

Vízinövények és algák közötti kölcsönhatások változó környezetben

MTA doktori értekezés tézisei

Dr. Szabó Sándor
Nyíregyházi Egyetem



Nyíregyháza
2025

Bevezetés

Az édesvízi ökoszisztémákban az elsődleges termelők csoportjai egymástól jól elkülönült ún. alternatív stabil állapotokat tartanak fenn (Scheffer és Nes 2007), melyek egyrészt a gyökerező alámerült makrofitonok által uralt ún. tiszta vízű, vagy pedig a fitoplankton által uralt turbid állapotok lehetnek (Scheffer et al. 1993, Scheffer 1998). Ugyanakkor a védettebb hullámszázmentes vízterekben az elsődleges termelők között a szabadon úszó növények vagy a gyökerező alámerült növények válhatnak dominánssá (Scheffer et al. 1993, 2003). Az ilyen stabil egyensúlyokban bekövetkező váltás jelentős hatást gyakorol ezen ökoszisztémák működésére és szolgáltatásaira (Janssen et al. 2014, 2021).

Az elsődleges termelők a fényért és a tápelemekért, mint fő erőforrásokért egymással ellenkező irányú vertikális ellátási tengelyek mentén versengenek (Van Gerven et al. 2015). A szabadon úszó növények – mivel a vízfelszínen alkotnak sűrű takarót – erősen lecsökkentik a fényintenzitást nemcsak az alámerült növények (Larson 2007, Lu et al. 2013), hanem a planktonikus és epifitikus algák számára is (Brönmark és Vermaat 1998, Lu et al. 2013, de Tezanos Pinto és O’Farrell 2014). Árnyékolásuk erősen akadályozza az alámerült növények túlélését és növekedését (Scheffer et al. 2003). A fitoplankton és az epifitikus algák szintén leárnyékolják az alámerült növényeket, és gátolják növekedésüket. Jól ismert, hogy a hipertróf körülmények az epifitikus algák fokozott növekedését (Song et al. 2015, 2017) és az alámerült növények pusztulását eredményezik (Jones et al. 2002, Yang et al. 2020). Ugyanakkor az alámerült növények versenyelőnye, hogy képesek felvenni az üledékből és a víztestből a tápelemeket, melyek elvonásán keresztül gátolják a planktonalgák (Vanderstukken et al. 2011) és az úszó növények növekedését. (Jäger és Diehl 2014,). Az ilyen alámerült makrofiton-dominancia más vegetációtípusokhoz képest a legtöbb ökoszisztéma-szolgáltatással jár együtt (Janssen et al. 2021).

A planktonalgák túlzott elszaporodása az ökoszisztéma-szolgáltatások csökkenését eredményezi olyan békalencsés tavi rendszerekben is,

amelyeket biofiltrációra vagy biomassza-termelésre létesítettek. Ennek háttérében az áll, hogy ezek az algák erősen gátolják a szabadon úszó növények növekedését.

A fényért és a tápanyagokért folyó aszimmetrikus verseny azt eredményezi, hogy a nyílt, hullámvásznak kitett víztestekben nagy tápelem-koncentráció esetén általában a fitoplankton dominálja az elsődleges termelést (Scheffer et al. 1993, Scheffer és Van Nes 2007), az alacsonyabb tápelem-koncentráció és kis vízmélység pedig az alámerült makrofítonok növekedésének kedvez, amely révén a sekélyebb árkokban és kisebb tavakban teljesen dominánssá válnak (van Zuidam és Peeters 2013, Smith 2014). A nagy tápelem-koncentrációjú, kis, lentikus víztestekben és a lassú áramlású csatornában gyakorta figyelhető meg a szabadon úszó növények dominanciája (Scheffer et al. 2003, Smith, 2014, Kazanjian et al. 2018a). Ezek sűrű növényzönyeget képezve sötét és anoxikus víz alatti körülményeket teremtenek, amellyel egyre jobban csökken az alámerült növények túlélési esélye (Janse és Puijenbroek 1998, Scheffer et al. 2003). Így a csökkent víz alatti fényviszonyok miatt az eutrofizáció döntően hozzájárul az alámerült növényzet visszaszorulásához (Phillips et al. 1978, 2016). Az árnyéktűrés és az alámerült növények túlélési képessége kulcsfontosságú tulajdonság lehet annak meghatározásában, hogy mikor következik be egy ilyen rendszer-átalakulás (Lu et al. 2013, Koleszár et al. 2022a).

Célkitűzés

A hínárnövények és algák közötti biotikus interakciók kutatása megteremti az ökoszisztéma- szolgáltatások fenntartható használatának elméleti alapjait. Az értekezésben feltárom azokat a biológiai mechanizmusokat, amellyel az alámerült növényzet és a fitoplankton képes fenntartani dominanciáját a szabadon úszó növényzettel szemben. Kísérleti eredményeim és terepi adatelemzéseim segítségével áttekintem, hogy a leggyakoribb hínárnövényeink milyen környezeti küszöbértékek között képesek fenntartani stabil dominanciájukat. Kísérleti eredményeim révén bemutatom, hogy egy tápelemgrádiens mentén mely környezeti küszöbértéket átlépve fognak az egyes stabil állapotok rendszer-átalakulásai (regime shift) bekövetkezni.

Általánosan használt módszerek

A növények inkubálása

A kísérleti növényeket (*Lemna gibba* L., *Elodea nuttallii* (Planch.), *Ceratophyllum demersum* L.) a kísérletek nagy részében (2003-2025 közötti publikációk) napi 16 órás 180-220 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ megvilágításon, 23-25 °C hőmérsékleten neveltük. A magas fényintenzitást 8 db 400 W-os (35 000 lumen/izzó) fémhalogén izzó (Philips HPI-T Plus) biztosította, az állandó vízhőmérsékletet pedig az az 5 m² felületű vízhűtéses medence, amelybe az akváriumokat elhelyeztük.

Kezelések hatásainak mérése

Az abiotikus és biotikus hatások indikálására a vizsgálatok legnagyobb részében a növények növekedési ráta értékének változását alkalmaztuk. A relatív növekedési rátát (RNR) egy adott időintervallumra (t) a következő képlet alapján kapjuk meg:

$$\text{RNR} = \frac{\ln(M_t) - \ln(M_0)}{t}$$

ahol M_0 az adott növényfaj kiindulási-, míg az M_t a t időpontban mért biomasszája (nedves- vagy száraztömeg), t = a kísérlet időtartama napokban megadva (Landolt és Kandeler 1987). A kísérlet adott időintervallumában (pl. 6-10. nap) mért RNR értékét alsóindexben jelöltük: RNR_{6-10} . A növekedési ráta meghatározását a biomassa-értékeken (M) túl az összes klorofilltartalom (k) alapján is megadhatjuk:

$$\text{RNR}_k = \frac{\ln(k_t) - \ln(k_0)}{t}$$

Az RNR meghatározásához almintákat vettünk a kísérlet kezdetén, hogy megmérjük az M_0 és k_0 értékeket.

Analitikai módszerek

A növényi- és az algaminták szén- és nitrogéntartalmát VARIO EL, vagy Vario Max Cube elemanalizátorral határoztuk meg. A további elemek meghatározásához mintákat 5 ml 65%-os HNO_3 -val és 2 ml 30%-os H_2O_2 -dal 100 °C-on roncsoltuk. Az elroncsolt mintát 0,2 mL 65% (m/m) -os salétromsavban és 10 mL desztillált vízben oldottuk, majd az oldatok P, S, Na, K, Mg, Ca, Fe, Mn, Zn, Cu, Mo és B koncentrációját induktív csatolású plazma optikai emissziós spektroszkópiával (ICP-OES) határoztuk meg. A *Lemna*-szártagok (50 mg) klorofilltartalmát 6 ml 95%-os etanolban sötétben, 4°C-on, 24 órán keresztül extraháltuk. A klorofill a és b koncentrációját spektrofotometriával mértük és Lichtentaler (1987) módszerével számoltuk ki.

A víz pH-értékének mérése Orion Start 2000 pH-mérővel történt. A szűrt (0,45 μm) vízminták tápelem-koncentrációját (PO_4^{3-} -P, NO_3^- -N, NH_4^+ -N) Technicon Auto Analyser segítségével mértük, vagy a magyar szabványok szerint fotometrikusan határoztuk meg (MSZ ISO 7150-1, 1992, MSZ EN ISO 6878, 2004, MSZ 1484-13, 2009).

