

MTA Doktori Pályázat  
Doktori értekezés

Vízinövények és algák közötti kölcsönhatások változó környezetben

Dr. Szabó Sándor



2025 Nyíregyháza

# Tartalomjegyzék

|      |                                                                                         |    |
|------|-----------------------------------------------------------------------------------------|----|
| 1.   | Előszó.....                                                                             | 4  |
| 1.1. | Célkitűzés .....                                                                        | 5  |
| 1.2. | A tanulmány szerkezete.....                                                             | 5  |
| 2.   | Általánosan használt módszerek .....                                                    | 7  |
| 2.1. | A növények inkubálása .....                                                             | 7  |
| 2.2. | Kezelések hatásainak mérése .....                                                       | 7  |
| 2.3. | Analitikai módszerek.....                                                               | 7  |
| 3.   | Az elemek mozgása az algák és a békalencsék közötti kompetícióban.....                  | 8  |
| 3.1. | Bevezetés .....                                                                         | 8  |
| 3.2. | Módszerek .....                                                                         | 8  |
| 3.3. | Eredmények .....                                                                        | 10 |
| 3.4. | Értékelés .....                                                                         | 14 |
| 4.   | Az algák és a békalencsék közötti kompetíció kísérleti elemzése .....                   | 16 |
| 4.1. | Bevezetés.....                                                                          | 16 |
| 4.2. | Módszerek .....                                                                         | 16 |
| 4.3. | Eredmények.....                                                                         | 18 |
| 4.4. | Értékelés .....                                                                         | 20 |
| 4.5. | Következtetések.....                                                                    | 21 |
| 5.   | Az algák békalencsékre gyakorolt limitáló tényezői .....                                | 22 |
| 5.1. | Bevezetés .....                                                                         | 22 |
| 5.2. | Módszerek .....                                                                         | 22 |
| 5.3. | Eredmények.....                                                                         | 24 |
| 5.4. | Értékelés .....                                                                         | 27 |
| 6.   | Az alámerült gyökerező makrofitonok hatása a szabadon úszó növényekre.....              | 29 |
| 6.1. | Bevezetés.....                                                                          | 29 |
| 6.2. | Módszerek .....                                                                         | 29 |
| 6.3. | Eredmények.....                                                                         | 31 |
| 6.4. | Értékelés .....                                                                         | 36 |
| 6.5. | Következtetések.....                                                                    | 37 |
| 7.   | Az alámerült gyökértelen makrofitonok hatása a szabadon úszó növényekre.....            | 38 |
| 7.1. | Bevezetés .....                                                                         | 38 |
| 7.2. | Módszerek .....                                                                         | 39 |
| 7.3. | Eredmények.....                                                                         | 41 |
| 7.4. | Értékelés .....                                                                         | 46 |
| 8.   | Denzitásfüggő facilitáció és gátlás az alámerült és a szabadon úszó növények között ... | 49 |
| 8.1. | Bevezetés .....                                                                         | 49 |

|       |                                                                                      |     |
|-------|--------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 8.2.  | Módszerek.....                                                                       | 50  |
| 8.3.  | Eredmények .....                                                                     | 52  |
| 8.4.  | Értékelés.....                                                                       | 57  |
| 8.5.  | Következtetések.....                                                                 | 58  |
| 9.    | Az alámerült makrofitonok dominanciáját biztosító gátló mechanizmusok .....          | 59  |
| 9.1.  | Bevezetés .....                                                                      | 59  |
| 9.2.  | Módszerek.....                                                                       | 60  |
| 9.3.  | Eredmények .....                                                                     | 63  |
| 9.4.  | Értékelés.....                                                                       | 67  |
| 9.5.  | Következtetések .....                                                                | 68  |
| 10.   | A pH szerepe az alámerült és a szabadon úszó makrofitonok közötti kompetícióban..    | 69  |
| 10.1. | Bevezetés.....                                                                       | 69  |
| 10.2. | Módszerek .....                                                                      | 70  |
| 10.3. | Eredmények.....                                                                      | 72  |
| 10.4. | Értékelés .....                                                                      | 76  |
| 11.   | Epifitikus algák szerepe az úszó és alámerült hínarak közötti kölcsönhatásokban..... | 81  |
| 11.1. | Bevezetés.....                                                                       | 81  |
| 11.2. | Módszerek .....                                                                      | 82  |
| 11.3. | Eredmények.....                                                                      | 85  |
| 11.4. | Értékelés .....                                                                      | 89  |
| 12.   | Konklúzió, szintézis .....                                                           | 92  |
| 13.   | Az értekezés tézisei .....                                                           | 95  |
| 14.   | Köszönetnyilvánítás .....                                                            | 97  |
| 15.   | Irodalomjegyzék .....                                                                | 98  |
| 16.   | Függelék .....                                                                       | 111 |

# 1. Előszó

Felszíni vizeink a társadalom számára számos fontos szolgáltatást nyújtanak: ivóvíz, öntözés, rekreáció, halászat, tápelemkörforgás (Aylward et al. 2005). Ezeket az ökoszisztéma-szolgáltatásokat két jelentős tényező veszélyezteti: a növényi tápanyag-túlkínálat (eutrofizáció) és a globális klímaváltozás. Ezen környezeti változások együttes hatására vizes élőhelyeink élőlényközösségeiben egyes fajok populációi gyorsan előre törnek, míg másoké eltűnnek (Hautier et al. 2009). A klímaváltozás és az eutrofizáció egymás hatását felerősítve fokozzák a planktonalgák vagy a felszínen úszó hínárnövények dominanciáját (Netten et al. 2010, De Senerpont Domis et al. 2014), továbbá segítik egyes idegenhonos özönnövények invázióját is (Koleszár et al. 2024). Másrészt ugyancsak előidézik a vízminőséget pozitívan befolyásoló és egyben a legtöbb ökoszisztéma-szolgáltatást nyújtó alámerült hínárállományok visszaszorulását és pusztulását is (Jones et al. 2002). Ennek hatására jelentős ökológiai károk jelentkeznek, előidézve egyrészt az élőhelyek és azok vízminőségének romlását, valamint a biodiverzitás csökkenését (Hautier et al. 2009, Wang et al. 2021). Mindezek negatívan befolyásolják a vizes élőhelyek társadalmi használati értékét.

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 vizű, vagy pedig a fitoplankton által uralt turbid állapotok lehetnek (Scheffer et al. 1993, Scheffer 1998). Ugyanakkor a védettebb hullámszemes 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 békälencsés tavi rendszerekben is, amelyeket biofiltrációra vagy biomassza-termelésre létesítettek. Ennek háttérben 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, hullámszemes 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 makrofitonok 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 csatornáknak 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).

## 1.1. Célkitűzés

A hínárnövények és algák közötti biotikus interakciók kutatása megteremti az ökoszisztéma-szolgáltatások fenntartható használatának elméleti alapjait. Az értekezésben feltárom azokat a biológiai mechanizmusokat, amelyekkel 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.

## 1.2. A tanulmány szerkezete

A dolgozat vázát kilenc közlemény képezi. Ezek az utóbbi három évtizedben elvégzett azon kutatási eredményeinket mutatják be, amelyek hozzájárulnak a szabadon úszó és a szubmerz makrofitonok, továbbá a planktonikus és epifitikus algák közötti kölcsönhatások elméleti kérdéseinek tisztázásához, és hozzájárulnak az élőlénycsoportok között fentálló stabil állapotokat fenntartó mechanizmusok megértéséhez. A közlemények az alábbi négy szélesebb témakörhöz kapcsolódnak:

### Algák és úszó növények közötti kölcsönhatások

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.

### Alámerült és úszó hínárnövények közötti kölcsönhatások

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.

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, 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.

#### **A szubmerz növény-dominancia fenntartásának mechanizmusai**

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, 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.

#### **Epifitikus algák, szabadon úszó és alámerült növények közötti kölcsönhatások**

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.



Fehér tündérrózsa (*Nymphaea alba*)

## 2. Általánosan használt módszerek

### 2.1. 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) fémhalogénizzó (Philips HPI-T Plus) biztosította, az állandó vízhőmérsékletet pedig az az 5 m<sup>2</sup> felületű vízhűtési medence, amelybe az akváriumokat elhelyeztük.

### 2.2. 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) a következő képlet alapján kapjuk meg:

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

ahol  $M_0$  az adott növényfaj kiindulási-, míg  $M_t$  a t időpontban mért biomasszája (nedves- vagy szárítotttömeg),  $t$  = a kísérlet időtartama napokban megadva (Landolt és Kandeler 1987). A kísérlet adott időintervallumában (pl. 6-10. nap) mért RNR értékét alsó indexben jelöltük: RNR<sub>6-10</sub>. A növekedési ráta meghatározását a biomasszaértékeken (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.

### 2.3. 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<sub>3</sub>-val és 2 ml 30%-os H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>-dal 100 °C-on roncsoltuk. Az elroncsolt mintát 0,2 mL 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, továbbá a karotinoid koncentrációját spektrofotometriával mértük, és Lichtentaler (1987) módszerével számoltuk ki.

A víz pH-értékének mérése Orion Start 2000 pH-mérővel történt. A szűrt (0,45  $\mu\text{m}$ ) vízminták tápelem-koncentrációját (PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>-P, NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N, NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-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.

### 3. Az elemek mozgása az algák és a békalencsék közötti kompetícióban

#### 3.1. Bevezetés

A békalencsefélék hatékonyan képesek eltávolítani a tápanyagokat a szennyvízből, ezért gyakran használják őket utótisztító törendszerekben (Alaerts et al. 1996, Körner és Vermaat 1998, Paolacci et al. 2022). A nagy tápelem-koncentráció (N, P) azonban a planktonalgák intenzív elszaporodásához vezet, különösen, ha a növények borítása nem teljes (Walsh et al. 2021). Gyakori, hogy bealgásodott szennyvizet vezetnek békalencse borította utótisztító tavakba, ám ilyenkor egyes algafajok gátolhatják a békalencsék növekedését (Lamonica et al. 2016). Laboratóriumi vizsgálatok igazolták, hogy bizonyos cianobaktériumok kivonatai gátolják a békalencsefajok fejlődését (Chauhan et al. 1992, Saqrane et al. 2007). Ha a békalencsék borítása túlzottan lecsökken, akkor az algák gyors tápanyagfelvétele megakadályozhatja a tisztítórendszer regenerálódását (Zirschky és Reed 1988, Walsh et al. 2021). Bár a gátló hatású algafajok elszaporodása bizonyos baktériumközösségekkel visszaszorítható, ezt azonban eddig csak axenikus tenyészetekben tudták megoldani (Thanh Pham et al. 2025). Egy korábbi tanulmányunkban békalencsés szennyvíztisztító minitóból izolált algafajok hatását vizsgáltuk a *Lemna gibba* növekedésére különböző környezeti feltételek mellett (Szabó et al. 1998). Az algák által okozott kompetitív növekedésgátlás okait azonban még nem vizsgáltuk részletesen. A tanulmány célja, hogy feltárjuk, egy békalencse alapú szennyvíztisztító minitóban potenciálisan mely algafajok felelősek a békalencsék növekedésgátlásáért. További célunk, hogy megvizsgáljuk a tápelemek mozgását az algák és a békalencse között a tápelemekért folyó versenyben annak érdekében, hogy azonosítsuk azokat a kulcstényezőket, amelyek felelősek lehetnek a púpos békalencse (*Lemna gibba*) növekedésének visszaszorításáért. Az ilyen kulcstényezők azonosítása hozzájárul a békalencsén alapuló szennyvíztisztító rendszerek hatékony helyreállításához egy esetleges vízvirágzás esetén.

#### 3.2. Módszerek

##### Békalencsék és algafajok tenyésztése

Az axenikus púpos békalencse (*Lemna gibba*, továbbiakban *Lemna*-klónt Bowker et al. (1980) szerint állítottuk elő. A klónt kétszeresére hígított Hutner-tápoldaton (Landolt és Kandeler, 1987) neveltük, amelyet 200 mg L<sup>-1</sup> peptonnal, 200 mg L<sup>-1</sup> húskivonattal, 200 mg L<sup>-1</sup> élesztőkivonattal és 5 g L<sup>-1</sup> glükózzal egészítettünk ki, hogy a mikrobiális fertőzés láthatóvá váljon. A planktonikus és epifitikus algafajokat olyan műanyag tartályokból gyűjtöttük, amelyek kommunális szennyvizet tartalmaztak (0,4 m<sup>2</sup> vízfelület, 0,5 m mélység), és amelyeket részben (25% vagy 50%), illetve teljesen (100%) *Lemna* borított. Az izolált algafajokat Allen-agaron (Allen 1968) tenyésztettük ki, majd a fajokat fénymikroszkóppal határoztuk meg Felföldy (1972, 1985), Krammer és Lange Bertalot (1986, 1988) szerint. Összesen 26 algafajt sikerült izolálnunk, melyek tenyészeit Rippka (1988) szerint tisztítottuk. Az így nyert axénikus algafajokat Allen-tápoldaton neveltük tovább a tápoldatok beoltásához. A beoltás során 1 liter oldatba 1 mL algaszuszpenziót adtunk. Az alga- és *Lemna*-kultúrák inkubálását 54 μmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> fényintenzitáson, 16 óra világos/8 óra sötét fotoperióduson, 25 ±1,5 °C hőmérsékleten végeztük. A kísérletek kezdetén a békalencséből almintákat vettünk az egyes kultúrák növekedési rátáinak becsléséhez.

## Algafajok egyenkénti hatása

Ebben a vizsgálatban az egyes izolált algafajok *Lemna*-kultúrákra gyakorolt hatását mértük 50%-nál kisebb (alacsony) *Lemna*-borítottság mellett. Száz mL előülepített kommunális szennyvizet Erlenmeyer-lombikokba helyeztünk, melyeket 20 percig 120 °C-on autoklávoztuk. Az autoklávozott szennyvíz kémiai összetétele a következő volt (a koncentrációk mg L<sup>-1</sup>-ben vannak megadva): pH (6,75), NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N (20,6), NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N (0,23), PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>-P (6,91), Fe (0,266), Mn (0,049). Minden lombikba 12 steril *L. gibba* szártagot helyeztünk, majd a következő algafajok szuszpenziójával (0,1 mL) oltottuk be háromszoros ismétlésben: 1. zöldalgák- *Auxenochlorella protothecoides*, *Chlamydomonas ehrenbergii*, *Chlamydomonas microscopica*, *Chloroidium saccharophilum*, *Chloromonas* sp., *Desmococcus olivaceus*, Fonals zöldalga, *Phytomonadina*, *Sphaerellopsis* sp., 2. kovaalgák: *Lemnicola hungarica*, *Navicula veneta*, *Nitzschia palea*, *Platessa conspicua*, cianobaktériumok- *Nostoc* sp. *Aphanothece nidulans*, *Jaaginema neglectum*, *Jaaginema pseudogeminatum*, *Limnithrix redekei*, *Lyngbia* sp., *Microcystis* sp. *Planktolynghya limnetica*. A kontrolltenyészetek axénikusak maradtak. A kontroll és a *Lemna*-alga társkultúrákat tíz napig neveltük, majd a növényeket learattuk, és felületükről a rájuk tapadt algákat leöblítettük. A kísérlet elején a 12 szártagból vett alminták, a kísérlet végén pedig az algával kezelt és a kontroll tenyészetek klorofilltartalmát meghatároztuk meg (lásd 2.3. fejezet). Ezután kiszámoltuk a *Lemna*-kultúrák teljes, klorofillalapú növekedési rátáját, ami mutatta, hogyan befolyásolták az algakezelések a békalencsék növekedését (lásd 2.2. fejezet).

## Algafajok kombinált hatása

A kísérlet célja az volt, hogy megvizsgáljuk a három domináns algafaj (*Auxenochlorella protothecoides*, *Chlamydomonas ehrenbergii*, *Limnithrix redekei*) együttes hatását a *Lemna*-kultúrákra, továbbá, hogy feltárjuk az elemek mozgását a kompetíció során a víz, a planktonikus algák és a békalencsék között. A vegyes algás inokuláció esetében a fő kiválasztási kritérium az volt, hogy a faj domináns legyen a szennyvizes minitavakban élő planktonalgák között, továbbá jelentős gátló hatást fejtsen ki a *Lemna*-kultúrákra. Erlenmeyer-lombikokba (72 db) 100 mL kommunális szennyvizet helyeztünk, amelyeket autoklávoztunk (121 °C-on, 20 percig). A szennyvíz kémiai összetétele megegyezett az 1. kísérletben leírtakkal. A lombikok egy részét (18 darabot) *Auxenochlorella protothecoides*, *Chlamydomonas ehrenbergii*, *Limnithrix redekei* fajok szuszpenzióival (10-10-10 mL) inokuláltuk (algakezelés). A lombikok másik részét (18 darab) axénikusan hagytuk, melyekbe 12 axénikus *L. gibba*-szártagot helyeztünk (*Lemna*-kezelés). A harmadik lombikcsoportot (18 darab) *Auxenochlorella protothecoides*, *Chlamydomonas ehrenbergii*, *Limnithrix redekei* fajokkal együttesen inokuláltuk, melyekbe 12 axénikus *L. gibba*-szártagot helyeztünk (*Lemna*-alga kezelés). Ezen kívül további 18 darab kezeletlen lombikot is inkubáltunk, amelyek csupán 100 mL autoklávozott szennyvizet tartalmaztak kontrollként. A kultúrákat tíz napon át neveltük. Az 1., 2., 4., 6., 8. és 10. napon véletlenszerűen kiválasztottunk három lombikot minden csoportból, és a tartalmukat (*Lemna*-szártagok, víz, üledék és algabiomassza) elemeztük. A békalencsét tartalmazó kultúrák szártagjait megszámláltuk, és mind a nedves-, mind a száraztömegüket analitikai mérlegen mértük, majd a szártagok kémiai elemzését végeztük el. Az algakezelt lombikokban az algák sejtszámát fénymikroszkóppal meghatároztuk. A vízmintákat 10 percig centrifugáltuk (5000 RPM fordulatszámon). A felülúszót, az üledéket és a centrifugált algacsapadék kémiai összetételét elemeztük (lásd analitikai módszerek).

### Analitikai módszerek

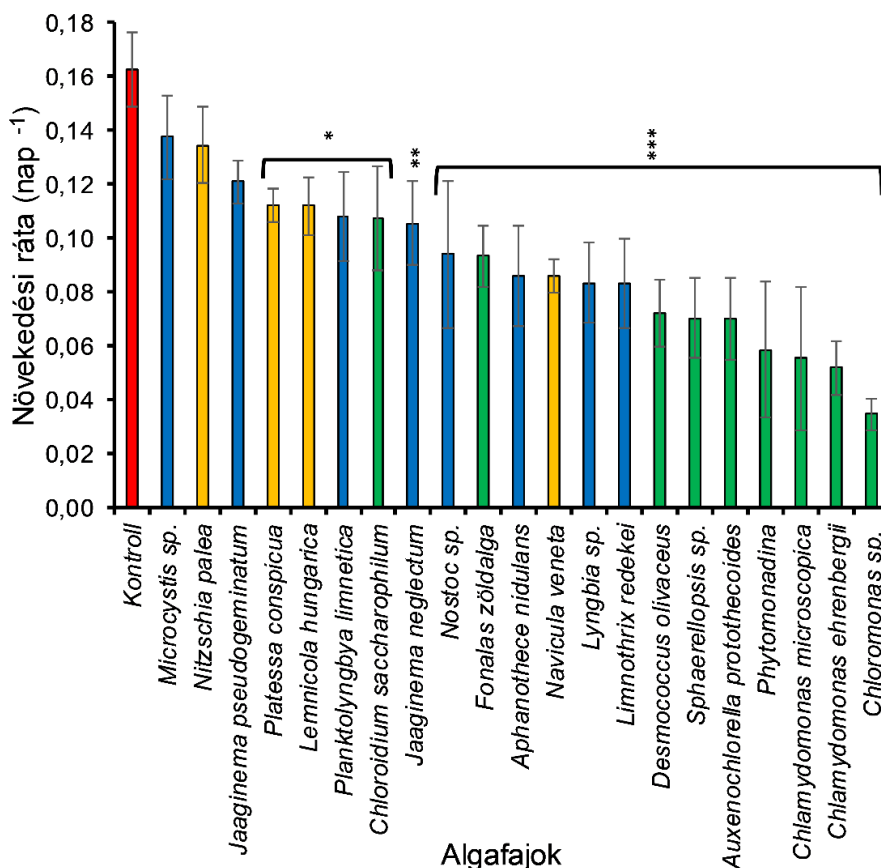
A szártagok és az algacsapadék a nitrogéntartalmát Vario EL elemanalizátorral mértük meg. A szártagok, az algacsapadék és az üledék elemeit (P, S, Na, K, Mg, Ca, Sr, Ba, Fe, Mn, Zn, Cu, Mo) a minta nedves roncsolása után meghatároztuk (ld. 2.3. fejezet). A vízben mértük a pH-t és a redoxpotenciált. Az ortofoszfátot fotometrikusan molibdát módszerrel mértük. A nitrátot standard addíciós módszerrel, nitrátszelektív elektródákkal határoztuk meg (Smart et al. 1983). Az ammóniumionot Kjeldahl-desztilláció után acidometriásan mértük. A vízmintában az elemek (S, Na, K, Mg, Ca, Sr, Ba, Fe, Mn, Zn, Cu, Mo, B) koncentrációit ICP OES-vel elemeztük (ld. 2.3. fejezet).

### Statisztikai módszerek

A statisztikai elemzésekhez SPSS/PC+ 4.0 programcsomagot (SPSS, 1990) használtunk. Az algafajok egyenkénti hatásának vizsgálata során az egyes algakezelt kultúrák klorofill alapú növekedési rátáit Tukey-tesztel vetettük össze. Algafajok kombinált hatásának kísérletében az axénikus *Lemna*-szártagok biomasszáját az algakezelt *Lemna*- szártagokéval hasonlítottuk össze páronkénti összehasonlítások (PÖ) segítségével.

## 3.3. Eredmények

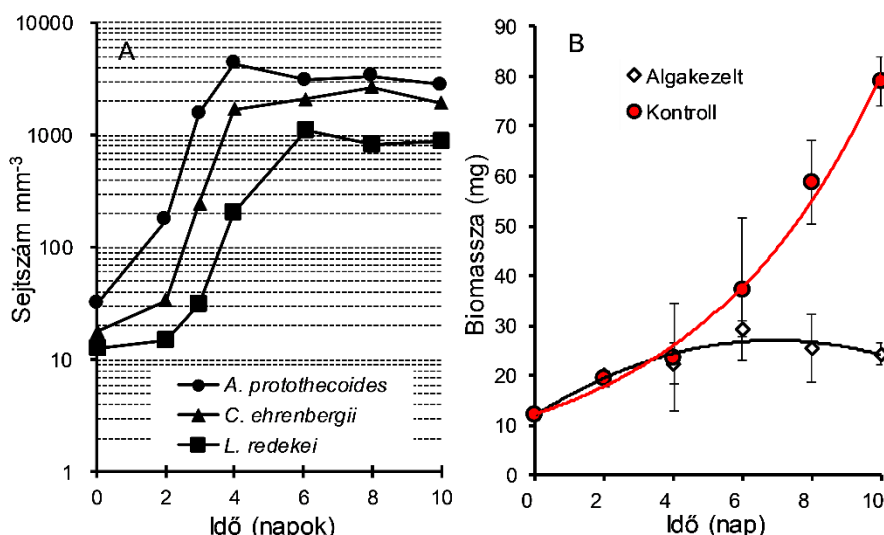
### Algafajok egyenkénti hatása



1. ábra. Algafajok egyedi hatása a *Lemna gibba* klorofillalapú növekedési rátájára. A hibaszávok az adatok szórását jelzik (n=3). Csillagokkal jelöltük azokat a kezeléseket, amelyek szignifikánsan különböztek (Tukey-teszt, \*P < 0,05, \*\*P < 0,01, \*\*\*P < 0,001) a kontrolltól. Az egyes taxonok színjelölése: zöldalgák (zöld), kovaalgák (sárga), cianobaktériumok (kék).

Alacsony (<50%) békalencse-borítottság mellett a kommunális szennyvízen a *Microcystis* sp., *Nitzschia palea* és a *Jaaginema pseudogeminatum* taxonok kivételével a többi 18 vizsgált alga- és cianobaktérium-faj szignifikánsan ( $P<0,05$ ) csökkentette a békalencsék növekedési rátáját. A szignifikáns hatású algák 31-79%-kal csökkentették a békalencsék növekedését. A *Lemna*-kultúrák növekedésére jellemzően a kovaalgák voltak legkevésbé hatással, a legerősebb gátló hatást pedig az egysejtű zöldalgafajok mutatták (1. ábra.).

### Algafajok kombinált hatása



2. ábra. Inokulált algák (*Auxenochlorella protothecoides*, *Chlamydomonas ehrenbergii*, *Limothrix redekei*) sejtszámának változása a *Lemna*-alगतárskultúrákban 10 napos inkubáció alatt (A). A *Lemna*-szártagok száraztömegének változása a *Lemna*-kultúrákban és *Lemna*-alga-kultúrákban. A hibásávok az adatok szórását jelzik (n=3).

A *Lemna*-alga-társ-kultúrákban egysejtű zöldalgák (*Auxenochlorella protothecoides*, *Chlamydomonas ehrenbergii*) legintenzívebb szaporodása a 2. és 4. nap között zajlott, majd a növekedésük lelassult. Az *L. redekei* sejtszáma viszont csak a 3. nap után kezdett jelentősen növekedni (2. ábra.). A békalencse jelenléte nem befolyásolta szignifikánsan ( $P>0,05$ ) az algák összbiomasszáját. Az inkubáció első hat napjában a három domináns algafaj (*Auxenochlorella protothecoides*, *Chlamydomonas ehrenbergii*, *Limothrix redekei*) együttes jelenléte nem gyakorolt szignifikáns hatást a *Lemna*-szártagok biomasszájára ( $P>0,05$ ). Ugyanakkor a 8-10. napokban a vizsgált algák szignifikáns ( $P<0,05$ -0,001 PÖ) gátló hatást mutattak a békalencse növekedésére. Ebben az időszakban a *Lemna*-kultúrák növekedése teljesen leállt, és a 10. napra a száraztömegük 83%-kal volt kisebb a kontrollénál (2. ábra.).

### Elemek koncentrációjának változásai

Az algáktól mentes *Lemna*-szártagokat tartalmazó lombikokban a békalencsék tápelem-felvétele miatt nem csökkent jelentősen a vízben lévő elemkoncentráció. Az elemkoncentráció változását inkább fizikai-kémiai folyamatok (pl. csapadékképződés, adszorpció és az elemek üledékbe kerülése) okozták, mint a szártagok tápanyag-eltávolítása. Az algakultúrák és a *Lemna*-alga-társ-kultúrák vizében viszont az elemkoncentráció (N, P, Mg, Fe, Mn, Cu) jelentősen csökkent a tíznapos inkubáció során, és a kétféle kultúra hasonló mintázatot mutatott. Az elemek koncentrációja a legélesebb csökkenést a 2. és 6. nap között mutatta. Algakezelés

hatására a 8. napon a víz magnéziumtartalma  $2 \text{ mg L}^{-1}$  alá, a foszfor- és vaskoncentrációja  $0,01 \text{ mg L}^{-1}$  alá, a mangáné pedig  $0,001 \text{ mg L}^{-1}$  alá csökkent. Az ammónium-nitrogén koncentrációja  $20,6$ -ról  $0,3 \text{ mg L}^{-1}$ -re csökkent a tíznapos algainkubáció során. A tápközeg pH-ja a 4. nap után  $10,0$  fölé emelkedett, ami  $5,5 \text{ mg mg L}^{-1}$ -szabad ammóniát eredményezett az oldatban.

1. táblázat A szártagok elemösszetételeinek változása a *Lemna*-alga-társ kultúrákban és a kontroll kultúrában. Az adatokat  $\text{mg g}^{-1}$  száraztömegértékben adtuk meg,  $n=3 \pm$  szórások.

| Idő (nap) | <i>Lemna</i> -alga-társ kultúra |               |                |
|-----------|---------------------------------|---------------|----------------|
|           | P                               | K             | Fe             |
| 0         | $7,1 \pm 0,59$                  | $59 \pm 4,9$  | $0,8 \pm 0,07$ |
| 2         | $6,4 \pm 0,32$                  | $28 \pm 1,4$  | $0,4 \pm 0,02$ |
| 4         | $3,8 \pm 0,71$                  | $11 \pm 2,1$  | $0,2 \pm 0,05$ |
| 10        | $0,9 \pm 0,07$                  | $7 \pm 0,6$   | $0,2 \pm 0,02$ |
|           | <i>Lemna</i> -kultúra           |               |                |
|           | P                               | K             | Fe             |
| 2         | $6,6 \pm 0,52$                  | $33 \pm 2,6$  | $0,4 \pm 0,03$ |
| 4         | $5,4 \pm 2,43$                  | $24 \pm 10,7$ | $0,9 \pm 0,42$ |
| 10        | $7,0 \pm 0,44$                  | $22 \pm 1,4$  | $1,9 \pm 0,12$ |

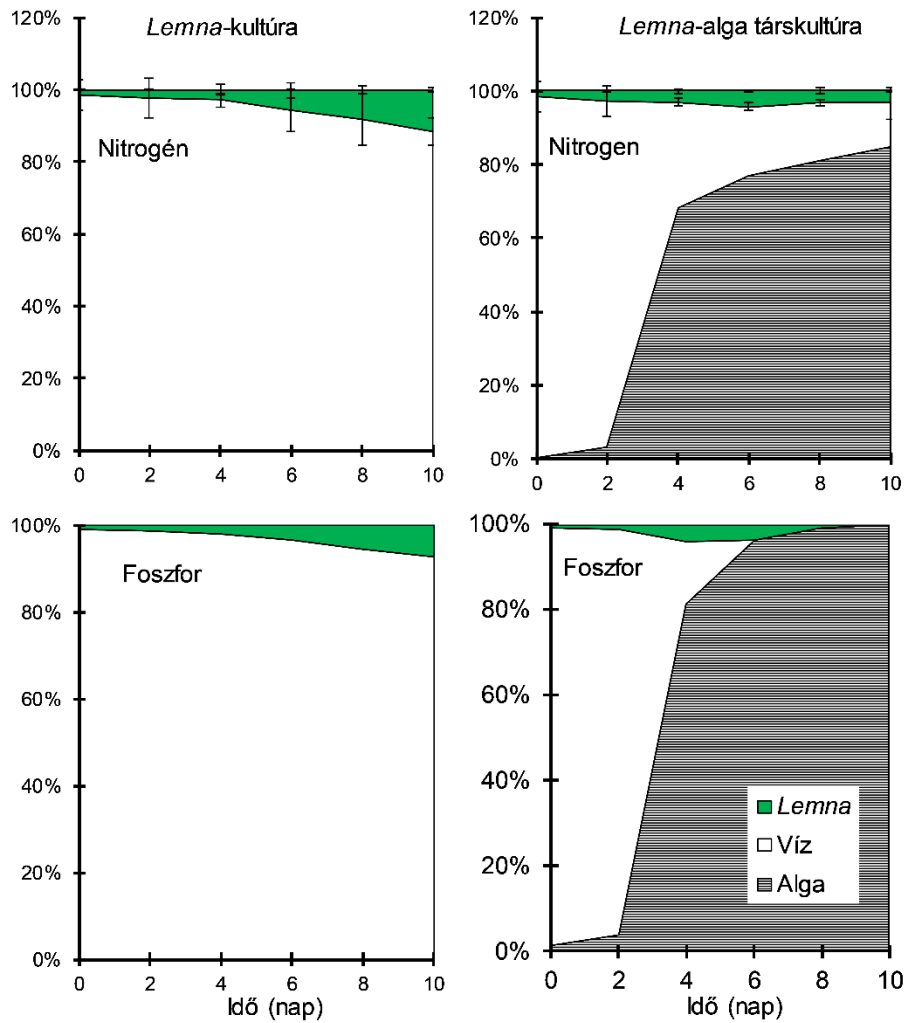
A *Lemna*-alga-társ kultúrákban nemcsak a víz, hanem a békalencsék elemkoncentrációja is jelentősen csökkent (2. táblázat). Az inkubáció 10. napján a *Lemna*-alga-társ kultúrák szártagjaiban a foszfor 87%-kal, a vas 90%-kal, a kálium 70%-kal a mangán 56%-kal csökkent.

## Elemdinamika

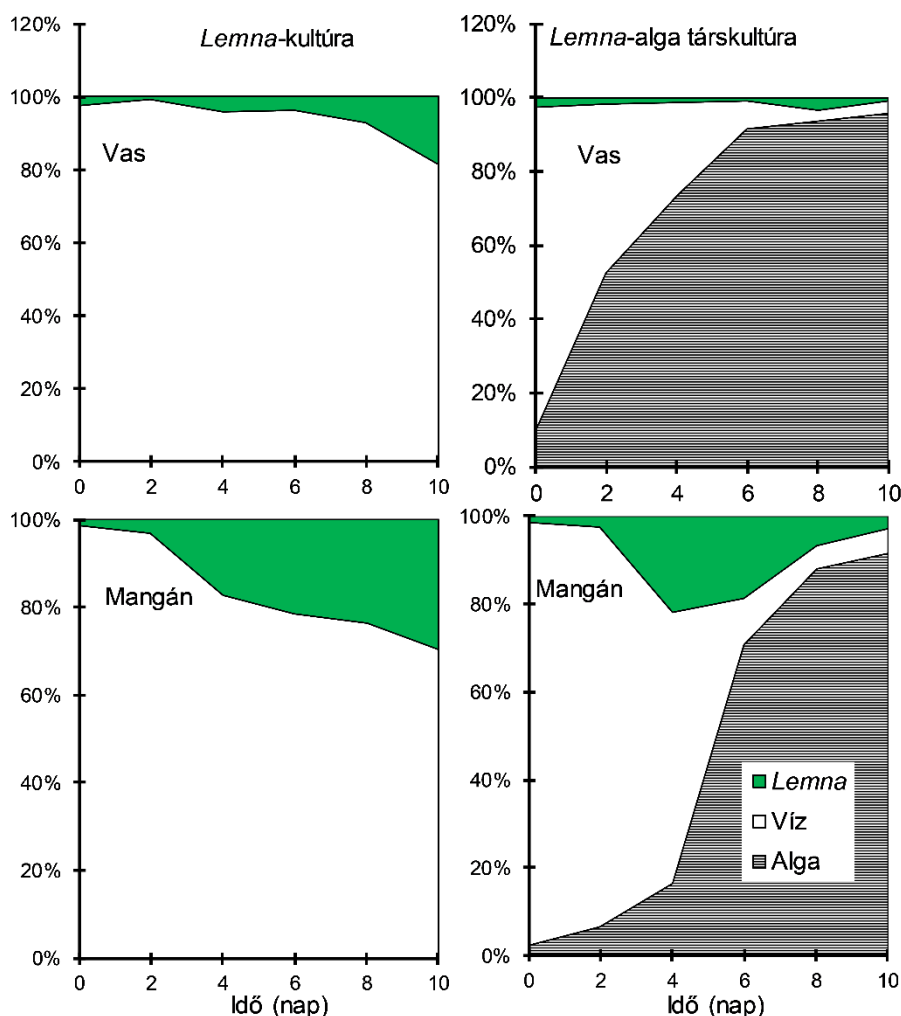
Az elemek áramlását a víz, az algabiomassza, a békalencseszártagok és az üledék kémiai analizisével követtük nyomon. Minden egyes tenyészedényben kiszámoltuk, hogy az egyes kompartmentek (víz, üledék, alga, *Lemna*) hány százalékkal járulnak hozzá egy adott elem tenyészedényben levő összmenyiségéhez. A kiindulási napon az elemek közül Mg, N, P, Mn és a Zn több mint 90%-a a tápoldatban volt jelen. A vizsgált elemek egy kisebb gyűjtőhelye az üledék volt, mivel a kiindulási *Lemna*-szártagok és az inokulált algasejtek a vizsgált elemek összes mennyiségének kevesebb, mint 2 %-át tartalmazták (3. ábra., 4. ábra.).

A *Lemna*-kultúrákban az elemek a tápoldatból egyrészt csapadék formájában az üledékbe kerültek, másrészt a növények elemfelvétele révén a békalencseszártagokba. Az elemfelvétellel a tenyészedényekben a magnézium 2 %-a, a nitrogén 14%-a, a foszfor 4 %-a, a mangán 18 %-a, a cink 2 %-a került a szártagokba (3. ábra., 4. ábra.). A *Lemna*-szártagok elemfelvétele következtében nem csökkent jelentős mértékben a tápoldat elemtartalma a kezelés alatt. Az elemmozgás sokkal nagyobb volt a tápoldatból az üledékbe, mint a békalencseszártagokba.

Az algakultúrákban és az alga-*Lemna*-társ kultúrákban az elemdinamika nagyrésze az alga kezelésnek volt tulajdonítható. Az inkubáció negyedik napjától a tápelemek a tápoldatból gyorsan az algafrakcióba kerültek. A kultúrákban a tápoldat elemtartalmának csökkenésével az üledékben levő elemek is (P, Mn, Zn, Cu) a tápoldatba, majd onnan az algafrakcióba kerültek. A kezelés 10. napján a magnézium 78%-a, a nitrogén 83%-a, a foszfor 79 %-a, a vas 61%-a, a mangán 63%-a, a cink 80%-a a tápoldatból és az üledékből az algafrakcióba vándorolt. Ennek következtében a kultúrákban a tápoldat elemtartalma a magnézium, nitrogén, vas, mangán és cink esetén 82-92%-al, foszfor esetén pedig 99,9%-al csökkent.



3. ábra. Az elemek százalékos megoszlása a *L. gibba*-szártagok, az algák (*Auxenochlorella protothecoides*, *Chlamydomonas ehrenbergii*, *Limothrix redekei*) és a víz között a *Lemna*-kultúrákban és a *Lemna*-alga-társzkultúrákban. A hibasávok az eredmények szórásai, n=3.



4. ábra. Az elemek százalékos megoszlása a *L. gibba* szártagok, az algák (*Auxenochlorella protothecoides*, *Chlamydomonas ehrenbergii*, *Limothrix redekei*) és a víz között a *Lemna*-kultúrákban és a *Lemna*-alga-társzkultúrákban. A hibásávok az eredmények szórásai,  $n=3$ .

### 3.4. Értékelés

Kísérletünkben alacsony békalencse-borítottságon (<50%) a *Lemna*-szártagok nem gyakoroltak jelentős hatást a három vizsgált alga növekedésére, mivel az algák biomaszája az algakultúrákban és a *Lemna*-alga-társzkultúrákban hasonló mintázatot mutatott. Az algák biomaszájának növekedése, különösen a 2. és 6. nap között, szorosan összefüggött a víz tápelemtartalmának kimerülésével. A tápoldat tápelemtartalmának csökkenését az algák gyors fotoszintézise miatt létrejövő megemelkedett pH is okozhatta, melynek következtében az egyes tápelemek (vas, foszfor, mangán) a közegből kicsapódtak (Stumm és Lee 1960, Otsuki és Wetzal 1972, Stumm és Morgan 1996).

#### A szennyvíz kémiai összetétele algák kezelés után

Az algák erőteljes versenyhelyzetet teremtettek a tápanyagokért a békalencsével szemben, mivel az algák tápanyag-eltávolítása sokkal gyorsabb volt, mint a szártagoké. A víz elemösszetételét döntően az algák határozták meg, míg a *Lemna*-szártagok algák jelenlétében nem voltak hatással a tápoldat összetételére. A kevert algainkubáció során a S, Na, K, Ca, Mg, Cu és Mo koncentrációja elegendő volt a békalencse optimális növekedéséhez (Yoshimura 1943, Eyster 1966). Ugyanakkor a nitrogén koncentrációja a 4. nap után már nem volt

megfelelő a növények számára (Rejmankova 1981, Landolt and Kandeler 1987). A foszfor a 6. napra, a vas pedig a 8. napra kimerült a vízből, így koncentrációjuk a békalencsefajok számára szükséges minimális szint alá csökkent (Eyster 1966, Landolt 1986). Az algakezelés következtében a pH messze a békalencsefajok optimális növekedéséhez szükséges pH-tartomány fölé emelkedett (McLay 1974, 1976, Landolt és Wildi 1977). Az oldat lúgosabbá válásával az ammóniumion szabad ammóniává alakult, amelyről ismert, hogy toxikus a békalencsére (Wang 1991). Az algák lúgosító hatása révén, az emelkedett pH miatt a szabad ammónia koncentrációja  $5,5 \text{ mg L}^{-1}$ -re emelkedett, amely hozzájárulhatott a békalencsék növekedésének gátlásához.

### Laboratóriumi eredmények

A laboratóriumi kísérletek azt mutatták, hogy a három domináns algafaj a pH növelésével és a foszfor, vas, nitrogén eltávolításával hozzájárul a békalencsék növekedésének gátlásához. Az oldat tápelemhiánya a szártagok elemkoncentrációjának csökkenésében is megmutatkozott. A foszfor koncentrációja a szártagokban  $7,1$ -ről  $0,9 \text{ mg g}^{-1}$ -ra csökkent, amely jelentősen alacsonyabb, mint az optimális növekedésű békalencsefajoknál tapasztalt tartomány ( $5,7$ - $26 \text{ mg g}^{-1}$ ) (Portielje és Roijackers 1995, Vermaat és Hanif 1998). Az algák növekedése révén a vas és foszfor potenciálisan limitáló tényezővé vált a békalencsék számára. Hogy felmérjük, a korlátozó tényezők milyen mértékben gátolják a békalencsék növekedését, tápanyag-visszapótlásos kísérleteket végeztünk, melyek eredményeit az értekezés ötödik fejezete mutatja be.



