignifikánsan magasabb csírázóképesége volt a bélrendszeren történő átjutás után a magjellegekkel bővített modell alapján is. A szeparációs idő ebben az esetben is szignifikáns negatív hatással bírt (4. táblázat). Az átjutott magok szignifikánsan magasabb arányban csíráztak, mint a kontroll magok, függetlenül attól, hogy a magtulajdonságokat figyelembe vették-e a modellben vagy sem (3.2-S3 függelék).

A csírázási idő

A kontroll mintákban az őshonos fajok magjainak jelentősen hosszabb idő kellett a csírázás megindulásához, mint az idegenhonos fajok magjainak. Ez az összefüggés változatlan maradt a magtulajdonságok modellbe illesztése után is (2. és 4. táblázat, 3.2-S4 függelék). A mag alakja szignifikáns negatív hatást gyakorolt a csírázási időre, ami azt jelzi, hogy a hosszúkás magok gyorsabban csíráztak. A mag térfogata szignifikáns pozitív hatást mutatott a csírázási időre, vagyis a kisebb magok gyorsabban csíráztak.

Az átjutott magok esetében az idegenhonos fajok magjainak hosszabb idő kellett a csírázás megindulásához, mint az őshonos fajok magjainak (2. és 4. táblázat, 3.2-S4 függelék). A kontroll és az átjutott magokra kapott különböző eredmény az idegenhonos és őshonos fajok magjainak alaki különbségeiből származott. A hosszabb válogatási idő csökkentette a csírázási időt, de ez a hatás azonos volt az őshonos és az idegenhonos fajok között (4. táblázat). A mag alakja ugyanolyan hatást gyakorolt az átjutott magok csírázási idejére, mint a kontroll magokra, azaz a hosszúkás magok gyorsabban csíráztak az átjutást követően. Az összesített adatsor (átjutott és kontroll magok együtt) alapján vizsgálva az átjutott magok később csíráztak, mint a kontroll magok, függetlenül attól, hogy a modell figyelembe vette-e a magtulajdonságokat vagy sem (3.2-S3 függelék). Abban az esetben, amikor faji szinten elemeztük az átjutott és kontroll magok adatait, azt találtuk, hogy négy őshonos és három idegenhonos faj az átjutást követően korábban csírázott, mint a kontroll csoportban (2. táblázat).

3.2.4 Diszkusszió

A kísérletünk eredményei bizonyítják, hogy a vízimadarak fontos szerepet játszhatnak az őshonos és az idegenhonos növényfajok magjainak terjesztésében. A vizsgált növényfajok magjai összességében akár 24 órán keresztül is életben tudtak maradni a madarak bélrendszerében, és az átjutást követően csírázni is tudtak. A magtulajdonságok (alak, térfogat és egyéb magtulajdonságok) azonban jelentősen árnyalták a kapott eredményeket. Ez gyakorlatilag az endozoochória folyamatának minden fázisában érzékelhető volt, és az eredmények arra engednek következtetni, hogy az idegenhonos fajok magjai olyan speciális tulajdonságokkal rendelkezhetnek, amelyek növelik az endozoochór terjedési potenciáljukat. A kísérlet eredményei segíthetnek azonosítani azokat a növényi tulajdonságokat, amelyek az idegenhonos fajok nagy távolságra történő terjedését segíthetik.

Az átjutási arány hatása

Az idegenhonos növényfajok magjai összességében magasabb átjutási arányt mutattak (vagyis túlélési arány) az őshonos fajokhoz képest. A magméret jelentős mértékben meghatározta a bélrendszeren való átjutás esélyét, amit eredményezhetett az is, hogy az idegenhonos fajok magjai kisebbek és kevésbé megnyúltak voltak (LOVAS-KISS et al. 2020). A nagyobb átjutási arány nagyobb propagulum-nyomást biztosít az idegenhonos növényfajoknak (LOCKWOOD et al. 2005), ami egy fontos indikátora az inváziós képességnek, és amivel ezek a fajok növelni tudják annak esélyét, hogy önfenntartó populációkat hozzanak létre az új környezetben (COLAUTTI et al. 2006, LOCKWOOD et al. 2009). Korábbi tanulmányokból ismert, hogy a kisebb és kerekdedebb magok magasabb átjutási aránnyal rendelkeznek a vízimadarak emésztőrendszerében, szemben a nagyobb méretű vagy megnyúlt magokkal (LOVAS-KISS et al. 2020, SOONS et al. 2008). Ugyanakkor az őshonosság hatása (vagyis őshonos vagy idegenhonos jellege) még azután is szignifikáns maradt, hogy ezekre a tulajdonságokra kontrolláltuk a modelljeinket. Ez természetesen azt is jelzi számunkra, hogy olyan általunk nem vizsgált magtulajdonságok is hozzájárulhatnak az endozoochór terjedési potenciál növeléséhez, amiben az idegenhonos és őshonos fajok különböznek (például a mag keménysége, LOVAS-KISS et al. 2020, VAN LEEUWEN et al. 2023).

Az átjutás hatása a csírázóképeségre

A magas csírázóképeség jól tükrözi a magok életerejét és életképességét (JIMÉNEZ-ALFARO et al. 2016), illetve segíti a növények megtelepedését és terjedését (COLAUTTI et al. 2006). Az idegenhonos fajok csírázóképesége gyakran jobb, mint az őshonos fajoké, és általában szélesebb környezeti feltételek mellett képesek csírázni (GIORIA és PYŠEK 2017). Kísérletünkben az átjutott magok szignifikánsan magasabb csírázóképeséget mutattak a kontroll magokhoz képest, függetlenül attól, hogy figyelembe vettük-e a magok jellegeit vagy sem (lásd a 3.2-S3 függelék). Ehhez hasonlóan az idegenhonos fajok magasabb csírázóképeséget mutattak az őshonosokhoz képest, de csak a kontroll magok esetében (2. és 4. táblázat). Amikor a magjellegekkel kontrolláltuk az elemzéseket, a fentebb említett honos és idegenhonos fajok közötti különbségek megszűntek. A kisebb és hosszúkás alakú kontroll magok esetében viszont magasabb csírázóképeséget találtunk, szemben a nagyobb és kerekdedebb alakú magokkal (ahogy azt korábbi tanulmányok is mutatták, BU et al. 2016, VERA 1997). Érdekes, hogy az őshonosság és a mag alakja közötti összefüggés iránya megfordult az átjutott magok esetében, és itt az őshonos fajok mutattak magasabb csírázóképeséget. Az őshonos fajok magjai feltehetően kevésbé ellenállóak a bélben található savas közeggel szemben, ami a fiziológiai típusú dormans állapot hatékonyabb megtörését eredményezi (BRAVO et al. 2020).

Korábbi tanulmányok is hasonló, egymásnak ellentmondó hatásokat találtak a csírázókéesség tekintetében. SOONS et al. (2008) például a kisebb magok magasabb csírázókéességét találták, míg KLEYHEEG et al. (2018) az ellenkezőjét, bár ők nem kontrolláltak a mag alakjára. GIORIA és PYŠEK (2017) szerint az azonos kontrollált körülmények között mutatott csírázókéesség nem jelzi megbízhatóan az inváziós kéességet. Ennek oka, hogy a csírázási mintázatok erősen függenek a környezeti feltételektől, tehát az idegenhonos fajoknál csak akkor várható a magas csírázókéességből származó versenyelőny, ha speciális környezeti feltételek teljesülnek. A sőtartalom változtatása például radikálisan megváltoztathatja a mocsári növények csírázási sikerét, amit a vízimadarak bélrendszerén történő áthaladás is megbolgathat (ESPINAR et al. 2004).

Fontos kiemelni, hogy a magjellegeknek jelentős hatása volt a csírázókéességet vizsgáló modellek eredményeire, alátámasztva ezzel a vizsgált jellegek kulcsszerepét. Az őshonosságnak azonban még így is maradt hatása az eredményekre (az átjutási arányhoz hasonlóan), ami egyéb nem vizsgált jellegek mögöttes hatását feltételezi (például magkeménység és vízáteresztő kéesség). A kérdések tisztázása érdekében olyan tanulmányokra van szükség, amelyek több fajt és még változatosabb magjellegeket is bevonnak (VAN LEEUWEN et al. 2023).

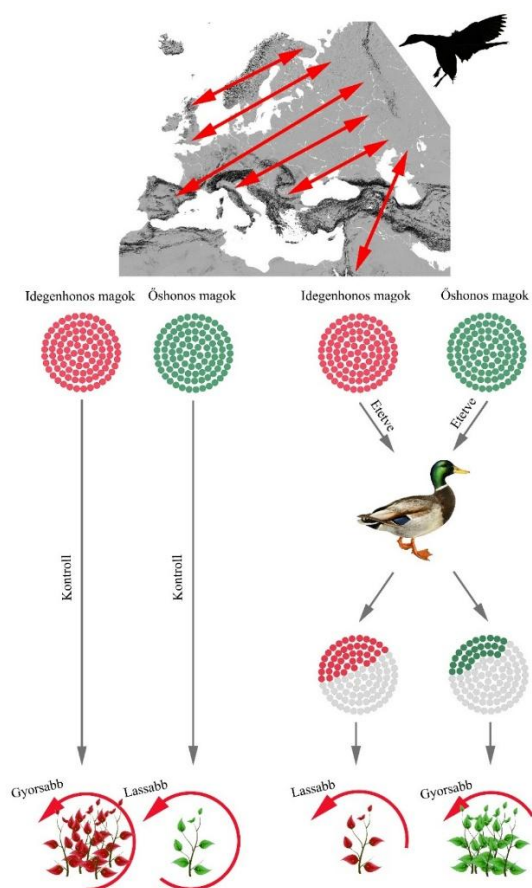
A csírázási idő és átjutási idő

A magok átjutási és csírázási ideje kulcsfontosságú tényező a fajok terjedési sikerében. A gyors csírázásra képes fajok versenyelőnyre tehetnek szert, amivel felgyorsíthatják a következő generáció létrejöttét (JIMÉNEZ-ALFARO et al. 2016). Első hipotézisünkkel (H1) ellentétben az eredményeink azt mutatták, hogy a bélrendszeren történő átjutás hatására a magok később kezdtek el csírázni, mint a kontroll magok. Az idegenhonos fajok csak a kontroll magok esetében mutattak szignifikánsan gyorsabb csírázást, megerősítve ezzel más korábbi tanulmányok eredményeit (GIORIA és PYŠEK 2017, PYŠEK és RICHARDSON 2008). Az átjutás gyakran gyorsítja a magok csírázását, de ezt az összefüggést szinte mindig befolyásolja az átjutási idő is (BROCHET et al. 2010, GARCÍA-ÁLVAREZ et al. 2015). Az átjutási időre azonban a magjellegeknek erős hatása van, és az idegenhonos és őshonos fajok is eltérnek benne. A mi eredményeink ezzel egybevágtak, vagyis az őshonos fajok magjai lassabban jutottak át, és gyorsabban csíráztak, valószínűleg a magok nagyobb mérete miatt (lásd 3.2-S4 függelék, BROCHET et al. 2010).

Az itt szerzett tapasztalataink alapján a témában végzett jövőbeli kutatásoknál mindenképpen érdemes lehet figyelembe venni a fajok egyedi csírázási dinamikáját, különös tekintettel arra, amit természetes körülmények között mutatnának, amikor a magokat nem távolítják el az ürüleből. Ez ugyanis pozitívan vagy akár negatívan is befolyásolhatja a magok csírázókéességét. További vizsgálatra szorul a gyors csírázás fitnessre gyakorolt hatása a vizes élőhelyek növényei között. Ennek egyrésztől hátrányai is lehetnek egy esetleges fokozott herbivória nyomás révén, illetve előnyei is adódhatnak az időben hamarabb elkezdett növekedés által (FIGUEROLA et al. 2005, FIGUEROLA és GREEN 2004). Korábbi tanulmányokhoz (BROCHET et al. 2010, LOVAS-KISS et al. 2015, SOONS et al. 2008) hasonlóan, a legtöbb mag az etetést követő 8 órán belül átjutott. Figyelembe véve, hogy a tőkés récék több tíz kilométert is megtesznek egy nap alatt, sőt vándorlás során akár még hosszabb utakat is (BARTEL et al. 2018, KLEYHEEG et al. 2019, URGYÁN et al. 2023), ezért az általunk vizsgált növényfajok esetében nem elhanyagolható terjedési mód lehet endozoochória. A tőkés récék ugyanakkor rövidebb távú napi mozgásokat is végeznek a vizes élőhelyek között (BARTEL et al. 2018, KLEYHEEG et al. 2017b), így az endozoochória ezekben az esetekben például hatékonyan segítheti az idegenhonos fajok ismételt megjelenését, és végső soron a megtelepedés sikerét is (ROUGET et al. 2016).

Az eredmények invázióbiológiai összegrézése

Európából származó táplálékbázis-vizsgálatok már korábban is kimutatták, hogy a récék több száz növényfaj magját képesek terjeszteni, beleértve számos idegenhonos fajt is (ALMEIDA et al. 2022), de terepi megfigyelések alapján tudjuk, hogy ez más vízimadarakra is igaz. Eredményeink alapján az endozoochór terjedési mód a nagyobb propagulum nyomáson keresztül előnyhöz juttathatja az idegenhonos növényeket az őshonos fajokkal szemben, különösen a hosszú távú terjedési (LDD) események során. Az endozoochória azonban az őshonos fajokhoz képest késleltetheti is az idegenhonos fajok magjainak a csírázását. Azonban a csírázási időben elszenvedett késedelem akár versenyelőnyt jelenthet az idegenhonos fajok számára, különösen, ha gyors növekedési rátával és a környezeti tényezőkkel szemben nagyobb plaszticitással rendelkeznek (RUPRECHT et al. 2014, SZABÓ et al. 2019). Mivel a magok tulajdonságainak bizonyított hatása van az átjutási időre és a csírázási sikerre, közvetve fontos szerepük van az endozoochór terjedési mód sikerére is.



2. ÁBRA. A kísérlet és az eredmények grafikus ábrázolása. A tőkés réce Európán belüli mozgását publikált és gyűrzési adatokon alapján ábrázolt térkép (Delany et al. 2006 térképe alapján). A pontokkal jelölt csoportok (felül) a kísérlet során használt idegenhonos (piros) és őshonos (zöld) magvakat illusztrálják, bal oldalon a kontroll magok, jobb oldalon pedig azok a magok találhatóak, amelyeket a tőkés récékkel megetettünk. A grafikon a magok túlélési arányát mutatja a bélrendszeren való átjutást követően (alsó pontcsoportok). A szürke pontok a bélrendszerben elvesztett magokat jelölik. A leveles növények száma a csírázóképesben mérhető különbségeket mutatja. Az idegenhonos magvak mindkét kezelésben gyorsabban csíráztak, mint az őshonos magvak. A piros nyilak hossza az eltelt csírázási időt jelzik.

4. VÍZINÖVÉNY-INVÁZIÓ HAZAI TRENDJE ÉS KÖVETKEZMÉNYEI

A vízinövényeknek kulcsszerepe van a vizes élőhelyek működésében. Az algákkal együtt ezek a fajok felelnek a primer produkció fenntartásáért, az ökoszisztéma stabilizálásáért, ezen felül táplálékbázist jelentenek számos élőlény számára, illetve a biogeokémiai ciklusok működésében is nélkülözhetetlenek (SANTOS et al. 2011). Az algáknál lassabb életmenetük miatt a vízinövények a hosszútávú változásokat indikálják, emiatt az élőhelyek rehabilitációjában is nélkülözhetetlenek (DEMARS és EDWARDS 2009, LORENZ et al. 2012). A vízinövények által nyújtott ökoszisztéma szolgáltatások súlya jellemzően csak akkor értékelődik fel, amikor az élőhelyek állapota a túlhasználat miatt leromlik, és amikor a vízi élőlények diverzitása már nagyon lecsökkent. Ilyen esetekben kiemelt figyelmet kap a vízben élő növényzet kezelése, védelme és értékelése, mivel ennek az élőlénycsoportnak az összetétele jelentősen befolyásolja az élőhely egészének az alapvető szerkezetét (SAND-JENSEN et al. 2000). Az invázió következtében a vízinövények nemcsak kiszorítják az őshonos fajokat, hanem át is alakítják az élőhelyeket, valamint megváltoztatják az ökoszisztéma működését, például a tápanyagforgalom és az oxigénháztartás zavarain keresztül. A vizes élőhelyek növényközösségeinek összetételében bekövetkező változások az őshonos fajok számának csökkenését, illetve a konzervációbiológiai és ökológiai állapot csökkenését okozhatják (RICHARDSON et al. 2011, AGUIAR és FERREIRA 2013, LIENDO et al. 2013), ami hosszútávon jelentős gazdasági, társadalmi és környezeti problémákhoz vezethet.

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). Magyarországon is egyre gyakoribbá válnak az inváziós vízinövényekkel kapcsolatos problémák, amelyek hatása nem csupán a természetvédelmi szempontból kiemelkedő területeket érinti, hanem a mezőgazdasági vízhasználatot, a rekreációs lehetőségeket és az árvízvédelem hatékonyságát is (D'ANTONIO és MEYERSON 2002). A klímaváltozás és az emberi tevékenységek negatív hatásai is tovább erősíthetik az inváziós fajok terjedését. Ezeknek a problémáknak a kezelése érdekében elengedhetetlen a vízinövényinvázió okainak, trendjeinek és következményeinek tudományos vizsgálata. Az ilyen kutatásokkal nemcsak az inváziós fajok terjedési sebességét tudjuk felmérni, de hasznos segítséget nyújthatnak hatékonyabb kezelési stratégiák kidolgozásához, amelyek segíthetik a vízgazdálkodást is. Az idegenhonos fajok okozta károk becsléséhez pedig feltétlenül szükség van az invázió mértékének és ütemének ismeretére (DUNCAN és YOUNG 2000, IBERITE et al. 2011).

Az alábbiakban két olyan általunk végzett tanulmányt mutatok be, amelyek a hazai vizekben megjelent idegenhonos növények terjedésének történetét és dinamikáját összegzik, és az inváziónak a magbankra kifejtett hatásáról szolgáltatnak új ismereteket.

4.1. Idegenhonos hínarak inváziójának dinamikája³

4.1.1 Bevezetés

Magyarországról a 18. század második feléből származnak az első idegenhonos hínarakra vonatkozó adatok, de a későbbi időszakokból is csak szórványos adatok állnak rendelkezésre (BOROS 1937, GOMBOCZ 1945, SZABÓ 2002, KIRÁLY et al. 2007). A vizes élőhelyek invázióval szembeni rossz ellenálló képessége miatt várhatóan nagy tömegben fognak megjelenni ezek a fajok. 2016-ig bezárólag nem ismertük pontosan a Pannon Ökorégióban élő inváziós hínarak számát, az invázió mértékét és a fajok inváziós tulajdonságait, nem tudtuk felmérni az inváziós veszély vagy fenyegetettség mértékét. A témában született egyetlen recens európai összefoglaló munka (HUSSNER 2012) pedig a valósághoz képest jóval kevesebb fajt jelzett a hazai flórából. Az alábbi tanulmány ezt a hiányosságot igyekezett pótolni. Célunk annak meghatározása volt, hogy (1) milyen idegenhonos hínarak találhatók a hazai flórában; (2) ezek közül mely fajok tekinthetők inváziósoknak, és ezek az invázió melyik stádiumában vannak.

4.1.2 Anyag és módszer

Biogeográfiai terület

A vizsgálat a Pannon Ökorégióra korlátozódott. Az ökorégió vizes élőhelyei több szempontból is kiemelten érzékenyek az idegenhonos vízinövények megtelepedésére. Számos olyan nagy folyó (Duna, Tisza) található itt, amelyek a biológiai invázió fő útvonalainak számítanak (TÖRÖK et al. 2003). Jellemző a kontinentális klíma némi szubmediterrán hatással, ami miatt gyakoriak a hosszú és meleg nyarak, ez pedig szintén segíti az idegenhonos fajok elterjedését (HAWKINS et al. 2003). A Pannon Ökorégió geológiaiailag aktív területnek számít, ami miatt nagy számban találhatók benne melegvízű források és kifolyók.

A fajkészlet

A kutatás során összegeztük az idegenhonos vízinövényfajok hazai előfordulási adatait. Az idegenhonos fajok kritériumait BLACKBURN et al. (2011) alapján használtuk. A hínár fajokat DEN HARTOG és SEGAL (1964) definíciója szerint határoztuk meg, azzal a kivétellel, hogy a hínarak közé emeltük a pleusztohelofiton életformájú fajokat (a vízben lebegő, de abból kiemelkedő), de kizártuk a kételtű (iszaplakó) fajokat, mivel azok a szárazföldi élőhelyeken is megélnek.

Az összeállított adatbázis magába foglalta a hazai termálforrásokon, a kifolyókon és a melegvízű patakokon 2007–2013 között végzett felmérések adatait. Összegeztük a legfontosabb regionális herbáriumokban található adatokat (BP, BPU, DE, JPU, SAMU, W and GJO, a rövidítéseket lásd THIERS 2014).

Az adatbázisban található gyakorisági értékek azoknak a flóratérképezési kvadrátoknak a számát jelölik, ahányban az adott faj előfordult (Közép-európai Flóratérképezési háló, ~35 km², NIKLFELD 1971). Becsültük a fajok első megjelenésének évét, így az adatbázis más nemzetközi adatbázisokkal is kompatibilis (pl. VERLOOVE 2006). A fajokat olyan kategorikus

³ 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.

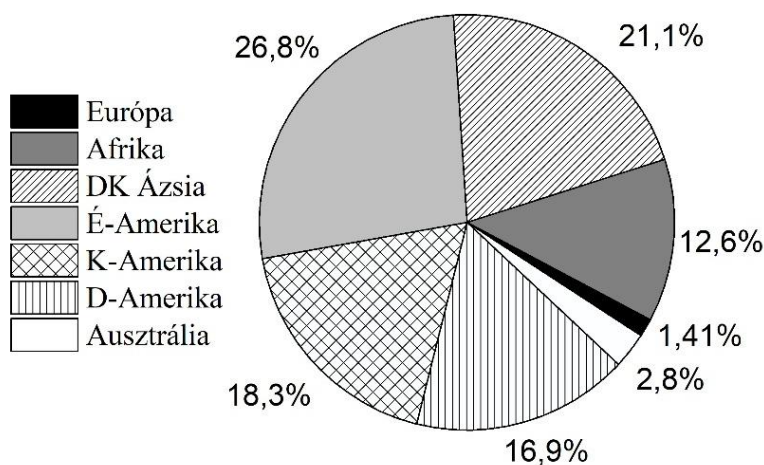
változók szerint is értékeltük, mint a földrajzi eredet, a terjedési útvonal (HULME et al. 2008 szerint), a hőmérsékleti igény (termál, hideg vagy mindkettő) és az invázió státusza (RICHARDSON et al. 2000 rendszere szerint).

Statisztikai elemzés

A kategorikus inváziós jellemzők és a gyakorisági értékek közötti összefüggéseket ANOVA segítségével elemeztük. A hőmérsékleti igény és az inváziós jellemzők kombinált hatását a fajok gyakoriságára kétutas ANOVA segítségével vizsgáltuk. Minden elemzést Statistica 7.0 programcsomagban végeztünk (StatSoft Inc.).

4.1.3 Eredmények és diszkusszió

Összesen 20 családból származó, mintegy 48 idegenhonos hínárfajt azonosítottunk a hazai flórában (1. táblázat), amiből hét faj (*Bacopa caroliniana*, *Houttuynia cordata*, *Hygrophila corymbosa*, *H. difformis*, *Limnophila sessiliflora*, *Rotala rotundifolia* és *Vallisneria gigantea*) addig még nem szerepelt a nemzetközi DAISIE listán (DAISIE 2009). A 48 faj 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 (Lansdown saját adatai, HUSSNER 2012). A legtöbb idegenhonos faj a *Hydrocharitaceae* (9 faj), *Nymphaeaceae* (5 faj) és a *Pontederiaceae* (4 faj) családba tartozik (1. táblázat). Származásukat tekintve a fajok többsége észak-amerikai, délkelet-ázsiai, közép- és dél-amerikai, illetve afrikai (1. ábra), ami egybevághat GARCÍA-BERTHOUS et al. (2005) által talált eredményekkel, szerintük az idegenhonos hínarak többsége Észak-Amerikából származik.



1. ÁBRA. A hazai flórában 1808–2012 között megjelent idegenhonos hínarak származási helye.

1. TÁBLÁZAT. A hazai flórában 2012-ig megjelent idegenhonos hínarak listája. A gyakorisági érték azon közép-európai flóratérképezési kvadrátok számát jelöli, ahol az adott fajt megtalálták. Inváziós státusz: cas-casual, nat-natural, inv-invasive. Útvonal: esc-kiszabadult, unaid-természetes.

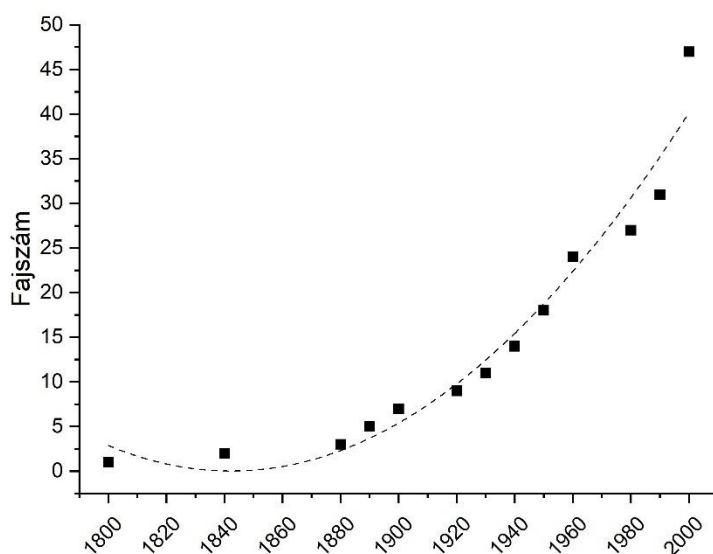
DAISIE listára új	Fajnév	Család	Első megfigyelés	Hivatkozás	Gyakori- ság	Inváziós státusz (RICHARDSON 2000)	Hőmérsék- letigény	Útvonal (HULME et al. 2008)
	<i>Azolla filiculoides</i> Lam.	Salv	1940	Soó 1964–1980	20	cas	Mindkettő	Esc, una
	<i>Bacopa caroliniana</i> (Walt.) B.L. Robins	Scroph	2005	saját megfigyelés	1	inv	Termál	Esc
	<i>Bacopa monnieri</i> (L.) Wettst.	Scroph	2005	KIRÁLY (ed.) 2009	1	nat	Termál	Esc
	<i>Cabomba caroliniana</i> A.Gray	Cabom	1937	KIRÁLY et al. 2007	50	nat	Mindkettő	Una
	<i>Ceratopteris thalictroides</i> (L.) Brongn.	Pterid	1968	SUBA 1968	2	inv	Termál	Esc
	<i>Egeria densa</i> Planch.	Hydro	1960	Jávorka, Csapody & Juhász, BP, 1960	5	nat	Termál	Esc, una
	<i>Eichhornia crassipes</i> (Mart.) Solms	Pont	1950	Soó 1964–1980	1	nat	Termál	Esc
	<i>Eichhornia diversifolia</i> (Vahl) Urb.	Pont	2005	KIRÁLY (ed.) 2009	1	cas	Termál	Esc
	<i>Elodea canadensis</i> Michx.	Hydro	1885	KIRÁLY et al. 2007	140	cas	Hideg	Esc, una
	<i>Elodea nuttallii</i> (Planch.) H.St. John	Hydro	1991	KIRÁLY et al. 2007	35	inv	Hideg	Esc, una
	<i>Gymnocoronis spilanthoides</i> DC.	Aster	1988	SZABÓ 2002	3	inv	Termál	Esc
x	<i>Houttuynia cordata</i> Thumb.	Sauru	2005	LUKÁCS et al. 2008	1	nat	Termál	Esc
	<i>Hydrilla verticillata</i> (L.f.) Royle	Hydro	1980	FELFÖLDY BP, 1980	3	cas	Termál	Esc
	<i>Hydrocotyle ranunculoides</i> L. f.	Apia	2005	KIRÁLY (ed.) 2009	5	inv	Mindkettő	Esc
x	<i>Hygrophila corymbosa</i> Lindau.	Acan	2005	LUKÁCS et al. 2008	1	inv	Termál	Esc
x	<i>Hygrophila difformis</i> Blume	Acan	2005	LUKÁCS et al. 2008	1	cas	Termál	Esc
	<i>Hygrophila polysperma</i> (Roxb.) T. Anderson	Acan	1958	SUBA 1968	5	cas	Termál	Esc
	<i>Lagarosiphon major</i> (Ridl.) Moss	Hydro	2005	KIRÁLY (ed.) 2009	3	nat	Termál	Esc
	<i>Lemna aequinoctialis</i> Welw.	Lemna	2005	MESTERHÁZY et al. 2008	6	nat	Hideg	Esc, una
	<i>Lemna minuta</i> Kunth in F.W.H.von Humboldt	Lemna	1984	MESTERHÁZY et al. 2007	40	inv	Hideg	Esc, una
	<i>Lemna turionifera</i> Landolt	Lemna	2005	MESTERHÁZY et al. 2008	14	inv	Hideg	Esc, una
x	<i>Limnophila sessiliflora</i> (Vahl) Blume	Plant	1940	Soó 1964–1980	5	nat	Termál	Esc
	<i>Ludwigia alternifolia</i> L.	Onag	1940	Soó 1964–1980	1	cas	Termál	Esc
	<i>Ludwigia grandiflora</i> (Michx.) Greuter & Burdet	Onag	2005	KIRÁLY (ed.) 2009	2	nat	Termál	Esc
	<i>Ludwigia repens</i> J.R.Forst.	Onag	1924	Soó 1964–1980	7	nat	Termál	Esc

1. TÁBLÁZAT. (Folytatás)

DAISIE listára új	Fajnév	Család	Első megfigyelés	Hivatkozás	Gyakori- ság	Inváziós státusz (RICHARDSON 2000)	Hőmérséklet igény	Útvonal (HULME et al. 2008)
	<i>Mimulus guttatus</i> Fisch. ex DC.	Scroph	1994	BALOGH et al. 2001	3	nat	Termál	Una
	<i>Monochoria korsakowii</i> Regel & Maack	Pont	1988	BARTHA et al. 2000	3	nat	Mindkettő	Esc
	<i>Myriophyllum aquaticum</i> (Vell.) Verdc.	Halora	1968	SUBA 1968	3	nat	Termál	Esc
	<i>Myriophyllum heterophyllum</i> Michx.	Halora	2006	BARINA 2006	2	nat	Termál	Esc
	<i>Najas gracillima</i> (A. Braun ex Engelm.) Magnus	Hydro	2012	MESTERHÁZY et al. 2014	1	nat	Termál	Una
	<i>Najas guadalupensis</i> (Spreng.) Magnus	Hydro	2005	KIRÁLY (ed.) 2009	3	nat	Termál	Esc
	<i>Nelumbo nucifera</i> Gaertn.	Nelumb	1955	Soó 1964–1980	2	cas	Termál	Esc
	<i>Nuphar advena</i> (Aiton) W.T. Aiton	Nymph	1920	Soó 1964–1980	1	nat	Termál	Esc
	<i>Nymphaea</i> 'Blue Bird' (<i>N. micrantha</i> × <i>N. capensis</i>)	Nymph	1900	SZABÓ 2002	1	cas	Termál	Esc
	<i>Nymphaea lotus</i> var. <i>thermalis</i> L.	Nymph	(1798)1842	Soó 1964–1980	3	inv	Termál	Esc
	<i>Nymphaea rubra</i> Roxb. ex Andrews	Nymph	1891	SZABÓ 2002	3	nat	Termál	Esc
	<i>Nymphaea nouchali</i> var. <i>caerulea</i> (Savigny) Verdc.	Nymph	1891	SZABÓ 2002	6	nat	Termál	Esc
	<i>Pistia stratiotes</i> L.	Arac	1966	Soó 1964–1980	15	nat	Mindkettő	Una
	<i>Pontederia cordata</i> L.	Pont	2005	saját dokumentált megfigyelés	1	inv	Mindkettő	Esc
x	<i>Rotala rotundifolia</i> (Buch.-Ham. ex Roxb.) Koehne	Lythr	1998	SZABÓ 2002	7	nat	Termál	Esc
	<i>Sagittaria subulata</i> (L.) Buchenau	Alism	1965	SUBA 1968	3	nat	Termál	Esc
	<i>Salvinia auriculata</i> Aubl.	Salv	1964	Soó 1964–1980	1	nat	Termál	Esc
	<i>Saururus cernuus</i> L.	Sauru	2005	saját dokumentált megfigyelés	1	cas	Termál	Esc
	<i>Shinnersia rivularis</i> (A.Gray) R.M.King & H.Rob.	Aster	1998	SZABÓ 2002	5	nat	Termál	Esc
	<i>Utricularia gibba</i> L.	Lentib	1936	SZABÓ 2002	1	nat	Termál	Esc
x	<i>Vallisneria gigantea</i> Graebn.	Hydro	1891	SIMONKAI BP, 1891	7	nat	Termál	Esc
	<i>Vallisneria spiralis</i> L.	Hydro	1808	Soó 1964–1980	16	inv	Termál	Esc

Pontosan nem lehet meghatározni, mikor jelent meg az első idegenhonos faj a hazai vizekben. A *Vallisneria spiralis* 1808-as adata számít az első biztos adatnak, de már 1798-ban is említik a *Nymphaea lotus* var. *thermalis* Nagyvárád mellől, azonban ennek a populációnak az őshonossága egyelőre kétséges. Molekuláris taxonómiai vizsgálatok ugyan bizonyították, hogy ez a populáció nem terciér reliktum (LACZKÓ et al. 2019), de a populáció őshonosságának a kérdését ez nem tisztázta. A *Nymphaea lotus* első dokumentált telepítése a Hévízi-tóba történt 1842-ben. Az idegenhonos fajok száma az első 1805 és 2005 között exponenciálisan növekedett (2. ábra). Számos fajt már több mint 100 éve betelepítettek, de a fajok közel fele csak 1960 után jelent meg (1. ábra). Ennek értékelésekor érdemes figyelembe venni, hogy a hazai florisztikai kutatási aktivitás 1990-et követően jelentősen megugrott, ami a mintavételi erőfeszítés növekedésén keresztül hatással lehet a fajok megtalálási valószínűségére is.

Az idegenhonos inváziós hínarak szignifikánsan nagyobb gyakorisággal vannak jelen a flórában, mint a nem inváziós fajok ($F_{1,46} = 17,27$; $p = 0,0001$), és az idegenhonos fajok közel 80%-a termálvizekhez kötődik. Ugyanakkor, ha a gyakoriság értékelésekor figyelembe vesszük a fajok hőmérsékleti igényeit, a hideg vizet kedvelő fajok gyakorisága magasabb, mint a termálvizekben élők ($F_{2,45} = 10,3$; $p = 0,002$). A hideg vizet kedvelő idegenhonos fajok gyakoribbak még a meleg vizeket kedvelő inváziós fajoknál is ($F_{2,42} = 2,14$; $p = 0,04$). Ez az eredmény előrejelíti, hogy a nem termál (hideg) vizekhez alkalmazkodott idegenhonos fajok (pl. *Azolla filiculoides*, *Cabomba caroliniana*, *Elodea canadensis*, *E. nutallii*, *Hydrocotyle ranunculoides*, *Lemna minuta*) sokkal veszélyesebbek (vagy később azok lesznek), mint a termálvizekből még ki nem jutott fajok.



2. ÁBRA. A hazai flóra idegenhonos hínárfajainak száma 1808–2012 között.
(A szaggatott vonal polinomiális regresszió: $R^2 = 0,9474$, $p < 0,001$).

A betelepülés módját illetően a fajok többsége szándékos kiültetés, kiszabadulás vagy szennyeződés útján került a természetbe. A fajok 79%-a kertészeti hasznosításból (kerti tavak, akvárium) jutott ki a természetbe. Számos faj esetében azonban nem lehetett biztosan meghatározni a terjedési módot, mint például a kanadai átokhínár (*Elodea canadensis*), a kislevelű átokhínár (*E. nutallii*), az apró békalencse (*Lemna minuta*) és a *L. turionifera* esetében. A békalencsefajok (*Lemna* spp.) vélhetően a vízi madarak segítségével (KEDDY

1976), míg az átokhínarak (*Elodea*) a vízi kereskedelmi útvonalakon jutottak el a Pannon Ökorégióba. Csak nagyon kivételes esetben ismerjük pontosan egy faj megjelenésének történetét, ilyen pl. a rizsgyom (*Monochoria korsakowii*), amelyről biztosan tudjuk, hogy az indiánrizs (*Zizania aquatica*) vetőmagjaival került be az országba (BARTHA et al. 2000). Több faj (pl. *Gymnocoronis spilanthoides*, *Houttuynia cordata*, *Hygrophila corymbosa*, *H. difformis*, *Vallisneria gigantea*, *V. spiralis*) esetében bizonyított továbbá, hogy a természetes termálvíz kifolyókba szándékosan, termesztési-kereskedelmi céllal ültették, és szállították a nyugat-európai piacokra. Ez utóbbi fajok jelentik a legnagyobb fenyegetést az őshonos fajokra nézve, mert ezek a fajok rendelkeznek a legnagyobb növekedési rátával, és gyorsan terjedve képesek a rendelkezésre álló víztestet teljes keresztmetszetében benőni, kiszorítva onnan minden más fajt.

Korábbi tanulmányok már bizonyították, hogy az idegenhonos hínarak megjelenésének valószínűsége jóval nagyobb a hajózási útvonalak mentén, a turisztikai célpontok és a sűrűn lakott települések környezetében (LEUVEN et al. 2009, PANOV et al. 2009). Eredményeink szerint az idegenhonos hínarak 80%-a termálvizekhez kötődik, de más tényezők, mint pl. a fajok kertészeti célú alkalmazása is szignifikáns összefüggésben van a gyakoriságukkal. Ez egybevág azokkal az eredményekkel, amelyek szerint a kereskedelmi forgalomban levő termesztett fajok jelentik az egyik legnagyobb veszélyforrást az édesvízi biodiverzitás számára (DUGGAN 2010).

A biodiverzitást veszélyeztető tényezők közül az idegenhonos fajok ember általi terjedése az egyik legjelentősebb. Az invázió ütemét általában nem értékelik együtt a klímaváltozás hatásaival, pedig ezek bizonyítottan szoros összefüggésben állnak egymással (THUILLER et al. 2007). A melegebb éghajlatokról származó hínaraknak a mérsékelt égövben való megtelepedését azok a pontszerűen elhelyezkedő vizes élőhelyek segítik, amelyek mint „fűtött-szigetek” funkcionálnak (WALTHER et al. 2009). Az idegenhonos hínarak többsége a Pannon Ökorégióban ezekhez az élőhelyekhez kötődik, ugyanis a termálvízforrások és a kifolyók szigetszerű foltokként működő élőhelyeknek is tekinthetők. Eredményeink szerint Európában a hazai édesvízi élőhelyeket éri az egyik legmagasabb inváziós nyomás. Ezek az élőhelyek sokkal komolyabb veszélynek vannak kitéve, mint azt korábban gondoltuk (HUSSNER 2012). Magyarország ráadásul a déli folyosónak nevezett egyik legfőbb európai inváziós útvonal közepén helyezkedik el (PANOV et al. 2009). Ez jelentősen növeli a régió növényi invázióval szembeni kitettségét, ezért az inváziós állapot összegzése nagyon is időszerű. A jövőben érdemesnek tartjuk folyamatosan nyomon követni a már megtelepedett, meghonosodott, de nem inváziós idegenhonos hínarak állományainak a számát és méretét, a magbank jellemzőit, a funkcionális jellemzőit, továbbá, hogy milyen módon és milyen interakcióban lehetnek más őshonos fajokkal. Ezek mind szükségesek a fajok veszélyességének értékeléséhez, esetleg a szükséges kezelések tervezéséhez.

4.2. Idegenhonos hínarak inváziójának hatása az élőhely magbank összetételére⁴

4.2.1 Bevezetés

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 magbankjellemzői döntenek, ezek határozzák meg az élőhely rezilienciáját és hosszútávon az invázióval szembeni védekezőképességét. A honos és idegenhonos fajok funkcionális jellemzőinek egy átfogó elemzése arra a következtetésre vezetett, hogy az idegenhonos fajokra sokkal kevésbé jellemző a perzisztens magbank létrehozása (THOMPSON et al. 1995), mint a terjedő (inváziós) őshonos fajokra. GIORIA és PYŠEK (2016) szerint ugyanakkor az idegenhonos fajok talajmagbank sűrűsége nagyon alacsony és nagyon magas is lehet attól függően, hogy az adott fajnak milyen a szaporodási stratégiája és milyen jellemzői vannak az invázióval érintett élőhelynek.

A perzisztens magbankban a magok sűrűségét, illetve a magbank és a talajfelszíni vegetáció közötti hasonlóságot nagymértékben meghatározza a szukcesszió stádiuma, a közösség stabilitása és a zavartság mértéke. Következésképpen különböző típusú élőhelyeken a magbanknak más szerepe van (BOSSUYT és HONNAY 2008, HOPFENSBERGER 2007). A viszonylagosan stabil élőhelyeken a magbank sűrűsége, illetve a magbank és a talajfelszíni vegetáció közötti hasonlóság alacsony (VALKÓ et al. 2014). Ezeken az élőhelyeken a fajok megtelepedését segítő jellegek megléte fontosabb, mint a hatékony terjedést segítőké (BOSSUYT és HONNAY 2008, BROWN és OOSTERHUIS 1981). A termálvizek az egész éven át tartó hőmérsékletük miatt stabil élőhelyeknek számítanak, ezért a magbank sűrűsége, illetve a magbank és a felszíni vegetáció közti hasonlóság feltételezhetően alacsony. De nem ismert, hogy az inváziós hínarak milyen mértékben formálták át ezt a két jellemzőt. Az esetleges természetvédelmi beavatkozások (pl. az inváziós fajok visszaszorításának) tervezésekor ezt mindenképpen ismerni kell.

Vízi környezetben nem magbankról, hanem propagulum bankról szokás beszélni, amely egyaránt magában foglalja a magokat és a vegetatív szaporító képletek minden típusát is (POIANI és JOHNSON 1989). A vízinövények (hínarak és mocsári növények) esetében az ivaros szaporítóképletekkel (magok, spóra) történő szaporodás másodlagos szereppel bír, a populációk fenntartásában a vegetatív szaporodás hangsúlyosabb. De ez nem jelenti azt, hogy a vizes élőhelyek magbankjának ne lenne ugyanolyan szerepe, mint a teresztris élőhelyeken a kolonizáció, a populációk fenntartása (MCMILLAN 1988, TERRADOS 1993) és egy újraterlepedés során (BONIS és LEPART 1994, GRILLAS et al. 1993, LECK és SIMPSON 1987).

A hínárnövényzet magbankjával kapcsolatos tanulmányokban a magbank összetételét szinte minden esetben a talajfelszíni vegetáció összetétele, illetve a víz és az üledék mélységének függvényében elemezték. A mi kutatásunk célja az volt, hogy részletesen elemezzük a vízinövény-vegetáció őshonos és idegenhonos fajainak magbank jellemzőit egy

⁴ 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.

olyan termálvíz kifolyó mentén, ahol a víz hőmérséklete a folyásirány mentén csökken. A kutatás során a következő hipotéziseket fogalmaztuk meg: (1) az idegenhonos és őshonos növényfajok állományai a vízhőmérséklet, pH és üledékjellemzők mentén elkülönült állományokban vannak jelen; (2) a magbank fajösszetétele tükrözi a felszíni vízinövényzet fajösszetételét, ennek megfelelően a magbank összetétele különbözik a folyó felvízi- és alvízi szakaszain.

4.2.2 Anyag és módszer

Vizsgálati terület

A vizsgálatot a Hévízi-tó kifolyójában végeztük, ami egy erősen módosított, de természetes eredetű vízfolyás. A csatorna vizét a tó adja, amit egy víz alatti termálvízforrás táplál, ezért a csatorna felvízi szakaszán a víz hőmérséklete, kémhatása és a vezetőképessége is közel állandó, ugyanakkor folyásirányban lefelé a víz hőmérséklete fokozatosan csökken. A víz oxigéntartalma, ami hőmérsékletfüggő, a felvízi szakaszon t-k. állandó, de az alvízi szakaszon a vízhőmérséklet, turbulencia és a növényzeti borítottság függvényében változik (1. és 2. ábra). A Hévízi-csatorna hossza 13 km, 113–104 m tengerszint feletti magasságban fut. A terület klímája kiegyenlített, nedves kontinentális (csapadékmennyiség 650–700 mm, átlagos hőmérséklet 10–11 °C). A tó és környéke védett terület, de kiemelt turisztikai célpontnak is számít. A tóban és a csatornában az őshonos fajok mellett számos idegenhonos hínárnövénynek is élnek állandó populációi.

A tó fürdővé alakításával párhuzamosan a tó vizét kertészeti célokra is hasznosították már a 20. század elején (BOROS 1937, SZABÓ 2002). A tó és környékének természetes növényzetét a 18. századi leírásokból ismerjük. Ez alapján a tó és annak kifolyójának természetes növényzetét *Myriophyllo-Potametum*, *Hydrochari-Stratiotetum*, *Schoenetum nigricantis*, *Juncetum subnodulosi*, *Agrostetum albae*, *Festucetum pratensis*, *Scirpo-Phragmitetum* és *Salicetum cinereae* társulások alkották. Napjainkban ezek közül csak a csatorna alvízi szakaszain található meg a *Myriophyllo-Potametum* növényzet. A 19. században trópusi tündérrózsa fajok dokumentált telepítése is történt a tóba (LOVASSY 1908), illetve az 1980-as években akvárium dísnövény termesztés céljára hasznosították a csatorna felvízi szakaszát.

Növényzet és a környezeti változók felmérése

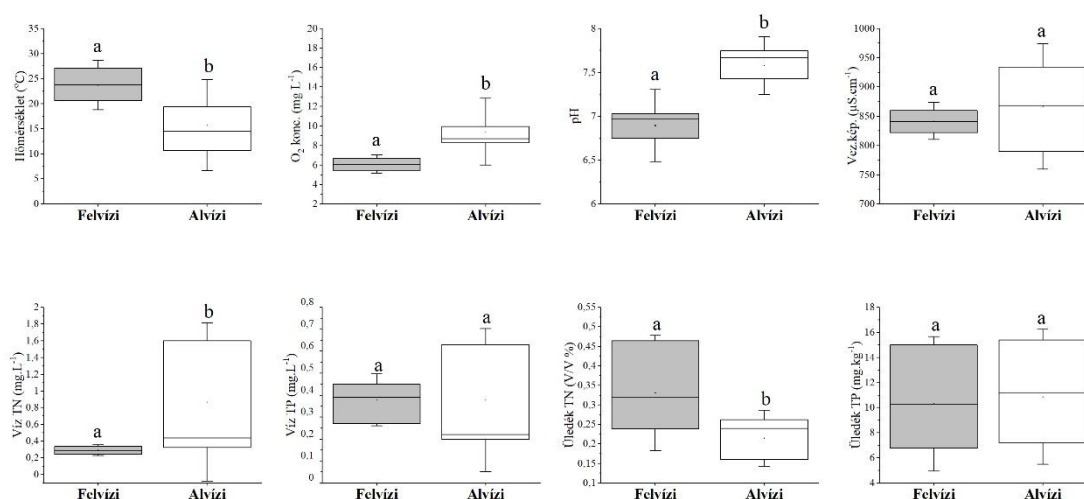
20 db 2 × 2 m-es mintavételi kvadrátot jelöltünk ki a csatorna mentén. Mivel az idegenhonos növények koncentráltan jelennek meg a vízben, ezért 10 db kvadrátot a csatorna felvízi szakaszán, 10 db kvadrátot a csatorna alvízi szakaszán helyeztünk el. Az alvízi és a felvízi szakasz közötti távolság 9,5 km volt. A növények százalékos borításának becslését 2013 augusztusában végeztük. A felmérés idején minden kvadrátból egy vízmintát és egy üledékmintát vettünk, amelyből a növényi tápanyagmennyiséget reprezentálandó összes nitrogén- (továbbiakban TN) és összes foszfor- (továbbiakban TP) tartalmat meghatároztuk az MTA ATOMKI Hertelendy Ede Környezetkémiai Laboratóriumában. A víz hőmérsékletét, a vezetőképességét, a kémhatását és az oxigéntartalmát minden kvadrátban havi rendszerességgel egy éven keresztül a helyszínen mértük.

Magbankmintavétel és csíráztatás

Az életképes magbank vizsgálatára POIANI és JONHSON (1988) csíráztatásos módszertanát alkalmaztuk. BOEDELTE et al. (2003) mintavételi elrendezését követve minden kvadrátból öt kiszúrt talajmintát (7 cm átmérőjű, 10 cm mély) vettünk 2014 februárjában iszapostalaj-mintavevővel (Hydro-Bios, Altenholz). A kis méretű (4 m²) kvadrátok miatt az 5 furat/kvadrát

érték a módszertan szerinti minimális érték, de összehasonlítva más tanulmányokban használt 25 m²-es kvadrátokkal a mintavételi erőfeszítést elégségesnek tekintettük. A furatokat a csatorna hossz tengelyére merőlegesen felvett vonal mentén helyeztük el, amely érintette a mocsári növényzetet és a mederközép hínárvegetációt is.

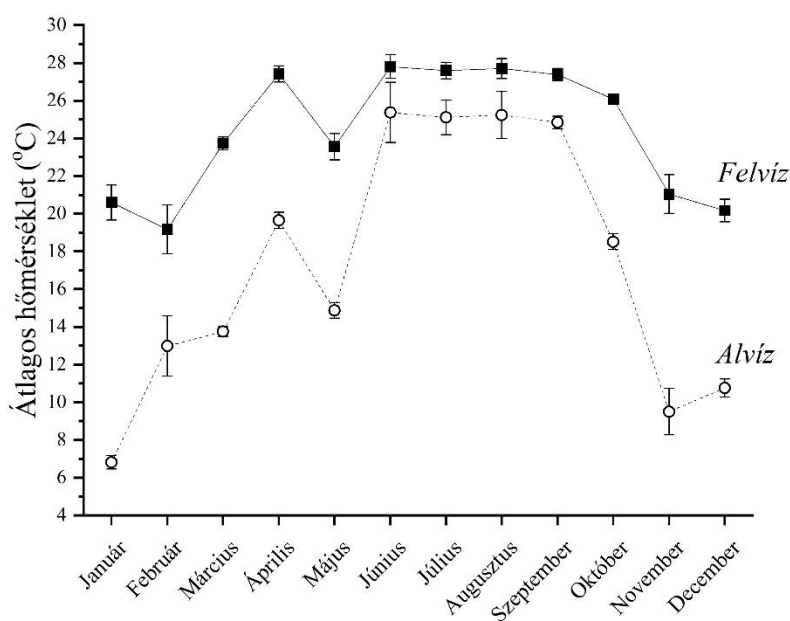
Az egyes furatokat még a terepen alsó és felső 5 cm-es almintákra osztottuk fel, ezzel azonosítva a perzisztens és tranziens magbankképzési stratégiát követő fajokat. A mintákat hűtőben, 4 °C-on tároltuk. Az azonos kvadrátokból származó almintákat összeöntöttük. A magbankmintákat 3 és 0,2 mm lyukbőségű szitán történő átmosással koncentráltuk (TER HEERDT et al. 1996). A legsűrűbb szitával el tudtuk távolítani legtöbb faj vegetatív propagulumait, ugyanakkor a *Lemna* fajok propagulumait ez vélhetően nem szűrte ki.⁵



1. ÁBRA. A vizsgálat során mért környezeti változók értékeinek boxplot ábrája. A hibasávok az adatok standard hibáit jelölik, az eltérő betűk szignifikáns különbséget mutatnak (ANOVA).