A vízmintához (10 mL) 0,2 mL 65% (m/m) -os salétromsavat adtunk, majd a további elemek koncentrációját (P, S, Na, K, Mg, Ca, Fe, Mn, Zn, Cu, Mo és B) ICP OES-sel vagy pedig induktív csatolású plazma tömegspektrometriával (ICP-MS) határoztuk meg.

1. témakör: Algák és úszó növények közötti kölcsönhatások

Célkitűzések és módszerek

Axenikus púpos békalencse (*Lemna gibba*)-kultúrákon megvizsgáltuk, hogy békalencse alapú szennyvíztisztító mini tóból izolált algák közül mely fajok lehetnek felelősek a békalencsék növekedésgátlásáért. Ezen kívül nyomon követtük a tápelemek mozgását az algák és a békalencsék között a tápelemekért folyó versenyben annak érdekében, hogy azonosítsuk azokat a lehetséges kulcstényezőket, amelyek felelősek a púpos békalencse (*Lemna gibba*) növekedésének visszaszorításáért. A vizsgálatához gátló hatású

izolált algafajokkal beoltott steril békalencse-kultúrákban nyomon követtük az elemek áramlását a víz, az alga-biomassza, az üledék és a békalencse-frakció között.

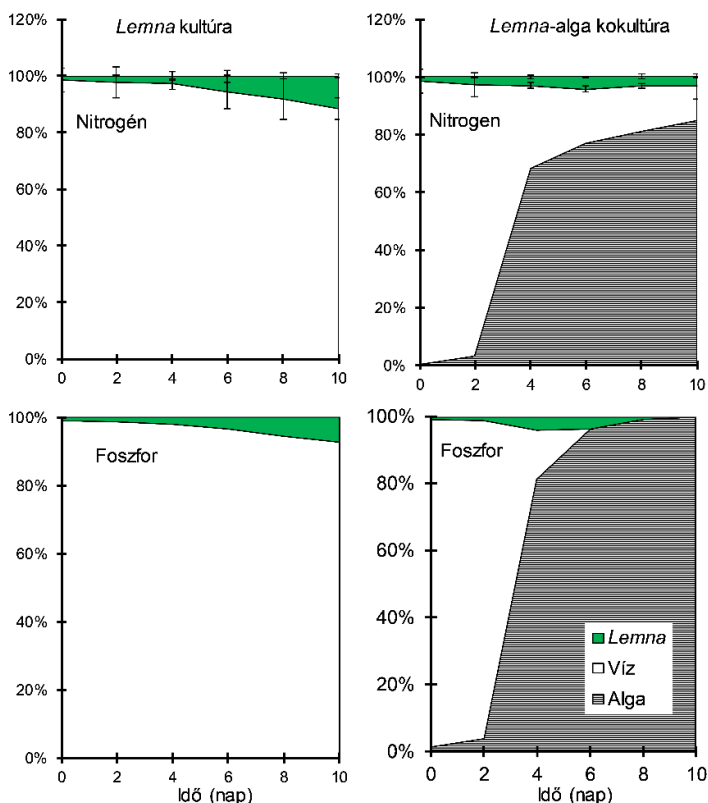
Akváriumi kísérletben tanulmányoztuk, hogyan befolyásolják az abiotikus környezeti tényezők (fény, tápelem-koncentráció és azok kombinációi) az algák és a békalencsék közötti verseny kimenetelét. Ezért megvizsgáltuk az algák békalencsére gyakorolt hatásait egy tápelemgrádiens mentén kombinálva azon visszacsatoló hatásokkal, melyeket a békalencsék algákra gyakorolt árnyékolása eredményez. A vizsgálatban többtényezős kísérleti tervet alkalmaztunk, amelyben a kiindulási nitrogénkoncentráció öt szintjét kombináltuk négy árnyékolási szinttel (0–100 %), amelyek a békalencsék algákra gyakorolt árnyékolását utánozták.

Végül az alga-*Lemna* társkultúrákból az algák által az oldatból leválasztott tápelemeket visszapótoltuk a tápoldatba, és vizsgáltuk, hogy az egyes tápelemek hiánya hogyan befolyásolja a békalencse-kultúrák növekedését. Ebben a vizsgálatban célunk volt, hogy megtaláljuk az alga-békalencse- versenyben a tényleges limitáló tényezőket, valamint kimérjük ezek erősségét.

Eredmények

Axenikus *Lemna*-alga társkultúrákban alacsony (<50%) békalencse-borítottság mellett kommunális szennyvízen, mint tápoldaton, 18 vizsgált alga- és cianobaktérium-faj szignifikánsan csökkentette a békalencsék növekedési rátáját. A *Lemna*-kultúrák növekedésére az egysejtű zöldalgafajok (pl. *Auxenochlorella protothecoides*, *Chlamydomonas ehrenbergii*, *Chlamydomonas microscopica*, *Chloromonas* sp., *Desmococcus olivaceus*) voltak a legerősebb gátló hatásúak. A szignifikáns hatású algák 31-79%-kal csökkentették a békalencsék növekedését. Az algafajok (*A. protothecoides*, *C. ehrenbergii*, *L. redekei*) kombinált hatásának vizsgálata során a vizsgált algák szignifikáns gátló hatást mutattak a békalencsék növekedésére, melyek következtében nyolc nap inkubáció után a *Lemna*-kultúrák növekedése teljesen megállt. Az alga-*Lemna* társkultúrákban a tápelemek dinamikája döntően az algáknak volt

tulajdonítható. Az inkubáció negyedik napjától a tápelemek a tápoldatból gyorsan az algafrakcióba kerültek (1. ábra). Ennek következtében a kultúrákban a tápoldat elemtartalma a magnézium, nitrogén, vas, mangán és cink esetén 82-92 % -kal, foszfor esetén pedig 99,9%-kal csökkent. Alacsony békalencse-borítottságon (<50%) a *Lemna*-szártagok nem gyakoroltak jelentős hatást a vizsgált algafajok növekedésére, mivel az algák biomasszája az algakultúrákban és a *Lemna*-alga-társ kultúrákban hasonló mintázatot mutatott. Az algák biomasszájának növekedése, különösen a 2. és 6. nap között, szorosan összefüggött a víz tápelem-tartalmának kimerülésével.



1. ábra. Az elemek százalékos megoszlása a *Lemna gibba*-szártagok, a víz és az algák között a *Lemna*-kultúrákban és a *Lemna*-alga- társ kultúrákban. A hibásávok az eredmények szórásai, n=3.

A laboratóriumi kísérletek azt mutatták, hogy a három domináns algafaj a pH növelésével valamint a foszfor, vas, és a nitrogén eltávolításával okozza a békalencsék növekedésének gátlását. Az oldat tápelemhiánya a szártagok elemkoncentrációjának (P, Fe) csökkenésében is megmutatkozott.

Nem axenikus akváriumi kísérletünkben alacsony és közepes nitrogénkoncentráción ($0,1\text{--}1\text{ mg N L}^{-1}$) -olyan körülmények között, ahol az algák nem voltak árnyékolásnak kitéve, ott az algák jelentősen gátolták (60–62%) a *Lemna* növekedését. Az algák gátló hatása viszont gyengült a nitrogénkoncentráció növekedésével, és abban az esetben is, ha azok nagyobb árnyékoltságnak voltak kitéve. Algakezelés hatására a békalencseszártagok klorofilltartalma a növekedési rátához képest még drasztikusabb csökkenést mutatott (72–80%). A víz és a *Lemna*-szártagok kémiai elemzése azt mutatta, hogy a *Lemna* növekedését az algák a nitrogén, a foszfor és a vas eltávolításával, valamint a fotoszintetikus tevékenységük pH-ra gyakorolt hatásával gátolták.

Tápelem-visszapótlásos kísérleteink alapján a *Lemna*-kultúrák növekedését az algák által okozott nitrogénhiány gátolta legerősebben, ezt követően a megemelkedett pH (10, 2), majd a foszfor- és vashiány (72%, 52%, 51%, 47%-os növekedésgátlás). A kísérlet utolsó napján az algák által okozott nitrogénhiány és a magas pH közel nullára csökkentette a békalencsék növekedését. A békalencsék teljes klorofilltartalmának csökkenése az algák által okozott nitrogénhiány esetén 97%-kal, vas- és foszforhiány esetén pedig 81 és 78%-kal esett vissza.