Púpos békalencse (*Lemna gibba*)

## 4. Az algák és a békalencsék közötti kompetíció kísérleti elemzése

### 4.1. Bevezetés

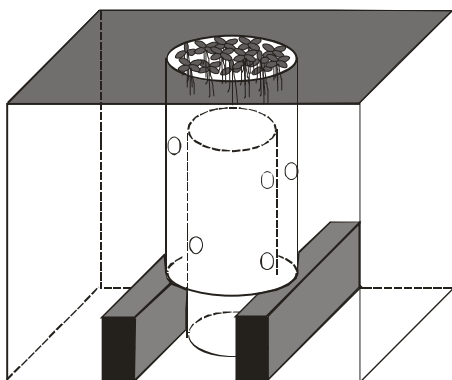
Békalencse-dominanciájú rendszerek gyakran figyelhetők meg olyan eutróf állóvizekben, ahol a hullámozás hatása csekély mértékű (Landolt 1986). Ezek a rendszerek az eutrofizáció eredményeként létrejövő vízinövénytakarás-sorozat legutolsó fázisának is tekinthetők (Portielje és Roijackers 1995, Scheffer et al. 2003). Olyan nagyobb nyílt vízterű hipertróf víztestekben, ahol a szél és a hullámozás gátolja, hogy a békalencsék elszaporodjanak, ott az elsődleges termelők között a fitoplankton válik dominánssá. Mindkét élőhely biodiverzitása rendkívül alacsony, a területéről az alámerült növények szinte teljesen hiányoznak (Scheffer et al. 2003). Terepi megfigyelések (Smith 2014), továbbá a terepi körülmények között végzett kísérletek is megerősítik, hogy kisebb lentikus vízterekben a békalencse-dominancia kiváltható a tápelemterhelés növelésével (Portielje és Roijackers 1995). Kevés információ van azonban az algák szerepéről ezekben a folyamatokban. A planktonikus algák és a békalencsék közös vonása, hogy gyorsan szaporodnak, és bioprodukciójuk a víztestben levő tápanyagoktól függ. A nitrogént és a foszfort a fitoplankton viszont sokkal gyorsabban veszi fel a vízből, mint a békalencsék (Szabó et al. 1999). Másrészt pedig az algák képesek hozzáférni az üledékben lévő tápanyagtartalékhoz is (Brunberg és Boström 1992). A békalencsékkel ellentétben az algáknál viszont problémát okozhat a szénhiány, mivel nem állnak közvetlen kapcsolatban a légköri szén-dioxiddal, és emiatt produkciójuk döntően a víztestben lévő oldott szerves széntartalmaktól függ (Hein 1997). Ezzel szemben a békalencsék akár teljesen leárnýékolják a víztestet, megakadályozva az algák fejlődését, és egyben teljesen átalakítják a fitoplankton közösségének összetételét (Pinto és O'Farrell 2014). Emiatt megállapíthatjuk, hogy a kompetíció a tápanyagokért és a fényért az algák és a békalencsék között aszimmetrikus (Szabó et al. 1999). Hosszú távon mind az algák, mind a békalencsék dominánssá válhatnak egy adott rendszerben. Azonban eddig még nem ismert, hogy a közöttük levő verseny kimenetelét az abiotikus környezeti tényezők és azok kombinációi hogyan befolyásolják. Jelen tanulmányunkban az algák békalencsére gyakorolt hatásait vizsgáljuk egy tápelemgrádiens mentén kombinálva azon visszacsatoló hatásokkal, melyeket a békalencsék algákra gyakorolt árnyékolása eredményez.

### 4.2. Módszerek

#### Előinkubálás

A kísérlethez púpos békalencsét (*Lemna gibba*) használtunk, melyet Wageningen (Hollandia) környéki csatornákból gyűjtöttük. A növényeket 20%-os Huttner-táppoldaton preinkubáltuk  $180 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  megvilágításon, 16/8 óra fotoperióduson, 25 °C hőmérsékleten. A kísérlethez használt planktonikus és epifitikus algákat alacsony (5-10%) borítású *Lemna*-kultúrákról gyűjtöttük. Az algákat 10 napon keresztül 20%-os Huttner-táppoldaton neveltük  $180 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  megvilágításon. A kísérlet során vizsgáltuk, hogy különböző tápelem-koncentráción és árnyékolási szinteken hogyan befolyásolják az algák a békalencsék növekedését. A kísérletek kezdetén a növényekből almintákat vettünk az egyes kultúrák növekedési rátáinak becsléséhez.

## Lemna-alga-társkultúrák



5. ábra. Békalencse-kontrollkultúra a békalencsék optimális tenyésztéséhez statikus tápoldaton.

A kísérlethez 2 L tápoldatot tartalmazó sötétített falú műanyag akváriumokat használtunk. A kezdeti napon a pH-t 7,2-re állítottuk 0,1 M KOH-oldat hozzáadásával. Minden akváriumba 30 mL algaszuszpenziót inokuláltunk. Az akváriumok aljára 2 db PVC hasábott helyeztünk. A hasábokra egy 2 cm átmérőjű PVC csövet rakunk, melybe 100 mg békalencsét helyeztünk. A kultúrákban a csövön kívüli vízfelszínt sötét műanyag lemezzel takartuk le, hogy kiküszöböljük az algák elszaporodását (kontrollkultúra). Amint a békalencsék borítása elérte a vízfelszín 100%-át, a tartócsövet egy nagyobb átmérőjűre (3, 4, 6, 8, 10 cm) cseréltük, míg az eredeti csövet az akvárium aljára helyeztük (5. ábra.). Ezután a *Lemna*-tartócsöveken kívüli vízfelszínt egy nagyobb lyukméretű műanyag lemezzel takartuk le. A módszer segítségével a kontrollkultúrában kiküszöböltük egyrészt az algák gátló hatását, másrészt a növények önárnyékolásából (fényért folyó kompetíció) eredő növekedésgátlását (Szabó et al. 2003).

### Algaárnyékoltság hatásának vizsgálata

A *Lemna*-alga-társkultúrákat teljes faktoriális elrendezés alapján ötféle nitrogénkoncentráción (0,1, 1, 5, 10, 50 mg N L<sup>-1</sup>, NH<sub>4</sub>Cl) és négyféle algaárnyékoltsági szinten neveltük (2. táblázat). A foszfort K<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub> formájában 1,0 mg P L<sup>-1</sup> koncentrációra állítottuk. A változó fényintenzitás a békalencsék árnyékoló hatását utánozta. Ezt úgy értük el, hogy a békalencséket maximális fényintenzitáson tartottuk, míg a tartócsövön kívüli vízfelszínt különböző lyukbőségű zöld műanyag hálóval leárnyékoltuk. Az árnyékolás 0, 52, 115 és 180 μEm<sup>-2</sup>sec<sup>-1</sup> fényintenzitást eredményezett, melynek következtében az algák 100%, 60%, 31% és 0% árnyékban részesültek, amely >1344, 464, 320 és 0 g m<sup>-2</sup> denzitású békalencse-takarónak felelt meg (az adatok nedvestömegre vonatkoznak). Minden egyes kezelést háromszoros ismétlésszámban végeztünk. Tíz napon keresztül kétnaponta vizsgáltuk a tápoldat kémiai összetételét (pH, N, P, Fe, Mn). A kísérlet végén a békalencséket learattuk, megmértük a nedves- és száraztömegüket, klorofilltartalmukat meghatároztuk, továbbá a növényi mintán ICP-OES-el és Vario EL elemvizsgálóval elemvizságtat végeztünk (ld. 2.3., Szabó et al. 1999).

2. táblázat. A *Lemna*-alga kompetíciós kísérletek hatótényezőinek szintjei. A *Lemna*-alga-kultúrákat különböző kiindulási nitrogénkoncentrációjú tápoldaton neveltük az algák különböző árnyékoltsági szintjeivel kombinálva teljes faktoriális elrendezés szerint (5x4 = 20 kezelés).

| 1. Algák árnyékoltságának vizsgálata |                      |
|--------------------------------------|----------------------|
| Algák árnyékoltsága (%)              | N mg L <sup>-1</sup> |
| 0                                    | 0.1                  |
| 31                                   | 1                    |
| 60                                   | 5                    |
| 100                                  | 10                   |
|                                      | 50                   |

## Mintavétel

A tápoldatból 50 mL mintát vettünk a kísérlet 0., 6. és a 10. napjain, majd 0,45 $\mu$ m-es membránszűrőn szűrtük, és megmértük azok PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>, NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, Mg, Ca, Fe, Mn és Cu koncentrációit. Az algák fajösszetételét fénymikroszkóppal határoztuk meg. A 10. nap után a növényeket learattuk. A növényi minták egy részét (16 szártag) a klorofilltartalom mérésére használtuk fel (ld. 2.3. fejezet). A minták döntő részét a nedves- és száraztömeg mérésére használtuk, melyből kiszámoltuk a kultúrák relatív növekedési rátáját (RNR) (ld. 2.2. fejezet)..

## Analitikai módszerek

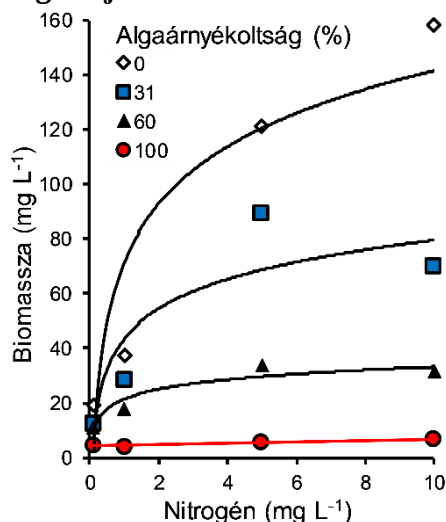
A víz Mg, Ca, Fe, Mn és Cu koncentrációját ICP-OES módszerrel elemeztük (ld. 2.3. fejezet). A PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>, NO<sub>3</sub><sup>-</sup> és NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-koncentrációkat Technicon Auto Analyser segítségével mértük. Az egyes akváriumok növénymintáinak kémiai elemzését (N, P, K, Mg, Ca, Fe és Mn) a 2.3 fejezetben leírt módon végeztük.

## Statisztikai elemzés

Az algaárnyékoltság és a víz nitrogénkoncentrációjának hatását a *Lemna* relatív növekedési rátájára (RNR) és klorofillkoncentrációjára varianciaanalízissel (ANOVA) vizsgáltuk SPSS 8.0 szoftverrel (SPSS, 1997). A *Lemna*-kultúrák relatív növekedési rátáját és összklorofillkoncentrációját Dunnett-teszt segítségével, a kontrollkultúrákkal hasonlítottuk össze. Az algák árnyékoltságának és a tápoldat nitrogénkoncentrációjának az algabiomasszára gyakorolt hatását lineáris regressziós modell segítségével vizsgáltuk meg.

## 4.3.Eredmények

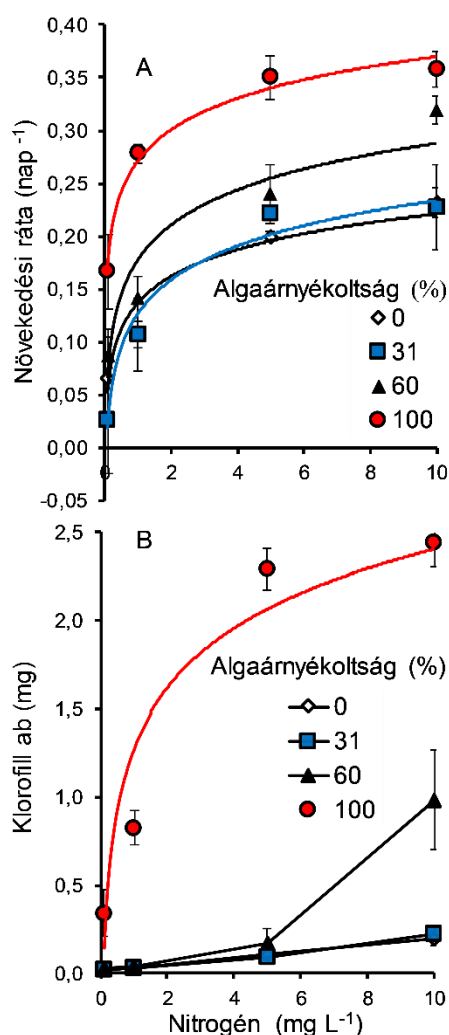
### Alga-fajösszetétel



6. ábra. Az árnyékolás és a nitrogénkoncentráció hatása az algabiomasszára *Lemna*-alga-társ-kultúrákban.

1-50 mg N L<sup>-1</sup> koncentrációjú tápoldatokon valamennyi árnyékolás mellett a *Scenedesmus spinosus* zöldalga volt a domináns (>95%) faj. Az algák sejtszáma teljes megvilágítás mellett 10 mg L<sup>-1</sup> kezdeti nitrogénkoncentráción, 2,6×10<sup>6</sup> L<sup>-1</sup> volt. A békalencsék felületén magasabb trofikus szinten (10-50 mg N L<sup>-1</sup>) cianobaktériumok (*Nostoc linckia*, *Phormidium breve*) és *Scenedesmus* fajok alkottak vastag biofilmet. Az algák biomasszája a nitrogénkoncentráció emelésével szignifikánsan (P=0,038) növekedett, az árnyékoltság növekedésével pedig szignifikánsan (P<0,001) csökkent (6. ábra.).

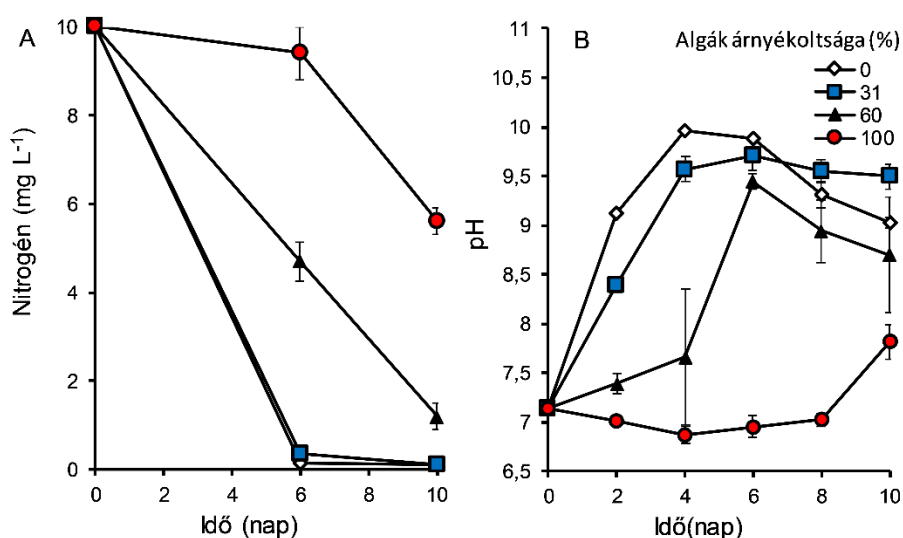
## Kompetíció a tápelemekért



7. ábra. Az algák hatása a *Lemna* relatív növekedési rátájára (A) és klorofiltartalmára (B) különböző algaárnyékoltság és nitrogénkoncentráció mellett. A hibasávok a három ismétlés szórását jelzik.

A kontrollakváriumokban (100 %-os algaárnyékoltság) 1 mg N L<sup>-1</sup> vagy annál nagyobb koncentráción a kultúrák gyorsan növekedtek (0,270-0,370 nap<sup>-1</sup>). Az 5-10 mg N<sup>-1</sup> kezdeti nitrogénkoncentráció már optimálisnak bizonyult a békalencse növekedéséhez (RGR > 0,350 nap<sup>-1</sup>) (7. ábra. A). A *Lemna*-kultúrák növekedése szignifikánsan ( $P < 0,001$ ) nőtt a tápoldat nitrogénkoncentrációjának és az algák árnyékolásának növelésével (Függelék 10. táblázat). Ahol az algák nem kaptak árnyékolást alacsony nitrogénkoncentráción (0,1-1 mg N l<sup>-1</sup>), a békalencsék növekedési rátája akár 60-62 %-kal is visszaesett. Magasabb koncentráción (10-50 mg N l<sup>-1</sup>) viszont a csökkenés mértéke csak 25–35% volt. Ahol az algák nem voltak leárnyékolva, ott a *Lemna*-kultúrák klorofillkoncentrációja jelentősen (72-80 %) csökkent (7. ábra. B). Az algák árnyékolásának hatása sokkal erősebb volt alacsony (0,1-1 mg L<sup>-1</sup>), mint magas (5-50 mg L<sup>-1</sup>) nitrogénkoncentrációk mellett (7. ábra.).

## Változások az elemösszetételben



8. ábra. A víz nitrogénkoncentrációjának (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) (A) és pH-értékének (B) változása a vízben 10 mg N L<sup>-1</sup> kiindulási koncentráción növő *Lemna*-alga-társzkultúrákban, különböző algaárnyékoltsági szinteken. A hibasávok a három ismétlés szórását jelzik.

A kontroll *Lemna*-kultúrákban az oldat  $\text{PO}_4^{3-}$ -P-koncentrációja 0,6 és 0,1  $\text{mg L}^{-1}$  -re csökkent a 6. és a 10. napra, mely nagyrészt (> 95%) a növények elemfelvételének volt tulajdonítható. Ha viszont az algák nem voltak leárnyékolva, a foszforkoncentráció csökkenése jóval gyorsabb volt, mivel már a 6. napra értéke 0,01  $\text{mg L}^{-1}$  alá esett. Ezt a koncentrációcsökkenést viszont főleg az algák okozták, mivel a békalecsék a teljes mennyiségnek csak 4%-át vették fel. A kontrollkultúrák a nitrogénkoncentrációt 10  $\text{mg L}^{-1}$  -ről 10 nap alatt 5,6  $\text{mg N L}^{-1}$  -re csökkentették, ugyanakkor algák jelenlétében 0,2  $\text{mg N L}^{-1}$  alá. A tápoldat vaskoncentrációja a kontrollkultúrákban 1,14  $\text{mg L}^{-1}$  -ről 0,96  $\text{mg L}^{-1}$  -re csökkent, míg algák jelenlétében már hat nap alatt is 0,001  $\text{mg L}^{-1}$  alá esett. Az oldat pH-ja 10 fölé emelkedett algaárnyékolás-mentes akváriumokban, és az árnyékolás növelésével értéke egyre kevésbé emelkedett. (8. ábra.). A békalecsék szöveti nitrogén-, foszfor- és vaskoncentrációja erősen lecsökkent, főleg azokban a kultúrákban, ahol az algák legkevésbé voltak leárnyékolva. (3. táblázat).

3. táblázat A békalecsék elemösszetétele *Lemna*-alga-társkultúrákban különböző kezdeti nitrogénkoncentráción és különböző algaárnyékoltsági szinteken. Az adatok  $\text{mg g}^{-1}$  száraztömegben vannak megadva.

| Nitrogén<br>( $\text{mg L}^{-1}$ ) | Algák<br>árnyékoltsága (%) | N     | P     | Fe   |
|------------------------------------|----------------------------|-------|-------|------|
| 5                                  | 0                          | 7,86  | 1,61  | 0,07 |
|                                    | 31                         | 6,41  | 2,19  | 0,04 |
|                                    | 60                         | 8,64  | 4,39  | 0,05 |
|                                    | 100                        | 36,35 | 10,95 | 0,21 |
| 10                                 | 0                          | 8,83  | 3,46  | 0,05 |
|                                    | 31                         | 8,24  | 2,32  | 0,05 |
|                                    | 60                         | 15,78 | 2,93  | 0,07 |
|                                    | 100                        | 34,26 | 10,17 | 0,24 |
| 50                                 | 0                          | 24,55 | 2,74  | 0,07 |
|                                    | 31                         | 27,29 | 2,42  | 0,09 |
|                                    | 60                         | 28,14 | 3,04  | 0,06 |
|                                    | 100                        | 49,26 | 13,00 | 0,10 |

#### 4.4.Értékelés

A növények növekedése az algakezelés nélküli kontrollkultúrában 10  $\text{mg N L}^{-1}$  koncentrációjú tápközegben elérte a *Lemna gibba* számára ismert optimális növekedési sebesség tartományát ( $\text{RGR} > 0,350 \text{ nap}^{-1}$ , Landolt és Kadeler, 1987). Ez a módszer tehát alkalmasnak bizonyult békalecsé-kultúrák létrehozására bármilyen olyan bioassay-ben, ahol egyrészt minimalizálni kell az algák növekedését, másrészt a *Lemna* önárnyékolását.

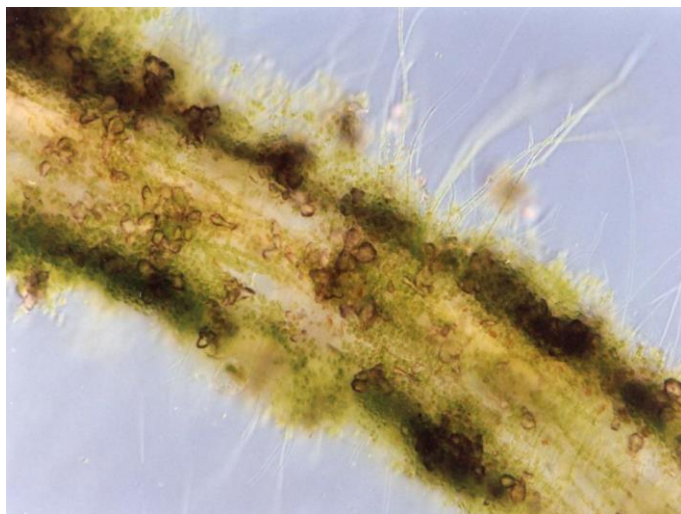
Amikor az algák elegendő fényt kaptak, a víz tápelem-összetétele drasztikusan megváltozott. Ekkor már a 6. nap elteltével az algák az oldatban levő tápelemeket (N, P, Fe) a békalecsék minimális növekedéséhez szükséges szint alá csökkentették (Steinberg 1946, Eyster 1966, Landolt 1986). A víz pH-ja pedig az algák aktivitása miatt olyan mértékben megemelkedett (>9,5), amely már kedvezőtlen volt a békalecsék optimális növekedéséhez (McClay 1976, Landolt és Wildi 1977, Szabó et al. 2024). Az eredményekből arra következtethetünk, hogy az algák a békalecsé növekedését a N, P és Fe eltávolítása, valamint a fotoszintetikus aktivitásuk miatt kialakuló magas pH révén gátolták. Hasonlóan magas pH-értéket mértek szubmerz

hínárállományokban terepi körülmények között is (Forchhammer 1999, Szabó et al. 2024), továbbá laboratóriumi és szabadföldi mezokozmosz-kísérletek vizében is (Szabó et al. 2010, 2022a, 2022b, 2025). Ily módon az alacsony tápelem-koncentráción túl, a magas pH is limitáló tényező lehet, melynek következtében a békalencséknek már kisebb esélyük van benőni a vízfelszínt.

Jelen tanulmányunk világosan mutatja azt a trendet, hogy alacsony tápelem-koncentráción az algák erősen gátolják a békalencsék növekedését, magasabb tápelem-koncentráción viszont a békalencsék kerekedhetnek felül a kompetícióban. Minél erősebb az algák megvilágítása, annál erősebbnek bizonyul azok békalencsére gyakorolt gátló hatása. Az oldat tápelemeinek kimerülése a szártagok lecsökkent elemkoncentrációját is okozta. Az algakezelés során a szártagok N- és P-koncentrációja jóval az optimális növekedéshez szükséges tartomány ( $22\text{--}38\text{ mgg}^{-1}\text{ N}$ ,  $6\text{--}26\text{ mg g}^{-1}\text{ P}$ ) alá csökkent (Portielje és Roijackers 1995, Vermaat és Hanif 1998). Ezek az eredmények megerősítik egy korábbi tanulmányunk eredményeit, amelyben a *Lemna* és algák közötti kompetíció vizsgálatát axénikus körülmények között végeztük el (Szabó et al. 1999). Magasabb nitrogénkoncentráció mellett ( $10\text{--}50\text{ mg L}^{-1}$ ), a növények felületén az algák vastag biofilmet alkottak, és lecsökkentették a növények növekedését. Az algák fizikai gátló hatása egyrészt az árnyékoló hatásuk, másrészt a légrések eltömítése miatti stressz következtében erősödhetett fel magasabb tápelem-koncentráción.

#### 4.5. Következtetések

Eredményeink azt mutatják, hogy a planktonalgák nagyon erősen gátolhatják a békalencsét, ugyanakkor a békalencsék árnyékolásukkal szintén erősen csökkentik a planktonalgák növekedését. Eredményeinket extrapolálva a terepi körülményekhez az a feltételezésünk, hogy a békalencsék mortalitásának hiányában, magas tápelem-koncentráció mellett hosszú távon a növények felülkerekednek az algákkal való versenyben. Alacsony békalencse-borítás esetén viszont az algák gyorsan elszaporodnak, és olyan mértékben lecsökkentik a tápelem-koncentrációt, hogy a békalencséknek minimális esélyük van ellepni a felszínt. Azonban magas tápelem-koncentráció mellett a békalencsék még az algák intenzív tápelemelvonása és a pH emelése ellenére is képesek valamelyest növekedni. Következésképp fokozatosan benépesítik a vízfelszínt, és beárnyékolják az algákat, melynek eredményeként lecsökkentik azok növekedését és tápelemfelvételét. A békalencse-takaró alatti víztest algabiomassáját nemcsak a növények árnyékoló hatása, hanem a zooplankton szűrő-táplálkozású szervezetei (pl. *Daphnia* fajok) is jelentősen csökkenthetik (Scheffer 1998, Gliwicz 2003). E folyamatok



együttesen tovább gyorsíthatják a békalencsék növekedését, ami a növénycsoport dominanciájához, míg az algák teljes kiszorításához és pusztulásukhoz vezethet.

Epifiton a békalencse gyökerén  
(Borics Gábor felvétele)

## 5. Az algák békalencsére gyakorolt limitáló tényezők

### 5.1. Bevezetés

A békalencsefajok kedvezőnek tűnnek a szennyvíztisztító tavakban való használatra (Zirschky és Reed 1988, Alaerts et al. 1996, Paolacci et al. 2022). E növénycsoport nagy mennyiségű növényi tápanyagot képes a vízből kivonni. Biomassájuk egyszerű módszerrel lehalászható, és egyben állati takarmányként is felhasználható. A folyamat során nagy mennyiségű szennyező anyagtól lehet tehermentesíteni a befogadó természetes vizeket. Ugyanakkor, ha a békalencsék nem borítják teljesen a vízfelszínt, az algák elszaporodhatnak, ami megakadályozza a békalencsék növekedését (Szabó et al. 1999, 2003, Roijackers et al. 2004). Az ilyen gátló hatást leggyakrabban fonalas és egysejtű zöldalgák vízvirágzása okozza (Edwards et al. 1992, Szabó et al. 1998, 1999). Ha a békalencsék borítása túlságosan lecsökken, az algák által előidézett tápelemhiány akadályozhatja a békalencse-alapú szennyvíztisztító rendszerek újbóli telepítését. Emiatt ha már megszűnt az összefüggő békalencse-takaró, akkor nehéz a bealgásodott tavat újra visszatelepíteni békalencsékkel (Zirschky és Reed 1988). Korábbi kutatásainkban vizsgáltuk az egyes mikroorganizmusok (cyanomaktériumok, zöldalgák kovaalgák) békalencsére gyakorolt hatását, és a kompetíció alatti tápelem-dinamikát (Szabó et al. 1998, 1999, 2003, Roijackers et al. 2004). Az algák gátló hatása erősebbnek bizonyult mind a békalencse-borítás, mind pedig a víz tápelem-koncentrációjának csökkenésével. Az eredmények arra utalnak, hogy a békalencsék az algák által okozott foszfor- és vashiány következtében maradnak alul a kompetícióban. (Szabó et al. 1999, Roijackers et al. 2004). Ennek bizonyítása tápelem-visszapótlásos kísérletekkel oldható meg, ha más egyéb zavaró hatásokat (fizikai gátló hatás, allelopátia) teljesen ki tudunk küszöbölni. Vizsgálatainkban célunk, hogy megtaláljuk az alga-békalencse-versenyben a ténylegesen limitáló tényezőket, valamint kimérjük ezek erősségét.

### 5.2. Módszerek

#### A békalencse és az algák előnevelése

A kísérlethez púpos békalencsét (*Lemna gibba*) használtunk, melyet Wageningen (Hollandia) környéki csatornából gyűjtöttük. A növények nevelése Smart és Barko (1985) által kifejlesztett tápoldaton (ld. SB-tápoldat) történt, melyet  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ - és  $\text{K}_2\text{HPO}_4$ -törzsoldat hozzáadásával 15 mgN L<sup>-1</sup>-re és 2,5 mg P L<sup>-1</sup>-re egészítettük ki. A tápoldat mikroelem-ellátását Tropica-oldattal biztosítottuk. A növényeket 180  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  megvilágításon, 16/8 óra foto-perióduson, 25 °C hőmérsékleten inkubáltuk. A planktonikus és epifitikus algákat alacsony (10-20%) borítású *Lemna*-kultúrákról gyűjtöttük. Az algákat 10 napon keresztül a fenti tápoldaton és megvilágításon neveltük. A kísérletek kezdetén a növényekből almintákat vettünk az egyes kultúrák növekedési rátáinak becsléséhez.

#### *Lemna*-alga-társkultúrák

A kultúrákhoz 2 L tápoldatot tartalmazó műanyag akváriumokat használtunk. Minden akváriumot 30 mL zöldalga-szuszpenzióval inokuláltunk. A békalencsék számára lyukas falú műanyag tartócsöveket használtunk, hogy biztosítsuk a szabad anyagáramlást a belső és külső víztér között. Az előinkubált békalencse-szártagokat (100 mg nedvestömeg) a csöveken belüli vízfelszínre helyeztük, így a békalencsék nem voltak közvetlen fizikai kontaktusban az algákkal, ezzel minimalizáltuk az algák közvetlen fizikai hatását (Roijackers et al. 2004). Amikor a szártagok borítása elérte a tartócsőben levő vízfelszín 100%-át, a csövet nagyobb átmérőjűre cseréltük (6, 7, 5, 9 és 10 cm), hogy elkerüljük a növények önárnyékolását (intraspecifikus kompetíció). A kontroll *Lemna*-kultúrákban a békalencsék optimális

növekedését Szabó et al. (2003) módszere segítségével biztosítottuk. Az algakezelésnek kitett *Lemna*-kultúrákban a tenyészedények felszíne szabadon maradt, így az algák optimálisan növekedhettek. Az akváriumokat randomizáltuk, és 10 napon keresztül kétnaponta mértük a békalencsék nedvestömegét, vizsgáltuk a tápoldat kémiai összetételét (pH,  $\text{PO}_4^{3-}$ ,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NH}_4^+$ , Fe, Mn, Cu, Zn, Mo). A kísérlet végén a békalencsákat learattuk, megmértük a száraz- és nedvestömegüket, majd a növényi mintán ICP-OES-el és Vario EL elemanalizátorral elemanalízist végeztünk (ld. 2.3. fejezet). A további 27 algakezelt akvárium békalencse-szártagjait a tápelem-visszapótlásos kísérletekhez használtuk fel. Az algakezelésnek kitett tápoldatot 24 órán át 5 °C° hőmérsékleten sötétben ülepítettük, majd dekantálás után algaszűrőn (10 µm) szűrtük. A szűrletet (48 L) tápelem-visszapótlásos kísérlethez használtuk fel.

### Tápelem-visszapótlásos kísérlet

A kísérlethez 2 L-es sötét falú akváriumot használtunk, melyben a Lema-alga-társkultúrák kísérletből származó algakezelésnek kitett tápoldat szűrletét (2L) helyeztük. Hogy megbizonyosodjunk, hogy az alga-*Lemna*-kompetícióban egy adott tápelem (pl. N) ténylegesen mennyire limitáló, az adott tápelem kivételével az összes többi kémiai összetevő koncentrációját az eredeti SB-tápoldatban levő szintre egészítettük ki (4. táblázat). A kezelés során a tápelemeket az alábbi formában használtuk:  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ ,  $\text{K}_2\text{HPO}_4$ ,  $\text{FeSO}_4$ ,  $\text{MnCl}_2$ . A közeg pH-értékét 0,1 M HCl- és 0,2 M KOH-oldattal állítottuk be. A kontrollkultúra tápelem-visszapótlása során a tápelemek koncentrációja a kiindulási SB-tápoldatával lett azonos. Az akváriumokba 0,1 g nedvestömegű békalencsét helyeztünk. A kultúrák tenyésztése során Szabó et al. (2003) módszere révén minimalizáltuk az algák kompetitív hatását, továbbá az intraspecifikus kompetíciót. Kétnaponta mértük a békalencsék nedvestömegét, a kísérlet végén a békalencsákat learattuk, megmértük a száraz- és nedvestömegüket, valamint a növények klorofilltartalmát és kémiai összetételét.

4. táblázat. A tápelem-visszapótlásos kísérlet tápadatainak kémiai összetétele. A tápelemek visszapótlása során az alábbi koncentrációkkal növeltük az algák által kezelt oldat koncentrációját: N 14,8; P 2,49; Fe 0,69; Mn 0,39 (mg L<sup>-1</sup>).

| Kezelés               | Tápelem (mg L <sup>-1</sup> ) |       |       |       |
|-----------------------|-------------------------------|-------|-------|-------|
|                       | N                             | P     | Fe    | Mn    |
| Kontroll              | 15                            | 2,5   | 0,7   | 0,4   |
| Teljes tápelemhiány * | 0,17                          | 0,011 | 0,009 | 0,002 |
| N-hiány               | 0,17                          | 2,5   | 0,7   | 0,4   |
| P-hiány               | 15                            | 0,011 | 0,7   | 0,4   |
| Fe-hiány              | 15                            | 2,5   | 0,009 | 0,4   |
| Mn-hiány              | 15                            | 2,5   | 0,7   | 0,002 |
| pH: 10,2              | 15                            | 2,5   | 0,7   | 0,4   |

Megjegyzés: \*az algakezelt oldat pH-ját 10,2 re állítottuk vissza.

### Analitikai módszerek

A *Lemna*-alga-társkultúrák kísérlet során a víz pH-értékét naponta mértük. A magnézium (Mg), kalcium (Ca), vas (Fe), mangán (Mn), cink (Zn), réz (Cu) és molibdén (Mo) koncentrációját 10 mL szűrt vízmintán határoztuk meg (ld. 2.3. fejezet). A víz foszfát ( $\text{PO}_4^{3-}$ ), nitrát ( $\text{NO}_3^-$ ) és ammónium ( $\text{NH}_4^+$ )-koncentrációját Technicon Auto Analyser berendezéssel mértük. Ugyancsak meghatároztuk a szártagok nitrogén (N)- foszfor (P)-, vas (Fe)- és mangán (Mn)-tartalmát is (ld. 2.3. fejezet).

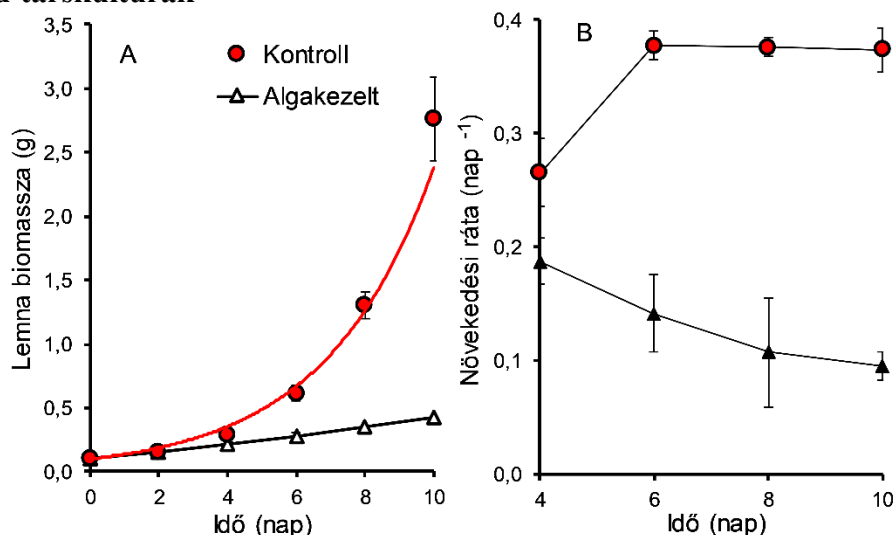
### Statisztikai elemzés

A békalencse-alga-társkultúrák relatív növekedési rátáját (RNR), össz-klorofillkoncentrációját és össz-klorofilltartalmát a kontrollkultúrákéval hasonlítottuk össze, amelyhez páronkénti

összehasonlítást (PÖ) végeztünk. A tápelem-visszapótlási kísérlet során a tápelemhiányos oldaton nevelt békalecsék növekedési rátáját, klorofillkoncentrációját és összes klorofilltartalmát a teljes tápelem-visszapótlást kapott kontrollkultúráéval hasonlítottuk össze Dunnett T3 páros teszt alkalmazásával. Az egyes függetlenváltozók hatásának szignifikancia-értékeit varianciaanalízissel (ANOVA) számoltuk ki, SPSS 11,0 szoftver segítségével.

### 5.3. Eredmények

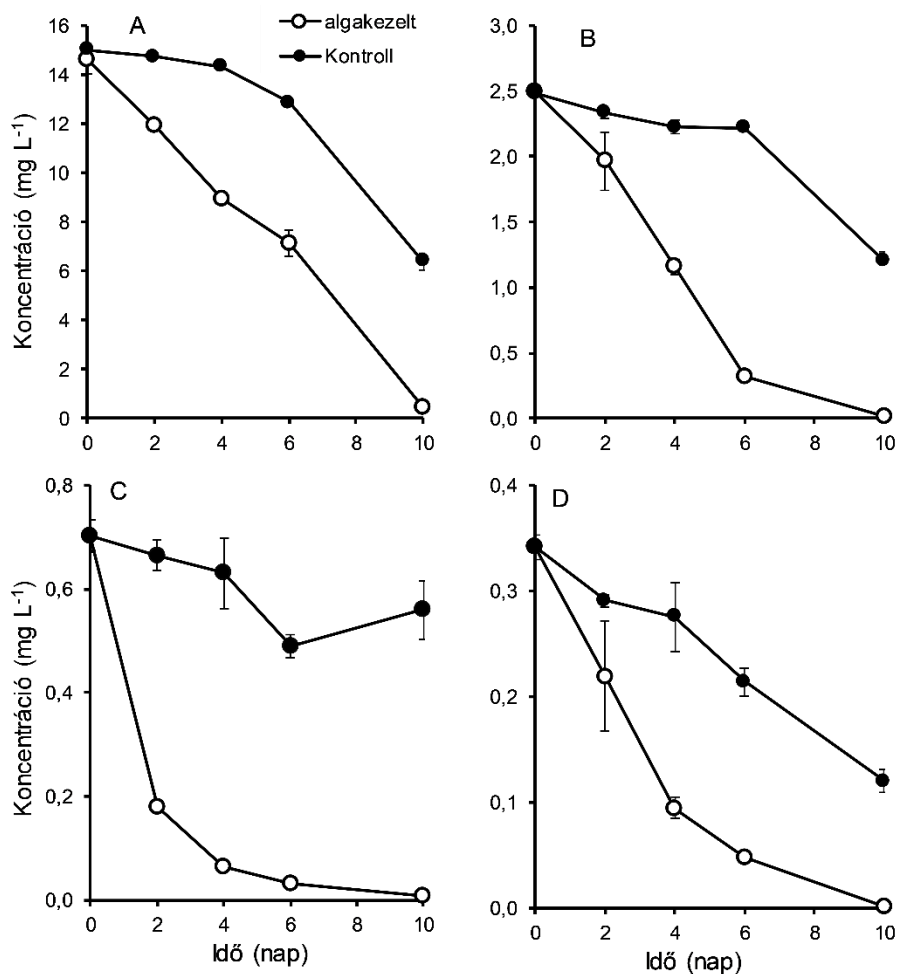
#### *Lemna*-alga-társkultúrák



9. ábra. Az algák hatása a *Lemna* biomasszájára (A) és a *Lemna* relatív növekedési rátájára (B) a *Lemna*-alga-társkultúra kísérletben. A pontok a *Lemna*-kultúrák nedvestömegét és növekedési rátáját mutatják, a hibasávok az adatok szórásait jelzik (n=3).

A kontrollkultúrákban a békalecsék exponenciális növekedést mutattak (növekedési ráta 0,264 nap<sup>-1</sup>). A békalecsék növekedési rátája a kezelés 6. napjáig emelkedett, majd a kísérlet végéig állandó szinten maradt. (9. ábra.). Az algakezelés hatására a békalecséken mért összes változó szignifikánsan ( $P < 0,05$ - $0,001$ ) csökkent. Az összes klorofilltartalom ( $\mu\text{g}$  akvárium<sup>-1</sup>) jelezte az algák gátló hatását legérzékenyebben. A békalecsék növekedési rátája 55%-al, az összklorofilltartalma 91%-al, klorofillkoncentrációja ( $\text{mg}$  klorofill  $\text{g}^{-1}$  szárazanyag) 63%-al csökkent a kontrollhoz viszonyítva. A növekedési ráta a kísérlet alatt fokozatos csökkenést mutatott, és a kísérlet utolsó napján 74%-al volt alacsonyabb, mint a kontrollkultúráé (9. ábra.). Az algakezelésnek kitett tápoldatokon a *Scenedesmus conspicua* zöldalga volt a domináns (>95%) faj. Az algák biomasszája a kísérlet végén 292-324  $\text{mg L}^{-1}$  volt a tápoldatban.

## Változások az elemösszetételben



10. ábra. A víz tápelem-koncentrációjának (nitrogén A, foszfor B, vas C, mangán D) változása a *Lemna*-kultúrákban (kontroll) és a *Lemna*-alga-társkultúrákban. A hibasávok a három ismétlés szórását jelzik.

5. táblázat A békalencsék elemkoncentrációja a *Lemna*-alga-társkultúrában és a tápelem-visszapótlásos kísérletben (mg g<sup>-1</sup> száraztömeg).