BOEDELTE et al (2002) módszertanát követve a koncentrált magbankmintákat előzetesen sterilizált és 1:1 arányú homok-virágföld keverékkel megtöltött cserepekbe rétegeztük 5–10 mm vastagságban. Minden cserepet fűtetlen üvegházban, ioncserélt vízben teljesen elmerítettük mindaddig, amíg új hínárnövény-csírázást már nem tapasztaltunk. Ezt követően a cserepekben nedves-izapos viszonyokat tartottunk fenn, biztosítva a mocsári növények csírázását. Az üvegházi csírázás 2014 áprilisától októberig tartott, mely idő alatt az üvegház és a víz hőmérséklete egyaránt ideális volt a honos és idegenhonos növények csírázásához. A napi minimális hőmérséklet 10 °C (április) és 26 °C (július) között, míg a maximális hőmérséklet 12 °C (október) és 41°C (július) között változott.

⁵ Több faj (*Salvinia*, *Azolla*) spórái és a csillárlák (*Chara*, *Nitella*) szaporítóképletei is átjuthattak, ettől függetlenül a továbbiakban csak magbank néven hivatkozom rá.



2. ÁBRA. A víz hőmérséklet havi szintű változása a csatorna alvízi és felvízi szakaszain 2013-ban.

Adatelemzés

A környezeti változók, a talajfelszíni vegetáció (továbbiakban vegetáció) és a magbank jellemzőinek a csatorna alvízi és felvízi szakaszai közötti kvadrát szintű összehasonlítását ANOVA és Tukey post-hoc teszt alkalmazásával elemeztük. A magbank minták elemzését elvégeztük a teljes mintára, illetve az alvízi és felvízi almintákra vonatkozóan is. A magsűrűséget csírázott mag/m² értékben adtuk meg. Mivel a sás csírák egy jó része még határozás előtt elpusztult, ezért a sásokat csak nemzettség szinten kezeltük. A többi növényt faji szintig határoztuk meg.

Shannon entrópia természetes alapú logaritmusán keresztül elemeztük a felszíni vegetáció és a magbank diverzitása közötti hasonlóságot. A magbank és a felszíni vegetáció közötti hasonlóságot a Sørensen indexszel fejeztük ki (LEGENDRE és LEGENDRE 1998). Az egyváltozós statisztikai elemzéseket STATISTICA 8.0 programcsomagban végeztük. RDA elemzést végeztünk a fajkompozíció (vegetáció és magbank) és a környezeti változók közötti kapcsoltság vizsgálatára, amit CANOCO 5.04 programban végeztük (TER BRAAK és ŠMILAUER 2012). Spearman rang korrelációt alkalmaztunk a környezeti változók, a vegetáció és a magbank jellemzők közötti összefüggések vizsgálatához (ZAR 1999).

4.2.3 Eredmények

A vegetáció, a magbank és a környezeti változók kapcsolata

Az RDA elemzés alapján a csatorna alvízi és felvízi szakaszain a környezeti paraméterek, illetve a vegetáció és a magbank fajösszetétele eltérő volt (3. ábra). Az első két RDA tengely a variancia nagy részét magyarázta (a felszíni vegetáció esetében 79,2%, a magbank esetében 64,1%). A felvízi szakaszon a magasabb vízhőmérsékletet és magasabb TN és vezetőképesség értékeket mértünk. Az alvízi és felvízi szakaszokon a vegetáció fajösszetétele az eltérő vízhőmérséklet és kémhatás miatt, míg a magbank fajösszetétele a hőmérséklet miatt tért el.

Szignifikáns összefüggést találtunk a környezeti változók, a vegetáció és a magbank fajösszetétele között (4.2-S1. függelék). Nem találtunk összefüggést az iszap tápanyag-összetétele és a vegetáció egyik jellemzői között sem. A felszíni vegetációban a mocsári növények Shannon diverzitása szignifikánsan magasabb volt a magasabb vízhőmérsékletű helyeken, míg szignifikánsan alacsonyabb volt magasabb oxigénszint és a víz lúgosabb kémhatása mellett. A hínarak Shannon diverzitása szignifikánsan magasabb volt a melegebb és magasabb vezetőképességgel rendelkező helyeken, míg szignifikánsan alacsonyabb volt a magasabb oxigénszint mellett. Az őshonos fajok diverzitása negatívan korrelált a vízhőmérséklettel és vezetőképességgel, és pozitívan korrelált a víz oxigéntartalmával. Az idegenhonos fajok diverzitása negatívan korrelált a víz TN, oxigéntartalmával és a kémhatással, illetve pozitívan korrelált a hőmérséklettel és a vezetőképességgel.

A magbankban a mocsári növények diverzitása negatívan korrelált az üledékben mért TN koncentrációval, a víz hőmérsékletével és vezetőképességével, míg pozitív korrelációt mutatott a víz TN és oxigéntartalmával, illetve kémhatásával. A magbankban a hínárnövények diverzitása negatívan korrelált a vízhőmérséklettel, és pozitívan a kémhatással. A csírázott őshonos fajok diverzitása negatív összefüggésben állt az üledék TN tartalmával, a víz hőmérsékletével és vezetőképességével, és pozitívan korrelált a víz TN és oxigéntartalmával, illetve kémhatásával (4.2-S1. függelék).

A vegetáció és a magbank jellemzői

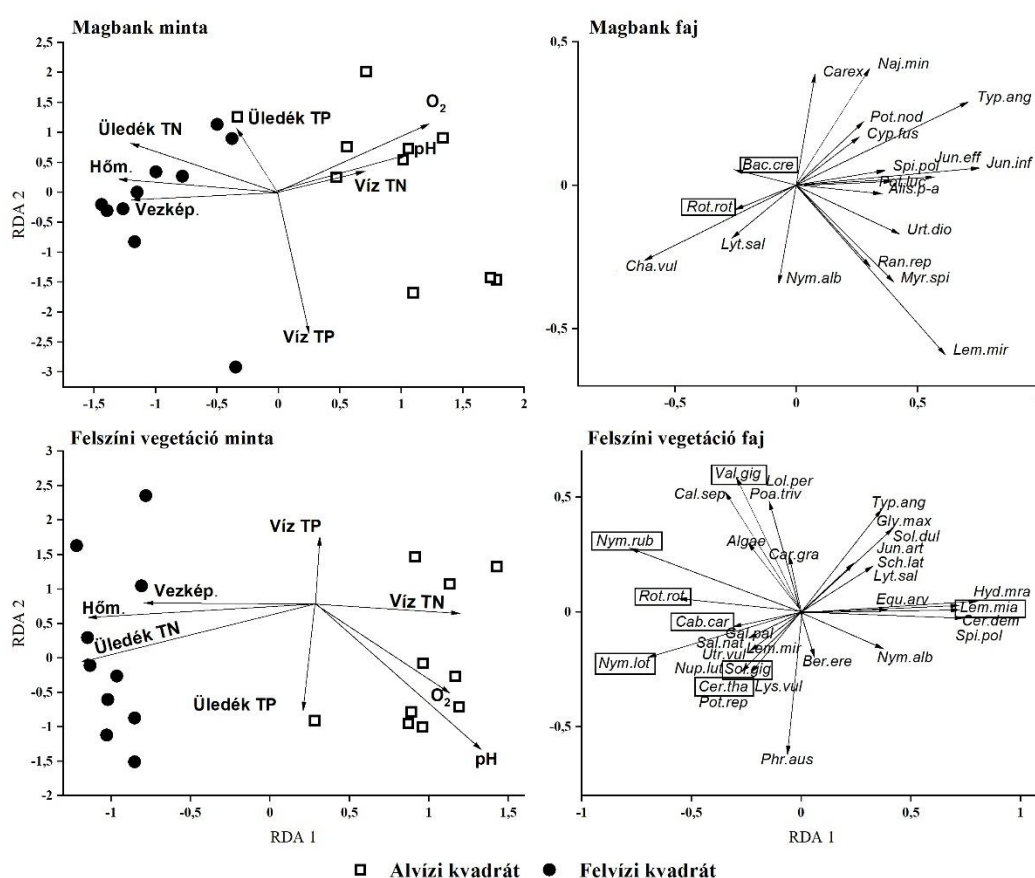
A felszíni vegetációban összesen 34 fajt találtunk (26 őshonos és 8 idegenhonos), míg a magbankban 19 faj volt jelen (17 őshonos és 2 idegenhonos). Hét olyan fajt találtunk, amely a magbankban és a felszíni vegetációban egyaránt előfordult, míg 27 faj csak a vegetációban és 12 faj csak a magbankban volt jelen (1. táblázat).

A felvízi szakaszon 21 fajt találtunk a vegetációban (13 őshonos, 8 idegenhonos). 7 faj megtalálható volt a magbankban (5 őshonos, 2 idegenhonos), melyek közül mindegyik faj előfordult a magbank felső (0–5 cm) rétegében, de csak négy volt jelen az alsóbb rétegekben (5–10 cm). Az őshonos fajok közül a *Chara vulgaris*-t találtuk a legnagyobb mennyiségben az alsó és a felső talajrétegekben egyaránt, és ez a faj adta a magbank 4–100%-át is. A többi faj nagy (pl. *Nymphaea alba*, *Lemna minor*) vagy elhanyagolható mennyiségben (*Typha angustifolia*) volt jelen. Az idegenhonos fajok közül kizárólag a *Rotala rotundifolia* és *Bacopa crenata* fordult elő a magbankban.

Az alvízi szakaszon 19 fajt azonosítottunk a vegetációban (17 őshonos, 2 idegenhonos). A magbankban összesen 16 fajt találtunk (mind őshonos), amelyből minden faj előfordult a felső rétegekben, de csak 10 az alsó rétegekben. A leggyakoribb faj a *Lemna minor*, *Typha angustifolia* és *Juncus inflexus* voltak. A legnagyobb denzitásban a *Nymphaea alba*, *Najas minor* és *Alisma plantago-aquatica* voltak, a többi fajnak azonban nem volt számottevő magbankja.

A Sørensen hasonlósági index a felvízi szakaszon 0,04, az alvízi szakaszon 0,11 volt (2. táblázat), mely alacsony mértékű hasonlóságot mutatott a magbank és a vegetáció fajösszetétele között. Az alvízi és felvízi kvadrátok között szignifikáns különbséget találtunk a teljes (0–10 cm), illetve a felső (0–5 cm) magbank rétegek fajszáma és magsűrűség értékeiben (az alvízi szakaszok értékei alacsonyabbak voltak, ANOVA $p < 0,05$). Az alsó rétegekben (5–10 cm) mért fajszám és magsűrűség értékek nem különböztek a szakaszok között (ANOVA, $p > 0,05$, 4. ábra).

A magbankban található hidrofiton, helofiton és őshonos fajok száma szignifikánsan alacsonyabb volt a felvízi kvadrátokban, ugyanígy a teljes, a helofiton és az őshonos fajok magbank denzitása is (2. táblázat). Nem volt szignifikáns különbség a felvízi és alvízi kvadrátok között a teljes és helofiton fajszám, illetve a helofiton és hidrofiton borítás között. Nem találtunk különbséget a szakaszok között az idegenhonos fajok száma, a hidrofiton és az idegenhonos fajok magsűrűség értékeiben.



3. ÁBRA. A környezeti változóknak a vegetáció- és a magbank fajösszetételére gyakorolt hatását bemutató RDA ordinációja. Az ordinációk faj-abundancia adatokon alapulnak. TN = összes nitrogén, TP = összes foszfor. Az idegenhonos fajok nevei keretezve vannak.

4.2.4 Diszkusszió

A Hévízi-csatorna alvízi és felvízi szakaszain a magbank és a vegetáció jellemzőinek összehasonlítása során kapott eredmények csak részben igazolták az előzetes hipotéziseinket. Az idegenhonos növényzet a felvízi szakaszon dominált, míg az alvízi szakaszon csak egy idegenhonos faj volt található. Az idegenhonos növényzet ilyen nagy kontrasztjához az általunk mért környezeti változók közül főleg a víz hőmérséklet, pH és üledék TN tartalmának különbségei vezethetnek, de egyéb (általunk nem vizsgált) tényezők is szerepet játszhatnak. A kutatás egyik hátránya, hogy nagyon egyedi élőhelyen végeztük, nem lehet térbeli ismétlést végezni hasonló termálvízkifolyóban, ezért a kapott összefüggések általánosítása is nehéz. Ugyanakkor a víz hőmérséklet nagy valószínűséggel tehető felelőssé a talált különbségek legalább egy részéért, melyek az általunk megfigyelt alvízi és felvízi szakaszok növényzet-összetételeiben adódtak.

1. TÁBLÁZAT. A Hévízi-csatorna alvízi és felvízi szakaszain a felszíni vegetációban és a magbankban megtalált fajok. N_{Plot} : kvadrátok száma, ahol a faj előfordult; %: átlagos borítás; N_{Samp} : minták száma, amiben a faj csírázott; N_{Seed} : a csírázott magok teljes száma; n: kvadrátok és minták száma. Az életforma típusok megnevezése HUTCHINSON (1975) munkáját követik.

Fajnév	Felvízi vegetáció		Alvízi vegetáció		Felvízi magbank		Alvízi magbank	
	N_{Plot} (n=10)	%	N_{Plot} (n=10)	%	N_{Samp} (n=10)	N_{Seed}	N_{Samp} (n=10)	N_{Seed}
Planophyta								
Pleuston s.l.								
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>			10	19,7				
<i>Lemna minor</i>			1	30	2	18	8	76
<i>Lemna minuta</i>	1	0,5	9	9,2				
<i>Lemna trisulca</i>	1	0,5						
<i>Ceratophyllum demersum</i>			10	71,6				
<i>Riccia fluitans</i>	1	0,5						
Rhizophyta								
Hyphydates								
<i>Cabomba caroliniana</i>	2	31,5						
<i>Chara vulgaris</i>					9	58	2	3
<i>Myriophyllum spicatum</i>							1	3
<i>Najas minor</i>							5	12
<i>Potamogeton lucens</i>							3	3
<i>Utricularia vulgaris</i>	1	0,5						
<i>Vallisneria spiralis</i>	2	47,5						
Ephydates								
<i>Nuphar lutea</i>			3	7,2				
<i>Nymphaea alba</i>	1	5	5	13	9	38	8	37
<i>Nymphaea lotus</i>	8	40,6						
<i>Nymphaea rubra</i>	9	31,7						
<i>Potamogeton nodosus</i>							2	3
<i>Salvinia natans</i>	1	0,5						
<i>Spirodela polyrrhiza</i>			10	11,5			2	2
Hyperhydates (Helophytes)								
<i>Alisma plantago-aquatica</i>							3	6
<i>Bacopa crenata</i>					1	1		
<i>Berula erecta</i>			1	0,5				
<i>Carex</i> spp.	2	2,8	1	2			1	1
<i>Ceratopteris thalictroides</i>	1	1						
<i>Glyceria maxima</i>			3	4				

1. TÁBLÁZAT. (Folytatás)

Fajnév	Felvízi vegetáció		Alvízi vegetáció		Felvízi magbank		Alvízi magbank	
	N _{Plot} (n=10)	%	N _{Plot} (n=10)	%	N _{Samp} (n=10)	N _{Seed}	N _{Samp} (n=10)	N _{Seed}
<i>Juncus articulatus</i>			3	3				
<i>Juncus effusus</i>							4	7
<i>Juncus inflexus</i>							9	32
<i>Lysimachia vulgaris</i>	1	0,5						
<i>Lythrum salicaria</i>			1	0,5	3	11		
<i>Phragmites australis</i>	10	15	9	37,3				
<i>Rotala rotundifolia</i>	8	3,8			2	5		
<i>Schoenoplectus lacustris</i>			1	10				
<i>Typha angustifolia</i>			2	8,5	2	6	9	58
Egyéb fajok								
<i>Calystegia sepium</i>	10	0,7	1	0,5				
<i>Cyperus fuscus</i>							1	1
<i>Equisetum arvense</i>			2	0,5				
<i>Galium palustre</i>	1	0,5						
<i>Lolium perenne</i>	1	3						
<i>Poa trivialis</i>	1	2						
<i>Potentilla reptans</i>	1	0,5						
<i>Ranunculus repens</i>							1	1
<i>Solanum dulcamara</i>			1	0,5				
<i>Solidago gigantea</i>	6	1,3	1	0,5				
<i>Urtica dioica</i>							2	3

A második hipotézisünkkel szemben a magbank fajösszetétele nem hasonlított a felszíni vegetáció összetételéhez. Az idegenhonos fajok a csatorna teljes hosszán kisebb arányban voltak jelen a magbankban, mint az őshonos fajok. Utóbbiak csak a felvízi szakaszon voltak kevés maggal képviselve a magbankban. Ez egyértelműen jelzi, hogy az idegenhonos fajok populációinak fenntartásában a magbank nem játszik jelentős szerepet. A kutatás eredményei egyértelműen igazolták, hogy az őshonos fajok tartós magbankot képeznek a csatornában. Feltételezhető azonban, hogy még ha ki is tudnak csírázni ezek a fajok a felvízi szakaszon, az idegenhonos fajok erősebb kompetíciós képességük miatt visszafojtják őket, ezért az őshonos fajok magbankja fokozatosan csökken, szegényedik.

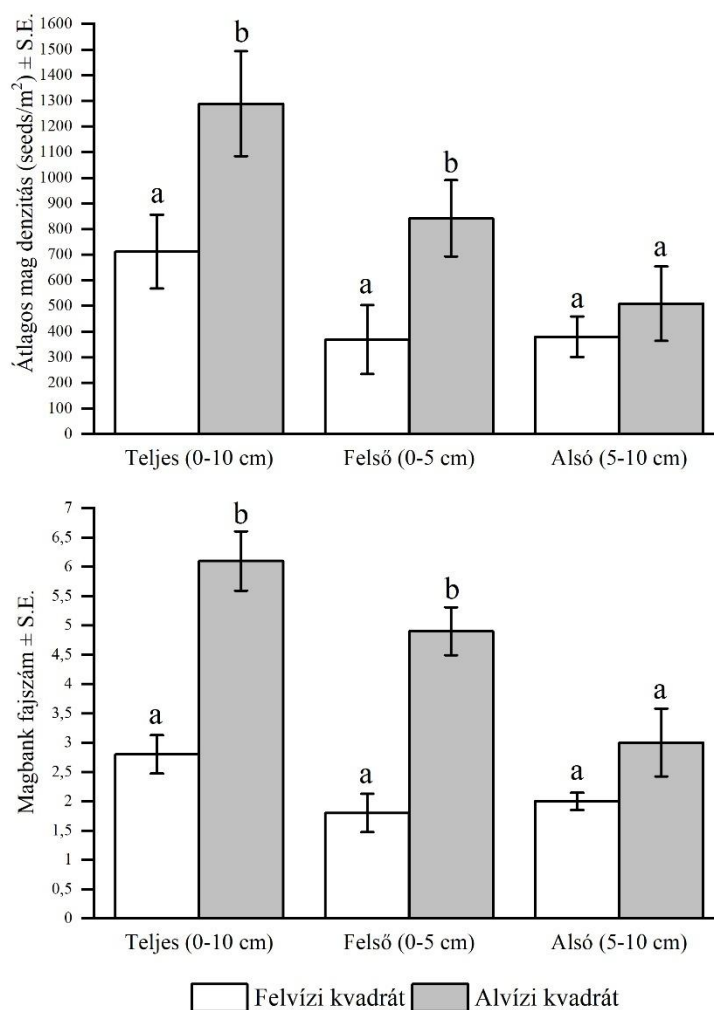
Az első hipotézisünket igazolták az RDA elemzés eredményei, amik jelentősen eltérő fajösszetételt tártak fel az alvízi és felvízi szakaszok között. A két szakaszt elsősorban olyan környezeti tényezők különböztették meg, mint a vízhőmérséklet és a vezetőképesség, valamint az üledék összes nitrogéntartalma (3. ábra). A felvízi szakaszokon, ahol a vízhőmérséklet még mindig kellően magas volt a termálvíz forrás közelsége miatt, az idegenhonos fajok voltak dominánsnak. Ezek a fajok a trópusi/szubtrópusi régiókból származnak, melyek feltételezhetően jelentősen magasabb hőmérsékleti optimummal rendelkeznek az őshonos fajokhoz képest (lásd pl. HUSSNER 2012). Ilyen trópusi és szubtrópusi faj volt a *Bacopa crenata*, *Cabomba caroliniana*, *Ceratopteris thalictroides*, *Lemna minuta*, *Nymphaea lotus*, *Nymphaea rubra*, *Rotala rotundifolia* és *Vallisneria gigantea*.

A vegetáció és a magbank jellemzői

Más felszíni édesvizekben végzett hasonló magbankvizsgálatokhoz képest (BOEDELTE et al. 2003, YANG és LI 2013) mi jóval kevesebb fajt találtunk a magbankban, ami ebből adódóan a termálvizekben csak másodlagos szerepet játszik a vízinövény-társulások diverzitásának fenntartásában. A magbank szerepét a vízinövény-társulások fenntartásában már sok esetben megkérdőjelezték. Annak ellenére, hogy a legtöbb faj képes magokat termelni, a vízinövényeknél a vegetatív szaporodás gyakoribb, mint az ivaros (GRACE 1993). Mindemellett a magbank fontos szerepet játszik a populáció fenntartásában (HONG et al. 2012, KAPLAN et al. 2014, STRAZISAR et al. 2013), különösen azon fajok esetében, ahol az ivartalan szaporítóképletek élettartama a magok élettartamánál rövidebb (LI 2014).

A vegetáció és a magbank összetételének hasonlóságát leíró Sørensen index értéke mindenhol alacsony volt (az idegenhonos fajok által dominált felvízi szakaszban az érték közel volt a nullához), de ez a mintázat nem csak folyóvizekben figyelhető meg. A mi eredményeinkhez képest a felszíni növényzet és a magbank fajösszetételének hasonlósága a vizes élőhelyeken általában magasabb. YANG és LI (2013) például 0,3–0,4 közötti Sørensen-hasonlósági értékeket kaptak a Jangce folyó árterületén található vizes élőhelyeken, de a szárazföldi gyepek esetében ez az érték akár 0,5–0,7 is lehet (HOPFENSBERGER 2007).

A magbank és a vegetáció fajösszetételében mutatkozó jelentős eltérés több tényező eredménye is lehet. A hasonlósági index alacsony értéke elsősorban a domináns fajok kisméretű vagy nem létező magbankjának tulajdonítható. A csatornában tartós magbankot csak az őshonos fajok képeztek, mint például *Chara vulgaris*, *Nymphaea alba*, *Typha angustifolia*, *Najas minor*, *Urtica dioica* és *Juncus* fajok. A mélyebb üledékrétegekben található kevesebb mag arra is utal, hogy a fajok többsége csak korlátozott mértékben képez tartós magbankot. A magbank nagy mennyiségben tartalmazta azoknak a part menti növényeknek a magjait, amelyek a csatorna adott szakaszán nem fordulnak elő. Ezek a magok távolabbról jutottak oda, és süllyedtek a meder aljára. A *Typha angustifolia* és *Lythrum salicaria* magjait például nagy mennyiségben találtuk a magbankban, viszont a felszíni vegetációban csak a csatorna part menti növényzetében voltak jelen. A hasonlósági index ilyen torzítását BOEDELTE et al. (2003) is kimutattott. A jelentős eltérés okaként felmerülhet az is, hogy nem volt kellően intenzív a magbank mintavétele. Ezt az opciót azonban valószínűtlennek tartottuk, mivel helyszínenként 10 mintát vettünk, ami BROCK et al. (1994) értelmezésében jelentős erőfeszítésnek számít a vizes élőhelyeken.



4. ÁBRA. A magbank teljes mélységében (0–10 cm), illetve az alsó (5–10 cm) és felső (0–5 cm) szintjeiben mért magdenzitás és fajgazdagság értékei. Az értékek átlag ± S.E. Az eltérő betűk szignifikáns különbséget jelölnek (t-teszt, $p < 0,05$). Upstream = felvízi szakasz, Downstream = alvízi szakasz.

Végül alacsony hasonlósági értékeket eredményezhet a magok távoli területekről történő bejutása és a magok úszóképessége is. A magbankból való hiányzás oka lehet, hogy a gyakoribb part menti fajok magjai vízbe érést követően azonnal elsüllyednek, vagy nagyon hosszú ideig lebegnek és úsznak, mielőtt az üledékbe kerülnek. Bár mi nem végeztünk elemzést a magok úszóképességére vonatkozóan, de JOHANSSON et al. (1996) kimutatták, hogy a part menti vegetációban magasabb azoknak a fajoknak az aránya, amelyek magjai 2 napnál tovább is képesek úszni. A mag-sűrűségben mutatkozó eltérést okozhatta még a felvízi és alvízi szakaszok között mért hőmérsékletkülönbség is. A magas hőmérséklet nemcsak a magbank és a növényzet összetételének különbözőségét növeli, hanem csökkentheti az őshonos fajok maghozamát és csírázási arányát is, ami a Spearman-rangkorreláció eredményeiből egyaránt feltételezhető.

lukacsb_320_25

2. TÁBLÁZAT. A felszíni vegetációban és a magbankban mérhető fajszám, borítás és diverzitás értékek eloszlása, illetve a vegetáció és a magbank között mért Sørensen hasonlóság értékei (átlag ± S.E). A felvízi és alvízi kvadrátok közötti szignifikáns különbségek ANOVA- és Tukey-teszt eredményei. #A magbankra vonatkozó fajszám adatok 5 furatból származó összesített adatok.

	Felvízi szakasz	Alvízi szakasz	F _{1,18}	p
Vegetáció				
<i>Fajszám</i>				
Teljes	7,00 ± 0,76	7,20 ± 0,87	4,28	n. s.
Idegenhonos	3,70 ± 0,42	1,10 ± 0,10	81,00	***
Őshonos	3,30 ± 0,39	6,10 ± 0,87	9,25	**
Hidrofiton	2,80 ± 0,67	4,80 ± 0,20	7,96	*
Idegenhonos	2,2 ± 0,32	1,0 ± 0,0	13,5	**
Őshonos	0,6 ± 0,4	3,8 ± 0,2	51,2	***
Helofiton	4,20 ± 0,41	2,40 ± 0,76	0,029	n. s.
Idegenhonos	1,5 ± 0,26	0,1 ± 0,1	23,83	***
Őshonos	2,7 ± 0,26	2,3 ± 0,76	0,24	n. s.
<i>Borítás (%)</i>				
Teljes	99,34 ± 7,11	160,52 ± 10,47	23,36	***
Idegenhonos	80,47 ± 6,45	11,27 ± 4,23	80,29	***
Őshonos	18,87 ± 2,46	149,25 ± 9,53	175,36	***
Hidrofiton	79,35 ± 7,02	122,54 ± 14,91	6,86	*
Idegenhonos	76,81 ± 6,16	11,26 ± 4,22	76,92	***
Őshonos	2,54 ± 2,00	111,28 ± 12,45	74,29	***
Helofiton	19,99 ± 2,04	37,98 ± 8,49	4,23	n. s.
Idegenhonos	3,66 ± 1,25	0,01 ± 0,01	8,4	**
Őshonos	16,33 ± 1,63	37,97 ± 8,50	6,24	*
Shannon diverzitás	1,02 ± 0,19	1,65 ± 0,11	7,56	*
Magbank				
<i>Fajszám[#]</i>				
Teljes	2,80 ± 0,32	6,10 ± 0,51	54,45	***
Idegenhonos	0,30 ± 0,21	0 ± 0	1,97	n. s.
Őshonos	2,50 ± 0,22	6,10 ± 0,504	44,46	***
Hidrofiton	2,00 ± 0,21	3,10 ± 0,41	5,76	*
Idegenhonos	0 ± 0	0 ± 0	—	—
Őshonos	2,0 ± 0,21	3,10 ± 0,41	5,76	*
Helofiton	0,80 ± 0,29	3,00 ± 0,26	32,09	***
Idegenhonos	0,30 ± 0,21	0 ± 0	1,97	n. s.
Őshonos	0,5 ± 0,22	3,00 ± 0,26	53,57	***
<i>Mag denzitás (mag/m²)</i>				
Teljes	712,30 ± 143,48	1289,10 ± 204,33	5,33	*
Idegenhonos	31,20 ± 22,19	0 ± 0	0,80	n. s.
Őshonos	681,10 ± 140,61	1289,00 ± 204,34	5,79	*
Hidrofiton	592,70 ± 119,06	722,50 ± 191,06	0,33	n. s.
Idegenhonos	0 ± 0	0 ± 0	—	—
Őshonos	592,70 ± 119,06	722,50 ± 191,06	0,33	n. s.
Helofiton	109,20 ± 55,05	582,00 ± 95,73	18,32	***
Idegenhonos	31,20 ± 70,19	0 ± 0	1,97	n. s.
Őshonos	77,98 ± 145,53	582,00 ± 95,73	22,5	***
Shannon diverzitás	0,81 ± 0,1	1,43 ± 0,11	17,3	***
Sørensen index	0,04 ± 0,02	0,11 ± 0,02	10,0653	*

* p < 0,05, ** p < 0,01, *** p < 0,001, n.s. – nem szignifikáns

Összegzés és természetvédelmi következtetés

A felvízi szakasz jellemzőivel összehasonlítva az alvízi szakaszon jelentős mennyiségű őshonos faj magját találtuk. Ezek a fajok főként a hűvösebb területrészekhez kötődnek, illetve ide szorultak vissza, ezért a felvízi szakaszon a magbankban már csak ritkán és kis mennyiségben fordultak elő. Az idegenhonos fajok által dominált felvízi szakaszon kisebb magsűrűséggel és kevésbé fajgazdag magbankkal találkoztunk, de ezen fajok magjai ritkábbak és kevésbé változatosak voltak az alvízi szakaszon is. Ezek az eredmények, különösen az idegenhonos fajok esetében, a magbank másodlagos szerepére utalnak, illetve arra, hogy a vegetatív szaporodás lehet a populációk fennmaradásának elsődleges módja a termálvizekben. Ez abban az esetben érvényes, amennyiben az idegenhonos fajok populációi egy terjedési esemény következtében jöttek létre, az azonos klónokból álló populáció pedig homogén genetikai állománnyal rendelkezik (WANG et al. 2005). Ez a genetikai homogenitás különösen kockázatos a heterosztíliás vízinövények esetében, ahol ugyanazon faj különböző típusokat hoz létre (a virágban található ivarszervek különböző elhelyezkedésével), hogy elkerülje az önbeporzást. A heterosztília gyakori jelenség például a *Nymphaeaceae* és *Pontederiaceae* családba tartozó fajoknál. Az egy klón alkotta populációk, amelyek ugyanazzal a típusú virággal rendelkeznek, gyakran képtelenek életképes magokat termelni (SHIBAYAMA és KADONO 2003), és fennmaradásuk a vegetatív szaporodás sikerétől függ. A vizsgálatunkba bevont fajokról nem bizonyították, hogy heterosztíliások lennének, tehát a genetikai változatosság hiánya is okozhatta az alacsony magtermelést és csírázási arányt az idegenhonos fajok körében.

Eredményeink arra engednek következtetni, hogy az idegenhonos fajok mechanikai eltávolítása elegendő lehet a visszaszorításukra, mivel a magbankból való megújulásuk valószínűtlen. Ehhez azonban a vegetatív részek teljes eltávolítása is szükséges. Ezek oka, hogy a trópusi és szubtrópusi idegenhonos vízinövények életképes populációkat tudnak létrehozni a termálvizekben, de nem képeznek tartós magbankot, így valószínűtlen, hogy a magok segítségével terjedni tudnának a hidegebb vizű víztestekben. Bár nem zárható ki, hogy az ilyen élőhelyekre is eljutnak (pl. vegetatív szaporító képletek és madarak közvetítette zoonóziával), a tartós magbank hiánya jelentősen korlátozhatja a populációk hosszú távú fennmaradását. Sajnos azonban az megállapítható, hogy az idegenhonos vízinövények képesek jelentős változást okozni a talajfelszíni vegetáció és a magbank összetételében, és vélhetően akadályozzák az őshonos fajoknak a magbankból történő újratelepülését. Ez a víztestre, illetve a víztest adott szakaszára vonatkozó egyedi természetvédelmi kezelési stratégiákat tehet szükségessé az őshonos növények megőrzése és az idegenhonos fajok kontrollja érdekében.

5. 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, SHEA és CHESSON 2002). E célból gyakran alkalmazzák a jelleg alapú megközelítést, elsősorban a teljes növény- vagy a levéltulajdonságokat vizsgálva (pl. GROTKOPP és REJMÁNEK 2007, VAN KLEUNEN et al. 2010, LEISHMAN et al. 2007). A növényökológiában legszélesebb körben a levelek tulajdonságait használják, mivel ezek a jellegek viszonylag könnyen mérhetőek, és szoros kapcsolatban állnak olyan növényi funkciókkal és fitneszparaméterekkel, mint pl. növekedési ráta (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al. 2013). A mérhető levéljellegek a „leaf economy spectrum (LES)” -on keresztül szorosan kapcsolhatók olyan ökoszisztéma funkciókhoz is, mint primer produkció és szénmegkötés (WRIGHT et al., 2004). A LES a tápanyagokat gyorsan felvevő és hasznosító (akvizitív), illetve a tápanyagokat lassabban hasznosító (konzervatív) stratégiák közötti csereviszonyt írja le a levéltulajdonságokon keresztül. Globális léptékben ezt az összefüggést univerzálisnak találták, azaz független a növekedési formáktól, és csak mérsékelten függ az éghajlattól (WRIGHT et al. 2004). Vannak, akik vitatják a jellegek alkalmazhatóságát az inváziós fajok előrejelzésében és elemzésében (VAN KLEUNEN et al. 2011, THOMPSON és DAVIES 2011), mivel az inváziós idegenhonos fajok ugyanazokkal a tulajdonságokkal bírnak, mint a sikeresen terjedő őshonos vagy a gyomfajok (LEISHMAN et al. 2010). Más tanulmányok azonban úgy találták, hogy csak néhány tulajdonság kapcsolható univerzálisan az inváziós jelleghez, például a hajtás magassága, a vegetatív térbeli növekedés, a specifikus levélfelület (SLA) és egyéb, növekedéssel kapcsolatba hozható jellegek (PYŠEK és RICHARDSON 2007, VAN KLEUNEN et al. 2010). PYŠEK és RICHARDSON (2007) arra a következtetésre jutott, hogy az invázió mint tulajdonság olyan mérhető jellegekhez kapcsolódik szorosan, amelyek a gyors szén-dioxid megkötést indikálják (magas SLA, magas levélfelület-arány (LAR) és gyors relatív növekedési ráta). VAN KLEUNEN et al. (2010) szerint az inváziós fajok olyan tulajdonságokban rendelkeznek magasabb értékekkel, amelyek általános élettani tulajdonságokat, levélfelület allokációt, hajtáseloszlást, növekedési ütemet, méretet és fitneszt indikálnak.

Csak néhány olyan invázióbiológiai tanulmány született, ami az idegenhonos vízinövények sikerességét és biológiai tulajdonságait vizsgálja (KLIBER és ECKERT 2005, RIIS et al., 2010), ugyanis 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. A szerzők itt megállapították, hogy a vízinövények rendelkeznek a legalacsonyabb LMA-értékekkel (levéltömeg : levélfelület, SLA reciproka), amivel ők képviselik legerősebben az úgynevezett hasznosító (akvizitív) stratégiát a növényvilág egészében. A vízinövények valójában diverz életmenet stratégiákkal rendelkeznek (a továbbiakban „növekedési formák”) (WIEGLEB 1991, WIEGLEB et al. 2015). A „leaf economy spectrum” és a mérhető jellegek kombinálásával a vízinövények alkalmazkodási útvonalai is megfeleltethetőek a szárazföldi fajok stratégiáival. Ezen stratégiák változatossága ugyanazokat az alapvető kompromisszumokat tükrözi, ami a szárazföldi növényeket is irányítja (PIERCE et al. 2012), ezért is be kellene kerülniük a növényi formák és funkciók világszintű szintézisébe (DÍAZ et al. 2015). A vízinövények növekedési formái eltérő „erőforrás”-hasznosítási stratégiákat is mutatnak, ezért a

vízínövények között szintén alkalmazhatóak lennének azok a modellek, amelyek az idegenhonos és őshonos fajok jelleg alapú összehasonlítását végzik.

Követve a nemzetközi szakirodalmat hamar világossá vált, hogy a jelleg alapú megközelítéseket a hidrobiológiai kutatásokban mellőzték. Posztdoktori kutatásaim során ezért nagyon hamar elkezdtünk ilyen kutatásokat végezni, melyet azonban nehezített az ehhez szükséges eszközök hiánya, és a témában hazai viszonylatban is csak szórványosnak mondható tapasztalat. Nemzetközi szinten is csak a 2000-es évek közepén jelentek meg az első jelleg adatbázisok (LEDA, TRY, BioFlor). Hamar szembesültünk azonban, hogy ezek nagyon kevés vízínövényadatot tartalmaznak. Az alábbiakban a jelleg alapú megközelítést használó kutatásaink egy részét mutatom be, kiemelten az invázióbiológiát érintő kutatásokat.

5.1. Honos és idegenhonos vízínövények funkcionális jellegeinek különbségei⁶

5.1.1 Bevezetés

Az idegenhonos fajok sikere a funkcionális ökológia két hipotézisén keresztül is vizsgálható, ezek 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. A „fenotípusos konvergencia” elmélet az „élőhelyszűrés” (WEIHER et al. 1998) hipotézisének egyik továbbgondolása. Ennek elve, hogy a környezeti (abiotikus) tényezők adott helyen megakadályozzák bizonyos fajok megtelepedését vagy fennmaradását, azaz a tulajdonságaik alapján „kiszűri” azokat. Az elmélet szerint az idegenhonos fajok csak akkor maradhatnak meg egy élőhelyen, ha hasonlóak a már alkalmazkodott, régóta ott élő őshonos fajokhoz. Alternatívája a „fenotípusos divergencia” elmélet, ami pedig a „korlátozott hasonlóság” (MACARTHUR és LEVINS 1967) elvén alapszik, és amely szerint a leginkább hasonló fajok között mérhetjük a legerősebb kompetíciót. E szerint az elmélet szerint viszont csak azok az idegenhonos fajok tudnak sikeresek lenni az új élőhelyen és új növényközösségben, amelyek az őshonos fajoktól eltérő tulajdonságokkal rendelkeznek.

Ennek a kutatásnak a célja az volt, hogy összehasonlítsuk az idegenhonos és őshonos vízínövényfajokat négy kulcsfontosságú levéltulajdonság (levélterület, levélszárazanyag-tartalom, specifikus levélterület és levélnitrogén-tartalom) 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 vízínövény közösségek jellegösszetételét.

Az őshonos és idegenhonos növényfajok jelleg alapú összehasonlítását olyan kulcsfontosságú tulajdonságokon keresztül érdemes elemezni, amelyek egymástól független ökológiai-stratégiai tengelyt – vagy niche-dimenziót – képviselnek, például levéljellegek, magjellegek és magasság (WESTOBY 1998, ORDONEZ et al. 2010). A növények magassága a legmagasabb fotoszintetizáló szövet és a növény töve közötti távolságként értelmezhető (WEIHER et al. 1999). Ez a vízínövények esetében már nehezebben határozható meg, mivel a

⁶ 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 and Evolution*, 7, 950–963.

különböző növekedési formák a leveleket egyenletesen helyezik el a víz-levegő határfelületén, vagy szabadon úsznak, esetleg mélyen az aljzathoz közel vannak. A magtulajdonságok közül az átlagos magtömeg (SWT) a legalkalmasabb jelleg, viszont a vízinövények között a vegetatív szaporodás hangsúlyosabb az ivaros szaporodással szemben (GRACE 1993). A „leaf economy spectrum” és a mérhető jellegek tükrözhetik az alkalmazkodási stratégiák változatosságát a vízinövényfajok között is (PIERCE et al. 2012).

Az invázióbiológiai kutatásokban egy fontos szempont, hogy a vizsgálatokba bevont idegenhonos fajok inváziósak-e vagy csak idegenhonosak. A vizsgálatunkban alkalmazott fajok RICHARDSON et al. (2000) definíciója szerint inváziósnak számítanak (olyan már meghonosodott növények, amelyek utódokat hoznak létre, gyakran tekintélyes számban, jelentős távolságra az anyanövényektől, < 50 éve magokkal és egyéb szaporítóképletekkel terjednek, > 6 m/3 év ütemben képesek terjedni a gyökereikkel, rizómáikkal, indáikkal vagy kúszó száraikkal, és így jelentős területen képesek elterjedni). Ennek megfelelően végeztük az idegenhonos-öshonos fajok összehasonlítását. A feltett kérdések kizárólag a fajok inváziós jellegeire vonatkoztak, és nem vettük figyelembe a közösségek invázióval szembeni fogékonyságát vagy ellenálló képességét (PYŠEK és RICHARDSON 2006).

5.1.2 Anyag és módszer

Adatbázis összeállítása

A TRY adatbázisból gyűjtöttünk vízinövényekre vonatkozó jellegadatokat, amelyek 20 északolaszországi víztestből származtak (KATTGE et al. 2011). Ezt egészítettük ki a Hévízi-csatornából és a Tapolca-patakából származó saját, mért adatainkkal. Összességében 69 faj (50 olaszországi, 19 magyarországi, amiből kilenc faj közös) jellegadatait tartalmazó adatsor jött létre. Három helyszínen csak idegenhonos fajok, 13 helyszínen pedig csak öshonos fajokat találtunk, míg hat helyszínen idegenhonos és öshonos fajok egyaránt előfordultak. Minden élőhelyre vonatkozóan rendelkezésre álltak a vízinövények elterjedését befolyásoló legfontosabb környezeti változók adatai mint a kémhatás (pH), vezetőképesség, vízmélység és tengerszint feletti magasság (BARENDREGT és BIO 2003, LACOUL és FREEDMAN 2006, O'HARE et al. 2012). A környezeti változók közül a tengerszint feletti magasság a hőmérséklet változásán keresztül bizonyítottan hatással van a jellegek varianciájára (REICH et al. 1997), a vízmélység pedig jelentősen növeli a vízinövények esetében a fajon belüli változatosságot (FU et al. 2014a). A vizsgált vízfolyásokban a SECCHI átlátszóság meghaladta az átlagos vízmélységet (> 2 m). A patakok nem voltak árnyékolva épületekkel, fákkal vagy cserjékkel, így feltételeztük, hogy a fény elérhetősége, és a fotoszintetikus aktív sugárzás (PAR) állandó volt, vagyis nem volt hatással a növények testfelépítésére egyik mintavételi helyen sem. Ezzel biztosítottuk, hogy a mért levéljellegek minden esetben a fajok kémiai, szerkezeti és élettani tulajdonságait tükrözték (SHIPLEY et al. 2006), emiatt a fajok ökológiai viselkedésében található különbségek értékeléséhez a legalkalmasabb mérőszámokat használtuk (WILSON et al. 1999).

A jellegek kiválasztása

PIERCE et al. (2012) javaslata alapján standardizált protokollt (CORNELISSEN et al. 2003) követtünk, vagyis minden fajból 10 teljesen kifejlett, ép levelet gyűjtöttünk, amelyek különböző egyedekről származtak. Négy kulcsjelleget mértünk vagy számoltunk minden növényre: (i) levélfelület (LA vagy levélméret) szoros kapcsolatban áll a levelek energiamérlegével és vízháztartási jellemzőivel (CORNELISSEN et al. 2003); (ii) a fajlagos levélfelület (SLA) a „leaf economy spectrum (LES)” része, és erősen korrelál a fotoszintetikus aktivitással, a növekedési rátával, a levél nitrogéntartalmával és a levél élettartamával (REICH et al. 1999; WRIGHT et al. 2004); (iii) a levél szárazanyag-tartalma (LDMC) tükrözi a levélszövetek átlagos sűrűségét, és a levél szerkezeti elemeibe (kötőszövetekbe) történő energiabefektetés mértékét indikálja. Robusztus tulajdonságként tartják számon (ROCHE et al. 2004), ami a levél fizikai védekezőképességét számszerűsíti, általában negatívan korrelál a relatív növekedési rátával (WEIHER et al. 1999); (iv) a levél nitrogéntartalma (LNC) az egységnyi száraz levéltömegre jutó teljes nitrogénmennyiség. A magas LNC-érték magas tápértékkel társul (CORNELISSEN et al. 2003), ami a fotoszintetikus kapacitás egyik indikátora (NIJS et al. 1995).

Minden mintázott egyedből a legfiatalabb, friss, egészséges, de teljesen kifejlett leveleket gyűjtöttük be, majd lapolvasóval digitalizáltuk, és a digitális képből levélfelületet (LA, mm²) mértünk az ImageJ (<http://imagej.nih.gov/ij>) nyílt forráskódú képelemző szoftver segítségével. Ugyanezeknek a leveleknek lemértük a nedves tömegét (g), majd 48 órás 80 °C-on történő szárítást követően lemértük a száraz tömegét is (mg). Ezekből az adatokból számoltuk a levél szárazanyag-tartalmát (LDMC, száraz tömeg/friss tömeg, mg/g) és a fajlagos levélfelületet (SLA, mm²/g = levélfelület/száraz tömeg). Az LNC értékeket fajokként három szárított levélen mértük le ICP-MS (Agilent 8800 triple quad) segítségével. Az egyedi mérések adatait fajokként átlagoltuk. Minden fajt besoroltunk „őshonos” és „idegenhonos” kategóriába a DAISIE 2009 lista és LUKÁCS et al. (2016) alapján, illetve növekedési forma kategóriákba WIEGLEB (1991) és WIEGLEB et al. (2015) szerint (1. táblázat).

Statisztikai elemzés

Az őshonos és idegenhonos fajok összehasonlítását jellegenként külön végeztük. Lineáris kevert modelleket készítettünk, hogy vizsgáljuk az őshonosság hatását az egyes jellegek (LA, SLA, LDMC) eloszlására. A jellegek mint függő változók szerepeltek, szemben az őshonossággal (őshonos vagy idegenhonos), a fajok növekedési formájával és a tengerszint feletti magassággal, melyek fix független változóként szerepeltek. Az ország, a mintavételi hely (az országba ágyazva) és a fajnév mint random faktor szerepeltek a modellekben. Az országhatás mint random faktor segítségével értékelni tudtuk az azonos helyen előforduló őshonos és idegenhonos fajok közötti különbségeket is, míg a fajnév a rokonság hatásának tesztelését tette lehetővé.

A nemzetség vagy a családszintű rokoni hasonlóság hatásának értékelésére nem volt lehetőség, mivel nagyon kevés nemzetségen belüli őshonos-idegenhonos fajpár állt rendelkezésünkre. Az adatok normalitását logaritmikus transzformációval növeltük.

1. TÁBLÁZAT. A hínarak WIEGLEB (1991) és WIEGLEB et al. (2015) szerinti életforma kategória rendszere.

Életforma	Jellemző		Életforma	Jellemző	
Herbid	Alámerült, gyökerező, elágazó szárú, ép v. szeldelt levelű, kétélű fajok		Peplid	Gyökerező, víz fölé emelkedő tőlevélrózsás hosszúkás v. kanál alakú levelekkel rendelkező fajok	
Myriophyllid	Alámerült, gyökerező vízínövények, finoman szeldelt levelekkel.		Pleustophyte	A víz felszínén szabadon úszó levelekkel rendelkező fajok.	
Nymphaeid	Gyökerező, a víz felszínén úszó ép levelekkel rendelkező fajok.		Potamid	Alámerült, gyökerező ép levelű fajok.	
Vallisnerid	Gyökerező, a víz alá merült, szalag alakú levelekkel rendelkező fajok.				

A modellek illesztése során egymás után vittük be, és zártuk ki a változókat, amíg csak a szignifikáns összefüggéseket magyarázó változók maradtak. A függő változók hatását akkor fogadtuk el szignifikánsnak, ha $t > 2,00$ (CRAWLEY 2007). Az összes elvetett változót újból a modellbe illesztettük, hogy meghatározzuk a nem szignifikáns szinteket. Ugyanezt a módszert alkalmaztuk annak tesztelésére is, hogy helytelenül nem zártunk-e ki szignifikáns hatásokat. A minimális modellt a maximális modellből történő tényezők eltávolításával és a legegyszerűbb modellhatások hozzáadásával nyertük (PINHEIRO és BATES 2000). Az összes elemzést R környezetben végeztük (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2009) az lme4 csomagot használva (BATES et al. 2015).

5.1.3 Eredmények

A környezeti változók alacsony változékonyságot mutattak a földrajzi szélességgel (átlag = 45,8°; minimum = 45,3°; maximum = 46,8°) és a vízmélységgel (átlag = 0,78 m, minimum = 0,05 m; maximum = 1,6 m), azonban a kémhatással (pH átlag = 7,5, pH minimum = 4,1; pH maximum = 10,4) és a tengerszint feletti magassággal (átlag = 214,06 m, minimum = 52 m; maximum = 1722 m) szemben nagyot. Összesen 35 őshonos és 18 idegenhonos vízínövény jellegadatait gyűjtöttük össze. Az 53 faj jellegeinek átlagait a 2. táblázat mutatja be. Az őshonos fajok esetében a levélfelület (LA) 0,81 mm² (*Wolffia arrhiza*) és 50 778 mm² (*Nymphaea alba*) között ingadozott. Az idegenhonos fajok levélfelülete 0,92 mm² (*Azolla caroliniana*) és 81 120 mm² (*Nymphaea rubra*) között változott. Az őshonos fajok LDMC értéke 41,3 mg (*Lemna gibba*) és 332,5 mg (*Potamogeton polygonifolius*) között helyezkedett el, az idegenhonos fajoknál 52,2 mg (*Utricularia gibba*) és 374,2 mg (*Rotala rotundifolia*) között. Az őshonos fajok SLA értéke 9,70 mm²/mg (*Nymphaea alba*) és 163,9 mm²/mg (*Utricularia vulgaris*) közötti volt, míg az idegenhonos fajoknál ez az érték 15,09 mm²/mg (*Ceratopteris thalictroides*) és 203,2 mm²/mg (*Myriophyllum aquaticum*) között ingadozott. Az őshonos fajok LNC értékei 19,1 mg/g (*Nymphaea alba*) és 178,9 mg/g (*Nymphaea alba*) között változott. Az idegenhonos fajok LDMC értékei 26,7 mg/g (*Lemna minuta*) és 178,9 mg/g (*Nymphaea „bluebird”*) között alakult.

A teljes adatsoron végzett lineáris kevert modell elemzése szerint (vagyis ha minden faj és növekedési forma adatait átlagoljuk) az idegenhonos vízínövények jelentősen nagyobb LA és SLA értékeket mutatnak, mint az őshonos fajok (1. ábra és 3. táblázat). Egyik növényi jelleg esetében sem lehetett pusztán az őshonosság alapján különbséget tenni. Az őshonosság a növekedési formával és vízmélységgel együtt végzett értékelés az őshonos fajokhoz képest szignifikánsan magasabb LA értékeket eredményezett az idegenhonos fajok között. Ugyanakkor a növekedési formával és a földrajzi szélességgel kombinálva végzett elemzés az idegenhonos fajok körében már az SLA esetében mutatott szignifikánsan alacsonyabb értékeket. Az idegenhonos vízínövények alacsonyabb LDMC értékeit alapvetően a kémhatás és a vízmélység gradiens mentén lehetett kimutatni, a magasabb LNC értékeket a növekedési forma, a tengerszint feletti magasság és a földrajzi szélesség értéke határozta meg.

A növekedési formák közötti összehasonlítások jelentős különbségeket mutattak az őshonos és idegenhonos fajok levéljellemezői között. Az idegenhonos fajok bizonyos növekedési formákban (pl. Myriophyllid, Peplid, Pleustophyte és Potamid) magasabb LA értékeket mutattak, míg más életformákban nem tapasztaltunk szignifikáns eltéréseket. Az LNC értékek esetében jelentős különbséget találtunk az idegenhonos és őshonos fajok között a Herbid, Nymphaeid és Vallisnerid életformájú fajok esetében (ahogyan az összesített fajkészlet esetében is). A Pleustophyte életfomán belül csak a földrajzi szélességgel együtt elemezve találtunk jelentős eltérést az őshonos és idegenhonos fajok között, és csak az LNC értékekben.

lukacsb_320_25

2. TÁBLÁZAT. A vizsgált fajok növekedési formája és levéljellegeinek értékei. Az adatok 10 db (LA, SLA, LDMC), illetve 3 db (LNC) adat átlaga $\pm$ S.E. A növekedési formákat lásd 1. táblázat.