2. témakör: Alámerült és úszó hínárnövények közötti kölcsönhatások

Célkitűzések és módszerek

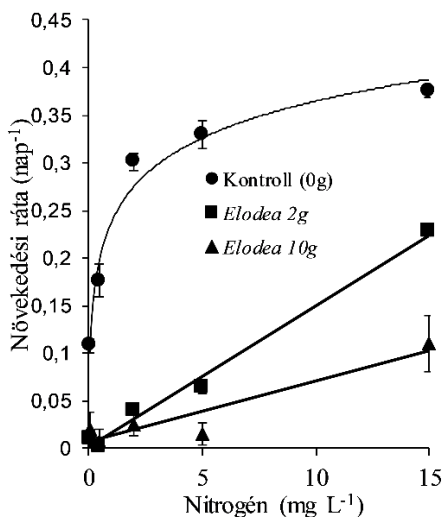
Laboratóriumi kísérleteinkben célunk volt megvizsgálni, hogy egy széles tápelem-koncentráció-tartományban hogyan befolyásolják az alámerült növények (*Elodea nuttallii*, *Ceratophyllum demersum*) a víztest tápelem-összetételét, és ezen keresztül hogyan hatnak az úszó vízinövények növekedésére. Azt a hipotézist teszteltük, hogy az

alámerült növények képesek -e olyan mértékben lecsökkenti a vízszlop tápelem-koncentrációját, hogy az megakadályozza a *Lemna gibba* növekedését. A növekedési kísérleteket statikus és időszakosan frissített tápoldattal végeztük, széles tápelem-koncentrációban ($0,2-15 \text{ mg N L}^{-1}$) 10-től 57 napos időintervallumban. A kísérletek alatt mértük a tápelemek (N, P, Fe, Mn) koncentrációját a tápoldatban és a békalecsék szártagjaiban. Továbbá elemeztük a *C. demersum* és a *L. gibba* magyarországi és hollandiai előfordulására és abundanciájára vonatkozó adatokat, és megvizsgáltuk mindkét faj előfordulását a tápelem-koncentráció függvényében.

Egy további akvárium vizsgálatban a felszínen úszó növényzet alámerült növényekre gyakorolt hatásait elemeztük. Azt feltételeztük, hogy hipertróf körülmények közepes növény-sűrűséggel párosulva, a szabadon úszó növények jelenléte az alga-növekedés visszaszorításával serkenti az alámerült növények növekedését. A feltételezést két széles körben elterjedt alámerült növényfajon vizsgáltuk: egy gyökerező (*Elodea nuttallii*) és egy gyökér nélküli (*Ceratophyllum demersum*) fajon. A vizsgálatokban széles növénydenzitás-tartományban megvizsgáltuk, hogyan változtatja meg a szabadon úszó púpos békalecsé a víz alatti fényviszonyokat, és ez hogyan befolyásolja az algák biomaszát, valamint az alámerült növények növekedését. Ezen túlmenően magyarországi és németországi terepi adatokat elemeztünk, hogy feltárjuk, hogy milyen összefüggés van a két alámerült növényfaj (*C. demersum*, *E. nuttallii*) és a szabadon úszó növények abundanciája között.

Eredmények

Elodea-Lemna-kölcsönhatások



2. ábra Az *Elodea* hatása a *Lemna gibba* relatív növekedési rátájára. (átlag $\pm$ szórás, $n = 3$).

Kísérleteink azt mutatták, hogy a tápelem-koncentráció növekedésével ($> 5 \text{ mg N L}^{-1}$) a *Lemna* növekedése egyre inkább felülmulta az *Elodea*-ét. Időszakosan frissített tápoldatú tenyészedényekben bár a kiindulási biomaszaarány a békalencsére nézve alacsony volt (*Lemna:Elodea* 1:10), ennek ellenére a legmagasabb tápelem-koncentráción (15 mg N L^{-1}) a *Lemna* biomaszája a 23. napon már hétszeresen felülmulta az *Elodea*-ét, a kísérlet végére (57. nap) pedig az *Elodea* teljesen kipusztult a tenyészedényekből.

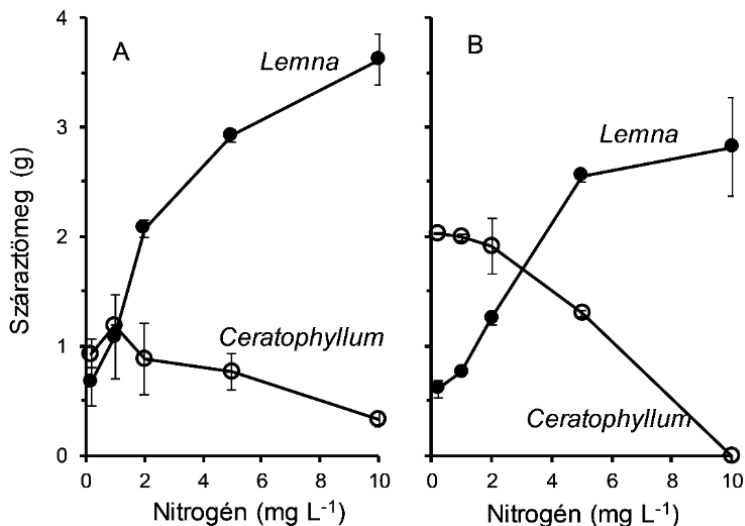
Statikus tápoldatú kísérletekben az inkubáció utolsó 4 napjától az *Elodea* 71-96%-kal csökkentette a békalencsék növekedési rátáját (RNR₆₋₁₀) (2. ábra). Általában a *Lemna* legnagyobb növekedéscsökkenését a $0,5\text{--}2 \text{ mg N L}^{-1}$ tápelem-koncentráció tartományában mutatta, ahol az RNR (6–10. nap) $0,05 \text{ nap}^{-1}$ alá csökkent. A kiindulási 5 mg N L^{-1} alatt az inkubáció utolsó napján a növekedési ráta értékei

már negatívba fordultak át *Elodea* jelenlétében. A békalencsék drasztikusan lecsökkent szöveti N-, Mn- és klorofill-koncentrációja azt mutatták, hogy a *Lemna* növekedésének gátlása elsősorban a tápelemek *Elodea* általi kontrollálásának tulajdonítható. *Elodea* hatására 45-ről 8 mg g⁻¹-ra csökkent a békalencsék N-koncentrációja. A tápelem-koncentráció növekedésével (5–15 mg N L⁻¹) azonban az *Elodea* gátló hatása fokozatosan gyengült. Az *Elodea* békalencsék növekedésére gyakorolt gátló hatása szignifikánsan nagyobb volt magasabb, mint kisebb *Elodea* denzitás mellett.

Ceratophyllum-Lemna kölcsönhatások

Mind a félig átfolyó, mind pedig a statikus tápoldatú kísérletek azt mutatták, hogy a *Lemna* biomasszája a *Ceratophyllum* denzitásának növekedésével csökkent. A *Ceratophyllum*-biomassza viszont a nitrogén koncentrációjának növekedésével csökkent, ami pedig a nagyobb *Lemna*-biomasszával volt kapcsolatos.

Időszakosan frissített tápoldatú kísérletben a *Ceratophyllum* jelenlétében 10 mg N L⁻¹ kiindulási koncentráción a *Lemna* már 14 nap alatt teljesen befedte az akváriumok felületét. Az alacsony kezdeti biomasszaarány ellenére (*Lemna* 0,5 g; *Ceratophyllum* 5 g) a legmagasabb nitrogénkoncentráción (10 mg N L⁻¹) a *Lemna* 50 nap elteltével 991%-kal meghaladta a *Ceratophyllum* biomasszáját. A *Ceratophyllum* biomasszája a társkultúrákban fokozatos csökkenést mutatott a nitrogénkoncentráció növekedésével. A legnagyobb N-koncentráción (10 mg L⁻¹) és a legnagyobb kezdeti denzitáson (20 g akvárium⁻¹) a *Ceratophyllum* hajtásai a kísérlet végére teljesen elpusztultak (3. ábra).