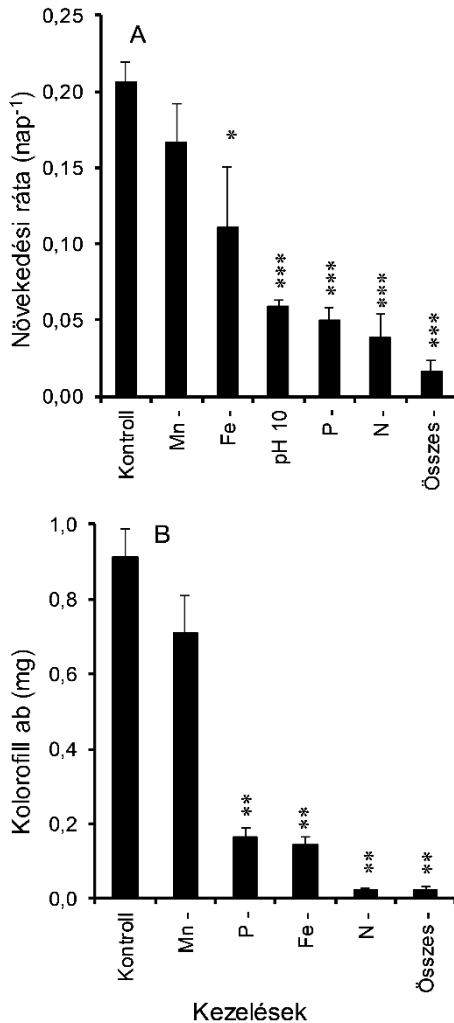
| Kezelés                                        | N    | P     | Fe    | Mn    |
|------------------------------------------------|------|-------|-------|-------|
| <b><i>Lemna</i>-alga-társkultúrák kísérlet</b> |      |       |       |       |
| Kontroll                                       | 40,7 | 13,95 | 0,094 | 0,106 |
| Algakezelt                                     | 19,7 | 6,50  | 0,075 | 0,067 |
| <b>Tápelem-visszapótlásos kísérlet</b>         |      |       |       |       |
| Kontroll                                       | 39,1 | 9,98  | 0,054 | 0,068 |
| N-hiány                                        | 9,1  |       |       |       |
| P-hiány                                        |      | 4,96  |       |       |
| Fe-hiány                                       |      |       | 0,008 |       |
| Mn-hiány                                       |      |       |       | 0,006 |
| Teljes tápelemhiány                            | 8,5  | 6,04  | 0,002 | 0,027 |

A kontrollkultúrában 10 nap alatt a víz foszfát (PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>-P)-koncentrációja 2,5 mg L<sup>-1</sup>-ről 1,2 mg mg L<sup>-1</sup>-re csökkent, ami döntően (84%-ban) a szártagok tápelemfelvételének volt tulajdonítható. Az algával kezelt kultúrákban viszont a foszfátkoncentráció 0,01 mg L<sup>-1</sup>-re esett, amit elsősorban az algák felvétele okozott, mivel a békalencsék csak 3%-ban járultak hozzá a foszfátkoncentráció csökkenéséhez (10. ábra.).

A kontrollkultúrákban a nitrát (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N) koncentrációja 6,4 mg L<sup>-1</sup>-re csökkent, míg algák jelenlétében már csak 0,2 mg L<sup>-1</sup> volt az oldatban kimutatható. A vas (Fe)- és a mangán (Mn)-

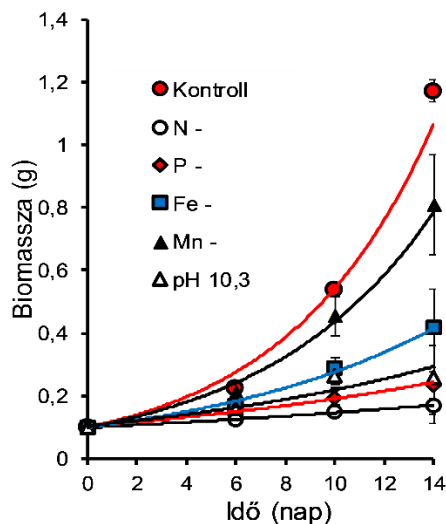
tartalom is drasztikusan csökkent az algával kezelt kultúrákban. Az algakezelésnek kitett tápoldat koncentrációja az alábbi érték alá csökkent a kísérlet végére: N<0,2 mg L<sup>-1</sup>; P, Fe, Mn<0,01 mg L<sup>-1</sup> (10. ábra.). Algakezelésnek kitett akváriumokban 3 nap elteltével az oldat pH-ja 10,2 re emelkedett, míg a kontrollkultúráké 7,0 alá csökkent. Az algakezelésnek kitett békalecsék szöveti N-, P-, Fe- és Mn -koncentrációja 51%, 53%, 21% és 37%-al volt alacsonyabb mint a kontrollkultúrákban (5. táblázat).

#### A tápelem-limitáció hatásai



11. ábra. Az algakezelés által okozott tápelemhiány és a pH-emelkedésnek hatása a *Lemna* relatív növekedési rátájára (RNR) (A) és klorofilltartalmára (B). A *Lemna*-kultúrák különböző tápelem-kombinációkkal kiegészített, algakezelt tápoldaton nevelkedtek (4. táblázat). A hibaszávok a három ismétlés szórását jelzik. A tápelemhiányos *Lemna*-kultúrák RNR-ját és összes klorofilltartalmát a kontrollkultúrákéval hasonlítottuk össze Dunnett T3-teszt segítségével. Szignifikancia szintek: \*P < 0,05, \*\*P < 0,01, \*\*\*P < 0,001.

A *Lemna*-kultúrák növekedését az algák által okozott nitrogénhiány gátolta legerősebben, ezt követően a megemelkedett pH (10,2), majd a foszfor- és a mangánhiány (72%, 52%, 51%, 47%, 18%-os növekedésgátlás) (11. ábra., 12. ábra.). Mind a négy limitáló tényező szignifikánsan csökkentette (P<0,05) a békalecsék növekedését. A békalecsék klorofillkoncentrációja is drasztikusan csökkent (87%, 56% és 44%-kal) az algák által okozott nitrogén-, vas- és foszforhiányos tápoldaton, míg mangánhiány esetén a csökkenés nem volt szignifikáns. A teljes klorofilltartalom csökkenése még ennél is szembetűnőbb volt: nitrogénhiány esetén 97%-kal, vas- és foszforhiány esetén 81%-kal és 78%-kal esett vissza. Teljes tápelem-visszapótlás hatására a békalecsék elemkoncentrációja 4-, 2-, 7-, és 11-szeresére növekedett a N-, P-, Fe- és Mn-hiányos oldatokon tenyésztő kultúrákéhoz képest (5. táblázat).



12. ábra. Az algakezelés által okozott tápelemhiány és a pH-emelkedés hatása a *Lemna* biomasszájára. A *Lemna*-kultúrák különböző tápelem-kombinációkkal kiegészített, algakezelt tápoldaton nevelkedtek (ld. 4. táblázat). A hibaszávok a három ismétlés szórását jelzik.

## 5.4.Értékelés

### A víz kémiai összetétele

Az algakezelésnek kitett tápoldatokban a S-, K-, Ca-, Mg-, Zn-, Cu- és Mo-koncentrációja megfelelő volt a békalencsefajok optimális növekedéséhez (Yoshimura 1943, Eyster 1966, Landolt 1986). Ugyanakkor az algák által okozott tápelemhiány miatt a N-, P-, Fe- és Mn-szintje kritikusan lecsökkent a *Lemna*-alga-társ kultúrákban. Ezek a tápelemek hosszabb távon nélkülözhetetlenek a békalencsék minimális növekedéséhez, melyhez a következő koncentrációk szükségesek: N: 0,22, P: 0,03, Fe: 0,028, Mn: 0,00055 mg L<sup>-1</sup> (Hopkins 1931, Steinberg 1946, Eyster 1966, Landolt 1986). A víz pH-értéke pedig olyan mértékben megemelkedett, ami már kedvezőtlen volt a békalencsék optimális növekedéséhez (Mclay 1976, Landolt és Wildi, 1977, Landolt és Kandeler 1987, Szabó et al. 2025). Az algák intenzív fotoszintézise miatt kialakuló magas pH (9-10,5) terepi körülmények között, például algákon alapuló szennyvíztisztító tavakban is, gyakori (Van der Steen et al. 2000, Awuah et al. 2001, Zimmo et al. 2002). Ilyen helyzetekben a pH már önmagában is gátolhatja a békalencse növekedését, melynek következtében a békalencséknek már jóval kisebb esélyük van benőni a vízfelszínt. A víz tápelemhiányát jól tükrözte a békalencsék lecsökkent szöveti N-, P-, és Fe-koncentrációja is. Algák hatására 10 mg N g<sup>-1</sup> illetve 5 mg P g<sup>-1</sup> alá csökkent a szártagok elemkoncentrációja, ami már jóval alatta van az optimálisan növekedésű *Lemna*-kultúrákéknak (Vermaat és Hanif 1998).

A *Lemna*-alga-társ kultúrákban a békalencsék növekedését az algák erősen gátolták. A *Lemna*-kultúrák növekedése azonban újra helyreállt, ha az algakezelésnek kitett oldatba visszapótoltuk az algák által felvett vagy immobilizált tápelemeket. Ez arra is utal, hogy az algák allelopatikus hatású anyagok kibocsátásával nem akadályozták a békalencse növekedését. Az eredmények azt mutatják, hogy a vizsgált algák a tápelemek (N, P, Fe, Mn) elvonása, valamint a fotoszintézisük miatt létrejövő magas pH következtében gátolják a békalencsét. Az algával kezelt kultúrák szártagjainak elemösszetétele (N-, P-, Fe- és Mn-koncentrációja) egyértelműen jelezte az oldat lecsökkent elemtartalmát, amelyeket korábbi tanulmányaink is alátámasztottak (Szabó et al. 1999, Roijackers et al. 2004). A békalencsék növekedésgátlásában szerepet játszó öt limitáló tényező közül a nitrogénelvonás volt a legerősebb (72%), a pH-emelés volt a második (52%), majd pedig a P>Fe>Mn tápelemek elvonása (51%, 47%, 18%-os növekedésgátlás). A kísérlet utolsó napján az algák által okozott nitrogénhiány és a magas pH közel nullára csökkentette a békalencsék növekedését. A magas pH már a *Lemna*-szumberz növény-kompetícióban is kulcstényezőnek bizonyult a békalencsék növekedésgátlásában (Szabó et al. 2010, 2022a, b). A magas pH nemcsak a nitrát és foszfát biológiai hozzáférhetőségét csökkenti, hanem a foszfát és más mikroelemek kicsapódásához is hozzájárul (Novacky és Ullrich-Eberius 1982, Otsuki és Wetzel 1972). Emellett a pH növekedésével tápoldatban levő ammóniumion (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) szabad ammóniává (NH<sub>3</sub>) alakul, amely 7,2 mg N L<sup>-1</sup> felett toxikus a békalencsére (Wang 1991, Caicedo et al. 2000, Körner et al. 2001).

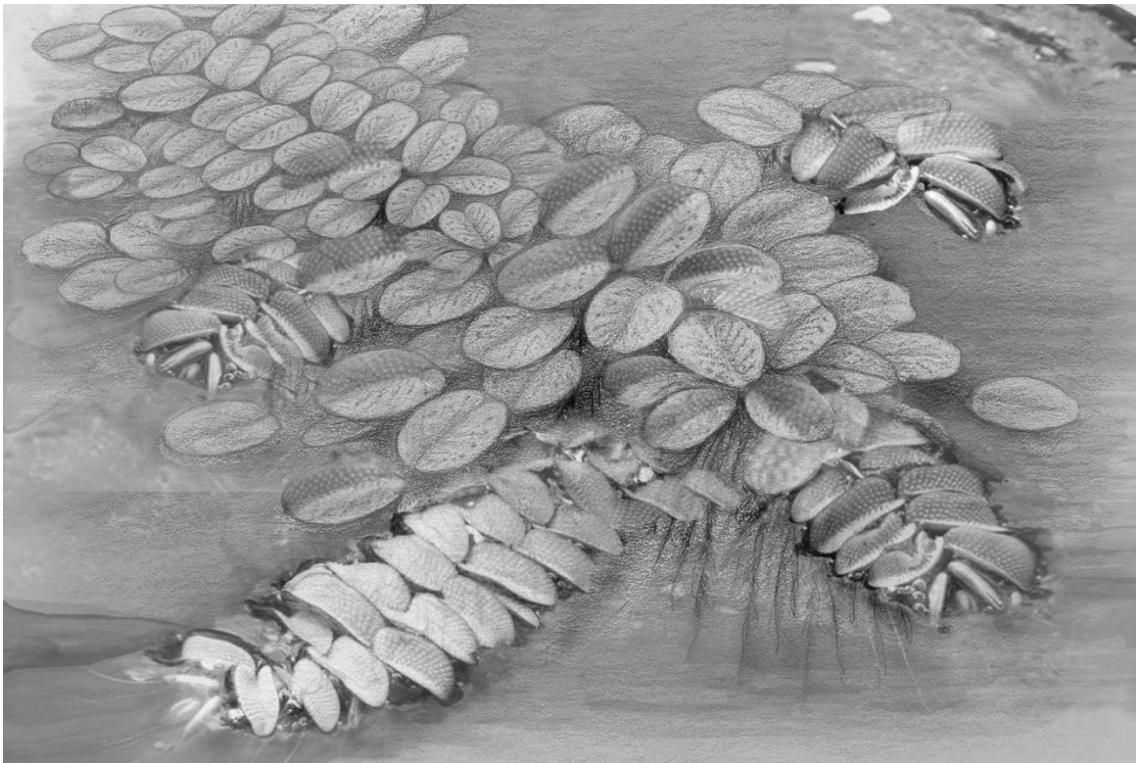
### Az időbeli korlátozó tényezők

A *Lemna*-alga-társ kultúrákban a békalencse növekedése már az inkubáció negyedik napján jelentősen csökkent, amikor a tápelem-koncentrációk még elegendőek voltak. Ez arra utal, hogy a kísérlet elején a magas pH volt az elsődleges korlátozó tényező a növények számára. A későbbiekben pedig a tápelemhiány (N, P, Fe, Mn) tovább fokozta az algák által okozott gátlást.

### A terepi alkalmazás

Terepi körülmények között a békalencsére ható limitáló tényezők intenzitását tovább módosíthatják a rajtuk élő epifitikus algák által okozott fizikai gátló hatások (Roijackers et al.

2004, Koleszár et al. 2022a), az üledékből történő tápelem-felszabadulás, a zooplankton szűrő táplálkozású szervezeteinek (pl. *Daphnia* sp.) top-down kontrollja (Scheffer 1998, Gliwicz 2003), a továbbá a heterotróf mikroorganizmusok hatása (Szabó et al. 2000). Korábbi tanulmányaink alapján (Roijackers et al. 2004) az algák növekedésének árnyékolással történő korlátozása kedvezőbb feltételeket teremthet a békalencse számára: a semlegeshez közeli pH és magasabb tápelemszint alakulhat ki az üledékből felszabaduló elemek és a beáramló víz tápelemtartalma révén. A *Lemna*-alga-kompetíció limitáló tényezői intenzitásának pontosabb megállapításához nagyobb léptékű terepi kísérletek eredményei nyújthatnak realisabb képet.



Rucaöröm (*Salvinia natans*)

## 6. Az alámerült gyökerező makrofitonok hatása a szabadon úszó növényekre

### 6.1. Bevezetés

A vízi makrofitonok egyes csoportjai között egy a sikerüket alapvetően meghatározó funkcionális csereviszony alakult ki, mely egyrészt a tápelemfelvétel kapacitásának maximalizálását helyezi szembe a fényviszonyok optimalizálásával. Ez a csereviszony döntően meghatározhatja egy tápelemgrádiens mentén az alámerült növények kompetitív előnyét az úszó növényekkel szemben. Az úszó növények helyzetüknél fogva sűrű hínárszőnyegként beárnyékolják a vízteret, s így lehetetlenné teszik az alámerült növények túlélését. Az alámerült növények viszont valószínűleg a rendelkezésre álló tápelemek elvonásán keresztül befolyásolják az úszó növények növekedését. Az alámerült növények nemcsak az üledékből képesek gyökereikkel felvenni a tápelemeket (Carignan és Kalff 1980), hanem a hajtásaik révén a környező víztestből is (Hutchinson 1975, Robach et al. 1995, Sculthorpe 1967). A kompetíció különösen erős lehet a nitrogénért, mivel a szerves N-koncentráció az alámerült hínárállományok víztestjeiben gyakran kimutatási határérték alatti (Goulder 1969, Van Donk et al. 1993). Ezt az alacsony tápelem-koncentrációt nemcsak a makrofitonok tápelemfelvétele okozza, hanem a növényeken élő epifitikus algák is (Scheffer 1998, Koleszár et al. 2022b). A növényi tápelemfelvételen túl a tápelemek hozzáférhetőségét még tovább csökkenti a foszfát és a mikroelemek (Fe, Mn) kémiai kicsapódása, melyet az intenzív fotoszintézis következtében kialakuló magas pH eredményez (Otsuki és Wetzel 1972).

A fényért és a tápelemekért folyó verseny az úszó és alámerült növények között – a planktonalgákhoz hasonlóan – aszimmetrikus. Emiatt az úszó hínárnövények inkább hipertróf körülmények között válnak dominánssá, míg az alámerült növények inkább alacsonyabb trofikus szinten (Portielje és Roijackers 1995, Janse és Puijenbroek 1998, Netten et al. 2010). E két növénycsoport közötti kölcsönhatásokkal eddig viszonylag kevés tanulmány foglalkozott. Ezek nagy része is csak az úszó növények alámerült növényekre gyakorolt hatására fektetett hangsúlyt (Moris et al. 2003, Larson 2007, Lu 2013). Az alámerült növények úszó növényekre gyakorolt hatásáról viszont nagyon hiányos ismereteink vannak. Farchhammer (1999) szerint ez a hatás jelentéktelen mértékű, amelynek ellentmond azonban az a megfigyelés, hogy a gyökerező alámerült hínárállományok fölött az úszó növények denzitása nagyon alacsony (McLay 1974, Scheffer et al. 2003, Szabó et al. 2024). Egy korábbi vizsgálatunk során már felvetettük, hogy az alámerült növényzetnek az úszó növények növekedésére gyakorolt hatása kulcsfontosságú lehet számos édesvízi növénytársulás szerkezetének alakulásában, mivel a fényért és a tápelemekért folyó kompetíció a két növényzeti csoport bármelyikének stabil dominanciáját eredményezheti (Scheffer et al. 2003). A most bemutatásra kerülő laboratóriumi kísérletünkben célunk volt megvizsgálni, hogyan befolyásolják a gyökerező alámerült növények a víztest tápelem-összetételét, és ezen keresztül hogyan hatnak az úszó vízinövények növekedésére. Azt a hipotézist teszteltük, hogy az *Elodea nuttallii* képes-e olyan mértékben csökkenteni a vízoszlop tápelem-koncentrációját, hogy az megakadályozza a *Lemna gibba* növekedését.

### 6.2. Módszerek

#### A növények begyűjtése, előnevelése

A kísérlethez aprólevelű átokhínárt (*Elodea nuttallii*) és púpos békalencsét (*Lemna gibba*) használtunk, melyeket Wageningen (Hollandia) környéki csatornákból gyűjtöttük. A növényeket Smart és Barko (1985) által kifejlesztett tápoldaton előneveltük, majd  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ - és

K<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub> törzsoldat hozzáadásával 0,5 mgN L<sup>-1</sup> -re és 0,08 mgP L<sup>-1</sup> -re egészítettünk ki. A tápoldat mikroelem-ellátását Tropica-tápoldattal biztosítottuk, amellyel a következő koncentrációkat kaptuk: Fe 0,07, Mn 0,04, Zn 0,002, Cu 0,006, Mo 0,002 mg L<sup>-1</sup>. Az előnevelés és a kísérletek alatt a növénykultúrákat 180 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> napi 16 órás megvilágításon és 25 °C hőmérsékleten tartottuk. A kísérlet során vizsgáltuk, hogy különböző trofikus szinteken és denzitásokon hogyan befolyásolják az alámerült hínárnövények a békalencsék növekedését. A kísérletek kezdetén a növényekből almintákat vettünk az egyes kultúrák növekedési rátáinak becsléséhez.

#### **Társkultúrák időszakosan frissített tápoldaton**

A kísérlethez 2 L tápoldatot tartalmazó fekete oldalfalú akváriumokat használtunk. Az *Elodea* növények 8 cm hosszú apikális hajtásait függőleges helyzetben az akvárium aljára helyezett keretes műanyag hálóra rögzítettük. A kísérlet kezdetén az *Elodea*-biomassza 0 g (kontroll) vagy 10 g nedvestömegű volt. Minden akváriumba 1 g nedvestömegű békalencsét helyeztünk. A *Lemna-Elodea*-társkultúrákat teljes faktoriális elrendezés szerint öt különböző nitrogénkoncentráción neveltük, amelyet NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub> hozzáadásával állítottunk be a következő koncentrációkra: 0,1, 0,5, 2, 5 és 10 mg N L<sup>-1</sup>. A foszforkoncentrációt az N:P=6:1 tömegarány szerint állítottuk be. A mikroelemek koncentrációja megegyezett az előinkubáció során alkalmazott értékekkel. Kezelésként három akváriumot használtunk (összesen 30 akvárium), és a kultúrákat 10 napon keresztül inkubáltuk. Az akváriumokban a tápoldatok felét (1 L) a harmadik, hatodik és kilencedik napon a kiindulási tápoldatra cseréltük. A 10. napon lemértük a békalencsék nedves- és száraztömegét. A klorofill *ab* meghatározásához 0,1 g nedvestömegű mintát használtunk fel. A növényi minta többi részéből száraztömeg mérés után kiszámítottuk a *Lemna* relatív növekedési rátáját (RNR) (ld. 2.2. fejezet).

Egy további *Lemna-Elodea*-társkultúrák kísérletet is elvégeztünk 8 literes fekete műanyag vödrökben 8 liter tápoldattal. Az *Elodea* 8 cm hosszú apikális hajtásait az edények aljára helyezett műanyag hálóra helyeztük. Az edényekben a kiindulási *Elodea*-biomassza 0 g (kontroll) és 10 g volt, melyeket 1 g nedvestömegű békalencsével neveltünk együtt. A növényeket öt különböző nitrogénkoncentráción (0,1, 0,5, 2, 5 és 15 mg N L<sup>-1</sup>) neveltük, és a N:P súlyarányt 6-on tartottuk. A tápoldatok felét 3 naponta friss tápoldatra cseréltük. A kezeléseket (10 db) kétszer ismételtük. A kultúrákat 57 napig neveltük és a *Lemna* és az *Elodea* nedvestömegét a 10. és a 23. és az 57. napon mértük meg. A *Lemna* növekedési rátáját a 10. és a 23. napok biomasszaértékeiből számítottuk.

#### **Társkultúrák statikus tápközegekben**

A statikus tápoldatú növénykultúrák neveléséhez 2 literes fekete műanyag akváriumokat használtunk, amelyek mindegyikébe műanyag tartócsövet helyeztünk (9 cm hosszú, 2 cm átmérőjű), amely a *Lemna* és az *Elodea* közös tápoldaton, de térben elkülönített nevelésére szolgált (Szabó et al. 2003). Az előinkubált *Lemna*-szártagokból 0,1 g nedvestömegű mennyiséget helyeztünk a tartócsövekbe. Ez a módszer lehetővé tette a *Lemna* optimális termesztését statikus tápoldaton oly módon, hogy elkerültük nemcsak az algák gátló hatását, hanem a békalencsék intraspecifikus kompetícióját is (Szabó et al. 2003, 2005).

Az *Elodea* növények apikális hajtásait (10-15 cm) az akváriumok tartócsöveken kívüli vízterébe helyeztük 0 g (kontroll), 2 g vagy 10 g nedvestömeg mennyiségben. A *Lemna-Elodea*-társkultúrákat teljes faktoriális elrendezés szerint öt különböző nitrogénkoncentráción neveltük (0,1, 0,5, 2, 5 és 15 mg N L<sup>-1</sup>), miközben az N:P tömegarányát 6:1 arányban tartottuk. A mikroelemek koncentrációja azonos volt az előnevelésben leírtakkal. Kezelésként három akváriumot alkalmaztunk, azaz összesen 45 tenyészedényt. A kultúrákat 10 napon keresztül inkubáltuk, és a *Lemna*-szártagok nedvestömegét a 4., 6., 8. és 10. napon mértük. Az akváriumokból kétnaponta vízmintát vettünk, vizsgáltuk a tápoldat kémiai összetételét (pH, N, P, Fe, Mn) (ld. 2.3. fejezet). A kísérlet végén a hínárnövényeket learattuk, a minták egy részét

(0,1 g nedvestömeg) klorofillmeghatározásra használtuk, míg a fő frakciót száraztömeg mérésére. A szárított növényi mintán ICP-OES-el és Vario EL elemanalizátorral elemanalízist végeztünk (ld. 2.3. fejezet). A relatív növekedési rátát nedvestömeg alapján számítottuk ki (ld. 2.2. fejezet).

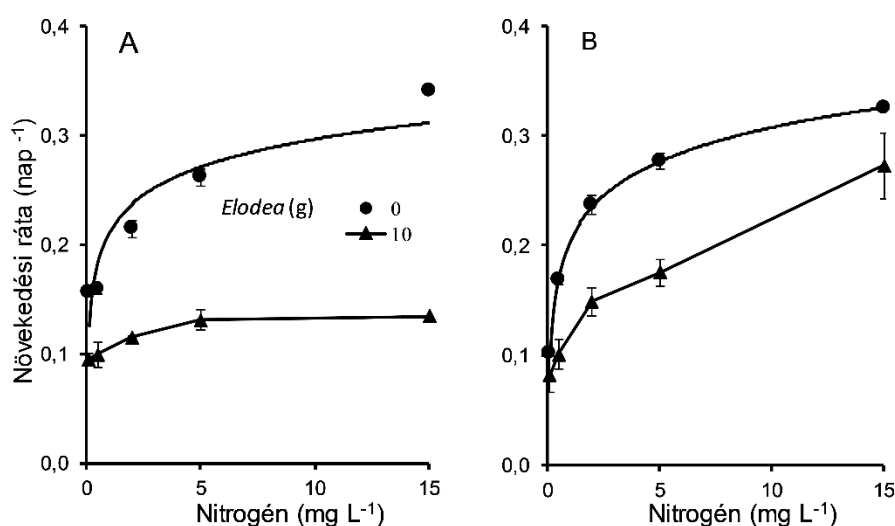
### Statistikai elemzés

Az *Elodea* denzitásának, valamint a víz tápelem-koncentrációjának hatását a *Lemna* relatív növekedési rátájára (RNR) és klorofillkoncentrációjára varianciaanalízissel (ANOVA) vizsgáltuk, az SPSS 11,0 (1999) szoftver segítségével. A statikus közegben az *Elodea*-val kezelt *Lemna*-kultúrák RNR-jét és klorofillkoncentrációját a kontrollal hasonlítottuk össze Dunnett t-teszt használatával. Félstatikus közegben t-próbát és Dunnett T3 páronkénti összehasonlító tesztek alkalmaztunk a kezelések összehasonlítására. A változók normál eloszlását Kolmogorov-Smirnov-tesztel ellenőriztük, míg a hibavarianciák egyenletességét Levene-tesztel vizsgáltuk.

## 6.3. Eredmények

Az *Elodea* denzitása, az oldat tápelem-koncentrációja (N, P) és ezek kölcsönhatása szignifikáns ( $P < 0,001$ , ANOVA) hatást gyakorolt a *Lemna* növekedésére és klorofillkoncentrációjára mind az időszakosan frissített, mindpedig statikus tápoldaton (függelék 11. táblázat). A *Lemna* növekedése (RNR) szignifikánsan nőtt ( $P < 0,001$ , Dunnett-teszt) a tápelem-koncentráció növekedésével. Az *Elodea* jelenléte azonban szignifikánsan csökkentette a békalecsék növekedését ( $P < 0,01-0,001$ , t-teszt, Dunnett-teszt) (13. ábra. 15. ábra., függelék 11. táblázat). A békalecsék szöveti klorofillkoncentrációja szignifikánsan nőtt a tápoldat nitrogénkoncentrációjának növelésével ( $P < 0,001$ , Dunnett-teszt). A békalecsék klorofillkoncentrációja jó érzékenységgel jelezte az alámerült növények gátló hatását, és az *Elodea* jelenlétében szignifikánsan csökkent. ( $P < 0,01-0,001$ , t-teszt, Dunnett-teszt).

### Társkultúrák időszakosan frissített tápoldaton

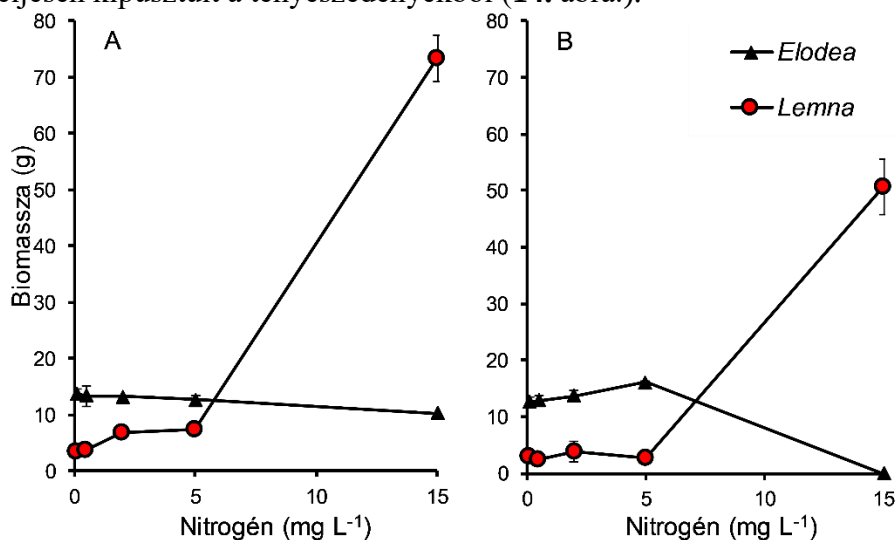


13. ábra. Az *Elodea* hatása az időszakosan frissített tápoldaton nevelt *Lemna* relatív növekedési rátájára 2 L-es (A) és 8 L-es (B) tenyészedényben. A *Lemna*-t különböző tápelem-koncentrációkat (N, P) tartalmazó tápoldaton *Elodea*-val együtt neveltük. A hibásávok az adatok szórásai. (A, n=3; B: n=2).

A kiindulási tápelem-koncentrációtól (N, P) függően, 10 napos inkubáció alatt az *Elodea* növények 38-60%-kal és 17-40%-kal csökkentették a *Lemna* növekedési rátáját 2L és 8L tenyészedényekben (13. ábra. A, B). Azonban 8 L-es tartályokban, a tápelem-koncentráció

növelésével (5-15 mg N L<sup>-1</sup>), az *Elodea* növekedésgátló hatása gyengült (13. ábra. B). A legnagyobb tápelem-koncentrációnál (15 mg N L<sup>-1</sup>), 18 nap után a *Lemna* még *Elodea* jelenlétében is teljesen befedte a vízfelszínt. Ezen koncentráción a kísérlet végén az *Elodea* már nem volt szignifikáns hatása a *Lemna* növekedésére ( $P>0,05$ , t-teszt).

A közeg tápelem-koncentrációja szignifikáns hatású volt az *Elodea* biomasszájára ( $P<0,01$ , ANOVA). Az *Elodea* biomasszája a *Lemna-Elodea*-társzkultúrában fokozatosan csökkent a tápelem-koncentráció növekedésével. Bár a kiindulási biomassza-arány a békalencsére nézve alacsony volt (*Lemna:Elodea* 1:10), a legmagasabb tápelem-koncentráción (15 mg N L<sup>-1</sup>), a *Lemna* biomasszája a 23. napon már hétszeresen felülmúlta az *Elodea*-ét, a kísérlet végére pedig az *Elodea* teljesen kipusztult a tenyészedényekből (14. ábra.).



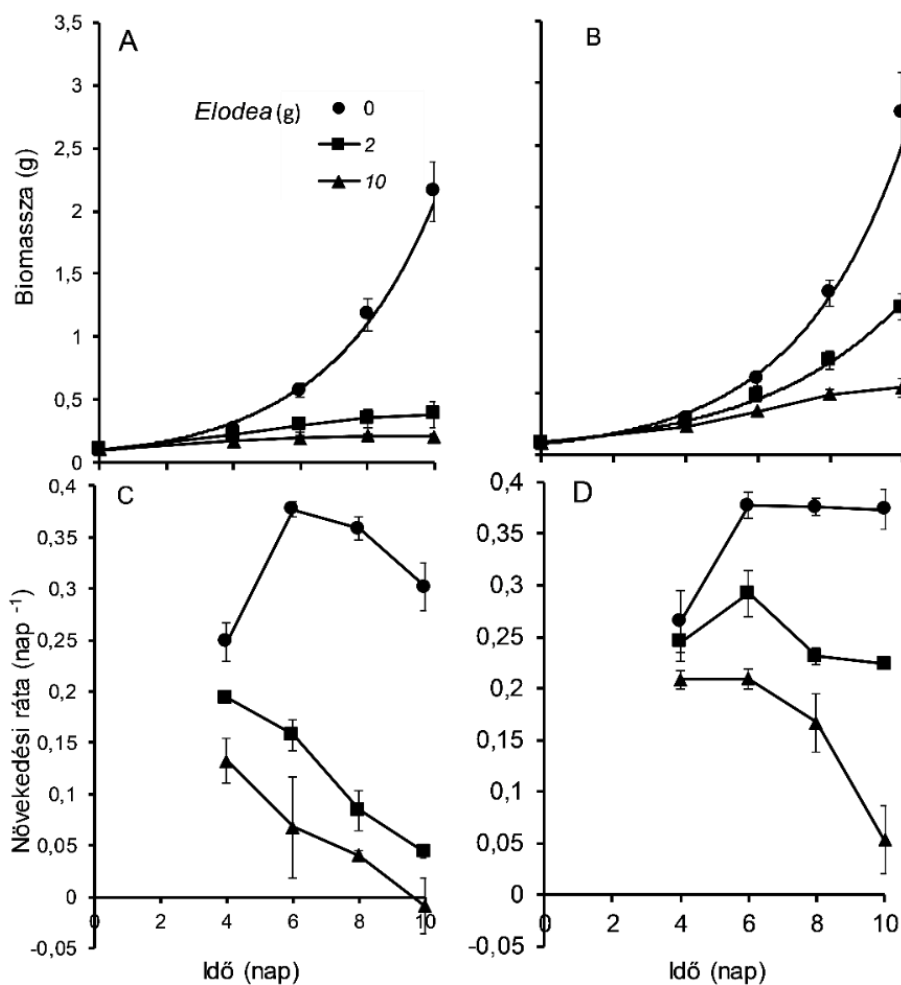
14. ábra. Növényi biomassza változása a különböző tápanyag-koncentrációjú 8 L-es tenyészedényben időszakosan frissített tápoldaton nevelt *Lemna-Elodea*-társzkultúrákban a kísérlet 23. (A) és az 57. (B) napján. A pontok a növények nedvestömegének átlagát mutatják, a hibasávok az adatok szórásait jelzik ( $n=2$ ).

## Társzkultúrák statikus tápoldaton

### Verseny a tápelemekért

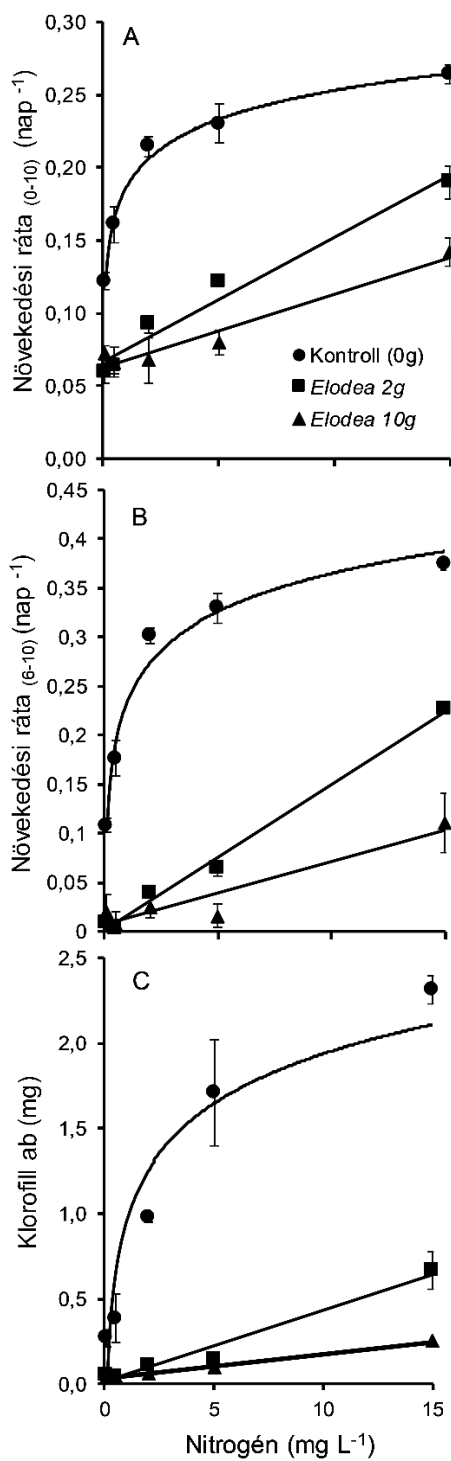
Magasabb nitrogénkoncentráción (2-15 mg N L<sup>-1</sup>) a kontrollkultúrában a *Lemna* növekedési rátája viszonylag nagy volt (0,210-0,362 nap<sup>-1</sup>). A *Lemna* biomasszája az inkubáció alatt exponenciálisan nőtt (15. ábra. A, B). Öt mg N L<sup>-1</sup> esetén a növekedési ráta 6 napig nőtt, majd 8 nap után kissé csökkent (15. ábra. C). A növekedési ráta 15 mg L<sup>-1</sup> nitrogénnél ugyanúgy nőtt, mint 5 mg L<sup>-1</sup>-nél, majd az inkubáció alatt konstans maradt (15. ábra. D). A kontrollkultúrákban a növekedés 5 mg N L<sup>-1</sup> felett tetőződött, viszont a növények között intraspecifikus kompetíció nem volt kimutatható, mivel az RNR és a növények nitrogénkoncentrációja nagyjából állandó maradt (15. ábra. D).

A kezdeti tápelem-koncentrációtól (N, P) függően az *Elodea* (10g) 40-68%-kal csökkentette a növekedési rátát (0-10. nap) (16. ábra. A). Az inkubáció utolsó 4 napjától az *Elodea* gátló hatása még erősebbé vált, mint a teljes kísérlet alatt. Itt az *Elodea* 71-96%-kal csökkentette a békalencsék növekedését (RNR<sub>6-10</sub>) (16. ábra. B). Általában a *Lemna* legnagyobb növekedéscsökkenését a 0,5-2 mg N L<sup>-1</sup> tápelem-koncentráció tartományában mutatta, ahol az RNR (6-10. nap) 0,05 nap<sup>-1</sup> alá csökkent.



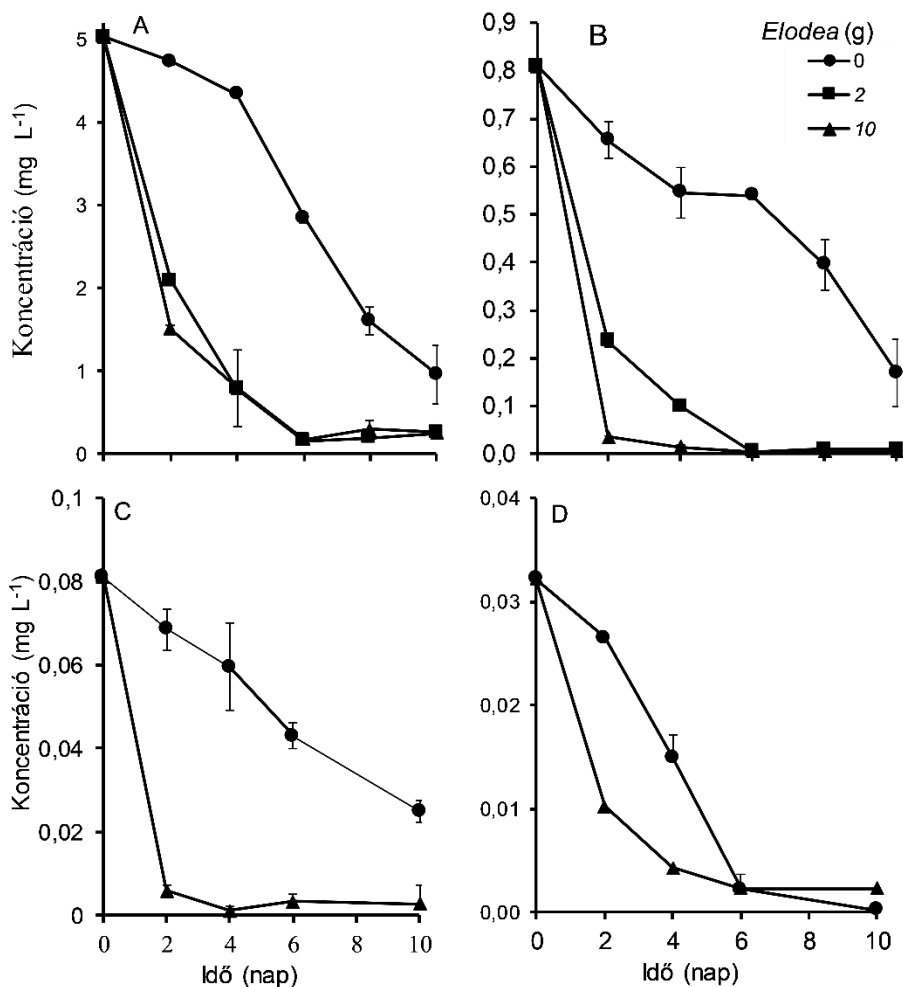
15. ábra. Az *Elodea* hatása az 5 és 15 mg N L<sup>-1</sup> statikus tápoldaton nevelt *Lemna* biomasszájára (A, B) és relatív növekedési rátájára (C, D). A pontok a békalencse-kultúrák nedvestömegének és növekedési rátájának átlagát, a hibásávok a szórásokat jelzik (n=3).