Fajnév	Növekedési forma	Óshonos-ság	LA (mm ²)	LDMC (mg)	SLA (mm ² mg ⁻¹)	LNC (mg g ⁻¹)
<i>Callitriche obtusangula</i>	Pepl.	N	26,76 $\pm$ 0,77	79,77 $\pm$ 1,72	94,26 $\pm$ 1,2	46,7 $\pm$ 1,12
<i>Callitriche platycarpa</i>	Pepl.	N	32,03 $\pm$ 1,47	68,47 $\pm$ 2,74	127,93 $\pm$ 3,77	28,07 $\pm$ 0,03
<i>Ceratophyllum demersum</i>	Pleust.	N	108,68 $\pm$ 20,9	46,22 $\pm$ 4,41	126,25 $\pm$ 14,09	66,89 $\pm$ 11,09
<i>Groenlandia densa</i>	Potam.	N	39,87 $\pm$ 2,55	112,14 $\pm$ 2,92	173,28 $\pm$ 4,79	31,2 $\pm$ 0,42
<i>Hippuris vulgaris</i>	Myrioph.	N	52,28 $\pm$ 2,56	73,69 $\pm$ 1,85	125,02 $\pm$ 2,78	33,67 $\pm$ 0,18
<i>Hottonia palustris</i>	Pleust.	N	257,74 $\pm$ 3,61	45,88 $\pm$ 2,73	187,5 $\pm$ 11,82	19,83 $\pm$ 0,34
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	Pleust.	N	1365,46 $\pm$ 57,91	32,41 $\pm$ 1,42	151,97 $\pm$ 2,86	91,48 $\pm$ 22,75
<i>Lemna gibba</i>	Pleust.	N	18,79 $\pm$ 0,66	56,87 $\pm$ 2,17	41,31 $\pm$ 3,03	36,7 $\pm$ 0,2
<i>Lemna minor</i>	Pleust.	N	7,88 $\pm$ 0,71	70,05 $\pm$ 6,75	267,66 $\pm$ 75,7	27,9 $\pm$ 0,06
<i>Lemna trisulca</i>	Pleust.	N	48,63 $\pm$ 16,95	42,57 $\pm$ 4,14	151,12 $\pm$ 11,26	79,24 $\pm$ 23,14
<i>Marsilea quadrifolia</i>	Nymph.	N	534,21 $\pm$ 39,19	33,47 $\pm$ 0,55	22,75 $\pm$ 0,4	31,55 $\pm$ 0,3
<i>Myriophyllum spicatum</i>	Myrioph.	N	111,5 $\pm$ 6,21	64,99 $\pm$ 2,26	111,28 $\pm$ 2,85	36,97 $\pm$ 0,15
<i>Myriophyllum verticillatum</i>	Myrioph.	N	278,35 $\pm$ 18,41	96,55 $\pm$ 3,97	76,41 $\pm$ 1,49	27,17 $\pm$ 0,12
<i>Najas marina</i>	Potam.	N	94,34 $\pm$ 5,99	39,83 $\pm$ 1,62	48,3 $\pm$ 0,96	23,67 $\pm$ 0,38
<i>Najas minor</i>	Potam.	N	6,23 $\pm$ 0,41	76,33 $\pm$ 5,13	121,41 $\pm$ 5,1	36,53 $\pm$ 0,44
<i>Nasturtium officinale</i>	Herbid.	N	339,29 $\pm$ 50,75	101,01 $\pm$ 4,1	6,16 $\pm$ 0,16	67,17 $\pm$ 0,44
<i>Nuphar luteum</i>	Nymph.	N	27701,7 $\pm$ 1559,05	10,42 $\pm$ 0,31	20 $\pm$ 0,48	27,32 $\pm$ 0,15
<i>Nymphaea alba</i>	Nymph.	N	50778,54 $\pm$ 3346,24	9,71 $\pm$ 0,46	221,89 $\pm$ 7,61	95,3 $\pm$ 33,97
<i>Nymphaeoides peltata</i>	Nymph.	N	6894,26 $\pm$ 639,2	26,12 $\pm$ 1,01	119,15 $\pm$ 2,48	27,93 $\pm$ 0,03
<i>Potamogeton berchtoldii</i>	Potam.	N	60,49 $\pm$ 2,18	98,33 $\pm$ 4,71	178,77 $\pm$ 8,13	34,77 $\pm$ 0,44
<i>Potamogeton crispus</i>	Potam.	N	499,91 $\pm$ 12,37	45,33 $\pm$ 1,52	198,67 $\pm$ 5,95	42,13 $\pm$ 0,12
<i>Potamogeton lucens</i>	Potam.	N	1686,2 $\pm$ 69,82	41,26 $\pm$ 0,6	124,18 $\pm$ 1,43	46,7 $\pm$ 0,32
<i>Potamogeton natans</i>	Nymph.	N	3736,92 $\pm$ 238,7	31,7 $\pm$ 1,6	186,1 $\pm$ 4,8	40,93 $\pm$ 0,55
<i>Potamogeton nodosus</i>	Nymph.	N	4068,4 $\pm$ 222,16	24,23 $\pm$ 2,62	195,57 $\pm$ 15,24	34,9 $\pm$ 0,36
<i>Potamogeton pectinatus</i>	Potam.	N	61,31 $\pm$ 10,8	29,79 $\pm$ 2,07	170,69 $\pm$ 17,1	81,06 $\pm$ 19,93
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	Potam.	N	654,39 $\pm$ 43,33	40,23 $\pm$ 0,94	163,93 $\pm$ 3,12	24,5 $\pm$ 0,36
<i>Potamogeton polygonifolius</i>	Nymph.	N	1529,03 $\pm$ 72,52	14,97 $\pm$ 0,34	332,58 $\pm$ 5,62	23,4 $\pm$ 0,21
<i>Potamogeton trichoides</i>	Potam.	N	24,36 $\pm$ 1,58	80,2 $\pm$ 1,8	220,59 $\pm$ 5,55	46,47 $\pm$ 0,62
<i>Ranunculus aquatilis</i>	Myrioph.	N	169,52 $\pm$ 9,91	42,36 $\pm$ 0,7	106,73 $\pm$ 1,05	52,93 $\pm$ 0,24
<i>Ranunculus fluitans</i>	Myrioph.	N	638,83 $\pm$ 37,34	25,23 $\pm$ 1,12	132,28 $\pm$ 3,95	31 $\pm$ 0,1
<i>Ranunculus trichophyllus</i>	Myrioph.	N	540,66 $\pm$ 103,55	42,52 $\pm$ 1,89	147,62 $\pm$ 15,47	29,97 $\pm$ 0,43
<i>Salvinia natans</i>	Pleust.	N	126,48 $\pm$ 5,69	56,7 $\pm$ 2,77	72,22 $\pm$ 2,25	30,8 $\pm$ 0,21
<i>Sparganium emersum</i>	Vallisn.	N	5247,5 $\pm$ 555,75	42,5 $\pm$ 1,14	96,01 $\pm$ 3,12	36,83 $\pm$ 0,15
<i>Sparganium minimum</i>	Vallisn.	N	3042,35 $\pm$ 95,67	21,56 $\pm$ 0,55	21,01 $\pm$ 0,45	36,9 $\pm$ 0,12
<i>Spirodela polyrrhiza</i>	Pleust.	N	45,86 $\pm$ 5,2	42,84 $\pm$ 3,51	145,83 $\pm$ 38,2	46,98 $\pm$ 0,32
<i>Trapa natans</i>	Nymph.	N	3640,73 $\pm$ 147,69	11,44 $\pm$ 0,2	223,25 $\pm$ 3,69	27,8 $\pm$ 0,06
<i>Utricularia australis</i>	Pleust.	N	106,5 $\pm$ 3,95	133,3 $\pm$ 6,19	79,99 $\pm$ 1,15	40,43 $\pm$ 0,39
<i>Utricularia vulgaris</i>	Pleust.	N	46,27 $\pm$ 3,67	163,98 $\pm$ 2,94	80,86 $\pm$ 1,88	34,57 $\pm$ 0,62
<i>Wolffia arrhiza</i>	Pleust.	N	0,81 $\pm$ 0,03	103,44 $\pm$ 8,16	43,82 $\pm$ 2,31	43,1 $\pm$ 0,45
<i>Azolla filiculoides</i>	Pleust.	A	0,92 $\pm$ 0,05	41,38 $\pm$ 3,72	295,08 $\pm$ 22,97	35,37 $\pm$ 0,19
<i>Bacopa crenata</i>	Pepl.	A	75,58 $\pm$ 7,97	23,03 $\pm$ 1,59	148,71 $\pm$ 14,54	151,37 $\pm$ 0
<i>Cabomba caroliniana</i>	Myrioph.	A	1507,67 $\pm$ 139,75	108,06 $\pm$ 10,12	117,53 $\pm$ 14,47	128,66 $\pm$ 0
<i>Ceratopteris thalictroides</i>	Herbid.	A	5477,76 $\pm$ 2033,04	15,1 $\pm$ 1,27	164,3 $\pm$ 11,5	133,32 $\pm$ 0
<i>Elodea canadensis</i>	Potam.	A	26,26 $\pm$ 1,17	76,38 $\pm$ 4,52	175,26 $\pm$ 9,23	45,17 $\pm$ 0,41
<i>Elodea densa</i>	Potam.	A	103,98 $\pm$ 4,4	92,58 $\pm$ 2,19	14,14 $\pm$ 0,2	50,63 $\pm$ 0,28
<i>Elodea nuttallii</i>	Potam.	A	27,73 $\pm$ 1,35	62,29 $\pm$ 2,56	224,81 $\pm$ 4,6	33,23 $\pm$ 0,6
<i>Hydrilla verticillata</i>	Potam.	A	112,6 $\pm$ 16,17	43,94 $\pm$ 5,42	191,46 $\pm$ 25,09	100,36 $\pm$ 0
<i>Lagarosiphon major</i>	Potam.	A	17,56 $\pm$ 0,85	46,24 $\pm$ 0,71	243,62 $\pm$ 2,66	29,93 $\pm$ 0,24
<i>Lemna minuta</i>	Pleust.	A	3,07 $\pm$ 0,58	132,61 $\pm$ 14,84	123,09 $\pm$ 8,44	26,87 $\pm$ 0,09
<i>Myriophyllum aquaticum</i>	Myrioph.	A	455,14 $\pm$ 18,26	203,2 $\pm$ 3,64	68,31 $\pm$ 1,06	30,43 $\pm$ 0,12
<i>Nymphaea odorata</i>	Nymph.	A	25388,1 $\pm$ 1584,66	12,53 $\pm$ 0,59	18,68 $\pm$ 0,67	27,51 $\pm$ 0,19
<i>Nymphaea rubra</i>	Nymph.	A	81120,32 $\pm$ 21675,02	15,7 $\pm$ 3,39	141,3 $\pm$ 34,27	NA
<i>Nymphaea</i> $\times$ 'bluebird'	Nymph.	A	57158,64 $\pm$ 4984,57	17,49 $\pm$ 0,7	175,98 $\pm$ 32,57	178,97 $\pm$ 0
<i>Nymphaea</i> $\times$ 'marliacea'	Nymph.	A	43936,7 $\pm$ 2703,14	13,87 $\pm$ 0,7	17,45 $\pm$ 1,04	23,88 $\pm$ 0,14
<i>Nymphaea</i> $\times$ 'purpurea'	Nymph.	A	59895,84 $\pm$ 3672,88	16,18 $\pm$ 1,06	213,82 $\pm$ 23,25	162,38 $\pm$ 0
<i>Rotala rotundifolia</i>	Pepl.	A	79,64 $\pm$ 6,41	16,73 $\pm$ 1,6	374,22 $\pm$ 23,31	66,44 $\pm$ 0
<i>Utricularia gibba</i>	Pleust.	A	328 $\pm$ 90,96	70,37 $\pm$ 19,21	52,25 $\pm$ 0	NA
<i>Vallisneria americana</i>	Vallisn.	A	21861,6 $\pm$ 1451,61	43,94 $\pm$ 1,47	55,98 $\pm$ 1,9	28,5 $\pm$ 0,12
<i>Vallisneria gigantea</i>	Vallisn.	A	17444,61 $\pm$ 2275,25	34,49 $\pm$ 3,13	72,26 $\pm$ 8,77	119,09 $\pm$ 0,06
<i>Vallisneria spiralis</i>	Vallisn.	A	3365,66 $\pm$ 393,27	56,47 $\pm$ 4,82	135,21 $\pm$ 33,29	94,69 $\pm$ 26,78

3. TÁBLÁZAT. Az őshonos és idegenhonos fajok levéljellegeikben való eltérése a lineáris kevert modellek szerint. Ha $|t| > 2,00$ szignifikáns eltérést jelöl, és *-gal jelöltük. Tszfm: tengerszint feletti magasság, Lat.: földrajzi szélesség, n.s.: nem szignifikáns.

<i>Trait</i>	Estimate	S.E.	t-érték	
Egyben				
LA				
<i>Intercept</i>	3,468	1,804	1,923	
Őshonosság	2,894	1,029	2,811	*
Növekedési forma (<i>Nymphaeid</i>) max.	2,877	0,823	3,497	*
Tszfm	0,265	0,884	0,300	n. s.
Lat.	-1,788	2,973	-0,601	n. s.
pH	-3,424	1,949	-1,757	n. s.
vízmélység	-0,995	0,389	-2,557	*
LDMC				
<i>Intercept</i>	0,056	0,753	0,075	
Őshonosság	0,639	0,551	1,159	n. s.
Növekedési forma (<i>Potamid</i>) max.	0,836	0,423	1,976	n. s.
Tszfm	0,102	0,252	0,406	n. s.
Lat.	-0,214	0,722	-0,296	n. s.
pH	2,413	0,855	2,820	*
vízmélység	0,706	0,167	4,229	*
SLA				
<i>Intercept</i>	36,840	11,591	3,178	
Őshonosság	-0,695	0,279	-2,494	*
Növekedési forma (<i>Nymphaeid</i>) max.	-0,738	0,209	-3,527	*
Tszfm	0,144	0,095	1,522	n. s.
Lat.	-20,984	6,978	-3,007	*
pH	0,025	0,406	0,061	n. s.
vízmélység	-0,059	0,104	-0,565	n. s.
LNC				
<i>Intercept</i>	137,395	28,042	4,900	
Őshonosság	0,138	0,553	0,249	n. s.
Növekedési forma (<i>Pleustophyte</i>) max.	-0,294	0,119	-2,478	*
Tszfm	0,452	0,112	4,024	*
Lat.	-94,228	13,766	-6,845	*
pH	-0,342	0,378	-0,905	n. s.
vízmélység	0,005	0,082	0,059	n. s.

<i>Trait</i>	Estimate	S.E.	t-érték	
Vallisnerid				
LA				
<i>Intercept</i>	3,179	5,214	0,610	
Őshonosság	0,329	0,585	0,563	n. s.
Tszfm				
Tszfm	0,064	0,790	0,081	n. s.
Lat.	1,518	0,780	1,946	n. s.
pH	-2,011	5,969	-0,337	n. s.
vízmélység	0,836	0,776	1,078	n. s.
LDMC				
<i>Intercept</i>	-118,865	83,718	-1,420	
Őshonosság	-0,449	0,374	-1,202	n. s.
Tszfm				
Tszfm	-1,399	1,126	-1,242	n. s.
Lat.	71,980	49,126	1,465	n. s.
pH	4,722	9,437	0,500	n. s.
vízmélység	-0,429	1,122	-0,382	n. s.
SLA				
<i>Intercept</i>	3,584	1,421	2,521	
Őshonosság	0,900	0,344	2,618	*
Tszfm				
Tszfm	0,131	0,215	0,610	n. s.
Lat.	0,561	0,374	1,498	n. s.
pH	-3,584	1,934	-1,853	n. s.
vízmélység	-0,090	0,225	-0,401	n. s.
LNC				
<i>Intercept</i>	0,679	0,914	0,743	
Őshonosság	0,609	0,286	2,131	*
Tszfm				
Tszfm	0,291	0,357	0,816	n. s.
Lat.	0,875	1,094	0,799	n. s.
pH	-21,716	11,120	-1,953	n. s.
vízmélység	Adathiány			

3. TÁBLÁZAT (folytatás)

<i>Trait</i>	<i>Estimate</i>	<i>S.E.</i>	<i>t-érték</i>	
Herbid				
<i>LA</i>				
<i>Intercept</i>	2,481	0,563	4,408	
Őshonosság	1,029	0,798	1,289	n. s.
Tszfm	Adathiány			
Lat.	Adathiány			
pH	Adathiány			
vízmélység	Adathiány			
<i>LDMC</i>				
<i>Intercept</i>	0,789	0,102	7,751	
Őshonosság	1,420	0,144	9,840	
Tszfm	Adathiány			
Lat.	Adathiány			
pH	Adathiány			
vízmélység	Adathiány			
<i>SLA</i>				
<i>Intercept</i>	2,001	0,155	12,880	
Őshonosság	-0,832	0,220	-3,782	*
Tszfm	Adathiány			
Lat.	Adathiány			
pH	Adathiány			
vízmélység	Adathiány			
<i>LNC</i>				
<i>Intercept</i>	1,827	0,006	285,170	
Őshonosság	0,298	0,009	32,860	*
Tszfm	Adathiány			
Lat.	Adathiány			
pH	Adathiány			
vízmélység	Adathiány			

<i>Trait</i>	<i>Estimate</i>	<i>S.E.</i>	<i>t-érték</i>	
Nymphaeid				
<i>LA</i>				
<i>Intercept</i>	3,340	5,780	0,578	
Őshonosság	0,468	0,276	1,696	n. s.
Tszfm	1,493	1,042	1,433	n. s.
Lat.	-2,878	3,277	-0,878	n. s.
pH	1,903	2,747	0,693	n. s.
vízmélység	-0,559	0,435	-1,285	n. s.
<i>LDMC</i>				
<i>Intercept</i>	5,409	11,959	0,452	
Őshonosság	-0,249	0,265	-0,940	n. s.
Tszfm	-0,579	0,680	-0,851	n. s.
Lat.	0,482	8,244	0,058	n. s.
pH	-3,227	1,799	-1,794	n. s.
vízmélység	0,480	0,328	1,462	n. s.
<i>SLA</i>				
<i>Intercept</i>	1,191	0,076	15,720	
Őshonosság	0,154	0,116	1,326	n. s.
Tszfm	-0,628	0,372	-1,687	n. s.
Lat.	-66,962	36,132	-1,853	n. s.
pH	-0,784	0,733	-1,070	n. s.
vízmélység	-0,118	0,148	-0,800	n. s.
<i>LNC</i>				
<i>Intercept</i>	4,556	0,725	6,282	
Őshonosság	0,197	0,095	2,074	*
Tszfm	-0,628	0,316	-1,990	n. s.
Lat.	-0,616	0,436	-1,411	n. s.
pH	-0,762	0,591	-1,288	n. s.
vízmélység	0,221	0,245	0,904	n. s.

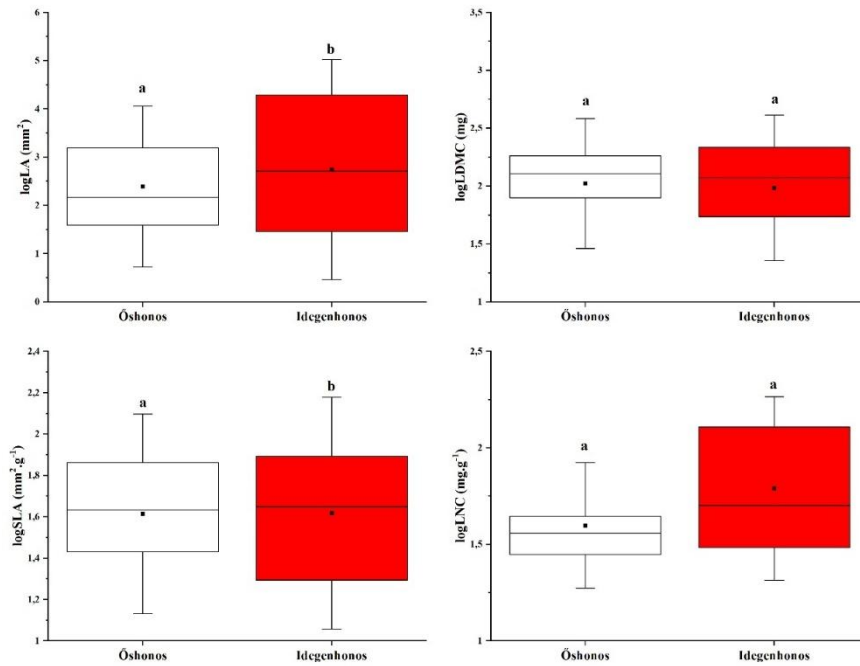
<i>Trait</i>	<i>Estimate</i>	<i>S.E.</i>	<i>t-érték</i>	
Myriophyllid				
<i>LA</i>				
<i>Intercept</i>	0,781	4,251	0,184	
Őshonosság	-2,466	1,215	-2,029	*
Tszfm	-0,271	1,043	-0,260	n. s.
Lat.	-3,672	1,989	-1,846	n. s.
pH	8,874	8,905	0,996	n. s.
vízmélység	-0,666	0,604	-1,102	n. s.
<i>LDMC</i>				
<i>Intercept</i>	6,470	0,743	8,704	
Őshonosság	-0,095	0,069	-1,385	n. s.
Tszfm	0,814	0,155	5,258	*
Lat.	1,328	0,384	3,461	*
pH	-9,223	1,335	-6,910	*
vízmélység	-0,077	0,106	-0,721	n. s.
<i>SLA</i>				
<i>Intercept</i>	-2,994	3,795	-0,789	
Őshonosság	1,134	0,334	3,391	*
Tszfm	-0,871	0,686	-1,270	n. s.
Lat.	-0,596	2,204	-0,270	n. s.
pH	8,363	5,857	1,428	n. s.
vízmélység	0,168	0,398	0,424	n. s.
<i>LNC</i>				
<i>Intercept</i>	1,642	4,157	0,395	
Őshonosság	-0,042	0,202	-0,208	n. s.
Tszfm	-0,329	0,743	-0,443	n. s.
Lat.	-1,685	1,327	-1,270	n. s.
pH	3,809	8,154	0,467	n. s.
vízmélység	0,341	0,387	0,881	n. s.

3. TÁBLÁZAT (folytatás)

<i>Trait</i>	<i>Estimate</i>	<i>S.E.</i>	<i>t-érték</i>	
Peplid				
<i>LA</i>				
<i>Intercept</i>	7,853	3,000	2,618	
Őshonosság	-2,786	1,283	-2,171	*
Tszfm	Adathiány			
Lat.	Adathiány			
pH	-7,139	3,350	-2,131	*
vízmélység	Adathiány			
<i>LDMC</i>				
<i>Intercept</i>	-4,184	12,914	-0,324	
Őshonosság	-0,198	0,855	-0,232	n. s.
Tszfm	Adathiány			
Lat.	Adathiány			
pH	6,758	14,427	0,468	n. s.
vízmélység	Adathiány			
<i>SLA</i>				
<i>Intercept</i>	13,200	33,871	0,390	
Őshonosság	-0,390	2,218	-0,176	n. s.
Tszfm	Adathiány			
Lat.	Adathiány			
pH	-12,470	37,839	-0,330	n. s.
vízmélység	Adathiány			
<i>LNC</i>				
<i>Intercept</i>	-17,261	30,474	-0,566	
Őshonosság	1,652	1,977	0,836	n. s.
Tszfm	Adathiány			
Lat.	Adathiány			
pH	21,025	34,044	0,618	n. s.
vízmélység	Adathiány			

<i>Trait</i>	<i>Estimate</i>	<i>S.E.</i>	<i>t-érték</i>	
Pleustophyte				
<i>LA</i>				
<i>Intercept</i>	466,955	79,017	5,910	
Őshonosság	-2,805	1,109	-2,530	*
Tszfm	0,894	0,994	0,900	n. s.
Lat.	-316,507	46,668	-6,782	*
pH	-8,610	1,415	-6,085	*
vízmélység	-1,018	0,436	-2,335	*
<i>LDMC</i>				
<i>Intercept</i>	-3,170	5,349	-0,593	
Őshonosság	0,078	0,196	0,401	n. s.
Tszfm	1,266	0,936	1,352	n. s.
Lat.	0,105	2,119	0,049	n. s.
pH	2,836	2,549	1,112	n. s.
vízmélység	0,839	0,687	1,221	n. s.
<i>SLA</i>				
<i>Intercept</i>	21,369	36,906	0,579	
Őshonosság	0,728	0,316	2,301	*
Tszfm	-0,070	0,492	-0,143	n. s.
Lat.	-12,964	25,644	-0,506	n. s.
pH	-0,876	1,121	-0,781	n. s.
vízmélység	0,295	0,261	1,128	n. s.
<i>LNC</i>				
<i>Intercept</i>	210,851	86,055	2,450	
Őshonosság	0,342	0,207	1,655	n. s.
Tszfm	0,390	1,015	0,384	n. s.
Lat.	-144,133	58,364	-2,470	*
pH	-1,693	1,622	-1,043	n. s.
vízmélység	-0,175	0,363	-0,482	n. s.

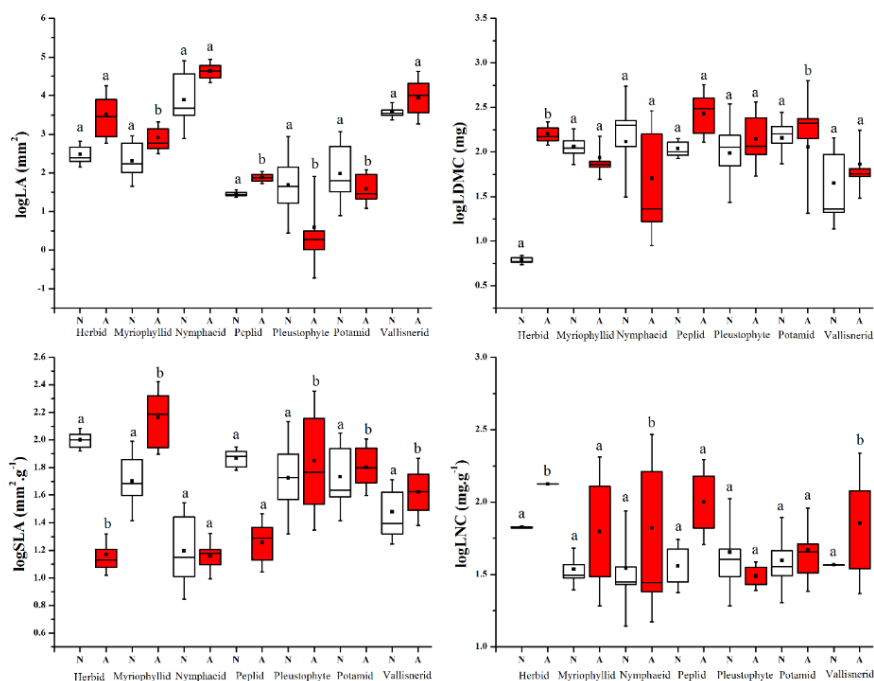
<i>Trait</i>	<i>Estimate</i>	<i>S.E.</i>	<i>t-érték</i>	
Potamid				
<i>LA</i>				
<i>Intercept</i>	12,215	5,896	2,072	
Őshonosság	-2,802	1,066	-2,627	*
Tszfm	-0,776	0,534	-1,452	n. s.
Lat.	0,859	2,081	0,413	n. s.
pH	-10,632	6,397	-1,662	n. s.
vízmélység	0,638	0,399	1,600	n. s.
<i>LDMC</i>				
<i>Intercept</i>	5,075	2,938	1,727	
Őshonosság	0,119	0,059	2,019	*
Tszfm	0,232	0,416	0,558	n. s.
Lat.	-0,321	1,711	-0,187	n. s.
pH	-3,369	2,270	-1,484	n. s.
vízmélység	0,002	0,074	0,022	n. s.
<i>SLA</i>				
<i>Intercept</i>	32,675	28,130	1,162	
Őshonosság	0,203	0,073	2,793	*
Tszfm	0,349	0,153	2,286	*
Lat.	-19,199	17,052	-1,126	n. s.
pH	-1,316	1,347	-0,976	n. s.
vízmélység	-0,328	0,091	-3,596	*
<i>LNC</i>				
<i>Intercept</i>	112,685	58,465	1,927	
Őshonosság	-0,002	0,098	-0,022	n. s.
Tszfm	0,358	0,264	1,353	n. s.
Lat.	-76,383	39,689	-1,925	n. s.
pH	-1,290	2,367	-0,545	n. s.
vízmélység	0,020	0,121	0,167	n. s.



1. ÁBRA. Az őshonos és idegenhonos-inváziós hínarak levélfelület (LA), levélszárazanyag-tartalom (LDMC), specifikus levélfelület (SLA) és levélnitrogén-tartalom (LNC) értékeinek boxplotja. Az adatok logaritmikusan transzformáltak. Az eltérő betűk szignifikáns különbséget jeleznek a lineáris kevert modell eredményei alapján.

5.1.4 Diszkusszió

A folytonos skálán mérhető jellegek használata számos előnnyel jár az ökológiai kutatásokban, szemben a jelleg attribútumok alkalmazásával. A funkcionális jellegek lehetővé teszik a fajok közötti finomabb különbségek észlelését és a fajok adaptív stratégiáinak pontosabb megértését. A folytonos jellegek ezenkívül univerzálisak, így különböző fajok közötti összehasonlításra is alkalmasak, függetlenül a taxonómiai vagy ökológiai eltérésektől. Az általunk végzett tanulmány az első, amely őshonos és idegenhonos vízínövények összehasonlítását elemzi mérhető jellegek alapján. Korábbi tanulmányokban (SCHULTZ és DIBBLE 2012, THIÉBAUT 2007) eddig csak ordinális skálán értelmezhető úgynevezett jelleg attribútumokat használtak az idegenhonos vízínövények stratégiáinak elemzéséhez és jellemzéséhez.



2. ÁBRA. Az őshonos és idegenhonos-inváziós hínarak levélfelület (LA), levélszárazanyag-tartalom (LDMC), specifikus levélfelület (SLA) és levélnitrogén-tartalom (LNC) értékeinek boxplotja az életforma típusok bontásában. Az adatok logaritmikusan transzformáltak. A hibásávok az adatok standard hibáit jelölik. Az eltérő betűk szignifikáns különbséget jeleznek a lineáris kevert modell eredményei alapján. N – őshonos (native), A – idegenhonos (alien).

A kutatásunk eredményei szerint a teljes növekedésiforma-spektrumot tekintve az idegenhonos és az őshonos vízinövények csak LA (levélfelület) és SLA (specifikus levélfelület) értékekben különböznek (1. ábra). Második kérdésünket megválaszolva, a „fenotípusos konvergencia” és a „fenotípusos divergencia” koncepciók egyaránt alkalmazhatók a jelleg típusától függően az idegenhonos vízinövények sikerének magyarázatára. Konvergenciát találtunk az LDMC (levélszárazanyag-tartalom) és az LNC (levélnitrogén-tartalom) esetében, vagyis ezen jellegek és tulajdonságok hasonlósága sikeresebb alkalmazkodást tesz lehetővé egy új környezetben. Az LA és SLA esetében ugyanakkor divergenciát találtunk. Ezek az eredmények arra utalnak, hogy a vízinövényekre egyrészt hat egy nagyon erős környezeti szűrés, ami a levelek szilárdítószöveteinek minőségén és tápanyagtartalmán keresztül választja ki az élőhelyhez legjobban illeszkedő fajokat azért, hogy a levelek minél kompaktabbak maradjanak. Ugyanakkor a vízinövények között is általánosítható az a megfigyelés, hogy az idegenhonos fajok hajlamosak nagyobb leveleket létrehozni és gyorsabb növekedést mutatni (magas SLA révén), így képesek ledominálni a velük együtt élő őshonos fajokat.

Az egyes jellegek szerinti összehasonlítás azonban megmutatta, hogy a növekedési forma jelentős befolyással van a jellegek variabilitására (LA, SLA és LNC). A vízinövények növekedési formái különböző alkalmazkodási és stratégiai útvonalat képviselnek. Feltételeztük, hogy a növekedési formák közötti különbségek elfedhetik az idegenhonos és őshonos fajok közötti eltéréseket, ezért ennek a hatásnak a kontrollálása érdekében a növekedési formákon belül hasonlítottuk össze a fajokat, ami szerint mind a négy vizsgált jellegnél szignifikáns különbséget találtunk (2. ábra). Az eredményeink tovább erősítik azt a nézetet, miszerint az eltérő növekedési stratégiát képviselő vízinövények jelentősen különböző választ adnak a lokális környezet változására (AKASAKA és TAKAMURA 2011,

ALAHUHTA et al. 2013), és befolyással vannak a növények inváziós képességeire is (HAMILTON et al. 2005).

Az LDMC a 'leaf economy spectrum' egyik kulcs jellege, amely a levélszövetek átlagos sűrűségét számszerűsíti. Értéke pozitív korrelációban van a levél élettartamával, és fordítottan arányos a relatív növekedési rátával és az SLA-val (CORNELISSEN et al. 2003). Az egyes növekedési formákon belül végzett összehasonlítás szerint az idegenhonos Potamid fajok (*Elodea canadensis*, *Hydrilla verticillata*, *Lagarosiphon major*) és az idegenhonos Herbid fajok (*Ceratopteris thalictroides*) lazább szövetekkel rendelkeznek az őshonos fajtársaikhoz képest (Potamid: *Groenlandia densa* és *Najas marina*, Herbid: *Nasturtium officinale*). RIIS et al. (2012) tanulmányából tudjuk, hogy a fény elérhetősége erős hatással van a vízinövények növekedési rátájára és a növény morfológiai felépítésére. Ezt figyelembe véve eredményeink azt mutatják, hogy az idegenhonos Potamid és Herbid fajok előnyben vannak a fényért folyó versenyben azzal, hogy lazább szövetű leveleket képeznek. Tehát kevesebb energiát fektetnek be a szilárdító szövetek építésébe, és gyorsabban tudják felépíteni a fotoszintetikus szerveiket, amivel gyorsabb növekedési rátát érhetnek el (WEIHER et al. 1999), és végső soron egy versenyelőnyt biztosít számukra.

A nitrogén és foszfor a szárazföldi és vízi környezetben is a legfontosabb limitáló elemek. Az LNC – az SLA-hoz hasonlóan – a növények fotoszintetikus aktivitását tükrözi, közvetve pedig a növekedési rátát (CORNELISSEN et al. 2003). Az SLA-val ellentétben az LNC azonban sokkal inkább a fotoszintetikus aktivitásban mutatkozó különbségeket jelzi úgy, hogy közben figyelembe veszi a tápanyagok hasznosításának hatékonyságát is. Feltételeztük, hogy az idegenhonos vízinövények hatékonyabban képesek a nitrogént hasznosítani, melyet a magasabb LNC értékek alapvetően igazolnak is. A levelek nitrogéntartalmának globális mintázata a sarkoktól az Egyenlítő irányába csökken, ami a szélességi fokkal és a környezet hőmérsékletével való erős kapcsolatát jelzi (REICH és OLEKSYN 2004). Hipotéziseinkkel ellentétben eredményeink azt mutatják, hogy az őshonosság és a vízinövények fotoszintetikus aktivitása között összességében nem áll általános összefüggés. Kizárólag az idegenhonos *Nymphaeoid* és *Vallisneroid* fajok rendelkeztek magasabb LNC értékkel, ami fokozott és hatékonyabb fotoszintézist és növekedési rátát biztosít nekik. Jelen eredményeink is alátámasztották, hogy a levelek nitrogéntartalma a szélességi fokkal és a hőmérséklettel összefüggésben áll.

A környezeti változók hatása a tulajdonságokra és az őshonosság-tulajdonságok közötti kapcsolatra

Bizonyos növényi jellegek plaszticitása, a tulajdonságok sokfélesége és a környezeti tényezők között jól ismert összefüggés van (CAPERS et al. 2010, HODGSON et al. 2011, RICHARDS et al. 2006). DAEHLER (2003) szerint az idegenhonos és az őshonos fajok között mérhető különbségeket a környezeti tényezők határozzák meg. Az idegenhonos fajok kompetíciós teljesítménye általában jobbnak bizonyul a kedvező feltételek és a jó tápanyag-elérhetőség mellett (RICHARDS et al. 2006). VAN KLEUNEN et al. (2010) ezzel szemben azt állítja, hogy a teresztrisz fajok tulajdonságainak nincs környezeti függése, tehát az őshonos és idegenhonos szárazföldi fajok közötti különbségek eltérő környezetben is azonosak. Az általunk végzett elemzés az őshonos és idegenhonos vízinövények tulajdonságaiban mutatkozó különbségek abiotikus tényezőktől való függését igazolta, de csak bizonyos növekedési formákon belül.

A szakirodalomból jól ismert, hogy milyen hatása van a tengerszint feletti magasságnak és a földrajzi szélességnek a vízinövény-diverzitás térbeli eloszlására (pl. HEEGAARD et al. 2001, JONES et al. 2003, LUKÁCS et al. 2015). A hőmérséklet és a fényviszonyok a tengerszint feletti magasság, illetve a földrajzi szélesség függvényében változik, a tengerszint feletti magasság

és diverzitás között fordított arányosság is fennáll (JONES et al. 2003). Az is jól ismert tény, hogy a tengerszint feletti magasság és a földrajzi szélesség (a hőmérsékleten és a csapadék mennyiségén keresztül) hatással van a szárazföldi növényfajok tulajdonságainak variabilitására (HULSHOF et al. 2013, REICH et al. 1997). RIIS et al. (2012) tanulmánya szintén megmutatta, hogyan befolyásolja a hőmérséklet az idegenhonos *Lagarosiphon major* versenyképességét a fenotípusos plaszticitáson keresztül. A mi kutatási eredményeink nem igazolták a földrajzi szélesség hatását a növényi jellegek plaszticitására, illetve az őshonos és idegenhonos vízinövények között mérhető különbségekre, de ez vélhetően a rövid szélességi gradiensnek tudható be. A földrajzi szélesség a legerősebb hatást a vízfelszínen úszó (Pleustofiton) növekedési forma esetében gyakorolta a növényi jellegek (különösen a levélfelület (LA)) értékeire, de befolyásolta emellett a Myriophyllid fajok levélszárazanyag-tartalmát (LDMC) is.

A magasabb térszíneken található vízi ökoszisztémákat extrém élőhelyeknek tekintik, ahol a fizikai tényezők jelentette stresszhatáson belül a zord éghajlat kiemelkedően korlátozza a vízinövények életét (LACOUL és FREEDMAN 2006). A jelenlegi kutatásunk egy relatíve széles magassági gradienst (52–1722 m tengerszint feletti magasság) fedett le, mely szerint a tengerszint feletti magasság csak a Myriophyllid fajok LDMC-értékeire és a Potamid fajok SLA értékeire volt hatással. Ez azt jelenti, hogy az őshonosság és a tengerszint feletti magasság együttesen magyarázza ezen fajok jellegértékeiben mutatkozó különbségeit. Ezek az eredményeink összhangban vannak HULSHOF et al. (2013) eredményeivel, aki az SLA interspecifikus és intraspecifikus variabilitását vizsgálta a magassági gradiensek mentén.

A környezeti tényezők közül a kémhatásnak is jól dokumentált hatása van a vízinövényekre, ami mögött a fajok olyan élettani jellemzői állnak, mint a különböző szénformák felvételének képessége (MADSEN és SAND-JENSEN 1991). A bikarbonát mint a szénforrás hasznosításának képessége nem a különböző növekedési formákhoz kötött, hanem a fajokhoz. Emellett fajon belül is nagyfokú variabilitást mutat, amit a szén-dioxid elérhetősége, a fény-, tápanyag- és hőmérsékleti viszonyok nagymértékben befolyásolják (HUSSNER et al. 2016, MABERLY és SPENCE 1983, SAND-JENSEN és GORDON 1986). A kutatásunk során összefüggést találtunk a pH és a levelek nitrogénkoncentráció (LNC) értékei (a Vallisnerid fajok esetében), illetve a pH és a levélszárazanyag-tartalom (LDMC) között (a Myriophyllid fajok esetében). Kimutattuk továbbá a pH hatását az őshonosság és a levélfelület (LA) összefüggéseiben a Peplid és Pleustofiton fajok esetében. Mivel a Vallisnerid, Myriophyllid, Peplid és Pleustofiton fajok közül bizonyítottan sok képes a bikarbonátot hasznosítani, vélhetően ennek köszönhető a jellegek és a pH értékek közötti összefüggés. Eredményeink összhangban vannak azokkal a tanulmányokkal, amelyek szerint a vízinövények sajátos morfológiai és élettani tulajdonságai is segítenek enyhíteni a fotoszintézishez szükséges szén hiányát. Vélhetően sok vízinövény ezért rendelkezik egységnyi biomasszára vetítve nagy levélfelülettel (azaz alacsony SLA-értékkel, HUTCHINSON 1975, NIELSEN és SAND-JENSEN 1989).

Korábbi tanulmányok szerint a vízmélység jelentős hatással van a növények morfológiájára, az egyes jellegek értékeire (pl. hajtásmagasság, szárszárazanyag-tartalom, lásd MABERLY 1993, FU et al. 2012), kiemelkedően azokra, amelyek a fény megkötésével és az oldalirányú növekedéssel vannak összefüggésben. Eredményeink szerint az őshonos és idegenhonos fajok LA és SLA értékekben mérhető különbségeit a vízmélység is befolyásolja, de csak a Pleustofiton és Potamid fajok esetében. Az őshonosság és az LA, illetve SLA értékek közötti összefüggések erőssége (az idegenhonos fajok általában nagyobb levelekkel és gyorsabb növekedési rátával rendelkeznek) a vízmélység növekedésével csökken. FU et al. (2014) kiemelték, hogy a vízinövények SLA értéke a vízmélységi gradiens mentén a „niche differenciálódás” koncepció szerint működik, vagyis olyan fajok maradnak együtt a

közösségekben, akik egymástól nagyon különböző módon használják az erőforrásokat. Emellett hangsúlyozták, hogy a vízmélység növekedése növeli az SLA variabilitását több Potamid (pl. *Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus* és *Najas marina*) és Pleustofiton (*Ceratophyllum demersum* és *Hydrocharis dubia*) faj esetében is.

Következtetések és irányvonalak jövőbeli kutatásokhoz

Jelenleg kevés olyan összehasonlító kutatás áll rendelkezésre, melynek a középpontjában a vízinövények vannak. Ezen okból kifolyólag a kutatásunk célja az volt, hogy megvizsgáljuk, milyen különbség van az idegenhonos és őshonos vízinövények funkcionális jellemzőiben, valamint ezen tulajdonságok környezeti tényezőkre adott válaszaiban. THIÉBAUT (2007) például nem talált olyan általános trendet a növényi jellegekben, amely igazolná, hogy a vízinövények virulensebbek lennének egy új élőhelyen. Tanulmányának látszólag ellentmondó következtetései annak tudhatók be, hogy minden vízinövényt (hidrofita növekedési formájú fajt) egy csoportba vont össze. Az idegenhonos vízinövények általában nagyobb leveleket hoznak létre rövidebb idő alatt, és kevesebb tápanyag felhasználásával, de ezek a tulajdonságok általánosíthatóak minden növekedési formára. A különböző növekedési formák „összemosása” elrejteti az őshonos és az idegenhonos fajok közötti különbségeket a fajok közötti nagy morfológiai diverzitás miatt.

Eredményeink szerint bizonyos növekedési formákon belül az idegenhonos fajok az őshonosoktól nagyon eltérő tulajdonságokkal rendelkeznek, ami az „akvizitív” stratégia révén (pl. rövidebb élettartam és gyorsabb növekedési ütem) jelentős versenyelőnyt biztosít számukra. Néhány idegenhonos vízinövény több energiát fektet a levelek fizikális védelmére, ezzel erősítve a levél szilárdító szöveteit (nagyobb LDMC-vel rendelkeznek, pl. az idegenhonos *Ceratopteris thalictroides*). Más fajok gyorsabb növekedést érhetnek el az alacsonyabb specifikus levélfelületükkel (SLA), mint pl. a Myriophyllid (pl. *Myriophyllum aquaticum* és *Cabomba caroliniana*) és a Potamid fajok (pl. *Lagarosiphon major*, *Elodea* spp). De vannak olyan fajok is, amelyek azzal tesznek szert versenyelőnyre, hogy gyorsabban fejlesztenek nagyobb leveleket, mint például a Peplid (pl. *Rotala rotundifolia*), a Pleustofiton (pl. *Lemna minuta*, *Azolla filiculoides*) és a Potamid fajok (pl. *Lagarosiphon major*, *Elodea* fajok).

Ki kell emelnünk, hogy az olyan környezeti tényezők, mint a tengerszint feletti magasság, a kémhatás és a vízmélység, alapvetően befolyásolják az őshonosság és a levéljellegek közötti kapcsolatok erősségét. Emellett az inváziós növények előnyét biztosító tulajdonságok azonosítása is sok szempontból lehet kulcsfontosságú. Egyrészt fontos a fajok közötti kompetíció értékelése során, de meghatározó az egyes inváziós fajok jelentette kockázatok értékelése és az ellenük való védekezésre való felkészülés folyamán is. Ezekben túl fontos szerepe lehet ezen fajok terjedésének megelőzését segítő protokollok készítése során is. Úgy véljük, hogy eredményeink segítenek jobban megérteni, hogy a mérsékelt övi éghajlaton mi teszi sikeressé az idegenhonos vízinövényeket, ami feltehetően természetvédelmi kezelési tervekhez is felhasználható.

Hangsúlyozzuk, hogy az itt alkalmazott növényi jelleg alapú megközelítés csak részben járulhat hozzá a vízinövény-inváziók mechanizmusának megértéséhez. További kutatások szükségesek annak megértéséhez, hogy mi befolyásolja a növényi jellegek varianciáját, különös tekintettel: (i) a jellegekben mutatkozó különbségek filogenetikai függésének feltárására, (ii) a jellegek fajon belüli varianciájának vizsgálatára, (iii) többféle funkcionális jelleg adatgyűjtése vízinövényekről a multi-trait összehasonlításokat lehetővé tevő kutatások érdekében, valamint (iv) az őshonos és idegenhonos vízinövény-közösségek funkcionális összetételében mutatkozó különbségek feltárása.

5.2. A fenotipikus plaszticitás szerepe az invázióban: az *Elodea* fajok esete⁷

5.2.1 Bevezetés

A hazai flórában számos idegenhonos inváziós vízínövény található, melyek jelentős hatással bírnak a vizes élőhelyek működésére. Ezek közé tartozik az Észak-Amerikából származó, 19. század közepén megtelepedett *Elodea canadensis*, amely a közelmúltban megjelent a legtöbb nyugat-európai édesvízi élőhelyen (SIMPSON 1984, COOK és URMI-KÖNIG 1985). A 20. század közepén ugyanezen nemzetség másik tagja, az Észak-Amerikából származó *E. nuttallii* (Plach) St. John is feltűnt. Ez a faj fokozatosan kiszorította az *E. canadensis*-t még olyan élőhelyekről is, ahol az már stabil állományokkal rendelkezett (COOK és URMI-KÖNIG 1985, SIMPSON 1990, GREULICH és TREMOIERES 2006). A kiszorításnak ez a folyamata a Brit-szigeteken (LUND 1979, SIMPSON 1990) és Nyugat-Európában (BARRAT-SEGRETAIN 2001) gyorsan, 1-2 éven belül zajlott le. Az újonnan érkező *E. nuttallii* kulcsszerepet játszik a hínárközösségek működésében, mivel gyakran homogén (monospecifikus) állományokat alkot a nyugat-európai hipertróf vizekben (VAN ZUIDAM és PEETERS 2013). A 21. század eleje óta az *E. nuttallii* megjelent már Közép-Európa több országában is, például Lengyelországban (KOLADA és KUTYA 2016), Szlovákiában (OT'ACHEL'OVA és VALACHOVIC 2002), Magyarországon (KIRÁLY et al. 2007, LUKÁCS et al. 2016), Szlovéniában (KIRÁLY et al. 2007, KUCHAR et al. 2007) és Horvátországban (GRUDNIK és GERM 2013). Így lehetséges, hogy az *E. canadensis* ezekben az országokban is hasonló sorsa jut.

Az *E. nuttallii* sikeres inváziójának hátterében működő ökológiai mechanizmus még nem teljesen ismert. Egyes hipotézisek szerint, olyan mérhető ökológiai-fiziológiai különbségek befolyásolhatják, mint például a biomassa növekedési üteme (BARRAT-SEGRETAIN és ELGER 2004), a fotoszintézis és légzés (JAMES et al. 1999), a nitrogén- és foszforfelhalmozás (ROBACH et al. 1995, JAMES et al. 2006), illetve az életmenet jellemzők (BARRAT-SEGRETAIN et al. 2002, JAMES et al. 2006, BARRAT-SEGRETAIN és LEMOINE 2007). A két faj közötti kompetíciós kísérletek kimutatták, hogy az *E. canadensis* növekedését negatívan befolyásolta az intra- és interspecifikus szomszédok jelenléte, de az *E. nuttallii* esetében ez a hatás nem volt jelentős (BARRAT-SEGRETAIN és ELGER 2004). A levelek által okozott árnyékolást ebben az esetben kulcsfontosságú tényezőnek vélték, ami magyarázhatja az *E. nuttallii* sikerét a többi fajjal szemben (SIMPSON 1990, BARRAT-SEGRETAIN 2004, 2005). THOMPSON (1991) elmélete szerint az inváziós fajoknak olyan (előnyös) tulajdonságokkal kell rendelkezniük, amelyekkel a közösségben korábban is jelen lévő fajok nem rendelkeznek. Felmerül a kérdés tehát, hogy milyen jellemzőkkel rendelkezik az *E. nuttallii*, amivel az *E. canadensis* nem, konkrétan milyen környezeti tényezők okozhatják az *E. nuttallii* előnyös fenotípusos választ a lombzat kialakulásában?

Tanulmányunk célja a környezeti változók (fény- és nitrogénkoncentrációk) kombinált hatásának vizsgálata volt az *Elodea* fajok fenotípusos jellemzőire, illetve ezeknek a tulajdonságoknak az *E. nuttallii* inváziós sikerében történő értékelése. Mivel az alámerült vízínövények a leveleiket jellemzően egy fénygradiens mentén igyekeznek optimálisan pozicionálni (az árnyékos aljzattól a vízfelszín felé), azt feltételeztük, hogy a fényintenzitás kulcsszerepet játszhat ebben a kérdésben is. De a vízínövények jelenlét-hiány és abundanciaadatai alapján a víz nitrogénkoncentrációja is potenciálisan egy olyan

⁷ 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.

kulcstényező, ami befolyással bír a lombzat szerkezetére. Holland (KNOBEN és PEETERS 1997, VAN ZUIDAM és PEETERS 2013) és közép-európai (KIRÁLY et al. 2007, GRUDNIK et al. 2014) vizsgálatok arra utalnak, hogy az *E. canadensis* eltűnése különösen azokban a mezőgazdasági területek melletti árkokban volt érzékelhető, ahol a nitrogénszennyezés mértéke az átlagosnál jóval magasabb volt.