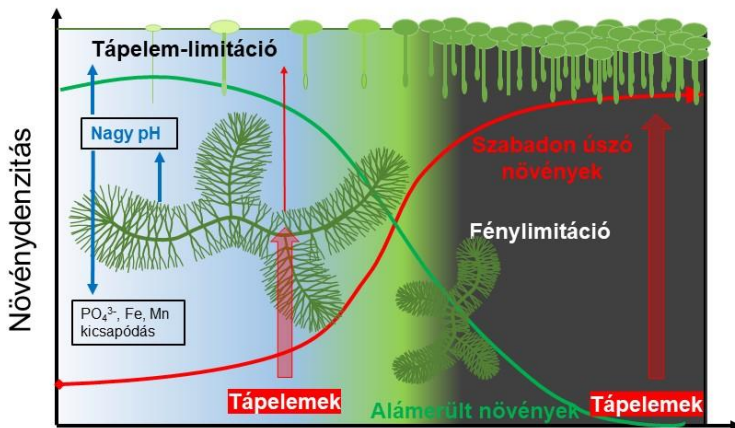


3. ábra Biomassza-változások a *Lemna*-*Ceratophyllum*- társ kultúrákban időszakosan frissített tápoldaton (50. nap) a nitrogénkoncentráció függvényében (átlag $\pm$ szórás, $n = 3$). Kiindulási *Lemna* : *Ceratophyllum* biomasszaarányok: 0,5 : 5 (A) és 0,5 : 20 (B).

Statikus tápoldatú kísérletben a kiindulási nitrogénkoncentrációtól függően a *Ceratophyllum* növények az első 8 napban 63-83%-kal csökkentették a *Lemna* növekedési rátáját. A *Ceratophyllum*-hajtások szignifikánsan erősebben gátolták a *Lemna* növekedését nagy növényi denzitáson (40 g) a kis denzitáshoz (5 g) képest. A kísérlet utolsó négy napja alatt a *Ceratophyllum* gátló hatása a békalencsékre tovább erősödött, amely során a legtöbb esetben az RNR 0,05 nap⁻¹ alá esett. A nitrogénkoncentrációtól függően a *Ceratophyllum*-növények (40 g) 57-75%-kal csökkentették a *Lemna* klorofillkoncentrációját.

Ceratophyllum jelenlétében a legtöbb tápelem koncentrációja már a kísérlet első négy napja alatt erős csökkenést mutatott. *Ceratophyllum* jelenlétében a kiindulási nitrogén- koncentrációtól és a *Ceratophyllum*-denzitástól függően a nitrogén koncentrációja már 2-6 nap után 0,04 mg L⁻¹-re csökkent. Négy nap elteltével pedig a P-, Fe-

és Mn-koncentrációk 0,02, 0,01 és 0,001 mg L⁻¹-re csökkentek, és a víz pH-ja 2 napon belül élesen 10,0 fölé emelkedett (4. ábra). *Ceratophyllum*-denzitás növekedésével a *Lemna*-szártagok nitrogén- és mangánkoncentrációja drasztikusan csökkent.



Összes nitrogénkoncentráció

4. ábra. A gyökértelen alámerült növények vagy a szabadon úszó növények dominanciájának fenntartásában szerepet játszó mechanizmusok.

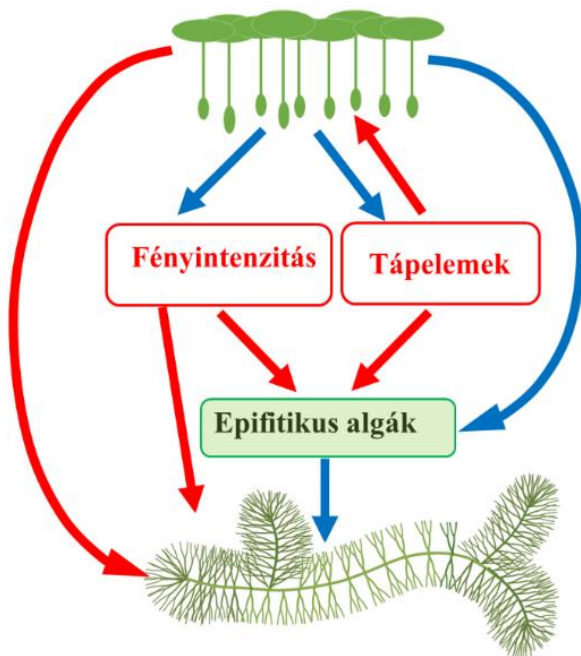
Terepi felmérések elemzése

A magyar felszíni vizek adatbázisa (n=305) és a holland csatornák felmérése (n=67) alapján az összes nitrogénkoncentráció $2,13 \text{ mg L}^{-1} \pm 0,17$ volt a *Ceratophyllum* által dominált víztestekben, míg a *L. gibba*-dominancia esetében az össznitrogén ennél jóval nagyobb volt ($4,72 \text{ mg L}^{-1} \pm 0,69 \text{ SH}$, n = 21). A *C. demersum* növényzeti borítása 3 mg L^{-1} összes N alatt nagyobb volt, mint a *L. gibba*-é, míg 5 mg N L^{-1} felett a *L. gibba* borítása haladta meg a *C. demersum*-ét. A *L. gibba* borítottsága negatív korrelációt mutatott a *C. demersum* borítottságával.

Lemna denzitásfüggő hatásai szubmerz növényeken

A *Lemna* denzitásának növelésével a vízfelszín alatti fényintenzitás negatív exponenciális függvény szerint csökkent. Az algák biomasszája a *Lemna*-*Ceratophyllum*-kultúrákban szignifikánsan nagyobb volt,

mint a *Lemna-Elodea* kultúrákban. A *Lemna*-borítás a kontroll kultúrákhoz képest az algabiomasszáat már alacsony kezdeti *Lemna*-denzitáson (5%) is erősen csökkentette. A *Lemna* denzitásának növekedésével az alga-biomassza értékek negatív logaritmikus mintázatot mutattak mind a két alámerült növényfaj kultúráiban.



5. ábra. Interakciók az abiotikus tényezők (víz alatti fényintenzitás, tápanyag-koncentráció), az epifitikus algák, a *Lemna* és a *Ceratophyllum* között közepes *Lemna*-denzitáson (250 g m^{-2}). A kölcsönhatás minőségét a nyíl színe jelzi (piros pozitív, kék negatív).

Közepes *Lemna*-borítás (50%) mellett a *Ceratophyllum* hozama a kontroll kultúrákhoz képest szignifikánsan növekedett. A *Lemna* 50% kiindulási borítás felett azonban már szignifikánsan csökkentette a *Ceratophyllum* hozamát, a legnagyobb *Lemna*-borítás (400%) pedig a *Ceratophyllum* teljes pusztulásához vezetett. Az *Elodea* hozama lineáris mintázatot mutatott a *Lemna*-borítás növekedésével, és

egyaránt szignifikánsan csökkent közepes (50%) vagy magasabb kezdeti *Lemna*-sűrűség hatására. Magas (10 mg N L⁻¹) kiindulási koncentráción pedig már a teljes (200%) kezdeti *Lemna*-denzitás is az *Elodea* teljes pusztulását eredményezte. A terepi adatok elemzése alapján a szabadon úszó növények borítása szignifikáns pozitív korrelációt mutatott a *Ceratophyllum* borításával, míg negatívát az *Elodea*-ével. Kimutattuk, hogy az úszó növények facilitáló vagy gátló hatást gyakorolhatnak az alámerült növények növekedésére, a borításuk mértékétől és a makrofítonfajtól függően. A *Lemna* *Ceratophyllum*-ra gyakorolt facilitáló hatásának legvalószínűbb oka az epifitikus alga-növekedés visszaszorítása volt (5. ábra).

3. témakör: A szubmerz növény-dominancia fenntartásának mechanizmusai

Célkitűzések és módszerek

A Liebig-féle minimumtörvény szerint a szabadon úszó növények növekedését a legszűkebb erőforrás határozza meg. Ezek alapján azt a hipotézist teszteltük, hogy az alámerült növények által létrehozott magas pH és az egyes tápelemek hiánya nem egyformán fontosak azok stabil dominanciájának fenntartásában a szabadon úszó növényekkel szembeni versenyben. Ennek érdekében társkultúrák és tápelemhiányos kísérleteket végeztünk, hogy összehasonlítsuk a nitrogén-, foszfor-, vas- és mangánlimitáció, valamint a megnövekedett pH egyedi hatásait, amelyeket a tócsagáz (*C. demersum*) potenciálisan kiválthat a békalencsék (*L. gibba*) növekedésének visszaszorítására. Emellett a laboratóriumi eredmények terepi megfigyelésekkel való kiegészítése érdekében a *C. demersum* magyarországi víztestekben való előfordulását és a helyszínek vízkémiai viszonyait elemeztük.