Az *Elodea*-val kezelt *Lemna*-kultúrák RNR értékei fokozatosan csökkentek az inkubáció alatt, és a kontrollkultúráétól szignifikánsan kisebbek voltak ( $P < 0,05$ , t-teszt) (15. ábra.). A kezdeti 5 mg N L<sup>-1</sup> alatt az inkubáció utolsó napján a növekedési ráta-értékek már negatívba fordultak az *Elodea* jelenlétében (15. ábra. C). A tápelem-koncentráció (N, P) növekedésével (5-15 mg N L<sup>-1</sup>) azonban az *Elodea* gátló hatása gyengült (16. ábra.). Az 5-15 mg N L<sup>-1</sup> koncentrációtartományban az *Elodea* a békalencsék növekedését szignifikánsan erősebben gátolta, ha a növénydenzitás nagyobb volt ( $P < 0,05$ , t-teszt).

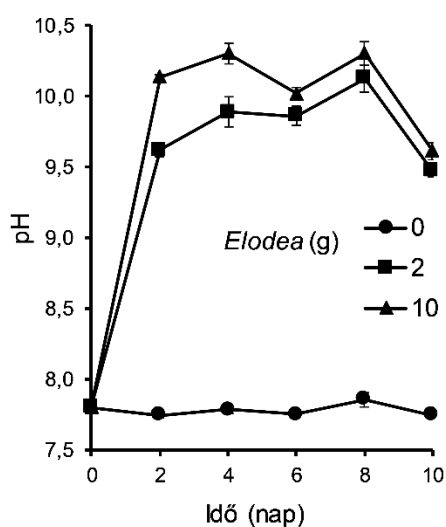


16. ábra. Az *Elodea* hatása a *Lemna* relatív növekedési rátájára (RNR) (A, B) és klorofilltartalmára (C) a víz nitrogénkoncentrációjának függvényében. Az RNR<sub>(0-10)</sub> (A) adatai a szárakok száraztömegén alapultak a nulladik és a 10. napon, az RNR<sub>(6-10)</sub> (B) adatai pedig az inkubáció 6. és 10. napján mért nedvestömegén alapultak. A hibasávok a szórásokat jelzik (n=3).

## Változások az elemösszetételben



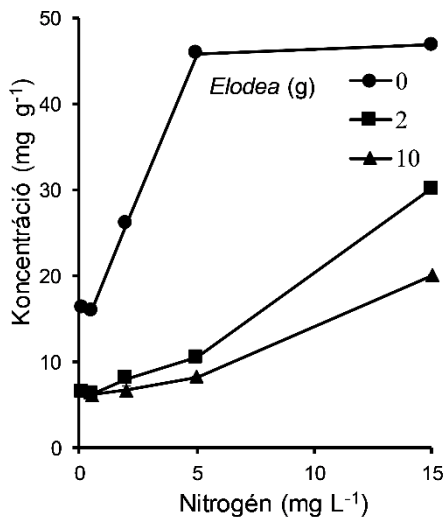
17. ábra. A víz tápelem-koncentrációja (A) (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N, NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N), (B) foszfor (PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>-P), (C) összes vas, (D) összes mangán, az 5 mg N L<sup>-1</sup>-t tartalmazó tápoldaton nevelt *Lemna-Elodea*-társzkultúrákban. A hibásávok a szórásokat jelzik (n=3). A vas- és mangánkonzentrációt csak a 10 g *Elodea* esetén mértük.



18. ábra. A pH változása az 5 mg N L<sup>-1</sup>-t tartalmazó tápoldaton nevelt *Lemna-Elodea*-társzkultúrákban. A hibásávok a szórásokat jelzik (n=3).

A kontrollakváriumokban, amelyek kezdetben 5 mg N L<sup>-1</sup>-t tartalmaztak, a *Lemna* a közeg nitrogénkoncentrációját 0,97 mg L<sup>-1</sup>-re csökkentette, míg *Elodea* jelenlétében a nitrogén 0,27 mg L<sup>-1</sup> alá esett vissza (17. ábra. A). A kontrollkultúrákban, amelyek kezdetben 5 mg N L<sup>-1</sup>-et tartalmaztak, a PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>-P koncentrációja 10 nap alatt 0,83-ról 0,17 mg L<sup>-1</sup>-re csökkent, míg a *Lemna-Elodea*-társzkultúrákban 0,01 mg L<sup>-1</sup>-re (17. ábra. B). A vas koncentrációja 0,081 mg L<sup>-1</sup>-ről 0,025 mg L<sup>-1</sup>-re csökkent a kontrollakváriumokban, míg a *Lemna-Elodea*-társzkultúrákban már kettő nap alatt 0,01 mg L<sup>-1</sup> alá esett (17. ábra. C). A vízben a mangán koncentrációja hasonlóan erős csökkenést mutatott (17. ábra. D). A víz pH-ja már négy nap elteltével az *Elodea*-t tartalmazó

akváriumokban 10,0 fölé emelkedett, míg a kontrollakváriumokban enyhén 7,8-ról 7,6-ra csökkent. Nagyobb *Elodea*-denzitás nagyobb pH-emelkedést eredményezett (18. ábra.). A közeg nitrogénkoncentrációjának 5 mg L<sup>-1</sup>-ig történő emelkedésével a kontrollkultúrákban a szártagok nitrogénkoncentrációja egyenletesen növekedett, amely felett értéke már állandó maradt. Az *Elodea* (10 g nedvestömeg) kezelés hatására 2 és 5 mg N L<sup>-1</sup> alatt a *Lemna*-szártagok nitrogénkoncentrációja 74-82%-kal csökkent (19. ábra.).



19. ábra. Az *Elodea* hatása a különböző nitrogénkoncentrációjú tápoldaton nevelt *Lemna*-szártagok nitrogénkoncentrációjára. A pontok a három ismétlés átlagát jelzik. A hibasávok nincsenek feltüntetve.

## 6.4. Értékelés

Kísérleteink alapján a gyökerező alámerült növények jelentős hatást gyakorolnak a víz kémiai összetételére, amely jól magyarázza az *Elodea* békalencsére gyakorolt negatív hatásait. A tápoldatban levő N, P, Fe és Mn a békalencsék minimális növekedéséhez szükséges szint (N 0,22, P 0,03, Fe 0,028, Mn 0,0005 mg L<sup>-1</sup>) alá csökkent (Hopkins 1931, Steinberg 1946, Eyster 1966, Landolt 1986). A tápelemhiányon túl megfigyeltük, hogy a planktonalgákhoz hasonlóan (Roijackers et al. 2004, Szabó et al. 2005) az *Elodea* jelenlétében a víz pH-értéke messze a békalencse optimális növekedéséhez szükséges tartomány fölé szökött (McLay 1976, Landolt és Wildi 1977, Landolt és Kandeler 1987).

Eredményeink alapján alacsony tápelem-koncentráción az *Elodea* jelentősen gátolta a békalencsék növekedését, míg magasabb tápelem-koncentráción a hatása egyre kevésbé volt érzékelhető. Ennek eredményeként a legnagyobb tápelem-koncentráción a békalencsék dominánsá váltak az *Elodea*-val szemben. Ez az eredmény alátámasztja azt a nézetet, miszerint a fényért és a tápelemekért folytatott aszimmetrikus versengés alacsony tápelem-koncentráción az alámerült növényeknek kedvez, lehetővé téve dominanciájukat. Minél nagyobb volt az alámerült növények denzitása, annál erősebbnek bizonyult azok békalencsére gyakorolt gátló hatása. A víz tápelemhiányát jól tükrözi a békalencsék visszaesett szöveti nitrogén-, klorofill- és mangánkoncentrációja is. Alámerült növények hatására 45-ről 8 mg g<sup>-1</sup>-ra esett vissza a szártagok N-koncentrációja, ami már jóval alatta volt az optimális növekedésű *Lemna*-kultúrákéénak (25-45 mg g<sup>-1</sup>) (Landolt és Kandeler 1987, Vermaat és Hanif 1998).

Bár kísérleteink során a tápelemek közvetlen kimerülése jelentős szerepet játszott, valószínűleg nem ez volt az egyetlen tényező, amely a *Lemna* növekedésének visszaeséséhez vezetett. Az a tény, hogy 5 mgN L<sup>-1</sup> tápoldaton az *Elodea* jelenlétében a *Lemna*-kultúrák növekedése messze alatta volt, mint a legalacsonyabb N-koncentráción növő kontrollkultúráké, arra enged következtetni, hogy a tápelemelvonáson túl a pH-val kapcsolatos gátló hatások is szerepet

játszhattak. A magas pH nemcsak a nitrát és foszfát biológiai hozzáférhetőségét csökkenti, hanem a foszfát és más mikroelemek kicsapódásához is hozzájárul (Otsuki és Wetzel 1972, Loeppert et al. 1977, Novacky és Ullrich-Eberius 1982. A magas pH már a *Lemna*-alga-kompetícióban is kulcs tényezőnek bizonyult a békalencsék növekedésgátlásában (Roijackers et al. 2004, Szabó et al. 2005). Ezekben a korábbi tanulmányainkban a békalencsék és a planktonikus algák közötti versenyben az algák a tápoldatban a pH növelését és a vas elvonását idézték elő, amelyek együttesen a békalencsék növekedésgátlását okozták (Szabó et al. 1999, 2005; Roijackers et al. 2004). Hasonló pH-hoz kapcsolható gátló mechanizmusok terepi körülmények között is jelentkezhettek, mivel sűrű alámerült növényállományok felső vízrétegében (pl. *Elodea*, *Ceratophyllum*, *Potamogeton*) gyakran mérnek magas pH-értékeket (McClay 1974, Frodge et al. 1990, Spencer et al. 1994, O'Sullivan és Reynolds 2004). A magas pH negatív hatásai inkább elősegítik, mint akadályozzák, hogy a növényzet az alámerült növénycsoport stabil dominanciája irányába mozduljon el. Ennek az az oka, hogy a folyamat még tovább fokozza az interspecifikus kompetíció erejét, mely kulcsfontosságú a kompetív rendszerekben az instabil együttéléshez (Scheffer et al. 2003).

Fontos megjegyeznünk, hogy laboratóriumi kísérleteink kissé szélsőséges képet mutathatnak az úszó és alámerült növények közötti negatív kölcsönhatások erősségéről, mivel laboratóriumi kísérletünkben számos természetes puffer mechanizmus nem volt reprezentálva. Terepi körülmények között az epifitont fogyasztó herbivorok mérsékelhetik az epifitikus algák tápelemelvonását, ezáltal gyengítve a tápelemekért folytatott versengést. (Pinowska 2002, Yang et al. 2020, Koleszár et al. 2022b). Az üledékekből felszabaduló tápelemek és a szerves anyagok lebomlása, továbbá a sűrű *Elodea* hínárszőnyeg feletti megemelkedett vízhőmérséklet szintén enyhítheti az alámerült növények úszó növényekre gyakorolt negatív hatását (Szabó et al. 2000, Netten et al. 2010). Nyíltabb víztestekben viszont a szél a szabadon úszó növények szőnyegét a part közelébe sodorja, csökkentve azok árnyékoló hatását, és így mérsékli a két növénycsoport közötti fényért folytatott versenyt.

## 6.5. Következtetések

Jelen vizsgálatunk alátámasztja, hogy alacsony és közepes tápelem-koncentráción a gyökerező alámerült makrofitonok képesek erősen csökkenteni a szabadon úszó növények növekedését. Bizonyos körülmények között növekedésük akár teljesen le is állhat. A békalencsék alacsony szöveti nitrogén-, mangán-, és klorofillkoncentrációja jelezte, hogy az alámerült növények elsősorban a víz tápelemviszonyainak változtatásán keresztül fejtik ki hatásukat a szabadon úszó vízínövényekre. Eredményeink jól egybevágnek azzal az elmélettel, amely szerint a gyökerező alámerült növények képesek fenntartani stabil dominanciájukat az úszó növényekkel szemben mindaddig, amíg a tápelemterhelés nem túl magas. Növekvő tápelemterheléssel azonban a szabadon úszó növények növekedése egyre kevésbé korlátozott, és így denzitásuk fokozatosan növekedni fog. Ez egy pozitív visszacsatoláshoz vezet, amint árnyékoló hatásuk csökkenti az alámerült növények tápelemfelvételét (Szabó et al. 2020). Ezután a rendszer átbillenhet a szabadon úszó hínárnövényzet stabil állapotába (Portielje és Roijackers 1995, Janse és Puijenbroek 1998, Scheffer et al. 2003), melyben az anoxikus környezet az alámerült növények pusztulását okozza, és a biológiai diverzitás drasztikus csökkenését vonja maga után (Morris et al. 2003, 2004).

## 7. Az alámerült gyökértelen makrofitonok hatása a szabadon úszó növényekre

### 7.1. Bevezetés

Az édesvízi ökoszisztémákban a sekély tavak alternatív stabil állapotai jól ismertek, mely szerint ezek a vizek vagy a gyökerező, szubmerz makrofitonok által uralt tiszta vizű állapotban, vagy pedig a fitoplankton által uralt turbid állapotban létezhetnek. (Scheffer et al. 1993).

A belső, pozitív visszacsatolások, mint például a szubmerz növényzet víztisztító képessége, általában stabilan fenntartják ezt az állapotot. A védettebb vízterekben pedig az elsődleges termelők között a fitoplankton helyett vagy a szabadon úszó növények vagy pedig a gyökerező alámerült (szubmerz) növények válhatnak dominánssá (Scheffer et al. 1993, 2003). A fény és a tápelemek elérhetősége kulcsszerepet játszanak az alternatív állapotok fenntartásában (Scheffer et al. 1993), mivel döntően meghatározzák a vízi elsődleges termelők növekedését és elterjedését (Chambers 1987, Chambers és Kalf 1987, Bornette és Puijalon 2011). Az eutrofizáció során drasztikusan megváltoznak a tápelemviszonyok, amely bizonyos fajok számára káros, míg mások számára kimondottan előnyös lehet (Cao et al. 2011, Phillips et al. 2016). A kisebb tavak és vízelvezető árkok általában kevésbé vannak kitéve a szélnek, és az ilyen szélvédett helyeken a magasabb tápelem-koncentráció a szabadon úszó makrofitonok dominanciáját eredményezi (Morris et al. 2003, Peeters et al. 2013, Smith 2014). Az alacsonyabb vízmélység pedig az alámerült makrofitonok növekedésének kedvez, amely azt eredményezheti, hogy a sekélyebb árkokat és kisebb tavakat teljesen beborítják ezek a makrofitonok (van Zuidam és Peeters 2013, Smith 2014). Az alámerült gyökerező makrofitonoknak az a versenyelőnye, hogy képesek a tápelemeket nemcsak az üledékből felvenni, hanem a vízoszlopból is, ezáltal csökkentve azok elérhetőségét az úszó növények számára (Szabó et al. 2010).

A szabadon úszó növények a vízfelszínen alkotnak sűrű takarót, emiatt 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, Tóth 2013, Phillips et al. 2016). Árnyékolásukkal erősen akadályozzák az alámerült növények túlélését és növekedését (Scheffer et al. 2003). Ez az aszimmetrikus verseny a fényért és a tápelemekért azt eredményezi, hogy alacsonyabb tápelemszinteken az alámerült makrofitonok dominálnak, eutrófabb körülmények között pedig a szabadon úszó növények (Smith 2014, van Gerven et al. 2015).

A két növénycsoport kölcsönhatásaival foglalkozó empirikus kutatások elsősorban a szabadon úszó növények alámerült növényekre gyakorolt hatását tárták fel (Morris et al. 2004, Larson, 2007, Lu et al. 2013), és keveset foglalkoztak az alámerült vegetáció szabadon úszó növényekre gyakorolt hatásával. Ugyanakkor a terepi megfigyelések azt mutatták, hogy a gyökerező, sűrű alámerült növényállományok felett a szabadon úszó növények abundanciája viszonylag kicsi volt (Scheffer et al. 2003, van Zuidam és Peeters, 2013, Szabó et al. 2024). Ez arra utalhat, hogy az alámerült növények limitálják az úszó növények növekedését. Korábbi laboratóriumi kísérleteink is azt mutatták, hogy az alámerült, gyökerező növényzet (*Elodea nuttallii*) erőteljesen gátolja a szabadon úszó növények (*Lemna gibba*) növekedését (Szabó et al. 2010). Az alámerült, nem gyökerező hínárnövényünk, az érdes tócsagaz (*Ceratophyllum demersum*) fontos szerepet játszik a vízi ökoszisztémák működésében. Világszerte gyakran alkot sűrű állományokat sekély tavakban és árkokban, még akár magas tápelem-koncentrációkon is (Lombardo és Cooke 2003). Az is ismert, hogy a tócsagaz kulcsszerepet játszhat a tiszta vizű állapot (alacsony turbiditású) fenntartásában, mivel a dominanciája alatt még nagy foszfátkoncentráció mellett is viszonylag kicsi a fitoplankton abundanciája (Mjelde és Faafeng

1997, Dai et al. 2014). Számos megfigyelés alapján a tócsagaz és a púpos békalencse együttesen is előfordul (Simons 1994, Feuchtmayr et al. 2009, van Zuidam és Peeters 2013), amely felveti a lehetőségét a két faj között kompetitív kölcsönhatások meglétének.

A tócsagaz jobban hozzáférhet a tápelemekhez, mivel közelebb van az üledékhez, másrészt pedig a békalencsénél nagyobb tápelemfelvevő felülettel rendelkezik. Ezek a tulajdonságok a *Ceratophyllum*-nak versenyelőnyt biztosítanak a *Lemna*-val szemben. Így a viszonylag gyors tápelemfelvételének köszönhetően a tócsagaz jelentősen csökkentheti a tápelem-koncentrációt a víztest felső rétegében. Egy terepi felmérés (van Zuidam és Peeters 2013) alapján feltételezzük, hogy a gyökér nélküli alámerült növényzet egy bizonyos tápelem-koncentráció-tartományban stabilan megtartja a dominanciáját az úszó növényekkel szemben, mivel képes a békalencse növekedését a tápelemelvonással gátolni. Jelen tanulmány célja ennek a hipotézisnek a tesztelése, amelynek során mérjük, hogy a *Ceratophyllum* hogyan változtatja meg a vízoszlopban a tápelemviszonyokat, és ez hogyan befolyásolja az úszó növények (*L. gibba*) növekedését. A növekedési kísérleteket statikus és időszakosan frissített tápoldattal végeztük, széles tápelem-koncentrációban. 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.

## 7.2. Módszerek

### A növények begyűjtése és előnevelése

A *Lemna gibba*-szármagokat és a *Ceratophyllum demersum* hajtásait az Igrice-csatornából (Északkelet-Magyarország, N 47,996376°, E 21734152°) gyűjtöttük. A növényeket 10 literes műanyag tartályokban előneveltük, amelyek Smart és Barko (1985) által kidolgozott tápoldatot tartalmaztak. A nitrogént és a foszfort az  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ - és  $\text{K}_2\text{HPO}_4$ -oldatok hozzáadásával biztosítottuk, amelyek végső koncentrációja  $5 \text{ mg N L}^{-1}$  és  $1 \text{ mg P L}^{-1}$  volt, hogy elkerüljük a tápelemek kimerülését. Az alkalmazott N- és P-koncentrációk mindkét faj optimális tenyésztéséhez elegendőek voltak. A mikrotápelemeket a TROPICA-oldattal biztosítottuk, 5000-szeres hígítással, így az oldatban az alábbi nominális koncentrációk alakultak ki: Fe 0,16, Mn 0,90, Zn 0,004, Cu 0,012 és Mo 0,004  $\text{mg L}^{-1}$ . A növényeket  $220 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  megvilágításon, 16/8 óra fotoperióduson,  $24 \pm 1^\circ \text{C}$  hőmérsékleten neveltük. A kísérletek során vizsgáltuk, hogy különböző trofikus szinteken ( $\text{N } 0,2\text{-}10 \text{ mg L}^{-1}$ ) és tócsagaz-denzitásokon (0-40g/tenyészedeny) hogyan befolyásolja az érdes tócsagaz a békalencsék növekedését (biomassza, növekedési ráta). A kísérletek kezdetén a növényekből almintákat vettünk az egyes kultúrák növekedési rátáinak becsléséhez.

### Időszakosan frissített tápoldatú kísérlet

A növények kölcsönhatásának hosszabb távon történő vizsgálatához időszakosan frissített tápoldatú kísérletet végeztünk, hogy valamelyest imitáljuk az üledékből a vízbe történő tápelem-felszabadulást. Az előnevelt növények felszínéről a vizet salátacentrifugával távolítottuk el, majd a *Ceratophyllum* hajtásait (10-25 cm) 2 L-es fekete oldalfalú műanyag akváriumokba helyeztük, melyek kiindulási biomasszája 0 g (kontroll), 5 g, 20 volt akváriumonként ( $0, 250, 1000 \text{ g m}^{-2}$ ). Az akváriumokba  $500 \pm 2 \text{ mg}$  békalencsét helyeztünk ( $25 \text{ g m}^{-2}$ ). A *Lemna-Ceratophyllum*-társ-kultúrákat teljes faktoriális elrendezés szerint öt különböző nitrogénkoncentráción (0,2, 1, 2, 5 és  $10 \text{ mg N L}^{-1}$ ) neveltük  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  hozzáadásával. A foszfor kiindulási koncentrációját  $1 \text{ mg L}^{-1}$ -re állítottuk be. A mikroelemeket 10000-szeres hígításban alkalmaztuk. Kezelésként három akváriumot (összesen 45 akváriumot) inkubáltunk 50 napig. A tápoldatok felét (1L) hetente kétszer friss tápoldatra cseréltük. A *Lemna* és a *Ceratophyllum* biomasszáját a 14. és 50. napon mértük, hogy kiszámoljuk a relatív növekedési rátájukat (RNR).

A kísérlet 33. napján 6:00 és 16:00 órákor lemértük a víz pH-ját és oldott oxigénkoncentrációját. Az 50. napon a növényeket learattuk, 80 °C-on két napig szárítottuk, majd megmértük a száraztömegüket.

### Statikus tápoldatú kísérlet

A statikus tápoldatú növénykultúrák neveléséhez 2 literes fekete műanyag akváriumokat használtunk, amelyek mindegyikébe műanyag tartócsövet helyeztünk (9 cm hosszú, 2 cm átmérőjű), amely a *Lemna* és a *Ceratophyllum* közös tápoldaton, de térben elkülönített nevelésére szolgált (Szabó, et al. 2003). Minden tartócső oldalán négy lyuk biztosította a tápelemek áramlását a belső és a külső víztér között. Az előnevelt *Lemna*-szártagokból  $200 \pm 2$  mg nedvestömegű mennyiséget helyeztünk a tartócsövekbe. Ez a kísérletbeállítás lehetővé tette a *Lemna* optimális nevelését statikus tápoldaton oly módon, hogy elkerültük nemcsak az algák gátló hatását, hanem a békalencsék intraspecifikus kompetícióját is (Szabó et al. 2003, Szabó et al. 2005). A módszerünk minimalizálta a *Lemna* árnyékolásának negatív hatását a *Ceratophyllum* növekedésére, miközben lehetővé tette, hogy a tócsagaz által előidézett alacsony tápelem-koncentráció és magas pH hatását vizsgálhassuk a békalencséken.

A *Ceratophyllum* növények apikális hajtásait (10-15 cm) az akváriumok tartócsöveken kívüli vízterébe helyeztük: 0 g (kontroll), 5 g, 20 g és 40 g ( $0, 250, 1000, 2000 \text{ g m}^{-2}$ ). A *Lemna*-*Ceratophyllum*-társ-kultúrákat teljes faktoriális elrendezés szerint öt különböző nitrogénkoncentráción neveltük (0,5, 1, 2, 5 és  $10 \text{ mg N L}^{-1}$ ). A foszfor és a mikroelemek kezdeti koncentrációja megegyezett az előnevelésben alkalmazott koncentrációval. Kezelésenként három, összesen pedig 60 tenyészedényt használtunk. A kultúrákat 12 napon keresztül inkubáltuk, és a *Lemna*-szártagok biomasszáját (nedvestömegét) a 4., 8. és a 12. napon mértük. Ez alapján kiszámoltuk a relatív növekedési rátát a 8. ( $\text{RNR}_8$ ) és a 12. napon ( $\text{RNR}_{12}$ ). Az akváriumokból 20-20 ml vízmintát vettünk a kiindulási, 2., 4., 6., 8. és 12. napon. A vízmintákat szűrtük, megmértük a tápoldat kémiai összetételét (pH,  $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ ,  $\text{NO}_3^{-}\text{-N}$ ,  $\text{NH}_4^{+}\text{-N}$ , Fe, Mn). A kísérlet végén a hínárnövényeket learattuk, a minták egy részét (100 mg nedvestömeg) klorofill ab meghatározásra használtuk (ld. 2.3. fejezet), míg a fő frakciót a száraztömeg mérésére. A szárított növényi mintán meghatároztuk az összes szerves szén- és nitrogéntartalmat. A szárított növényi mintán (200 mg) savas roncsolást végeztünk, majd ICP OES segítségével elemeztük a roncsolt minta vas- és mangántartalmát (ld. 2.3. fejezet).

### A terepi felmérések adatelemzése

A magyar felszíni vizek adatbázisából (FVA) olyan vízterekre vonatkozó adatokat gyűjtöttünk (305 helyszín), melyek lehetővé tették a *Ceratophyllum demersum* ( $n = 274$ ) és a *Lemna gibba* ( $n = 66$ ) előfordulásának vizsgálatát. Az adatok a 2005 és 2019 közötti, július 1-től szeptember 30-ig tartó időszakra vonatkoztak. Megvizsgáltuk, hogy milyen összefüggést mutat a vízben lévő összes nitrogénkoncentráció a *Ceratophyllum* és a *Lemna* előfordulásaival. Az adatbázisban a növények abundanciaadatait (DAFOR osztályok 1-5) a Braun-Blanquet borítási osztályok átlagértékeivé alakítottuk (3%, 15%, 37,5%, 62,5%, 87,5%) Engloner (2012) módszere alapján.

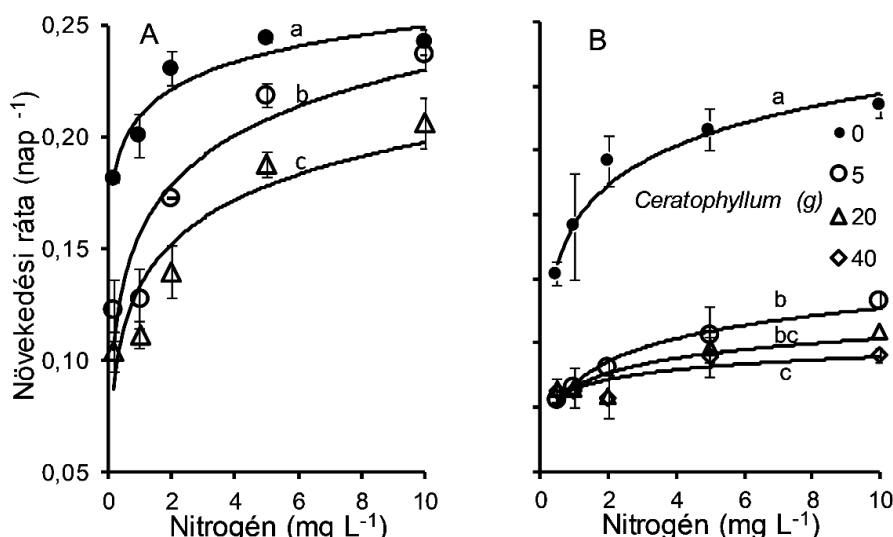
Az adatelemzéshez Hollandia vízelvezető csatornáinak 67 helyszínéről a *C. demersum* ( $n = 49$ ), és *L. gibba* ( $n = 47$ ) előfordulásokat és a vizek tápelemekkoncentrációit tartalmazó felmérések adatait is felhasználtuk (van Zuidam és Peeters 2013). Az adatok 2007 júniusára és szeptemberére vonatkoztak. A vegetáció-felvételezések 25 m hosszú csatornaszakaszról készültek, ahol a növényfajok abundancia-értékeinek meghatározása Tansley-féle borítottsági osztályok alapján történt (Tansley 1946). A helyszíneken a vízmintákat a vízoszlop felső 20 cm-éből vették, és az összes nitrogént a vízminták UV/perszulfátos savas roncsolása után határozták meg (NNI 1990, 1997).

### Statisztikai elemzések

A laboratóriumi kísérletekhez a változók normál eloszlásának ellenőrzésére Kolmogorov-Smirnov-tesztet használtunk. A félstatikus és statikus körülmények között a mért változók (RNR, klorofillkoncentráció a békalencsében) normál eloszlást mutattak ( $P > 0,05$ ). Általános lineáris modellt (GLM) alkalmaztunk, hogy megvizsgáljuk a tényezők (*Ceratophyllum*-denzitás, nitrogénkoncentráció) és kölcsönhatásaik szignifikáns hatásúak-e a vizsgált függő változókra. Az egyes összehasonlítandó csoportok között a függő változók variáciáinak homogenitás-vizsgálatát Levene-tesztel végeztük el. Tukey poszthoc-tesztet használtunk, hogy meghatározzuk, mely kezelések különböznek egymástól. Páronkénti összehasonlításokat (PÖ) használtunk a változók szignifikáns különbségeinek tesztelésére a *Ceratophyllum*-kezelések között, amely során az értékelésben megadtuk az átlagos különbséget (ÁK)  $\pm$  és a standard hibát (SH).

A terepi adatbázisok alapján azt is elemeztük, hogy van-e szignifikáns kapcsolat a víz összes nitrogénkoncentrációja és a két faj (*Ceratophyllum demersum*, *Lemna gibba*) abundanciaadatai (DAFOR osztályok) között, melyhez multinomiális eloszlású és kumulált logithivatkozású általánosított lineáris modelleket használtunk, melyekkel teszteltük a nitrogénkoncentráció hatását a növények borításértékeire. Az elemzéseket SPSS 25.0 programmal végeztük.

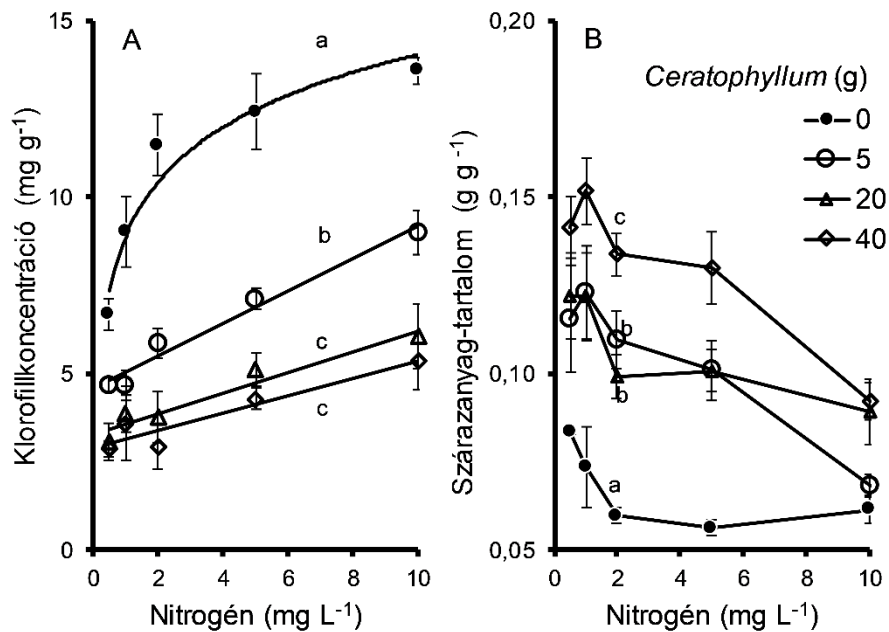
### 7.3.Eredmények



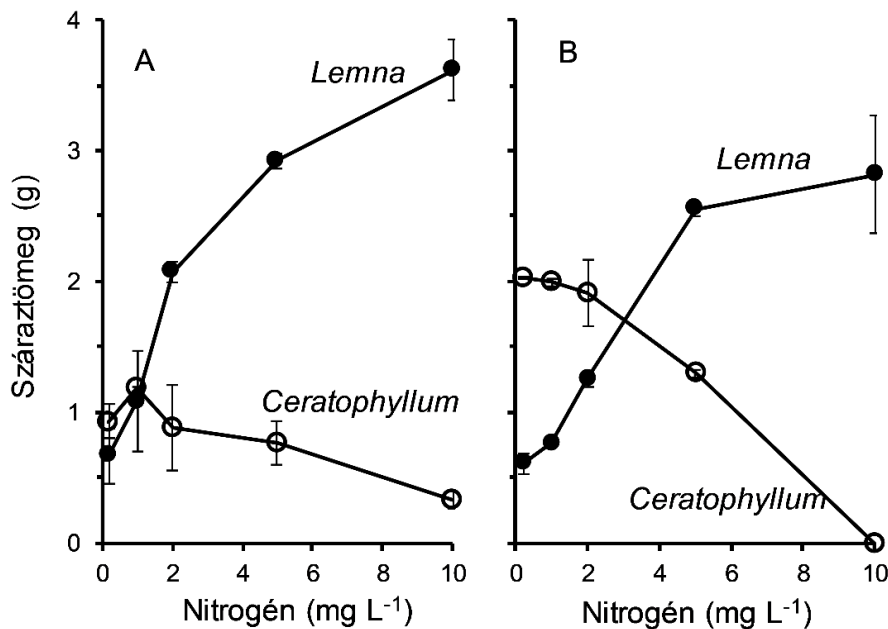
20. ábra. A *Ceratophyllum demersum* hatása a *Lemna gibba* relatív növekedési rátájára (RNR), (A) időszakosan frissített közegben és (B) statikus közegben 0-8. nap között (átlag  $\pm$  szórás,  $n = 3$ ). Kisbetűk jelzik a *Ceratophyllum*-kezelések között a szignifikáns különbségeket (Tukey-teszt,  $P < 0,05$ ).

Mind az időszakosan frissített, mind pedig a statikus tápoldatú kísérlet azt mutatta, hogy a *Lemna*-biomassza a tápoldat nitrogénkoncentrációjának növekedésével nőtt, a *Ceratophyllum* denzitásának növekedésével pedig csökkent. A *Ceratophyllum*-biomassza viszont a nitrogén koncentrációjának növekedésével csökkent, ami pedig a nagyobb *Lemna*-biomasszával volt kapcsolatos az időszakosan frissített tápoldatú kísérletben. A laboratóriumi kísérletekben a közeg nitrogénkoncentrációja, a *Ceratophyllum* denzitása és ezek kölcsönhatásai szignifikáns ( $P = 0,006 < 0,001$ , ANOVA) hatásúak voltak a *Lemna* növekedésére (RNR), klorofillkoncentrációjára és szárazanyag-tartalmára (20. ábra., 21. ábra., Függelék 12. táblázat). A nitrogén koncentrációjának növekedésével mindkét faj esetében csökkent a szárazanyag-tartalom (ill. a száraztömeg-nedvestömeg arány). A *Ceratophyllum*-kezelés pedig *Lemna*

szárazanyag-tartalmát növelte, ugyanakkor a szártagok klorofillkoncentrációját csökkentette (21. ábra.).



21. ábra. A *Ceratophyllum demersum* hatása a *Lemna gibba* klorofillkoncentrációjára (A) és szárazanyag-tartalmára (B) statikus közegben (átlag  $\pm$  szórás,  $n = 3$ ). A *Ceratophyllum*-kezelések között kisbetűk jelzik a szignifikáns különbségeket (Tukey-teszt,  $P < 0,05$ ).



22. ábra. A növények biomasszájának (száraztömeg) változása a *Lemna*-*Ceratophyllum*-társzkultúrákban, különböző nitrogénkoncentrációk mellett időszakosan frissített tápoldaton a kísérlet 50. napján (átlag  $\pm$  szórás,  $n = 3$ ). Kezdeti *Lemna*:*Ceratophyllum*-biomassza arányok: 0,5:5 (A) és 0,5:20 (B).

### Időszakosan frissített tápoldatú kísérlet

A *Ceratophyllum* biomasszája minden kezelésben képes volt növekedni, kivéve a legnagyobb növénydenzitáson (20 g) 10 mg N L<sup>-1</sup> koncentrációnál, ahol a *Lemna* már teljesen lefedte a felületet. A *Lemna* relatív növekedési rátája (RNR) a nitrogénkoncentráció emelkedésével fokozódott. Magasabb denzitásnál a *Ceratophyllum* jelentősebben mérsékelte a *Lemna* növekedését: az érték akár 45%-kal is visszaesett (20. ábra). A 20 g-os *Ceratophyllum* kezelésekben a gátló hatás szignifikánsan erősebb volt ( $P < 0,0001$ , ÁK  $0,026 \pm 0,003$ , PÖ), mint az 5 g-os denzitás esetén. A közeg nitrogénkoncentrációja szignifikáns hatású volt ( $P < 0,001$ , ANOVA) mind a *Lemna*, mind a *Ceratophyllum* biomasszájára (22. ábra., Függelék 12. táblázat). A *Ceratophyllum* jelenlétében (40 g) 10 mg N L<sup>-1</sup> kiindulási koncentráción a *Lemna* már 14 nap alatt, 5 mg N L<sup>-1</sup> N-koncentrációnál pedig 20 nap alatt teljesen befedte a vízfelületet. Az alacsony kezdeti biomasszaarány ellenére (*Lemna* 0,5 g: *Ceratophyllum* 5 g) a legmagasabb nitrogénkoncentráción (10 mg N L<sup>-1</sup>) a *Lemna* 50 nap elteltével 991%-kal meghaladta a *Ceratophyllum* biomasszáját (22. ábra. A). A *Ceratophyllum* biomasszája a nitrogénkoncentráció növekedésével a társ-kultúrákban fokozatos csökkenést mutatott. A legnagyobb N-koncentráción (10 mg L<sup>-1</sup>) és a legnagyobb kezdeti denzitáson (20 g) a *Ceratophyllum* hajtásai a kísérlet végére teljesen elpusztultak (22. ábra. B). A *Ceratophyllum*-*Lemna*-társ-kultúrákban 0,2-2 mg N L<sup>-1</sup>-tartományban a pH viszonylag magas volt (9,40-10,05), ami a nitrogénkoncentráció növekedésével 7,10-7,15-re csökkent. Az oldott oxigén koncentrációja hasonló mintázatot mutatott, mint a pH: alacsony N-tartományban (0,2-2 mg N L<sup>-1</sup>) a nappali oldott oxigén koncentráció nagy volt (11,1-14,1 mg L<sup>-1</sup>), míg a legmagasabb N-koncentrációnál értéke 2,4-3,3 mg L<sup>-1</sup>-re csökkent, és a kora reggeli (6 órákor) értéke még ennél is kisebb volt (oldott oxigén 0,1-0,3 mg L<sup>-1</sup>).

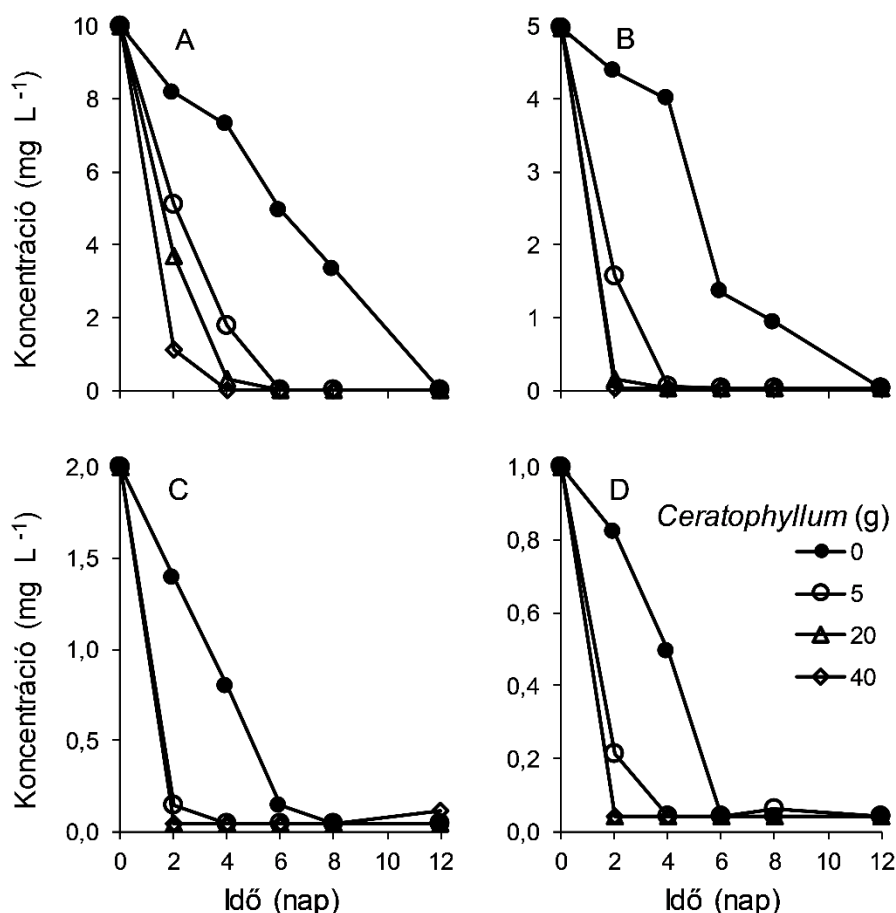
### Statikus tápoldatú kísérlet

#### Tápelemekért folytatott verseny

A *Lemna* biomasszája a kontroll-kultúrákban exponenciális növekedést mutatott a kísérleti időszak alatt, melyben növekedési rátája magasabb nitrogénkoncentrációkon (2-10 mg N L<sup>-1</sup>) viszonylag nagy volt ( $RNR_{0-12} 0,214-0,291 \text{ nap}^{-1}$ ). A *Lemna*-val együtt nevelt *Ceratophyllum* a kísérlet alatt fokozatosan gátolta a *Lemna* növekedését. A kiindulási nitrogénkoncentrációtól függően a *Ceratophyllum* növények (40 g) az első 8 napban 63-83%-kal csökkentették a *Lemna* növekedési rátáját (20. ábra. B). A *Ceratophyllum*-hajtások nagy denzitáson (40 g) szignifikánsan erősebben gátolták a *Lemna* növekedését ( $P = 0,005$ , ÁK  $0,016 \pm 0,005$ , PÖ), mint kis denzitásnál (5 g). A kísérlet utolsó négy napjában a már amúgy is visszaesett növekedést tovább mérsékelte a *Ceratophyllum*, többnyire 0,05 nap<sup>-1</sup> alá szorítva az RNR értékét. (20. ábra. B).