Ennek megfelelően a következő hipotéziseket fogalmaztuk meg: (i) a fényintenzitás és a nitrogénkoncentráció gradiensek mentén az *E. nuttallii* nagyobb mértékű fenotípusos plaszticitással rendelkezik, mint az *E. canadensis*; (ii) a magasabb nitrogénkoncentráció erőteljesebben serkenti az *E. nuttallii* relatív megnyúlását, mint az *E. canadensis*-ét; (iii) a magas fényintenzitás és a magas nitrogénkoncentráció együttesen serkenti az *E. nuttallii* hajtásainak elágazódását. Kevert állományokban mindkét *Elodea*-faj jelentős mértékben képes módosítani a környezetük fényviszonyait (BARRAT-SEGRETAIN és ELGER 2004; BARRAT-SEGRETAIN 2005). Ennek a hatásnak a kizárása érdekében a fajokat elkülönítve tartottuk.

5.2.2 Anyag és módszer

Az élőanyag gyűjtése és inkubálása

Az *Elodea canadensis* példányait a Bodrog folyóból (48,172491 ° N; 21,363358 ° E), míg az *E. nuttallii* egyedeket a Hajdúnánás mellett fekvő Keleti-főcsatornából (47,860911 ° N; 21,382270 ° E) gyűjtöttük. A kiválasztott hajtások közötti genetikai variabilitás minimális volt, mivel az európai *Elodea*-fajok kizárólag vegetatív úton szaporodnak (BARRAT-SEGRETAIN et al. 2002). A hajtásokat ugyanabból a kolóniából (polikormonból) gyűjtöttük, azaz biztosan klónok (vagyis rametek) voltak. Az előinkubáció kísérleti körülmények között 18 napig tartott. Az *Elodea*-hajtások apikális részeit öt darab 20 literes akváriumba helyeztük, ami megfelelő tápoldattal volt feltöltve. BARKO és SMART (1985) eredeti tápoldat összetétel receptjét NH_4NO_3 hozzáadásával módosítottuk, hogy a kezelésekből a nitrogén koncentrációja 0,05, 0,25, 0,5, 2,5 és 5,00 mg N/l legyen. A foszfort K_2HPO_4 formájában adtuk a vízhez, hogy a végső koncentráció 0,2 mg P/l legyen. A mikroelemek mennyiségét TROPICA (TROPICA, Ega, Magyarország) mikrotápanyag oldat 10 000-szeres hígított oldatának hozzáadásával biztosítottuk. Az oldatot minden második nap megújítottuk. Az előinkubációs periódus után a hajtások hosszát 65 mm-re vágtuk le úgy, hogy a hajtásoknak ne legyenek oldalhajtásaik vagy járulékos gyökereik (MADSEN et al. 1998).

Laboratóriumi kísérlet

Három hajtást függőleges helyzetben egy műanyag hálóra helyeztünk. Ezt 2 liter űrtartalmú, 12 cm mély akváriumba helyeztük, ami a fent ismertetett 2 literes oldatot tartalmazta. Minden akváriumot vízfürdőben, kontrollált hőmérsékleten tartottunk (23–25 °C) a Kárpát-medence kis tavainak vízhőmérsékleti profilja alapján (május–július) (BORICS et al. 2015), illetve a hajtásnövekedés optimális hőmérsékleti tartományára vonatkozó ismeretek (BARKO et al. 1982, MORMUL et al. 2012) szerint. Mindkét *Elodea*-faj esetében az öt különböző nitrogénkezelést öt különböző fényintenzitás mellett inkubáltuk: 0, 10, 28, 80 és 180 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR értékekkel, a vízfelszínen (koszinusz besugárzás) 16 órás világos és 8 órás sötét ciklusban. A vizet minden második nap cseréltük. A megvilágítást Philips 400 W-os fémhalogén lámpákkal biztosítottuk, és a fényintenzitást különböző lyukbőségű zöld műanyag háló használatával biztosítottuk. A kezeléseket négyszeres ismétlésben végeztük, ami összesen 200 akváriumot jelentett. Annak érdekében, hogy a kezdeti fényintenzitás többé-kevésbé állandó maradjon, és hogy elkerüljük a növények önárnyékolását, a kísérlet időtartama csak 12 nap volt, majd a növényeket betakarítottuk (MADSEN et al. 1998, FORCHHAMMER 1999).

Növényi jellegek mérése

A növényeken öt funkcionális növényi jelleget mértünk: **1. hajtás száraz tömege**, **2. gyökér száraz tömege**, **3. hajtás hossza**, **4. gyökér hossza** és **5. elágazások száma**. Ezekből a mért adatokból további öt jellegértékét számítottuk: **6. teljes hajtásra vonatkozó relatív növekedési ráta (RGR)**, **7. csúcshajtás RGR**, **8. relatív megnyúlás**, **9. oldalirányú terjedés** és **10. plaszticitási index**. Minden jelleget egyedi szinten mértünk és számítottunk az akváriumokban, azonban a statisztikai elemzéshez csak az egyes akváriumok három növényének átlagos jellegértékeit vettük figyelembe. A hajtás és a gyökér száraz tömegének méréséhez a mintákat 105 °C-on, 24 órán át (állandó tömeg eléréséig) szárításhoz tartályban szárítottuk. A teljes hajtáshossz az apikális és laterális (oldalirányú) hajtások hosszára utal, míg a csúcshajtás hossza a növény központi (leghosszabb) hajtását jelenti. A teljes hajtáshossz adatait használtuk az RGR, elágazódási fok, relatív megnyúlás és laterális terjedés kiszámításához. A teljes hajtás RGR-jét az alábbi képlettel számoltuk ki: $RGR = (\ln l_t - \ln l_0)/t$, ahol l_0 a növények kezdeti, l_t a végső hajtáshosszát, t pedig az inkubációs időt jelenti napokban. A csúcshajtás RGR-jét hasonlóan számoltuk: $RGR = (\ln l_t - \ln l_0)/t$, ahol l_0 a növények kezdeti, l_t a csúcshajtás hosszát, t pedig az inkubációs időt jelenti napokban. A növények relatív megnyúlását egységnyi biomaszból létrejött hajtáshosszként (mm mg^{-1} DW) adtuk meg. A laterális terjedést az oldalirányú terjedés/csúcshajtás hossza alapján számoltuk. Az elágazódási fok (azaz elágazási architektúra) az élő elágazások száma volt egységnyi hajtáshosszra vetítve (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al. 2013), ezt az elágazások száma/hajtáshossz képlettel számoltuk.

A nitrogénre (PI_N) és a fényre (PI_L) vonatkozó plaszticitási indexet VALLADARES et al. (2002, 2005) szerint számoltuk: $PI = (\text{maximum átlag} - \text{minimum átlag}) / \text{maximum átlag}$. A nitrogénre vonatkozó plaszticitási indexet (PI_N) $L_{\max}$ fényintenzitás mellett számoltuk ki, míg a fényre vonatkozó plaszticitási indexet (PI_L) $N_{\max}$ nitrogénkoncentráció mellett, ahol a vizsgált változó a legmagasabb értéket mutatta (pl. gyökérképződés $L_{\max} = 180 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, $N_{\max} = 0,5 \text{ mg l}^{-1}$). Az index értéke 0 (nincs plaszticitás) és 1 (maximális plaszticitás) közé esik.

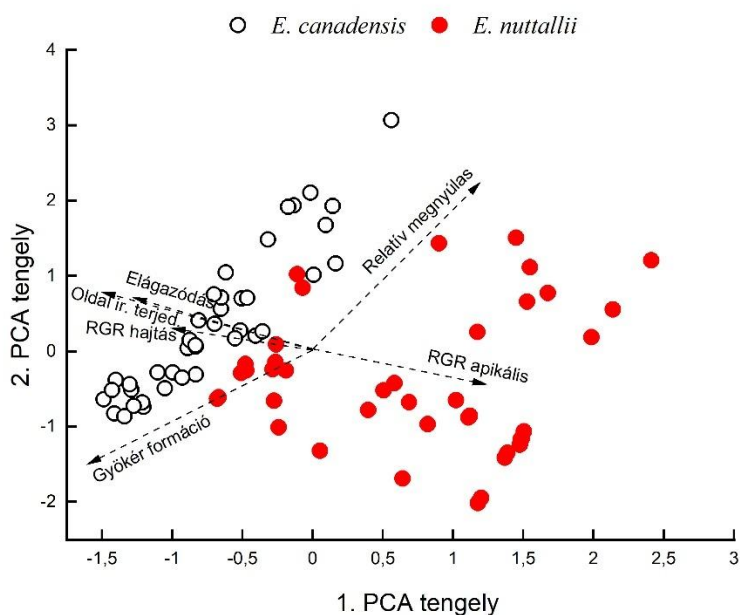
Statisztikai elemzés

A tulajdonságok kapcsoltságát főkomponens-analízissel (PCA) elemeztük, ahol a mért tulajdonságok voltak a független változók. A változók normál eloszlását Kolmogorov–Smirnov-tesztel ellenőriztük. A teljes hajtás RGR, a csúcshajtás RGR, a relatív megnyúlás és a gyökérhossz normál eloszlást mutatott ($P > 0,05$). A hajtások elágazódási fokának eloszlása csak a $10\text{--}180 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ fényintenzitás tartományban volt normál eloszlású. Általánosított lineáris modellekkel (GLM) teszteltük a környezeti tényezők (fény, nitrogén, fajazonosság) és ezek kölcsönhatásainak hatását a növényi jellegekre. Az adatok normál eloszlását és a varianciák homogenitását Levene-tesztel ellenőriztük. Tukey és Dunnett T3 post-hoc teszteket használtunk az egyes kezelések közötti eltérések vizsgálatához. Párunkénti többszörös összehasonlító próbával (Pair-wise comparison) teszteltük a fajok között a mért változókban található szignifikáns különbségeket. Itt az átlagos különbségeket (MD) és szórákat (SD) tüntettük fel. Az elemzéseket SPSS 16.0 (SPSS, Chicago, IL, USA) szoftverrel végeztük.

5.2.3 Eredmények

PCA ordináció

A PCA ordináció alapján az *E. canadensis* és az *E. nuttallii* a vizsgált fenotípusos jellemzők szerint az első PCA tengely mentén jól elkülönültek. A PCA ordináció első két tengelye a teljes variabilitás 94,5%-át magyarázta. Az *E. nuttallii* nagyobb értékeket mutatott a csúcshajtás RGR-re és a relatív megnyúlásra, míg az *E. canadensis* az elágazási fokra, gyökérbérbézési rátára és laterális terjedésre adott magasabb értékeket (1. ábra).



1. ÁBRA. Az *Elodea canadensis* és *E. nuttallii* vizsgált fenotípusos jellegeinek PCA ordinációja. Az adatok négyzetgyök transzformáltak.

A fenotípusos plaszticitás különbségei

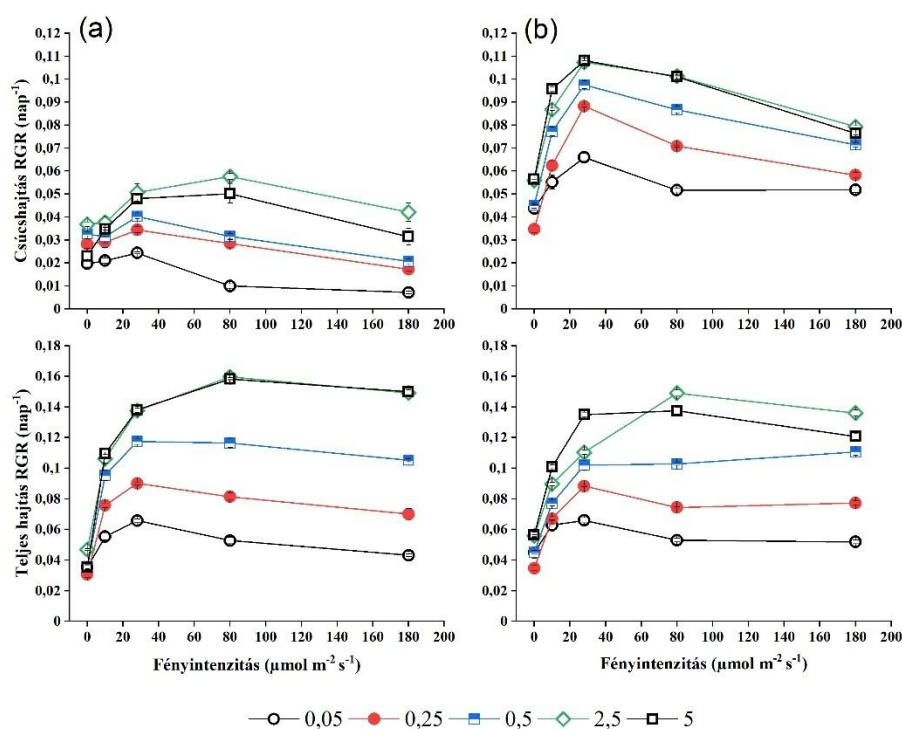
Az alkalmazott fény- és nitrogén-gradiens mentén a két *Elodea*-faj fenotípusos plaszticitása jelentős különbséget mutatott (1. táblázat). Az összesített fenotípusos jellemzők alapján az *E. nuttallii* nagyobb plaszticitást mutatott, mint az *E. canadensis*. Az *E. canadensis* relatív megnyúlása nagyobb (0,1-el magasabb) plaszticitást mutatott a fény hatására. Az *E. nuttallii* magasabb plaszticitást mutatott (0,1-el) a csúcshajtás RGR, gyökérbérbézés, laterális terjedés és elágazási fok esetében a magasabb nitrogén hatására, valamint a csúcshajtás RGR és az elágazási fok esetében a fény hatására. A két *Elodea*-faj között a legnagyobb különbséget az elágazási fok PI_N értékei mutatták (*E. canadensis*: 0,13, *E. nuttallii*: 1,00).

1. TÁBLÁZAT. Az *Elodea canadensis* és *E. nuttallii* nitrogénre és fényre számított plaszticitás indexe. A PI_N értékét maximális fényerősség mellett számoltuk. A PI_L értékét a legmagasabb nitrogénkoncentráció mellett határoztuk meg. L_{max} és N_{max} az a nitrogén és fény mennyiség szintje, ahol az egyes jellegek a maximális értéket mutatták. Ha a két *Elodea*-faj PI értékének különbsége $> 0,1$, a nagyobb értéket aláhúztuk.

Változó	PI_N	PI_N	PI_L	PI_L	L_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	N_{max} (mg l^{-1})
	<i>E. canadensis</i>	<i>E. canadensis</i>	<i>E. canadensis</i>	<i>E. canadensis</i>		
RGR teljes hajtás	0,67	0,70	0,71	0,69	80	2,5
RGR csúcshajtás	0,53	0,64	0,36	0,63	28	2,5
Relatív megnyúlás	0,17	0,20	0,57	0,45	10	5
Gyökér forma	0,34	0,76	1,00	1,00	180	0,5
Oldalirányú terjedés	0,83	1,00	0,95	1,00	180	5
Elágazás fok	0,13	1,00	0,64	1,00	180	5

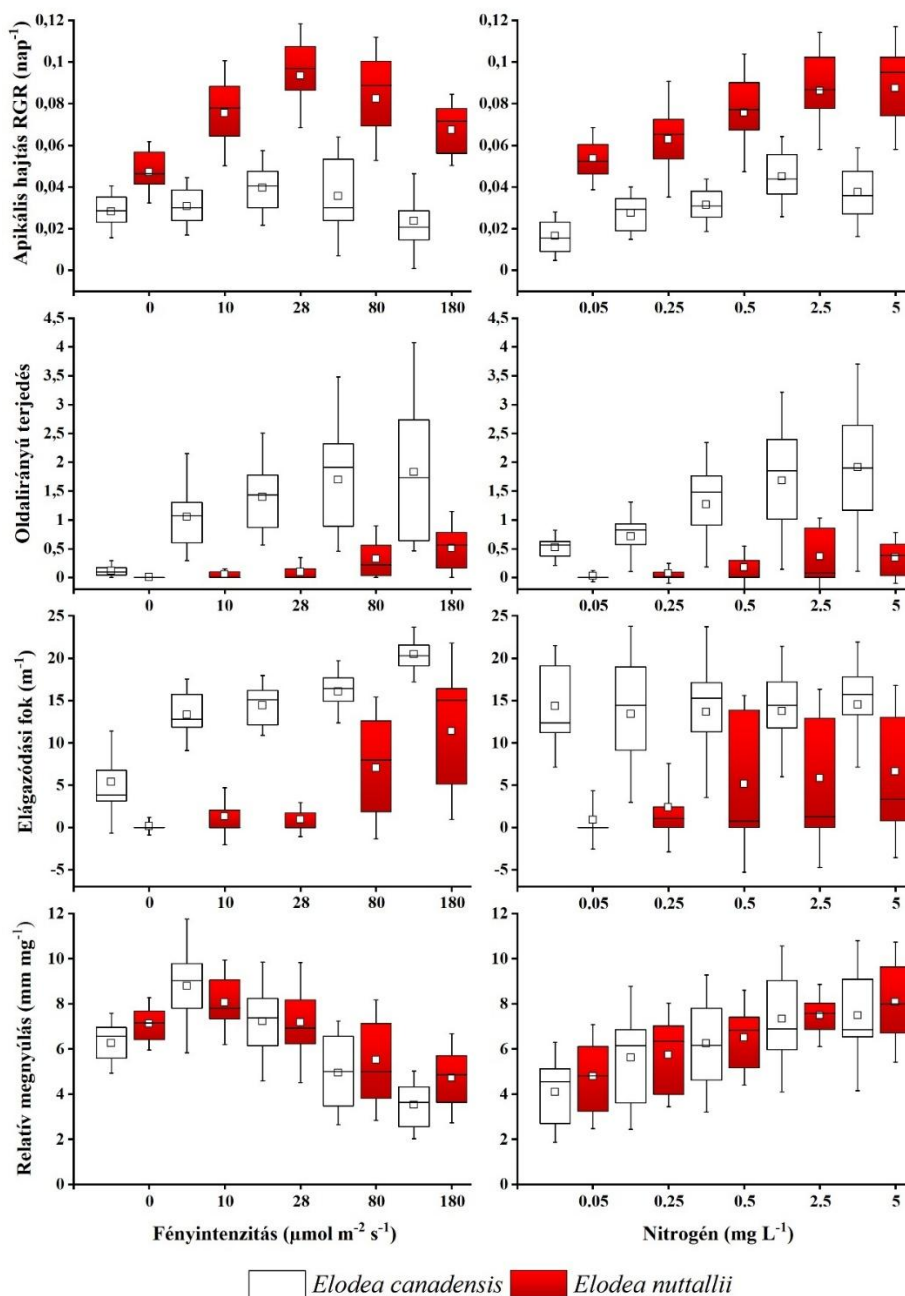
Relatív növekedési ráta

A faj típusa, a nitrogénkoncentráció, a fényintenzitás, valamint ezek kölcsönhatásai jelentősen befolyásolták a teljes hajtás RGR-t (relatív növekedési ráta) és a csúcshajtás RGR-t (5.2-S1 függelék). A magasabb nitrogénkoncentráció mindkét faj esetében szignifikánsan ($P < 0,001$ Tukey-teszt) növelte a teljes hajtás RGR-t, de ez a hatás sokkal kevésbé volt kifejezett alacsony fényviszonyok között ($10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), mint a jól megvilágított körülmények esetében ($80\text{--}180 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; 2. ábra). Mindkét *Elodea*-faj teljes hajtás RGR-je emelkedett a nitrogénkoncentráció növekedésével párhuzamosan, egészen $2,5 \text{ mg l}^{-1}$ -ig. Magas nitrogénkoncentráció ($2,5\text{--}5,0 \text{ mg l}^{-1}$) és magasabb fényintenzitás mellett egészen $80 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -ig mindkét *Elodea*-faj teljes hajtás RGR-je szignifikánsan ($P < 0,001$ Tukey-teszt) növekedett (2. ábra).



2. ÁBRA. Az *E. canadensis* (a) és *E. nuttallii* (b) csúcshajtás RGR és teljes hajtás RGR értékei eltérő nitrogénmennyiség és fényintenzitás mellett. A hibásávok az adatok standard hibáit jelölik.

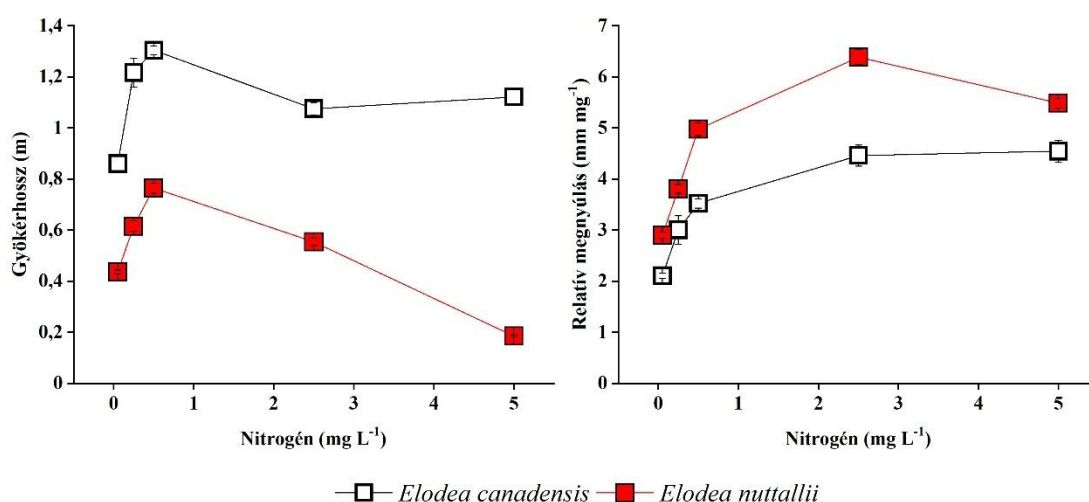
A páronkénti többszörös összehasonlító próba alapján az *E. nuttallii* teljes hajtás RGR-je ($0,086 \pm 0,002$) szignifikánsan nem volt alacsonyabb ($P = 0,052$), mint az *E. canadensis*-é ($0,090 \pm 0,002$). Az *E. nuttallii* csúcshajtás RGR-je ($0,073 \pm 0,001$) szignifikánsan magasabb volt ($P < 0,001$), mint az *E. canadensis*-é ($0,031 \pm 0,001$). Általánosságban elmondható, hogy az *E. nuttallii* kétszer olyan magas csúcshajtás RGR-rel rendelkezett, mint az *E. canadensis*, és viszonylag alacsony fényintenzitás mellett ($28 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) is a legnagyobb csúcshajtás növekedést mutatta (3. ábra és 5.2-S2 függelék).



3. ÁBRA. Különböző fényintenzitás és különböző nitrogénkoncentrációk mellett nevelt *E. canadensis* és az *E. nuttallii* csúcshajtás RGR-jének, oldalirányú terjedésének és elágazási fokának, valamint relatív megnyúlásának boxplotjai. Minden boxplot öt nitrogénkoncentráció adatait mutatja a bal oldali panelben, illetve öt fényintenzitás adatait a jobb oldali panelben. Dobozok: +25-75%-os percentilisek; hibasávok: szórás; □: medián, n = 20.

Relatív megnyúlás

A relatív megnyúlást, vagyis az egységnyi biomasszából létrejött hajtáshosszt jelentősen befolyásolta a fényintenzitás, a nitrogénkoncentráció, a fajok közötti különbségek és ezek kölcsönhatásai (5.2-S1 függelék). A hajtások relatív megnyúlása mindkét *Elodea*-faj esetén magas nitrogénkoncentrációjú ($2,5\text{--}5,0\text{ mg N L}^{-1}$) közegben és alacsony fényintenzitás ($10\text{ }\mu\text{mol m}^2\text{ s}^{-1}$) mellett volt a legmagasabb (3. ábra). A $10\text{ }\mu\text{mol m}^2\text{ s}^{-1}$ -nál magasabb fényintenzitáson a növények relatív megnyúlása szignifikánsan csökkent ($P < 0,001$ Dunnett T3 teszt). A nitrogénkoncentráció növelése során a növények relatív megnyúlása szignifikánsan növekedett ($P < 0,001$ Tukey-teszt). A legmagasabb fényintenzitás ($180\text{ }\mu\text{mol m}^2\text{ s}^{-1}$) mellett az *E. nuttallii* ($4,75 \pm 0,166$) szignifikánsan magasabb relatív megnyúlást mutatott ($P < 0,001$, párhuzamos összehasonlítások), mint az *E. canadensis* ($3,50 \pm 0,166$; 4. ábra).



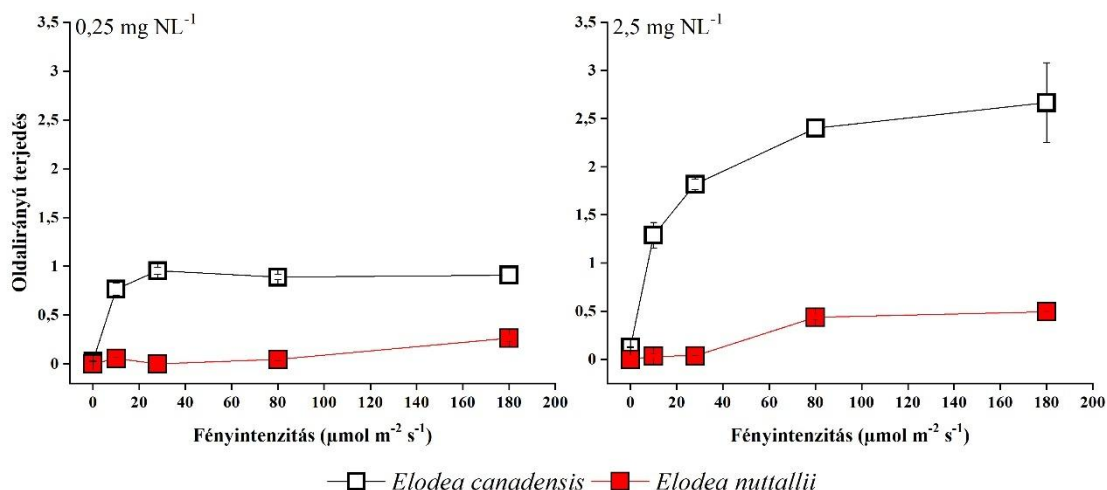
4. ÁBRA. Maximális fényintenzitás ($180\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$) mellett nevelt *Elodea*-fajok gyökérhosszának (m) és relatív megnyúlásának (a hajtás hossza egységnyi biomasszára vetítve) plaszticitása a nitrogénkoncentráció gradiens mentén. A hibásávok az adatok szórását jelölik.

Gyökérhossz

Mivel csak csúshajtásokkal indítottuk a kísérletet, minden gyökér a kísérlet alatt képződött. A fény által kiváltott növekedésstimuláció a gyökérhossz növekedésében nyilvánult meg, amely a magasabb fényintenzitások mellett, $0,5\text{ mg N L}^{-1}$ nitrogéntartalmú közegben volt a legmagasabb. A gyökérhosszt jelentősen befolyásolta a fényintenzitás, a nitrogénkoncentráció, a fajok közötti különbségek és ezek kölcsönhatásai (5.2-S1 függelék). Az *E. canadensis* ($0,461 \pm 0,008$) szignifikánsan hosszabb gyökereket fejlesztett ($P < 0,001$, páronkénti többszörös összehasonlító próba), mint az *E. nuttallii* ($0,270 \pm 0,008$; 4. ábra).

Oldalirányú (laterális) terjedés

Mindkét *Elodea*-faj esetében a hajtások oldalirányú terjedése fokozódott (az oldalsó hajtások hossza a csúshajtás hosszához képest) a nitrogénkoncentráció és a fényintenzitás növekedésével (3. és 5. ábra). Az *E. canadensis* oldalirányú terjedése $10\text{ }\mu\text{mol m}^2\text{ s}^{-1}$ fölötti megvilágítás esetén azonban már kifulladt. Megvilágítás alatt ($10\text{--}180\text{ }\mu\text{mol m}^2\text{ s}^{-1}$) az *E. canadensis* ($1,49 \pm 0,05$) szignifikánsan nagyobb mértékű oldalirányú terjedést mutatott ($P < 0,001$, páronkénti többszörös összehasonlító próba), mint az *E. nuttallii* ($0,242 \pm 0,050$).



5. ÁBRA. Az *Elodea*-fajok oldalirányú terjedés jellegének plaszticitása (az oldalhajtás hossza az csúcshajtás hosszának arányában) a fényintenzitási gradiens mentén, alacsony (0,25 mg N L⁻¹) és magas (2,5 mg N L⁻¹) trofikus szinteken mérve. A hibasávok az adatok szórását jelölik.

Elágazási fok

Az elágazási fokot (az oldalágak méterenkénti számát) jelentősen befolyásolta a fény mennyisége és a fajok különbsége (5.2-S1 függelék). A nitrogén mennyisége szignifikáns hatással volt az *E. nuttallii* elágazási fokára (df = 4, F = 31,633, P < 0,001, ANOVA), de nem volt hatással az *E. canadensis*-re (df = 4, F = 0,792, P = 0,534, ANOVA). Az *E. canadensis* elágazási fok értéke minden fényintenzitás mellett nagyon magas volt (> 10 m⁻¹), és független maradt az alkalmazott nitrogénkoncentráció mennyiségétől (lásd 3., 6. ábra és 5.2-S3 függelék). Az *E. nuttallii* alacsony fényintenzitás és alacsony nitrogénkoncentráció mellett nem hozott oldalágakat, csak magasabb fényintenzitás (80–180 μmol m² s⁻¹) és magasabb nitrogénkoncentráció (2,5–5,0 mg N l⁻¹) mellett kezdett néhány oldalágot fejleszteni (6. ábra és 5.2-S3 függelék). Megvilágítás alatt (10–180 μmol m² s⁻¹) az *E. canadensis* (16,037 ± 0,245) szignifikánsan nagyobb (P < 0,001, páronkénti többszörös összehasonlító próba) elágazási fok értéket mutatott, mint az *E. nuttallii* (5,112 ± 0,245).

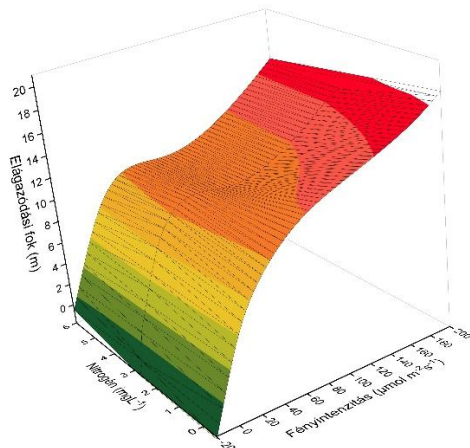
5.2.4 Diszkusszió

A fény és a nitrogén kölcsönhatása

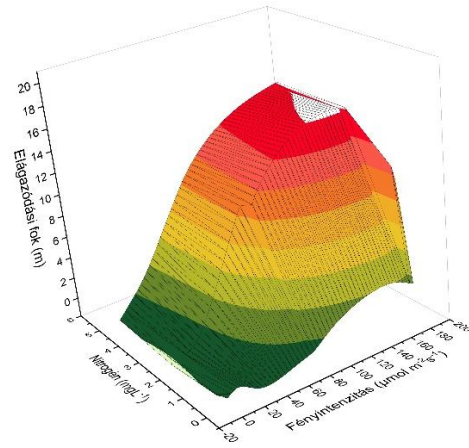
Korábbi tanulmányok szerint az *E. canadensis* és az *E. nuttallii* elterjedését alapvetően a tápanyagok mennyisége, a hőmérséklet és a fényviszonyok határozzák meg. A két rokon faj közül az *E. nuttallii* ellenállóbbnak bizonyult a tápanyagok koncentrációjának növekedése és a hőmérséklet emelkedésével szemben (GREULICH és TREMOLIERES 2006). Ennek ellenére az *E. canadensis* az eutrofizáció hatásaira érzékenyebben reagál (KOLADA és KUTYA 2016). RIIS et al. (2010) szerint a rendelkezésre álló fény mennyisége nagyobb hatással volt az *E. canadensis* növekedési ütemére és morfológiai felépítésére, mint a hőmérséklet. Kutatásunk során részletesebben vizsgáltuk a környezeti tényezők (a tápanyagok és a fény) által kiváltott fenotípusos plaszticitást mindkét faj esetében. Eredményeink szerint mind a fény, mind a nitrogén mennyisége korlátozta a két *Elodea*-faj növekedését. Ezek a környezeti tényezők számos mért növényi jellegre is interaktív hatással voltak: például magasabb fényintenzitás mellett a magas nitrogénkoncentráció (2,5 és 5,0 mg l⁻¹) kétszeresére növelte a hajtások

növekedési rátáját az alacsony nitrogénszinthez ($0,05\text{--}0,25\text{ mg l}^{-1}$) képest. Eredményeink szerint csökkenő fényintenzitás mellett az azonos növekedési ráta fenntartásához ezeknek a fajoknak több nitrogénre van szükségük, illetve ugyanez fordítva is igaz, alacsonyabb nitrogénszint mellett több fényt igényelnek. Ezen fajok növekedésére gyakorolt kölcsönhatásokat korábban a fény és szerves szén (MADSEN és SAND-JENSEN 1994), a fény és hőmérséklet (BARKO et al. 1982), a hőmérséklet és foszfor (PEETERS et al. 2013), valamint a nitrogén és foszfor (CAO et al. 2011) esetében írták le.

a)



b)



6. ÁBRA. Az elágazás mértéke (oldalágak méterenkénti száma) eltérő nitrogénkoncentrációk és fény mennyiség mellett nevelt *E. canadensis* (a) és *E. nuttallii* (b) esetében.



7. ÁBRA. Az *E. canadensis* és *E. nuttallii* eltérő fenotípusos jellemzői

alacsony (a) és magas (b) nitrogénkoncentrációval rendelkező élőhelyeken. A rajz a csúshajtás RGR és az elágazódási fok adatain alapul.

Eltérő forrásfelvételi stratégiák

Az *E. canadensis* és az *E. nuttallii* is hatékonyan képes megteremteni az egyensúlyt a fény- és tápanyagigény kielégítése között. A két faj részben hasonló, részben eltérő válaszokat mutatott az eltérő fény- és tápanyagkitettségre nyújtott fenotípusos válaszaikban. Eredményeink szerint maximális fényintenzitás (ami a természetben a felső vízrétegben uralkodó fényviszonyt tükrözi) és alacsony nitrogénszint mellett mindkét faj a gyökerek képzésére fordítja az energiáit, csökkentve a hajtásnövekedés ütemét, ezt JAMES et al. (2006) is megfigyelte. Ez egyértelműen jelzi, hogy a növények ilyen esetben több energiát fektetnek a tápanyagfelvételbe, és kevesebbet a fotoszintézisbe (MADSEN és CEDERGREEN 2002). A két faj eltérő válaszreakciója abban nyilvánult meg, hogy az *E. canadensis* sokkal több energiát fektetett a gyökérképzésbe és a hajtáselágazások képzésébe, vagyis inkább oldalirányba növekedett, míg az *E. nuttallii* kissé több energiát fordított a hajtás apikális megnyúlásába. Alacsony fényintenzitás esetén (ami természetes körülmények között az alsó vízrétegek fényviszonyait tükrözi) mindkét faj a fény minél hatékonyabb megkötésére irányította erőforrásait, és nem a tápanyagfelvételre, amit az egységnyi biomasszára eső hajtáshossz növekedése, a csökkenő gyökérképződés, az oldalirányú növekedés, valamint az elágazások számának csökkenése jelzett. Ehhez hasonló fenotípusos változások gyakran megfigyelhetők az inváziós vízínövények között. Hasonló morfológiai változásokat figyeltek meg például az *Egeria densa*, *E. canadensis*, *E. nuttallii* és *Lagarosiphon major* esetében a hajtáshossz (BARKO et al. 1982, RODRIGUES és THOMAZ 2010), az oldalirányú terjedés és elágazás (RIIS et al. 2012), valamint a gyökér-biomassza arány esetében (SAND-JENSEN és MADSEN 1991). Az általunk megfigyelt fenotípusos eltérések (elágazási fok, gyökérhossz, specifikus tömeg és hajtáshossz) nagyon hasonlóak azokhoz az eredményekhez, amelyeket a vízben lebegő növények árnyékolása okoz a víz alatt gyökerező fajokon (LARSON 2007, LU et al. 2013). A növényeken általunk észlelt változások teljes mértékben leírhatóak a 'tápanyagkeresési koncepcióval' (*foraging concept*), amely szerint a növények hajtása alacsony fényviszonyok mellett megnyúlik, kevesebb gyökér biomasszát és oldalágat fejlesztenek, hogy hatékonyabbá tegyék a tápanyagok felvételét és csökkentsék a légzésből eredő energiaköltségeiket (DE KROON és HUTCHINGS 1995).

Optimális fényviszonyok ($80\text{--}180\ \mu\text{mol m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$) és nitrogénkoncentráció ($2,5\text{--}5,0\ \text{mg N l}^{-1}$) mellett az *E. canadensis* teljes hajtásnövekedési rátája többé kevésbé megegyezett az *E. nuttallii* rátájával, amely egybevág BARRAT-SEGRETAIN és ELGER (2004) korábbi eredményeivel. Az *E. nuttallii* és az *E. canadensis* változatos nitrogén- és fénykoncentrációk mellett is eltérő akklimációs stratégiája (a környezeti tényezők megváltozásaira adott fenotípusos válasz) eddig azonban nem volt ismert. Az első hipotézisünknek megfelelően az *E. canadensis* az elágazások számára és a csúcsajtás növekedésére adott fenotípusos plaszticitása sokkal alacsonyabb mértékű, mint amit az *E. nuttallii* mutatott. Ez azt jelenti, hogy az *E. canadensis* kevésbé képes fenotípusosan is alkalmazkodni az eltérő tápanyag- és fényviszonyokhoz. Az eredményeink egyértelműen megmutatták, hogy az *E. canadensis* még alacsony fényintenzitás ($10\ \mu\text{mol m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$) és nitrogénszint mellett is hajlamosabb sűrű elágazásokat fejleszteni és nagyobb hangsúlyt fektetni az oldalirányú növekedésbe, mintsem hogy megnyúlna. Ezért képez az *E. canadensis* sűrű állományokat a víztestek alján, és lassabb a hajtáscsúcs növekedése. Ez a tulajdonság az *E. nuttallii*-val szemben a fényért folytatott versenyben hátrányt jelenthet.

Az első hipotézisünket igazolta, hogy magasabb nitrogén- és fénymennyiség esetén az *E. nuttallii* fenotípusosan sokkal plasztikusabbnak bizonyult a hajtás elágazását tekintve. Árnyékos körülmények között az *E. nuttallii* nem fejlesztett oldalágakat, ellenben az *E. canadensis*-szel. A második és harmadik hipotézisünket az bizonyította, hogy alacsony fényviszonyok mellett az *E. nuttallii* ugyanakkora biomasszából kiindulva is gyorsabban

tudott megnyúlni, amit a nagyobb megnyúlási, alacsonyabb elágazási fok és a kisebb laterális terjedési jellemzőinek köszönhet. Az *E. nuttallii* szára ezenkívül vékonyabb is az *E. canadensis*-hez képest, ami jelzi, hogy a biomassa növelése nagyobb arányban járul hozzá a hosszirányú növekedéshez (BARRAT-SEGRETAIN és ELGER 2004). A növényeknek ez a fajta megnyúlása egy fontos tulajdonság, ugyanis ennek révén érik el a vízfelszínt, és tudnak ott vagy annak közelében lombzatot képezni. Ráadásul a jobb tápanyagellátottságú élőhelyeken (magasabb trofikus szinteken) az *E. nuttallii* leveleit sokkal kevesebb perifiton alga fedi be, mint az *E. canadensis*-t (JAMES et al. 2006), így ez sem gátolja őt a hatékonyabb fénymegkötésben. Eutróf és hipertrof környezetben, amikor a hajtások elérik a jobb fényellátottságú vízréteget, az *E. nuttallii* azonnal sűrű lombkoronát képez (KUNI 1984) úgy, hogy áttér az oldalirányú növekedésre, és növeli a hajtások elágazásainak a számát. Ezzel árnyékba borítja a többi víz alá merült növényt (BARRAT-SEGRETAIN 2005). Harmadik hipotézisünket igazolja tehát, hogy a fény és a nitrogén együtt váltják ki azokat a fenotípusos reakciókat, amelyek sikeressé teszik az *E. nuttallii*-t a fényért folytatott versenyben (7. ábra). Ez az a stratégia, amivel az *E. nuttallii* versenyre kel más víz alá merült növényekkel és algákkal, de a hatékony tápanyagfelvétele alkalmassá teszi a vízfelszínen lebegő növényekkel szembeni kompetícióra is (pl. *Lemna*; SZABÓ et al. 2010). Eredményeink egyértelmű mechanisztikus magyarázatot ad arra, hogy az *E. nuttallii* hogyan és milyen alkalmazkodási mechanizmussal tud a pionír, eutróf sekélyvízi növényközösségekben versenyelőnyt szerezni (BARRAT-SEGRETAIN 2005).

Az eredményeink számos létező hipotézist alátámasztanak, illetve beleillenek abba a tudományos keretrendszerbe, amely szerint minél magasabb fokú egy növény fenotípusos plaszticitása, annál jobban képes egy heterogén és időszakosan változó környezetben is túlélni és szaporodni (KAPLAN 2002, DORKEN és BARRET 2004). Eredményeink illeszkednek abba a hipotézisbe is, amely a DAVIS et al. (2000) szerinti ingadozó erőforrás elérhetőségére vonatkozik (*fluctuating resource availability hypotheses*), mivel az *E. nuttallii* sikeres invázióját sokkal több esetben figyelték meg az eutrofikus és hipertrofikus körülmények között (VAN ZUIDAM és PEETERS 2013). Végezetül eredményeink nemcsak támogatják, de ki is egészítik ELTON (1958) üres niche hipotézisét azzal, hogy nemcsak az idegenhonos és őshonos fajok különböznek az erőforrás-hasznosítás hatékonyságában, hanem az egymással rokon idegenhonos fajok is.

Összefoglalás

A biológiai invázió sikere nemcsak az inváziós faj és a befogadó növényközösség fajainak a tulajdonságaitól függ (TILMAN 1997), hanem az inváziós és őshonos közösség fajai között létrejött interakcióktól is (ALPERT et al. 2000). Eredményeink egyértelműen azt jelzik, hogy egy sikeres inváziós faj fenotípusos plaszticitása magas, amellyel jobb és hatékonyabb alkalmazkodásra képes, és így maximalizálhatja is a fitnessét a változó környezeti feltételek között (AGRAWAL 2001, DAVIDSON et al. 2011). A nagyobb fenotípusos plaszticitás előnye azonban nagymértékben függ attól is, hogy milyen fajokkal lépnek kölcsönhatásba. A lombkoronaképzéssel létrehozott árnyékolás az interspecifikus kompetíció egyik általános módja a vízinövények esetében. Ez a mechanizmus meghatározza az őshonos-őshonos, az őshonos-idegenhonos és az idegenhonos-idegenhonos fajok közötti interakciókat is. Tanulmányunk ez utóbbi, egymással közeli rokonságban álló idegenhonos faj közötti kompetíció mechanizmusát tárta fel részletesen. Arra a következtetésre jutottunk, hogy az *Elodea nuttallii* és az *E. canadensis* az elérhető fény- és tápanyagmennyiség függvénye mentén eltérő növekedési stratégiával rendelkezik. Vagyis a környezeti tényezők által kiváltott fenotípusos plaszticitásukban jelentős különbségek vannak, ami más őshonos vagy idegen fajokkal szembeni versenyképességüket is meghatározhatja.

5.3. A jellegek fajon belüli variabilitásának szerepe a honos és idegenhonos hínárnövények közösségszerveződésében⁸

5.3.1 Bevezetés

Az idegenhonos vízínövényeknek számos olyan tulajdonságuk van, amelyek sikerre vihetnek egy inváziót. Ilyen például a magasabb növekedési ráta, a jobb terjedési képesség és a magasabb propagulumszám (HUSSNER et al. 2021, TASKER et al. 2022), de ezeken felül jobb az erőforrás-felhasználási képességük (LUKÁCS et al. 2016, HUSSNER et al. 2021), az árnyéktűrésük (SZABÓ et al. 2020, KOLESZÁR et al. 2022) és nagyobb a fenotípusos plaszticitásuk is (RIIS et al. 2012, FLEMING és DIBBLE 2015, SZABÓ et al. 2019). Ezek mind-mind versenyelőnyt biztosíthatnak számukra az őshonos fajokkal folytatott verseny során, és ezeknek a tulajdonságoknak köszönhetően gyakran monospecifikus állományokat alkotnak, megváltoztatva ezzel az ökoszisztémák működését és funkcionális szerkezetét (DIBBLE et al. 1996, SCHULTZ és DIBBLE 2012).

A növényközösségek funkcionális összetételében bekövetkező változásokat a jellegek közösségi súlyozott átlagával (CWM) és a jellegértékekből számolt funkcionális diverzitási (FD) indexekkel szokás jellemezni. A CWM jól indikálja az ökoszisztéma egészében zajló folyamatok minőségét (például a biomassza-termelést, GARNIER et al. 2004), míg az FD a növényközösségek erőforrás-hasznosítás hatékonyságával van összefüggésben. VIOLLE et al. (2012) szerint a funkcionális növényi tulajdonságoknak az egyed szintjén mérhetőnek kell lenniük. Ha ez teljesül akkor a tulajdonságok változását a fajok közötti (interspecifikus variancia) és a fajon belüli (*intraspecifikus variancia*) szinteken is értékelni lehet. 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 (MCGILL et al. 2006, 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 BONSALL 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). Ugyanakkor, ha valaki a jellegek fajon belüli varianciájának használata mellett is dönt, az nem egyértelmű, hogyan kell azt megvalósítani. CARMONA et al. (2019) javaslata szerint először a tulajdonságok valószínűségi eloszlását (*trait probability distribution*, TPD) kell meghatározni, és ezután lehet funkcionális diverzitási indexeket számolni.

Felmerül azonban a kérdés, hogy milyen csoportosítási elv szerint vonjuk össze az adatokat. Az eloszlások megbízható becsléséhez alapadatok sokaságára van szükség (lásd BOTTA-DUKÁT és LUKÁCS 2021 S1 függeléke), ami egyben azt is feltételezi, hogy az

⁸ 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.

eloszlások illesztése előtt a mért adatokat a származási helytől függetlenül össze kell vonni. 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). Az említett cikkben javasolt algoritmus az adatok csoportosításának (összevonásának) egy optimális módja, ami a valószínűsíthető jellegeloszlások (*trait probability distribution*, TPD) meghatározása során egyensúlyt biztosít az adatok növekvő mennyisége (ami kell a megbízhatóság javítása érdekében) és homogenitása között (amelyet a környezet változásának figyelmen kívül hagyása esetén fellépő torzítás okoz).

Ennek a tanulmánynak a célja az volt, hogy megvizsgáljuk a biológiai invázió hatását az őshonos vízinövény-közösségek funkcionális szerkezetére és diverzitására. Feltételeztük, hogy (H1) az idegenhonos inváziós (továbbiakban inváziós) fajok közösségei nagyobb biomasszát termelnek, amit a két állomány funkcionális összetételében található különbségek tükröznek. Feltételeztük (H2), hogy a magasabb biomassza-termelés hatékonyabb fényfelvételt és gyorsabb növekedési rátát tesz szükségessé, amelynek elérése érdekében ezek a fajok kevesebb energiát fektetnek a szilárdító szövetek képzésébe. Mivel a vízinövények körében nagyon erősen jellemző a környezeti hatások által kiváltott fenotípusos plaszticitás, ezért a tulajdonságok fajon belüli (intraspecifikus) varianciáját is figyelembe vettük. BOTTA-DUKÁT és LUKÁCS (2021) javaslatait követve a fajon belül változatos jellegértékek összevonásának kétféle eljárását alkalmaztuk: az intraspecifikus variancia úgynevezett optimális összevonását (azaz fajspecifikus TPD-k alkalmazásával), és az úgynevezett teljes összevonást (globális TPD-k alkalmazásával). Feltételeztük (H3), hogy az optimális összevonás a globálistól eltérő, és valószínűleg realisabb funkcionális diverzitási eredményeket szolgáltat.

5.3.2 Anyag és módszer

Vizsgálati terület

Ez a kutatás ugyanazt a helyszínt és kísérleti elrendezést használta, mint a 4.2 fejezetben bemutatott tanulmány.

A növényzet felmérése és környezeti feltételek

A 4.2 fejezetben bemutatott tanulmányhoz hasonlóan ugyanazon pontokon 20 db 2 m × 2 m-es kvadrátot jelöltünk ki. A kvadrátokban található növényfajok borításának százalékos becslését 2017. szeptember 9. és 11. között végeztük. A vízinövényfajok borítása között nagy átfedés volt a vízoszlop egészében, ezért engedjük, hogy a borítás értéke meghaladja a 100%-ot. A borítás becslését követően a biomassza-meghatározás érdekében a kvadrátokból minden növényegyedet begyűjtöttünk. A gyűjtést a lebegő hínarakkal kezdtük, ezt követték a gyökerező fajok, ahol a hajtást közvetlenül a talajszint felett vágtuk el. A biomassza meghatározását kvadrátonként végeztük úgy, hogy még a terepen lemértük minden faj nedves tömegét. Minden kvadrátban mértük a víz hőmérsékletét, pH-ját és vezetőképességét (Hach Lange HQ40D), valamint vízmintát vettünk, amiből az összes foszfor- és nitrogéntartalom meghatározását végeztük a VÖI Környezetkémiai Laboratóriumában (ICP spektrofotometria)

Növényi funkcionális jellegek

Minden kvadrátban minden növényfajról a hajtások csúcsáról gyűjtöttünk öt fiatal (fotoszintetikusan aktív), de teljesen kifejllett levelet. A levélgyeget eltávolítottuk, a friss leveleket zárható tasakba helyeztük. A növényi jellegek mérését és számítását PÉREZ-

HARGUINDEGUY et al. (2013) szerint végeztük. A levél friss tömegének és levélfelületének mérését a mintavételt követő 12 órán belül végeztük, amihez mérleget (Adventurer Pro, Ohaus Inc.) és egy asztali levélfelület-mérőt használtunk (LI-3000C LI-3050C egységgel, Li-COR Inc.). A levelek száraztömegét 48 órán át tartó 80 °C-os szárítást követően mértük. A specifikus levélfelületet (SLA) a levélfelület és a száraz tömeg hányadosaként számoltuk ($\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$). A levél szárazanyag-tartalmát (LDMC) az egy levélre vonatkozó száraz tömeg és nedves tömeg hányadosaként számoltuk (mg g^{-1}).

Funkcionális diverzitás

Minden kvadrátra ($n=20$) külön-külön számoltuk ki a jellegek közösségre súlyozott átlagértékét (CWM), ami a fajszámmal súlyozott átlagukat jelenti (VIOLE et al. 2007). A CWM mellett több funkcionális diverzitási indexeket is meghatároztunk: funkcionális gazdagságot, funkcionális egyenletességet és funkcionális divergenciát (MASON et al. 2005, VILLÉGER et al. 2008). A közösségek jellegekben mérhető különbségeit ezen értékekkel fejeztük ki.

Funkcionális gazdagság

A funkcionális gazdagság (functional diversity, FD) a fajok által kitöltött jellegtér, vagyis a fajok funkcionális térben elfoglalt területe. Értékét erősen befolyásolja a fajszám.

Funkcionális egyenletesség

A funkcionális egyenletesség (functional evenness, FE) a fajok tömegének funkcionális jellegek közötti eloszlását jelenti. Ez az index a jellegértékek fajok közötti eloszlásának egyenletességét jelzi (az index magas értéke rendszerint nagyon egyenletes eloszlást tükröz; alacsony értéke aggregált eloszlásra utal a közösségben). Az egyenletesség index általában a források alul- vagy túlhasználatát, a produktivitást és az invázióra történő fogékonyság sebezhetőségét jelzi (MASON et al. 2005).

Funkcionális divergencia

A funkcionális divergencia (functional divergence, FDiv) méri, hogy a közösségben található fajok abundanciája hogyan oszlik el a funkcionális diverzitás szélső értékei között.