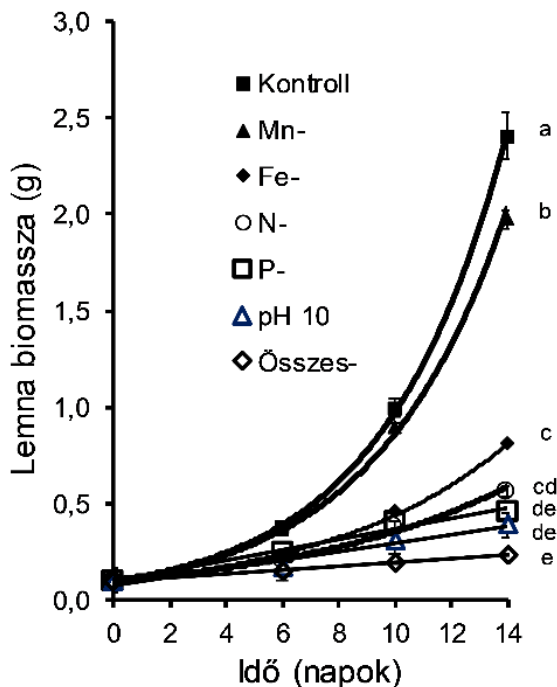
A korábbi vizsgálatokból még nem ismertük meg, hogy az alámerült növények által létrehozott magas pH önmagában milyen küszöbértékek felett vált ki jelentős növekedésgátlást a szabadon úszó növényeken. Egy újabb vizsgálatban azt a hipotézist állítottuk fel, hogy a kritikus pH-küszöbérték túllépése önmagában korlátozhatja a

szabadon úszó vízinövények növekedését, és ezt az értéket a sűrű alámerült növényi állományokban nappali fényviszonyok között a felső vízrétegben a víz pH-ja meghaladja. Ezen hipotézisek tesztelésére akváiumi körülmények között széles pH-tartományban vizsgáltuk a békalencsék (*Lemna gibba*) növekedését. Ezen túl szabadtéri mezokozmoszok *C. demersum*-mal fedett vizében mértük a pH tér- és időbeli változását, valamint terepi pH-méréseket végeztünk sűrű alámerült növényállományokban magyar és horvát víztestekben.

Eredmények

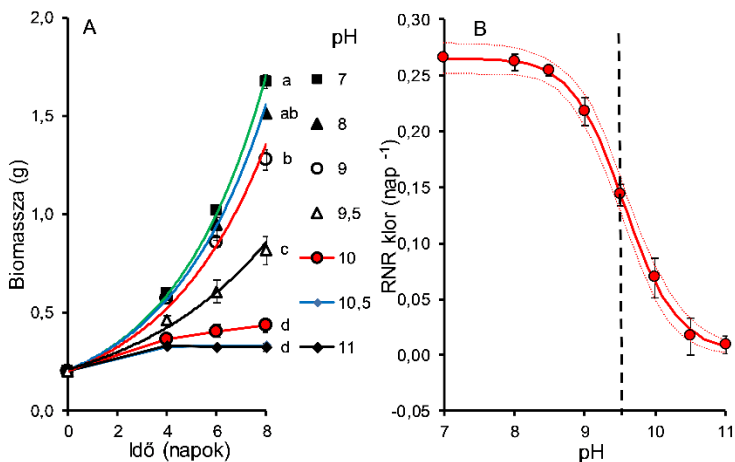
A *Ceratophyllum*ot tartalmazó akváriumokban a víz pH-ja már a második napon meghaladta a 9,60-ot, és a 10. napon pedig elérte a 10,02-t. A víz oldott szervesetlen nitrogén (NO_3^- , NH_4^+)-koncentrációja $0,2 \text{ mg L}^{-1}$ -re csökkent, és a PO_4^{3-} -P koncentrációja pedig $0,02 \text{ mg L}^{-1}$ alá esett négy napon belül. A mért mikroelemek (Fe, Mn, Zn, Cu, Mo) közül csak a vas- és mangánkoncentrációk mutattak jelentős csökkenést a *Ceratophyllum*ot tartalmazó kezelésekből.

A *Ceratophyllum*-*Lemna* társ kultúra-kísérletek után a tápoldatba történő tápelemek hozzáadása és a pH semlegesítése megszüntette a békalencsék növekedésgátlását. A kísérletileg vizsgált tényezők közül, amelyek jelentősen gátolták a *L. gibba* növekedését, a pH emelkedése volt a legerősebb hatású, ezt követte a P, N és Fe kimerülése. A Fe-, a N- és P-hiány 30%, 47% és 66%-kal, míg a magas pH 55%-kal csökkentette a *Lemna* növekedési rátáját (RNR_{6-14}). A *Lemna* klorofilltartalmában a nitrogénhiány eredményezte a legerősebb csökkenést (89%). A foszfor- és a vashiány 80%, 84%-kal csökkentette a *L. gibba* klorofilltartalmát, míg a magas pH pedig 83%-kal (6. ábra).



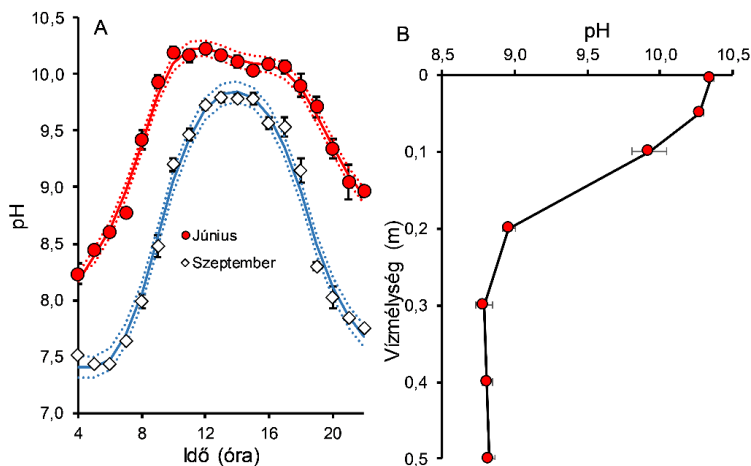
6. ábra. A *Ceratophyllum demersum*-mal együtt tenyésztett és a tápelemekkel kiegészített tápoldaton termesztett *Lemna gibba* biomasszája tápelemhiányos (N, P, Fe Mn) és magas pH-jú (10,0) tápoldaton (átlagok $\pm$ standard hiba, n = 4).

A terepi adatelemzések azt mutatták, hogy azokban a víztestekben, ahol a *C. demersum* dominál, az ortofoszfát-koncentrációk általában elegendőek voltak a szabadon úszó növények optimális növekedéséhez. Ugyanakkor a pH magas volt, és az oldott szerves N-koncentrációk az esetek 60%-ában nem érték el az optimális növekedéshez szükséges szintet. Az alacsony N-koncentrációk és az *C. demersum* által előidézett lúgos kémhatás tehát kulcsfontosságú tényezők a gyökér nélküli alámerült növények dominanciájának fenntartásában a szabadon úszó növényekkel szemben.



7. ábra. A pH hatása a *Lemna*-kultúrák biomasszájára (A) és a klorofill alapú növekedési rátájára (B) alapján (átlag $\pm$ szórás, $n = 3$).

Az alámerült növények által létrehozott magas pH békálencsékre gyakorolt hatásának vizsgálata szerint a pH 7-8,5 tartományban növekvő *Lemna*-kultúrák növekedési rátája nem különbözött szignifikánsan egymástól. A víz pH-jának további növekedésével azonban a békálencsék biomasszája és a szöveti klorofill-koncentrációja pH 9 felett erőteljesen lecsökkent. A nedvestömeg- és a klorofillalapú relatív növekedési ráta (RNR) 50%-os gátlása pH 9,8-nál és pH 9,6-nál következett be. A *Lemna* növekedése pH 10,0 felett szinte teljesen leállt, és pH 11-nél a RNR negatívvá vált. A pH növekedésével a *Lemna*- szártagok fotoszintetikus pigmentjeinek (klorofill és karotinoidok) koncentrációja és egymáshoz viszonyított aránya is jelentősen megváltozott. Az összes klorofillkoncentráció pH 8,5 felett, a fotoszintetikus hatékonyság (Φ PSII) pedig pH 9 felett mutatott lineáris csökkenést. A pH növekedésével a *Lemna*-szártagok nitrogén-, foszfor- és mangánkoncentrációja folyamatos csökkenést mutatott.