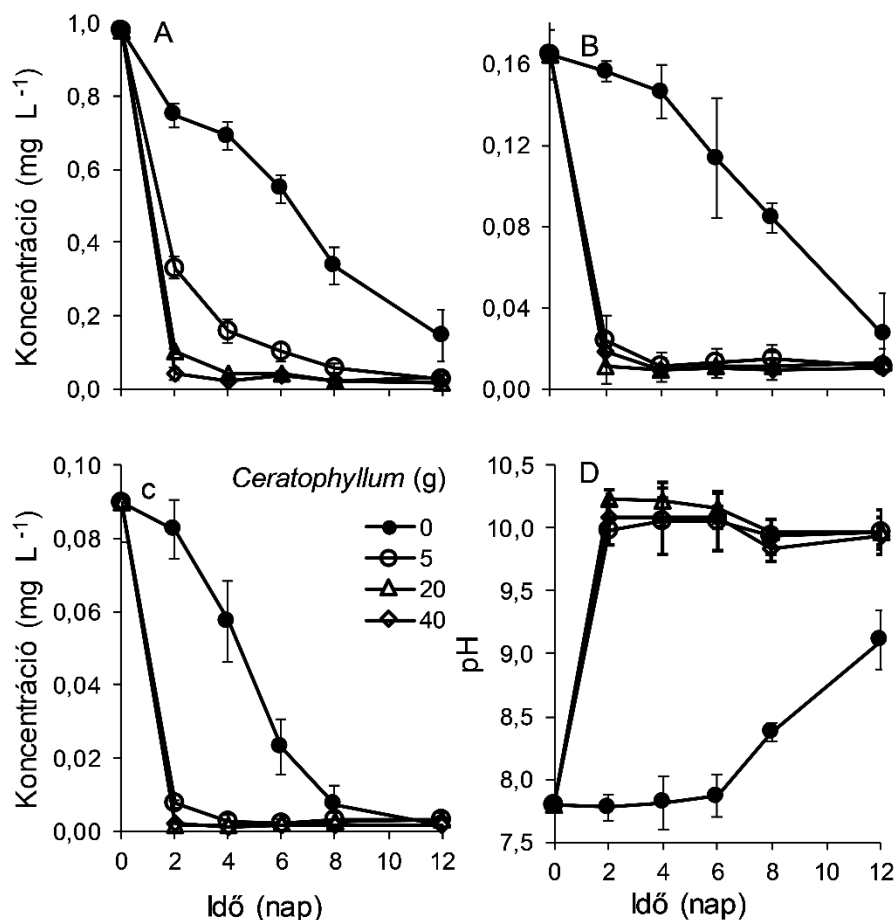
A *Lemna* összes klorofillkoncentrációja érzékenyen jelezte a *Ceratophyllum* gátló hatásait. A statikus kísérletben a klorofillkoncentráció szignifikánsan ( $P < 0,001$ , ÁK  $6,82 \pm 0,24$ , PÖ) alacsonyabb volt azokban az akváriumokban, ahol *Lemna*-t *Ceratophyllum*-mal együtt neveltük (21. ábra. A). A nitrogénkoncentrációtól függően a *Ceratophyllum* növények (40 g) 57-75%-kal vetették vissza a *Lemna* klorofillkoncentrációját. Emellett a békalencsék szöveti klorofillkoncentrációja nagy *Ceratophyllum*-denzitásnál (40 g) szignifikánsan nagyobb mértékben csökkent ( $P < 0,000$ , ÁK  $2,46 \pm 0,24$ , PÖ), mint kis denzitásnál (5 g) (21. ábra. A). A *Lemna* száraanyag-tartalma a tápoldat nitrogénkoncentrációjának emelkedésével csökkenő tendenciát mutatott, míg a *Ceratophyllum* (40 g) nagyobb denzitása mellett az érték emelkedett. (21. ábra. B).

## A kémiai összetétel változásai

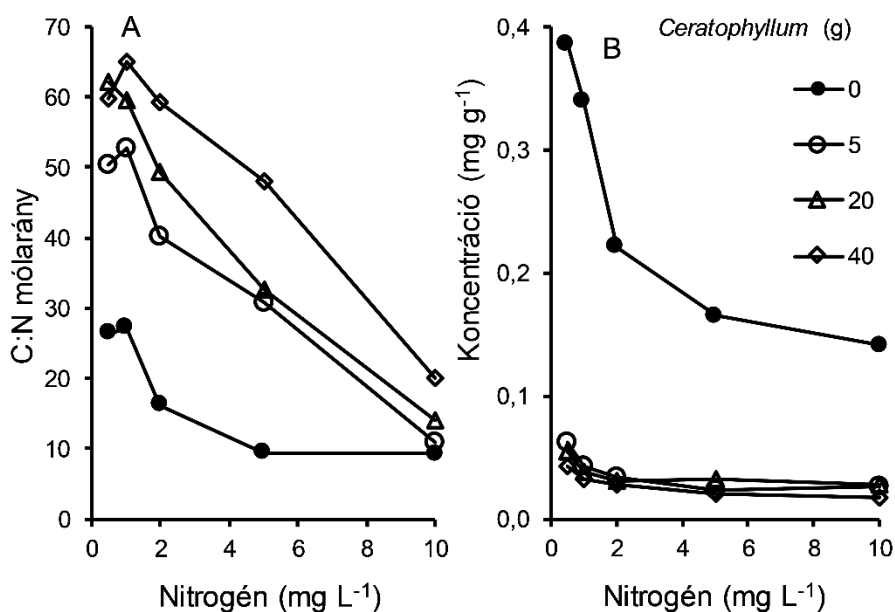


23. ábra. A vízben lévő oldott inorganikus nitrogén ( $\text{NH}_4^+\text{-N} + \text{NO}_3^-\text{-N}$ ) koncentrációjának változása *Lemna-Ceratophyllum*-társakultúrákban statikus tápoldaton, különböző kiindulási nitrogénkoncentrációk mellett: 10 (A), 5 (B), 2 (C) és 1 (D)  $\text{mg L}^{-1}$  ( $n = 3$ ).

*Ceratophyllum* jelenlétében a legtöbb tápelem koncentrációja már a kísérlet első négy napja alatt jelentős visszaesést mutatott (23. ábra.). A *Ceratophyllum* nélküli kontrollkultúrában a tápelem-koncentrációk folyamatosan csökkentek. *Ceratophyllum* jelenlétében pedig a kiindulási N-koncentrációtól és a *Ceratophyllum*-denzitástól függően a nitrogén koncentrációja már 2-6 nap után  $0,04 \text{ mg L}^{-1}$ -re esett vissza (23. ábra.). Négy nap elteltével pedig a P-, Fe- és Mn-koncentrációk  $0,02$ ,  $0,01$  és  $0,001 \text{ mg L}^{-1}$ -re csökkentek (24. ábra. A-C). A *Ceratophyllum* jelenlétében (5-40 g) a pH 2 napon belül élesen  $10,0$  fölé emelkedett, míg a kontrollakváriumokban 6 napig stabil maradt ( $7,8$ - $7,9$ ), majd csak fokozatos növekedést mutatott (24. ábra. D). Nagyobb nitrogénkoncentráción a *Lemna*-szártagok moláris C:N aránya lecsökkent, ugyanakkor a *Ceratophyllum*-denzitás emelkedésével értéke növekedett (25. ábra. A). A *Ceratophyllum*-kezelés hatására (5-40 g)  $5 \text{ mg N L}^{-1}$ -nél a C:N arány a *Lemna* szártagjaiban 228-414%-kal növekedett, a mangán koncentrációja pedig 80-88%-kal csökkent (25. ábra. B). A *Lemna* szárazanyag-tartalmának alakulása hasonló mintázatot mutatott, mint a C:N molarány.



24. ábra. A víz kémiai összetételének (PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>-P (A), összes vas (B), összes mangán (C), pH (D) változása statikus tápoldaton növe *Lemna-Ceratophyllum*-társ kultúrákban öt különböző kezdeti nitrogénkoncentráción (0,5-10 mg N L<sup>-1</sup>). Minden egyes *Ceratophyllum*-denzitás esetében az összes nitrogénkezelés (0,5-10 mg N L<sup>-1</sup>) átlaga szerepel (átlag ± szórások, n = 5).

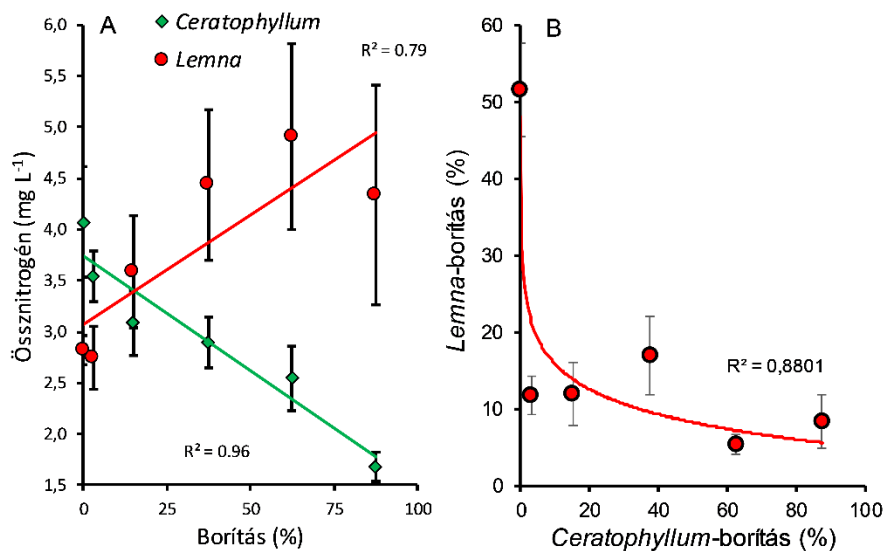


25. ábra. A *Ceratophyllum demersum* hatása a *Lemna gibba* szén:nitrogén molarányára (A) és mangánkoncentrációjára (B) statikus közegben (átlag, n = 3).

### 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 (DAFOR skála 4-5,  $n = 79$ ), míg a *L. gibba*-dominancia esetén az össznitrogén ennél jóval nagyobb volt ( $4,72 \text{ mg L}^{-1} \pm 0,69 \text{ SH}$ ,  $n = 21$ ).

A multinomiális valószínűségi eloszlással és kumulatív logit kapcsolófüggvénnyel végzett GLM azt mutatta, hogy a *L. gibba* (DAFOR-skálán kifejezett) borítottsági osztálya szignifikáns pozitív összefüggést mutatott a víz összes N-koncentrációjával (Wald Chi-négyzet = 14 902, d.f. = 1,  $P = 0,000$ , meredekség = 0,161), míg a *C. demersum* abundanciája szignifikánsan csökkent a növekvő nitrogénkoncentrációval (Wald Chi-négyzet = 24,621 d.f. = 1,  $P < 0,000$ , meredekség = - 0,191, Függelék 13-14 táblázat). A *C. demersum* növényzeti borítása  $3 \text{ mg L}^{-1}$  összes N alatt nagyobb volt, mint a *L. gibba*-é, míg  $5 \text{ mg N L}^{-1}$  felett a *L. gibba* borítása haladta meg a *C. demersum*-ét (26. ábra. A). A *L. gibba* borítása negatív korrelációt mutatott a *C. demersum* borításával. (26. ábra. B).



26. ábra. A *Ceratophyllum demersum* és a *Lemna gibba* borításának korrelációja az összes N- koncentrációval (A). A *Lemna gibba* borítottságának korrelációja a *Ceratophyllum demersum* borítottságával (B). Az adatokat a magyarországi felszíni vizek ( $n = 305$ ) és a hollandiai csatornák ( $n = 68$ ) adatbázisaiból gyűjtöttük (átlag  $\pm$  standard hiba).

### 7.4. Értékelés

Eredményeink azt mutatják, hogy alacsony és közepes nitrogénkoncentráción a békalencsék növekedése tócsagaz jelenlétében sokkal lassabb volt. Ugyanakkor a tócsagaz egyre kevésbé tudta gátolni a békalencsék növekedését nagy nitrogénkoncentráció ( $5\text{-}10 \text{ mg N L}^{-1}$ ) esetén, melyet különösen az időszakosan frissített tápoldatú kísérletekben lehetett megfigyelni, ahol a *Lemna* már képes volt vastag rétegben befedni a vízfelszínt. A *Ceratophyllum* magas N-koncentráción ( $5 \text{ mg N L}^{-1}$ ) nagy denzitás mellett már 48 óra elteltével is képes volt a békalencsék számára N-limitációt okozni. Emiatt a *Lemna* az időszakosan frissített tápoldaton  $0,2\text{-}2 \text{ mg N L}^{-1}$  koncentrációk között heti szinten nitrogénlimitált környezetben nőtt, de ez a hiány kevésbé volt olyan erős, mint a statikus kísérletben, mivel a tápoldat heti kétszeri frissítése a tápelemhiányt valamelyest mérsékelte. Nagy N-koncentrációtartományban viszont a *Lemna* képes volt teljesen befedni a vízfelszínt. A vastag békalencse-takaró erősen lecsökkentette a víz alatti fényintenzitást, amely révén nagyon kedvezőtlen körülményeket

hozott létre az alámerült növények növekedéséhez (Peeters et al. 2013, Scheffer et al. 2003). Laboratóriumi eredményeinkkel párhuzamosan a két makrofita előfordulását vizsgáló terepi felmérések is azt mutatták, hogy alacsonyabb ( $< 3 \text{ mg N L}^{-1}$ ) össznitrogénszintnél a *C. demersum* dominált a *L. gibba* felett, míg magas ( $> 5 \text{ mg N L}^{-1}$ ) össznitrogénszintnél a *L. gibba* dominanciája volt megfigyelhető. A *Lemna* borítása pozitív korrelációt mutatott a vízben lévő össznitrogénnel, míg a *Ceratophyllum*-é negatív. Ezért mind a kísérleti, mind a terepi felmérésünk eredményei jól illeszkednek ahhoz a nézethez, hogy a fényért és tápelemekért folytatott aszimmetrikus verseny lehetővé teszi az alámerült növények dominanciáját alacsonyabb tápelem-koncentráció esetén (van Zuidam és Peeters 2013, Smith 2014, van Gerven et al. 2015)

A gyökerező alámerült növényekhez hasonlóan (Szabó et al. 2010) a jelen tanulmány eredményei is azt mutatják, hogy a gyökér nélküli alámerült növények képesek drasztikusan megváltoztatni a közeg kémiai összetételét. A vizsgált tápelemek közül az N, P és Fe koncentrációi erősen lecsökkentek a tápoldatban. A növényi tápelemfelvételen túl a foszfát, a vas és a mangán (Stumm és Lee 1960, Otsuki és Wetzel 1972, Stumm és Morgan 1996) koncentrációit tovább csökkentette azok oldatból történő kicsapása, ami a magas pH-n és oxigénkoncentráción következik be, melyet az alámerült makrofiton-epifiton komplex fotoszintézise okoz (Roijsackers et al. 2004, Szabó et al. 2005). Mivel ezen elemek bizonyos küszöbkoncentrációi (N 0,22, P 0,03, Fe 0,028  $\text{mg L}^{-1}$ ) szükségesek a szabadon úszó növények minimális növekedésének fenntartásához (Landolt és Kandeler 1987, Vermaat és Hanif 1998, Cedergreen és Madsen 2002), a makro- és mikrotápelemek kimerülése jól magyarázhatja az alámerült növények békalencsékre gyakorolt gátló hatásait.

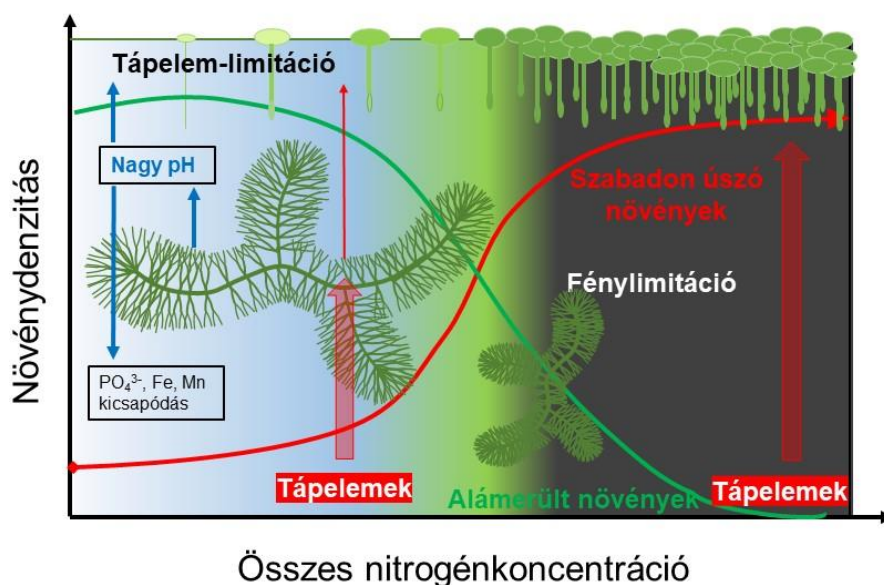
A tápelemek kimerülése, amely bár kulcsfontosságú folyamatnak tűnik, nem feltétlenül az egyetlen magyarázat a szabadon úszó növények növekedésének gátlására. Mivel a víz alatti fotoszintézissel a  $\text{OH}^-$  ionok kibocsátása révén a közeg ellúgosodik (Pedersen et al. 2013), az alámerült tócsagaz annyira megemelte a víz pH-ját ( $> 10$ ), hogy messze meghaladta azt a tartományt (pH 5-9), amely az optimális növekedéshez szükséges a *Lemna*-fajok számára (McLay 1976, Landolt és Kandeler 1987). Megfigyeltük, hogy még magas nitrogénkoncentráción ( $5 \text{ mg N L}^{-1}$ ) is a *Lemna* növekedési sebessége, nitrogén- és klorofillkoncentrációja sokkal kisebb volt *Ceratophyllum* jelenlétében, mint legkisebb tápelem-koncentráción ( $0,5 \text{ mg N L}^{-1}$ ) növénykontrollkultúrákban. Ez arra utal, hogy a tápelemhiány mellett a pH-val kapcsolatos növekedésgátlás is kulcsszerepet játszhatott, mivel a magas pH (pH  $> 9,0$ ) csökkenti az anionok ( $\text{PO}_4^{3-}$  és  $\text{NO}_3^-$ ) biológiai hozzáférhetőségét (Loeppert et al. 1977, Ullrich-Eberius et al. 1981). Valójában, a szabadon úszó növények és planktonikus algák közötti kompetíciós kísérleteinkben (Szabó és mtsai 1999, 2005; Roijsackers et al. 2004) is azt találtuk, hogy a *Lemna* növekedése negatívan korrelált az algák által okozott pH emelkedéssel. Mivel a magas pH gyakran előfordul az alámerült növények sűrű állományai felett is (Spencer et al. 1994, James et al. 1999, O'Sullivan és Reynolds 2004, Stiers et al. 2011, Pedersen et al. 2013), az ilyen pH-val kapcsolatos gátló mechanizmus nemcsak a laboratóriumi kísérletekben, hanem terepi körülmények között is szerepet játszhat az úszó növények növekedésének megfékezésében. Az alternatív stabil állapotok keretrendszerében a magas pH és a tápelemhiány szinergikus hatásai együttesen fokozhatják a gyökér nélküli alámerült növények szabadon úszó növényekre gyakorolt negatív hatását (Scheffer et al. 2003, Scheffer és van Nes, 2007).

Ha összehasonlítjuk laboratóriumi eredményeinket egy korábbi tanulmányunkkal (Szabó et al. 2010), arra a következtetésre juthatunk, hogy a gyökerező alámerült makrofitonok (*Elodea nuttallii*) már viszonylag alacsony denzitáson is jóval erősebben gátolják a szabadon úszó növények növekedését, mint a jelenlegi tanulmányunkban a *Ceratophyllum*. Az *Elodea* gyorsabb tápelem-kimerülést okozott a *Lemna*-nak (legkisebb RNR –  $0,01 \text{ nap}^{-1}$ ) (Szabó et al.

2010), mint amit a jelen tanulmányban a *Ceratophyllum*. Ez arra utal, hogy a hiszterézis a gyökerező alámerült vegetáció esetében erősebb lehet, mint a gyökértelen alámerült vegetációban.

Mivel számos - természetes körülmények között szerepet játszó - puffermechanizmust nem építettünk be kísérleteinkbe, így laboratóriumi kísérleteinkben valamelyest túlbecsülhettük a gyökér nélküli alámerült növények úszó növényekre gyakorolt gátló hatását. Például a sűrű víz alatti növényzet felett gyakran mért magasabb hőmérséklet (Scheffer 1998, Szabó et al. 2025) serkentőleg hat az úszó növények növekedésére (Netten et al. 2010, Koleszár et al. 2024). Továbbá az üledékből és a vízmozgásból történő folyamatos tápelem-felszabadulás is gyengítheti a gyökértelen víz alatti növényzetnek az úszó növényekre gyakorolt negatív hatását. Ezen kívül, a növények dekompozíciója során felszabaduló fulvosavak komplexeket képezhetnek fémekkel (Cerozi 2020), és a Fe és Mn kicsapódásának megakadályozásával serkenthetik az úszó növények növekedését. Az is jól ismert, hogy a tócsagaz epifitonját fogyasztó csigák (pl. *Radix labiata*) a vízbe juttatott tápelemek révén (Pinowska 2002, Yang et al. 2020) szintén módosíthatják a két faj közötti kompetíció eredményét. Ugyanakkor szabadföldi körülmények között a sűrű, alámerült gyökér nélküli növényzet borítása felett sokkal nagyobb pH-értékeket (10,2-10,6) is mértek, mint amit laboratóriumi kísérletünkben tapasztaltunk (Frodge et al. 1990, Spencer et al. 1994, Pedersen et al. 2013).

Összességében, mind a laboratóriumi kísérleteink, mind a terepi felmérés eredményei összhangban vannak azzal az elmélettel, hogy a gyökér nélküli alámerült növények fenntarthatják dominanciájukat a szabadon úszó makrofítonok felett, amíg a tápelemterhelés túl magas nem lesz (27. ábra.) (Scheffer et al. 2003, Szabó et al. 2010). A tápelem-koncentráció emelkedésével a szabadon úszó növények növekedése kevésbé lesz limitált, és fokozatosan lefedhetik a felszínt. Mivel árnyékolásuk csökkenti az alámerült növények tápelemfelvételét (Szabó et al. 2020), ez pozitív visszacsatolást indíthat el a szabadon úszó növények számára. A rendszer ekkor visszafordíthatatlanul „átbillenhet” a sűrű úszónövény-takaró stabil állapotába, ahol az anoxikus körülmények végül az alámerült növényzet teljes pusztulását okozzák (Portielje és Roijackers 1995, van Gerven et al. 2015) (27. ábra.).



27. ábra. A gyökértelen alámerült növények (zöld) vagy a szabadon úszó növények (piros) dominanciájának fenntartásában szerepet játszó mechanizmusok.

## 8. Denzitásfüggő facilitáció és gátlás az alámerült és a szabadon úszó növények között

### 8.1. Bevezetés

A fény és a tápanyagok két fő abiotikus tényező, amelyek együttesen alakítják az alámerült (szubmerz) makrofita gyakorisági mintázatát. A vízmélység és a turbiditás mellett a víz alatti fényviszonyokat számos biotikus tényező is módosítja, mint például a szomszédos alámerült növények, vagy a fitoplankton és az epifitikus algák által okozott árnyékolás (Jones et al. 2002, Szabó et al. 2020, Koleszár et al. 2022b). Emellett az epifitont legelő csigák jelenléte (Bayley et al. 2007, Yang et al. 2020) és a bentikus fauna által okozott bioturbáció (Adámek és Maršálek 2013) is fontos tényezői a fényviszonyok alakításának. Köztudott, hogy a nagyobb tápelem-koncentráció az epifitikus algák fokozott elszaporodásához (Song et al. 2015, 2017) és az alámerült növények csökkent növekedéséhez vezethet (Yang et al. 2020, Koleszár et al. 2022a). Az epifitikus algák nemcsak a fényintenzitást csökkentik, hanem gátat képeznek a vízinövények és a víz között, így erősen csökkentik a tápanyagok hozzáférhetőségét (Sand-Jensen 1977, Roijackers et al. 2004).

Az is ismert, hogy kis, szélvédett állóvizekben a magas tápanyag-koncentráció a szabadon úszó növények dominanciájához vezet (Peeters et al. 2013, Smith et al. 2014, Szabó et al. 2022a). Ezek sűrű növényzónyeget képezve sötét és anoxikus víz alatti körülményeket teremtenek, amelyek kevés lehetőséget hagynak az alámerült növények túlélésére (Scheffer et al. 2003). Így a víz alatti kedvezőtlen fényviszonyok miatt az eutrofizáció erősen hozzájárul az alámerült növényzet visszaszorulásához (Jones et al. 2002, Phillips et al. 1978, 2016). Az árnyéktűrés és az alámerült növények túlélőképessége kulcsfontosságú tulajdonság lehet annak meghatározásában, hogy milyen fényviszonyok alatt következik be egy ilyen rendszerátalakulás (Lu et al. 2013). Az alacsonyabb fénykompenzációs ponttal vagy nagyobb árnyéktűréssel rendelkező növények nagyobb túlélési eséllyel rendelkezhetnek zavaros vizekben vagy szabadon úszó makrofitonok árnyékában (Szabó et al. 2020, Koleszár et al. 2022a).

A szabadon úszó növények nemcsak az alámerült növények, hanem a fitoplankton és az epifitikus algák számára is csökkentik a rendelkezésre álló fényt (De Tezanos Pinto et al. 2006). Az árnyékoláson túl csökkentik az epifitikus algák számára elérhető tápanyagokat is, amely lassabb növekedésüket eredményezi (Lu et al. 2013, de Tezanos Pinto és O'Farrell 2014). Következésképpen az úszó növények árnyékoló hatása nemcsak az alámerült növények növekedését gátolhatja, hanem az epifitikus algákét is. Ebből arra lehet következtetni, hogy az úszó növények árnyékolása nem minden esetben hat negatívan az alámerült növények növekedésére. Azt már feltárták, hogy a mérsékelt szintű árnyékolás serkenti a gyökerező alámerült növények apikális megnyúlását, klorofillkoncentrációját és fotoszintetikus hatékonyságát (Lu et al. 2013, Szabó et al. 2019, 2020), miközben csökkenti a gyökéreképződést és az elágazódás mértékét (James et al. 2006, Szabó et al. 2019, 2020). A két növénycsoport közötti kölcsönhatásokat vizsgáló valamennyi tanulmány azonban arról számolt be, hogy a szabadon úszó növények árnyékolása nyilvánvalóan negatív hatást gyakorol az alámerült növények biomassza-alapú növekedési rátájára (Janes et al. 1996, Morris et al. 2004, Larson 2007).

Ha viszont az epifitikus algák által okozott negatív hatás erősebb, mint a szabadon úszó növények árnyékoló hatása, akkor egy bizonyos szintű úszó növénydenzitás elvileg kedvezhet az alámerült makrofitonok növekedésének. Ezért feltételeztük, hogy hipertróf körülmények között, közepes növény-sűrűségnél a szabadon úszó növények az alga-növekedés

viasszaszorításával elősegítik az alámerült növények fejlődését. Jelen tanulmányban ezt a feltevést két széles körben elterjedt alámerült növényfajon teszteltük: egy gyökerező [*Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John] és egy gyökér nélküli (*Ceratophyllum demersum* L.) fajon. A hipotézis teszteléséhez megvizsgáltuk, hogyan változtatja meg a szabadon úszó púpos békalencse (*Lemna gibba* L.) a víz alatti fényviszonyokat, és ez hogyan befolyásolja az algák, valamint az alámerült növények, a *C. demersum* és az *E. nuttallii* növekedését. Ezen túlmenően Magyarországon és Németországban végzett terepi adatokat elemeztünk, hogy megvizsgáljuk, milyen összefüggés van a két alámerült növényfaj (*C. demersum*, *E. nuttallii*) és a szabadon úszó növények abundanciája között.

## 8.2. Módszerek

### Növények gyűjtése és előnevelése

A púpos békalencsét (*L. gibba*, továbbiakban *Lemna*) és az érdes tócsagaz (*C. demersum*, továbbiakban *Ceratophyllum*) hajtásait az Igrice-csatornából (N 47.996376°, E 21.734152°), míg az aprólevelű átokhínár (*E. nuttallii*, továbbiakban *Elodea*) hajtásait a Keleti-főcsatornából (N 47.860911°, E 21.382270°) gyűjtöttük. A gyűjtést követően a növényeket csapvízzel öblítettük le, hogy eltávolítsuk róluk az epifitikus algákat és a törmeléket. A növényeket egy hónapig kísérleti körülmények között előneveltük az általános célú „SB” tápoldaton (Smart és Barko, 1985). A nitrogént és a foszfort  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ - és  $\text{K}_2\text{HPO}_4$ -oldatok hozzáadásával biztosítottuk, amelyek végső koncentrációja  $2 \text{ mg N L}^{-1}$  és  $0,4 \text{ mg P L}^{-1}$  volt. Mikroelemeket TROPICA Supplier-oldattal biztosítottunk, 10 000-szeres hígítással, így az oldatban az alábbi nominális koncentrációk alakultak ki: Fe 0,08, Mn 0,45, Zn 0,002, Cu 0,006 és Mo 0,002  $\text{mg L}^{-1}$ . A kísérlet kezdetén a növényekből almintákat vettünk a kultúrák növekedési rátáinak számolásához.

### *Lemna*-denzitás hatása a fényintenzitásra

A víz alatti fényintenzitást különböző *Lemna*-biomassza-sűrűségek mellett mértük 2 literes fekete borítású műanyag akváriumokban (magasság: 11,5 cm, szélesség: 11 cm, hosszúság: 18 cm), amelyekben 2 liter tápoldatot öntöttünk. A vízfelszín feletti kezdeti fényintenzitás  $280 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  fotonfluxus-sűrűség volt. Az MQ-510 teljes spektrumú kvantummér érzékelőjét (Apogee-Instruments, Logan, USA) a vízfelszín alá 10 cm mélyre helyeztük, és mértük, hogyan változik a fotoszintetikusan aktív sugárzás (PAR) a *Lemna*-denzitás növekedésével (0, 1, 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35 és 40 g nedvestömeg (NT), amely 0, 50, 250, 500, 750, 1000, 1250, 1500, 1750 és 2000  $\text{g m}^{-2}$ -nek felel meg. Hat mérés átlagát használtuk biomassza-sűrűségeként. A mérést háromszor megismételtük ugyanezekkel a *Lemna*-denzitásokkal.

### A *Lemna* hatása az alámerült növényekre tápelem-koncentráció növelésével

A *Ceratophyllum*- és *Elodea*-hajtások kiindulási hajtásait (13-15 cm hosszú, biomassza  $10 \pm 0,2 \text{ g}$ ) egyenként 2 literes fekete falú műanyag akváriumokba helyeztük. A növényeket 0 (kontroll) és  $0,50 \pm 0,02 \text{ g}$  nedvestömegű *Lemna*-val ( $25 \text{ g m}^{-2}$ ) neveltük együtt, ami 5%-os kiindulási *Lemna*-borítást eredményezett. Öt különböző nitrogénkoncentrációt alkalmaztunk (0,5, 1, 2, 5 vagy  $10 \text{ mg N L}^{-1}$ )  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ -törzsoldat hozzáadásával. A foszfor kiindulási koncentrációja  $0,4 \text{ mg L}^{-1}$  volt. A mikroelemek koncentrációja azonos volt az előnevelésben leírtakkal. Három akváriumot alkalmaztunk kezelésenként (összesen 30-30 akvárium), melyeket 20 napig inkubáltuk  $280 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  fényintenzitáson, 16 órás világos/8 órás sötét periódusban.

Az akváriumokat 24-26°C-on hőmérséklet-szabályozott vízfürdőben tartottuk. Hetente kétszer a tápoldat felét (1L) friss tápoldatra cseréltük. A 12. és a 19. napon reggel 6 és délután 4 órakor az egyes akváriumok pH-ját és oldott oxigénkoncentrációját lemértük. A kísérlet végén a 20. napon a növényeket learattuk, nedvestömegüket megmértük, majd 80 °C-on 2 napig szárítottuk, és megmértük a száraztömeget. A relatív növekedési rátát (RNR) a 20. és 0. napon mért biomasszaértékeiből határoztuk meg (ld. 2.2. fejezet).

### A *Lemna*-denzitás hatása az alámerült növényekre

Egy következő kísérletben a *Ceratophyllum*- és az *Elodea*-hajtásokat ( $10 \pm 0,2$  g) külön-külön 2 literes fekete oldalfalú műanyag akváriumokba helyeztünk. A növényeket 0,5, 5, 20, 40 g nedvestömegű *Lemna*-val (25, 250, 1000, 2000 g m<sup>-2</sup>) és *Lemna* nélkül (kontroll) tenyésztettük. Az alkalmazott denzitások nulla, alacsony (5%), közepes (50%), teljes (200%) és sűrű (400%) borítást eredményeztek. Két különböző nitrogénkoncentrációt alkalmaztunk (2 és 10 mg N L<sup>-1</sup>) NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub> törzsoldat hozzáadásával. A foszfor és mikroelemek kezdeti koncentrációja megegyezett az előinkubációban alkalmazottal. A kísérlet végén (20. nap) az epifitikus algákat ecsettel óvatosan eltávolítottuk a *Ceratophyllum*- és *Elodea*-hajtások felszínéről, valamint az akváriumok oldaláról. Az epifitikus és a planktikus algák összbioszmasszáját szűrés (5-8 µm pórusátmérő) után szárítottuk (80 °C-on 48 órán keresztül), majd megmértük a száraztömeget. A növények (*Elodea*, *Ceratophyllum*, *Lemna*) friss és száraztömegét lemértük, és kiszámítottuk a napi hozamukat. A 19. napon (16 órakor) a víz pH-ját és oldott oxigénkoncentrációját lemértük.

### Terepi adatok értékelése

A makrofitonok abundanciaadatait az Országos Vízügyi Főigazgatóság biotikus adatbázisából (OVF, [www.ovf.hu/en](http://www.ovf.hu/en)) és a MaPHYTE adatbázisból ([http://data.freshwaterbiodiversity.eu/metadb/bf\\_mdb\\_view.php?uid=64da4b8287450&code=22](http://data.freshwaterbiodiversity.eu/metadb/bf_mdb_view.php?uid=64da4b8287450&code=22)) gyűjtöttük össze. Az adatgyűjtés a magyarországi (2005-2019.június-szeptember) és a németországi (1994-2011.június-szeptember) adatokból történt, és magában foglalta a szabadon úszó növények (*Azolla caroliniana* Willd., *Salvinia natans* L., *Lemna minor* L., *L. minuta* Kunth, *L. gibba* L., *Spirodela polyrhiza* L., *Hydrocharis morsus-ranae* L.) és/vagy az alámerült fajok (*Ceratophyllum demersum*, *Elodea nuttallii*) előfordulásait (Birk és Willby, 2010). A makrofitonok abundancia-adatait Braun-Blanquet-féle borítási osztályok átlagértékeivé alakítottuk (3%, 15%, 37,5%, 62,5%, 87,5%) Engloner (2012) módszere alapján.

Az egyéb alámerült növények zavaró hatásának minimalizálása érdekében, ha a *Ceratophyllum* borítása kevesebb volt 87,5%-nál, akkor csak azokat a helyszíneket választottuk ki az elemzésre, ahol más alámerült növények összes borítása nem haladta meg a *Ceratophyllum* borítását, vagy pedig az összes borításuk kevesebb volt 20%-nál. Ugyanezt a szűrési módszert alkalmaztuk az *Elodea* kiválasztására is. Hasonlóképpen, a gyökerező úszó levelű növények (pl. *Potamogeton natans* L., *Nymphaea alba* L., *Nuphar lutea* (L.) Sibth. és Sm., *Trapa natans* L.) dominanciájának elkerülése érdekében, ha a szabadon úszó növények összes borítása kevesebb volt 87,5%-nál, akkor csak azokat a helyszíneket választottuk ki, ahol az úszó levelű növények összes borítása nem haladta meg a szabadon úszó növények borítását, vagy pedig összes borításuk kevesebb volt 20%-nál. Ezeknek a szűrt adatoknak a felhasználásával a *Ceratophyllum* és az *Elodea* abundanciáját elemeztük a szabadon úszó növények borításának függvényében (Szabó et al. 2022b).

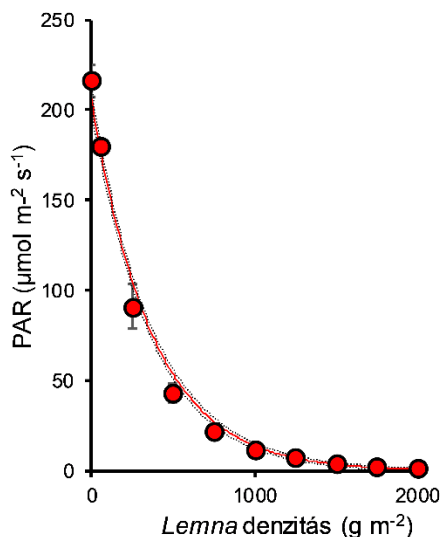
## Statisztikai elemzések

A laboratóriumi kísérletekhez a változók normalitásának ellenőrzésére Kolmogorov-Smirnov-teszteket használtunk. Mivel a mért változók (RNR, hozam, perifiton algák biomasszája) normális eloszlást mutattak ( $P > 0,05$ ), általános lineáris modellt (GLM) alkalmaztunk annak vizsgálatára, hogy a különböző tényezők (*Lemna*-sűrűség, nitrogénkoncentráció, alámerült faj) és ezek kölcsönhatásai szignifikáns hatást gyakorolnak-e ezekre a változókra. A varianciák homogenitását Levene-tesztel értékeltük. Tukey-tesztet végeztünk annak megállapítására, hogy mely *Lemna*-denzitású kezelések különböztek szignifikánsan egymástól. Páronkénti összehasonlításokat (PÖ) végeztünk, hogy a *Lemna*-kezelések között szignifikáns különbségeket találjunk az egyes változókban, és feltüntettük az átlagos különbséget (ÁK) és a standard hibát (SH). Pearson Chi-négyzet-teszteket használtunk annak értékelésére, hogy van-e korreláció a *Ceratophyllum* és a szabadon úszó növények között a magyarországi ( $n = 992$ ), valamint az *Elodea* és a szabadon úszó növények között a németországi vegetációs felmérésben ( $n = 295$ ). Minden elemzést az SPSS 16.0 szoftverrel végeztünk. A *Lemna*-denzitásfüggő víz alatti fényintenzitás-mérésekben, a denzitásfüggő alámerült növényi hozam-vizsgálatokban és a terepi felmérések során nemlineáris modelleket illesztettünk. A standardhibákat figyelembe vevő súlyozott regressziós modelleket LAB Fit görbeillesztő szoftverrel (Silva és Silva, 2018) számítottuk ki. A legjobban illeszkedő görbéket a függvény egyszerűsége, a legkisebb konfidenciaintervallum és a legmagasabb  $R^2$  érték alapján választottuk ki.

## 8.3. Eredmények

### A növénydenzitás hatása a fényviszonyokra

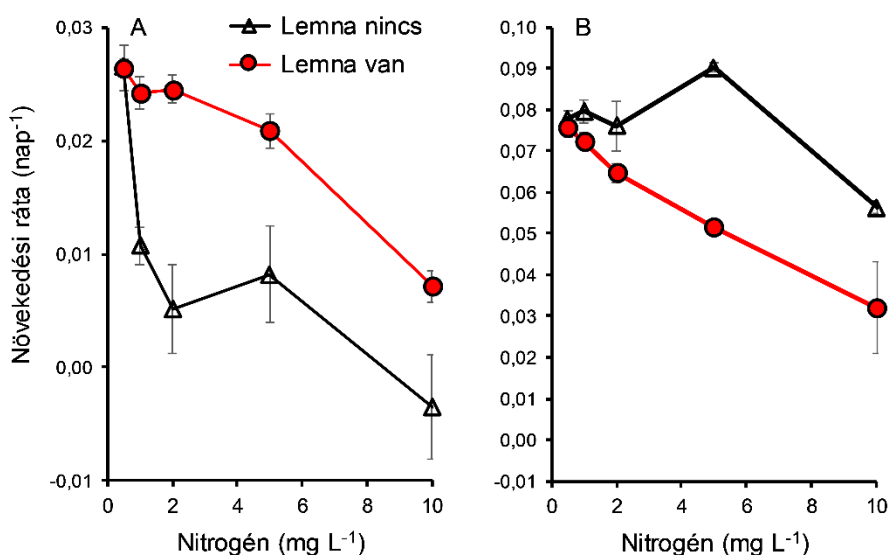
A víz alatti fényintenzitás a növekvő békalencse-biomassza-denzitás függvényében negatív exponenciális mintázatot követett. Közepes *Lemna*-denzitás (48%,  $241 \text{ g m}^{-2}$ ) a víz alatti fényintenzitást 50%-kal, míg teljes *Lemna*-borítás (200%,  $1000 \text{ g m}^{-2}$ ) 95%-kal csökkentette (28. ábra.).



28. ábra. A víz alatti fotoszintetikusan aktív sugárzás (PAR) változása különböző *Lemna gibba*-denzitás alatt. Átlagok  $\pm$  SH, a szaggatott vonalak a 95%-os konfidenciaintervallumokat jelzik,  $n = 3$ .