Statisztikai elemzések

A funkcionális gazdagságot, egyenletességet és divergenciát a jellegek fajszintű valószínűségi eloszlásaiból (TPD) számítottuk CARMONA et al. (2016, 2019) módszerei segítségével. A fajszintű TPD-ket kétféleképpen illesztettük. A jellegértékek globális összevonása során fajonként minden mérést összevontunk, amit egyetlen TPD illesztésére használtunk, és ezeket a fajszintű TPD-ket alkalmaztuk minden parcellához. Az optimális összevonás során BOTTA-DUKÁT és LUKÁCS (2021) módszerét követve a TPD illesztése előtt a kvadrátokra egy Gauss-féle keverékmóddal illesztésével csoportokba soroltuk, melyekre külön TPD-ket illesztettünk.

A funkcionális diverzitási elemzéseket R környezetben a ks (DUONG et al. 2022), mclust (SCRUCCA et al. 2016) és TPD (CARMONA 2019) csomagokkal végeztük. Az inváziós és nem inváziós kvadrátok CWM-értékeit és funkcionális diverzitási indexeit Wilcoxon-próbával hasonlítottuk össze. Az ábrákat és a Wilcoxon-tesztet az Origin Pro 2023 szoftverben készítettük (OriginLab Corporation, Northampton, MA, USA).

5.3.3 Eredmények

A tanulmány helyszínéül szolgáló Hévízi-csatorna felvízi szakaszának vizében szignifikánsan magasabb hőmérsékletet, magasabb összes foszforkoncentrációt, magasabb vezetőképességet és alacsonyabb pH-értéket mértünk, mint az alvízi szakaszon (Wilcoxon-teszt, 1. táblázat). Összesen nyolc inváziós és öt őshonos fajt regisztráltunk a kvadrátokban (2. táblázat). Az inváziós fajok kizárólag a felvízi szakaszon fordultak elő, míg az őshonos fajok kizárólag az alvízi szakaszon voltak jelen. A nedves biomassa értéke szignifikánsan alacsonyabb volt az őshonos fajok dominálta közösségekben (1d ábra). A levélfelület (LA) CWM értékei szignifikánsan magasabbak, míg a specifikus levélfelület (SLA) CWM értékei szignifikánsan alacsonyabbak voltak az őshonos fajok dominálta közösségekben (alvízi szakasz) (1a ábra).

A teljes összevonás alkalmazása minden esetben szignifikánsan túlbecsülte a funkcionális gazdagságot, függetlenül a jelleg és a közösség típusától (3. táblázat, 2., 3., 4. ábrák). Ezzel szemben ez az összevonás szignifikánsan alulbecsülte az inváziós közösségekben az SLA és LDMC jellegek funkcionális divergenciáját, de nem volt szignifikáns hatással az őshonos közösségek jellegeire és az LA jelleg esetében. A kétféle összevonási mód nem mutatott szignifikáns különbséget a funkcionális egyenletesség értékeiben.

A teljes összevonás alkalmazása esetén az LA jelleg funkcionális gazdagsága és egyenletessége, valamint az LDMC és SLA jellegek funkcionális egyenletessége szignifikánsan magasabb volt az inváziós közösségekben, míg az SLA jelleg funkcionális gazdagsága és az LA jelleg funkcionális divergenciája pedig szignifikánsan magasabb volt az őshonos közösségekben (3., 4., 5. ábrák). Az optimális összevonás esetén ezen hat szignifikáns különbség közül négyet – az LA jelleg magasabb funkcionális gazdagságát és egyenletességét, az LDMC jelleg magasabb funkcionális egyenletességét és az LA jelleg alacsonyabb funkcionális divergenciáját az inváziós közösségekben – lehetett igazolni. A másik két esetben, amikor a teljes helyett az optimális összevonást alkalmaztunk, a különbségek nem voltak szignifikánsak az inváziós és őshonos közösségek között, viszont az őshonos közösségek SLA jellegének funkcionális divergenciája magasabb lett.

5.3.4 Diszkusszió

Ennek a tanulmánynak a célja a biológiai invázió hatásának értékelése volt: milyen hatást fejtett ki az invázió a vízinövény-közösségek funkcionális szerkezetére és diverzitására. Vizsgáltuk a funkcionális diverzitási indexek kétféle értékének eltérését is, amihez a jellegek becsült eloszlását is illesztettük a teljes és optimális összevonási módszerekkel. Első hipotézisünket igazolva kimutattuk, hogy a biológiai invázió jelentősen megváltoztatta a vízinövény-közösségek funkcionális összetételét, és módosította az ökoszisztéma működését is, ami tükröződött a közösségi szinten mérhető biomassa mennyiségének változásában. A kutatás igazolta, hogy a vízinövény-közösségek funkcionális diverzitásának számítása során nem érdemes mellőzni a jellegek intraspecifikus variabilitását.

lukacsb_320_25

1. TÁBLÁZAT. A környezeti változók jellemző értékei a Hévízi-csatorna alvízi és felvízi szakaszain.

	Felvízi szakasz (átlag ± S.E.)	Alvízi szakasz (átlag ± S.E.)	diff.
Hőmérséklet (°C)	26,45 ± 0,283	20,03 ± 0,249	*
Vezetőképesség (μS cm ⁻¹)	720,6 ± 4,01	680,6 ± 2,490	*
Kémhatás (pH)	7,279 ± 0,024	7,705 ± 0,052	*
TN (mg L ⁻¹)	0,367 ± 0,04501	0,3172 ± 0,0446	
TP (μg L ⁻¹)	87,272 ± 8,292	50,909 ± 7,241	*

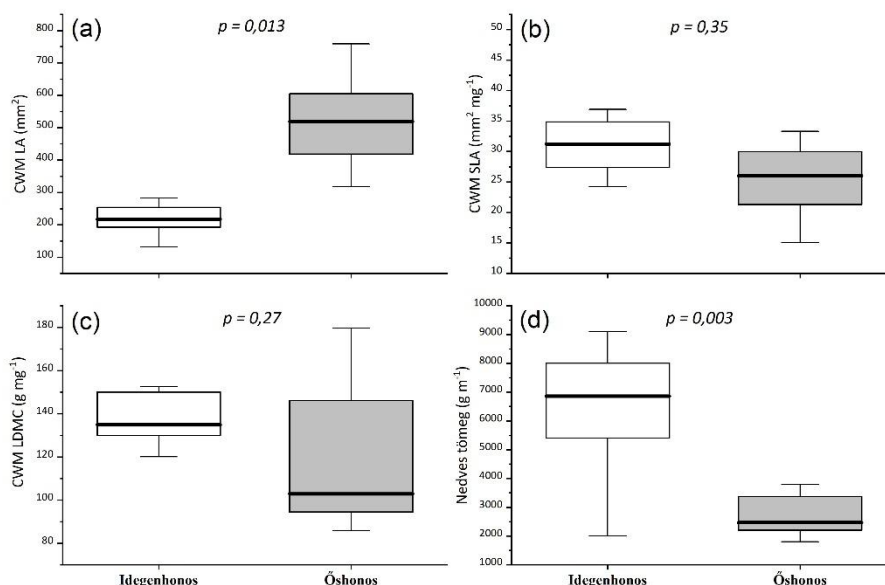
* p < 0,05 (Wilcoxon-teszt)

2. TÁBLÁZAT. A tanulmányban szereplő őshonos és inváziós fajok és azok növekedési formája.

	Taxon	Növekedési forma
Inváziós	<i>Cabomba caroliniana</i> A.Gray	Alámerült / gyökerező
Inváziós	<i>Hygrophila difformis</i> (L.f) Blume	Alámerült / gyökerező
Inváziós	<i>Nymphaea lotus</i> L.	Úszó levelű / gyökerező
Inváziós	<i>Nymphaea rubra</i> Roxb.ex Andrews	Úszó levelű / gyökerező
Inváziós	<i>Rotala rotundifolia</i> (Buch.-Ham. ex Roxb.) Koehne	Részben kiemelkedő / gyökerező
Inváziós	<i>Vallisneria americana</i> Michx.	Alámerült / gyökerező
Inváziós	<i>Vallisneria spiralis</i> L.	Alámerült / gyökerező
Őshonos	<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	Alámerült / nem gyökerező
Őshonos	<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.	Úszó levelű / nem gyökerező
Őshonos	<i>Lemna minor</i> L.	Úszó levelű / nem gyökerező
Őshonos	<i>Nuphar lutea</i> (L.) Sm.	Úszó levelű / gyökerező
Őshonos	<i>Spirodela polyrhiza</i> (L.) Schleid.	Úszó levelű / nem gyökerező

3. TÁBLÁZAT. A teljes és optimális összevonás alkalmazásával számolt funkcionális diverzitási indexek eredményeinek összehasonlítása (Wilcoxon-teszt) az őshonos és inváziós közösségekben.

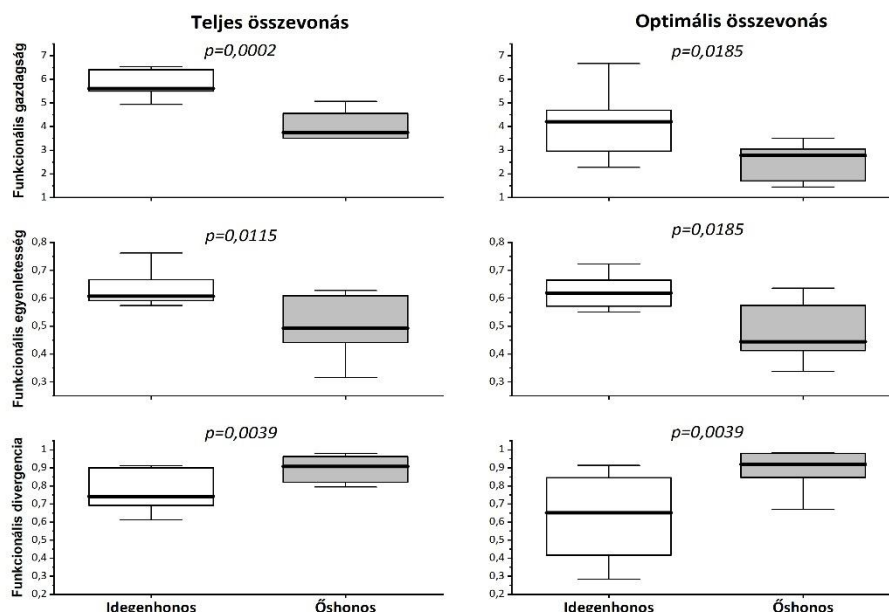
Jelleg	FD Index	Inváziós közösség	Őshonos közösség
SLA	FD	W = 77, p = 0,0444	W = 88, p = 0,0041
	FE	W = 36, p = 0,315	W = 39, p = 0,4359
	FDiv	W = 16, p = 0,0089	W = 36, p = 0,315
LDMC	FD	W = 78, p = 0,0372	W = 82, p = 0,01561
	FE	W = 25, p = 0,0630	W = 39, p = 0,4359
	FDiv	W = 18, p = 0,0147	W = 49, p = 0,9705
LA	FD	W = 90, p = 0,0028	W = 100, p = 0,0002
	FE	W = 55, p = 0,7394	W = 55, p = 0,7394
	FDiv	W = 70, p = 0,1431	W = 40, p = 0,4813



1. ÁBRA. A levélfelület, specifikus levélfelület és levélszárazanyag-tartalom jellegek CWM értékeinek és a nedves biomassa értékeinek boxplotja az őshonos és inváziós növényközösségekben. A $p < 0,05$ szignifikáns különbséget jelöl az őshonos és inváziós közösségek között (Wilcoxon-teszt). A dobozok az alsó- és felső kvartilis, a középső vonal a medián, a hibasávok a kiugró értékeket jelölik.

Az invázió hatása a funkcionális összetételre és produktivitásra

Az inváziós növényeknek jellemzően magasabb a növekedési rátája, mint az őshonos fajoknak, ami magasabb biomassa-termeléssel is párosul, és ami alapvetően hozzájárul az őshonos fajok kiszorításához (DAWSON et al. 2010). A két tulajdonság azonban erősen függ a vizsgált fajok és élőhelyek típusától. Vizsgálati eredményeink szerint az inváziós vízinövényközösségek szignifikánsan nagyobb mennyiségű biomasszát termeltek, mint az őshonos közösségek, igazolva ezzel az első hipotézisünket. Feltételeztük, hogy az ilyen mértékű biomassa-növekedés hatékonyabb fényfelvételt tesz szükségessé, ami a közösség összetételének a nagyobb levelű fajok dominanciája felé történő eltolódását teszi szükségessé. Eredményeink ezzel szemben a levélfelület (LA) értékeknek az alacsonyabb súlyozott átlagát mutatta az inváziós közösségekben, ami kisebb és/vagy erősen tagolt (vagyis magasabb felület-térfogat aránnyal) levelekkel rendelkező fajokból álló növényközösséget jelez.



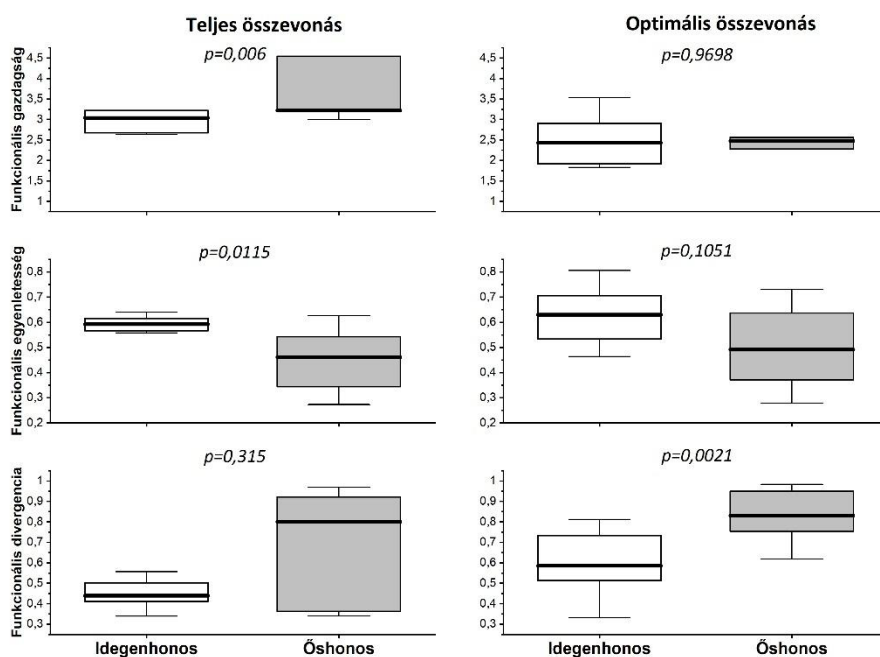
2. ÁBRA. Az őshonos és inváziós vízinövény-közösségek levélfelület (LA) értékeiből a teljes (Global pooling) és optimális (Optimal pooling) összevonás módszerekkel számított funkcionális gazdagság, egyenletesség és divergencia értékek boxplot ábrája. $P < 0,05$ szignifikáns különbséget mutat a honos és inváziós állományok értékei között (Wilcoxon-teszt). A dobozok az alsó- és felső kvartilis, a középső vonal a medián, a hibasávok a kiugró értékeket jelölik.

Feltételeztük, hogy az inváziós fajok az intenzívebb biomassza-termelés miatt hajlamosak az önárnyékolásra. Jól ismert összefüggés, hogy a sűrű összetételű növényzetben a kisebb, tagolt levelekkel rendelkező fajok előnyben vannak, mivel ezeket a leveleket könnyebben lehet pozícionálni a fény optimális eléréséhez (RITCHIE és OLFF 1999, POORTER és ROOZENDAL 2008). Ezek a tulajdonságok emiatt előnyt jelenthetnek a fényért és egyéb forrásokért folyó versenyben. Az inváziós növényközösség levélfelületének magasabb funkcionális gazdagsága nagyon sokféle méretű levél jelenlétét mutatja. Ez hozzájárulhat a közösség ellenálló képességének és stabilitásának növeléséhez a hatékonyabb fénymegkötés biztosításán keresztül (NAEM 1998). A levélfelület alacsony funkcionális divergencia értéke részben megerősíti ezt az eredményt, de azt is jelzi, hogy az inváziós fajok között jóval nagyobb a funkcionális redundancia a levélméret tekintetében, és a leggyakoribb fajok következetesen kis levelekkel rendelkeznek.

A specifikus levélfelület (SLA) a '*leaf economy spectrum*' egyik fontos komponense, ami a levelek tápanyag-felhasználási hatékonyságát jelzi. Ennek értéke a különböző ökoszisztéma-folyamatokra, különösen a primer produkcióra van hatással (WRIGHT et al. 2004). Az inváziós és őshonos közösségek SLA-jának nemcsak a közösségre súlyozott átlagértékei, de a funkcionális diverzitás és egyenletesség értékei is nagyon hasonlóak voltak. Ez összhangban áll GUSTAFFSON és NORKKO (2019) eredményeivel, akik szerint az SLA csak közvetett hatással van a vízinövények primer produkciójára. Mivel az SLA hatással van a fajok relatív növekedési rátájára (RGR) (WESTOBY 1998), eredményeink azt jelzik, hogy az inváziós és őshonos fajok növekedési rátája hasonló. HUSSNER et al. (2021) már átfogó képet adott az inváziós vízinövények növekedési stratégiájáról, és annak élőhelytől, biotikus és abiotikus tényezőktől való függéséről. A mi eredményeink ehhez annyiban tudnak új ismerettel hozzájárulni, hogy az SLA jelleg közösségi szintű átlagértékeiben nem található különbség az őshonos és inváziós fajok között, függetlenül attól, hogy faji szinten milyen különbség mutatható ki közöttük (LUKÁCS et al. 2016). Ezekkel az eredményekkel részben összhangban

az inváziós közösségekben alacsonyabb funkcionális divergencia értékeket találtuk az SLA és LA jellegekben, ami funkcionális értelemben egy általános homogenizációra utal az őshonos közösségekhez képest (CASTRO-DÍEZ et al. 2016). Ezen felül az őshonos közösségekhez képest egy alacsonyabb intenzitású versenyt jeleznek, ami a közösségen belül a fényért és a tápanyagokért folyik (ORDONEZ et al. 2010).

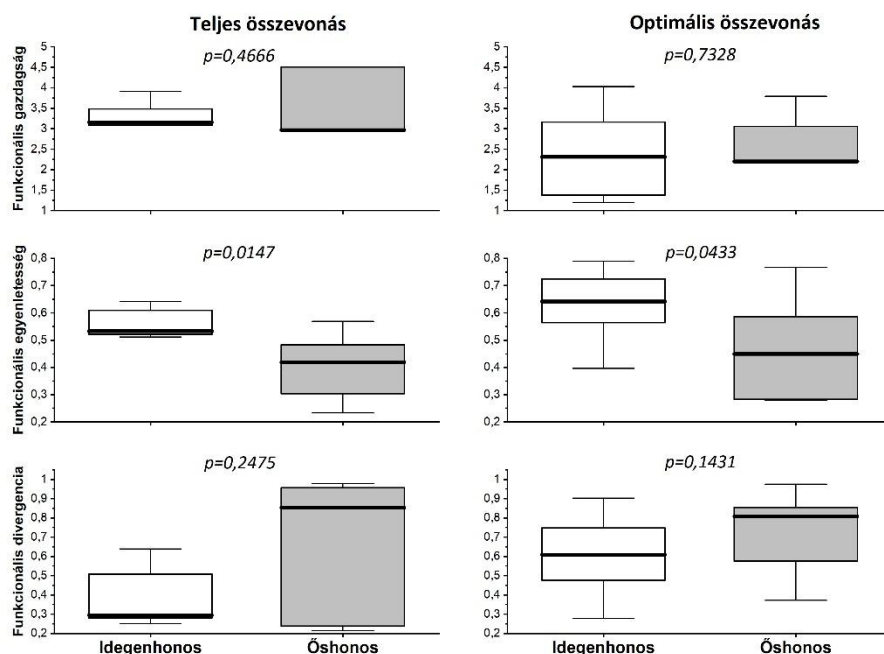
Hipotézisünkkel ellentétben az inváziós és őshonos közösségek nem különböztek a levél szárazanyag-tartalmának (LDMC) közösségi súlyozott átlagértékeiben, vagyis a kétféle közösség hasonló ellenálló képességgel rendelkezik a fizikai hatásokkal szemben. A levelek LDMC értéke megfeleltethető a levelek tápanyagtartalmával és ezen keresztül a fogyasztatóságával is, amit már a szárazföldi (PAKEMAN 2014) és a vízinváziók esetében is igazoltak (ELGER és WILLBY 2003, ELGER és LEMOINE 2005, ZHANG et al. 2019). Ennek alapján az eredményeinkből azt a következtetést vontuk le, hogy az inváziós közösségek növényevőkkel szembeni ellenálló képessége nem erősebb az őshonos fajokhoz képest, az úgynevezett fentről jövő (top-down) kontroll tekintetében az őshonos vízinváziókhoz hasonló kihívásokkal kell szembenézniük (O'CONNOR 2009). Az őshonos és inváziós közösségeknél az LDMC jellegre kapott azonos funkcionális diverzitási és divergencia értékei ezt a feltételezést meg is erősítik. A fizikai ellenálló képességen túl az LDMC jelleg jól jelzi azt is, hogy a növények milyen hatékonyan használják fel a rendelkezésre álló erőforrásokat (WILSON et al. 1999). Mivel eredményeink nem mutattak eltérést ebben a tulajdonságban az idegenhonos és őshonos közösségek között, ezért ez arra utal, hogy az inváziós fajok erre az ökoszisztéma-szolgáltatásra nincsenek hatással. Ezt az értelmezést azonban érdemes óvatosan kezelni, mivel az alapösszefüggést vízinváziókra egyelőre nem validálták.



3. ÁBRA. Az őshonos és inváziós vízinvázióközösségek specifikus levélfelület (SLA) értékeiből a teljes (Global pooling) és optimális (Optimal pooling) összevonás módszerekkel számított funkcionális gazdagság, egyenletesség és divergencia értékek boxplot ábrája. $P < 0,05$ szignifikáns különbséget mutat a honos és inváziós állományok értékei között (Wilcoxon-teszt). A dobozok az alsó- és felső kvartilis, a középső vonal a medián, a hibásávok a kiugró értékeket jelölik.

Az elemzés során alkalmazott és összehasonlított két modell (teljes és optimális összevonás) szerint is a funkcionális egyenletesség minden vizsgált jelleg esetében

szignifikánsan magasabb volt az inváziós fajok dominálta növényközösségekben. A gyakorlatban ez azt jelenti, hogy a jellegek egyes értékeinek eloszlása a gyakori és ritka fajok között egyenletesebb az inváziós közösségekben. Ez azt is jelzi, hogy az inváziós közösségek a niche-különbségek (és a korlátozott hasonlóság) mentén szerveződnek, vagy az az erősebb szervező elv (KRAFT et al. 2008, ASCHEHOUG és CALLAWAY 2015). Az inváziós közösségek jelentősen nagyobb biomassza produkciója miatt feltételezhető, hogy a magasabb funkcionális egyenletesség a niche komplementaritás révén teszi lehetővé a biomassza produkció maximalizálását (TILMAN et al. 2014). E szerint az elmélet szerint a magas funkcionális egyenletesség kimaxolja az úgynevezett. „portfólióhatást”, amely által a közösségeknek megnő a stabilitása egy gyorsan változó környezetben (OLIVER et al. 2015). Az inváziós vízinövények esetében a levélfelület (LA) nagyobb funkcionális egyenletessége biztosíthatja a közösség számára a primer produkcióhoz szükséges stabil (és ezáltal hatékonyabb) fénymegkötést (LUKÁCS et al. 2019). Ezzel szemben az inváziós közösségekben a LDMC jelleg szignifikánsan magasabb egyenletessége a közösségnek jobb mechanikai ellenálló képességet, rezilienciát (például herbivória, szél, áramlás hatásaival szemben) és a leveleknek hosszabb élettartamot biztosít (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al. 2013).



4. ÁBRA. Az őshonos és inváziós vízinövény-közösségek levélszárazanyag-tartalom (LDMC) értékeiből a teljes (Global pooling) és optimális (Optimal pooling) összevonás módszerekkel számított funkcionális gazdagság, egyenletesség és divergencia értékek boxplot ábrája. $P < 0,05$ szignifikáns különbséget mutat a honos és inváziós állományok értékei között (Wilcoxon-teszt). A dobozok az alsó- és felső kvartilis, a középső vonal a medián, a hibasávok a kiugró értékeket jelölik.

Az alkalmazott TPD illesztés módszerének hatása

A tanulmány megjelenéséig senki nem hasonlította össze a két összevonási módszerrel illesztett, TPD-k alapján számolt funkcionális indexeket. A két módszer közötti különbség nagyobb volt az inváziós közösségekben, ami arra utal, hogy az inváziós fajok jellegeinek eloszlása sokkal nagyobb mértékben különbözik az egyes kvadrátok között. Ezt okozhatja a környezet által erőteljesebben meghatározott genetikai diverzitás és az erőteljesebb fenotípusos plaszticitás is, vagy akár mindkettő egyszerre. Ennek vizsgálata a jövőben fontos lenne, mivel a két tényező hatását csak genetikai vizsgálatok közös kert kísérletek együttes

alkalmazásával lehetne különválasztani, de mindkettő segítheti is az inváziós fajok invazivitását (FLEMING és DIBBLE 2015, HUSSNER et al. 2021).

A teljes összevonás módszerének alkalmazása túlbecsülte a funkcionális gazdagságot, a funkcionális divergenciát pedig alulbecsülte. Az előbbi az eltérő környezetben kifejlődött jellegértékek összevonásával magyarázható. A funkcionális divergencia alulbecslése viszont váratlan, és valószínűleg a fajok niche-térben való helyspecifikus elkülönülésével van kapcsolatban. A funkcionális egyenletesség bizonyult a két összevonási módszerre legkevésbé érzékenynek. Az alul- és túlbecslések jelentős hatással voltak az őshonos és inváziós közösségek összehasonlításának eredményeire, mivel a hat szignifikáns különbségből kettő eltűnt, és egy új szignifikáns különbség jelent meg, amikor a jellegek összevonásának módszerét a teljesről az optimálisra változtattuk. Eredményeink kérdéseket vetnek fel azon kutatási eredmények megbízhatóságát illetően, amelyek kizárólag a teljes összevonás módszerén alapulnak.

Következtetés

A mi kutatásunk volt az első, ami megmutatta milyen hatással vannak az inváziós vízinövények a befogadó őshonos közösség funkcionális diverzitására. A funkcionális diverzitási indexek alkalmazásával rávilágítottunk arra a funkcionális mechanizmusra, amely az inváziós közösségek magasabb biomassza-termeléséhez vezet. A közösségek funkcionális összetételének változása általában jelentős hatással van az ökoszisztéma-funkciók minőségére, például csökkenti az ökoszisztémák rezilienciáját. Ez általában olyan változásokhoz vezet, ami hatással lehet a halállományokra is, így közvetve az élelmiszer-biztonságra is negatív hatást gyakorolhatnak, ezen felül megváltoztathatják a víz áramlási sebességét, rontva a víz minőségét, és akadályozhatják azok turisztikai felhasználását. Az inváziós fajok hatásainak mérséklésére tett intézkedések gyakran jelentős költségeket emésztene fel, és sok erőfeszítésbe is kerülnek (CATFORD 2017, SHACKLETON et al. 2018). Kimutattuk, hogy az inváziós vízinövények szignifikánsan nagyobb biomasszát termelnek, és ez a termelésnövekedés olyan adaptációk révén valósul meg mint a kisebb, tagolt levelek és a levelek pozicionálása, amelyek biztosítják ezen fajok számára a nagyon sűrű állományok képzését. Az inváziós fajok ilyen sűrű állományai jelentősen lassítják a víz áramlását, és negatív hatással lehetnek a halakra és makrogerinctelenekre (TASKER et al., 2022).

Eredményeink közül ki kell emelni, hogy a jellegek változó környezet által kiváltott fajon belüli varianciájának az elemzésekbe történő integrálása nemcsak az invázióbiológiai, hanem bármilyen funkcionális diverzitási elemzés során is pontosabb eredményt ad.

5.4. Folyóvízi növényközösségek jelleg alapú szerveződése⁹

5.4.1 Bevezetés

A jelleg alapú megközelítések a közösségi ökológiában széles körben alkalmazott módszerré váltak, mivel részletesebb információt nyújtanak a fajok közösségen belüli és közösségek közötti kölcsönhatásairól (GÖTZENBERGER et al. 2012). Az élőlényközösségek jellegeinek összetétele és diverzitása jobban magyarázza a közösségek működését, mint a korábban használt fajsám alapú metrikák. Ennek oka, hogy a környezeti tényezők és szűrők a fajok tulajdonságaira hatnak, nem pedig a taxon nevekre (DÍAZ et al. 2007, MCGILL et al. 2006). Egy növényközösség fajösszetétele az abiotikus és biotikus szűrők kölcsönhatásának eredménye. Ezek a szűrők – ideértve a terjedési korlátokat, a környezet megfelelőségét és a fajok közötti interakciókat – meghatározzák, hogy a régió nagy egészének fajkészletéből mely fajok maradnak fenn. Csak azok a fajok képesek megtelepedni, amelyek rendelkeznek a túléléshez szükséges tulajdonságokkal (WEIHER és KEDDY 1995).

Közösségi szinten a fajok együttélését alapvetően két nem random (nem véletlenül bekövetkező) folyamat irányítja: a *környezeti szűrés* és a *niche-differenciálódás*. Ezek a folyamatok eltérő módon alakítják a funkcionális jellegek átlagát és eloszlását mind a közösségeken belül, mind a közösségek között (CORNWELL és ACKERLY 2009). A környezet abiotikus tényezői kiszűrlik azokat a fajokat, amelyek nem rendelkeznek az adott élőhelyen való túléléshez szükséges funkcionális tulajdonságokkal. Ennek eredményeként a környezeti szűrés a tulajdonságok konvergenciájához (hasonlóságához) és a funkcionális diverzitás csökkenéséhez vezet, aminek hatására a közösségben maradó fajok jellegei egyre hasonlóbba válnak (KRAFT et al. 2008). A niche-differenciálódás ezzel szemben kisebb térléptékben, finomabb szinten érvényesül. Itt az együtt élő fajok a tápanyagokért és más forrásokért folyó verseny csökkentése érdekében eltérő stratégiákat alakítanak ki, főként tápanyag-felhasználási szokásaikban. Ezáltal a funkcionális niche-ek közötti átfedés kicsi, ami a tulajdonságok diverzifikációjához és magasabb funkcionális diverzitáshoz vezet. Ez a folyamat a korlátozott hasonlóság elvét követi (MACARTHUR és LEVINS 1967, STUBBS és WILSON 2004).

A folyóvízi növények eloszlását elsősorban a víz által biztosított környezeti feltételek szabályozzák. A legfontosabb tényezők közé tartoznak a víz kémiai tulajdonságai (például alkalinitás és tápanyagtartalom), valamint fizikai jellemzői (fény, hőmérséklet, talaj jellemzők, vízmozgás; BORNETTE és PUJALON 2011, LACOUL és FREEDMAN 2006, RIIS et al. 2000). Folyóvizekben a környezeti változók nagyobb hatást gyakorolnak a közösségek funkcionális jellegeinek az összetételére, mint a fajösszetételre (GÖTHE et al. 2017). Ennek ellenére a jellegösszetétel vizsgálata kevés tanulmányban kapott figyelmet. Az eddigi kutatások gyakran kategorikus jellegeket használtak (például növekedési formák; BAATRUP-PEDERSEN et al. 2015), specifikus környezeti tényezőkre összpontosítottak, vagy egyáltalán nem alkalmaztak átfogó keretrendszert a közösségi súlyozott átlagértékek (CWM) és a funkcionális diverzitás együttes elemzésére (GÖTHE et al. 2017). Így részletesebb ismeretek csak a vízmélység, talajmélység és a víz elérhetőségének indirekt gradiensei mentén mérhető jellegeloszlásokról voltak (BAATRUP-SPOHR et al. 2015, FU et al. 2014a, ROCARPIN et al. 2016). Pedig a vízinövény-közösségek funkcionális jellegeinek egyéb releváns környezeti változókkal (például alkalinitás, kémhatás, vízsebesség és trofitás) szembeni válaszai és a

⁹ 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.

jelleghelosztlások átfogóbb ismerete sokat javítana a közösségek szerveződéséről eddig szerzett tudásunkon (MOOR et al. 2017).

A kutatásunk célja a környezeti szűrés hatásainak vizsgálata volt a növényfajok jellegeinek összetételére, folyók és patakok vízinnövény-közösségeiben, különböző környezeti gradiensek mentén. A stressz-dominancia hipotézis alapján a környezeti szűrés különösen stresszes körülmények között meghatározó, míg a kompetitív kölcsönhatások inkább a kedvezőbb, nyugodtabb környezetekben érvényesülnek (SWENSON és ENQUIST 2007, WEIHER és KEDDY 1995). Ez alapján feltételeztük, hogy tápanyaghiányos és fizikailag megterhelő körülmények között a növények növekedése korlátozott, ami a közösségen belül a domináns jellegek megváltozását és a jellegdiverzitás csökkenését eredményezi. Ezzel szemben optimális körülmények között fokozódik a verseny a fényért és a tápanyagokért. Célunk volt továbbá azonosítani azokat a környezeti gradienseket, amelyek irányítják a vízinnövény-közösségek szerveződését. Ehhez a következő hipotéziseket fogalmaztuk meg:

1. A nagyobb vízsebesség az ellenállóbb szövetekkel rendelkező fajoknak kedvez, például amelyek erősebben fásodott hajtásokkal, erősebb levélszövetekkel és kisebb levélmérettel rendelkeznek (PUJALON et al. 2011).
2. Az alámerült vízinnövények a fotoszintézishez szükséges szervesetlen szén a vízből veszik fel. A szén a vízben három fő formában van jelen: szén-dioxid, bikarbonát és karbonát ion. Ezek a formák a pH-gradiens mentén egymásba alakulnak, ezért a szén elérhetősége a víz pH-értékétől függően változik (PEDERSEN et al. 2013). Mivel a legtöbb növény számára a szén-dioxid a legkönnyebben felvehető szervesetlen szén forma, feltételezhető, hogy alacsonyabb pH-értékeknél (amikor főként szén-dioxid érhető el) konvergencia figyelhető meg a CO₂-felvételi stratégiákban. Ezzel szemben magasabb pH-értékeknél (ahol a CO₂ koncentrációja csökken, míg a HCO₃⁻ koncentrációja növekszik) nagyobb változatosság várható a szénzéséhez, növekedési ütemhez és tápanyagfelvételhez köthető jellegekben.
3. A víz és a talaj magasabb tápanyagtartalma többféle tápanyagfelvételi stratégiának kedvezhet (REICH et al. 2003), ezért a tápanyagfelvételhez és növekedéshez kapcsolódó jellegek magasabb diverzitását feltételeztük. Ezzel szemben a tápanyagban szegény környezetben élő fajok esetében ebből a szempontból szűkebb stratégiai tartományt feltételeztünk.
4. Bár sok vízinnövény képes klonális növekedésre és szaporodásra, a magokkal történő nagy távolságú terjedés is jellemző rájuk. Folyóvizekben a magok mérete és alakja befolyásolhatja a terjedőképességet, mivel a kisebb, könnyebb vagy nem gömb alakú magok nagyobb távolságokat tehetnek meg (SOUSA et al. 2007). Ezért azt feltételeztük, hogy az ezekkel a jellegekkel rendelkező magok dominánsak lesznek a folyóvízi közösségekben.

Hipotéziseink általánosan a folyóvizekben élő vízinnövényekre vonatkoznak, a mintázott közösségekben található fajokat „valódi” vízi fajokra (hidato-helofitonok) és folyóparti fajokra osztottuk, feltételezve, hogy a vélt összefüggések a második csoport esetében nem érvényesek vagy gyengébbek.

5.4.2 Anyag és módszer

Vizsgálati helyszínek

Összesen 48 mintavételi helyszínt választottunk ki hazai folyóvizek mentén. A mintaterületek kiválasztásának egyetlen szempontja a hosszanti átjárhatóság megléte volt a felvízi szakaszon, hogy semmi ne korlátozza a fajok terjedését.

Környezeti adatok gyűjtése

A terepi felméréseket 2013 júliusa és augusztusa között végeztük, alacsony vízállás mellett. A patakokban 6–15 transzektet (az élőhely összetettségétől függően, részletekért lásd: ERŐS et al. 2017) helyeztünk el minden mintavételi helyszínen a folyásirányra merőlegesen a környezet fizikai összetételének jellemzése céljából. A környezeti változók listáját és leíró értékeit az 1. táblázat tartalmazza.

A mintavételezett síkvidéki- és hegyvidéki folyók, illetve patakok méretük szerint egy gradiensbe rendezhetők (lásd: SCHMERA et al. 2017). Az 1. és 2. rendű vízfolyás a síkvidéki- és hegyvidéki folyókat jelöli, míg a 3. és 4. rendű vízfolyások a síkvidéki- és hegyvidéki patakokat. A négy különböző típus megkülönböztetésére a magyarországi folyóvizek térképét és tipológiai rendszerét használtuk.

A patakok a mintavételi helyszíneken ($n = 27$) gázolhatóak voltak, átlagos szélességük $2,8 \text{ m} \pm 0,8 \text{ m}$, átlagos mélységük $34,5 \text{ cm} \pm 19,1 \text{ cm}$ volt, a vízgyűjtő mérete $< 1000 \text{ km}^2$. A folyók ($n = 21$) átlagos szélessége $29,7 \text{ m} \pm 32,2 \text{ m}$, átlagos mélysége $84,6 \text{ cm} \pm 54,3 \text{ cm}$ volt, a vízgyűjtő mérete $> 1000 \text{ km}^2$. Az síkvidéki helyszínek ($n = 23$) 85 m és 180 m tengerszint feletti magasság között helyezkedtek el, a durva mederanyag aránya $1,87\% \pm 3,6\%$ volt. A hegyvidéki helyszínek ($n = 25$) 109 m és 261 m tengerszint feletti magasság között helyezkedtek el, a durva mederanyag aránya $35,1\% \pm 19,2\%$ volt. A nagy folyók átlagos szélességét a Google Earth térkép segítségével mértük, míg az átlagos áramlási sebességet és vízmélységet a mintavételi szakaszok 10–15 pontján mértük. Az aljzat százalékos borításának vizuális becslését az AQEM protokoll alapján végeztük (AQEM CONSORTIUM 2002). A vezetőképességet és a pH-t Hach Lange (Loveland, CO, USA) Q40D hordozható mérővel mértük, a nitrogénformák (pl. nitrit, nitrát és ammónium), kalcium és foszfát tartalmát pedig terepi készletekkel (Hanna Instruments Ltd., Leighton Buzzard, UK) határoztuk meg. A teljes foszfort az acid-molibdát módszerrel mértük (MSZ EN ISO 6878:2004, 2004). A tengerszint feletti magasságot a terepen GPS eszközzel (Garmin Montana 650, Olathe, KS, USA) mértük.

Növényzet felmérése

A makrofiton növényzet felmérése során a fajok abundanciáját becsültük. Minden víz alatti, szabadon úszó, kételtű és felszínen úszó növényt, valamint a parthoz ideiglenesen rögzült vagy gyökerező faj adatait rögzítettük. A makrofiton fajok abundanciáját vizuálisan becsültük egy ötszintű leíró skála alapján (1: ritka; 2: alkalmi; 3: gyakori; 4: sok; 5: nagyon sok) 100 m hosszú transzekt mentén (KÖHLER 1978). A patakokat egész szélességükben, míg a folyókat a part mentén gázolva mértük fel, és egy csákját használtunk a mélyebb vízben található növények begyűjtésére. A makrofiton fajok azonosítása faji szinten történt. A fás növényeket és cserjéket kizártuk az elemzésekből, hogy elkerüljük a fás szárú fajok eltérő életmenetéből eredő torzítást. A fajokat valódi vízi fajokra (hidato-helofiton, továbbiakban HH) és folyóparti fajokra (továbbiakban RB) osztottuk a Raunkiaer életforma-kategóriák és a fajok nedvesséigény-indexe (Borhidi-féle nedvességindikátor, WB; BORHIDI 1993) alapján: HH = hidato-helofiton életforma; RB = WB > 6 (a szigorúan vízi fajok kivételével).

lukacsb_320_25

1. TÁBLÁZAT. A környezeti változók jellemző értékei.

	Min–Max	Átlag ± S.E.
<i>Vízkémiai változók</i>		
Kémhatás (pH)	7,62–9,07	8,33 ± 0,34
Vez.kép. ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	142,40–1432,00	658,55 ± 347,53
Nitrit ($\mu\text{g l}^{-1}$)	9,02–270,10	62,92 ± 40,87
Nitrát (mg l^{-1})	1,14–22,05	5,92 ± 4,77
Ammónium (mg l^{-1})	0,00–99,90	3,08 ± 15,37
Kalcium (mg l^{-1})	200–600	409,04 ± 132,25
Foszfór ($\mu\text{g l}^{-1}$)	0,12–200,00	146,23 ± 70,14
Foszfát (mg l^{-1})	0,00–2,50	1,00 ± 0,87
<i>Mederanyag összetétel</i>		
Agyag (%)	0–100	9,40 ± 24,87
Iszap (%)	0–100	40,19 ± 35,31
Homok (%)	0–60	12,78 ± 14,57
Finom kavics (%)	0–60	18,53 ± 19,20
Durva kavics (%)	0–80	15,64 ± 19,74
Kő (%)	0–30	1,98 ± 5,23
Szikla (%)	0–40	1,48 ± 6,52
<i>Élőhelyi változó</i>		
Vízszerűség (cm)	1,60–155,00	14,44 ± 25,89
Vízmélység (cm)	1,50–250,00	57,99 ± 48,06
Vízsebesség (cm s^{-1})	2,00–85,00	24,80 ± 22,45
Tszfm (m)	85,00–261,00	142,31 ± 47,34
Hőmérséklet ($^{\circ}\text{C}$)	16,90–30,90	22,46 ± 3,65

Növényi jellegek

Hat olyan növényi jelleget választottunk ki, amelyek jól tükrözik a fajok alapvető növényi funkcióit, növekedési stratégiáit, védekező és terjedési képességeit a folyók számos környezeti gradiensei mentén. A következő tulajdonság adatokat gyűjtöttük ki a LEDA adatbázisból (KLEYER et al. 2008, KNEVEL et al. 2003):

1. Levélfelület (LA vagy levélméret) – A levelek energia- és vízháztartását indikálja (CORNELISSEN et al. 2003).
2. Specifikus levélfelület (SLA) – A fotoszintetikus kapacitást, a relatív növekedési rátát, a levél tömegegységére eső nitrogéntartalmat és a levél élettartamát indikáló jelleg (REICH et al. 1999, WRIGHT et al. 2004).
3. Levélszárazanyag-tartalom (LDMC) – A levélszövetek átlagos sűrűségét jelzi, és kifejezi a levelek energia- és tápanyag-befektetésének arányát. Ez az arány a strukturális szövetekbe (védekezés, stabilitás, tartósság) és a folyadék fázisú folyamatokba (fotoszintézis, vízfelvétel, transzspiráció) történő befektetést indikálja.
4. Magtömeg – A mag szárított tömege. A nagyobb magoknak több esélyük van a csíranövények létrehozására. A mag tömege a faj szaporodási stratégiáját is tükrözi. Zord környezeti viszonyok között a növények gyakran a stabilitást és a vegetatív szaporodást részesítik előnyben a magok képzésével szemben, vagy kisebb magokat hoznak létre (LEISHMAN et al. 2000). A magtömeg a növény versenyképességével is összefügg (BURKE és GRIME 1996).
5. Mag alakja – A mag hosszúságának, szélességének és magasságának arányából számított érték (BEKKER et al. 1998). Az alacsonyabb értékek gömbölydedebb magokat, míg a magasabb értékek tű- vagy tárcsa alakú magokat jelölnek. A mag alakja befolyásolja a faj terjedési képességét és a magok magbankképzési tulajdonságait.

6. Fásodottság (vagy szárspecifikus sűrűség) – a szár szerkezeti szilárdságát és tartósságát jelzi, ami hozzájárul a növény túléléséhez. Kifejezi a szár ellenálló képességét a kórokozókkal, növényevőkkel és fizikai károsodásokkal szemben.

Statisztika

Funkcionális diverzitás és közösségi súlyozott átlagok

A közösségek funkcionális összetételét a funkcionális diverzitás és a jellegek közösségi súlyozott átlagértékei (CWM, RICOTTA és MORETTI 2011) alapján elemeztük. A funkcionális diverzitást minden tulajdonság esetében a fajok közötti, abundanciával súlyozott páronkénti átlagos távolságok (MPD) standardizált hatásméreteként (SES_{MPD}) mértük, vagyis a megfigyelt funkcionális diverzitásnak a nullhipotézis alapján várt értékhez képesti eltéréseként. A funkcionális diverzitás mérőszámának azért az MPD-t választottuk, mert még alacsony fajszám esetén is független a fajgazdagságtól (DE BELLO et al. 2016), ez néhány mintánk esetében nagyon jellemző volt. A standardizálás során a jellegadatokat 999-szer randomizáltuk a fajkészletben, és a várt MPD-értékek szórását használtuk a megfigyelt és a várt MPD közötti különbség standardizálásához:

$$SES_{MPD} = (MPD_{obs} - \text{mean}(MPD_{exp})) / \text{sd}(MPD_{exp}).$$

Ez lehetővé tette, hogy számszerűsítsük, hogy az együtt élő fajok tulajdonságai a nullhipotézis alapján várthoz képest hasonlóbbak vagy különbözőek, miszerint a fajok tulajdonságai véletlenszerűen oszlanak el. A pozitív SES_{MPD} -értékek a jellegek divergenciáját, míg a negatív értékek a környezeti szűrés esetén várható konvergenciát jeleznek.

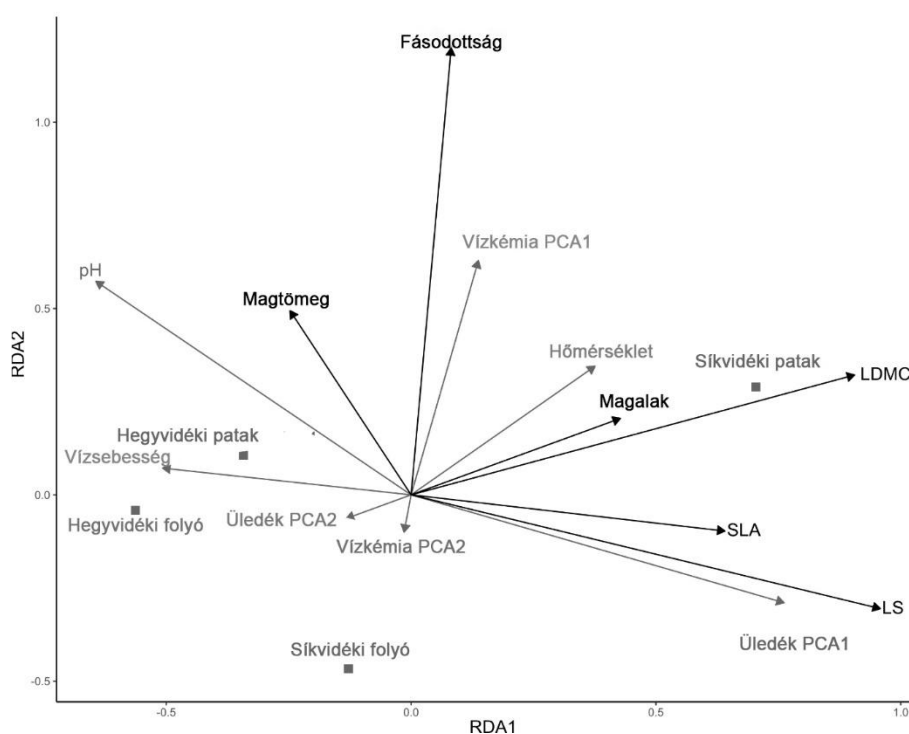
A jellegek súlyozott átlagértéke (CWM) a jellegértékek fajok tömegességével súlyozott átlagát fejezi ki: $CWM = \sum_{i=1}^S p_i x_i$, ahol S a közösségben lévő fajok száma, p_i és x_i pedig az i -edik faj relatív abundanciája és jellegértéke. Az SLA, LDMC, LA és magtömeg értékeket logaritmikusan transzformáltuk az SES_{MPD} és CWM számításához a normál eloszlás javítása érdekében.

Az egyes tulajdonságok funkcionális diverzitásának és a CWM környezeti változókkal való kapcsolatának elemzéséhez redundancia-analízist (RDA) végeztünk, ennek eredményeit biplotokban ábráztuk. Stepwise regression megközelítést alkalmaztunk, hogy kiválasszuk az egyes jellegek funkcionális diverzitásához és a CWM-hez tartozó legfontosabb környezeti gradienseket. A kollinearitással és a nagyon sok magyarázó változót tartalmazó modellek egyszerűsítése érdekében két környezeti változó csoportban főkomponens-analízist (PCA) végeztünk. Ezzel csökkentettük a magyarázó változók számát. Az első csoport a folyóvizek kémiai összetételére vonatkozó változókat tartalmazta (nitrit-, nitrát-, ammónium-, kalcium-, foszfor- és foszfáttartalom). A pH-t nem vettük figyelembe ebben a PCA-ban, mert közvetlenül a szén-dioxid indikátoraként kívántuk megtartani. Nem mutatott erős kapcsolatot más kémiai paraméterekkel (korrelációs együtthatók $-0,07$ és $0,42$ között). A második csoport a folyómeder tulajdonságaiból állt (márga, iszap, homok, finom kavics, durva kavics, kő és szikla aránya). Mindkét változókészlet PCA-eredményeinek első két tengelyét használtuk magyarázó változóként, kiegészítve a patak mérettel, kémhatással és vízsebességgel, így összesen hét magyarázó változót kaptunk. Az egyes tulajdonságok, indexek (SES_{MPD} , CWM) és fajkészletek (HH, RB) kombinációihoz tartozó teljes modellekből az AIC alapján választottuk ki a megfelelő változókat a minimálisan megfelelő modellben. Ez változók beépítéséhez vezetett, még ha azok becslése statisztikailag nem is volt szignifikáns. A modellek R^2 értékei jelezték a tulajdonságok varianciája és a kiválasztott magyarázó változókészlet közötti kapcsolat erősségét. Páros t-próbákat végeztünk az SES_{MPD} és CWM értékekben mérhető különbségek feltárására a HH és RB fajok között.

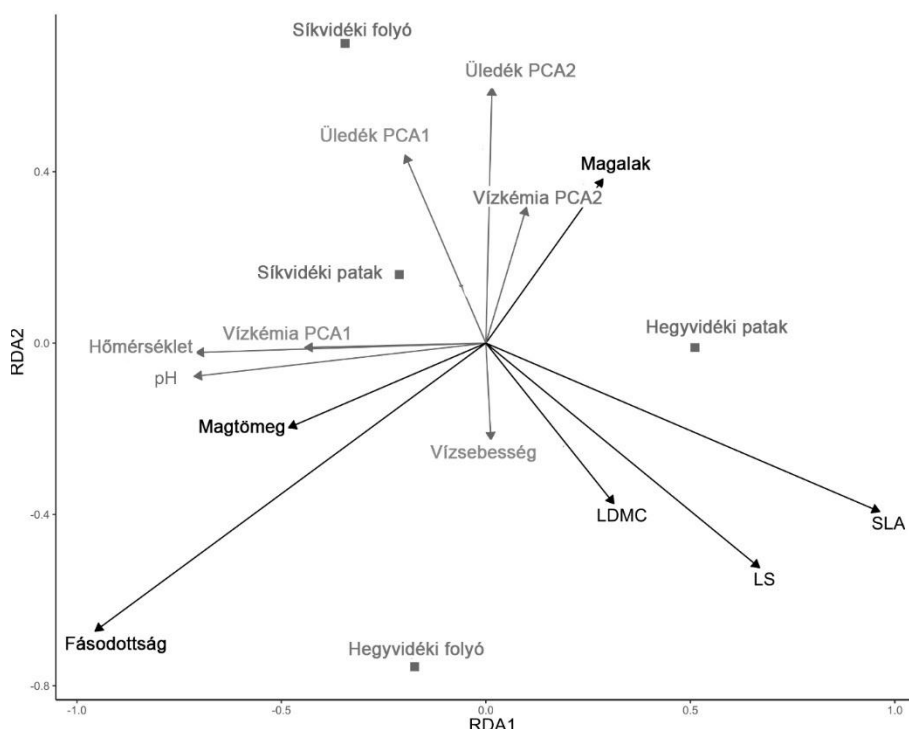
Minden elemzést az R 3.2.4-es verziójában végeztünk (R Core Team, R Foundation for Statistical Computing, Bécs, Ausztria), a *picante* (KEMBEL et al. 2010) és *vegan* (R Core Team, R Foundation for Statistical Computing, Bécs, Ausztria) csomagok használatával.