8. ábra. A pH napi alakulása 2 cm-rel a vízfelszín alatt egy *Ceratophyllum demersum*-mal borított mezokozmoszban (A). A pH változása a növekvő vízmélység mentén a sűrű *C. demersum*-takaró alatt (B) (átlag $\pm$ standard hiba, $n = 4$).

A nyári szezonban a *Ceratophyllum* sűrű állományával borított mezokozmoszok vizének felső rétegében a pH reggelente (7-9 óra) meredeken emelkedett, majd 10:00 és 17:00 között viszonylag állandó maradt, ezt követően pedig meredeken csökkent (8. ábra). Ennek megfelelően a víz felszíne közelében a pH 9,5-ös küszöbértéket 11 órán keresztül (8:30 és 19:30 között) haladta meg, míg a víz pH-ja 7 órán keresztül (10:00 és 17:00 között) emelkedett 10,0 fölé. Szeptemberben a *Ceratophyllum*-mal borított mezokozmosz vizének pH-ja szignifikánsan kisebb volt, mint júniusban. Azonban a *Lemna* növekedésének jelentős csökkentéséhez szükséges küszöbértéket még mindig 5 órán keresztül (11:00 és 16:00 között) haladta meg. Júniusban a legmagasabb pH-érték ($10,35 \pm 0,02$ SE) a mezokozmosz vízoszlopának legfelső 5 cm-es rétegében volt mérhető, és a víz a felső 14 cm-es rétegben haladta meg a pH 9,5-es küszöbértéket (8. ábra).

A sűrű alámerült növényzet 130 mintavételi helyszínen végzett vizsgálat során a vízfelszín alatt 5 cm-rel a legmagasabb pH-t a

Potamogeton crispus által dominált állományokban találtuk, ezt követték az *Elodea nuttallii* és a *Ceratophyllum demersum* állományai. A víz pH-ja erős pozitív korrelációt mutatott a vízhőmérséklettel. A Lónyay-főcsatorna mentén (Észak-Alföld) a *C. demersum* által dominált állományokban a víz felszínén a pH 7:30 és 11:00 között drasztikusan megemelkedett. A *Lemna* szignifikáns növekedésgátlásának küszöbértékét (pH > 9,5) a *Ceratophyllum*- és *Elodea*-állományokban a víz pH-ja 11, illetve 9 órán keresztül haladta meg.

4. témakör: Epifitikus algák, szabadon úszó és alámerült növények közötti kölcsönhatások

Célkitűzések és módszerek

A szabadon úszó és az alámerült gyökér nélküli növényzet közötti versenyt az epifitikus algák is jelentősen befolyásolhatják. Az epifiton biomaszáját a tápelemviszonyokon túl az algivör csigák mint fogyasztó szervezetek is döntően kontrollálják. Azonban eddig még nem ismert, hogy a csigák és az epifiton közötti kölcsönhatások miként befolyásolják az úszó és szubmerz gyökér nélküli növények versenyét. Ebben a vizsgálatban a csigák, az epifiton, az alámerült és a szabadon úszó növények közötti kölcsönhatásokat tártuk fel. Szabadon úszó (*Lemna gibba*) és alámerült gyökértelen (*Ceratophyllum demersum*) növényeket tenyésztettünk együtt a legelő csigák (*Radix labiata*) jelenlétében és hiányában.

Eredmények

A legelés hatása a növekedésre

Mind az algák (planktonikus és epifitikus), mind a *Ceratophyllum* jelentősen csökkentette a *Lemna* biomaszáját és növekedési rátáját. Alacsony nitrogénkoncentráción (0,5 mg L⁻¹) a *Ceratophyllum-Lemna*-társ kultúrákban nem volt szignifikáns különbség a *Lemna* növekedési rátájában csigák jelenlétében vagy hiányában. Magas nitrogénkoncentráción (5 mg L⁻¹) azonban a *Lemna* növekedési rátája szignifikánsan nagyobb volt csigák jelenlétében, mint csigák nélkül. A *Lemna-Ceratophyllum*-társ kultúrákban a csigák jelenléte

szignifikánsan emelte a *Ceratophyllum* növekedését, ugyanakkor 67-86%-kal csökkentette az algák biomasszáját.

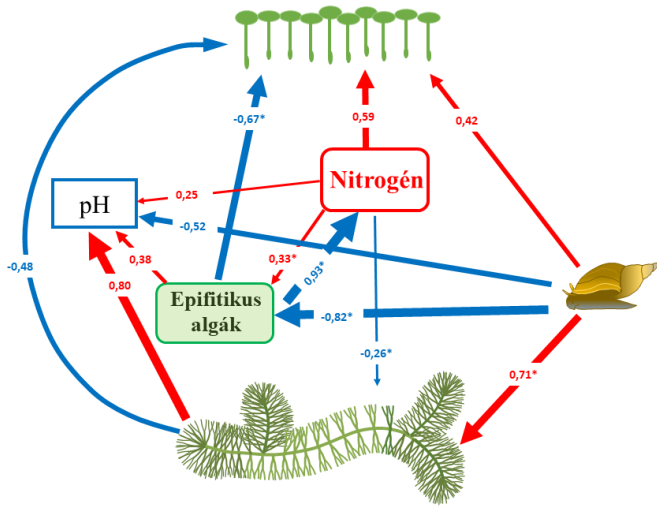
Kémiai összetétel változása

Lemna-Ceratophyllum-társkultúrákban a víz pH-értéke szignifikánsan kisebb volt, míg a víz oldott inorganikus nitrogén (NO_3^- -N, NH_4^+ -N)- és PO_4^{3-} -P -koncentrációja szignifikánsan magasabb volt csigák jelenlétében, mint hiányában. Magas nitrogénkoncentráció (5 mg L^{-1}) esetén a *Ceratophyllum-Lemna*-társkultúrák tápanyag (N, P)-eltávolítási hatékonysága általában fele akkora volt csigák jelenlétében, mint azok hiányában a kísérlet első hat napjában. *Lemna-Ceratophyllum*-társkultúrákban magas nitrogénkoncentráció mellett a csigák jelenléte jelentősen növelte a szöveti N-koncentrációt és a N-felvételt mind a két vízinövény esetében. Csigák jelenlétében a *Lemna* és a *Ceratophyllum* szöveti N-koncentrációja 8, illetve 15%-kal növekedett, a N-felvételük pedig 128, illetve 194%-kal, ugyanakkor az algák N-felvétele 96%-kal csökkent.

Terepi felmérés

A magyar felszíni vizek adatbázisának elemzése során nyilvánvalóvá vált, hogy a legelő csigák (*Lymnea*, *Radix*, *Planorbis* és *Viviparus* fajok) denzitása szignifikánsan pozitívan korrelált a *Ceratophyllum* borításával. A 13 európai ország makrofita felmérései alapján ($n=715$) a Fisher-féle egzakt teszt szignifikáns kapcsolatot mutatott a *Ceratophyllum* és *Lemna* borítása között. A *Lemna* és a *Ceratophyllum* borítása közötti korrelációt negatív hatványfüggvénnyel lehetett leírni. A magas *Lemna*-borítású (borítás > 30%) esetek száma 4,5-szer volt magasabb azoknál a helyeknél, ahol a *Ceratophyllum* borítása alacsony (0-30%) volt, összehasonlítva a magas *Ceratophyllum*-borítású helyekkel (>30%).

Strukturális egyenletmodellek (SEM)



9. ábra. Az abiotikus tényezők, az epifitikus algák, a legelő csigák, a szabadon úszó és a víz alatti növények (*Lemna*, *Ceratophyllum*) közötti kölcsönhatások. A strukturális egyenletmodellek által számított standardizált korrelációs koefficienseket a nyilakon jelöltük. A kapcsolat relatív erősségét a nyíl vastagsága jelzi (piros pozitív, kék negatív).

A teljes és korlátozott SEM-ek által számított standardizált korrelációs koefficiensek alapján a nitrogén koncentrációja növelte a *Lemna* (+0,59) és az epifitikus algák (+0,33) növekedését, ugyanakkor az oldott szerves nitrogén koncentrációjának 0,5 mg L⁻¹-ről 5 mg L⁻¹-re történő növelése csökkentette a *Ceratophyllum* növekedését (-0,26). Az epifitikus algák növelték a pH-t (+ 0,38), míg jelentősen csökkentették a szerves nitrogén (-0,93) és a foszfor (-0,96) koncentrációját és a *Lemna* biomasszáját (-0,67). A csigák erősen csökkentették az algák biomasszáját (-0,82) és csökkentették a pH-t (-0,52); ugyanakkor erős pozitív hatással voltak a *Ceratophyllum* (+0,71) és a *Lemna* (+0,42) növekedésére. Mind a *Ceratophyllum*, mind az epifitikus algák növelték a pH-t (+0,80, +0,38), ugyanakkor jelentősen csökkentették (-0,48, -0,67) a *Lemna* növekedését (9. ábra).