### A *Lemna* hatása növekvő tápelem-koncentráció mellett

Összességében a nitrogénkoncentráció növekedése (0,5-10 mg L<sup>-1</sup>) szignifikánsan csökkentette az alámerült növények növekedési rátáját ( $P < 0,001$ , ÁK  $0,009-0,028 \pm 0,002$ , PÖ), és az *Elodea* szignifikánsan magasabb RNR-t mutatott, mint a *Ceratophyllum* ( $P < 0,001$ , ÁK  $0,052 \pm 0,002$ , PÖ). A *Ceratophyllum* növekedése szignifikánsan nagyobb ( $P < 0,001$ , ÁK  $0,011 \pm 0,002$ , PÖ), míg az *Elodea*-é szignifikánsan kisebb volt ( $P < 0,001$ , ÁK  $0,017 \pm 0,003$ , PÖ) *Lemna* jelenlétében, mint a kontrollkultúrákban (29. ábra.).

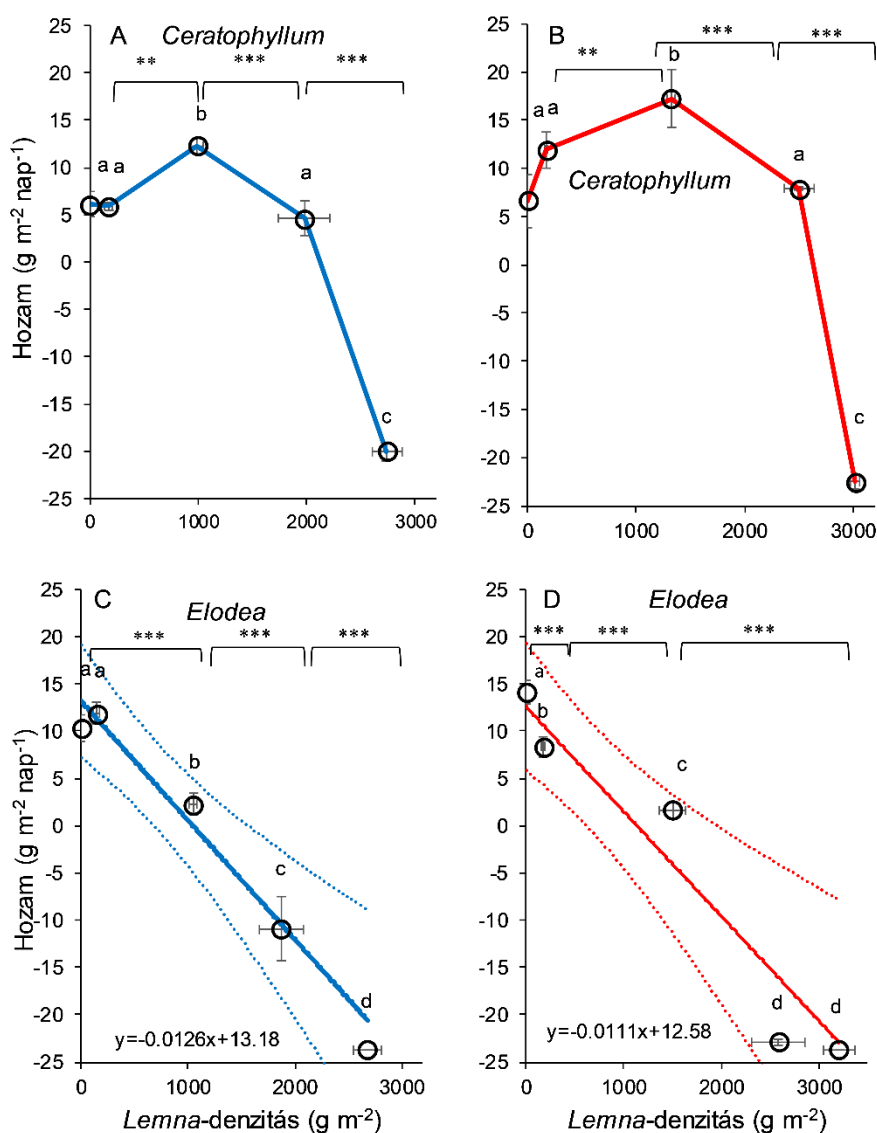


29. ábra. A *Lemna* jelenlétének hatása a *Ceratophyllum* (A) és az *Elodea* (B) növekedési rátájára különböző nitrogénkoncentrációkon. Kiindulási *Lemna*-biomassza-sűrűség: 25 g m<sup>-2</sup>. Átlagok  $\pm$  SH, n = 3.

### A *Lemna* denzitásának hatása

#### A növényi növekedés változása

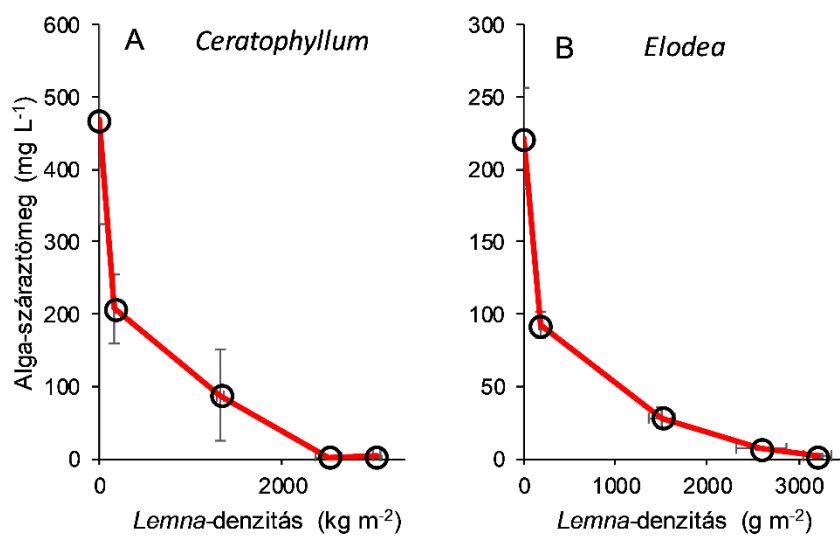
Közepes *Lemna*-borítás (50%) mellett a *Ceratophyllum* hozama (g m<sup>-2</sup> nap<sup>-1</sup>) a kontrollkultúrákhoz képest szignifikánsan növekedett ( $P < 0,001$ , ÁK  $8,34 \pm 1,67$ , PÖ) (30. ábra.). Magasabb nitrogénkoncentráción (10 mg L<sup>-1</sup>) pedig a *Ceratophyllum* hozamnövekedése még ennél is nagyobb volt ( $P = 0,005$ , ÁK  $10,57 \pm 2,92$ , PÖ). A *Lemna* 50% kiindulási borítás felett azonban már szignifikánsan csökkentette a *Ceratophyllum* hozamát, a legnagyobb *Lemna*-borítás (400%) pedig a *Ceratophyllum* teljes pusztulásához vezetett (30. ábra.). Az *Elodea* hozama 2 mg L<sup>-1</sup> nitrogénkoncentráción egyaránt szignifikánsan csökkent ( $P = 0,001$ , ÁK  $5,83 \pm 1,18$ , PÖ) közepes (50%) vagy magasabb kezdeti *Lemna*-sűrűség esetén, és lineáris mintázatot mutatott a *Lemna*-borítás növekedésével. 10 mg L<sup>-1</sup> N-nél pedig a *Lemna*-borítás gátló hatása még ennél is erősebb volt. Itt még az alacsony (5%-os) kezdeti *Lemna*-denzitás is szignifikánsan ( $P = 0,001$ , ÁK  $8,03 \pm 2,45$ , PÖ) csökkentette az *Elodea* hozamát. Ennél a koncentrációnál már a teljes (200%), kezdeti *Lemna*-denzitás is az *Elodea* teljes pusztulását eredményezte (30. ábra. C, D). Összességében a közepes vagy annál nagyobb *Lemna*-denzitáson a *Ceratophyllum* hozama szignifikánsan ( $P < 0,001$ , ÁK  $12,5 \pm 0,87$ , PÖ) nagyobb volt, mint az *Elodea*-é.



30. ábra. A *Lemna* denzitásának hatása a *Ceratophyllum* (A, B) és az *Elodea* (C, D) hozamára 2 (A, C) és 10 mg N L<sup>-1</sup> (B, D) koncentráción nevelve. A feltüntetett *Lemna*-denzitást a kísérlet 20. napján mértük. Átlagok  $\pm$  SH, n = 3, a szaggatott vonalak 95%-os konfidenciaintervallumokat jelölik (C, D). A kezelések közötti szignifikáns különbségeket (Tukey-teszt,  $P < 0,05$ ) különböző kisbetűkkel jelöltük, a csillagok a Páronként Összehasonlítások (PÖ) szignifikáns különbségeit jelzik (\*\* $P < 0,01$ , \*\*\* $P < 0,001$ ).

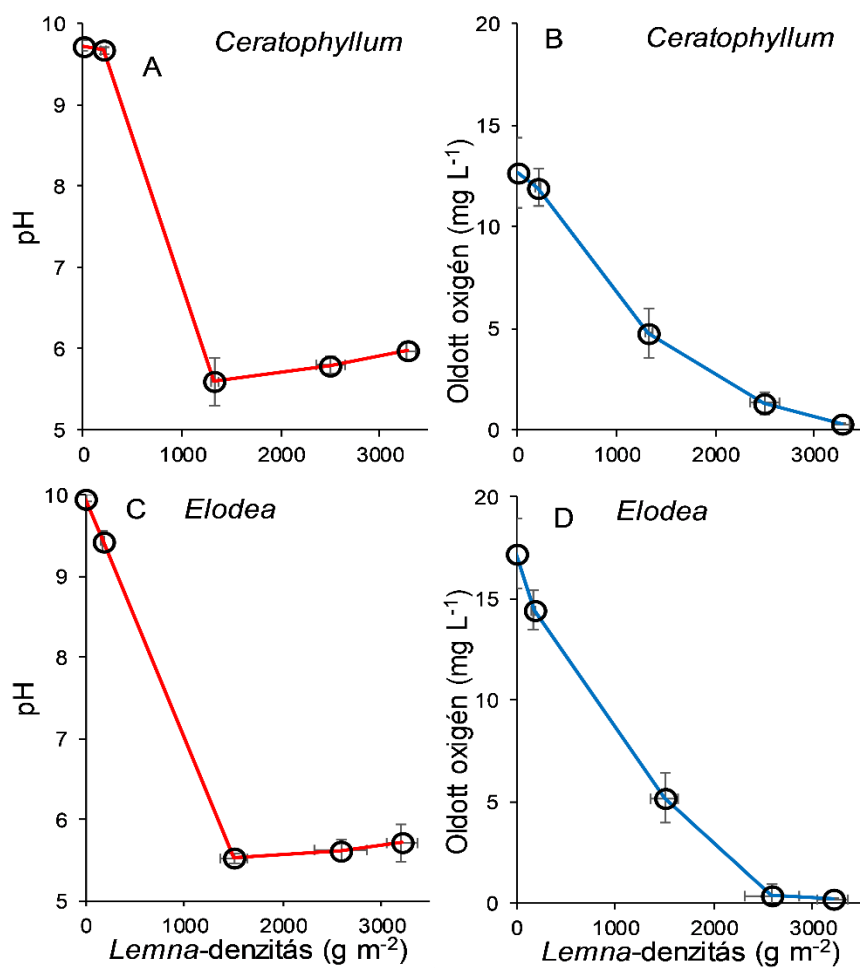
### Az alga növekedés változása

Az algabiomassza (mg száraztömeg L<sup>-1</sup>) a *Ceratophyllum*-kultúrákban szignifikánsan nagyobb volt ( $P = 0,024$ , ÁK  $76 \pm 31$ , PÖ), mint az *Elodea* esetében. Már alacsony kezdeti *Lemna*-denzitás (5%) is szignifikánsan csökkentette az algabiomasszát a kontrollkultúrákhoz képest (*Ceratophyllum*:  $P = 0,022$ , ÁK  $260 \pm 96$ , *Elodea*:  $P < 0,001$ , ÁK  $129 \pm 23$ , PÖ). Az algabiomassza-értékek negatív logaritmikus mintázatot mutattak a *Lemna*-biomassza növekedésével mind a *Ceratophyllum*-*Lemna*, mind pedig az *Elodea*-*Lemna*-társ-kultúrákban (31. ábra.).



31. ábra. A *Lemna* denzitásának hatása az algabiomasszára *Ceratophyllum* (A)- és *Elodea* (B)-kultúrákban  $10 \text{ mg N L}^{-1}$  tápanyag-koncentráción.

### A pH és az oxigénkoncentráció változása

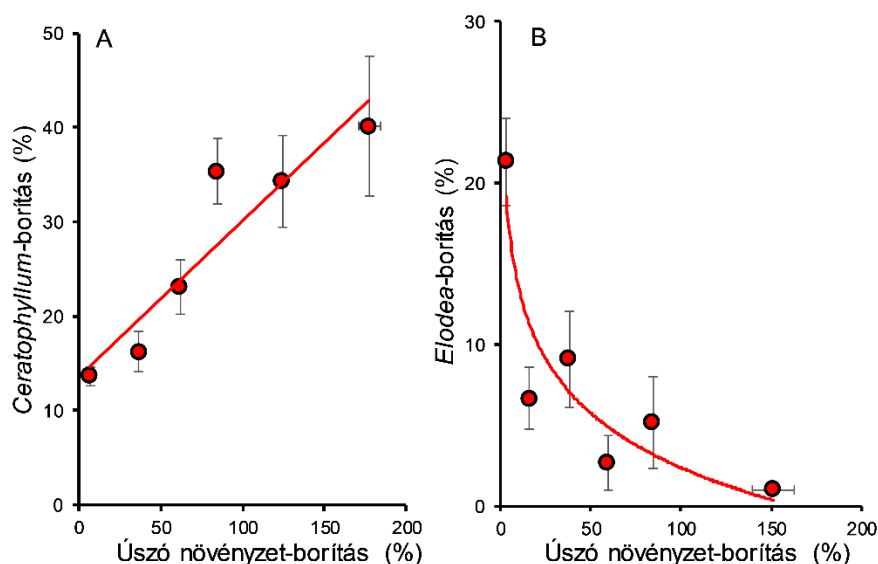


32. ábra. A *Lemna*-denzitás hatása a víz pH-jára és oldott oxigénkoncentrációjára *Ceratophyllum* (A, B)- és *Elodea* (C, D)-kultúrákban.

A *Lemna* denzitásának szignifikáns hatása volt a pH-ra és az oldott oxigénkoncentrációra ( $P < 0,000$ , ANOVA). Mindkét alámerült növényfaj hasonló mintázatot mutatott a növekvő *Lemna*-sűrűség mellett (32. ábra.). A *Ceratophyllum*- és az *Elodea*-kultúrákban a közepes (50%) vagy ennél nagyobb kezdeti *Lemna*-denzitás 9,73 és 9,96-ról 6 alá csökkentette a pH-t (32. ábra. A, C). A teljes (200%) és sűrű (400%) kezdeti *Lemna*-denzitás a *Ceratophyllum*-kultúrákban  $1,5 \text{ mg L}^{-1}$  alá, az *Elodea*-kultúrákban pedig  $0,5 \text{ mg L}^{-1}$  alá csökkentette a közeg oldott oxigénkoncentrációját.

### Terepi felmérések elemzése

A magyarországi terepi felmérés során a magas *Ceratophyllum*-borítást a vártnál szignifikánsan gyakrabban figyeltük meg magas szabadon úszó növényborítás ( $> 30\%$ ) esetén, és alacsony úszó növényborítás esetén pedig a vártnál ritkábban (33. ábra.). Ezen túlmenően a *Ceratophyllum* borítása pozitív lineáris mintázatot mutatott az úszó növény-borítással (33. ábra. A).



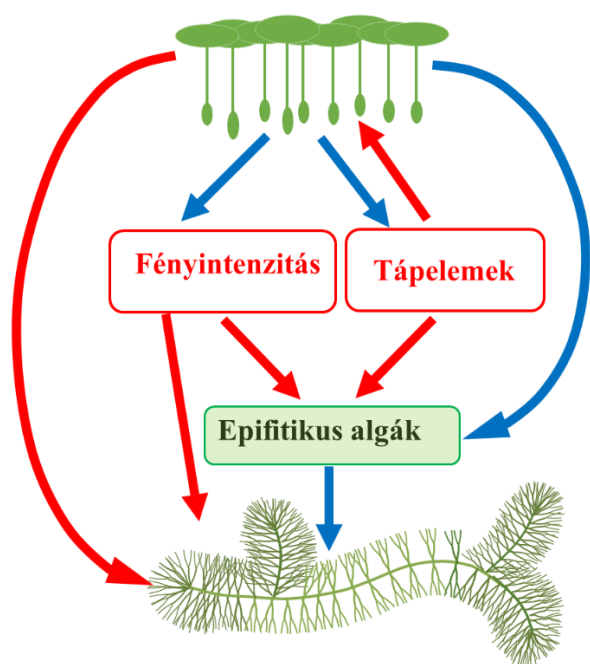
33. ábra. A *Ceratophyllum* (A,  $N = 992$ ) és az *Elodea* (B,  $N = 295$ ) borításának korrelációja a szabadon úszó növényzet borításával. Átlagok  $\pm$  SH, az adatok  $X + 1$  transzformáltak.

A németországi terepi felmérésre alkalmazott Pearson Chi-négyzet-teszt azt mutatta, hogy a megfigyelt és a várt gyakoriságok között szignifikáns különbségek voltak (Pearson Chi-négyzet = 5, 431,  $df = 1$ ,  $P = 0,023$ ). Az *Elodea* magas borításának ( $> 30\%$ ) megfigyelt gyakorisága magas úszó növény-borításon ( $> 30\%$ ) szignifikánsan kisebb volt a várt gyakoriságnál, és az *Elodea* magas borításának megfigyelt gyakorisága alacsony úszó növény-borítás mellett szignifikánsan nagyobb volt a várt gyakoriságnál. Ugyanez az elemzés azt is kimutatta, hogy az alacsony *Elodea*-borítás szignifikánsan gyakrabban fordult elő magas úszó növény-borításon és alacsony úszó növény-borítás mellett pedig ritkábban. Összességében az *Elodea* borítása negatív hatványfüggvényes összefüggést mutatott a szabadon úszó növények borításával (33. ábra. B). A magas *Elodea*-borítás 4,4-szer nagyobb valószínűséggel fordult elő azokon a

helyeken, ahol alacsony volt az úszó növényfajok borítása (0-30%-os borítás), összehasonlítva a magas úszó növény-borítású (>30%) helyekkel.

## 8.4. Értékelés

Jelen tanulmányunk feltárta, hogy a szabadon úszó növények hatása az alámerült növények növekedésére a denzitásuktól és a fajoktól függően lehet akár serkentő vagy gátló hatású is. A *Lemna* árnyékolására a két alámerült faj (*Ceratophyllum*, *Elodea*) teljesen eltérő módon válaszolt. A sűrű *Lemna*-borítás hatása sokkal negatívabb volt az *Elodea*, mint a *Ceratophyllum* növekedésére. A nitrogénkoncentráció emelkedése növelte a *Lemna* biomasszáját, ami viszont csökkentette a víz alatti fény elérhetőségét, és ezzel az algák biomasszáját is. Az algák növekedése erősen lecsökkent még viszonylag alacsony (5%) kiindulási *Lemna*-borítás mellett is. Számos oka lehet annak, hogy közepes *Lemna*-denzitás serkentette a *Ceratophyllum* növekedését. Mivel az algák biomasszája csaknem kétszer akkora volt *Ceratophyllum*, mint *Elodea* jelenlétében, így az algák biomasszájának erős csökkenése közepes *Lemna*-borítás alatt közvetetten serkentette a *Ceratophyllum* növekedését (34. ábra.). Másrészt pedig, mivel *Elodea* jelenlétében jóval kevesebb volt az algák biomasszája, így a közepes *Lemna*-borítás nem eredményezett olyan drasztikus csökkenést az algák biomasszájában, mint a *Ceratophyllum* esetében. Ezért a *Lemna* árnyékolása bármilyen denzitáson kizárólag gátlólag hatott *Elodea*-ra. Az algák biomasszájának csökkenése összhangban van azokkal az eredményekkel, amelyek szerint *Elodea* allelopatikus anyagokat termel, amelyek csökkentik több epifitikus és planktikus cianobaktérium- és zöldalga faj növekedését (Erhard és Gross 2006, Lüring et al. 2006, Vanderstucken et al. 2014).



34. ábra. Interakciók az abiotikus tényezők (víz alatti fényintenzitás, tápanyag-koncentráció), az epifitikus algák, továbbá a *Lemna* és a *Ceratophyllum* között közepes *Lemna*-denzitáson (250 g m<sup>-2</sup>). A kölcsönhatás minőségét a nyíl színe jelzi (piros pozitív, kék negatív).

Már jól ismert, hogy az alámerült növények által dominált víztestekben az algabiomasszákat döntően az epifitikus algák teszik ki, a planktikus algák pedig csak egy jóval kisebb hányadot képviselnek (Koleszár et al. 2022b). Az is jól ismert, hogy az epifitikus algák több mint 90%-kal csökkenthetik az alámerült növények számára elérhető fényt (Tóth 2013), továbbá korlátozzák a növények felületén a tápanyagok elérhetőségét.

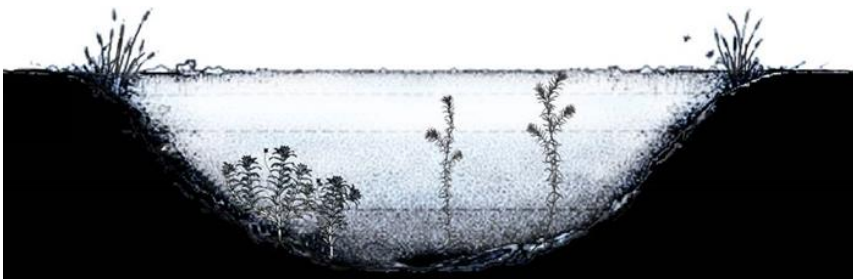
Következésképpen lehetséges, hogy a szabadon úszó növények akkor serkentik az alámerült növényeket, ha erősebb az epifitikus algák alámerült növényekre gyakorolt gátló hatása (pl. árnyékolás + kontakt gátlás), mint a szabadon úszó növényeké. Eutrofizáció hatására bekövetkező facilitációs hatást mutattak ki alámerült növényfajok (*Myriophyllum*, *Potamogeton*) között (Le Bagousse-Pinguet et al. 2012b), továbbá mocsári emerz és alámerült fajok között is (Espinár et al. 2002). Mindkét esetben a növények serkentő hatása a planktonikus és epifitikus algákra gyakorolt kompetitív gátló hatás révén valósult meg, mellyel jelentősen nőtt a szubmerz növények túlélése.

A két alámerült növény terepi vizsgálata alátámasztja a kísérleti eredményeket, mivel a *Ceratophyllum* borítása pozitívan korrelált a szabadon úszó növények összborításával. Másrészt, erős negatív korrelációt kaptunk a szabadon úszó növények és az *Elodea* borítása között. A növények abundancia-adatai azt sugallják, hogy a *Ceratophyllum* sokkal jobban tűri a szabadon úszó növények sűrű borítását, mint az *Elodea*. Azokon a helyeken, ahol 100%-os volt a szabadon úszó növény-borítás, ott az *Elodea* egyáltalán nem volt megtalálható a víztestekben, míg a *Ceratophyllum* 73%-ban jelen volt ezeken a helyeken. Ugyanakkor az *Elodea* lényegesen alacsonyabb fénykompenzációs ponttal rendelkezik más alámerült növényekhez képest, mint például a *Myriophyllum spicatum* (Szabó et al. 2020, Koleszár et al. 2022a), ami azt jelenti, hogy az *Elodea* jól tűri az árnyékolást. Úgy gondoljuk, hogy a *Lemna* árnyékolásán kívül az anoxia, amit a szabadon úszó növények okoznak, sokkal károsabb az *Elodea*-ra, mint *Ceratophyllum*-ra (Morris et al. 2004). A *Ceratophyllum* erős anoxiatűrőse összhangban van azzal a terepi megfigyeléssel, amely szerint a szabadon úszó növények sűrű takarója a *Ceratophyllum*-ot kivéve minden más alámerült növény pusztulását okozta (Jaklič et al. 2020).

Jelen kísérletünkben az *Elodea* és a szabadon úszó növények közötti kölcsönhatás eredményei alátámasztják azt a nézetet, hogy a szabadon úszó növények magas borítása gyakran az alámerült növények teljes eltűnését eredményezheti (Scheffer et al. 2003). Ha csak *Ceratophyllum* van jelen egy szabadon úszó növény-takaró alatt, az arra utal, hogy a rendszer gyorsan átrendeződhet egy olyan állapotba, ahol már teljesen eltűnnek az alámerült növények. Az élőhely helyreállása egy ilyen helyzetből már sokkal nehezebbé válik, mivel a szabadon úszó növények magas borítása végül a magkészlet leromlását okozza az üledékben (van Zuidam et al. 2012).

## 8.5. Következtetések

Az alámerült és szabadon úszó növényzet két alternatív állapotnak tekinthető, amelyek hasonló körülmények között fordulhatnak elő. A terepi adatok itt arra utalnak, hogy a *Ceratophyllum* és a szabadon úszó növények között kölcsönösen pozitív kapcsolat áll fenn. A sűrű *Ceratophyllum*-állomány azzal támogathatja a szabadon úszó növényeket, hogy lassítja a vízmozgást, és segíti rögzíteni a szabadon úszó növényeket a vízfelszínen, másrészt, a közepes denzitású úszó növényzet hipertrof körülmények között az epifiton növekedésének gátlásával képes serkenteni is a *Ceratophyllum* növekedését. Az *Elodea*-hoz képest a *Ceratophyllum* sokkal jobban tűri az árnyékolást és az anoxikus körülményeket, így sokkal sikeresebb túlélője a sűrűbb szabadon úszó növényzet által előidézett viszonyoknak. Azonban egy bizonyos tápelem-koncentráció fölött a szabadon úszó növények árnyékolásukkal erőteljesen elnyomják a *Ceratophyllum*-ot, és egy bizonyos denzitású küszöbértékét meghaladva a *Ceratophyllum*



*Elodea* hínár

teljes pusztulását okozzák, amely végül a szabadon úszó növények teljes dominanciáját eredményezi.

## 9. Az alámerült makrofitonok dominanciáját biztosító gátló mechanizmusok

### 9.1. Bevezetés

A tápelemért vagy fényért folyó verseny erőteljesen befolyásolja a növények közötti kölcsönhatásokat (Sand-Jensen és Borum 1991), amelyek más tényezőkkel együtt, mint például az allelopátia (Körner és Nicklisch 2002, Gross et al. 2003, Hilt et al. 2006), a növényevők vagy kórokozók hatása, jelentős változásokat idézhetnek elő a közösség szerkezetében (Gross et al. 2001, Bornette és Puijalon 2011, Le Bagousse-Pinguet et al. 2012a). Víztestekben az elsődleges termelők között egy csereviszony alakul ki a fénymegkötés és a tápelemfelvétel között (Szabó et al. 2010). Azokban a nagyobb nyílt víztestekben, ahol magas a tápelem-koncentráció, ott az elsődleges termelést döntően a fitoplankton végzi (Scheffer et al. 1993, Scheffer és Van Nes 2007). A kis lentikus víztestekben és a lassú áramlású csatornáknál azonban gyakorta figyelhető meg a szabadon úszó növények dominanciája (Scheffer et al. 2003, Smith 2014, Kazanjian et al. 2018a), amelyek árnyékolásukkal elnyomják az alámerült (szubmerz) vízinövényeket (Morris et al. 2003, van Gerven et al. 2015). A fitoplankton és a szabadon úszó növények a tápelemeket a víztestből nyerik, így alacsonyabb tápelem-koncentráción az üledék tápelemeihez is hozzáférő alámerült növényzet kiszoríthatja őket (Vanderstukken et al. 2011, van Zuidam és Peeters 2013). Az alámerült makrofita-dominancia más vegetációtípusokhoz képest rendelkezik a legtöbb ökoszisztéma-szolgáltatással (Janssen et al. 2021).

Az európai felszíni vizek adatbázisának áttekintése során kiderült, hogy a gyökér nélküli alámerült növényzet is gyakran domináns a vizeinkben (Birk és Willby 2010), annak ellenére, hogy a fényért folytatott versenyben alulmarad. Az érdes tócsagáz (*Ceratophyllum demersum*) a mérsékelt égövi víztestek egyik leggyakoribb, gyökér nélküli víz alatti növénye (Hilt et al. 2018, Szabó et al. 2022), amely kis tavakban és lassú folyású árkokban gyakran vastag szőnyeget alkot a vízfelszín alatt (Lombardo 2003). A terepi megfigyelések negatív korrelációt mutattak ki a tócsagáz és a púpos békalencse (*Lemna gibba*) előfordulása között (Feuchtmayr et al. 2009, van Zuidam és Peeters 2013, Koleszár et al. 2022b). Ez felvetette azt a kérdést, hogy a gyökér nélküli fajok, amelyek nem férnek hozzá az üledék tápelemeihez, hogyan képesek legyőzni a szabadon úszó versenytársaikat, amelyek árnyékolásukkal elnyomhatják őket (Scheffer et al. 2003, Larson, 2007, Lu et al. 2013). Laboratóriumi kísérleteink, valamint terepi felmérések adatai azt mutatták, hogy a gyökér nélküli alámerült növényzet egy küszöbérték alatti tápelem-koncentráció mellett képes stabil dominanciáját fenntartani a szabadon úszó növényekkel szemben (Szabó et al. 2022a). Az is kimutatható volt, hogy az extrém magas pH-értékek felett több tápelem [nitrogén (N), foszfor (P), vas (Fe), mangán (Mn)] koncentrációja messze az optimális szint alá csökkent, mely szükséges a szabadon úszó növények növekedéséhez (Szabó et al. 2022a). A Liebig-féle minimumtörvény szerint azonban valószínű, hogy a szabadon úszó növények növekedését a legszűkösebb erőforrás határozza meg. Ezek alapján azt a hipotézist teszteltük, hogy a magas pH és a különböző tápelemhiányok nem egyformán fontosak a gyökér nélküli alámerült növények stabil dominanciájának fenntartásában a szabadon úszó növényekkel szembeni versenyben.

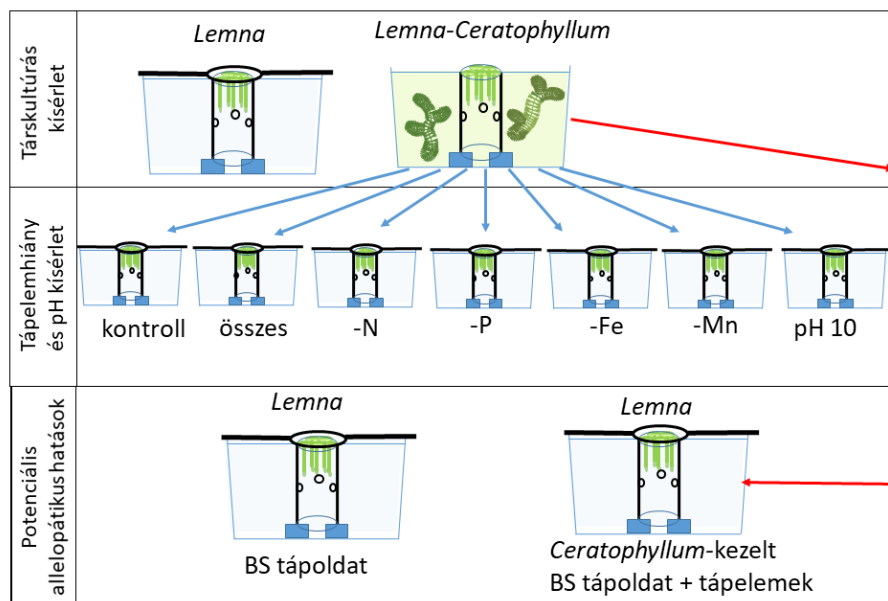
Társkultúrás és tápelemhiányos kísérleteket végeztünk, hogy összehasonlítsuk a N-, P-, Fe- és Mn-limitáció, valamint a megnövekedett pH egyedi hatásait, melyeket az alámerült *C. demersum* potenciális mechanizmusként kivált a szabadon úszó *L. gibba* növekedésének visszaszorítására. A *C. demersum* esetleges allelopátiás hatásának kizárása érdekében (Wium-

Andersen et al. 1983, Hilt és Gross, 2008) további kezeléseket is teszteltünk. Emellett a laboratóriumi eredmények terepi megfigyelésekkel való kiegészítése érdekében a *C. demersum* magyarországi víztestekben való előfordulását és a helyszínek vízkémiai viszonyait is elemeztük.

## 9.2. Módszerek

A szabadon úszó (*Lemna gibba*, a továbbiakban *Lemna*) és gyöker nélküli alámerült (*Ceratophyllum demersum*, a továbbiakban *Ceratophyllum*) növényeket Nyíregyháza melletti csatornákból gyűjtöttük be (Észak-Magyarország, 47.996376°N, 21.734152°E). A növényeket két hétig kísérleti körülmények között előneveltük az általános célú SB-tápoldaton (Smart és Barko 1985). A nitrogént és a foszfort  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ - és  $\text{K}_2\text{HPO}_4$ -oldatok hozzáadásával biztosítottuk, amelyek végső koncentrációja  $5 \text{ mg N L}^{-1}$  és  $1 \text{ mg P L}^{-1}$  volt. Mikrotapelemeket TROPICA-oldattal biztosítottunk 10 000-szeres hígításban, így az oldatban az alábbi nominális koncentrációk alakultak ki: Fe  $0,08$ , Mn  $0,30$ , Zn  $0,002$ , Cu  $0,006$  és Mo  $0,002 \text{ mg L}^{-1}$ . A tápoldat kezdeti pH-ját 7,3-ra állítottuk be. A növényeket  $220 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  megvilágításon, 16/8 óra fotoperióduson,  $25^\circ\text{C}$  hőmérsékleten neveltük. A kísérletek kezdetén a növényekből almintákat vettünk az egyes kultúrák növekedési rátáinak becsléséhez és a kémiai elemzéshez.

### Társkultúrák kísérlet



35. ábra. Kísérleti beállítás a *Ceratophyllum demersum* púpos békalencsére (*Lemna gibba*) gyakorolt potenciális hatásainak (tápelemhiány, magas pH, allelopátia) feltárására.

A kísérletekhez 2 cm átmérőjű műanyag csöveket helyeztünk el függőlegesen 2 L-es fekete műanyag akváriumokba (35. ábra.), amelyek békalencse-tartócsőként szolgáltak (Szabó et al. 2003). A tápelemek mozgását a belső és külső közeg között a csövek oldalán lévő lyukak biztosították. Ezt követően  $100 \pm 1 \text{ mg}$  nedvestömegű *Lemna*-szártagot helyeztünk el a tartócsövekbe, amelyeket  $0 \text{ g}$  (kontroll) és  $10 \pm 0,1 \text{ g}$  nedvestömegű *C. demersum* növényekkel (6-7 hajtás) tenyésztettünk együtt 10 napon keresztül. A *Ceratophyllum*-hajtásokat a *Lemna*-tartócsövön kívül helyeztük el. A társkultúrákat háromszoros ismételtsben neveltük. Ezen kívül 30 további társkultúrát hoztunk létre a későbbi tápelemhiányos kísérlethez (35. ábra.). Amint a *Lemna*-tartócsőben a békalencsék elérték a teljes borítást (100%), a túlszűföldés elkerülése

érdekében a csövet egy nagyobbra cseréltük ki. A kontroll (*Ceratophyllum* nélküli)-akváriumokban a tartócsövön kívüli teljes felületet szürke műanyag lemezzel fedtük le, hogy elkerüljük a víz bealgásodását. A 4., 6., 8. és 10. napon lemértük a *Lemna*-szártagok biomasszáját. Az inkubáció 10. napján a *Lemna* növényeket learattuk, 80°C-on szárítottuk, majd megmértük a száraztömegüket. A kultúrák relatív növekedési rátáját (RNR) a 2.2. fejezetben leírt módon számítottuk ki. A nedvestömegre vonatkozó növekedési ráta időbeli változását a 4., 6., 8. és 10. napon az alábbi módon kaptuk meg:  $RNR_{10} = (\ln M_{10} - \ln M_8)/2$ . Minden második napon mértük a tápoldatok pH-értékeit. Az akváriumokból 20-20 mL vízmintát vettünk a kiindulási, 2., 4., 6. és 10. napon. A vízmintákat szűrtük, meghatároztuk a tápoldat kémiai összetételét (pH,  $PO_4^{3-}$ -P,  $NO_3^-$ -N,  $NH_4^+$ -N, Fe, Mn, Zn, Cu, Mo) (ld. a 2.3. fejezet). A 10. napon a *Ceratophyllum-Lemna*-kultúrák tápoldatát 30 akváriumból óvatosan dekantáltuk (összesen 50 L), amit egy tartályba öntöttünk. Egy napig tartó, 5 °C-on, sötétben történő ülepítés után a vizet újra dekantáltuk, és 10 µm-es pórusátmérőjű szűrőn szűrtük, majd meghatároztuk a tápelemek (ld. fent) koncentrációját. Ez a *Ceratophyllum*mal kezelt szűrlet szolgált az ezt követő kísérlethez tápelemhiányos tápoldatként (35. ábra., 6. táblázat).

6. táblázat. A tápoldat kémiai összetétele, amelyet 10 napon keresztül *Ceratophyllum demersum* növényekkel kezeltünk, majd tápelemekkel egészítettünk ki.

| Kezelések                        | Tápelemek (mg L <sup>-1</sup> ) |             |              |              | pH   |
|----------------------------------|---------------------------------|-------------|--------------|--------------|------|
|                                  | N                               | P           | Fe           | Mn           |      |
| Kontroll                         | 5,0                             | 1,0         | 0,07         | 0,04         | 7,3  |
| <i>Ceratophyllum</i> -mal kezelt | 0,16                            | 0,06        | 0,011        | 0,001        | 10,0 |
| csak N-hiányos                   | <u>0,16</u>                     | 1,0         | 0,07         | 0,04         | 7,3  |
| csak P-hiányos                   | 5,0                             | <u>0,06</u> | 0,07         | 0,04         | 7,3  |
| csak Fe-hiányos                  | 5,0                             | 1,0         | <u>0,011</u> | 0,04         | 7,3  |
| csak Mn-hiányos                  | 5,0                             | 1,0         | 0,07         | <u>0,001</u> | 7,3  |
| csak magas pH 10,0               | 5,0                             | 1,0         | 0,07         | 0,04         | 10,0 |

### Tápelemhiány és magas pH hatásai

A kétliteres akváriumokba *Lemna*-tartócsöveket helyeztünk, majd 2 liter tápelemhiányos oldatot töltöttünk a korábbi társkultúrák kísérletből. A víz pH-ját 0,1 M HCl hozzáadásával 7,3-ra állítottuk be (kivéve a magas pH-kezelés, lásd alább és 6. táblázat). Hogy megbizonyosodjunk arról, hogy a *Ceratophyllum-Lemna*-kompetícióban egy adott tápelem (pl. foszfor) a békalencsékre nézve mennyire vált limitálóvá, az adott tápelem kivételével az összes többi kémiai összetevő (N, P, Fe, Mn) koncentrációját az eredeti tápoldat szintjére egészítettük ki. (6. táblázat, 35. ábra.). A tápelemeket az alábbi formában használtuk: nitrogén- $NH_4NO_3$ , foszfor- $K_2HPO_4$ , vas- $FeSO_4$ , mangán- $MnCl_2$ . A közeg pH-értékét 0,1 M HCl- és KOH-oldattal állítottuk be. A pH hatását a *Lemna* növekedésére úgy mértük, hogy a tápelemhiányos tápoldathoz minden tápelemet (N, P, Fe, Mn) visszapótolunk, és a pH-t napi szinten 10,02-re állítottuk be 0,2 M KOH adagolásával. A korábbi társkultúrák kísérletből a *Ceratophyllum* által tápelemhiányos *Lemna*-szártagokat (100 mg friss tömegűek) az akváriumokban elhelyezett tartócsövekbe helyeztük, minden kezeléshez négy ismétlésben. A kontrollokhoz hasonlóan a tartócsöveken kívüli akváriumfelületeket szürke műanyag lemezzel fedtük le, hogy elkerüljük az algásodást. A szártagok túlzsúfolódásának zavaró hatását úgy kerültük el, hogy a tartócsöveket növekedésük során egyre nagyobbra cseréltük. A *Lemna*-kultúrákat 14 napig

inkubáltuk, és a szártagok biomasszáját a 6., 10. és 14. napon lemértük. A relatív növekedési rátát ( $RNR_{6-14}$ ) a 6. és 14. nap közötti időszakra számítottuk ki. Azért választottuk ezt az időszakot, hogy elkerüljük a *Lemna* növekedésének kezdeti késleltetési (lag) fázisának hatását, amely a szártagokban a korábbi kísérletből származó kezdeti tápelemhiányból adódik. A *Lemna*-szártagokat 14 nap elteltével arattuk le. A minták egy részét (50-100 mg) klorofill meghatározására használtuk fel, míg a többit a száraztömeg- és a szárazanyag-tartalom mérésére, valamint a C-, N-, P-, Fe- és Mn-tartalom későbbi elemzésére (lásd alább).

### **Allelopátiás hatások**

A *Ceratophyllum Lemna* növekedésére gyakorolt lehetséges allelopátiás hatásainak tesztelésére 100 mg friss tömegű, előinkubált *Lemna*-szártagot kontrollként SB-táptalajon ( $5 \text{ mg N L}^{-1}$ ,  $1,0 \text{ mg P L}^{-1}$ , mikrotápelemek) neveltünk, továbbá *Ceratophyllum*-mal kezelt tápelemhiányos oldaton, ahol a tápelemek koncentrációit (N, P, Fe, Mn) és a pH-t úgy állítottuk be, mint a kezeletlen SB-táptoldaton (6. táblázat). Mindkét kezelést (három ismétlésben) a megelőző kísérlettel megegyezően végeztük el, majd 10 nap után a *Lemna* növényeket learattuk, száraztömegüket lemértük, és relatív növekedési rátájukat ( $RNR$ ) kiszámítottuk.