5.4.3 Eredmények

48 helyszínről 155 faj jelleg- és abundanciaadatait gyűjtöttük össze. Az RB közösségek medián és maximális fajsza magasabb volt (medián = 12, maximum = 44), mint a HH közösségeké (medián = 6, maximum = 20). Az egyfajos mintákat kizártuk az elemzésből, mivel a funkcionális diverzitás számítása ilyen esetekben értelmetlen. A vízkémiai változók főkomponens-analízise (PCA) alapján az első két tengely a változékonyság 59%-át magyarázta, míg az aljzati tulajdonságok PCA-ja az 50%-át. (Az eredmények részletes bemutatását az 5-4-S6. és 5-4-S7. függelék tartalmazza).



1. ÁBRA. A hydato-helofiton (HH) fajokra számolt funkcionális diverzitás RDA biplot ordinációja. A környezeti változókat szürke vonal jelöli. Jelmagyarázat: LA: levélfelület, LDMC: levélszárazanyag-tartalom, SLA: specifikus levélfelület.

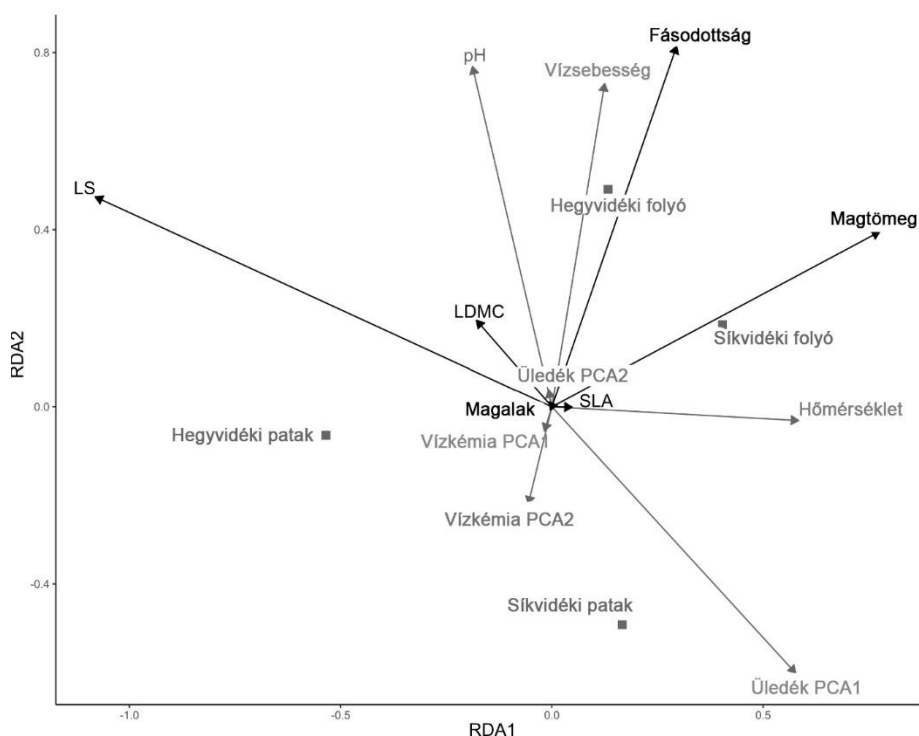


2. ÁBRA. A folyóparti növényfajokra (RB) számolt funkcionális diverzitás RDA biplot ordinációja. A környezeti változókat szürke vonal jelöli. Jelmagyarázat: LA: levélfelület, LDMC: levélszárazanyag-tartalom, SLA: specifikus levélfelület.

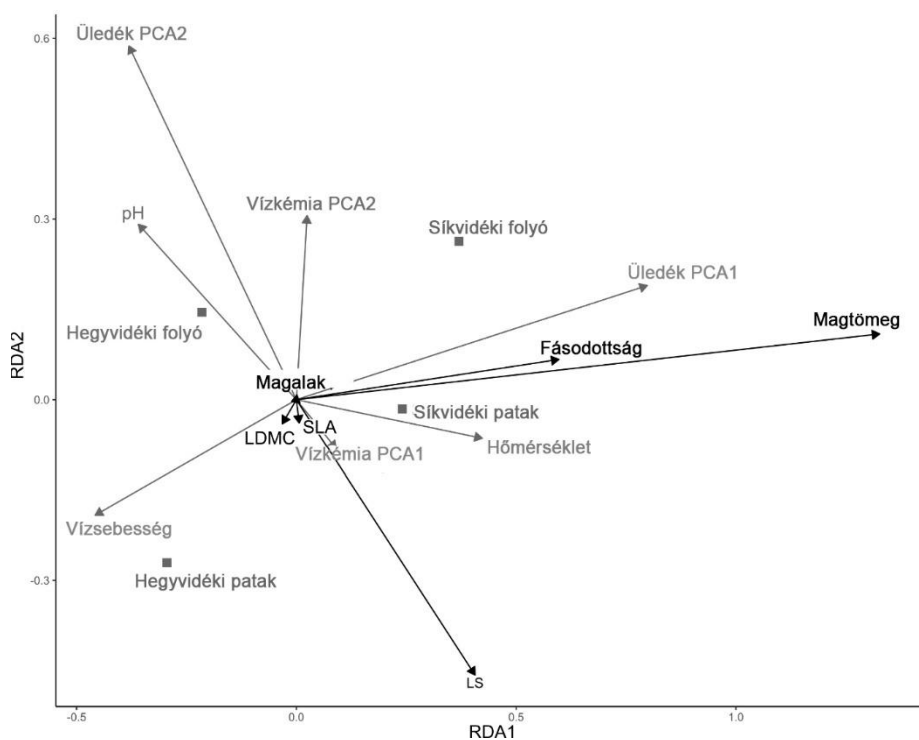
Az 1–4. ábrák bemutatják a környezeti változók és a funkcionális diverzitás (SES_{MPD}) valamint a közösségi súlyozott átlagértékek (CWM) közötti kapcsolatokat.

HH fajok (állóvízi közösségek): A levéljellegek és a magalak diverzitása pozitív korrelációt mutatott a tápanyagban gazdag üledéssel. Negatív korrelációt mutattak viszont a kémhatással, az áramlási sebességgel és a tengerszint feletti magassággal (1. ábra).

RB fajok (folyóvízi közösségek): A levéljellegek diverzitása negatív korrelációban állt a tápanyagban gazdag finom üledéssel és a tengerszint feletti magassággal. Ez azt jelzi, hogy síkvidéki helyszíneken alacsonyabb a levéljellegek diverzitása (2. ábra). A magtömeg és a fásodottság pozitív korrelációt mutatott a kémhatással és a hőmérséklettel, míg a magalak ezzel ellentétes trendet követett.



3. ÁBRA. A hydato-helofiton (HH) fajok jelleg CMW értékeinek RDA biplot ordinációja. A környezeti változókat szürke vonal jelöli. Jelmagyarázat: LA: levélfelület, LDMC: levélszárazanyag-tartalom, SLA: specifikus levélfelület.



4. ÁBRA. A hydato-helofiton (HH) fajok jelleg CMW értékeinek RDA biplot ordinációja. A környezeti változókat szürke vonal jelöli. Jelmagyarázat: LA: levélfelület, LDMC: levélszárazanyag-tartalom, SLA: specifikus levélfelület.

A HH közösségek funkcionális összetétele (CWM) síkvidéki folyókban nagyobb magtömeget, magas pH-nál magasabb LDMC-t mutatott. A hegyvidéki folyóknál és nagyobb áramlási sebességnél magasabb fásodottság és LDMC volt rájuk jellemző, míg tápanyagban gazdag üledékben alacsonyabb LA és LDMC jelent meg. Az RB közösségeknél az síkvidéki helyszíneken nagyobb magtömeg és fásodottság, míg hegyvidéki helyszíneken alacsonyabb értékek figyelhetők meg (3. ábra). A funkcionális diverzitási és közösségi súlyozott átlagértékek (CWM) statisztikai kapcsolatai a környezeti gradiensekkel a 2. táblázatban található. A részletes grafikonok és szórásdiagramok az 5.4-S2–S5. függelékben érhetők el. Ezek az eredmények a környezeti feltételek és a funkcionális jellegek közötti szoros összefüggéseket mutatják, különös tekintettel a földrajzi és környezeti gradiensekre.

Növényi tulajdonságok és patakméret összefüggése

A HH és RB közösségekben az SLA jellegben eltolódást figyeltünk meg a konvergenciától a divergencia felé a patakrend gradiens mentén (2. táblázat, 5.4-S2. és 5.4-S3. függelék). A síkvidéki folyókban erősebb, a hegyvidéki folyókban gyengébb SLA-konvergenciát tapasztaltunk. A HH közösségben a fásodottság csökkenő konvergenciát mutatott, míg a LA CWM növekedett, a magtömeg és fásodottság pedig szignifikánsan csökkent a patakrend gradiens mentén (2. táblázat, 5.4-S4. függelék).

A növényi jellegek és a hőmérséklet közötti összefüggés

A hőmérséklet növekedésével az LDMC jelleg a HH közösségben konvergenciáról divergenciára váltott (2. táblázat, 5.4-S7. függelék), melyhez hasonló trendet mutatott a fásodottság az RB közösségekben (2. táblázat, 5.4-S2. függelék). Nem találtunk szignifikáns változásokat a CWM értékekben.

A növényi jellegek és vízsebesség gradiens kapcsolata

Az SLA konvergáltabbá vált az RB fajoknál (2. táblázat, 5.4-S3. függelék), míg a fásodottság CWM értéke nőtt a HH közösségekben a vízsebesség növekedésével, a vízsodrásnak ellenállóbb erősebb száraz dominanciáját jelezve (2. táblázat, 5.4-S4. függelék).

Növényi jellegek és pH gradiens kapcsolata

A pH emelkedésével a HH közösségekben a LA, SLA és LDMC jellegek eloszlása a divergenciáról a konvergenciára váltott (2. táblázat, 5.4-S2. függelék). Ugyanez a trend volt megfigyelhető az SLA esetében az RB fajok között. Az SLA CWM szignifikánsan csökkent mindkét közösségben, jelezve a sűrűbb levélszövet kialakulását a magasabb pH-nál. A HH fajoknál a LA CWM, az RB fajoknál pedig az LDMC CWM értéke szignifikánsan nőtt (2. táblázat, 5.4-S4. és 5.4-S5. függelék).

Növényi jellegek és a vízkémiai változógradiens kapcsolata

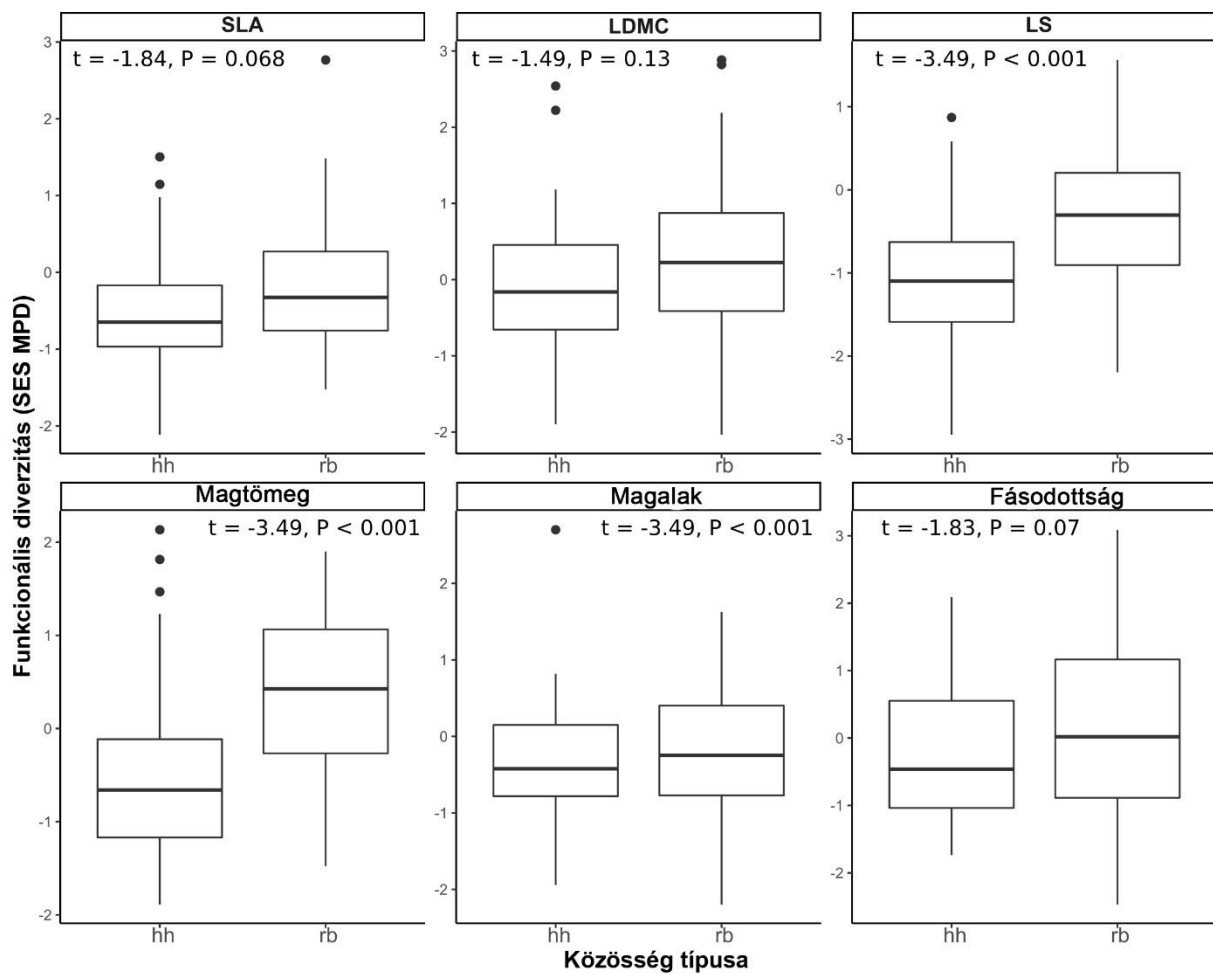
A vízkémiai összetevők gradiensén (nitrát) az LDMC a HH közösségben konvergenciáról divergenciára váltott (2. táblázat, 5.4-S2. függelék). Nem találtunk változásokat a CWM értékekben.

Növényi jellegek és aljzat tulajdonságai közötti kapcsolat

A finom üledék (aljzat PC1 tengely) gradiensen az SLA konvergenciája szignifikánsan csökkent, míg a LA divergenciára váltott a HH fajok között. Az RB közösségekben a LA és SLA konvergáltabbá vált, míg a durva üledék (aljzat PC2 tengely) gradiensen a fásodottság divergenciáról konvergenciára váltott. Az LDMC CWM szignifikánsan csökkent a HH fajoknál, míg az RB fajoknál a magtömeg szignifikánsan nőtt. Az LA CWM szignifikánsan csökkent a durva üledék (aljzat PC2 tengely) gradiens mentén az RB közösségekben.

Különbség a hydato-helophyton és folyóparti fajok között

Az RB közösségekben minden jellegnél (kivéve a magalakot) magasabb funkcionális diverzitást találtunk (5. ábra), és szignifikánsan magasabb SLA-val, magtömeggel, valamint fásodottsággal rendelkeztek, mint a HH közösségek. Ezzel ellentétes trendet figyeltük meg a magalak esetében (6. ábra).



5. ÁBRA. A vizsgált jellegek funkcionális diverzitási értékeinek boxplot ábrája az RB és HH közösségek szerinti bontásban.

2. TÁBLÁZAT. A környezeti változók funkcionális diverzitással (FD) és a jellegek közösségi átlagértékeivel (CWM) mutatott összefüggései. A kategorikus változók esetében (rendűség) az „igen” az adott modellben maradási jelet jelent. A '+' és '-' jel a korreláció irányát jelzi. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; n. s. – nem szignifikáns.

Trait		Patak rendűség	Hőmér- séklet	pH	Víz sebesség	Vízkémia PCA1	Vízkémia PCA2	Talaj PCA1	Talaj PCA2	R ²
SLA	CWM RB			–**						0,12*
	CWM HH			–*	–		–			0,16*
	FD RB	igen***		–***	–**			–*	–	0,45***
	FD HH	igen**		–*				+***	–	0,32***
LDMC	CWM RB		–	+*						0,11*
	CWM HH			+				–*	–	0,24**
	FD RB	igen		–				–		0,06
	FD HH		+*	–*		+***			+	0,31**
LA	CWM RB		+	–					–*	0,13*
	CWM HH	igen*	–	+***						0,37***
	FD RB	igen		–	–			–**		0,20**
	FD HH	igen		–***				+*	–	0,39***
Magtömeg	CWM RB	igen		–				+**	–	0,23**
	CWM HH	igen**								0,15**
	FD RB			+						n. s.
	FD HH		+	+						0,12*
Magalak	CWM RB									n. s.
	CWM HH									n. s.
	FD RB			–						n. s.
	FD HH		+		–					n. s.
Szárfásodottság	CWM RB	igen						+	–	0,14*
	CWM HH	igen**	–		+**		–			0,28**
	FD RB		+*	+					–*	0,20**
	D HH	igen**	+***	+***		+				0,43***

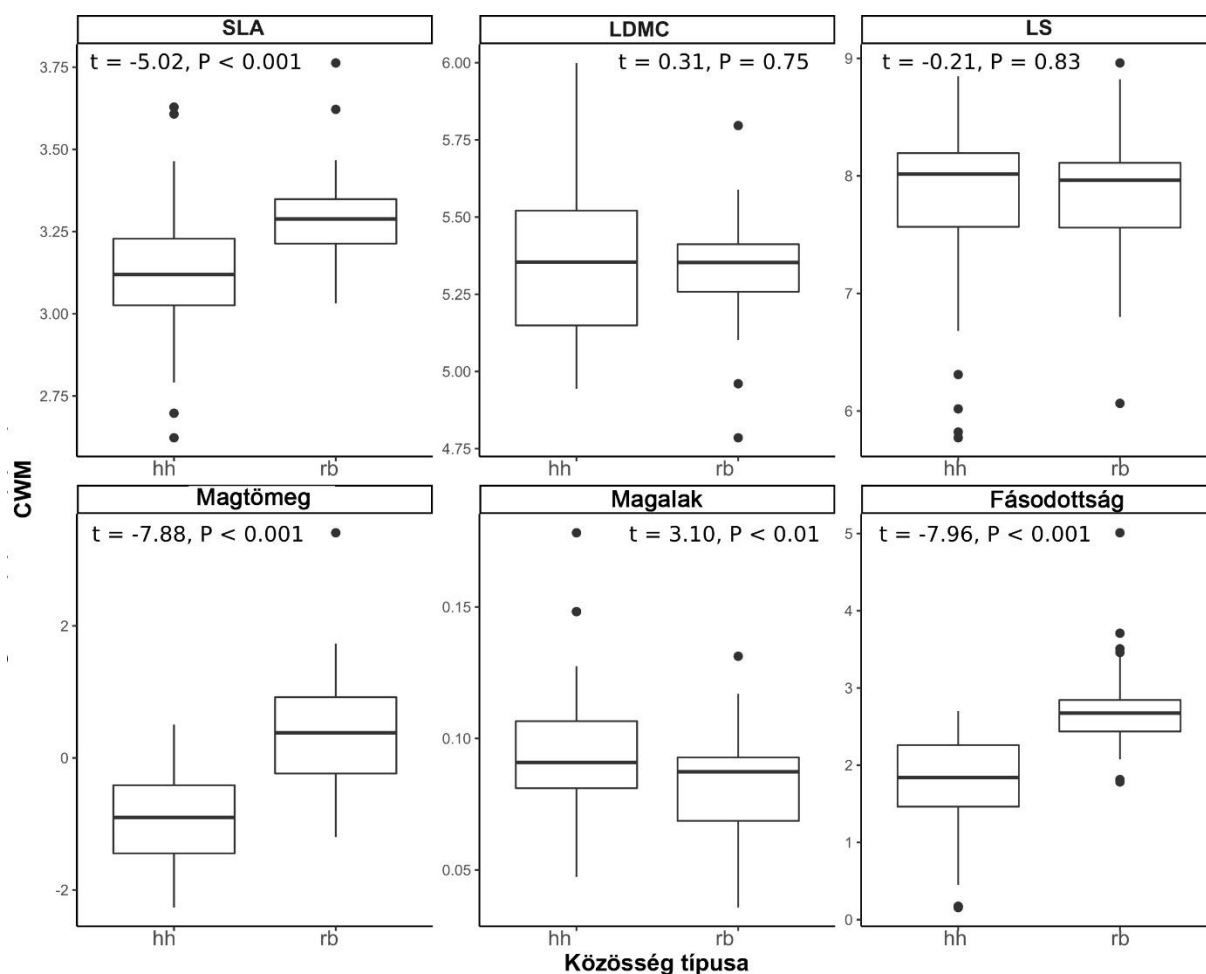
5.4.4 Diszkusszió

A környezeti szűrés és niche-differenciálódás relatív szerepe a folyóvízi növényközösségekben

A vízínövények közösségeinek szerveződését a környezeti tényezők irányítják (SAND-JENSEN 1989). Ez a kutatás a környezeti változók hatását értékelte a folyóvízi növényközösségek funkcionális jellegeinek összetételére. Eredményeink szerint a környezeti szűrés miatt döntő többségben a funkcionális konvergencia (a jellegek értékeinek hasonlóbbá válása) érvényesült szinte minden vizsgált gradiens mentén. Bár néhány esetben megfigyelhető volt a jellegek divergenciája is (azaz bizonyos tulajdonságokban történő eltérés a fajok között), ezek az eltérések valószínűleg nem annak a közismert ökológiai elvnek a következményei, amelyet „korlátozott hasonlóság elvének” (*limiting similarity*) nevezünk¹⁰. Korábbi, helyi léptékű vizsgálatok már igazolták, hogy magas produktivitású vízi ökoszisztémákban a fajok közötti verseny és a korlátozott hasonlóság (vagy niche-differenciálódás) együtt is alakíthatják a közösségek szerkezetét (ENGELHARDT és RITCHIE 2001, FU et al. 2014b). Az általunk vizsgált mintaterületek mérete azonban túl nagy volt ahhoz, hogy ilyen kompetitív kölcsönhatásokat tudjuk kimutatni a fajok között. Az ilyen hatások kisebb léptékben, kisebb élőhelyeken jobban érvényesülnek (például egyetlen populáció vagy egy kisebb növénytársulás szintjén, WEIHER és KEDDY 1995). A jellegek nálunk ritkán tapasztalt divergens eloszlása – pozitív funkcionális diverzitás SES – minden esetben a tápanyag gradiensekkel való gyenge összefüggéssel is párosultak. Véleményünk szerint ezért a jellegek divergens eloszlását nem a tápanyagok különbségei okozták, és nem is azt jelzi, hogy a fajok versengtek volna egymással (azaz nem a korlátozott hasonlóság elve miatt). Sokkal inkább a folyóvízi környezet mikro léptékű heterogenitása okozhatta ezeket az eredményeket (KRAFT és ACKERLY 2010). A folyóvízi környezet ugyanis kis léptékben is nagyon változatos lehet – például a vízáramlás vagy a hordalék eloszlása miatt, ami sok különböző mikroélőhelyet hoz létre, ahol nagyon eltérő fajok telepednek meg.

Összességében jelentős különbségeket találtunk a HH és RB közösségek funkcionális diverzitás és a jellegek CWM értékei között, ami a két közösség eltérő erőforrás-használati stratégiáját és alkalmazkodási mechanizmusát mutatja. A jellegek eloszlásában és diverzitásában a legerősebb és legkonzisztensebb változásokat a patakméret, kémhatás és mederanyag tulajdonság gradiensek mentén figyeltük meg. Ez a '*leaf economy spectrum*' (LA, SLA, LDMC) és két kulcsfontosságú tényező volt, ami a szén és a tápanyagok jelentőségét mutatja a közösségek szerveződésében.

¹⁰ A korlátozott hasonlóság elvének lényege, hogy a fajok tulajdonságai eltérnek, hogy csökkentsék az egymás közötti versengés erősségét.



6. ÁBRA. A vizsgált jellegek CWM értékeinek boxplot ábrája az RB és HH közösségek szerinti bontásban.

A jellegeloszlások válasza a folyó fizikai tulajdonságaira

A makrofita közösségek jellegeinek eloszlása jelentősen változott a patak méret gradiens mentén. Az SLA esetében konvergenciáról divergenciára történő eltolódást találtunk. A patakok vízsebesség–szélesség aránya nagyobb, emiatt zordabb környezetként működnek, közvetlen fiziológiai (aljszati tulajdonságok és fényhiány révén) és mechanikai stresszt jelenthetnek a növények számára (BORNETTE és PUIJALON 2011, PUIJALON et al. 2011, READ és STOKES 2006). Az áramlásnak és hullámoknak való kiszolgáltatottság csökkentheti a növényi biomasszát, a hajtás magasságát (törpe növekedési forma) és a levélfelületet, illetve növelheti a föld alatti szervek erősítését (DOYLE 2001, STRAND és WEISNER 2001). Azonban az SLA konvergenciája a folyókban és ugyanannak a jellegnek a divergenciája a patakokban (függetlenül azok hegyvidéki- vagy síkvidéki helyzetétől) ellentmond a stressz-dominancia hipotézisnek (azaz konvergencia volt a zordabb és divergencia a kedvezőbb körülmények között). A folyókban és patakokban a fényért való versenyt a környezeti feltételek homogenitása is befolyásolhatja. A patakok változatosabb élőhelyeket kínálnak (nyílt és árnyékos területeket), így a fénymegkötést változatosabb módon végző növényközösségek előnyben részesülnek.

Bár a folytonos skálán mérhető jellegeket nem lehet közvetlenül mások által használt kategoriális jellegattribútumokkal (pl. merisztéma helyzete, WILLBY et al. 2000) összehasonlítani, eredményeink alátámasztják a BAATTRUP-PEDERSEN et al. (2015) által

találtak, akik szintén azt állapították meg, hogy a patak méret befolyással van a vízínövény-közösségek CWM értékeire. Mi a patak méret gradiens mentén ugyan nem találtunk változást az SLA CWM értékében, de BAATTRUP-PEDERSEN et al. (2015) szerint a kisebb patakokban élő növényközösségek jellemzően fényigényes fajokkal rendelkeznek. Összességében megállapíthatjuk, hogy a folyó típusa és mérete nemcsak a vízínövény-közösségek növekedési formájának összetételére (kategoriális jellegattribútumokra), hanem a növények mérhető jellegeinek összetételére is hatással van.

Jellegeloszlások válasza az elérhető szénforrás minőségére

A mintavételezett patakok és folyók pH-értéke 7,62 és 9,07 között volt, ami a pH-gradiens középső szakaszán található, és a gradiens ezen szakaszán alakul át a három fő szervetlen szénforma (szén-dioxid, bikarbonát és karbonát) (PEDERSEN et al. 2013). pH 6 alatt az oldott szervetlen szén CO_2 formában van jelen, ami általában könnyebben használható a víz alatti fotoszintézishez, mint a bikarbonát. 8-as pH felett azonban a CO_2 fokozatosan eltűnik a vizekből, mivel 7 és 10 pH között bikarbonáttá (HCO_3^-) alakul. A bikarbonát a legtöbb vízínövény számára egy további szénforrás, kivéve a harasztokat és a mohákat.

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 sugallja, hogy a környezeti szűrésnek ez a típusa szignifikánsan erősödik a magasabb pH felé (azaz CO_2 -korlátozottság esetén). A HH közösségekben csak a fásodottság konvergenciájának csökkenését tudtuk kimutatni, egyre gyengülő környezeti szűrést jelezve magasabb pH-nál. Összességében a levél és a fásodottság jellegek pH-gradiens mentén történő változása arra utal, hogy a HH közösségek csak kicsi levél „struktúratartománnyal” rendelkeznek, amit magas LDMC és alacsony SLA jellemez magas bikarbonát-koncentráció mellett, míg a fásodottság (és fizikai ellenállás) kevésbé válik fontossá. A fajok így magasabb pH-nál tápanyagokat és energiát képesek átcsoportosítani a szárról a levelekre, a funkcionális hangsúly eltolódását jelezve a fizikai ellenálló képesség felől a fotoszintézis felé.

A SLA CWM-értéke szignifikánsan csökkent a HH és RB közösségekben, az LDMC szignifikánsan nőtt az RB közösségben, a LA pedig szignifikánsan nőtt a HH közösségben. Ezek a trendek mind sűrűbb levélszövetet (ellenálló levél-szindrómát) jeleznek magasabb pH-nál. Azok a vízínövények, amelyek képesek bikarbonátot is használni, nagy előnyt élveznek a kizárólag CO_2 -t hasznosítókkal szemben CO_2 -limitált környezetben (MABERLY és MADSEN 2002). Összességében a mi eredményeink negatív korrelációt feltételeznek az SLA és a bikarbonát-használati képesség (vagy hatékonyság) között a HH közösségben.

Jellegeloszlás válaszok tápanyag limitációra

A mederanyag összetételének változása miatt a jellegek mintázatában tapasztalt változások tökéletesen alátámasztják a HH közösségekre tett harmadik hipotézisünket, ami viszont már nem igaz az RB közösségekre. A HH közösség esetén szignifikánsan magasabb funkcionális diverzitást mértünk a LA és SLA jellegek esetében a finomabb, tápanyagban gazdagabb üledékekkel rendelkező folyóvizekben. Az RB közösségek esetében ezzel ellentétes mintázatot találtunk: a LA és SLA diverzitása csökkent az ilyen folyókban. A szakirodalomban eltérő nézetek vannak arról, hogy a jellegek konvergenciája és divergenciája hogyan változik a produktív gradiens mentén. A trendeket alapvetően befolyásolja a vizsgált jellegek minősége (BERNARD-VERDIER et al. 2012, SPASOJEVIC és SUDING 2012) és a gradiens nagysága (BERNARD-VERDIER et al., 2012). Egyes szerzők (PAKEMAN 2011, CARBONI et al. 2014, MASON et al. 2012) magasabb produktív élőhelyeken találták a jellegek növekvő konvergenciáját, míg mások (LHOTSKY et al. 2017) ennek az ellenkezőjét, de NAVAS és VIOLLE (2009) szerint a konvergencia a produktív gradiens mindkét végén

várható. Folyóvízben mi csökkenő SLA és LA konvergenciát találtunk a magasabb tápanyagtartalmú élőhelyeken a HH fajok között, míg az RB fajoknál ezzel ellentétes, erősödő konvergenciát figyeltünk meg.

Az eredmények számunkra azt mutatják, hogy a produktívabb vízi élőhelyeken változatos növekedési rátával és tápanyagfelvételi stratégiával rendelkező közösségek jönnek létre (CORNELISSEN et al. 2003), és erősebb környezeti szűrést feltételezve a stresszesebb körülmények között, ami ebben az esetben alacsony tápanyagszinteken van (SWENSON és ENQUIST 2009). Az SLA és LA CWM értékeinek változása a tápanyaggradiens mentén azonban nem volt szignifikáns, ami azt jelzi, hogy a tápanyagban gazdagabb környezetekben kialakuló fentebbi diverz stratégiák egymáshoz nagyon hasonló „átlagos közösségekből” származnak ezeknél a jellegeknél.

Az RB közösségben tápanyag gradiens mentén tapasztalt jelleg mintázatok összhangban vannak GRIME (2006) hipotézisével, miszerint az élőhely magasabb produktivitása a jellegek konvergenciájához vezetnek. Ez a következtetés azonban óvatosan kezelendő, mivel a használt mintaméret nem a legmegfelelőbb a kompetíció alapú mintázatok következtetésére, ennek tisztázására kisebb léptékű vizsgálatok szükségesek.

Következtetés

Tanulmányunkban megvizsgáltuk, hogyan változnak a makrofiton közösségek funkcionális jellegei 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 funkcionális diverzitás (SESM_{PD}) és a domináns jellegértékek (CWM) változásában szignifikáns összefüggéseket és adaptációs mechanizmusokat lehet azonosítani a makrofiton fajok tápanyaghoz és szénforrásokhoz való alkalmazkodásában. Ezen összefüggések erőssége és iránya azonban nagyrészt az adott jelleg típusától függ. A jellegek szorosabb kapcsolatot mutattak a szén (pH) gradienssel, mint a tápanyag gradienssel, ami arra utal, hogy a pataknövény közösségek szerveződését főként a fajok fényhasznosítási képessége befolyásolja, és nem a fajok tápanyagpreferenciái. Eredményeink megerősítik BAATTRUP-PEDERSEN et al. (2015) megfigyeléseit, folytonos skálán mérhető jellegek és releváns változó gradiensek használatával közelebb kerültünk a vízinövény közösségek szerveződésének megértéséhez vízfolyásokban.

6. ÖSSZEGZÉS

A biológiai invázió a globálisan érzékelhető környezeti változások egyik fő komponense, drámai hatást gyakorol az ökoszisztémák szerkezetére, működésére és a biodiverzitásra. Az idegenhonos-inváziós növényfajok térnyerése az őshonos fajok kiszorulásával, a talaj és a vízháztartás jellemzőinek módosulásával, valamint a szén- és tápanyagciklusok megváltozásával is járhat, ezzel közvetlenül fenyegetve az ökoszisztémák stabilitását és az általuk nyújtott ökoszisztéma-szolgáltatásokat. A klímaváltozás, a globális kereskedelem és az intenzív mezőgazdasági technológiák széles körű alkalmazása a földön és a vízben ugyanakkor tovább fokozzák az inváziók terjedésének kockázatát, ami egyértelműen indokolja a biológiai inváziókkal kapcsolatos növényökológiai kutatások aktualitását.

A klímaváltozás következtében megváltozó élőhelyi körülmények és új, potenciálisan inváziós fajok megjelenése miatt a biológiai inváziók jövőbeni jelentősége várhatóan növekedni fog. A növényökológiai kutatások egyik alapvető célja annak megértése, hogy mely tényezők tesznek egy fajt invazívvá, illetve mely ökológiai feltételek segítik elő inváziójuk sikerét. Ezek az ismeretek olyan alapinformációk, amelyek elengedhetetlenek a hatékony megelőzési és kezelési stratégiák kidolgozásához. Ebben kulcsszerepet játszanak a funkcionális ökológiai megközelítések. A fajok funkcionális tulajdonságaira összpontosító kutatások lehetőséget kínálnak a fajok inváziós potenciáljának előrejelzésére és a környezetre gyakorolt hatásuk értékelésére, segíthetnek továbbá azonosítani azokat az ökoszisztémákat, amelyek különösen érzékenyek az inváziókra.

A vizeket érintő invázióbiológiai és funkcionális növényökológiai kutatások egyrészt több lépéssel el vannak maradva a teresztris ökológiai kutatásoktól, a teresztris környezetben igazolni vélt összefüggések és növényi alkalmazkodási útvonalak nem feltétlen univerzálisak a vízi környezetben is – a víz mint támasztó közeg erős hatása miatt. Másrészt bőséges funkcionális ökológiai ismeretekkel rendelkezünk az invázió megtelepedési szakaszára vonatkozóan, de ennek az összetett folyamatnak vannak még alulkutatott mozzanatai is, ilyen például a terjedés és megtelepedés. Értekezésemben alapvetően ezekre a hiányokra igyekeztem figyelmet fordítani. Ezért az értekezésben az inváziós fajok terjedéséhez, a vízinövény közösségek funkcionális szerveződéséhez és a fajok kompetíciós tulajdonságaihoz kapcsolódó alapkutatási eredményekkel foglalkoztam. A legfontosabb kutatási eredményeim – témák szerinti bontásban – a következők:

6.1. Idegenhonos-inváziós fajok endozoochór terjedésének vizsgálata

1. Kísérleti úton igazoltuk, hogy a lágy héjjal rendelkező halikrák is képesek endozoochór módon terjedni, képesek túlélni a tőkés récék emésztőrendszerében történő áthaladást (LOVAS-KISS et al. 2020). Régóta ismert, hogy a halak emberi beavatkozás nélkül is képesek elszigetelt víztesteket kolonizálni. Korábbi feltételezések szerint ezekben a kolonizációs folyamatokban a vízimadarak csak epizoochór terjedés útján vesznek részt, de ezt az elméletet nem sikerült empirikus úton bizonyítani. Az alternatívaként felmerülő endozoochór terjedést pedig csupán a rendkívül ellenálló, tartós (diapauzális) ikrákkal rendelkező halak esetében tudták igazolni, és a halak többségére jellemző lágy ikrahéjjal rendelkező fajok esetében ezt sokan kétségbe is vonták. Kutatásunk ezt cáfolta meg, és egy eddig figyelmen kívül hagyott halterjedési mechanizmust azonosított. Bizonyítékot szolgáltatott arra, hogy a vízimadarak közvetítő szerepet játszhatnak a lágy ikrahéjjal rendelkező, fejlődésben lévő halikrák terjedésében is. Bár a lenyelt ikráknak csupán 0,2 %-a élte túl a madarak emésztőrendszerén történő áthaladást, a természetben előforduló récék nagy száma, változatos étrendje és nagy távolságokat átívelő röpképessége miatt

eredményeink jelentős hatással lehetnek az inváziós halak terjedési dinamikáinak megértésére.

2. Idegenhonos-inváziós és őshonos növényfajok bevonásával végzett etetési kísérlet eredményei alapján igazoltuk, hogy az endozoochór terjedés szignifikánsan magasabb propagulumnyomást biztosít az idegenhonos fajok számára, és ezt a magok tulajdonságai nem befolyásolják (LOVAS-KISS et al. 2023). A bélcsatornán történő átjutás azonban eltérő hatással van 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 fajok már szignifikánsan magasabb csírázóképeséget mutattak, mint az idegenhonos fajok. A kontroll csoportban az őshonos magoknak jelentősen hosszabb idő kellett a csírázáshoz, mint az idegenhonos magoknak. Az átjutott magok esetében az idegenhonos fajoknak már hosszabb idő kellett a csírázáshoz, mint az őshonos fajoknak. A kontroll és az átjutott magokra kapott eltérő eredmény az idegenhonos és őshonos fajok magjainak alaki különbségeiből származik. 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 propagulumnyomással szerzett előnyüket. Ennek a kérdésnek a pontosítása további kutatásokat igényel, ahol figyelembe kell venni az ürülék miatt fennálló savas és tápanyagban gazdag közeg csírázásra kifejtett hatását is.

6.2. Vízínövény invázió: hazai trendje és következményei

3. Herbáriumi és irodalmi adatok összegzésével vizsgáltuk az idegenhonos hínarak hazai megjelenésének történetiségét és dinamikáját (LUKÁCS et al. 2016). Összeállítottuk és a nemzetközi keretrendszerbe illően összegeztük a hazai inváziós hínarak adatbázisát. Ez alapján megállapítottuk, 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 előrejelíti, hogy a nem termál (hideg) vizekhez alkalmazkodott idegenhonos fajok sokkal veszélyesebbek vagy később válhatnak azzá, mint a termálvizekből még ki nem jutott fajok. Ezek az eredmények a megelőzés és prioritizálás során nyújthatnak támpontot a természetvédelemben, illetve a későbbi célzott ökológiai kutatások fókuszálásához nyújtott számunkra segítséget.

4. Az inváziós hínarakkal erősen fertőzött Hévízi-csatorna magbank összetételének vizsgálata során megállapítottuk, hogy a magbank fajösszetétele az invázióval erősen érintett felvízi szakaszon hasonlított a 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 magdenzitása pedig csak a felvízi szakaszon volt alacsony. Ez 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 ha ki is csíráznak, az idegenhonos fajok az erősebb kompetíciós képességük miatt visszafojtják őket, ezért az őshonos fajok magbankja fokozatosan csökken, elszegényedik.

6.3. Növényi jelleg alapú kutatások

5. A TRY adatbázisban található hínár adatokat elemezve megvizsgáltuk, hogy a honos és idegenhonos hínarak milyen funkcionális növényi jellegeikben térnek el a (LUKÁCS et al. 2017). Az összesített adatsor alapján az idegenhonos vízinövények levelei szignifikánsan nagyobb LA és SLA értékekkel rendelkeznek, mint a velük együtt előforduló őshonos fajok. Ennek az összefüggésnek az erősségét azonban erősen meghatározza a növekedési forma típusa is.

6. Vizsgáltuk a vízben mérhető fény és nitrogén mennyiségének kombinált hatását az *Elodea*-fajok fenotípusos jellemzőire, és a plaszticitás különbségek mentén értékeltük a két faj között a természetben érzékelhető kompetíció kimenetelét (SZABÓ et al. 2019). Eredményeink igazolták, hogy a vizsgált fényintenzitás és nitrogénkoncentráció gradiensek mentén az *E. nuttallii* szélesebb fenotípusos plaszticitás tartománnyal rendelkezik, mint az *E. canadensis*. A magasabb nitrogénkoncentráció alapvetően erőteljesebb megnyúlásra serkenti az *E. nuttallii*-t, de a fényintenzitásnak és a nitrogénkoncentrációnak a magas értékei együttesen az *E. nuttallii* hajtásainak fokozott elágazódását váltja 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 egészben a plaszticitáson múlik.

7. Vizsgáltuk a biológiai invázió hatását az őshonos vízinövény-közösségek funkcionális szerkezetére és diverzitására, figyelembe véve a jellegek fajon belüli varianciáját is (BOTTA-DUKÁT és LUKÁCS 2021, KOLESZÁR et al. 2024). A biológiai invázió jelentős hatással volt a vízinövény-közösségek funkcionális összetételére és ökoszisztéma funkcióira, ami a közösségi szinten mérhető biomassza mennyiségének változásában volt kimutatható. A gyakorlatban is kimutattuk, hogy a jellegek fajon belüli varianciájának mellőzése – a jelleg és a közösség típusától függően – a funkcionális diverzitási indexek szignifikáns alul vagy túlbecslését okozhatják.

8. Folyók és patakok vízinövény-közösségeiben vizsgáltuk a környezeti szűrés hatásait a fajok jellegösszetételére alkalinitás, kémhatás, vízsebesség és trofitás gradiensek mentén (LUKÁCS et al. 2019). 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 patakméret, pH és mederanyag tulajdonság gradiensek mentén figyeltük meg.

7. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Köszönöm az értekezés alapjául szolgáló közleményekben közreműködő legközelebbi munkatársaimnak *E-Vojtkó Annának, Lovas-Kiss Ádámnak, Lőki Viktornak, Urgyán Renátának* és *Vincze Orsolyának* a közös munka során kapott segítséget.

Hálával tartozom a szakmai együttműködésért további szerzőtársaimnak: *Andy Greennek, Borics Gábornak, Botta-Dukát Zoltánnak, Bruno E. Cerabolininek, Casper van Leeuwennek, Erős Tibornak, Halasi-Kovács Bélának, Kékedi Leventének, Király Gergelynek, Koleszár Gergőnek, Kovács Gyulának, Lars Götzembergernek, Maria José Navarro-Ramosnak, Mesterházy Attilának, Pallér-Kapusi Feliciának, Süveges Kristófnak, Szabó Sándornak, Valkó Orsolyának* és *Vidéki Róbertnek*.

Itt is szeretném kifejezni hálámat a Tisza-kutató Osztályon dolgozó minden kollégának, kiemelten köszönöm *Bodnár Gabriellának* a terepi mintavételeken és a pályázatok adminisztrációjában nyújtott szíves segítségét.

A dolgozatban szereplő cikkek írása és az adatértékelések során sokrétű segítséget kaptunk *Végvári Zsoltól* és *Várbíró Gábortól*.

Ezúton is szeretném megköszönni a Debreceni Egyetemen (Alma mater) dolgozó kollégák segítségét, különösen *Molnár V. Attilának, Tóthmérész Bélának* és *Török Péternek* az elmúlt 20 évben nyújtott szakmai együttműködését.

Óriási hálával tartozom *Mosolygó-Lukács Ágnesnek, Lukács Évának* és *Lukács Ilkának* azért a türelméért, amit az értekezés írásakor tőlük kaptam.

Köszönöm *Demeter Csillának* az értekezés szövegének javítását.

Az értekezésben szereplő kutatásokat a Magyar Tudományos Akadémia Bolyai János Kutatási Ösztöndíja (2017–2020 és 2021–2024), valamint az OTKA K-108992 (*Magyarország veszélyeztetett hajtásos növényeinek ritkasága, életmenet-jellemzői és klímaválasza*), OTKA PD-120775 (*Vízinnövények közösségszerveződési szabályainak vizsgálata funkcionális jellegek segítségével*), OTKA FK-127939 (*Növényi inváziót érintő kérdések ökológiai vizsgálata felszíni vizekben*) és OTKA KH-129520 (*A herbivória és az élőhelyi diverzitás szerepének vizsgálata a vízinnövényi invázió során*) támogatta. A támogatásokért ezúton is szeretném kifejezni a köszönetemet.

8. PUBLIKÁCIÓK

Az értekezés alapjául szolgáló közlemények jegyzéke

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.

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.

Az értekezés témaköréhez kapcsolódó további publikációk

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., Vitál, 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 értekezés témaköréhez kapcsolódó adatközlő 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., Hábcenyus, 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., Hábcenyus, 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., Migléc, 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.

9. IRODALOMJEGYZÉK

- Agrawal, A.A. (2001). Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science*, 294, 321–326.
- Aguiar, F.C.F., & Ferreira, M.T. (2013). Plant invasions in the rivers of the Iberian Peninsula, South-Western Europe – a review. *Plant Biosystems*, 147, 1107–1119.
- Akasaka, M., & Takamura, N. (2011). The relative importance of dispersal and the local environment for species richness in two aquatic plant growth forms. *Oikos*, 120, 38–46.
- Alahuhta, J., Kanninen, A., Hellsten, S., Vuori, K.-M., Kuoppala, M., & Hämäläinen, H. (2013). Environmental and spatial correlates of community composition, richness and status of boreal lake macrophytes. *Ecological Indicators*, 32, 172–181.
- 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.
- 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.
- Alpert, P., Bone, E., & Holzapfel, C. (2000). Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 3, 52–66.
- AQEM Consortium. (2002). Manual for the application of the AQEM method. A comprehensive method to assess European streams using benthic macroinvertebrates, developed for the purpose of the Water Framework Directive. Version 1.0.
- Aschehoug, E.T., & Callaway, R.M. (2015). Diversity increases indirect interactions, attenuates the intensity of competition, and promotes coexistence. *American Naturalist*, 186, 452–459.
- Baastrup-Spohr, L., Sand-Jensen, K., Nicolajsen, S.V., & Bruun, H.H. (2015). From soaking wet to bone dry: predicting plant community composition along a steep hydrological gradient. *Journal of Vegetation Science*, 26, 619–630.
- Baattrup-Pedersen, A., Göthe, E., Larsen, S.E., O'Hare, M., Birk, S., Riis, T., & Friberg, N. (2015). Plant trait characteristics vary with size and eutrophication in European lowland streams. *Journal of Applied Ecology*, 52, 1617–1628.
- Balogh, L., Simon, T., Szabó, M., & Vidéki, R. (2001). Új adventív növény a hazai flórában: a sárga bohócvirág (*Mimulus guttatus* Fischer ex DC., Scrophulariaceae). *Kitaibelia*, 6, 329–345.
- Barendregt, A., & Bio, A.M.F. (2003). Relevant variables to predict macrophyte communities in running waters. *Ecological Modelling*, 160, 205–217.
- Barina, Z. (2006). A Gerecse-hegység flórájának katalógusa. Magyar Természettudományi Múzeum – Duna-Ipoly Nemzeti Park Igazgatóság, Budapest.
- Barko, J.W., & Smart, R.M. (1985). Laboratory culture of submerged freshwater macrophytes on natural sediments. *Aquatic Botany*, 21, 251–263.
- Barko, J.W., Hardin, D.G., & Matthews, M.S. (1982). Growth and morphology of submersed freshwater macrophytes in relation to light and temperature. *Canadian Journal of Botany*, 60, 877–887.
- Barnea, A., Yom-Tov, Y., & Friedman, J. (1991). Does ingestion by birds affect seed germination? *Functional Ecology*, 5, 394.
- Barrat-Segretain, M.-H. (2001). Invasive species in the Rhône River floodplain (France): replacement of *Elodea canadensis* Michaux by *E. nuttallii* St. John in two former river channels. *Archiv für Hydrobiologie*, 152, 237–251.
- Barrat-Segretain, M.-H. (2004). Growth of *Elodea canadensis* and *Elodea nuttallii* in monocultures and mixture under different light and nutrient conditions. *Archiv für Hydrobiologie*, 161, 133–144.
- Barrat-Segretain, M.-H. (2005). Competition between invasive and indigenous species, impact of spatial pattern and developmental stage. *Plant Ecology*, 180, 153–160.

- Barrat-Segretain, M.-H., & Elger, A. (2004). Experiments on growth interactions between two invasive macrophyte species. *Journal of Vegetation Science*, 15, 109–114.
- Barrat-Segretain, M.-H., & Lemoine, D.G. (2007). Can snail herbivory influence the outcome of competition between *Elodea* species? *Aquatic Botany*, 86, 157–162.
- Barrat-Segretain, M.-H., Elger, A., Sagnes, P., & Puijalon, S. (2002). Comparison of three life-history traits of invasive *Elodea canadensis* Michx. and *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John. *Aquatic Botany*, 74, 299–313.
- Bartel, R.D., Sheppard, J.L., Lovas-Kiss, Á., & Green, A.J. (2018). Endozoochory by mallard in New Zealand: what seeds are dispersed and how far? *PeerJ*, 6, e4811.
- Bartha, D., Molnár, V.A., & Pfeiffer, N. (2000). *Monochoria korsakowi* Regel et Maack (Pontederiaceae), eine neue Adventivpflanze Ungarns. *Kitaibelia*, 5, 83–86.
- Baskin, C., & Baskin, J. (2014). *Seeds*, 2nd ed. Elsevier.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1–48.
- Bekker, R.M., Bakker, J.P., Grandin, U., Kalamees, R., Milberg, P., Poschlod, P., Thompson, K., & Willems, J.H. (1998). Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. *Functional Ecology*, 12, 834–842.
- Bernard-Verdier, M., Navas, M.-L., Vellend, M., Violle, C., Fayolle, A., & Garnier, E. (2012). Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology*, 100, 1422–1433.
- 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.
- Blackburn, T.M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J.T., Duncan, R.P., Jarošík, V., Wilson, J.R.U., & Richardson, D.M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 333–339.
- Boedeltje G., ter Heerdt, G.N.J. & Bakker, J.P. (2002) Applying the seedling-emergence method under waterlogged conditions to detect the seed bank of aquatic plants in submerged sediments. *Aquatic Botany*, 72, 121–128.
- Boedeltje, G., Bakker, J.P., & ter Heerdt, G.N.J. (2003). Potential role of propagule banks in the development of aquatic vegetation in backwaters along navigation canals. *Aquatic Botany*, 77, 53–69.
- Bonis, A., & Lepart, J. (1994). Vertical structure of seed banks and the impact of depth of burial on recruitment in two temporary marshes. *Vegetatio*, 112, 127–139.
- Borbás, V. (1900). A Balaton tónak és partjainak biológiája. 2. rész: A Balaton flórája. 2. szakasz: A Balaton tavának és partmellékének növényföldrajza és edényes növényzete. A Balaton tudományos tanulmányozásának eredményei II. Magyar Földrajzi Társaság Balaton-Bizottsága, Budapest.
- Borhidi, A. (1993). Social behaviour types of the Hungarian flora, its naturalness and relative ecological indicator values. University of Janus Pannonius. 39 pp.
- Borics, G., Abonyi, A., Várbíró, G., Padisák, J., & T-Krasznai, E. (2015). Lake stratification in the Carpathian basin and its interesting biological consequences. *Inland Waters*, 5, 173–186.
- Bornette, G., & Puijalon, S. (2011). Response of aquatic plants to abiotic factors: a review. *Aquatic Sciences*, 73, 1–14.
- Boros, Á. (1937). Magyarországi hévizek felsőbbrendű növényzete. *Botanikai Közlemények*, 34, 80–118.
- Bossuyt, B., & Honnay, O. (2008). Can the seed bank be used for ecological restoration? An overview of seed bank characteristics in European communities. *Journal of Vegetation Science*, 19, 875–884.
- 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.
- Bravo, C., Chamorro, D., Hiraldo, F., Speziale, K., Lambertucci, S.A., Telle, J.L., & Blanco, G. (2020). Physiological dormancy broken by endozoochory: Austral parakeets (*Enicognathus ferrugineus*) as legitimate dispersers of calafate (*Berberis microphylla*) in the Patagonian Andes. *Journal of Plant Ecology*, 13, 538–544.
- Brochet, A.L., Guillemain, M., Gauthier-Clerc, M., Fritz, H., & Green, A.J. (2010). Endozoochory of Mediterranean aquatic plant seeds by teal after a period of desiccation: Determinants of seed survival and influence of retention time on germinability and viability. *Aquatic Botany*, 93, 99–106.