A dolgozat új eredményeinek összefoglalása tézisekben

- Az algák békalencsékre gyakorolt hatásának vizsgálatához sikerült axenikus *Lemna gibba*-klónt létrehoznom, továbbá izolálnom a békalencsés kistavakban élő leggyakoribb planktonikus algafajokat. Kimutattam, hogy alacsony békalencse-borításon az izolált algafajok nagyrésze (18 faj) gátolta a púpos békalencse (*Lemna gibba*)-kultúrák növekedését, melyek közül az egysejtű zöldalgafajok (pl. *Auxenochlorella protothecoides*, *Chlamydomonas ehrenbergii*, *Chlamydomonas microscopica*, *Chloromonas* sp., *Desmococcus olivaceus*) mutattak legerősebb gátló hatást.
- Sikerült feltárnom a planktonalga-békalencse kompetícióban a tápelemek mozgását. Megállapítottam, hogy alacsony békalencse-borítottság mellett a békalencsék az alga-békalencse kompetícióban "alulmaradtak", mivel a tápelemeket az algák nagyobb intenzitással vették fel. A tápoldat elemösszetételének változását az algák határozták meg, míg a *Lemna*-szártagok algák jelenlétében a tápoldat összetételére és az algák biomasszájára nem voltak hatással.
- Sikerült kifejlesztenem egy egyszerű módszert, amely nem steril körülmények között is alkalmas a békalencse-kultúrák nevelésére olyan vizsgálatokban, amelyekben el kell kerülni mind az algák gátló hatásait, mind pedig a békalencsék önárnyékolásának (intraspecifikus kompetíció) negatív hatásait. A módszer alkalmas hosszabb vizsgálati időt igénylő tesztek elvégzésére is.
- A planktonalgák és a békalencsék közötti kompetitív kölcsönhatások akváriumi léptékű vizsgálata során bizonyítottam, hogy az algák képesek alacsony nitrogénkoncentráción ($<1 \text{ mg N L}^{-1}$) a békalencsék (*Lemna gibba*) növekedését jelentős mértékben (72-80%) gátolni. Ugyanakkor az algák negatív hatása gyengült árnyékoltságuk és a víz tápelem-koncentrációjának növelésével.
- Kimutattam, hogy a planktonalgák és a békalencsék között a tápelemekért folyó kompetícióban a békalencsék növekedésgátlását az algák tápelemfelvétele és a pH növelése okozta, amely gátló

tényezők közül a nitrogénhiány bizonyult a legerősebbnek, ezt követte a pH-emelkedése, majd a foszfor- és a vashiány hatása.

- Kimutattam, hogy alacsonyabb tápelem-koncentráción ($< 2 \text{ mg N L}^{-1}$) az alámerült növények (*Elodea nuttallii*, *Ceratophyllum demersum*) erőteljesen lecsökkentik a *Lemna* növekedését. A drasztikusan lecsökkent szöveti nitrogén- és klorofillkoncentráció azt mutatták, hogy a *Lemna* növekedésének gátlása az alámerült növények által okozott alacsony tápelem-koncentrációnak volt tulajdonítható. A terepi adatok elemzésével feltártam, hogy a *C. demersum* olyan vizekben dominál a *L. gibba* felett, ahol a víz összes nitrogénkoncentrációja 3 mg N L^{-1} alatt volt. Eredményeink alátámasztják azt a hipotézist, hogy az alámerült növények képesek megakadályozni az úszó növények kolonizációját.

- A terepi adatok elemzésével feltártam, hogy a *L. gibba* dominanciája a *C. demersum* felett 5 mg N L^{-1} feletti összes N-koncentráción volt jellemző. Kísérletileg igazoltam, hogy magas nitrogénkoncentráción ($5\text{--}10 \text{ mg N L}^{-1}$) a *Lemna gibba* egyre nagyobb eséllyel szorítja ki az alámerült növényeket (*Elodea*, *Ceratophyllum*).

- Sikerült kimutatnom, hogy a szabadon úszó növények facilitáló vagy gátló hatást gyakorolhatnak az alámerült növények növekedésére, a borítás sűrűségétől és a makrofiton fajtoktól függően. Kimutattam, hogy az alacsony és közepes *Lemna*-denzitás serkentette a *Ceratophyllum*-ot, ugyanakkor visszavetette az *Elodea* növekedését. Az *Elodea* növekedése lineárisan csökkent a *Lemna* sűrűségével, míg a *Ceratophyllum* egy unimodális választ mutatott. A *Lemna* *Ceratophyllum*-ra gyakorolt facilitáló hatásának legvalószínűbb oka az epifitikus algák növekedésének visszaszorítása.

- Sikerült kimutatnom, hogy a gyökér nélküli alámerült növények (*Ceratophyllum demersum*) dominanciájának fenntartásában a különböző tápelemek hiánya, a magas pH és az allelopátia milyen szerepet játszik a szabadon úszó versenytársaik (*L. gibba*) növekedésének megfékezésében. A *Lemna*-ra ható gátló tényezők közül a pH emelkedése volt a legerősebb, ezt követte a foszfor, a nitrogén és a vas kimerülésének negatív hatása. Megállapítottam, hogy terepi körülmények között a vizsgált kulcstényezők közül *C.*

demersum sűrű állományai által előidézett lúgos kémhatás és az alacsony N-koncentráció a két legfontosabb limitáló tényező az alámerült növények dominanciájának fenntartásában a szabadon úszó növényekkel szemben.

- Sikerült bizonyítanom, hogy az alámerült növények (*Ceratophyllum demersum*) sűrű állományai felett az általuk kiváltott magas pH önmagában hatékonyan képes korlátozni a szabadon úszó versenytársak (*Lemna gibba*) növekedését. Mezokozmosz- és terepi méréseink igazolták, hogy ilyen körülmények nyáron 12 órán keresztül is előfordulhatnak a víz felső rétegében.

- Sikerült bizonyítanom, hogy az epifiton és az őket fogyasztó csigák hipetróf körülmények alatt képesek befolyásolni az úszó és az alámerült nem gyökerező növények versenyét. Sikerült feltárnom, hogy a *Ceratophyllum*-epifiton-komplex legelő csigák nélkül gyorsabban csökkentette a közeg N- és P-koncentrációját, valamint magasabb pH-értékeket eredményezett, mint csigák jelenlétében. Ezzel bizonyítottam, hogy a szubmerz növények epifitonja által létrehozott vízkémiai változások kedvezőtlenebb feltételeket teremtettek a szabadon úszó növények növekedése számára. A csigák jelenléte közvetetten növelte mind a *Lemna*, mind a *Ceratophyllum* növekedését, szöveti N-koncentrációját és nitrogénfelvételét. A *Ceratophyllum* epifitonnal együtt 20%-kal nagyobb mértékben limitálta a *Lemna* növekedését, mint a *Ceratophyllum* önmagában. Ezzel bizonyítottam, hogy az epifitont legelő csigák gyengítik a makrofiton-epifiton-komplex *Lemna*-ra gyakorolt negatív hatását.

Az értekezésben tárgyalt impaktfaktoros publikációk

Szabó S, Braun M, Borics G. 1999. Elemental flux between algae and duckweeds (*Lemna gibba*) during competition. Archiv für Hydrobiologie 146:355-367.

Szabó S, Roijackers R, Scheffer M. 2003. A simple method for analysing the effects of algae on the growth of *Lemna* and preventing algal growth in duckweed bioassays. Archiv für Hydrobiologie 157:567–575.