### **Terepi felmérések**

A magyar felszíni vizek adatbázisának segítségével összegyűjtöttük azon víztestek adatait (246 helyszín), amelyekben a 2005-2019 közötti időszakban július és szeptember között vagy a *C. demersum* ( $n = 215$ ), vagy a *L. gibba* ( $n = 46$ ) előfordult. Vizsgáltuk, hogy van-e összefüggés a vízben oldott szerves nitrogén és ortofoszfát koncentrációja és a *Ceratophyllum* borítása között. Az egyéb alámerült növények hatásának elkerülése érdekében az elemzéshez csak olyan helyszíneket választottunk ki, ahol a többi alámerült növény összes borítása a *C. demersum* borításánál kisebb, vagy 15%-nál alacsonyabb volt. A *L. gibba* esetében ugyanezt a szűrés módszert használtuk a más szabadon úszó növények zavaró hatásainak elkerülésére. Ezen kívül a *Ceratophyllum*-dominálta víztestekből ( $N = 39$ ) vízmintákat vettünk a felső 5 cm-es rétegből, amelyek az Alföld északkeleti részén található vízelvezető árkokból és Tisza menti holtágakból származtak. A mintákat júliusban és augusztusban reggel 9 és délután 3 óra között vettük, mértük a víz pH-ját és a mintát  $0,45 \mu\text{m}$  pórusátmérőjű membránszűrőn szűrtük. A szűrlethez ( $20 \text{ mL}$ )  $0,1 \text{ mL}$  67%-os (m/m) salétromsavat adtunk, majd a minták vas- és mangántartalmát ICP OES-módszerrel mértük (ld. a 2.3. fejezet).

### **Analitikai módszerek**

A közeg pH-értékének mérése pH-mérővel (Orion Start 2000) történt. A szűrt ( $0,45 \mu\text{m}$ ) vízminták tápelem-koncentrációját ( $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ ,  $\text{NO}_3^{-}\text{-N}$ ,  $\text{NH}_4^{+}\text{-N}$ ) a magyar szabványok (MSZ ISO 7150-1, 1992, MSZ EN ISO 6878, 2004, MSZ 1484-13, 2009) szerint fotometrikusan határoztuk meg. A vízminta Fe-, Mn-, Zn-, Mo- és Cu-koncentrációját Agilent 8800 induktív csatolású plazma tömegspektrometriával (ICP MS, Agilent Technologies, Waldbronn, Németország) elemeztük. A *Lemna*-szártagok klorofill-, szén- és nitrogéntartalmát meghatároztuk (ld. 2.3. fejezet). A *Lemna* foszfor-, vas- és mangántartalmát a mintqa savas roncsolása után MPAS-módszerrel mértük. A kontrollok és a mangánhiányos kultúrák kivételével minden esetben a három párhuzamos ismétlés *Lemna* növénymintáit összevontuk, hogy a kémiai elemzéshez elegendő biomassza álljon rendelkezésre.

### **Statisztikai módszerek**

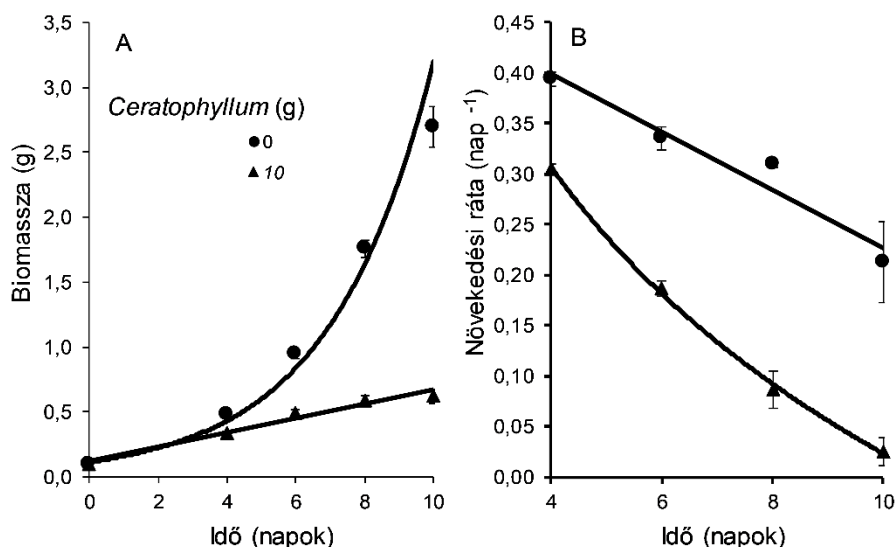
Az egyes tényezők (tápelemhiány, magas pH) a függő változókra (biomassza,  $RNR$ , összes klorofilltartalom, szárazanyag-tartalom) gyakorolt hatásait varianciaanalízissel (ANOVA) vizsgáltuk. A változók normál eloszlását Kolmogorov-Smirnov-tesztekkel, a függő változók

varianciáinak homogenitását pedig Levene-tesztel ellenőriztük. A *Lemna-Ceratophyllum*-társkultúrák kísérletekben páronkénti összehasonlításokat (PÖ) használtunk a *Lemna*-biomassza és az RNR<sub>6-14</sub> közötti szignifikáns különbségek tesztelésére a kontroll- és a *Ceratophyllum*-kezelések esetében, ahol feltüntettük az átlagos különbségek (ÁK)  $\pm$  a standard hibát (SH). A tápelemhiányos kísérletekben Tukey post hoc-teszt segítségével összehasonlítottuk az egyes kezelések között a *Lemna*-biomassza (M<sub>14</sub>)-, az RGR<sub>6-14</sub>- és a klorofill ab-tartalom értékeit. A terepi adatokat regresszióanalízissel értékeltük ki, amelyben a *C. demersum* borítása volt a független, egyes tápelem-koncentrációk (PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>-P, DIN: NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N + NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N) pedig a függő változó. Minden statisztikai elemzést az SPSS 16.0-programmal végeztünk.

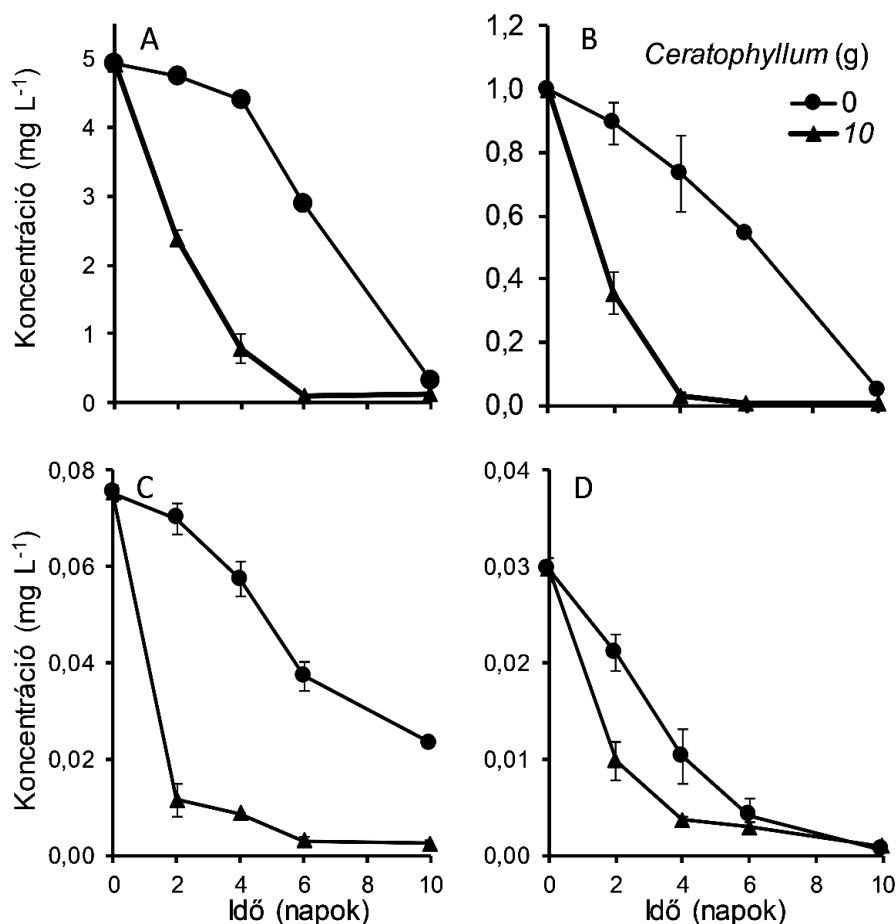
### 9.3. Eredmények

#### Társkultúra-kísérlet

A *Ceratophyllum* nélküli kontroll *Lemna*-kultúrák exponenciális növekedést mutattak (RGR: 0,394 - 0,212 nap<sup>-1</sup>). A *Ceratophyllum* szignifikánsan csökkentette a *Lemna* növekedési rátáját (ÁK 0,187  $\pm$  0,042, P = 0,012). A kísérlet végére a *Lemna* növekedési rátája 0,05 nap<sup>-1</sup> alá csökkent (36. ábra.). A *Ceratophyllum*-ot tartalmazó kezelések pH-ja a második napon meghaladta a 9,60-ot, és a 10. napon pedig elérte a 10,02-t. A víz oldott szervesetlen nitrogén (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, NH<sub>4</sub><sup>+</sup>)-koncentrációja 0,2 mg L<sup>-1</sup>-re csökkent, és a PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>-P-koncentrációja pedig 0,02 mg L<sup>-1</sup> 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 kezelésekben (37. ábra., 6. táblázat).



36. ábra. A *Ceratophyllum demersum* hatása a *Lemna gibba* biomasszájára (A) és relatív növekedési rátájára (B) (átlagok  $\pm$  standard hiba, n = 3).

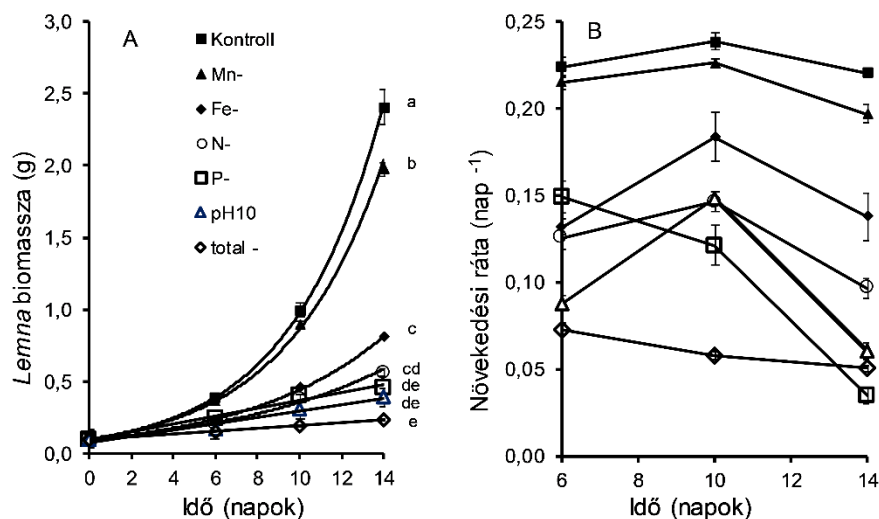


37. ábra. Tápelem-koncentrációk a *Lemna-Ceratophyllum*-társ kultúrákban statikus tápoldaton: (A) oldott inorganikus nitrogén ( $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NH}_4^+$ ), (B)  $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ , (C) összes vas (Fe), (D) összes mangán (Mn) (átlagok  $\pm$  standard hiba,  $n = 3$ ).

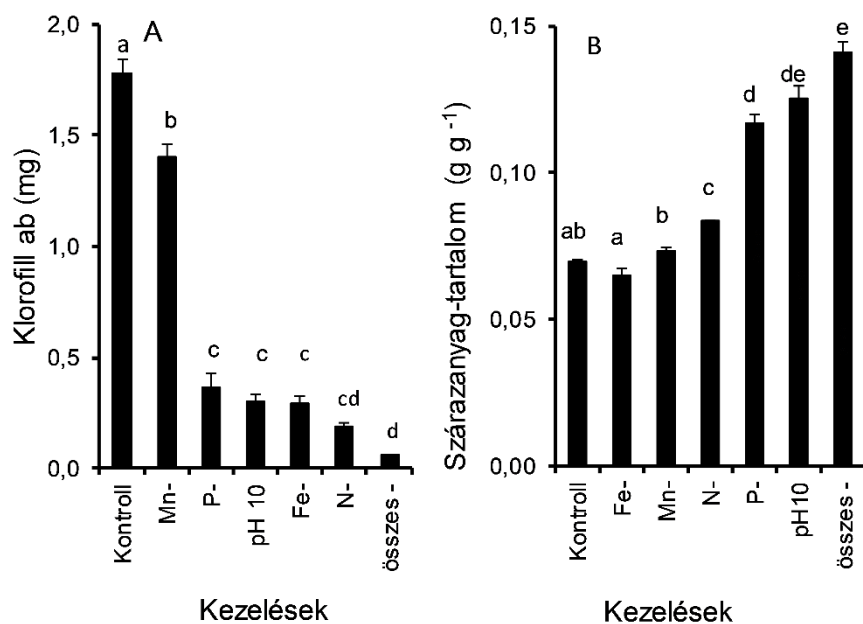
### Tápelemhiány és magas pH-kísérlet

A mangánhiány enyhe, de szignifikáns (ÁK  $0,018 \pm 0,009$ ,  $P < 0,048$ ) negatív hatással volt a *Lemna* relatív növekedési rátájára ( $\text{RGR}_{6-14}$ ) (38. ábra. A, B). Ugyanez érvényes volt a vashiányra is (ÁK  $0,069 \pm 0,009$ ,  $P < 0,001$ ). A nitrogénhiány hatása még erősebb volt (ÁK  $0,108 \pm 0,009$ ,  $P < 0,001$ ). A foszforhiányos kezelések (ÁK  $0,152 \pm 0,009$ ,  $P < 0,001$ ) szintén jelentős növekedéscsökkenést mutattak, ami hasonló volt a nitrogénhiányos kezelésekhez. Azokban a kezelésekben, ahol a pH 10,02-ra emelkedett, de minden tápelemet visszapótolunk, ott a *Lemna* növekedése szignifikánsan (ÁK  $0,126 \pm 0,009$ ,  $P < 0,001$ ) alacsonyabb volt a *Ceratophyllum*-ot tartalmazó kezelésekben, mint a kontrollokban. A teljes tápelemhiány és a magas pH (10,02) együttesen eredményezték a legnagyobb *Lemna*-növekedéscsökkenést (38. ábra., ÁK  $0,176 \pm 0,009$ ,  $P < 0,001$ ). A Fe-, a N- és P-hiány 30%, 47% és 66%-kal, míg a magas pH 55%-kal csökkentette a *Lemna*  $\text{RNR}_{6-14}$ -értékét.

Minden vizsgált tápelemhiány (N, P, Fe, Mn) és a magas pH szignifikáns hatással volt a *Lemna* klorofilltartalmára. A nitrogénhiány eredményezte a *Lemna* növekedésében a legerősebb növekedéscsökkenést (ÁK  $1,588 \pm 0,066$ ,  $P < 0,001$ ) a klorofilltartalomban (38. ábra. A). A mangán-, a foszfor-, a vas- és a nitrogénhiány 21%, 80%, 84% és 89%-kal csökkentette a *L. gibba* klorofilltartalmát, míg a magas pH 83%-kal.



38. ábra A *Ceratophyllum demersum* -mal együtt tenyésztett és a tápelemekkel kiegészített tápoldaton termesztett *Lemna gibba* biomaszája (A) és relatív növekedési rátája (B) tápelemhiányos (N, P, Fe, Mn) és magas pH-jú (10,0) tápoldaton (lásd 6. táblázat). A kezelések közötti szignifikáns különbségeket (Tukey-teszt,  $P < 0,05$ ) különböző kisbetűkkel jelöltük, (átlagok  $\pm$  standard hiba,  $n = 4$ ).



38. ábra. A *Ceratophyllum demersum* által okozott tápelemhiány (N-, P-, Fe-, Mn-) és magas pH (10) hatása a *Lemna gibba* össz-klorofilltartalmára (A) és szárazanyag-tartalmára (DMC) (B) (átlagok  $\pm$  standard hiba,  $n = 4$ ). A kezelések közötti szignifikáns különbségeket (Tukey-teszt,  $P < 0,05$ ) különböző kisbetűkkel jelöltük.

A tápelemhiány és magas pH 49-66%-os elemkoncentráció-csökkenést eredményezett a *Lemna*-szártagokban (7. táblázat). A nitrogénhiányos *Lemna* szártagjaiban a nitrogénkoncentráció alacsony (1,3% szárazanyag) szintre csökkent. A magas pH a *Lemna* elemkoncentrációjának közepes mértékű csökkenését eredményezte a tápelemhiányos (N, P, Fe vagy Mn) vagy a teljes tápelemhiányos békalencsékhez képest (7. táblázat).

7. táblázat. A *Lemna*-szártagok elemkoncentrációja tápelemhiányos és magas pH-jú kísérletben (az adatok mg g<sup>-1</sup> száraztömegben vannak megadva). A kontrollkultúrákban és a Mn-hiányos kultúrákban az egyes párhuzamos ismételéseket külön-külön elemeztük (n=4, átlag ± szórás), míg az összes többi kezelésben a *Lemna*-minták ismétléseit összevontuk, hogy elegendő biomassa álljon rendelkezésre az elemzésekhez.

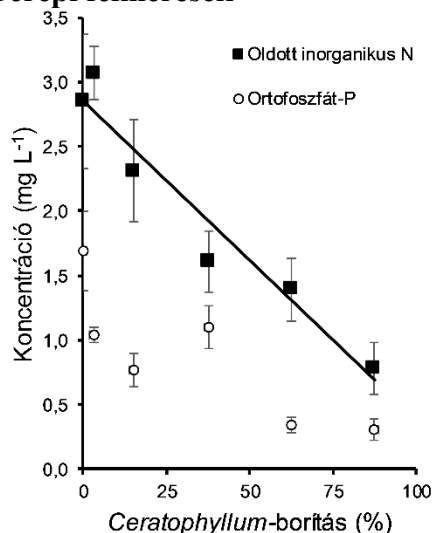
| Kezelés             | N          | P           | N:P  | Fe            | Mn            |
|---------------------|------------|-------------|------|---------------|---------------|
| Kontroll            | 31,8 ± 1,9 | 1,89 ± 0,22 | 16,8 | 0,101 ± 0,008 | 0,048 ± 0,004 |
| N-hiányos           | 12,6       |             |      |               |               |
| P-hiányos           |            | 0,97        |      |               |               |
| Fe-hiányos          |            |             |      | 0,035         |               |
| Mn-hiányos          |            |             |      |               | 0,017 ± 0,002 |
| magas pH            | 19,1       | 1,32        | 14,5 | 0,060         | 0,050         |
| Teljes tápelemhiány | 13,0       | 1,09        | 11,9 | 0,031         | 0,034         |

A tápelemhiány és a magas pH jelentősen növelte a *Lemna* szárazanyag-tartalmát a következő sorrendben: N-hiány, P-hiány, magas pH (20%, 68%, 81%-os növekedés). A teljes tápelemhiány magas pH-val eredményezte a legnagyobb szárazanyag-tartalom növekedést a *Lemna*-szártagokban. (103%) (38. ábra. B).

### Potenciális allelopátiás hatások

A *Ceratophyllum*-kezelte közeg teljes tápelem-kiegészítéssel és visszaállított pH-val nem mutatott szignifikáns (ÁK 0,013 ± 0,006, P = 0,087) hatást a *Lemna* relatív növekedési rátájára (száraztömeg alapján számítva).

### Terepi felmérések



39. ábra. A *Ceratophyllum demersum* borítása és az oldott inorganikus nitrogén (OIN) és ortofoszfát koncentrációja közötti korreláció (átlagok ± standard hiba) a magyar víztestekben. Az adatokat a magyar felszíni vizek adatbázisából gyűjtöttük (n = 173).

A magyar felszíni vizek adatbázisa (n = 245) alapján az oldott inorganikus nitrogén (OIN) és az ortofoszfát-foszfor koncentrációja 0,78 ± 0,22 mg L<sup>-1</sup> és 0,25 ± 0,09 mg L<sup>-1</sup> volt a *Ceratophyllum* által dominált víztestekben (borítottság > 87,5%) (39. ábra.). Az adatok 60%-ában az OIN koncentrációja 0,5 mg L<sup>-1</sup> alatti értéket mutatott. Az OIN negatívan korrelált a *Ceratophyllum* borítottságával, és ez a kapcsolat szignifikáns volt (ANOVA F = 8,141, P = 0,005). A *Ceratophyllum* borítottsága és az ortofoszfát koncentrációja között azonban nem volt szignifikáns kapcsolat (ANOVA, F = 0,285, P = 0,594) (39. ábra.). A *Ceratophyllum* által dominált (borítás > 87,5%) víztestekben, amelyek jobbára a Nagyalföld északkeleti részén fordultak elő (N = 39), a víz pH-ja magas (10,18 ± 0,06), a vas

koncentrációja pedig mérsékelten alacsony volt ( $41,4 \pm 6,7 \mu\text{g L}^{-1}$ ). A Mn koncentrációja közel volt a kimutatási határhoz ( $1,4 \pm 0,2 \mu\text{g L}^{-1}$ ).

#### 9.4. Értékelés

Tanulmányunkban több olyan potenciális tényező szerepét tártuk fel, amelyek limitálhatják a szabadon úszó növények növekedését, amikor azok gyökér nélküli alámerült hínárnövényekkel együtt fordulnak elő. Míg a laboratóriumi kísérletek a magas pH és a P-, N- vagy Fe-hiány potenciálisan erős gátlására utaltak, a terepi adatok azt mutatták, hogy a P- és Fe-hiány nem valószínű, mivel ezek az elemek a *Ceratophyllum demersum* sűrű állományai közötti vízben elegendően magas koncentrációban vannak jelen. Következésképpen a *Ceratophyllum demersum* állományaiban a növényzet által kiváltott magas pH (10) és az alacsony N-koncentráció potenciális kulcstényező lehet a *Lemna gibba* növekedésgátlásában. A Mn-hiány kisebb szerepet játszott, és az allelopátia pedig kizárható volt a kölcsönhatásban.

A *Ceratophyllum* amellett, hogy számos tápelem (N, P, Fe, Mn) koncentrációját drasztikusan lecsökkentette az oldatban, jelentősen el is lúgosította a vizet. A tápelem-koncentráció jelentős csökkenéséhez nemcsak az alámerült makrofitonok, hanem azok epifitonja is hozzájárultak (Koleszár et al. 2022). A magas pH-jú tápelemhiányos közegben a tápelemek visszapótlása és a pH semlegesítése után az úszó növények gátolt növekedése azonnal mérséklődött. A tápelem-el távolítás és a magas pH tehát jól magyarázza az alámerült növények szabadúszó növényekre gyakorolt gátló hatását. A *Ceratophyllum* és epifitonja az első 4 napban napi  $50\text{--}$ , illetve  $860 \mu\text{g g}^{-1}$  oldott szerves P- és N-felvételi sebességet mutatott. Ezek az értékek magasabbak, mint amelyeket más gyökerző szubmerz növények, így például a *Myriophyllum spicatum* esetén mértek (Hilt és Lombardo, 2010). A *Ceratophyllum* gyors tápelemfelvétele a vízben lévő szerves N- és P-koncentrációt a békalencsék számára szükséges optimális szint alá csökkentette (Oscarson et al. 1989, Giblin et al. 2014, Petersen et al. 2021). Emiatt a *Lemna* szöveti N-koncentrációja jóval a békalencsék számára optimálisnak tartott tartomány ( $22\text{--}38 \text{ mg N g}^{-1}$ ) alá csökkent (Oscarson et al. 1989, Vermaat és Hanif, 1998). A tápelemhiányos *Lemna*-kultúrák alacsony szöveti N-koncentrációja alátámasztja azt az elképzelést, hogy az alacsony növekedési rátáért a nitrogénlimitáció volt felelős (Oscarson et al. 1989, Demars és Edwards, 2007). Bár a teljes tápelemhiányos kultúrákban a *Lemna* szöveti P-koncentrációja is meglehetősen alacsony volt ( $13,0 \text{ mg P g}^{-1}$ ), a növények mégis inkább N-, mint P-limitáltak voltak, mivel N:P arányuk még mindig a P-limitációra utaló küszöbérték (25) alatt volt (Giblin et al. 2014). A Fe-hiányos közegben a vaskoncentráció szintén alacsonyabb volt, mint a *Lemna* növekedéséhez szükséges minimális koncentráció ( $0,028 \text{ mg L}^{-1}$ ) (Eyster 1966). A *Lemna*-ra gyakorolt allelopatikus hatásokat pedig teljesen kizártuk, mivel a *Ceratophyllum*mal kezelt, teljes tápelem-kiegészítéssel ellátott közeg nem befolyásolta szignifikánsan a *Lemna* növekedését.

Az intenzív víz alatti fotoszintézis során a *Ceratophyllum* a hidrogén-karbonát felvételével és a  $\text{OH}^-$  ionok kibocsátásával lúgosítja a vizet (Pedersen et al. 2013). Az így kialakult pH kísérletünkben jóval magasabb volt, mint a *Lemna* fajok optimális növekedéséhez szükséges tartomány (pH 5 - 9) (McLay 1976). Ez a gátló mechanizmus nemcsak az akváriumi kísérletekben (Szabó et al. 2005 2010, 2022a) játszhat szerepet, hanem terepi körülmények között is, mivel magas pH-értékeket ( $>10$ ) terepi felméréseinken túl mások is gyakran mértek sűrű *Ceratophyllum*-állományok felett (Frodge et al. 1990, Spencer et al. 1994, Stiers et al. 2011, Szabó et al. 2025). A laboratóriumi kísérletek azt sugallják, hogy a lúgos pH (9.8 - 10.78)

a *Ceratophyllum* sűrű állományai felett önmagában is elegendő lehet a szabadon úszó növények teljes növekedésének gátlására. Jól ismert, hogy az alkalikus pH nemcsak az anionok (pl. nitrát, foszfát) hasznosíthatóságát csökkenti (Loeppert et al. 1977, Ullrich-Eberius et al. 1981), hanem a foszfát (Otsuki és Wetzel, 1972), vas és mangán kicsapódását is előidézi (Stumm és Lee 1960, Stumm és Morgan 1996). Kísérleteinkben a magas pH-kezelések csökkent növekedést, valamint alacsonyabb szöveti N-, P- és Mn- koncentrációkat, és magasabb szárazanyag-tartalmat eredményeztek a *Lemna*-ban. Emiatt a magas pH egyedüli hatását nem volt lehetséges a többi hatástól szétválasztani.

A *Lemna*-biomassza adatainak alapján a lehetséges limitáló tényezők közül az alkalikus pH (84%) volt a legerősebb, ezt követte a foszfor- (81%), a nitrogén- (77%) és a vashiány (66%). A *Lemna*-szártagok összklorofill-tartalma még érzékenyebb mutatója volt a limitációnak, mint a növekedési ráta, ami azt sugallja, hogy a sűrű *Ceratophyllum*-vegetáció végül teljesen megállíthatja a *Lemna* növekedését. Ezen tényezők mindegyike egyaránt fokozhatja az alámerült növények szabadon úszó növényekre gyakorolt negatív hatását, növelve a kompetitív kizárás előfordulásának esélyét, és így az alternatív stabil állapotok létrejöttének lehetőségét (Scheffer et al. 2003, Scheffer és Van Nes 2007).

Kísérleti eredményeink ugyanakkor túl is becsülhetik a gátló hatások erejét, mivel számos, természetben előforduló puffer mechanizmust nem építhettünk be az akvárium kísérletekbe. Terepi körülmények között a tápelemhiányt enyhítheti a tápelemek üledékekből történő kioldódása, a víz mozgása, vagy akár a növények lebomlása a növekedési szezon végén. Ezen kívül az epifita algák vagy akár a szubmerz makrofítonok fogyasztása (top-down kontroll) is jelentősen módosítja a gátló hatásokat (Gross et al. 2001, Yang et al. 2020, Koleszár et al. 2022b). A terepi felmérés vízkémiai adatai azonban azt mutatták, hogy a sűrű *Ceratophyllum*-vegetáció felett a P- és Fe-koncentrációk elegendőek voltak, de az oldott inorganikus N- és Mn-koncentrációk, valamint a víz pH-ja nem estek a *Lemna* optimális növekedéséhez szükséges tartományba. Azonban a kísérleti eredmények nem támogatták azt, hogy a Mn potenciális limitáló tényező lehet. Emiatt az alacsony N-koncentráció és a sűrű növényzet által létrehozott alkalikus pH lehetnek azok a kulcstényezők, amelyek fenntarthatják a gyökér nélküli alámerült hínárállomány dominanciáját a szabadon úszó növényekkel szemben.

## 9.5. Következtetések

Egy metaanalízis rámutatott, hogy az édesvízi ökoszisztémák több mint kétharmada magas tápelemterheléstől szenved (Nöges et al. 2016). Az éves N-bejutása a folyókba a 2000-ben mért 64 Tg N év<sup>-1</sup>-ről 2050-re 84 Tg N év<sup>-1</sup>-re fog várhatóan növekedni (Bouwman et al. 2013). Továbbá növekszik a nitrogénterhelés a foszforhoz képest (Peñuelas et al. 2013). Azon megállapításunk alapján, hogy az alacsony nitrogénkoncentráció kulcsfontosságú tényező a gyökér nélküli alámerült vegetáció stabil dominanciájának fenntartásában a szabadon úszó növényekkel szemben, az prognosztizálható, hogy a jövőben megnövekedett N-terhelés növeli az esélyét annak, hogy a vízi ökoszisztémák a jelentősen kevesebb ökoszisztéma-szolgáltatást adó szabadon úszó növények dominanciájára váltanak (Janssen et al. 2021). A nitrogénterhelés csökkentése, amit a polimiktikus tavakban nyáron a nitrogénlimitáltság előidézésére és a cianobaktérium-virágzások szabályozására javasoltak (Shatwell és Köhler 2019), megfelelő helyreállítási intézkedés lehet azon víztestek esetén is, amelyek a szabadon úszó növények dominanciájával küzdenek.

## 10. A pH szerepe az alámerült és a szabadon úszó makrofitonok közötti kompetícióban

### 10.1. Bevezetés

Édesvízi ökoszisztémákban különböző stabil dominanciák létezhetnek az elsődleges termelők között (Scheffer és Nes 2007, Szabó et al. 2022). Az ilyen stabil egyensúlyokban bekövetkező váltás jelentős hatást gyakorol ezen ökoszisztémák működésére és szolgáltatásaira (Janssen et al. 2014, 2021). A sekély édesvízi ökoszisztémákban ahol a források eloszlása korántsem homogén a vízoszlopban, az elsődleges termelők egymással ellenkező irányú függőleges ellátási tengelyek mentén versengenek a fényért és a tápelemekért (Szabó et al. 2010, van Gerven et al. 2015). A pelágikus fitoplankton és a víz felszínén úszó vízinövények árnyékolják az alámerült (szubmerz) növényeket, amelyek viszont jobban képesek felvenni az üledékből a vízbe áramló tápelemeket (Sand-Jensen és Borum 1991, Jäger és Diehl 2014). A vízbe történő külső tápelembevitel növekedése az alámerült növények eltűnéséhez vezet, amikor a planktonikus és epifitikus algák elszaporodása miatt a fényelérhetőség egy kritikus küszöbérték alá csökken számukra (Jones et al. 2002, Phillips et al. 2016). Ennek következményeként a magas tápelemterhelés nagyobb víztestekben gyakran a fitoplankton dominanciáját eredményezi, míg a kisebb lentikus víztestekben a szabadon úszó növényekét (Scheffer et al. 2003, Szabó et al. 2022a). Az utóbbi esetben a szabadon úszó növények képesek leárnyékolni a fitoplanktont (de Tezanos Pinto et al. 2007, de Tezanos Pinto és O'Farrell 2014) és az alámerült vízinövényeket is (Lu et al. 2013, Szabó et al. 2024). Ezzel szemben alacsony és közepes tápelem-koncentráción az alámerült növények dominálnak mind a szabadon úszó vízinövényekkel, mind a fitoplanktonnal szemben (Szabó et al. 2010, 2022a, Van Gerven et al. 2015).

A pH-értéknek szintén fontos szerepe van abban, hogy az alámerült növények sikeresen versenghetnek szabadon úszó vetélytársaikkal szemben (Szabó et al. 2022b). Bár a felszíni édesvizek többségére (különösen hazai vizeinkre) igaz az a megállapítás, hogy a  $\text{CaHCO}_3$  jelenléte miatt nagy pufferkapacitással rendelkeznek, és ezért a legtöbb rendszer pH-ja általában 6-9 közötti tartományban marad, ugyanakkor e vizekben dolgozó abiotikus és biotikus folyamatok akár néhány óra leforgása alatt megváltoztathatják a pH-t (Finlay és Bogard 2022). Az alámerült növények fotoszintézisük és bikarbonátfelvételük révén növelik a víz lúgosságát (Pedersen et al. 2013). Ez versenyelőnyhöz juttathatja őket, ha szabadon úszó versenytársaiknak (1) alacsonyabb az optimális pH-tartománya, (2) alacsonyabb az anionok (pl. nitrát, foszfát) felvételének hatékonysága, mivel ezek felvétele 9,5 pH felett blokkolódik (Loeppert et al. 1977, Ullrich-Eberius et al. 1981), és/vagy 3) alacsonyabb a felvételi hatékonyságuk a magas pH-n kicsapódó mangánra, vasra vagy foszfátra (Otsuki és Wetzel 1972, Stumm és Morgan 1996, Szabó et al. 2022b). Már korábban feltételezték, hogy egy békalencsefaj (*Lemna perpusilla*) alacsonyabb növekedési sebessége a fésűs békaszőlő (*Stuckenia pectinata*) állományaiban az intenzív fotoszintézis miatt kialakuló magasabb pH-nak tulajdonítható (McLay 1974).

Az egyik leggyakoribb európai alámerült növény az érdes tócsagaz (*Ceratophyllum demersum*) esetében a magas pH-t és a nitrogénhiányt találtuk a legerősebb limitáló tényezőnek, amelyek fenntartják a növény dominanciáját a szabadon úszó vízinövényekkel szemben (Szabó et al. 2022b). Laboratóriumi kísérletekben a tócsagaz által kiváltott magas pH jelentősen csökkentette nemcsak a békalencsék növekedését, hanem a szöveti nitrogén- és foszforkoncentrációt is (Szabó et al. 2022b). Azonban a pH-értékek erőteljes tér- és időbeli változatosságot mutathatnak az alámerült növényállományokban (Frodge et al. 1990, Spencer

et al. 1994, O'Sullivan és Reynolds 2004). Ennek ellenére a pH által kiváltott növekedésgátlás küszöbértékei a szabadon úszó növények esetében még mindig nem ismertek.

Ebben a tanulmányban azt a hipotézist állítottuk fel, hogy 1) a kritikus pH-küszöbérték túllépése korlátozhatja a szabadon úszó vízinövények növekedését, és 2) ezt az értéket a sűrű alámerült növényi állományokban nappali fényviszonyok között a felső vízrétegben a víz pH-ja meghaladja. Ezen hipotézisek tesztelésére laboratóriumi körülmények között széles pH-tartományban vizsgáltuk a békalencsék (*Lemna gibba*) növekedését, továbbá *C. demersum*-mal sűrűn borított mezokozmoszokban mértük a pH tér- és időbeli változását, valamint terepi kutatásokat végeztünk a pH mérésére sűrű alámerült növényállományokban magyar és horvátországi víztestekben.

## 10.2. Módszerek

### Növénygyűjtés és előnevelés

A szabadon úszó (*Lemna gibba* L., továbbiakban *Lemna*) és gyökeretlen alámerült (*Ceratophyllum demersum* L., továbbiakban *Ceratophyllum*) növényeket az Igrice-csatornából gyűjtöttük (Észak-Magyarország, N 47.99646, E 21.73389). A gyűjtött növényeket négy hétig előneveltük kontrollált kísérleti körülmények között, egy általános célú SB-tápoldaton (Smart és Barko, 1985). A nitrogént és a foszfort  $\text{KNO}_3$ - és  $\text{K}_2\text{HPO}_4$ -oldatok hozzáadásával biztosítottuk, amelyek végső koncentrációja  $4 \text{ mg N L}^{-1}$  és  $0,8 \text{ mg P L}^{-1}$  volt. A mikrotápelemeket TROPICA-oldattal biztosítottuk 10 000-szeres hígítással, így az oldat az alábbi névleges koncentrációjú volt: Fe 0,08, Mn 0,30, Zn 0,002, Cu 0,006 és Mo 0,002  $\text{mg L}^{-1}$ . A közeg kezdeti pH-értékét 7,0-ra állítottuk 0,2 M KOH vagy 0,2 M HCl hozzáadásával. A növényeket  $280 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  megvilágításon, 16/8 óra fotoperióduson,  $25^\circ\text{C}$  hőmérsékleten tartottuk mind az előnevelés, mind pedig a laboratóriumi kísérlet során. A kísérletek kezdetén a növényekből almintákat vettünk az egyes kultúrák növekedési rátáinak becsléséhez.

### Laboratóriumi kísérlet

A kísérlet célja annak meghatározása volt, hogy melyik az a pH küszöbérték, amely felett a *Lemna* növekedése jelentősen csökken. A tápoldat előkészítéséhez három 20 literes, szürke műanyag tartályt használtunk, amelyeket tápoldattal töltöttünk fel. Minden edénybe  $200 \pm 2 \text{ g}$  nedvestömegű *Ceratophyllum*-hajtást raktunk, és  $2 \text{ g}$  nedvestömegű *Lemna*-szártaggal neveltük együtt. A közeg pH-értékét naponta, 8 órás világítás után pH-mérővel (Orion Star 2000, Thermo Scientific) mértük. Négy nap elteltével, amikor a maximális pH meghaladta a 10,3-at, a tápoldatot finoman dekantáltuk az edényekből (összesen 54 L), majd sötétben,  $5^\circ\text{C}$ -on tárolva 24 órás ülepités után a közeg egy részét  $10 \mu\text{m}$ -es pórusátmérőjű szűrővel átszűrtük, lemértük az oldat nitrát-, foszfát-, vas- és mangánkoncentrációját. (Szabó et al. 2022b). A szűrletet az ezt követő pH-kezelési kísérlethez használtuk fel. A *Ceratophyllum*-mal kezelt tápoldat tápelemkoncentrációit (N, P, Fe, Mn, pH)  $\text{KNO}_3$ ,  $\text{K}_2\text{HPO}_4$ ,  $\text{FeSO}_4$  és  $\text{MnCl}_2$ -oldatok hozzáadásával az SB-tápoldattal azonos koncentrációra állítottuk. A pH hatásának mérésére 2 L tápelemkiegészített tápoldatot öntöttünk 2 L-es sötét falú akváriumokba, amelyekbe *Lemna*-tartócsöveket helyeztünk (Szabó et al. 2003). A pH hatásának mérésére a pH-t napi szinten 7, 8, 8,5, 9, 9,5, 10, 10,5 és 11 értékekre állítottuk, 0,2 M KOH vagy 0,2 M HCl segítségével. A *Ceratophyllum*-mal kezelt *Lemna*-szártagokat ( $200 \text{ mg}$  nedvestömeg) az akváriumokban lévő tartócsövekbe helyeztük (kezelésenként 3 ismétlés). A békalencsék túlszűföldésének elkerülése érdekében, amint a *Lemna*-szártagok elérték a 100%-os fedettséget, a tartócsövet nagyobb átmérőjűre cseréltük (Szabó et al. 2003). A *Lemna*-kultúrákat 8 napig inkubáltuk, és

nedvestömegüket a 4., 6. és 8. napon mértük. A relatív növekedési rátájukat (RNR) a 0. és 8. nap közötti időszakra számoltuk (Szabó et al. 2022a). A 8. nap végén a *Lemna* növényeket learattuk, és lemértük a nedvestömegüket. A friss növények egy részéből (50-100 mg) meghatároztuk az in vivo fotoszintetikus hatékonyságot, majd etanolos kioldás után lemértük klorofill- és karotinoid koncentrációit. A fennmaradó biomasszát szárítottuk (80 °C, 48 óra), és meghatároztuk annak C-, N-, P-, Fe- és Mn-tartalmát.

A II. fotorendszer fotokémiai hatékonyságát (ΦPSII) klorofill-fluoreszcens indukciós módszerrel mértük MINI-PAM fluorométerrel (Heinz Walz GmbH, Németország). A *Lemna*-szártagokat a műszer műanyag tartóiba helyeztük, és a fluorométer optikai száaira merőlegesen helyeztük el őket úgy, hogy azokat  $120 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  aktinikus fény érje. A II. fotorendszer tényleges fotokémiai hatékonyságát  $\Delta F/F_m' = (F_m' - F_s)/F_m'$  képlettel számoltuk, ahol  $F_m'$  a maximális fluoreszcencia,  $F_s$  pedig az állandó fluoreszcencia a megvilágított növényeknél (Genty et al. 1989, Szabó et al. 2020). A növények fotokémiai hatékonyságát minden akváriumban három mérés átlagából kaptuk.

### Mezokozmosz vizsgálat

A *Ceratophyllum*-mal sűrűn borított mezokozmoszokban megmértük a függőleges pH-profil és a pH és a hőmérséklet napi ingadozását. A mezokozmoszok összeállításához négy műanyag tartályt használtunk (0,7 m átmérő, 0,38 m<sup>2</sup> teljes terület), amelyek alá 7 cm vastagságban agyagos tőüledéket helyeztünk, majd az edényeket 200 liter kútvízzel töltöttük fel. Két napos ülepítés után minden edénybe 350 g nedvestömegű (921 g m<sup>2</sup>) *Ceratophyllum*-hajtást (20-30 cm hosszú) adtunk. A 14 napos előnevelést követően (2023. június 24-én), megmértük a víz nitrát- és foszfátkoncentrációját, majd KNO<sub>3</sub> és K<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub> hozzáadásával a végső koncentrációt 2 mg N L<sup>-1</sup>- és 0,4 mg P L<sup>-1</sup>-ra állítottuk be. Két napos inkubáció után a mezokozmoszok vizének pH-értékét egy napon keresztül óránként mértük, 4:00 és 22:00 óra között a vízfelszín alatt 2 cm mélységből származó mintákban. Mindegyik tartályból alkalmanként négyszer 15 mL vízmintát vettünk, így összesen 60 mL mintát gyűjtöttük a pH-méréshez. A következő napon 14:00-kor 60 mL mintát vettünk a vízből, növekvő vízmélységből (1, 5, 10, 20, 30, 40 és 50 cm) a pH és hőmérséklet mérésére. Ezután a *Ceratophyllum* növényeket heti tápelempótlással neveltük, és a pH és hőmérséklet napi ingadozásainak mérését 2023. szeptember 12-én is megismételtük.