- Brock, M.A., Theodor, K., & O'Donnell, L. (1994). Seed-bank methods for Australian wetlands. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 45, 483–493.
- Brown, A., & Oosterhuis, C. (1981). The role of buried seeds in coppice woods. *Biological Conservation*, 21, 19–38.
- 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.
- Bruno, D., van West, P., & Beakes, G. (2013). Saprolegnia and other oomycetes. In P. Woo & D. Bruno (Eds.), *Fish diseases and disorders: Viral, bacterial and fungal infections* (2nd ed., pp. 669–720). CAB International.
- Bu, H.Y., Wang, X.J., Zhou, X.H., Qi, W., Liu, K., Ge, W.J., ... Zhang, S.T. (2016). The ecological and evolutionary significance of seed shape and volume for the germination of 383 species on the eastern Qinghai-Tibet plateau. *Folia Geobotanica*, 51, 333–341.
- Burke, M.J.W., & Grime, J.P. (1996). An experimental study of plant community invasibility. *Ecology*, 77, 776–790.
- Cao, T., Ni, L., Xie, P., Xu, J., & Zhang, M. (2011). Effects of moderate ammonium enrichment on three submersed macrophytes under contrasting light availability. *Freshwater Biology*, 56, 1620–1629.
- Capers, R.S., Selsky, R., & Bugbee, G.J. (2010). The relative importance of local conditions and regional processes in structuring aquatic plant communities. *Freshwater Biology*, 55, 952–966.
- Carboni, M., de Bello, F., Janeček, Š., Doležal, J., Horník, J., Lepš, J., Reitalu, T., & Klimešová, J. (2014). Changes in trait divergence and convergence along a productivity gradient in wet meadows. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 182, 96–105.
- Carmona, C.P. (2019). TPD: Methods for Measuring Functional Diversity Based on Trait Probability Density. R package version 1.1.0. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=TPD>
- 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, S.R., Kitchell, J.F. & Hodgson, J.R. (1985) Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience*, 35, 634–639.
- Castro-Díez, P., Pauchard, A., Traveset, A., & Vilà, M. (2016). Linking the impacts of plant invasion on community functional structure and ecosystem properties. *Journal of Vegetation Science*, 27, 1233–1242.
- Catford, J.A. (2017). Hydrological impacts of biological invasions. In M. Vilà & P. Hulme (Eds.), *Impact of biological invasions on ecosystem services. Invading Nature – Springer Series in Invasion Ecology* (Vol. 12, pp. 123–137). Springer, Cham.
- Chambers, P.A., & Kalff, J. (1987). Light and nutrients in the control of aquatic plant community structure. I. In situ experiments. *Journal of Ecology*, 75, 611–619.
- Chen, S.C., & Moles, A.T. (2015). A mammoth mouthful? A test of the idea that larger animals ingest larger seeds. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 1269–1280.
- Colautti, R.I., Grigorovich, I.A., & MacIsaac, H.J. (2006). Propagule Pressure: A Null Model for Biological Invasions. *Biological Invasions*, 8, 1023–1037.
- Cook, C.D.K., & Urmi-König, K. (1985). A revision of the genus *Elodea* (Hydrocharitaceae). *Aquatic Botany*, 21, 111–156.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G., & Poorter, H. (2003). Handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.
- 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.
- Costea, M., El Miari, H., Laczkó, L., Fekete, R., Molnár, V.A., Lovas-Kiss, Á., & Green, A.J. (2019). The effect of gut passage by waterbirds on the seed coat and pericarp of diaspores lacking external flesh: evidence for widespread adaptation to endozoochory in angiosperms. *PLoS One*, 14, e0226551.
- Crawley, M.J. (2007). *The R book*. John Wiley & Sons, Ltd.

- Crawley, M.J., Harvey, P.H., & Purvis, A. (1996). Comparative ecology of the native and alien floras of the British Isles. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 351, 1251–1259.
- D’Antonio, C., & Meyerson, L.A. (2002). Exotic plant species as problems and solutions in ecological restoration: a synthesis. *Restoration Ecology*, 10, 703–713.
- 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.
- DAISIE (Ed.). (2009). *Handbook of alien species in Europe*. Springer, Berlin.
- Davidson, A.M., Jennions, M., & Nicotra, A.B. (2011). Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecology Letters*, 14, 419–431.
- Davis, M.A., Grime, J.P., & Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 88, 528–534.
- 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.
- de Bello, F., Carmona, C.P., Lepš, J., Szava-Kovats, R., & Pärtel, M. (2016). Functional diversity through the mean trait dissimilarity: resolving shortcomings with existing paradigms and algorithms. *Oecologia*, 180, 933–940.
- de Kroon, H., & Hutchings, M.J. (1995). Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered. *Journal of Ecology*, 83, 143–152.
- Delany, S., Veen, J., & Jacquie, C. (Eds.). (2006). Mallard movements. In urgent preliminary assessment of ornithological data relevant to the spread of Avian Influenza in Europe. Report to the European Commission (pp. 141–142). Wetland International and EURING.
- Demars, B.O.L., & Edwards, A.C. (2009). Distribution of aquatic macrophytes in contrasting river systems: A critique of compositional-based assessment of water quality. *Science of the Total Environment*, 407, 975–990.
- den Hartog, C., & Segal, S. (1964). A new classification of water-plant communities. *Acta Botanica Neerlandica*, 13, 367–393.
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J.H.C., Wright, I.J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Prentice, I.C., Garnier, E., Bönsch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P.B., Moles, A.T., Dickie, J., Gillison, A.N., Zanne, A.E., Chave, J., Wright, S.J., Sheremet’ev, S.N., Jactel, H., Baraloto, C., Cerabolini, B., Pierce, S., Shipley, B., Kirkup, D., Casanoves, F., Joswig, J.S., Günther, A., Falczuk, V., Rüger, N., Mahecha, M.D., & Gorné, L.D. (2015). The global spectrum of plant form and function. *Nature*.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., & Robson, T.M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 20684–20689.
- Dibble, E.D., Killgore, K.J., & Dick, G.O. (1996). Measurement of plant architecture in seven aquatic plants. *Journal of Freshwater Ecology*, 11, 311–318.
- Docherty, C., Ruppert, J., Rudolfsen, T., Hamann, A., & Poesch, M. (2017). Assessing the spread and potential impact of Prussian carp (*Carassius gibelio* (Bloch, 1782)) to freshwater fishes in western North America. *BioInvasions Records*, 6, 291–296.
- Dorken, M.E., & Barrett, S.C.H. (2004). Phenotypic plasticity of vegetative and reproductive traits in monoecious and dioecious populations of *Sagittaria latifolia* (Alismataceae): a clonal aquatic plant. *Journal of Ecology*, 92, 32–44.
- Doyle, R.D. (2001). Effects of waves on the early growth of *Vallisneria americana*. *Freshwater Biology*, 46, 389–397.
- Duggan, I.C. (2010). The freshwater aquarium trade as a vector for incidental invertebrate fauna. *Biological Invasions*, 12, 3757–3770.
- Duncan, R.P., & Young, J.R. (2000). Determinants of plant extinction and rarity 145 years after European settlement of Auckland, New Zealand. *Ecology*, 81, 3048–3061.
- Duong, T., Duong, M.T., & Suggests, M.A.S.S. (2022). *Package ‘ks’*. R package version 1.14.0. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=ks>

- Egawa, C. (2017). Wind dispersal of alien plant species into remnant natural vegetation from adjacent agricultural fields. *Global Ecology and Conservation*, 11, 33–41.
- Elger, A., & Lemoine, D. (2005). Determinants of macrophyte palatability to the pond snail *Lymnaea stagnalis*. *Freshwater Biology*, 50, 86–95.
- 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.
- Elton, C.S. (1958). *The ecology of invasion by animals and plants*. Chapman and Hall Ltd. Kluwer Academic Publishers BV, Chicago. London, Muthuen: 181 pp.
- Engelhardt, K.A.M., & Ritchie, M.E. (2001). Effects of macrophyte species richness on wetland ecosystem functioning and services. *Nature*, 411, 687–689.
- Erős, T., Takács, P., Specziár, A., Schmera, D., & Sály, P. (2017). Effect of landscape context on fish metacommunity structuring in stream networks. *Freshwater Biology*, 62, 215–228.
- Espinar, J.L., García, L.V., Figuerola, J., Green, A.J., & Clemente, L. (2004). Helophyte germination in a Mediterranean salt marsh: Gut-passage by ducks changes seed response to salinity. *Journal of Vegetation Science*, 15, 315–322.
- 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.
- Figuerola, J., & Green, A.J. (2004). Effects of seed ingestion and herbivory by waterfowl on seedling establishment: a field experiment with wigeongrass *Ruppia maritima* in Doñana, south-west Spain. *Plant Ecology*, 173, 33–38.
- Figuerola, J., Santamaria, L., Green, A.J., Luque, I., Alvarez, R., & Charalambidou, I. (2005). Endozoochorous dispersal of aquatic plants: does seed gut passage affect plant performance? *American Journal of Botany*, 92, 696–699.
- Fleming, J.P., & Dibble, E.D. (2015). Ecological mechanisms of invasion success in aquatic macrophytes. *Hydrobiologia*, 746, 23–37.
- Forchhammer, N.C. (1999). Production potential of aquatic plants in systems mixing floating and submerged macrophytes. *Freshwater Biology*, 41, 183–191.
- Fu, H., Yuan, G., Cao, T., Ni, L., Zhang, M., & Wang, S. (2012). An alternative mechanism for shade adaptation: implication of allometric responses of three submersed macrophytes to water depth. *Ecological Research*, 27, 1087–1094.
- Fu, H., Zhong, J., Yuan, G., Ni, L., Xie, P., & Cao, T. (2014a). Functional traits composition predict macrophytes community productivity along a water depth gradient in a freshwater lake. *Ecology & Evolution*, 4, 1516–1523.
- Fu, H., Zhong, J., Yuan, G., Xie, P., Guo, L., Zhang, X., Xu, J., Li, Z., Li, W., Zhang, M., Cao, T., & Ni, L. (2014b). Trait-based community assembly of aquatic macrophytes along a water depth gradient in a freshwater lake. *Freshwater Biology*, 59, 2462–2471.
- 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.
- García-Álvarez, A., van Leeuwen, C.H.A., Luque, C.J., Hussner, A., Vélez-Martin, A., Pérez-Vázquez, A., & Castellanos, E.M. (2015). Internal transport of alien and native plants by geese and ducks: an experimental study. *Freshwater Biology*, 60, 1316–1329.
- García-Berthou, E., Alcaraz, C., Pou-Rovira, Q., Zamora, L., Coenders, G., & Feo, C. (2005). Introduction pathways and establishment rates of invasive aquatic species in Europe. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62, 453–463.
- Garnier, E., Cortez, J., Billes, 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.
- Gioria, M., & Pyšek, P. (2016). The legacy of plant invasions: Changes in the soil seed bank of invaded plant communities. *BioScience*, 66.

- Gioria, M., & Pyšek, P. (2017). Early bird catches the worm: germination as a critical step in plant invasion. *Biological Invasions*, 19, 1055–1080.
- Gombocz, E. (1945). *Diaria itinerum Pauli Kitaibelii I-II*. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest.
- Göthe, E., Baattrup-Pedersen, A., Wiberg-Larsen, P., Graeber, D., Kristensen, E.A., & Friberg, N. (2017). Environmental and spatial controls of taxonomic versus trait composition of stream biota. *Freshwater Biology*, 62, 397–413.
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, 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.
- Grace, J.B. (1993). The adaptive significance of clonal reproduction in angiosperms: an aquatic perspective. *Aquatic Botany*, 44, 159–180.
- 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.
- Green, A.J., Baltzinger, C., & Lovas-Kiss, Á. (2021). Plant dispersal syndromes are unreliable, especially for predicting zoochory and long-distance dispersal. *Oikos*.
- 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.
- Greulich, S., & Trémolières, 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.
- Grillas, P., Garcia-Murillo, P., Geertz-Hansen, O., Marbá, N., Montes, C., & Duarte, C.M. (1993). Submerged macrophyte seed bank in a Mediterranean temporary marsh: abundance and relationship with established vegetation. *Oecologia*, 94, 1–6.
- Grime, J.P. (2006). Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, 17, 255–260.
- Grotkopp, E., & Rejmánek, M. (2007). High seedling relative growth rate and specific leaf area are traits of invasive species: phylogenetically independent contrasts of woody angiosperms. *American Journal of Botany*, 94, 526–532.
- Grudnik, Z.M., & Germ, M. (2013). Spatial pattern of native species *Myriophyllum spicatum* and invasive alien species *Elodea nuttallii* after introduction of the latter into the Drava River (Slovenia). *Biologia*, 68, 202–209.
- Grudnik, Z.M., Jelenko, I., & Germ, M. (2014). Influence of abiotic factors on invasive behaviour of alien species *Elodea nuttallii* in the Drava River (Slovenia). *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 50, 1–8.
- Gurd, D.B. (2007). Predicting resource partitioning and community organization of filter-feeding dabbling ducks from functional morphology. *The American Naturalist*, 169, 334–343.
- Gustaffson, C., & Norkko, A. (2019). Quantifying the importance of functional traits for primary production in aquatic plant communities. *Journal of Ecology*, 107, 154–166.
- Guttal, V., Bartumeus, F., Hartvigsen, G., & Nevai, A.L. (2011). Retention time variability as a mechanism for animal mediated long-distance dispersal. *PLoS One*, 6, e28447.
- 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.
- Hastings, A., Cuddington, K., Davies, K., Dugaw, C., Elmendorf, S., Freestone, A., Harrison, S., Holland, M., Lambrinos, J., Malvadkar, U., Melbourne, B., Moore, K., Taylor, C., & Thomson, D. (2005). The spatial spread of invasions: new developments in theory and evidence. *Ecology Letters*, 8, 91–101.
- Hattermann, D., Bernhardt-Römermann, M., Otte, A., & Eckstein, R.L. (2019). Geese are overlooked dispersal vectors for vascular plants in archipelago environments. *Journal of Vegetation Science*, 30, 533–541.

- Hawkins, B.A., Field, R., Cornell, H.V., Currie, D.J., Guegan, J.F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M., Porter, E.E., & Turner, J.R.G. (2003). Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84, 3105–3117.
- Heegaard, E., Birks, H.H., Gibson, C.E., Smith, S.J., & Wolfe-Murphy, S. (2001). Species–environmental relationships of aquatic macrophytes in Northern Ireland. *Aquatic Botany*, 70, 175–223.
- 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.
- Hodgson, J.G., Montserrat-Martí, G., Charles, M., Jones, G., Wilson, P., Shipley, B., Cerabolini, B.E.L., Cornelissen, J.H.C., Band, S.R., Bogard, A., Castro-Díez, P., Guerrero-Campo, J., Palmer, C., Pérez-Rontomé, M.C., Carter, G., Hynd, A., Romo-Díez, A., Torres Espuny, L., & Pla, F.R. (2011). Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany*, 108, 1337–1345.
- Hong, J., Liu, S., Shi, G., & Zhang, Y. (2012). Soil seed bank techniques for restoring wetland vegetation diversity in Yeyahu Wetland, Beijing. *Ecological Modelling*, 42, 192–202.
- Hopfensperger, K.N. (2007). A review of similarity between seed bank and standing vegetation across ecosystems. *Oikos*, 116, 1438–1448.
- Hui, C., & Richardson, D.M. (2017). *Invasion Dynamics*. Oxford University Press.
- Hulme, P.E., Bacher, S., Kenis, M., Klotz, S., Kühn, I., Minchin, D., Nentwig, W., Olenin, S., Panov, V., Pergl, J., Pyšek, P., Roques, A., Sol, D., Solarz, W., & Vilà, M. (2008). Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. *Journal of Applied Ecology*, 45, 403–414.
- Hulshof, C.M., Violle, C., Spasojevic, M.J., McGill, B., Damschen, E., Harrison, S., & Enquist, B.J. (2013). Intra-specific and inter-specific variation in specific leaf area reveal the importance of abiotic and biotic drivers of species diversity across elevation and latitude. *Journal of Vegetation Science*, 24, 921–931.
- Hussner, A. (2012). Alien aquatic plant species in European countries. *Weed Research*, 52, 297–306.
- Hussner, A., Heidebüchel, 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.
- Hussner, A., Mettler-Altmann, T., Weber, A.P.M., & Sand-Jensen, K. (2016). Acclimation of photosynthesis to supersaturated CO₂ in aquatic plant bicarbonate users. *Freshwater Biology*, 61, 1720–1732.
- Hutchinson, G.E. (1975). *A Treatise on Limnology, Volume III: Limnological Botany*. John Wiley & Sons, New York.
- Iberite, M., Iamonico, D., Abati, S., & Abbate, G. (2011). *Lemna valdiviana* Phil. (Araceae) as a potential invasive species in Italy and Europe: Taxonomic study and first observations on its ecology and distribution. *Plant Biosystems*, 145, 751–757.
- 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.
- James, C.S., Eaton, J.W., & Hardwick, K. (2006). Responses of three invasive aquatic macrophytes to nutrient enrichment do not explain their observed field displacements. *Aquatic Botany*, 84, 347–353.
- Jiménez-Alfaro, B., Silveira, F.A.O., Fidelis, A., Poschlod, P., & Commander, L.E. (2016). Seed germination traits can contribute better to plant community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 27, 637–645.
- Johansson, M., Nilsson, C., & Nilsson, E. (1996). Do rivers function as corridors for plant dispersal? *Journal of Vegetation Science*, 7, 593–598.
- Jones, J.I., Li, W., & Maberly, S.C. (2003). Area, altitude, and aquatic plant diversity. *Ecography*, 26, 411–442.
- Kaplan, Z. (2002). Phenotypic plasticity in *Potamogeton* (Potamogetonaceae). *Folia Geobotanica*, 37, 141–170.

- Kaplan, Z., Šumberová, K., Formanová, I., & Ducháček, M. (2014). Re-establishment of an extinct population of the endangered aquatic plant *Potamogeton coloratus*. *Aquatic Botany*, 119, 91–99.
- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönsch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P.B., Wright, I.J., Cornelissen, J.H.C., Violle, C., Harrison, S.P., van Bodegom, P.M., Reichstein, M., Enquist, B.J., Soudzilovskaia, N.A., Ackerly, D.D., Anand, M., Bahn, M., ... Wirth, C. (2011). TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology*, 17, 2905–2935.
- Keddy, P.A. (1976). Lakes as islands: the distributional ecology of two aquatic plants, *Lemna minor* L. and *Lemna trisulca* L. *Ecology*, 57, 353–359.
- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P., & Webb, C.O. (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26, 1463–1464.
- Király, G. (Ed.). (2009). *Új Magyar Fűvészkönyv. Magyarország edényes növényei: Határozókulcsok*. Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság, Jósavfő.
- Király, G., Steták, D., & Bányász, Á. (2007). Spread of invasive macrophytes in Hungary. *Neobiota*, 7, 123–130.
- Kleyer, M., Bekker, R.M., Knevel, I.C., Bakker, J.P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., Van Groenendael, J.M., Klimeš, L., Klimešová, J., Klotz, S., Rusch, G.M., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., ... Peco, B. (2008). The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*, 96, 1266–1274.
- Kleyheeg, E., Treep, J., de Jager, M., Nolet, B.A., & Soons, M.B. (2017a). Seed dispersal distributions resulting from landscape-dependent daily movement behaviour of a key vector species, *Anas platyrhynchos*. *Journal of Ecology*, 105, 1279–1289.
- Kleyheeg, E., van Dijk, J.G.B., Tsopoglou-Gkina, D., Woud, T.Y., Boonstra, D.K., Nolet, B.A., & Soons, M.B. (2017b). Movement patterns of a keystone waterbird species are highly predictable from landscape configuration. *Movement Ecology*, 5, 2.
- Kleyheeg, E., Claessens, M., & Soons, M.B. (2018a). Interactions between seed traits and digestive processes determine the germinability of bird-dispersed seeds. *PLoS One*, 13, e0195026.
- Kleyheeg, E., Nolet, B.A., Otero-Ojea, S., & Soons, M.B. (2018b). A mechanistic assessment of the relationship between gut morphology and endozoochorous seed dispersal by waterfowl. *Ecology and Evolution*, 8, 10857–10867.
- Kleyheeg, E., Fiedler, W., Safi, K., Waldenström, J., Wikelski, M., & Toor, M.L. (2019). A comprehensive model for the quantitative estimation of seed dispersal by migratory mallards. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 40.
- Kliber, A., & Eckert, C.G. (2005). Interaction between founder effect and selection during biological invasion in an aquatic plant. *Evolution*, 59, 1900–1913.
- Knevel, I.C., Bekker, R.M., Bakker, J.P., & Kleyer, M. (2003). Life-history traits of the Northwest European flora: the LEDA database. *Journal of Vegetation Science*, 14, 611–614.
- Knoben, R.A.E., & Peeters, E.T.H.M. (1997). Eco-atlas van waterorganismen. Deel II: fytoplankton en macrofyten. *STOWA (rapport 97-38)*, Utrecht, 292 pp.
- Kohler, A. (1978). Methoden der Kartierung von Flora und Vegetation von Süßwasserbiotopen. *Landschaft und Stadt*, 10, 73–85.
- Kolada, A., & Kutya, S. (2016). *Elodea canadensis* (Michx.) in Polish lakes: a non-aggressive addition to native flora. *Biological Invasions*, 18, 3251–3264.
- 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.
- 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.
- Kraft, N.J.B., & Ackerly, D.D. (2010). Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs*, 80, 401–422.
- Kraft, N.J.B., Valencia, R., & Ackerly, D.D. (2008). Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322, 580–582.

- Kuhar, U., Gregorc, T., Renčelj, M., Šraj-Kržič, N., & Gaberščik, A. (2007). Distribution of macrophytes and condition of the physical environment of streams flowing through agricultural landscapes in northeastern Slovenia. *Limnologica*, 37, 146–154.
- Kuni, H. (1984). Seasonal growth and profile structure development of *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John in pond Ojaka-Ike, Japan. *Aquatic Botany*, 18, 239–247.
- Lacoul, P., & Freedman, B. (2006). Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems. *Environmental Reviews*, 14, 89–136.
- Laczkó, L., Lukács, B.A., Mesterházy, A., Molnár, V.A., & Sramkó, G. (2019). Is *Nymphaea lotus* var. *thermalis* a Tertiary relict in Europe? *Aquatic Botany*, 155, 1–4.
- 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.
- Larson, D. (2007). Growth of three submerged plants below different densities of *Nymphaeoides peltata* (S. G. Gmel.) Kuntze. *Aquatic Botany*, 86, 280–284.
- Laux, J.J., & Kölsch, G. (2014). Potential for passive internal dispersal: Eggs of an aquatic leaf beetle survive passage through the digestive system of mallards. *Ecological Entomology*, 39, 391–394.
- Leck, M.A., & Simpson, R.L. (1987). Seedbank of a freshwater tidal wetland: turnover and relationship to vegetation change. *American Journal of Botany*, 74, 360–370.
- Legendre, P., & Legendre, L. (1998). *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Leishman, M.R., Haslehurst, T., Ares, A., & Baruch, Z. (2007). Leaf trait relationships of native and invasive plants: community- and global-scale comparisons. *New Phytologist*, 176, 635–643.
- Leishman, M.R., Thomson, V.P., & Cooke, J. (2010). Native and exotic invasive plants have fundamentally similar carbon capture strategies. *Journal of Ecology*, 98, 28–42.
- Leishman, M.R., Wright, I.J., Moles, A.T., & Westoby, M. (2000). The evolutionary ecology of seed size. In: Fenner, M. (Ed.), *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities* (2nd Edition, pp. 31–57). CABI Publishing, UK.
- Leuven, R.S.E.W., van der Velde, G., Baijens, I., Snijders, J., van der Zwart, C., Lenders, H.J.R., et al. (2009). The river Rhine: a global highway for dispersal of aquatic invasive species. *Biological Invasions*, 11, 1989–2008.
- Lhotsky, B., Kovács, B., Ónodi, G., Csecserits, A., Rédei, T., Lengyel, A., Kertész, M., & Botta-Dukát, Z. (2016). Changes in assembly rules along a stress gradient from open dry grasslands to wetlands. *Journal of Ecology*, 104, 507–517.
- Li, W. (2014). Environmental opportunities and constraints in the reproduction and dispersal of aquatic plants. *Aquatic Botany*, 118, 62–70.
- Liendo, D., Biurrun, I., Campos, A., Herrera, M., Loidi, J., & García-Mijangos, I. (2013). Invasion patterns in riparian habitats: The role of anthropogenic pressure in temperate streams. *Plant Biosystems*.
- Lockwood, J.L., Cassey, P., & Blackburn, T.M. (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 223–228.
- Lockwood, J.L., Cassey, P., & Blackburn, T.M. (2009). The more you introduce, the more you get: the role of colonization pressure and propagule pressure in invasion ecology. *Diversity and Distribution*, 15, 904–910.
- Lorenz, A.W., Korte, T., Sundermann, A., Januschke, K., & Haas, P. (2012). Macrophytes respond to reach-scale river restorations. *Journal of Applied Ecology*, 49, 202–212.
- Lovas-Kiss, Á., Vízi, B., Vincze, O., Molnár V., A., & Green, A.J. (2018a). Endozoochory of aquatic ferns and angiosperms by mallards in Central Europe. – *Journal of Ecology*, 106, 1714–1723.
- Lovas-Kiss, Á., Sánchez, M.I., Molnár V., A., Valls, L., Armengol, X., Mesquita-Joanes, F., & Green, A.J. (2018b). Crayfish invasion facilitates dispersal of plants and invertebrates by gulls. *Freshwater Biology*, 63, 392–404.
- Lovas-Kiss, Á., Sánchez, M.I., Wilkinson, D.M., Coughlan, N.E., Alves, J.A., & Green, J.A. (2019). Shorebirds as important vectors for plant dispersal in Europe. *Ecography*, 42, 956–967.
- 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.

- Lovassy, S. (1908). A keszthelyi Hévíz tropikus tündérrózsái. *A Balaton flórája 2. szakasz függeléke*, Magyar Földrajzi Társaság Balaton-Bizottsága, Budapest.
- Lu, J., Wang, Z., Xing, W., & Liu, G. (2013). Effects of substrate and shading on the growth of two submerged macrophytes. *Hydrobiologia*, 700, 157–167.
- Lukács, B.A., Molnár, V.A., Mászáros, 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, 73–86.
- Lukács, B.A., Dorotovič, Cs., Hűvös-Récsi, A., Barina, Z., & Matus, G. (2008). Exotic aquatic macrophytes in the Pannonicum: Flora and vegetation of the Fényes-springs of Tata (HU) and the Pece-creek of Sînmartin (RO). *Kitaibelia*, 13, 113–118.
- 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 river-bank species differently: A trait-based study. *Journal of Vegetation Science*, 30, 471–484.
- Lukács, B.A., Mesterházy, A., Vidéki, R., & Király, G. (2014). Alien aquatic vascular plants in Hungary (Pannonian ecoregion): Historical aspects, data set and trends. *Plant Biosystems*.
- Lukács, B.A., Tóthmérész, B., Borics, G., Várbró, G., Juhász, P., Kiss, B. et al. (2015). Macrophyte diversity of lakes in the Pannon Ecoregion (Hungary). *Limnologica*, 53, 74–83.
- 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., 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., 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, K. (1943). A Balatonvidék földrajza kétszáz év előtt. Bél Mátyás “Notitia comitatum Veszprimiensis, Simighiensis et Szaladiensis” c. kéziratának fordítása és ismertetése. *Magyar Biológiai Kutató Intézet munkái*, 15, 220–300.
- Lund, J.W.G. (1979). The mystery of *Elodea Michx.* *Watsonia*, 12, 388.
- Maberly, S.C. & Madsen, T.V. (2002). Freshwater angiosperm carbon concentrating mechanisms: processes and patterns. *Functional Plant Biology*, 29, 393–405.
- Maberly, S.C. & Spence, D.H.N. (1983). Photosynthetic inorganic carbon use by freshwater plants. *Journal of Ecology*, 71, 705–724.
- Maberly, S.C. (1993). Morphological and photosynthetic characteristics of *Potamogeton obtusifolius* from different depths. *Journal of Aquatic Plant Management*, 31, 34–39.
- MacArthur, R.H. & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, 101, 377–385.
- Machado, B.E. & Podrabsky, J.E. (2007). Salinity tolerance in diapausing embryos of the annual killifish *Austrofundulus limnaeus* is supported by exceptionally low water and ion permeability. *Journal of Comparative Physiology B*, 177, 809–820.
- Madsen, T.V. & Cedergreen, N. (2002). Sources of nutrients to rooted submerged macrophytes growing in a nutrient-rich stream. *Freshwater Biology*, 47, 283–291.
- Madsen, T.V. & Sand-Jensen, K. (1991). Photosynthetic carbon assimilation in aquatic macrophytes. *Aquatic Botany*, 41, 5–40.
- Madsen, T.V. & Sand-Jensen, K. (1994). The interactive effects of light and inorganic carbon on aquatic plant growth. *Plant Cell and Environment*, 17, 955–962.
- Madsen, T.V., Halm, P. & Johansen, J. (1998). Effects of inorganic carbon supply on the nitrogen requirement of two submerged macrophytes, *Elodea canadensis* and *Callitriche cophocarpa*. *Aquatic Botany*, 62, 95–106.
- Martín-Vélez, V., van Leeuwen, C.H.A., Sánchez, M.I., Hortas, F., Shamoun-Baranes, J., Thaxter, C.B., ... Green, A.J. (2021a). Spatial patterns of weed dispersal by wintering gulls within and beyond an agricultural landscape. *Journal of Ecology*, 109, 1947–1958.

- 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.
- 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.
- Mason, N.W.H., Richardson, S.J., Peltzer, D.A., de Bello, F., Wardle, D.A. & Allen, R.B. (2012). Changes in coexistence mechanisms along a long-term soil chronosequence revealed by functional trait diversity. *Journal of Ecology*, 100, 678–689.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 178–185.
- McMillan, C. (1988). The seed reserve of *Halophila decipiens* Ostenfeld (*Hydrocharitaceae*) in Panama. *Aquatic Botany*, 31, 177–182.
- Mesterházy, A., Csiky, J., Pál, R., Tari, L. & Pinke, Gy. (2014). A *Najas gracillima* (A.Braun ex Engelm.) Magnus előfordulása Magyarországon. *Kitaibelia*, 19, 43–49.
- Mesterházy, A., Jakab, G., Lukács, B.A., Király, G., & Vidéki, R. (2008). New *Lemna* species in Hungary. *Kitaibelia*, 13, 117–120.
- Mesterházy, A., Király, G., Vidéki, R., & Lukács, B.A. (2007). A *Lemna minuta* Kunth előfordulása Magyarországon. *Flora Pannonica*, 5, 167–174.
- 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.
- Moor, H., Rydin, H., Hylander, K., Nilsson, M.B., Lindborg, R. & Norberg, J. (2017). Towards a trait-based ecology of wetland vegetation. *Journal of Ecology*, 105, 1623–1635.
- Mormul, R.P., Ahlgren, J., Ekvall, M.K., Hansson, L.A., & Brönmark, C. (2012). Water brownification may increase the invasibility of a submerged non-native macrophyte. *Biological Invasions*, 14, 2091–2099.
- MSZ EN ISO 6878. (2004). Water quality: Determination of phosphorus. Ammonium molybdate spectrometric method (ISO 6878:2004). *Magyar Szabványügyi Hivatal*, Budapest.
- Naem, S. (1998). Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology*, 12, 39–45.
- Nathan, R. (2006). Long-distance dispersal of plants. *Science*, 313, 786–788.
- Nathan, R., Schurr, F.M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A., & Tsoar, A. (2008). Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology and Evolution*, 23, 638–647.
- Navas, M. & Violle, C. (2009). Plant traits related to competition: how do they shape the functional diversity of communities? *Community Ecology*, 10, 131–137.
- Nielsen, S.L. & Sand-Jensen, K. (1989). Regulation of photosynthetic rates of submerged rooted macrophytes. *Oecologia*, 81, 364–368.
- Nijs, I., Behaeghet, T., & Impens, I. (1995). Leaf nitrogen content as a predictor of photosynthetic capacity in ambient and global change conditions. *Journal of Biogeography*, 22, 177–183.
- Niklfeld, H. (1971). Bericht über die Kartierung der Flora Mitteleuropas. *Taxon*, 20, 545–571.
- Nilsson, C., Brown, R., Jansson, R., & Merritt, D. (2010). The role of hydrochory in structuring riparian and wetland vegetation. *Biological Reviews*, 85.
- O'Connor, M. I. (2009). Warming strengthens an herbivore-plant interaction. *Ecology*, 90, 388–398.
- O'Hare, M.T., Gunn, I.D.M., Chapman, D.S., Dudley, B.J. & Purse, B.V. (2012). Impacts of space, local environment and habitat connectivity on macrophyte communities in conservation lakes. *Diversity and Distributions*, 18, 603–614.
- Oliver, T.H., Heard, M.S., Isaac, N.J.B., Roy, D.B., Procter, D., Eigenbrod, F., Freckleton, R., Hector, A., Orme, C.D.L., Petchey, O.L., Proença, V., Raffaelli, D., Suttle, K.B., Mace, G.M., Martín-López, B., Woodcock, B.A. & Bullock, J.M. (2015). Biodiversity and resilience of ecosystem functions. *Trends in Ecology & Evolution*, 30, 673–684.
- Ordóñez, A., Wright, I.J. & Han, O. (2010). Functional differences between native and alien species: a global-scale comparison. *Functional Ecology*, 24, 1353–1361.

- Ot'ahel'ova, H. & Valachovic, M. (2002) Effects of the Gabčíkovo hydroelectric station on aquatic vegetation of the Danube River (Slovakia). *Preslia*, 74, 323–331.
- 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.
- Pakeman, R.J. (2011). Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly. *Journal of Ecology*, 99, 1143–1151.
- 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.
- Panov, A.E., Alexandrov, B., Arbačiauskas, K., Binimelis, R., Copp, G.H., Grabowski, M., et al. (2009). Assessing the risks of aquatic species invasions via European inland waterways: from concepts to environmental indicators. *Integrative Environmental Assessment and Management*, 5, 110–126.
- Pavoine, S. & Bonsall, M.B. (2011). Measuring biodiversity to explain community assembly: A unified approach. *Biological Reviews*, 86, 792–812.
- Pedersen, O., Colmer, T.D. & Sand-Jensen, K. (2013). Underwater photosynthesis of submerged plants – recent advances and methods. *Frontiers in Plant Science*, 4, 1–19.
- 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.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., et al. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 64, 715–716.
- 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.
- Pinheiro, J.C. & Bates, D.M. (2000). Mixed-effects model in S and S-plus. Springer-Verlag, New York.
- Poiani, K.A. & Johnson, W.C. (1988). Evaluation of the emergence method in estimating seed bank composition of prairie wetlands. *Aquatic Botany*, 32, 91–97.
- Poiani, K.A. & Johnson, W.C. (1989). Effect of hydroperiod on seed-bank composition in semipermanent prairie wetlands. *Canadian Journal of Botany*, 67, 856–864.
- Pollux, B.J.A. (2017). Consistent individual differences in seed disperser quality in a seed-eating fish. *Oecologia*, 183, 81–91.
- Poorter, L. & Rozendal, D.M.A. (2008). Leaf size and leaf display of thirty-eight tropical tree species. *Oecologia*, 158, 35–46.
- 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.
- Puigalon, S., Bouma, T.J., Douady, C.J., van Groenendael, J., Anten, N.P.R., Martel, E. & Bornette, G. (2011). Plant resistance to mechanical stress: evidence of an avoidance–tolerance trade-off. *New Phytologist*, 191, 1141–1149.
- 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. & Richardson, D.M. (2008). Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? In: *Biological Invasions*, W. Nentwig (ed.), pp. 97–125. Springer, Berlin, Heidelberg.
- 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.
- R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. <https://www.r-project.org/>
- Read, J. & Stokes, A. (2006). Plant biomechanics in an ecological context. *American Journal of Botany*, 93, 1546–1565.

- Reich, P.B., Walters, M.B. & Ellsworth, D.S. (1997). From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94, 13730–13734.
- Reich, P.B., Ellsworth, D.S., Walters, M.B., Vose, J.M., Gresham, C., Volin, J.C. & Bowman, W.D. (1999). Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, 80, 1955–1969.
- Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M. & Walters, M.B. (2003). The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Science*, 164, S143–S164.
- Reich, P.B. & Oleksyn, J. (2004). Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101, 11001–11006.
- Ricciardi, A. & Atkinson, S.K. (2004). Distinctiveness magnifies the impact of biological invaders in aquatic ecosystems. *Ecology Letters*, 7, 781–784.
- Ricciardi, A., Hoopes, M.F., Marchetti, M.P. & Lockwood, J.L. (2013). Progress toward understanding the ecological impacts of nonnative species. *Ecological Monographs*, 83, 263–282.
- Richards, C.L., Bossdorf, O., Muth, N.Z., Gurevitch, J. & Pigliucci, M. (2006). Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters*, 9, 981–993.
- Richardson, C.J., Flanagan, N.E., Ho, M. & Pahl, J.W. (2011). Integrated stream and wetland restoration: A watershed approach to improved water quality on the landscape. *Ecological Engineering*, 37, 25–39.
- 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.
- Ricotta, C. & Moretti, M. (2011). CWM and Rao's quadratic diversity: A unified framework for functional ecology. *Oecologia*, 167, 181–188.
- Riehl, R. (1991). Können einheimische Fische anhand ihrer Eier durch Wasservögel verbreitet werden? *Zeitschrift für Fischkd.*, 1, 79–83.
- Riis, T., Sand-Jensen, K. & Vestergaard, O. (2000). Plant communities in lowland Danish streams: species composition and environmental factors. *Aquatic Botany*, 66, 255–272.
- 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.
- Riis, T., Olesen, B., Clayton, J.S., Lambertini, C., Brix, H. & Sorrell, B.K. (2012). Growth and morphology in relation to temperature and light availability during the establishment of three invasive aquatic plant species. *Aquatic Botany*, 102, 56–64.
- Ritchie, M.E. & Olff, H. (1999). Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity. *Nature*, 400, 557–560.
- Robach, F., Thiébaud, G. & Tremolières, M. (1995). Phosphorus sources for aquatic macrophytes in running waters: water or sediment? *Acta Botanica Gallica*, 142, 719–731.
- Rocarpin, P., Gachet, S., Metzner, K. & Saatkamp, A. (2016). Moisture and soil parameters drive plant community assembly in Mediterranean temporary pools. *Hydrobiologia*, 781, 55–66.
- Roche, P., Diaz-Burlinson, N. & Gachet, S. (2004). Congruency analysis of species ranking based on leaf traits: which traits are the more reliable? *Plant Ecology*, 174, 37–48.
- Rodrigues, R.B. & Thomaz, S.M. (2010). Photosynthetic and growth responses of *Egeria densa* to photosynthetic active radiation. *Aquatic Botany*, 92, 281–284.
- Rouget, M., Robertson, M.P., Wilson, J.R., Hui, C., Essl, F., Renteria, J.L. & Richardson, D.M. (2016). Invasion debt – quantifying future biological invasions. *Diversity and Distributions*, 22, 445–456.
- Ruprecht, E., Fenési, A. & Nijs, I. (2014). Are plasticity in functional traits and constancy in performance traits linked with invasiveness? An experimental test comparing invasive and naturalized plant species. *Biological Invasions*, 16, 1359–1372.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., et al. (2000). Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science*, 287, 1770–1774.
- Sand-Jensen, K. & Gordon, D.M. (1986). Variable HCO₃⁻ affinity of *Elodea canadensis* Michaux in response to different HCO₃⁻ and CO₂ concentrations during growth. *Oecologia*, 87, 429–434.

- Sand-Jensen, K. (1989). Environmental variables and their effect on photosynthesis of aquatic plant communities. *Aquatic Botany*, 34, 5–25.
- Sand-Jensen, K. & Madsen, T.V. (1991). Minimum light requirements of submerged freshwater macrophytes in laboratory growth experiments. *Journal of Ecology*, 79, 749–764.
- Sand-Jensen, K., Riis, T., Vestergaard, O. & Larsen, S.E. (2000). Macrophyte decline in Danish lakes and streams over the past 100 years. *Journal of Ecology*, 88, 1030–1040.
- Santos, M.J., Anderson, L.W. & Ustin, S.L. (2011). Effects of invasive species on plant communities: an example using submersed aquatic plants at the regional scale. *Biological Invasions*, 13, 443–457.
- Scheffer, M. (1989). Alternative stable states in eutrophic, shallow freshwater systems: A minimal model. *Hydrobiological Bulletin*, 23, 73–83.
- Schmera, D., Árva, D., Boda, P., Bodis, E., Bolgovics, Á., Borics, G., ... Erős, T. (2017). Does isolation influence the relative role of environmental and dispersal-related processes in stream networks? An empirical test of the network position hypothesis using multiple taxa. *Freshwater Biology*, 63, 74–85.
- Schultz, R. & Dibble, E. (2012). Effects of invasive macrophytes on freshwater fish and macroinvertebrate communities: the role of invasive plant traits. *Hydrobiologia*, 684, 1–14.
- 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.
- Shackleton, R.T., Boggs, R., Richardson, D.M. & Larson, B.M.H. (2018). Social-ecological drivers and impacts of invasion-related regime shifts: consequences for ecosystem services and human wellbeing. *Environmental Science & Policy*, 89, 300–314.
- Shea, K. & Chesson, P. (2002). Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 170–176.
- Shibayama, Y. & Kadono, Y. (2003). Floral morph composition and pollen limitation in the seed set of *Nymphoides indica* populations. *Ecological Research*, 18, 725–737.
- 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.
- Shipley, B., Lechowicz, M.J., Wright, I. & Reich, P. (2006). Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology*, 87, 535–541.
- Silva, G.G., et al. (2018). Whole angiosperms *Wolffia columbiana* disperse by gut passage through wildfowl in South America. *Biology Letters*, 14, 20180703.
- 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.
- Simpson, D.A. (1990). Displacement of *Elodea canadensis* Michx by *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St John in the British Isles. *Watsonia*, 18, 173–177.
- 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.
- Soó, R. (1964–1980). *A Magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve (Synopsis systematico-geobotanica florum vegetacionis Hungariae)* I–VI. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Soons, M.B., Brochet, A.L., Kleyheeg, E. & Green, A.J. (2016). Seed dispersal by dabbling ducks: an overlooked dispersal pathway for a broad spectrum of plant species. *Journal of Ecology*, 104, 443–455.
- Soons, M.B., van der Vlugt, C., van Lith, B., Heil, G.W. & Klaasen, M. (2008). Small seed size increases the potential for dispersal of wetland plants by ducks. *Journal of Ecology*, 96, 619–627.
- Sousa, W.P., Kennedy, P.G., Mitchell, B.J. & Ordóñez, B.M. (2007). Supply-side ecology in mangroves: Do propagule dispersal and seedling establishment explain forest structure? *Ecological Monographs*, 77, 53–76.
- Spasojevic, M.J. & Suding, K.N. (2012). Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: the importance of multiple assembly processes. *Journal of Ecology*, 100, 652–661.

- Stempniewicz, L. (1995). Feeding ecology of the long-tailed duck *Clangula hyemalis* wintering in the Gulf of Gdansk (southern Baltic Sea). *Ornis Svecica*, 5, 133–142.
- Strand, J.A. & Weisner, S.E.B. (2001). Morphological plastic responses to water depth and wave exposure in an aquatic plant (*Myriophyllum spicatum*). *Journal of Ecology*, 89, 166–175.
- Strazisar, T., Koch, M.S., Dutra, E. & Madden, C.J. (2013). *Ruppia maritima* L. seed bank viability at the Everglades–Florida Bay ecotone. *Aquatic Botany*, 111, 26–34.
- Street, M. (1977). The food of mallard ducklings in a wet gravel quarry, and its relation to duckling survival. *Wildfowl*, 28, 13.
- Stubbs, W.J. & Wilson, J.B. (2004). Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology*, 92, 557–567.
- Suba, J. (1968). Az egri melegvizek növényei. *Acta Acad. Paedagog. Agr., Nova Ser.*, 6, 395–415.
- Swenson, N.G. & Enquist, B.J. (2007). Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany*, 94, 451–459.
- Swenson, N.G. & Enquist, B.J. (2009). Opposing assembly mechanisms in a Neotropical dry forest: implications for phylogenetic and functional community ecology. *Ecology*, 90, 2161–2170.
- Szabó, I. (2002). Melegvízi növényfajok Hévíz és Keszthely vizeiben. *Botanikai Közlemények*, 89, 105–115.
- Szabó, S., Scheffer, M., Roijackers, R., Waluto, B., Braun, M., Nagy, P.T., 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.
- Szabó, S., Peeters, E.T.H.M., Várbiro, 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.
- 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*, 00, 1–14.
- ter Braak, C.J.F., & Šmilauer, P. (2012). *Canoco reference manual and user's guide: software for ordination, version 5.0*. Microcomputer Power, Ithaca.
- ter Heerdt, G.N.J., Verweij, G.L.R., Bekker, R.M., & Bakker J.P. (1996). An improved method for seed bank analysis: seedling emergence after removing the soil by sieving. *Functional Ecology*, 10, 144–151.
- Terrados, J. (1993). Sexual reproduction and seed banks of *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson meadows on the southeast Mediterranean coast of Spain. *Aquatic Botany*, 46, 293–299.
- 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.
- Thiers, B. (2014). Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih/> (accessed on 10 Apr 2014).
- Thompson, J.D. (1991). The biology of an invasive plant. *Bioscience*, 41, 393–401.
- Thompson, K., Hodgson, J.G., & Rich, T.C.G. (1995). Native and alien invasive plants: more of the same? *Ecography*, 18, 390–402.
- Thompson, K. & Davies, M.A. (2011). Why research on traits of invasive plants tells us very little. *Trends in Ecology and Evolution*, 26, 155–156.
- Thuiller, W., Richardson, D.M. & Midgley, G.F. (2007). Will climate change promote alien plant invasions? In: *Biological Invasions*. (Ed. W. Nentwig), Springer, Berlin. pp. 197–211.
- Tilman, D. (1997). Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology*, 78, 81–92.
- Tilman, D., Forest, I., & Cowles, J.M. (2014). Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 471–493.

- Török, K., Botta-Dukát, Z., Dancza, I., Németh, I., Kiss, J., Mihály, B. et al. (2003). Invasion gateways and corridors in the Carpathian Basin: biological invasions in Hungary. *Biological Invasions*, 5, 349–356.
- Tóth, B., Várkonyi, E., Hidas, A., Meleg, E., & Váradi, L. (2005). Genetic analysis of offspring from intra- and interspecific crosses of *Carassius auratus gibelio* by chromosome and RAPD analysis. *Journal of Fish Biology*, 66, 784–797.
- Traveset, A., Robertson, A., & Rodríguez-Pérez, J. (2007). A review on the role of endozoochory in seed dispersal. In: *Seed Dispersal: Theory and Its Application in a Changing World*. (Eds. A. J. Dennis, E. W. Schupp, R. J. Green, & D. A. Westcott), CABI Publishing, Wallingford, UK, pp. 78–103.
- Urgyán, R., Lukács, B.A., Fekete, R., Molnár V., A., Nagy, A., Vincze, O. et al. (2022). Plants dispersed by a non-frugivorous migrant change throughout the annual cycle. *Global Ecology and Biogeography*, 32, 70–82.
- Valkó, O., Tóthmérész, B., Kelemen, A., Simon, E., Miglécz, T., Lukács, B. A., et al. (2014). Environmental factors driving seed bank diversity in alkali grasslands. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 182, 80–87.
- 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.
- 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.
- van den Berg, A. H., McLaggan, D., Diéguez-Urbeondo, J., & van West, P. (2013). The impact of the water moulds *Saprolegnia diclina* and *Saprolegnia parasitica* on natural ecosystems and the aquaculture industry. *Fungal Biology Reviews*, 27, 33–42.
- van Kleunen, M., Dawson, W. & Dostal, P. (2011). Research on invasive plant traits tells us a lot. *Trends in Ecology and Evolution*, 26, 317.
- 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 Kleunen, M., Dawson, W. & Maurel, N. (2015). Characteristics of successful alien plants. *Molecular Ecology*, 24, 1954–1968.
- van Leeuwen, C.H.A., van der Velde, G., van Groenendaal, J. M. & Klaassen, M. (2012). Gut travellers: Internal dispersal of aquatic organisms by waterfowl. *Journal of Biogeography*, 39, 2031–2040.
- van Leeuwen, C.H.A., Lovas-Kiss, Á., Ovegård, M. & Green, A.J. (2017). Great cormorants reveal overlooked secondary dispersal of plants and invertebrates by piscivorous waterbirds. *Biology Letters*, 13, 20170406.
- 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.
- van Leeuwen, C.H.A., Soons, M. B., Vandionant, L. G. V. T. I., Green, A. J. & Bakker, E. S. (2023). Seed dispersal by waterbirds: A mechanistic understanding by simulating avian digestion. *Ecography*, 2023, e06470.
- van Zuidam, J.P. & Peeters, E.T.H.M. (2013) Occurrence of macrophyte monocultures in drainage ditches relates to phosphorus in both sediment and water. *Springer Plus*, 2, 564.
- Veccia, A. D., Villa, P. & Bolpagni, R. (2020). Functional traits in macrophyte studies: Current trends and future research agenda. *Aquatic Botany*, 167, 103290.
- Vera, M. L. (1997). Effects of altitude and seed size on germination and seedling survival of heathland plants in North Spain. *Plant Ecology*, 133, 101–106.
- Verloove, F. (2006). Catalogue of neophytes in Belgium 1800–2005. *Scripta Botanica Belgica*, 39, 1–89.
- Viana, D.S., Santamaría, L., Michot, T.C. & Figuerola, J. (2013). Migratory strategies of waterbirds shape the continental-scale dispersal of aquatic organisms. *Ecography*, 36, 430–438.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.