- Roijackers RMM, **Szabó S**, Scheffer M. 2004. Experimental analysis of the competition between algae and duckweed. *Archiv für Hydrobiologie* 160: 401–412.
- Szabó S**, Roijackers R, Scheffer M, Borics G. 2005. The strength of limiting factors for duckweed during algal competition. *Archiv für Hydrobiologie* 164:127–140.
- Szabó S**, Scheffer M, Roijackers R, Waluto B, Braun M, Nagy PT, Borics G, Zambrano L. 2010. Strong growth limitation of a floating plant (*Lemna gibba*) by the submerged macrophyte (*Elodea nuttallii*) under laboratory conditions. *Freshwater Biology* 55:681–690.
- Koleszár G, Nagy Z, Peeters ETHM, Borics G, Várbíró G, Birk S, **Szabó S**. 2022b. The role of epiphytic algae and grazing snails in stable states of submerged and of free-floating plants. *Ecosystems* 25:1371–1383.
- Szabó S**, Koleszár G, Braun M, Nagy Z, Vicei TT, Peeters ETHM. 2022a. Submerged rootless macrophytes sustain a stable state against free-floating plants. *Ecosystems* 25:17–29.
- Szabó S**, Koleszár G, Zavanyi G, Nagy PT, Braun M, Hilt S. 2022b. Disentangling the mechanisms sustaining a stable state of submerged macrophyte dominance against free-floating competitors. *Frontiers in Plant Science* 13, 963579.
- Szabó S**, Csizmár A, Koleszár G, Oláh V, Birk S, Peeters ETHM. 2024. Density-dependent facilitation and inhibition between submerged and free-floating plants. *Hydrobiologia* 851:2749–2760.
- Szabó S**, Fedor N, Koleszár G, Braun M, Korponai J, Kočić A, Hilt S, Oláh V. 2025. Submerged macrophytes can maintain stable dominance over free-floating competitors through high pH. *Freshwater Biology* 70:e14363.

**Az értekezésben nem tárgyalt, de a témával kapcsolatos
impaktfaktoros publikációk**

- Szabó S**, Braun M, Balázsy S, Reisinger O. 1998. Influences of nine algal species isolated from duckweed-covered sewage miniponds on *Lemna gibba* L. *Aquatic Botany* 60:189–95.
- Szabó S**, Braun M, Nagy P, Balázsy S, Reisinger O. 2000. Decomposition of duckweed (*Lemna gibba*) under axenic and microbial conditions: flux of nutrients between litter water and sediment, the impact of leaching and microbial degradation. *Hydrobiologia* 434:201–210.
- Scheffer M, **Szabó S**, Gragnani A, van Nes EH, Rinaldi S, Kautsky N, Norberg J, Roijackers RMM, Franken RJM. 2003. Floating plant dominance as a stable state. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100:4040–4045.
- Szabó S**, Peeters ETHM, Várbiro G, Borics G, Lukács BA. 2019. Phenotypic plasticity as a clue for invasion success of the submerged aquatic plant *Elodea nuttallii*. *Plant Biology* 21:54–63.
- Szabó S**, Peeters ETHM, Borics G, Veres S, Nagy PT, Lukács BA. 2020. The ecophysiological response of two invasive submerged plants to light and nitrogen. *Frontiers in Plant Science* 10:1747.
- Koleszár G, Lukács BA, Nagy PT, **Szabó S**. 2022a. Shade tolerance as a key trait in invasion success of submerged macrophyte *Cabomba caroliniana* over *Myriophyllum spicatum*. *Ecology and Evolution* 12:e9306.
- Koleszár G, Lukács BA, 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.

A tézisfüzetben hivatkozott további közlemények

- Brönmark C, Vermaat JE. 1998. Complex fish-snail-epiphyton interactions and their effects on submerged freshwater

- macrophytes. In: Jeppesen E, Søndergaard M, Søndergaard M, Christoffersen K, editors. The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Vol. 131. Ecological Studies. New York, NY: Springer New York. pp 47–68.
- de Tezanos Pinto P, O’Farrell I. 2014. Regime shifts between free-floating plants and phytoplankton: a review. *Hydrobiologia* 740:13–24.
- Jäger CG, Diehl S. 2014. Resource competition across habitat boundaries: asymmetric interactions between benthic and pelagic producers. *Ecological Monographs* 84:287–302.
- Janse JH, Van Puijenbroek PJTM. 1998. Effects of eutrophication in drainage ditches. *Environmental Pollution* 102:547–552.
- Janssen ABG, Hilt S, Kosten S, De Klein JJM, Paerl HW, Van De Waal DB. 2021. Shifting states, shifting services: Linking regime shifts to changes in ecosystem services of shallow lakes. *Freshwater Biology* 66:1–12.
- Jones JI, Young JO, Eaton JW, Moss B. 2002. The influence of nutrient loading, dissolved inorganic carbon and higher trophic levels on the interaction between submerged plants and periphyton. *Journal of Ecology* 90:12–24.
- Kazanjian G, Flury S, Attermeyer K, Kalettka T, Kleeberg A, Premke K, Köhler J, Hilt S. 2018a. Primary production in nutrient-rich kettle holes and consequences for nutrient and carbon cycling. *Hydrobiologia* 806:77–93.
- Landolt E, Kandeler R. 1987. The family of Lemnaceae - a monographic study vol. 2.. Veröff Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel Zürich 95, 638.
- Larson D. 2007. Growth of three submerged plants below different densities of *Nymphoides peltata* (S. G. Gmel.) Kuntze. *Aquatic Botany* 86:280–284.
- 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.

- MSZ 1484-13, 2009. Hungarian Standard. Spectrophotometric Determination of Nitrate Ion, Hungarian Standard Institution: Budapest, Hungary, 2009.
- MSZ EN ISO 6878 2004. Hungarian Standard. water quality. determination of phosphorus. ammonium molybdate spectrometric method.
- MSZ ISO 7150-1 1992. Hungarian Standard. determination of ammonium in water. manual spectrophotometric method. Budapest, Hungary: Hungarian Standard Institution.
- Phillips G, Willby N, Moss B. 2016. Submerged macrophyte decline in shallow lakes: What have we learnt in the last forty years? *Aquatic Botany* 135:37–45.
- Phillips GL, Eminson D, Moss B. 1978. A mechanism to account for macrophyte decline in progressively eutrophicated freshwaters. *Aquatic Botany* 4:103–126.
- Scheffer M. 1998. *Ecology of Shallow Lakes*. Chapman and Hall. London.
- Scheffer M, Hosper SH, Meijer M-L, Moss B, Jeppesen E. 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology and Evolution* 8:275–279.
- Scheffer M, Szabó S, Gragnani A, van Nes EH, Rinaldi S, Kautsky N, Norberg J, Roijackers RMM, Franken RJM. 2003. Floating plant dominance as a stable state. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100:4040–4045.
- Scheffer M, Van Nes EH. 2007. Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. *Hydrobiologia* 584:455–466.
- Smith SDP. 2014. The roles of nitrogen and phosphorus in regulating the dominance of floating and submerged aquatic plants in a field mesocosm experiment. *Aquatic Botany* 112:1–9.
- Song Y-Z, Kong ,Fan-Fan, Xue ,Yan, and Qin B-Q. 2015.

- Responses of chlorophyll and MDA of *Vallisneria natans* to nitrogen and phosphorus availability and epiphytic algae. *Journal of Freshwater Ecology* 30:85–97.
- Song Y-Z, Wang J-Q, Gao Y-X. 2017. Effects of epiphytic algae on biomass and physiology of *Myriophyllum spicatum* L. with the increase of nitrogen and phosphorus availability in the water body. *Environmental Science and Pollution Research* 24: 9548-9555.
- Vanderstukken M, Mazzeo N, Van Colen W, Declerck S a. J, Muylaert K. 2011. Biological control of phytoplankton by the subtropical submerged macrophytes *Egeria densa* and *Potamogeton illinoensis*: a mesocosm study. *Freshwater Biology* 56:1837–1849.
- van Gerven LPA, de Klein JJM, Gerla DJ, Kooi BW, Kuiper JJ, Mooij WM. 2015. Competition for light and nutrients in layered communities of aquatic plants. *The American Naturalist* 186:72–83.
- van Zuidam JP, Peeters ET. 2013. Occurrence of macrophyte monocultures in drainage ditches relates to phosphorus in both sediment and water. *SpringerPlus* 2:564.
- Yang L, He H, Guan B, Yu J, Yao Z, Zhen W, Yin C, Wang Q, Jeppesen E, Liu Z. 2020. Mesocosm experiment reveals a strong positive effect of snail presence on macrophyte growth, resulting from control of epiphyton and nuisance filamentous algae: Implications for shallow lake management. *Science of The Total Environment* 705:135958.

Nyíregyháza, 2025. szeptember 03.

.....

Dr. Szabó Sándor