- 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.
- 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.
- Wang, Y., Wang, Q. F., Guo, Y. H. & Barrett, S. C. (2005). Reproductive consequences of interactions between clonal growth and sexual reproduction in *Nymphoides peltata*: A distylous aquatic plant. *New Phytologist*, 165, 329–336.
- Walther, G.R., Roques, A., Hulme, P.E., Sykes, M.T., Pysek P., Kühn, I. et al. (2009). Alien species in a warmer world: Risks and opportunities. *Trends in Ecology and Evolution* 24, 686–693.
- Welhun, C.V.J. (1994). Flight speeds of migrating birds: A test of maximum range speed predictions from three aerodynamic equations. *Behavioural Ecology*, 5, 1–8.
- Weiher, E. & Keddy, P. A. (1995). Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos*, 74, 159–164.
- Weiher, E., Clarke, G.D.P. & Keddy, P.A. (1998). Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, 81, 309–322.
- Weiher, E., van der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E. & Eriksson, O. (1999). Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, 10, 609–620.
- Westoby, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199, 213–227.
- Wetlands International (2020). Waterbird population estimates. (<http://wpe.wetlands.org/search?form%5Bspecies%5D=anas+platyrhynchos&form%5Bpopulation%5D=&form%5Bpublication%5D=5>). Accessed 20 April 2020.
- Wiegand, G. (1991). Die Lebens- und Wuchsformen der makrophytischen Wasserpflanzen und deren Beziehungen zu Ökologie, Verbreitung und Vergesellschaftung der Arten. *Tuexenia*, 11, 135–148.
- Wiegand, G., Herr, W., Zander, B., Bröring, U., Brux, H., & van de Weyer, K. (2015). Natural variation of macrophyte vegetation of lowland streams at theregional level. *Limnologica*, 51, 53–62.
- 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.
- Wilson, P.J., Thompson, K. & Hodgson, J. G. (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143, 155–162.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., ... Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Yang, D. & Li, W. (2013). Soil seed bank and aboveground vegetation along a successional gradient on the shores of an oxbow. *Aquatic Botany*, 110, 67–77.
- Zar, J. H. (1999). Biostatistical analysis. New Jersey: Prentice-Hall.
- 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.
- 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.

10. FÜGGELÉKEK

3.2. Fejezet függelékei

3.2-S1. A kísérletben használt hat idegenhonos növényfaj invázióbiológiai jellemzése.

***Bidens frondosa*:** Észak-Amerikában őshonos, lágyszárú, egyéves növény, amelyet világszerte és számos európai országba is betelepítettek. Az őshonos területén kívül bizonyítottan inváziós jelleget mutat (CABI 2021). Magyarországon inváziós neofitonként tartják számon (MIHÁLY és BOTTA-DUKÁT 2004), az EPPO megfigyelési listáján, mint inváziós idegenhonos növényfaj szerepel.

***Typha laxmannii*:** egy mocsári növény, amely Európában és Ázsiában széles körben elterjedt. Eurázsia mérsékelt övi területein fordul elő, nyugaton Franciaországtól egészen az orosz Távol-Keletig, a Primorszkij határterületig. Nyugati elterjedési területének nagy része ugyanakkor másodlagos eredetű. Európában őshonosnak csak Bulgáriában, Romániában, Ukrajnában és Oroszország európai területének déli részén tekinthető, míg az Egyesült Királyságban, Franciaországban, Belgiumban, Németországban, Csehországban, Lengyelországban, Szlovákiában, Olaszországban és Szlovéniában betelepített vagy termesztésből kivadult fajként tartják számon (KAPLAN et al. 2019). Magyarországon inváziós neofitonként, Csehországban pedig meghonosodott neofitonként tartják számon (PYŠEK et al. 2012, MIHÁLY és BOTTA-DUKÁT 2004).

***Juncus tenuis*:** zsombékokat alkotó, élő növény, amely Észak-Amerikában őshonos. Őshonos területén inváziós jelleget mutat, gyakran fordul elő ösvények, utak mentén és városi területeken. Ázsiába, Európába, Afrikába és Óceániába is betelepítették, ma az egyik legelterjedtebb idegenhonos növényfaj Európában (DRAKE 2008). Őshonos területén kívül bizonyítottan inváziós faj az (CABI 2021), és inváziós fajként jelentették Horvátországban (HORVAT és FRANJIC 2016) és Magyarországon (SCHMIDT 2012) is.

***Najas gracillima*:** alámerült hínár, amely Észak-Amerikában és Kelet-Ázsiában őshonos. Európába rizs vetőmagokkal együtt került be Ázsiából került be (CASPER és KRAUSCH 1980). Első herbáriumi példányát az olaszországi Pó-síkság rizsföldjein gyűjtötték 1951-ben (TRIEST 1988). Később Spanyolországban és Franciaországban, Dél-Németországban, a Duna egyik kikötőjében is megtalálták (SCHLEIER et al. 2011), illetve hazai rizsföldeken (MESTERHÁZY et al. 2014). Bár Magyarországon nem szerepel az inváziós fajok hivatalos listáján, a kelet-magyarországi rizsföldeken gyorsan terjed, így megfelel az inváziós idegenhonos taxonok definíciójának (RICHARDSON et al. 2000).

***Cyperus difformis*:** elárasztott vagy nagyon nedves talajokon élő sásféle, az Óvilág trópusi területein őshonos. A fajt dél-európai, ázsiai, közép- és észak-amerikai, dél-amerikai, afrikai, valamint az Indiai- és Csendes-óceán szigeteire is betelepítették. A világ egyik legkárosabb gyomnövényei közé sorolják, különösen rizsföldeken, cukornád-, tea- és kukoricatermesztésben okoz problémát (HOLM et al. 1979). Őshonos területén kívül bizonyítottan inváziós jelleget mutat (CABI 2021), Magyarországon inváziós neofitonként tartják számon (MIHÁLY és BOTTA-DUKÁT 2004).

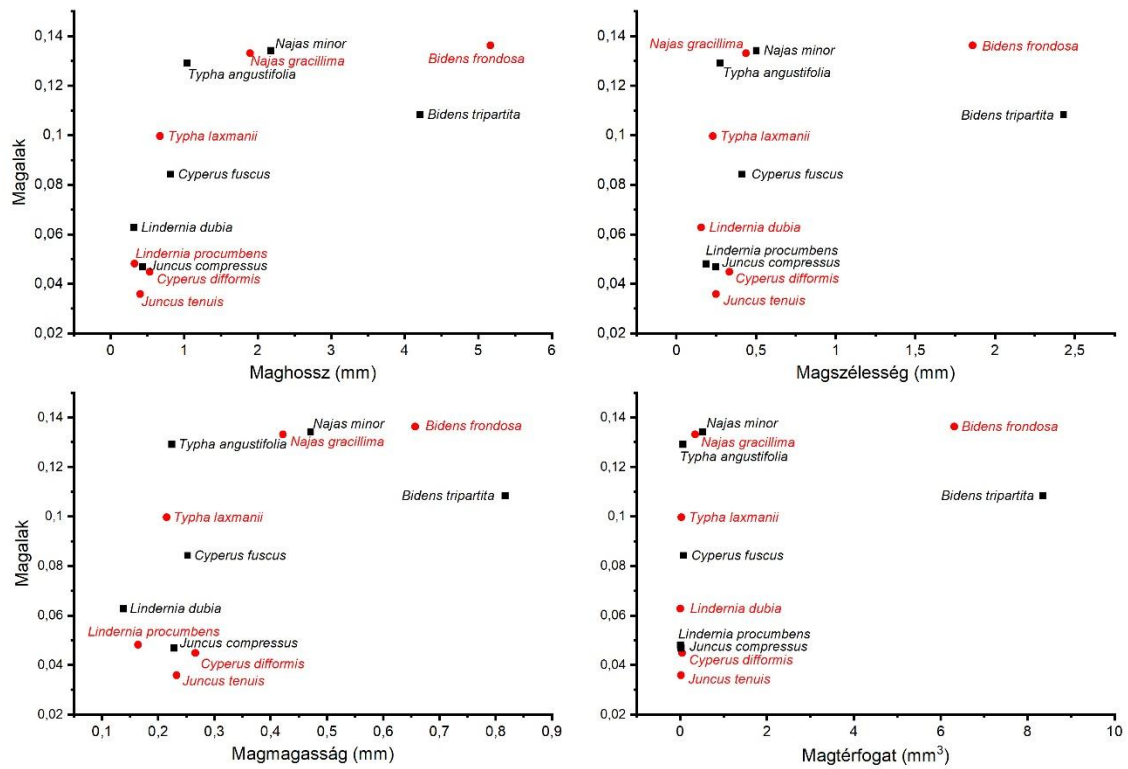
***Lindernia dubia*:** iszapnövény, amely Észak- és Közép-Amerikában őshonos. Beteleptették Ázsiába, Indiába és Európába is. Hollandiában inváziós neofitonként tartják számon (SIMONS és JANSEN 2018). Magyarországon MIHÁLY és BOTTA-DUKÁT (2004) szerint még csak meghonosodott neofitonként kezelték, de azóta árkokban és halastavakban is annyira elterjedt, hogy megfelel az inváziós taxon definíciójának (RICHARDSON et al. 2000).

CABI (2021). *Juncus tenuis*, *Typha laxmannii*, *Bidens frondosa*, *Cyperus difformis*. In: Invasive Species Compend. www.cabi.org/isc.

Casper, J. & Krausch, H.D. (1980). *Najadaceae*. In: Süßwasserflora von Mitteleuropa. Gustav Fischer, Stuttgart, pp 139–149.

- Drake, J.A. (2008). List of species alien in Europe and to Europe. In: DAISIE Handbook of alien species in Europe. Springer, Dordrecht, pp 43–62.
- Holm, L., Pancho, J. V., Herberger, J.P., Plucknett, D.L. (1979). A geographical atlas of world weeds. John Wiley and Sons., Honolulu, Hawaii, USA.
- Horvat, G. & Franjić, J. (2016). Invazivne biljke kalničkih šuma. Šumarski List 140: 64–64.
- Kaplan, Z., Danihelka, J., Chrtěk, J., et al (2019). Distributions of vascular plants in the Czech Republic. Preslia 91:257–368.
- Mesterházy, A., Csiky, J., Pál, R., et al (2014), *Najas gracillima* (A. Braun ex Engelmann) Magnus in Hungary. Kitaibelia 19:43–49.
- Mihály, B. & Botta-Dukát, Z. (2004) Biológiai inváziók Magyarországon: Özönnövények. (Biological invasions in Hungary: Invasive plants). TermészetBÚVÁR Alapítvány Kiadó, Budapest.
- Pyšek, P., Danihelka, J., Sádlo, J., et al (2012). Catalogue of alien plants of the Czech Republic (2nd edition): checklist update, taxonomic diversity and invasion patterns. Preslia 84: 155–255.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmanek, M., et al (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. Divers Distrib 6: 93–107.
- Schleier, V., Diewald, W., Van de Veyer, K. (2011). *Najas gracillima* neu für Deutschland. Hoppea 72: 171–179.
- Schmidt, D. (2012). Vékony szittyó (*Juncus tenuis*). In: Csiszár Á (ed) Inváziós növényfajok Magyarországon (Invasive plant species in Hungary). Nyugat-magyarországi Egyetem Kiadó, Sopron, Hungary, pp 321–323.
- Simons, E.L.A.N. & Jansen, M.G.M. (2018). Ecology of naturalized invasive species *Lindernia dubia* (L.) Pennell in the Netherlands. Gorteria Dutch Bot Arch 40: 1–10.
- Triest, L. (1988). A revision of the genus *Najas* in the Old World. Mémoires l'Académie R des Sci d'Outre-Mer Cl des Sci Nat Médicales 22: 1–178.

3.2-S2. A kísérletben használt fajok hasonlósága a magjellegek alapján. Az idegenhonos fajokat piros szín jelöli.



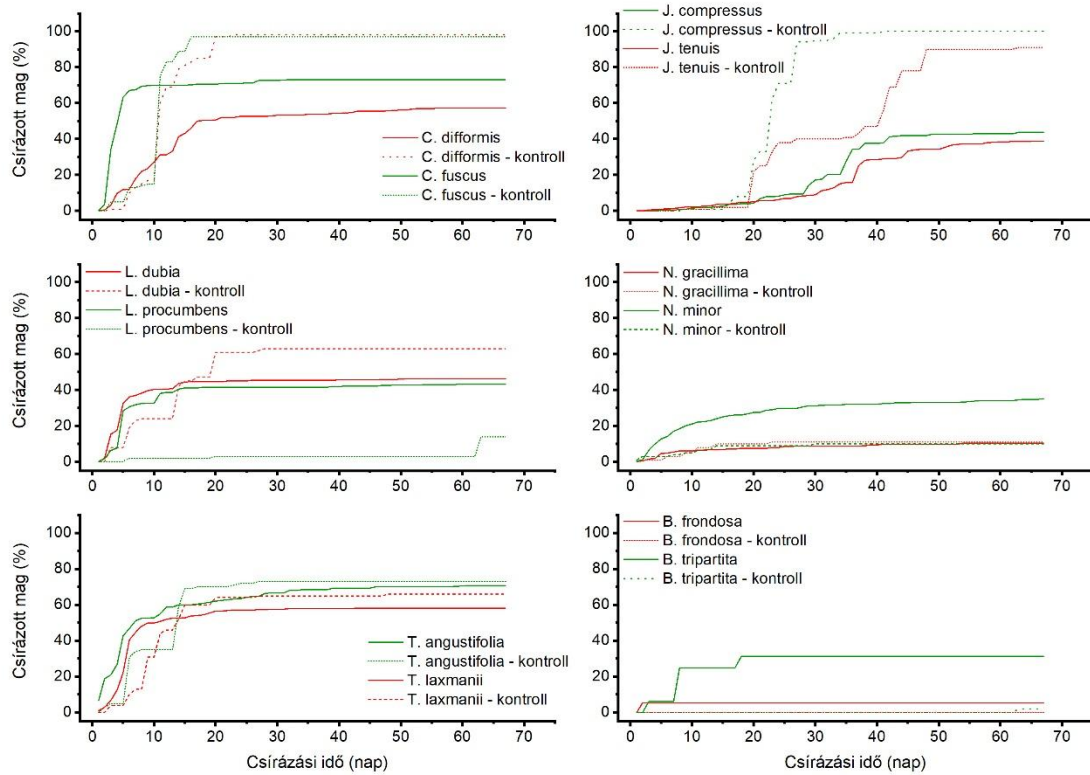
lukacsb_320_25

3.2-S3. A csírázóképeség és a csírázási idő hatását vizsgáló modellek eredményei, amelyekben az áthaladt és a kontroll magokat együtt elemeztük. Ezekben a modellekben az egyes kísérleti azonosítókat és a kacsák azonosítóit figyelmen kívül hagytuk, mivel a kontroll magokhoz ilyen azonosítók nem kapcsolhatók. A kezelés és az őshonosság pozitív értékei magasabb csírázási arányt és későbbi csírázási időt jeleznek az átjutott és az őshonos fajok esetében.

Egyes cellák két értéket tartalmaznak: az adott prediktor hatását az alapmodellben (magjellemzők nélkül) / a többváltozós modellben (magjellemzőkkel együtt). A magalak magasabb értékei a hosszúkásabb formát jelzik. A magtérfogat magasabb értéke nagyobb magokat jelent. Azokban a modellekben, amelyekben Gauss-féle hibaeloszlást alkalmaztunk (azaz a csírázási idő esetében), $|t| > 2,00$ statisztikailag szignifikáns hatást jelez. A szignifikáns hatásokat félkövérrel is jelöltük.

	Estimate	S.E.	Z	Pr(> z)
Csírázóképeség				
Intercept	-1,457 / -0,925	0,722 / 0,704	-2,016 / -1,314	0,0438 / 0,189
Kezelés	0,641 / 0,667	0,087 / 0,087	7,335 / 7,602	< 0,001 / < 0,001
Őshonosság	0,425 / 0,629	0,051 / 0,085	8,244 / 7,377	< 0,001 / < 0,001
Válogatási idő	-1,070 / -1,093	0,031 / 0,032	-33,747 / -33,908	< 0,001 / < 0,001
Magalak	1,127	0,178	6,306	< 0,001
Magtérfogat	-0,986	0,168	-5,867	< 0,001
	Estimate	S.E.	t-érték	
Csírázási idő				
Intercept	2,830 / 0,231	0,2322 / 0,2917	12,186 / 0,794	
Kezelés	-0,355 / -0,351	0,0290 / 0,0283	-12,24 / -12,41	
Őshonosság	-0,221 / 0,033	0,0188 / 0,0350	-11,778 / 0,946	
Válogatási idő	0,036 / 0,021	0,0107 / 0,0105	3,431 / 2,019	
Magalak	-1,001	0,0652	-15,342	
Magtérfogat	0,046	0,0639	0,729	

3.2-S4. Az átjutott és kontroll magok csírázásának időbeli dinamikája. A görbék a csírázási arány értékének időbeli alakulását mutatják. Az őshonos fajokat zöld szín, az idegenhonos fajokat piros szín jelöli. A szaggatott vonalak a kontroll magokat, a folytonos vonalak az átjutott magokat jelölik.



4.2. Fejezet függelékei

4.2-S1. A környezeti változók és a felszíni vegetáció, illetve a magbank jellemzők közötti Spearman Rank korreláció értékei.

	Felszíni vegetáció			Magbank		
	<i>N</i>	<i>Spearman R</i>	<i>p</i>	<i>N</i>	<i>Spearman R</i>	<i>p</i>
Üledék TN & TELJES Fajszám	20	0,27	n. s.	20	-0,59	**
Üledék TN & TELJES Shannon	20	-0,22	n. s.	20	-0,43	
Üledék TN & TELJES Borítás/Mag denz.	20	-0,26	n. s.	20	-0,60	**
Üledék TN & Helofiton Fajszám	20	0,31	n. s.	20	-0,53	*
Üledék TN & Helofiton Shannon	20	0,22	n. s.	20	-0,48	*
Üledék TN & Helofiton Borítás/Mag denz.	20	-0,05	n. s.	20	-0,41	
Üledék TN & Hidrofiton Fajszám	20	-0,11	n. s.	20	-0,45	*
Üledék TN & Hidrofiton Shannon	20	-0,17	n. s.	20	-0,43	n. s.
Üledék TN & Hidrofiton Borítás/Mag denz.	20	-0,31	n. s.	20	-0,44	n. s.
Üledék TN & Óshonos Fajszám	20	-0,11	n. s.	20	-0,59	**
Üledék TN & Óshonos Shannon	20	-0,17	n. s.	20	-0,46	*
Üledék TN & Óshonos Borítás/Mag denz.	20	-0,35	n. s.	20	-0,57	**
Üledék TN & Idegenhonos Fajszám	20	0,51	n. s.	20	-0,28	n. s.
Üledék TN & Idegenhonos Shannon	20	0,44	n. s.	20	0,22	n. s.
Üledék TN & Idegenhonos Borítás/Mag denz.	20	0,46	n. s.	20	-0,27	n. s.
Üledék TP & TELJES Fajszám	20	0,20	n. s.	20	0,04	n. s.
Üledék TP & TELJES Shannon	20	0,11	n. s.	20	0,09	n. s.
Üledék TP & TELJES Borítás/Mag denz.	20	0,25	n. s.	20	-0,27	n. s.
Üledék TP & Helofiton Fajszám	20	-0,13	n. s.	20	0,04	n. s.
Üledék TP & Helofiton Shannon	20	-0,21	n. s.	20	0,14	n. s.
Üledék TP & Helofiton Borítás/Mag denz.	20	0,22	n. s.	20	0,06	n. s.
Üledék TP & Hidrofiton Fajszám	20	0,28	n. s.	20	-0,07	n. s.
Üledék TP & Hidrofiton Shannon	20	0,27	n. s.	20	-0,17	n. s.
Üledék TP & Hidrofiton Borítás/Mag denz.	20	0,10	n. s.	20	-0,41	n. s.
Üledék TP & Óshonos Fajszám	20	0,28	n. s.	20	0,10	n. s.
Üledék TP & Óshonos Shannon	20	0,27	n. s.	20	0,15	n. s.
Üledék TP & Óshonos Borítás/Mag denz.	20	0,26	n. s.	20	-0,24	n. s.
Üledék TP & Idegenhonos Fajszám	20	-0,21	n. s.	20	-0,35	n. s.
Üledék TP & Idegenhonos Shannon	20	-0,29	n. s.	20	-0,02	n. s.
Üledék TP & Idegenhonos Borítás/Mag denz.	20	-0,24	n. s.	20	-0,35	n. s.
Víz TN & TELJES Fajszám	20	-0,22	n. s.	20	0,67	***
Víz TN & TELJES Shannon	20	0,25	n. s.	20	0,44	n. s.
Víz TN & TELJES Borítás/Mag denz.	20	0,44	n. s.	20	0,65	***
Víz TN & Helofiton Fajszám	20	-0,31	n. s.	20	0,68	***
Víz TN & Helofiton Shannon	20	-0,25	n. s.	20	0,64	***
Víz TN & Helofiton Borítás/Mag denz.	20	0,05	n. s.	20	0,54	**
Víz TN & Hidrofiton Fajszám	20	0,16	n. s.	20	0,39	n. s.
Víz TN & Hidrofiton Shannon	20	0,27	n. s.	20	0,25	n. s.
Víz TN & Hidrofiton Borítás/Mag denz.	20	0,44	*	20	0,33	n. s.
Víz TN & Óshonos Fajszám	20	0,16	n. s.	20	0,72	***
Víz TN & Óshonos Shannon	20	0,27	n. s.	20	0,53	*
Víz TN & Óshonos Borítás/Mag denz.	20	0,55	**	20	0,64	***
Víz TN & Idegenhonos Fajszám	20	-0,70	***	20	0,14	n. s.
Víz TN & Idegenhonos Shannon	20	-0,67	***	20	-0,34	n. s.
Víz TN & Idegenhonos Borítás/Mag denz.	20	-0,64	***	20	0,12	n. s.
Víz TP & TELJES Fajszám	20	-0,21	n. s.	20	0,09	n. s.
Víz TP & TELJES Shannon	20	-0,06	n. s.	20	0,00	n. s.
Víz TP & TELJES Borítás/Mag denz.	20	-0,06	n. s.	20	0,28	n. s.
Víz TP & Helofiton Fajszám	20	0,05	n. s.	20	0,13	n. s.
Víz TP & Helofiton Shannon	20	0,09	n. s.	20	0,07	n. s.
Víz TP & Helofiton Borítás/Mag denz.	20	-0,07	n. s.	20	-0,01	n. s.

lukacsb_320_25

Víz TP & Hidrofiton Fajszám	20	-0,24	n. s.	20	0,11	n. s.
Víz TP & Hidrofiton Shannon	20	-0,27	n. s.	20	0,21	n. s.
Víz TP & Hidrofiton Borítás/Mag denz.	20	0,07	n. s.	20	0,42	n. s.
Víz TP & Óshonos Fajszám	20	-0,24	n. s.	20	0,01	n. s.
Víz TP & Óshonos Shannon	20	-0,27	n. s.	20	-0,05	n. s.
Víz TP & Óshonos Borítás/Mag denz.	20	-0,12	n. s.	20	0,25	n. s.
Víz TP & Idegenhonos Fajszám	20	0,13	n. s.	20	0,43	n. s.
Víz TP & Idegenhonos Shannon	20	0,17	n. s.	20	0,02	n. s.
Víz TP & Idegenhonos Borítás/Mag denz.	20	0,14	n. s.	20	0,42	n. s.
Víz temp. & TELJES Fajszám	20	0,12	n. s.	20	-0,81	***
Víz temp. & TELJES Shannon	20	-0,37	n. s.	20	-0,65	***
Víz temp. & TELJES Borítás/Mag denz.	20	-0,54	**	20	-0,63	***
Víz temp. & Helofiton Fajszám	20	0,58	**	20	-0,70	***
Víz temp. & Helofiton Shannon	20	0,59	**	20	-0,74	***
Víz temp. & Helofiton Borítás/Mag denz.	20	-0,42	n. s.	20	-0,56	**
Víz temp. & Hidrofiton Fajszám	20	-0,51	*	20	-0,63	***
Víz temp. & Hidrofiton Shannon	20	-0,48	*	20	-0,52	*
Víz temp. & Hidrofiton Borítás/Mag denz.	20	-0,41	n. s.	20	-0,32	n. s.
Víz temp. & Óshonos Fajszám	20	-0,51	*	20	-0,86	***
Víz temp. & Óshonos Shannon	20	-0,48	*	20	-0,76	***
Víz temp. & Óshonos Borítás/Mag denz.	20	-0,76	***	20	-0,63	***
Víz temp. & Idegenhonos Fajszám	20	0,80	***	20	-0,05	n. s.
Víz temp. & Idegenhonos Shannon	20	0,83	***	20	0,34	n. s.
Víz temp. & Idegenhonos Borítás/Mag denz.	20	0,87	***	20	-0,03	n. s.
Víz vezk. & TELJES Fajszám	20	-0,02	n. s.	20	-0,62	***
Víz vezk. & TELJES Shannon	20	-0,44	*	20	-0,53	*
Víz vezk. & TELJES Borítás/Mag denz.	20	-0,62	***	20	-0,28	n. s.
Víz vezk. & Helofiton Fajszám	20	0,50	*	20	-0,68	*
Víz vezk. & Helofiton Shannon	20	0,42	n. s.	20	-0,70	*
Víz vezk. & Helofiton Borítás/Mag denz.	20	-0,36	n. s.	20	-0,57	**
Víz vezk. & Hidrofiton Fajszám	20	-0,62	***	20	-0,21	n. s.
Víz vezk. & Hidrofiton Shannon	20	-0,67	***	20	-0,23	n. s.
Víz vezk. & Hidrofiton Borítás/Mag denz.	20	-0,50	*	20	0,17	n. s.
Víz vezk. & Óshonos Fajszám	20	-0,62	***	20	-0,62	***
Víz vezk. & Óshonos Shannon	20	-0,67	***	20	-0,57	**
Víz vezk. & Óshonos Borítás/Mag denz.	20	-0,75	***	20	-0,27	n. s.
Víz vezk. & Idegenhonos Fajszám	20	0,73	***	20	-0,12	n. s.
Víz vezk. & Idegenhonos Shannon	20	0,75	***	20	0,02	n. s.
Víz vezk. & Idegenhonos Borítás/Mag denz.	20	0,73	***	20	-0,10	n. s.
Víz O ₂ & TELJES Fajszám	20	-0,10	n. s.	20	0,66	***
Víz O ₂ & TELJES Shannon	20	0,46	*	20	0,55	**
Víz O ₂ & TELJES Borítás/Mag denz.	20	0,62	***	20	0,23	n. s.
Víz O ₂ & Helofiton Fajszám	20	-0,51	*	20	0,76	***
Víz O ₂ & Helofiton Shannon	20	-0,48	*	20	0,73	***
Víz O ₂ & Helofiton Borítás/Mag denz.	20	0,49	*	20	0,71	***
Víz O ₂ & Hidrofiton Fajszám	20	0,45	*	20	0,14	n. s.
Víz O ₂ & Hidrofiton Shannon	20	0,54	**	20	0,06	n. s.
Víz O ₂ & Hidrofiton Borítás/Mag denz.	20	0,42	n. s.	20	-0,27	n. s.
Víz O ₂ & Óshonos Fajszám	20	0,45	*	20	0,68	***
Víz O ₂ & Óshonos Shannon	20	0,54	*	20	0,62	***
Víz O ₂ & Óshonos Borítás/Mag denz.	20	0,75	*	20	0,23	n. s.
Víz O ₂ & Idegenhonos Fajszám	20	-0,82	*	20	0,07	n. s.
Víz O ₂ & Idegenhonos Shannon	20	-0,84	*	20	-0,10	n. s.
Víz O ₂ & Idegenhonos Borítás/Mag denz.	20	-0,77	*	20	0,04	n. s.
pH & TELJES Fajszám	20	-0,28	n. s.	20	0,77	***
pH & TELJES Shannon	20	0,31	n. s.	20	0,61	***
pH & TELJES Borítás/Mag denz.	20	0,54	**	20	0,55	**
pH & Helofiton Fajszám	20	-0,64	***	20	0,67	***
pH & Helofiton Shannon	20	-0,60	***	20	0,72	***
pH & Helofiton Borítás/Mag denz.	20	0,39	n. s.	20	0,53	*

lukacsb_320_25

pH & Hidrofiton Fajszám	20	0,35	n. s.	20	0,59	**
pH & Hidrofiton Shannon	20	0,40	n. s.	20	0,47	*
pH & Hidrofiton Borítás/Mag denz.	20	0,45	*	20	0,28	n. s.
pH & Őshonos Fajszám	20	0,35	n. s.	20	0,83	***
pH & Őshonos Shannon	20	0,40	n. s.	20	0,72	***
pH & Őshonos Borítás/Mag denz.	20	0,65	***	20	0,55	**
pH & Idegenhonos Fajszám	20	-0,82	***	20	0,07	n. s.
pH & Idegenhonos Shannon	20	-0,81	***	20	-0,34	n. s.
pH & Idegenhonos Borítás/Mag denz.	20	-0,79	***	20	0,05	n. s.

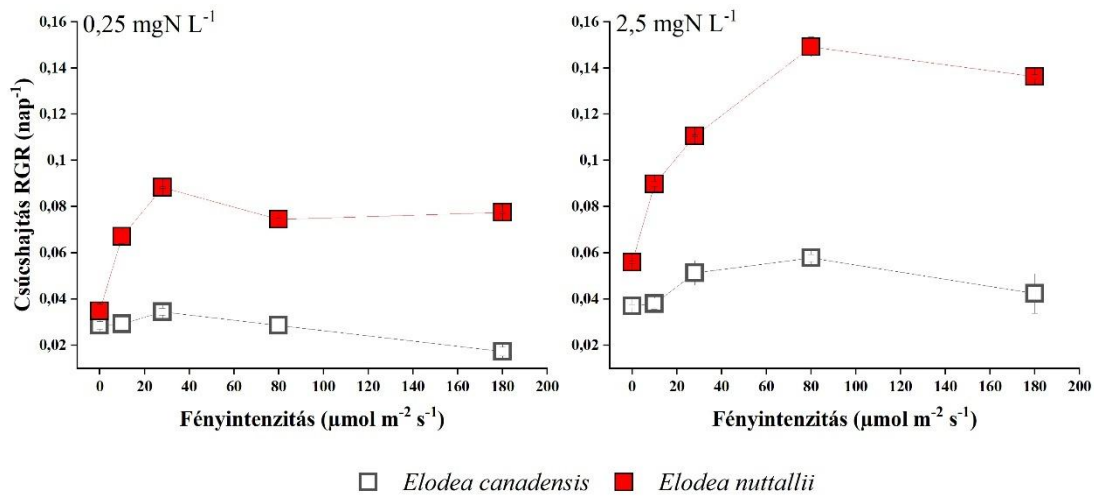
n. s.= nem szignifikáns, *= $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, *** = $p < 0,005$

5.2. Fejezet függelékei

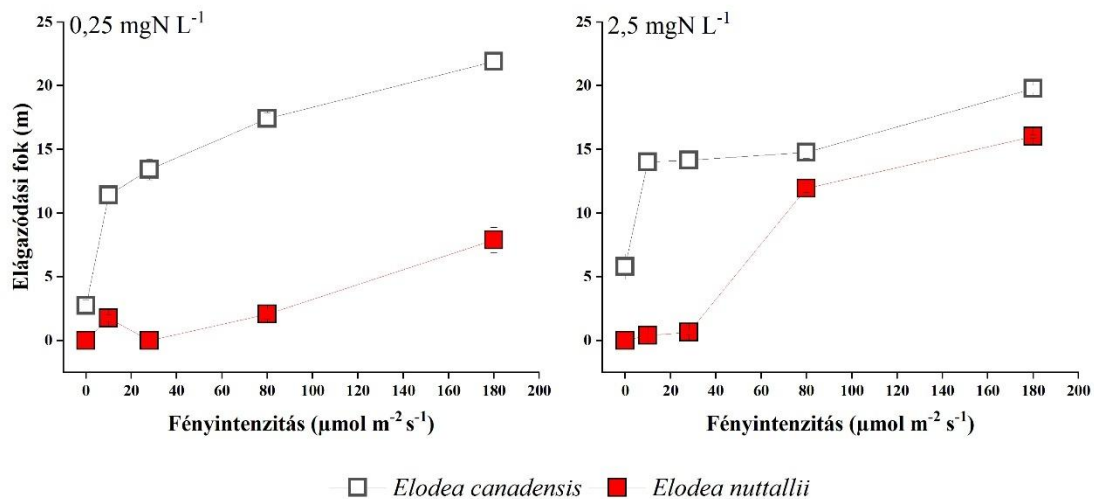
5.2-S1. Több nitrogén koncentráció és fényintenzitási szint kombinációjában nevelt *Elodea* fajok (*E. canadensis*, *E. nuttallii*) hajtás RGR, csúshajtás RGR, relatív megnyúlás, gyökérhossz és elágazási fok értékeinek variancia analízise (ANOVA).

	df	Átlagos négyzetösszeg	F-érték	Szignifikancia szint.
Teljes hajtás RGR				
Fény	4	0,03	525,77	0,000
Nitrogén	4	0,03	514,35	0,000
Fajok	1	0,00	17,77	0,000
Fény × Nitrogén	16	0,00	37,26	0,000
Fény × Fajok	4	0,00	13,20	0,000
Nitrogén × Fajok	4	0,00	7,62	0,000
Error	150	0,00		
Csúshajtás RGR				
Fény	4	0,01	104,62	0,000
Nitrogén	4	0,01	130,45	0,000
Fajok	1	0,09	1791,36	0,000
Fény × Nitrogén	16	0,00	5,09	0,000
Fény × Fajok	4	0,00	36,40	0,000
Nitrogén × Fajok	4	0,00	6,78	0,000
Error	150	0,00		
Relatív megnyúlás				
Fény	4	112,55	242,92	0,000
Nitrogén	4	75,10	162,10	0,000
Fajok	1	5,78	12,47	0,001
Fény × Nitrogén	16	1,97	4,25	0,000
Fény × Fajok	4	5,46	11,77	0,000
Nitrogén × Fajok	4	0,56	1,20	0,314
Error	150	0,46		
Gyökérhossz				
Fény	4	4,36	698,84	0,000
Nitrogén	4	0,12	19,42	0,000
Fajok	1	1,83	293,71	0,000
Fény × Nitrogén	16	0,08	12,43	0,000
Fény × Fajok	4	0,60	96,35	0,050
Nitrogén × Fajok	4	0,02	2,43	0,000
Error	150	0,01		
Elágazási fok				
Fény	3	636,07	132,06	0,000
Nitrogén	4	89,63	18,61	0,000
Fajok	1	4774,22	991,19	0,000
Fény × Nitrogén	12	18,97	3,94	0,000
Fény × Fajok	3	47,69	9,90	0,000
Nitrogén × Fajok	4	67,71	14,06	0,000
Error	120	4,82		

5.2-S2. Az *Elodea canadensis* és az *E. nuttallii* csúcsajtásának relatív növekedési rátája (RGR) a fényintenzitás gradiens mentén, alacsony ($0,25 \text{ mg N L}^{-1}$) és magas ($2,5 \text{ mg N L}^{-1}$) trofitási szinteken. A hibásávok az adatok standard hibáját jelzik.

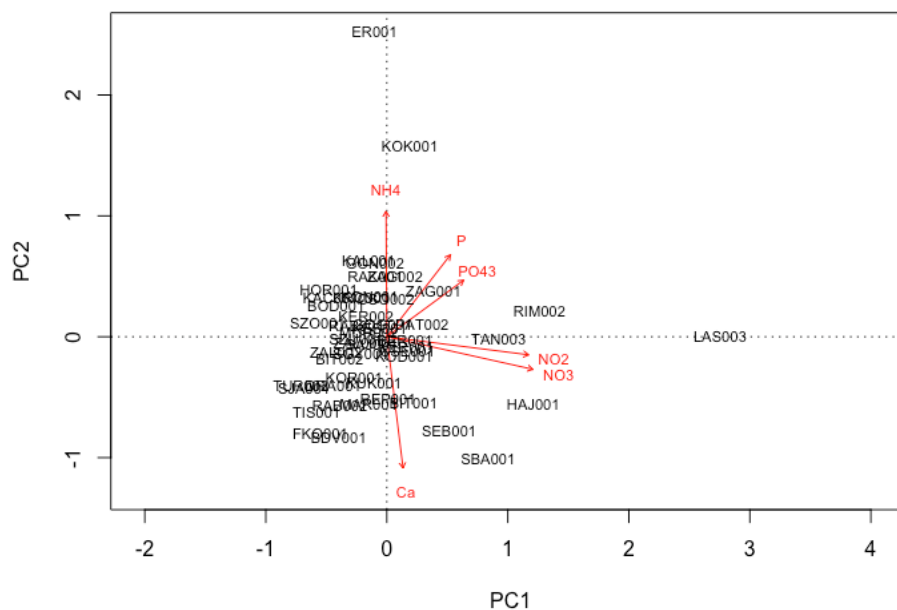


5.2-S3. Az *E. canadensis* (a) és *E. nuttallii* (b) elágazási fokának változása a fény gradiens mentén, alacsony ($0,25 \text{ mg N L}^{-1}$) és magas ($2,5 \text{ mg N L}^{-1}$) trofitási szinteken. A hibásávok az adatok standard hibáját jelzik.

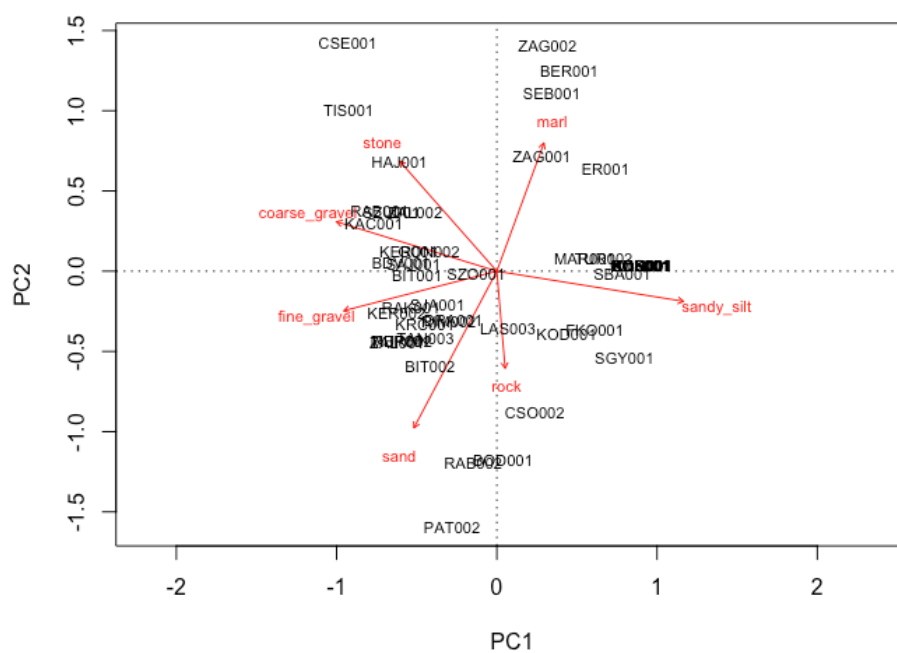


5.4. Fejezet függelékei

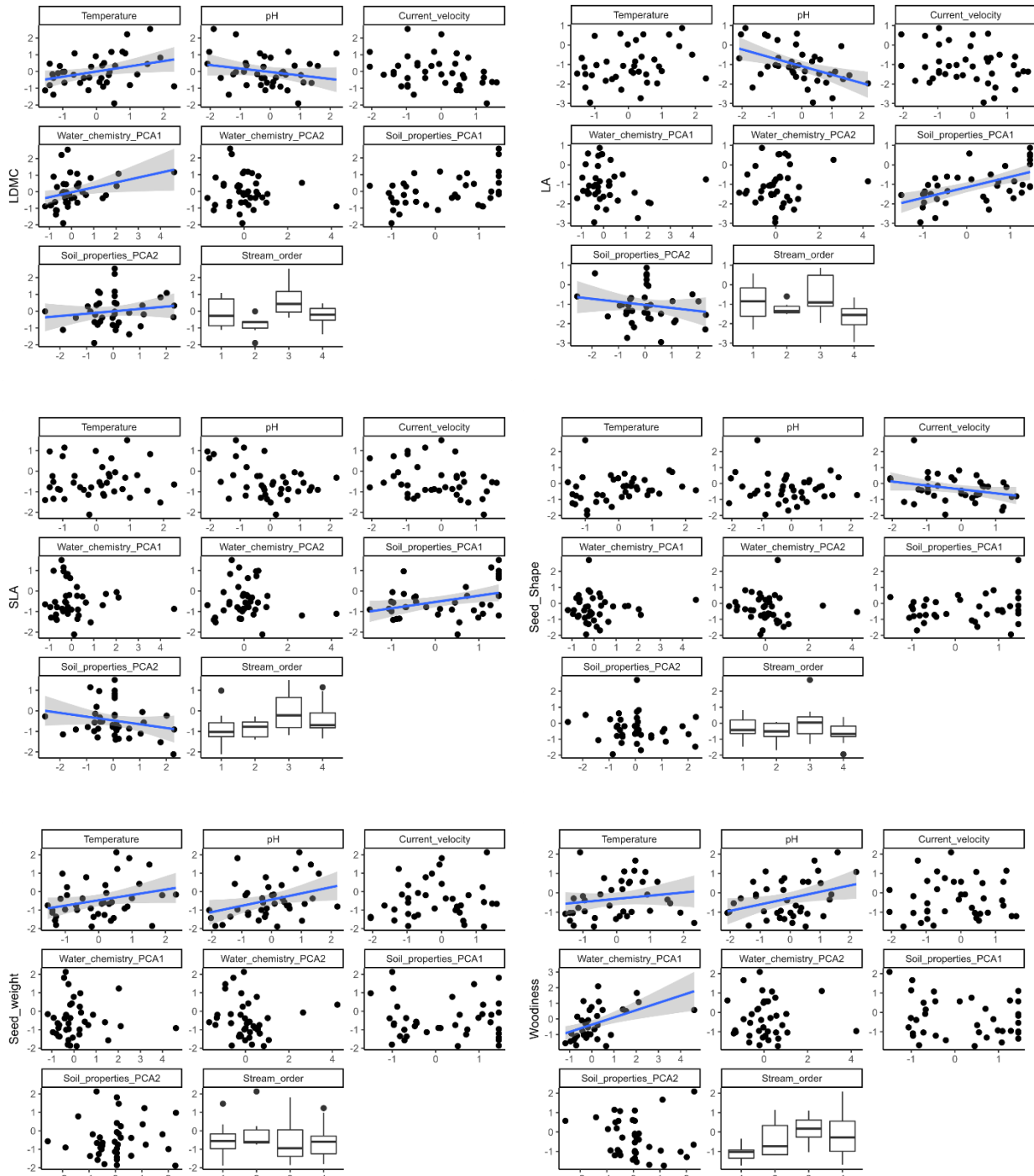
5.4-S2. A vízkémiai paraméterek PCA ordinációja (a pH kizárva).



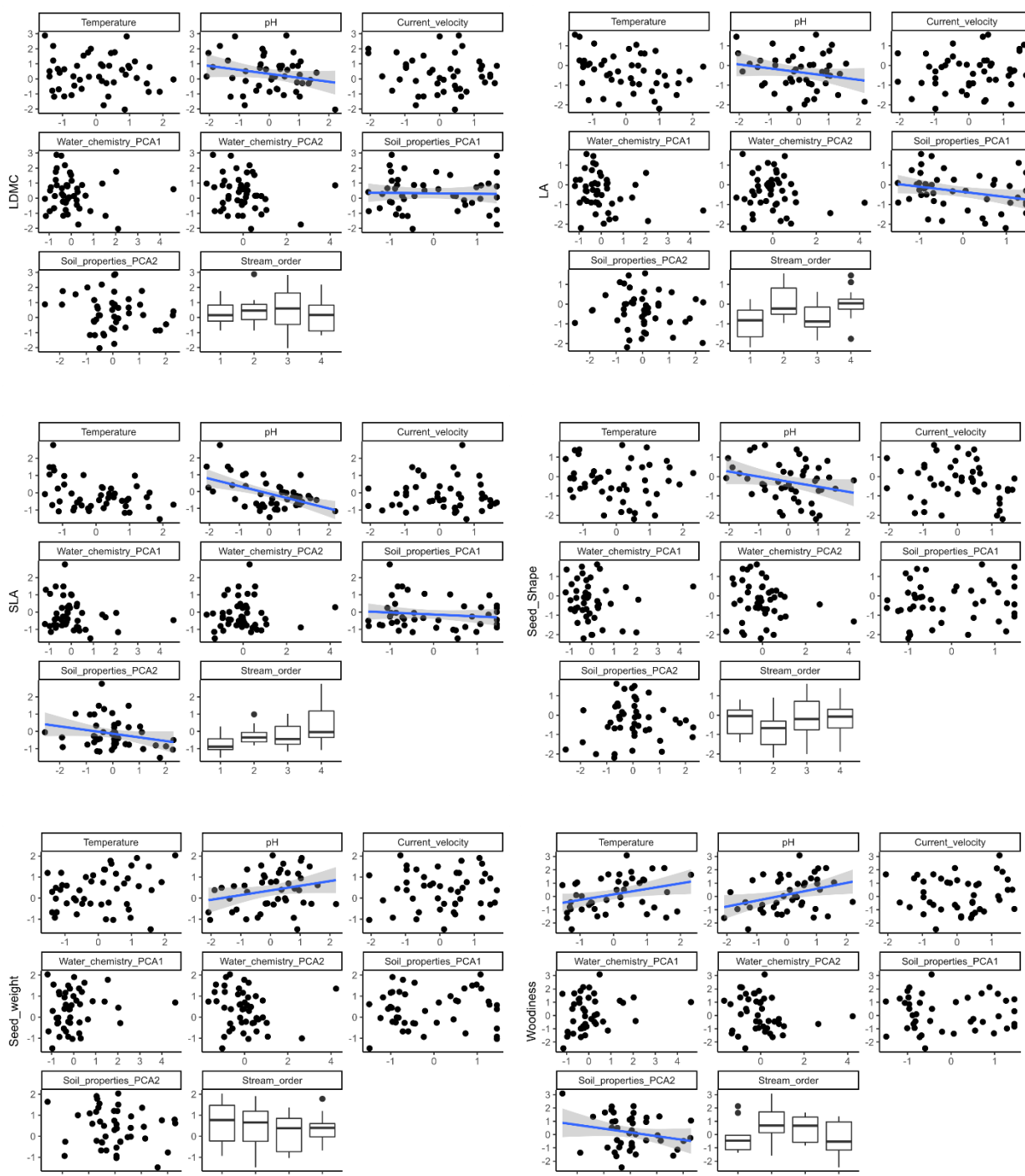
5.4-S3. Az üledék paramétereinek PCA ordinációja.



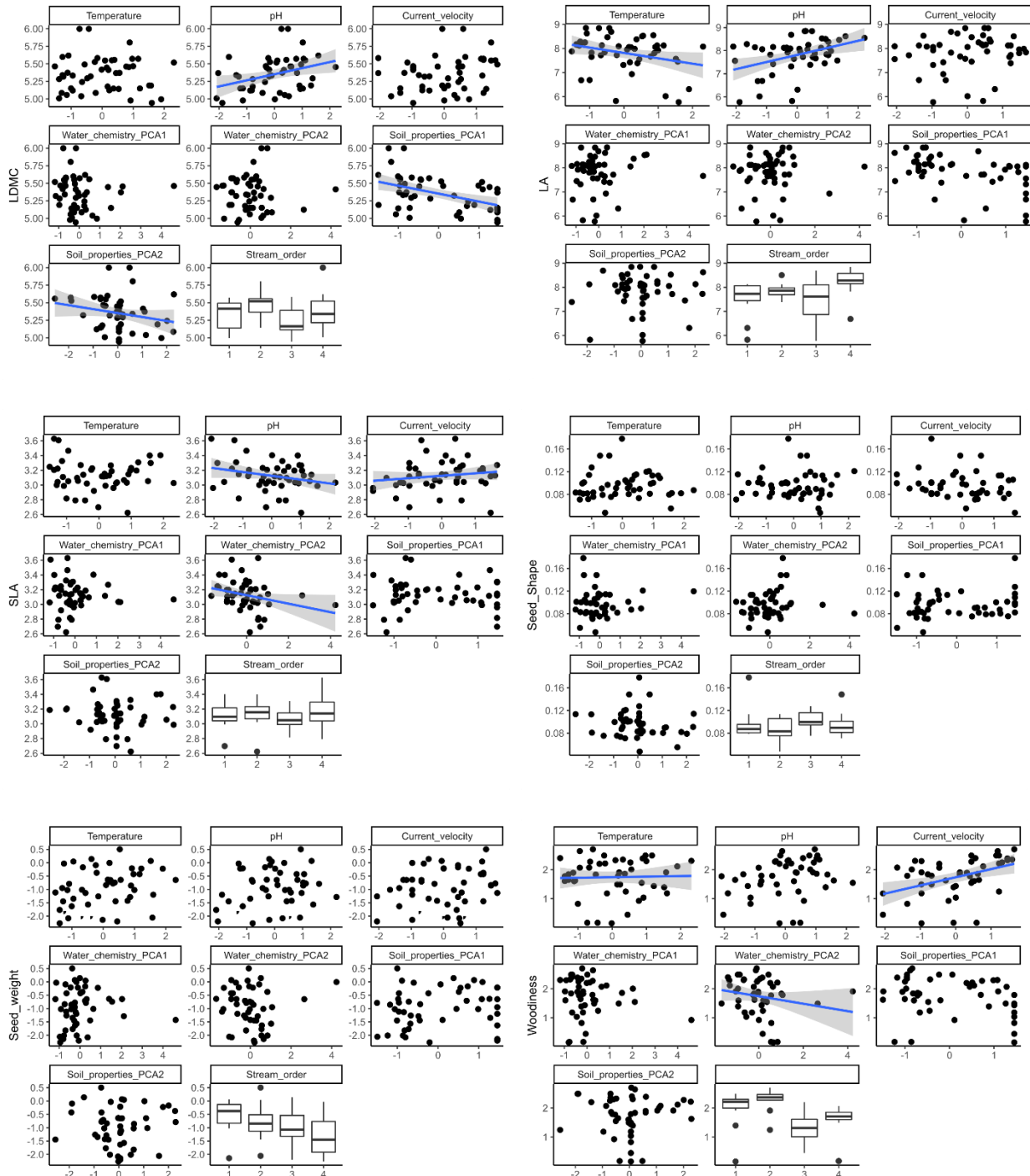
5.4-S4. A hínárfajokra (HH) számolt funkcionális diverzitás (FD_{MPD}) hatás méretének regressziója a hőmérséklet, vízsebesség, pH, üledék jellemzők, vízkémiai jellemzők és a vízfolyás rendűség gradiensek mentén. LDMC: levélszárazanyag-tartalom (mg/kg); LS: levélméret (area, m²); SLA: specifikus levélfelület (mg/cm²).



5.4-S5. A folyóparti fajokra (RB) számolt funkcionális diverzitás (FD_{MPD}) hatás méretének regressziója a hőmérséklet, vízsebesség, pH, üledék jellemzők, vízkémiai jellemzők és a vízfolyás rendűség gradiensek mentén. LDMC: levélszárazanyag-tartalom (mg/kg); LS: levélméret (area, m^2); SLA: specifikus levélfelület (mg/cm^2).



5.4-S6. A hínárfajokra (HH) számolt CWM érték hatás méretének regressziója a hőmérséklet, vízsebesség, pH, üledék jellemzők, vízkémiai jellemzők és a vízfolyás rendűség gradiensek mentén. LDMC: levélszárazanyag-tartalom (mg/kg); LS: levélméret (area, m²); SLA: specifikus levélfelület (mg/cm²).



5.4-S7. A folyóparti fajokra (RB) számolt CWM érték hatás méretének regressziója a hőmérséklet, vízsebesség, pH, üledék jellemzők, vízkémiai jellemzők és a vízfolyás rendűség gradiensek mentén. LDMC: levélszárazanyag-tartalom (mg/kg); LS: levélméret (area, m²); SLA: specifikus levélfelület (mg/cm²).