### Terepi felmérés

A vízmintákat 2022 és 2023 nyarán, július és augusztus között gyűjtöttük 5 cm mélységből a víz felszíne alatt, olyan helyszínekről, ahol a vízinövényzet a vizet sűrűn takarta (borítás >82%). A mintavételt 10:00 és 16:00 óra között végeztük. A méréseket 130 különböző helyszínen végeztük, érintve a Tiszántúlt, a Dunántúlt (Magyarország) és a Baranja régiót (Észak-Horvátország) vízelvezető árkait, csatornáit és morotvát. A mérés során a mintavételi helyszíneken a következő növényfajok domináltak: *Ceratophyllum demersum* (N=74), *Utricularia vulgaris* (N=5), *Elodea nuttallii* (N=16), *Potamogeton crispus* (N=7), *Myriophyllum verticillatum* (N=3), és *Myriophyllum spicatum* (N=8). Emellett olyan helyszínekről is gyűjtöttünk adatokat, ahol szabadon úszó növények borították a víz felszínét (>82%), és ezek között a következő fajok voltak a leggyakoribbak: *Salvinia natans* (N=17), *Lemna minor* (N=73), *Lemna gibba* (N=11), és *Spirodela polyrrhiza* (N=17). A pH napszakos ingadozását is mérhettük 6 alkalommal 6:00 és 21:00 között a Lónyai-főcsatorna két olyan területén, ahol *Ceratophyllum demersum* vagy *Elodea nuttallii* alkotott sűrű állományokat (Északkelet-Magyarország, N 48.064021, E 21.75457).

## Analitikai módszerek

A *Lemna*-szártagok klorofill a, b- és karotinoid-tartalmát, továbbá az összes szén- és nitrogéntartalmat meghatároztuk (ld. 2.3. fejezet) A békalencsék (100 mg) savas roncsolása után a növények foszfor-, vas- és mangánkoncentrációit Agilent 4200 mikrohullámú plazma atom emissziós spektrométerrel (MP-AES) mértük (ld. 2.3. fejezet). Az analízishez három ismétlés mintáit együtt roncsoltuk, hogy a méréshez elegendő mennyiségű biomasszát biztosítsunk.

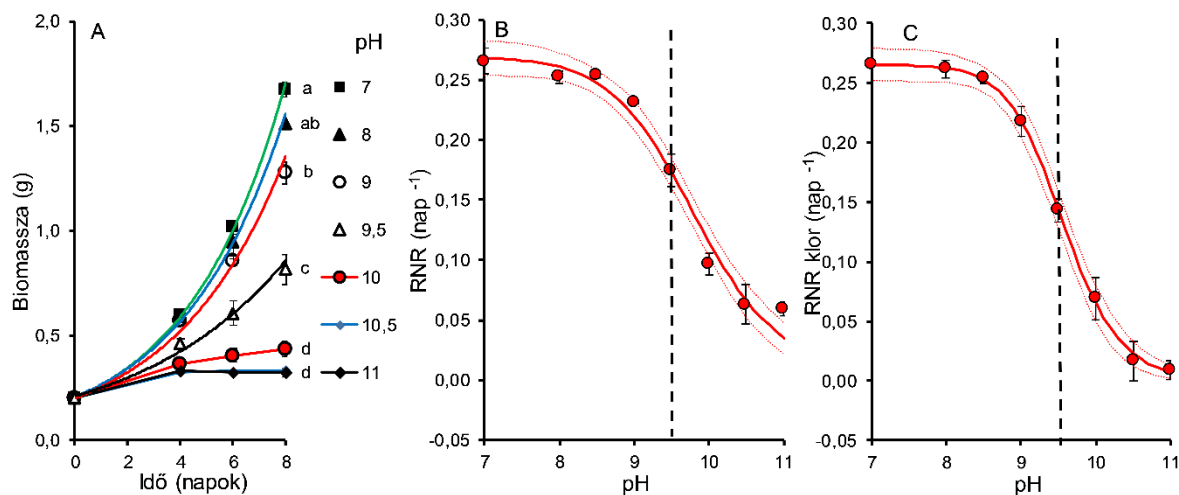
## Statisztikai módszerek

A pH hatását a *Lemna* függő változóira (biomassza, relatív növekedési ráta (RNR), klorofillkoncentráció, szárazanyag-tartalom) egyirányú varianciaanalízissel vizsgáltuk. A változók normál eloszlását Kolmogorov-Smirnov-tesztel ellenőriztük, a függő változók varianciáinak homogenitását pedig Levene-tesztel. A laboratóriumi kísérlet során a *Lemna* biomasszáját, klorofillkoncentrációját, a klorofill/karotinoid-arányt és fotoszintetikus hatékonyságát a különböző pH-értékeken Tukey-tesztel hasonlítottuk össze. A *Lemna* szárazanyag-tartalmának, valamint a szöveti nitrogén-, foszfor- és mangánkoncentrációjának pH-függő alakulását lineáris regressziós modellek segítségével elemeztük, a LAB Fit (v. 7.2.51) görbeillesztő program (Silva és Silva 2018) alkalmazásával. A laboratóriumi kísérlet eredményei alapján a *Lemna* nedvestömeg- és klorofilltartalom alapú relatív növekedési rátájának, valamint klorofillkoncentrációjának pH-függő változásait háromparaméteres log-logisztikus függvényekkel írtuk le. A függvényeket „drc”-csomag segítségével illesztettük az RStudio-ban (2022.12.0.353 verzió, RStudio Team, 2020). A modellek illesztésének vizuális ellenőrzése után, a regressziós modellek alapján kiszámoltuk a pseudo- $R^2$ -értéket, valamint meghatároztuk azt a pH-értéket, amely 10%, 20% és 50%-os gátlást okozott az adott paraméterekben a „cor” és „ED” funkciók segítségével. Kruskal-Wallis-tesztet használtunk, hogy összehasonlítsuk a víz pH-értékeit a *Ceratophyllum*-borította mezokozmoszban június és szeptember között, valamint a terepi felmérés során az alámerült és szabadon úszó növényzettel borított helyszínek között. Lineáris regressziót használtunk a vízhőmérséklet és a pH közötti kapcsolat tesztelésére az alámerült növényzettel borított területeken. Valamennyi statisztikai analízist SPSS 16.0 szoftver segítségével végeztük el. A mezokozmosz-vizsgálatban mért pH-értékek napszaki változásának szemléltetésére spline függvényt illesztettünk a Past 4.04 szoftver alkalmazásával. (Hammer és Harper 2006).

## 10.3.Eredmények

### Laboratóriumi kísérlet

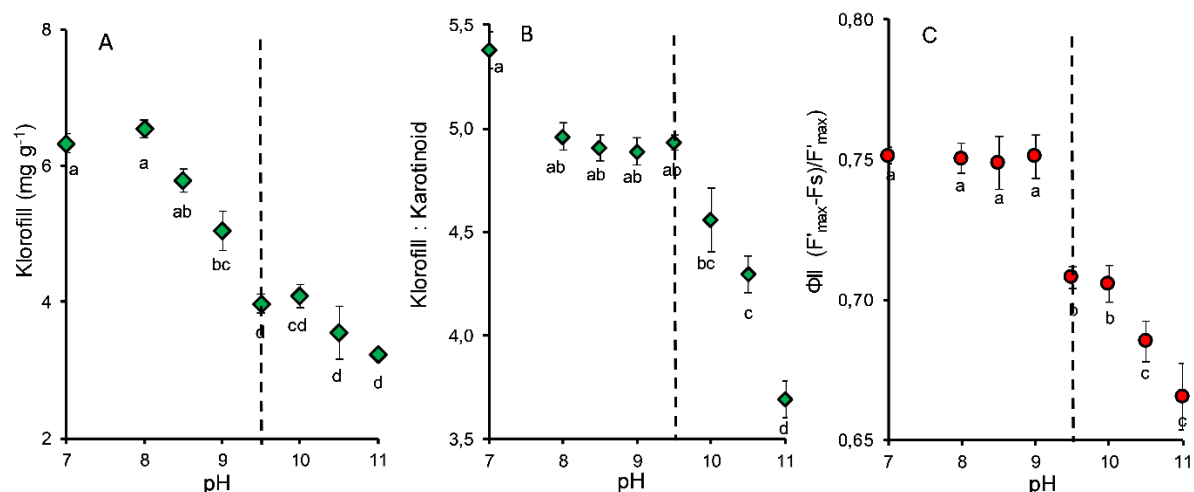
A pH 7.0-9.5 között növény *Lemna gibba* növények exponenciális növekedést mutattak az inkubációs időszak alatt (40. ábra. A). A pH 7-8, 5 között növény kultúrák növekedési rátája nem különbözött szignifikánsan egymástól (40. ábra., 8. táblázat). A pH további növekedésével azonban a növények biomasszája és szöveti klorofillkoncentrációja pH 9 felett erőteljesen lecsökkent. A nedvestömeg és a klorofill alapú relatív növekedési ráta (RNR) 50%-os gátlása pH 9,8-nál és pH 9,6-nál következett be (40. ábra. B, C, 8. táblázat). A *Lemna* növekedése pH 10,0 felett a kísérlet második felében (4-8. nap) teljesen megállt.



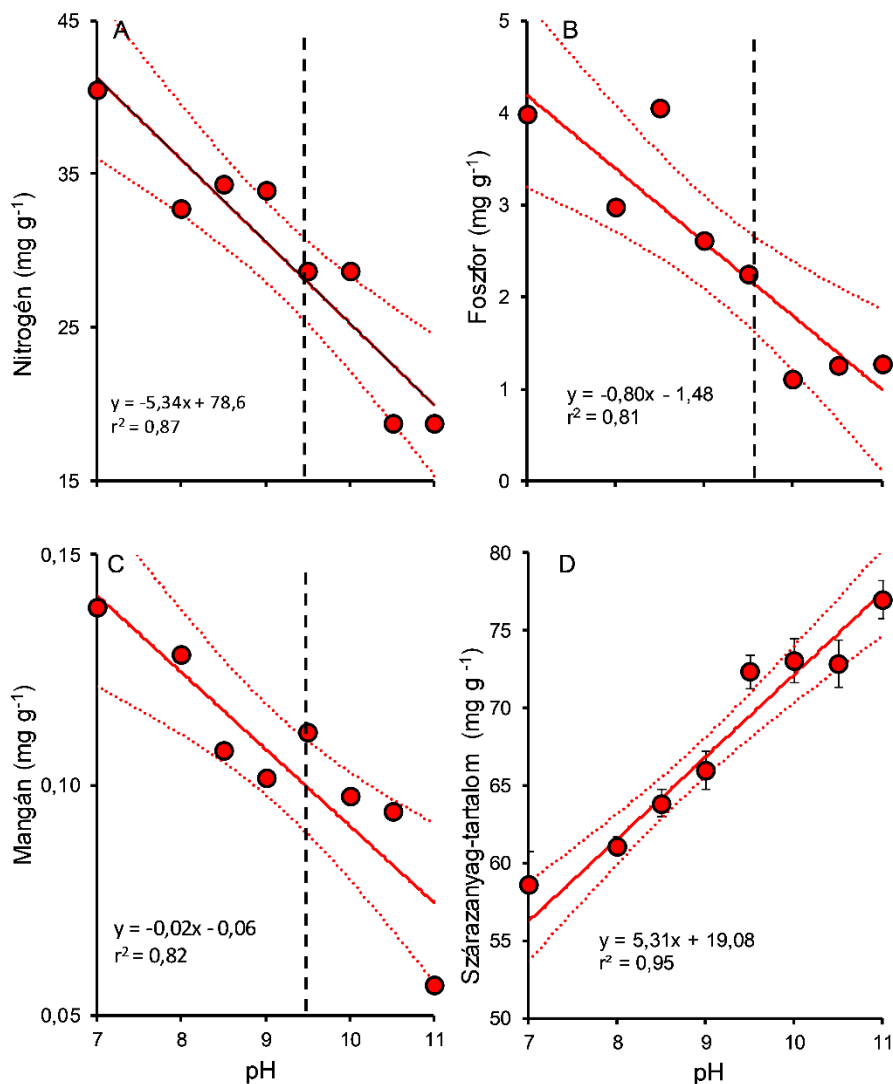
40. ábra. A *Lemna gibba* biomaszájának változása a pH függvényében (A) (átlag  $\pm$  SH,  $n = 3$ ). A pH 10,5 és a pH 11-es adatsorok átfedik egymást. A pH-kezelések közötti 8. napon mért szignifikáns különbségeket különböző kisbetűkkel jelöljük (Tukey-teszt,  $p < 0,05$ ). A pH hatása a *Lemna*-kultúrák relatív növekedési rátájára (RNR) a biomaszra (B)- és klorofilltartalom (C) alapján ( $n = 3$  minta átlaga  $\pm$  SH, a szaggatott vonalak 95%-os konfidenciaintervallumokat jelentenek).

8. táblázat. A számított effektív pH-értékek (zárójelben a 95%-os konfidenciaintervallummal; 95% KI), amelyek a *Lemna gibba* nedvestömeg és klorofill alapú relatív növekedési rátájának ( $RNR_{NT}$ ,  $RNR_{klor}$ ) 10%, 20% és 50%-os gátlását eredményezték a 8 napos kezelés végén.

| Változó      | 10% gátlás       | 20% gátlás       | 50% gátlás       | RSE   | pseudo $R^2$ |
|--------------|------------------|------------------|------------------|-------|--------------|
| $RNR_{NT}$   | 8,63 (8,34-8,93) | 9,06 (8,83-9,29) | 9,83 (9,70-9,97) | 0,017 | 0,98         |
| $RNR_{klor}$ | 8,77 (8,56-8,98) | 9,06 (8,89-9,22) | 9,57 (9,46-9,67) | 0,017 | 0,99         |



41. ábra. A pH hatása a *Lemna gibba*-kultúrák klorofill ab-koncentrációjára (A), klorofill:karotinoid arányára (B) és fotoszintetikus hatékonyságára ( $\Phi_{PSII}$ ) (C) (átlagok  $\pm$  SH,  $n = 3$ ). A változók pH-kezelések közötti szignifikáns különbségeit (Tukey-teszt,  $p < 0,05$ ) különböző kisbetűkkel jelöltük. A szaggatott vonalak a *L. gibba* növekedési rátájának 50%-os csökkenéséhez szükséges küszöbértékeket jelzik (lásd 8. táblázat).



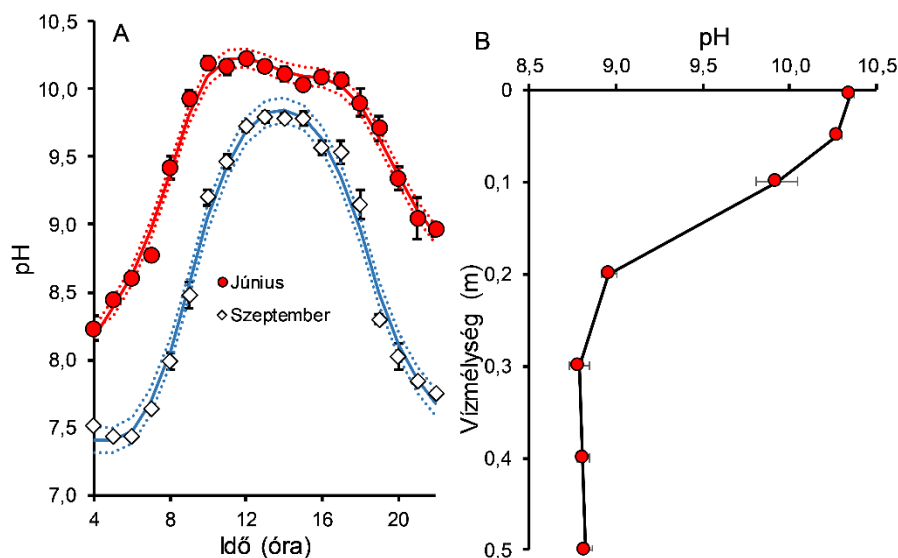
42. ábra. A pH hatása a *Lemna gibba* szöveti nitrogén- (A), a foszfor- (B) és mangánkoncentrációjára (C) valamint a szárazanyag-tartalmára (D) ( $n = 3 \pm SH$ ). A pontozott vonalak a 95%-os konfidenciaintervallumokat jelölik. A szaggatott vonalak a *L. gibba* növekedési rátájának szignifikáns csökkenéséhez szükséges küszöbértékeket jelzik (lásd 8. táblázat).

A pH növekedésével a *Lemna* növények fotoszintetikus pigmentjeinek (klorofill és karotinoid) koncentrációja és egymáshoz viszonyított aránya jelentősen megváltozott (41. ábra. A, B). Az összes klorofillkoncentráció pH 8,5 felett lineárisan mérséklődött (41. ábra. A), míg a klorofill/karotinoid arány pH 9,5 felett hirtelen esett vissza (41. ábra. B). A fotoszintetikus hatékonyság (ΦPSII) szintén folyamatos csökkenést mutatott pH 9 felett (41. ábra. C). A pH növekedésével a *Lemna*-szártagok nitrogén-, foszfor- és mangánkoncentrációja (42. ábra.) lineárisan mérséklődött (ANOVA  $F_{1,6} = 41,48$ ,  $P = 0,001$ ,  $F_{1,6} = 25,45$ ,  $P = 0,002$  és  $F_{1,6} = 35,66$ ,  $P = 0,001$ ), míg a vas koncentrációja nem mutatott jelentős trendet. Másrésről, a magas pH (> 9,5) 25-31%-kal növelte a *Lemna* szárazanyag-tartalmát (42. ábra.).

### Mezokozmosz-kísérlet

2023 júniusában a *Ceratophyllum* sűrű állományával borított mezokozmosz vizének felső rétegében a pH reggelente meredeken emelkedett, majd 10:00 és 17:00 között viszonylag állandó maradt, ezt követően pedig meredeken csökkent (43. ábra. A). Ennek megfelelően a víz

felszíne közelében a pH 9,5-ös küszöbértéket (lásd 8. táblázat) 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 ( $\chi^2 = 40,02$ ,  $p < 0,001$ , Kruskal-Wallis-teszt). Azonban a *Lemna* növekedésének jelentős csökkenéséhez szükséges küszöbértéket a nap öt órájában (11:00 és 16:00 között) még így is meghaladta. Júniusban a legmagasabb pH-érték ( $10,35 \pm 0,02$  SE) a mezokozmosz vízoszlopának legfelső 5 cm-es rétegében volt mérhető, és a víz felső 14 cm-es rétegben haladta meg a pH 9,5-es küszöbértéket (43. ábra. B).

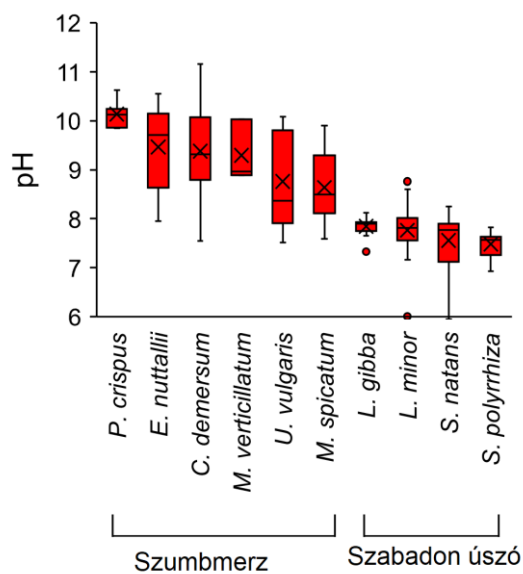


43. ábra. A pH napi alakulása 2 cm-rel a vízfelszín alatt egy *Ceratophyllum demersum*-mal borított mezokozmoszban (A), a szaggatott vonalak 95%-os konfidenciaintervallumokat jelentenek. A pH változása a növekvő vízmélység mentén a sűrű *C. demersum*-takaró alatt 2023 júniusában (B). Átlagok  $\pm$  SH,  $n = 4$ .

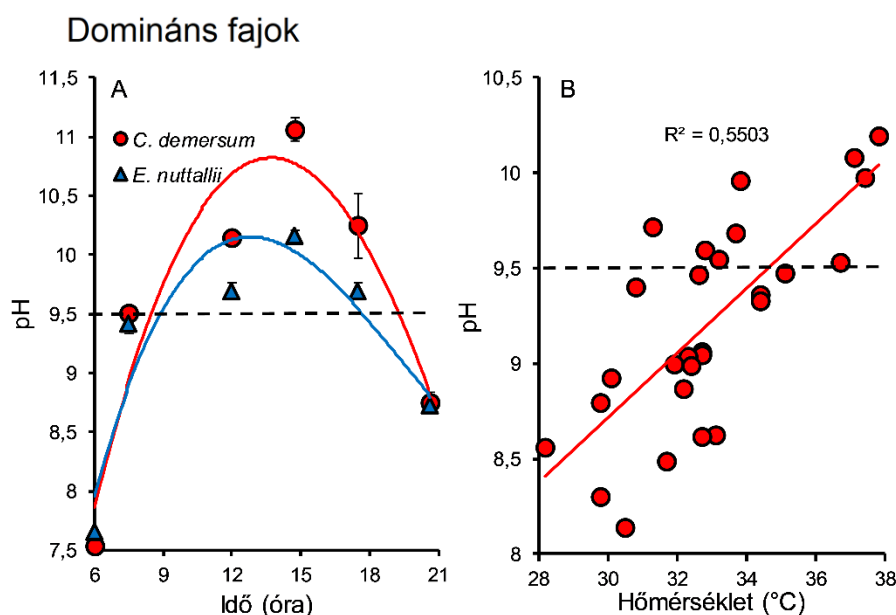
## Terepi felmérés

A sűrű alámerült növényzet 130 mintavételi helyszínen végzett vizsgálata során a legmagasabb pH-értékeket az Észak-Alföldön mértük, ezt követte a Kis-Balaton vizes élőhelye, majd Baranja (Horvátország) együtt a dél-alföldi régióval. A legkisebb pH-t az áramló vízü csatornák alámerült növényállományaiban mértük. A legmagasabb pH-t a *Potamogeton crispus* által dominált állományokban találtuk, ezt követte az *Elodea nuttallii* és a *Ceratophyllum demersum* (44. ábra.). A pH szignifikánsan magasabb volt ( $\chi^2 = 148$ , 2,  $P < 0,001$ , Kruskal-Wallis-teszt) a sűrű alámerült növényzet állományaiban, mint az úszó növényzet által sűrűn fedett élőhelyeken (44. ábra.).

A Lónyay-főcsatorna mentén (Észak-Alföld) a *Ceratophyllum*-mal dominált állományokban a víz felszínén a pH 7:30 és 11:00 között drasztikusan megemelkedett. Az *Elodea* állományokban a maximális pH-értékek valamelyest alacsonyabbak voltak (45. ábra. A). A *Lemna* szignifikáns növekedésgátlásának küszöbértékét (lásd 8. táblázat) a *Ceratophyllum* és *Elodea* állományokban a víz pH-ja 11, illetve 9 órán keresztül haladta meg (45. ábra. A). A Kis-Balaton térségéből vett minták esetében a víz pH-ja erős pozitív korrelációt mutatott a vízhőmérséklettel (ANOVA,  $F_{1, 26} = 31,819$ ,  $P < 0,001$ ) (45. ábra. B).



44. ábra. Sűrű alámerült (szubmerz) és szabadon úszó makrofiton állományokban mért pH-értékek a felső 5 cm-es vízrétegben négy különböző terepi mintavételi helyszínen (Észak-Alföld, Kis-Balaton vizes élőhely, Dél-Alföld, Baranja) 2022 és 2023 nyarán (július-augusztus), délelőtt 10 és délután 4 óra között.

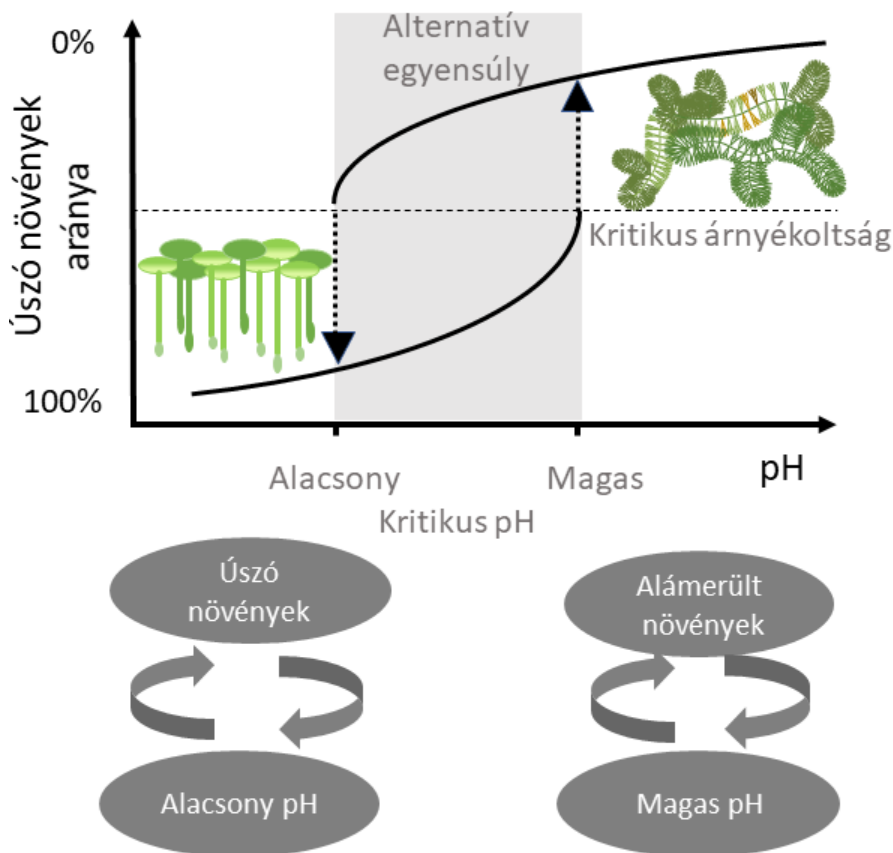


45. ábra. A pH napi változása 5 cm-rel a vízfelszín alatt *Ceratophyllum demersum* és *Elodea nuttallii* által borított állományokban Északkelet-Magyarországon, 2019. augusztus 19-én (A) (átlagok  $\pm$  SH,  $n = 3$ ). A vízhőmérséklet és a pH közötti korreláció a Kis-Balaton vizes élőhely mintavételi helyein ( $n = 28$ ). A szaggatott vonalak jelzik a *Lemna gibba* növekedési rátájának szignifikáns csökkenéséhez szükséges küszöbértékeket (lásd 8. táblázat).

## 10.4.Értékelés

Laboratóriumi eredményeink világosan megmutatták, hogy a 9,5 feletti pH erősen gátolja az erősen eutrofizált víztestekben élő *Lemna gibba* növekedését, ami alátámasztja az első hipotézisünket. A mezokozmosz-vizsgálat és a terepi adatok is megerősítik a második hipotézist, mivel azt mutatják, hogy a pH ezt a küszöbértéket gyakran meghaladja a nagy denzitású, alámerült vízínövényekkel borított lenitikus víztestek felszíni vízrétegében, különösen a nyári nappali órákban. Ennek alapján arra a következtetésre jutottunk, hogy a magas pH egy fontos mechanizmus lehet az alámerült vízínövények dominanciájának fenntartásában a szabadon úszó növényekkel szemben a stagnáló, eutróf, mérsékelt égövi víztestekben. A magas pH és az alámerült növények, illetve az alacsony pH és a szabadon úszó

növények között kialakuló pozitív visszacsatolások alternatív stabil egyensúlyi állapotokat eredményezhetnek a pH-grádiens mentén (46. ábra.).



46. ábra. Feltételezett alternatív egyensúly a szabadon úszó és az alámerült makrofitonok között egy pH-grádiens mentén, amely az adott növényzet (alámerült/szabadon úszó) és az azt jellemző pH-értékek pozitív visszacsatolásai miatt jön létre.

### A vízinövények növekedésének pH-küszöbértéke

A legtöbb békalencsefaj optimális pH-tartománya 5 és 9 között mozog (Landolt és Kandeler 1987, 9. táblázat), ami jelentősen alatta van annak a küszöbértéknek, amelyet a kísérleteinkben a *Lemna gibba* esetében mértünk. A pH 9,5 felett a *L. gibba* szártagjaiban a nitrogén és a foszfor koncentrációja lecsökkent, míg a szárazanyag-tartalom élesen megnövekedett, ami alátámasztja, hogy a *L. gibba* kritikus pH-küszöbértéke körülbelül 9,5.

A *Lemna* növekedési rátája szignifikáns, nem fokozatos, hanem küszöbjellegű választ mutatott a pH növekedésére. A foszfor koncentrációja ugrásszerűen csökkent ezen küszöbértéken túl, ami arra utal, hogy a *Lemna*-nak a pH 9,5 feletti értékeknél már limitált a foszfátfelvétele. Valójában Ullrich-Eberius és társai (1981) is megfigyelték, hogy a *L. gibba* foszfátfelvétele pH 9,5 felett erősen gátolt. Ezzel szemben a nitrogén koncentrációja a *Lemna* szöveteiben fokozatos csökkenést mutatott a pH emelkedésével, de még a növekedés gátlásához szükséges pH-küszöbértékek felett sem volt szignifikánsan alacsonyabb. A nitrátfelvétel blokkolása pH 9,5 felett, ahogyan azt Loeppert és társai (1977) is kimutatták, hozzájárulhat a *Lemna* csökkent növekedéséhez, de úgy tűnik, hogy a foszfor hiánya fontosabb tényező volt.

A *Lemna* növekedését egyéb tényezők is befolyásolják. A magas pH-n a mangán és foszfát kicsapódása (különösen magas oxigénkoncentráció mellett (Otsuki és Wetzel 1972, Stumm és Morgan 1996, Szabó et al. 2022a), szintén hozzájárulhat a *Lemna* növekedésének csökkenéséhez. A vas kicsapódásának azonban nem volt szignifikáns hatása az általunk vizsgált pH-tartományban. A pH növekedése és a foszfát- és nitrátfelvételre gyakorolt hatása, valamint a foszfát- és mangánkicsapódás együttes hatása miatt nem lehet teljesen szétválasztani egymástól a magas pH és az ezzel járó tápelem-limitáció hatásait.

Bár a laboratóriumi kísérleteink kizárólag két specifikus vízinövényfaj, az alámerült *Ceratophyllum* és a szabadon úszó *Lemna* kölcsönhatásán alapultak, a korábbi kutatások (Frodge et al. 1990, Frost-Christensen és Sand-Jensen 1995, James et al. 1999, Szabó et al. 2010), valamint a jelen tanulmány terepi felmérései is azt mutatták, hogy nemcsak a *Ceratophyllum*, hanem több más alámerült vízinövény is képes a víz pH-ját növelni, ami potenciálisan gátolja a *Lemna* növekedését. Ilyen növények közé tartoznak az *Elodea*, *Utricularia*, *Potamogeton*, *Myriophyllum* és a *Lagarosiphon* nemzetségek fajai, ezért eredményeink valószínűleg más alámerült vízinövényekre is érvényesek.

Másrészt a szakirodalom azt is mutatja, hogy egyes szabadon úszó növények, így például a *Lemna*, *Spirodela*, *Azolla*, *Eichhornia*, *Pistia* és *Salvinia* fajok növekedése a mérsékelt és trópusi vizekben, a pH 8 feletti tartományban szintén gátolt (9. táblázat). Ez alapján úgy gondoljuk, hogy a kritikus pH-küszöbértékek egy általános mintázatot jelenthetnek a különböző vízinövény-csoportok közötti versengés szempontjából.

Bár több kutatás is kimutatta, hogy a magas pH ligandumváltási reakcióval elősegítheti a foszfor felszabadulását az üledékekből, amely tápelemeket biztosít az elsődleges termelők számára (Holmroos et al. 2009, Koski-Vähälä et al. 2001), azonban a növények által kiváltott napszakos pH-növekedés jellemzően csak a vízinövények által borított víz felső, legfeljebb 0,2 méteres rétegére korlátozódott. Így a vízfelszínen kialakult magas pH nem okozhatja a foszfor felszabadulását az üledékből, és így nem gyengítheti a tápelemekért folyó kompetíciót az alámerült és a szabadon úszó vízinövények között.

### **Az alámerült hínárnövények hatása a pH-ra**

A mezokoszosz- és terepi méréseink megerősítették, hogy a víz pH-jának növekedése, különösen a kritikus küszöbérték felett, kulcsfontosságú tényezőt jelentenek a békalecsék visszaszorításában. A pH 9,5 feletti értékeket gyakran figyelték meg a sűrű alámerült növényállományok felső rétegeiben (O'Sullivan és Reynolds 2004, Lindholm et al. 2008, Stiers et al. 2011, Pedersen et al. 2013). A mi kutatásunkban azonban ilyen magas pH-értékek csak a vízoszlop legfelső 10 cm-es rétegeiben voltak mérhetők. Ennek alapján úgy tűnik, hogy a stabilan magas pH-értékek inkább sekély, szélvédett vízfelületeken fordulnak elő. A sűrű alámerült növényzet azonban csökkenti a vízmozgást (Scheffer 1998), és így segíti a stabilan magas nappali pH-értékek kialakulását. Egy patagóniai tóval kapcsolatos tanulmány is megerősíti, hogy az olyan vízfelületeken, ahol a pH 9-nél magasabb volt, valóban alámerült vízinövények domináltak (Manzo et al. 2020).

9. táblázat. Irodalmi áttekintés a pH-nak a szabadon úszó vízinövényfajok növekedésére gyakorolt hatásáról.

| úszó növényfajok             | pH-tartomány igazolt növekedéssel | pH-tartomány optimális növekedéshez | alacsony pH igazolt növekedésgátlással | magas pH igazolt növekedésgátlással | Irodalom                 |
|------------------------------|-----------------------------------|-------------------------------------|----------------------------------------|-------------------------------------|--------------------------|
| <i>Lemna gibba</i>           |                                   |                                     | 7,0-8,5                                | <9,6                                | Ez a tanulmány           |
| <i>Lemna minima</i>          |                                   | 5,5-8                               | <4,5                                   | >8                                  | Guy et al. (1990)        |
| <i>Lemna minor</i>           | 3-10,5                            | 5-8                                 |                                        |                                     | Boss et al. (1963)       |
|                              | 5-8                               | 5-8,2                               | <2                                     |                                     | McLay (1976)             |
|                              |                                   |                                     | <5                                     | >8                                  | Hicks (1932)             |
|                              |                                   | 5-8                                 |                                        |                                     | Boss et al. (1963)       |
|                              |                                   |                                     |                                        | >8                                  | Keddy (1976)             |
|                              |                                   |                                     | <4,5                                   | >8                                  | Hicks (1932)             |
| <i>Lemna perpusilla</i>      |                                   | 7,69                                | 8,23                                   |                                     | McLay (1974)             |
|                              |                                   | 5-8                                 |                                        |                                     | Boss et al. (1963)       |
| <i>Spirodela oligorrhiza</i> | 3-10,5                            | 5,8,2                               | <3                                     |                                     | McLay (1976)             |
|                              |                                   | 5-8                                 |                                        |                                     | Boss et al. (1963)       |
| <i>Spirodela polyrrhiza</i>  | 5-8                               |                                     | <5                                     | >8                                  | Hicks (1932)             |
|                              |                                   | 5-8                                 |                                        |                                     | Boss et al. (1963)       |
| <i>Azolla filiculoides</i>   |                                   | 5-7                                 | <4                                     | >8                                  | Cary és Weerts (1992)    |
| <i>Eichhornia crassipes</i>  | 4,0-8,0                           | 5,8-6,0                             | <4                                     | >8                                  | El-Gendy et al. (2004)   |
|                              |                                   | 6,9-7,0                             | <3                                     | >8,2                                | Chadwick és Obeid (1966) |
|                              |                                   |                                     |                                        | 8-11                                | Hadad et al. (2018)      |
| <i>Pistia stratiotes</i>     | 3,0                               | 4,0                                 |                                        |                                     | Chadwick és Obeid (1966) |
|                              |                                   |                                     |                                        | 8-11                                | Hadad et al. (2018)      |
| <i>Salvinia molesta</i>      | 5,0-8,0                           |                                     |                                        |                                     | Madsen és Wersal (2008)  |
|                              | 5,6-9,5                           |                                     |                                        |                                     |                          |
|                              |                                   | <7,5                                |                                        | 8,5-10                              | Owens et al. (2005)      |
| <i>Salvinia herzogii</i>     |                                   |                                     |                                        | 8-11                                | Hadad et al. (2018)      |

Érdemes megemlíteni, hogy a *Ceratophyllum*-mal borított mezokoszoszokban végzett mérések, valamint a terepi vizsgálatok nagy része napsütéses körülmények között történt. Felhős nyári napokon azonban a víz pH-ja akár 0,5-1 egységgel is alacsonyabb lehet. Ezért nemcsak a fényintenzitás, hanem a napsütéses órák száma és a nappali órák száma is befolyásolja a sűrű alámerült növényzetben lévő víz kémhatását.

Az alámerült hínárokon kívül a rajtuk élő epifitikus algák is hozzájárulhatnak a magas pH-értékek kialakulásához (Koleszár et al. 2022b). Az epifiton legelése csökkentheti a víz pH-ját (Pinowska 2002, Koleszár et al. 2022b), ugyanakkor a fogyasztóik, például a compó (*Tinca tinca* L.), közvetve növelhetik az epifiton biomasszáját, ami magasabb pH-értékekhez vezethet (Brönmark 1994). Így a tápláléklánc kölcsönhatásai jelentősen módosíthatják az alámerült növények pH-ra gyakorolt hatását, és befolyásolhatják az alámerült és a szabadon úszó növények közötti versenyt eutróf vizeinkben.

### Következtetés

Vizsgálati eredményeink megerősítik, hogy létezik egy kritikus pH-küszöb, amely felett az alámerült növények képesek fenntartani a stabil dominanciát a szabadon úszó növényekkel szemben, míg közepes pH-értéken mindkét növénycsoport egyensúlya kialakulhat, ami hiszterézist eredményezhet (46. ábra.). Ez a mechanizmus kiegészítené a tápelemterhelésnek az alternatív egyensúlyok kialakulásában játszott szerepére vonatkozó korábbi elméleteket (Scheffer et al. 2003, Scheffer és van Nes 2007).

Megállapításaink szerint az alámerült és szabadon úszó vízinövények közötti alternatív egyensúlyok változása a víz pH-értékének fokozatos változásával is összefügghet a stagnáló vizekben (46. ábra.). Ezt a változást nemcsak az alámerült növények és azok epifitonjának fotoszintetikus aktivitása, hanem a vízgyűjtő terület ásványi összetétele, valamint a beáramló talajvíz kémiai sajátosságai is befolyásolhatják.



Fehér tündérrózsa (*Nymphaea alba*)

## 11. Epifitikus algák szerepe az úszó és alámerült hínarak közötti kölcsönhatásokban

### 11.1. Bevezetés

Az édesvízi ökoszisztémákban az elsődleges termelők között számos jól ismert alternatív stabil állapot létezik. A nyílt víztestekben az alámerült (szubmerz) makrofita dominanciájával jellemzett tiszta vízü állapot a nitrogén- és foszforkoncentráció növelésével a fitoplankton dominanciájával jellemezhető turbid állapottá alakulhat át (Scheffer et al. 1993), míg a kisebb állóvizeken ez a szabadon úszó növények dominanciáját fogja eredményezni (Scheffer et al. 2003, Smith, 2014). A szabadon úszó növények vastag takarója teljesen beárnyékolja a víztestet, megakadályozva mind az alámerült növények (Morris et al. 2003, 2004), mind pedig az algák fejlődését (de Tezanos Pinto és O'Farrell 2014). Az is jól ismert, hogy a sekély víz és a kisebb tápanyag-koncentráció együttesen a gyökerező alámerült növények növekedésének kedvezhet, amely révén azok teljesen beborítják a csatornákat és kisebb tavakat (van Zuidam és Peeters 2013, Smith 2014).

A gyökerező alámerült makrofitonokon túl a nem gyökerező alámerült növényzet is döntő szerepet játszik az édesvízi ökoszisztémák működésében. Hipertróf körülmények között az érdes tócsagaz (*Ceratophyllum demersum*) által dominált állományok gyakran sűrű réteget képeznek a vízfelszín alatt a morotvákban, kis tavakban és árkokban (Lombardo és Cooke 2003). Azt is feltárták, hogy egy bizonyos tápanyagtartományban az érdes tócsagaz képes stabil dominanciát fenntartani a fitoplanktonnal (Dai et al. 2014) és a békalencsékkel (*Lemna gibba*) szemben (Szabó et al. 2022a). Eddig nem vizsgált, de további fontos tényező lehet az is, hogy az epifitikus algák és azok fogyasztói együtt jelentősen befolyásolhatják a két növénycsoport közötti kompetíció eredményét.

Az epifitikus algák a litorális zóna fontos tagjai (Jeppesen et al. 1998, Pieczyńska és társai 1999), mivel kulcsszerepet játszanak a makrofitonok tápanyag-ellátottságának és fényviszonyainak szabályzásában (Scheffer 1998, Tóth 2013, Levi és társai 2015, Phillips és társai 2016). Növekedésüket számos abiotikus tényező befolyásolja, mint például a fény (Romo és Galanti 1998, Cao et al. 2017), a hőmérséklet (Cao et al. 2017, Kanzanjian et al. 2018) és a tápanyagok (Song et al. 2015, Yang et al. 2020). Az olyan biotikus tényezők, mint az erőforrásokért folytatott verseny (Hansson 1988, Havens et al. 1996, Jones et al. 2002) és a növényevők jelenléte (Carpenter és Lodge 1986, Loman 2001) szintén erősen befolyásolják abundanciájukat.

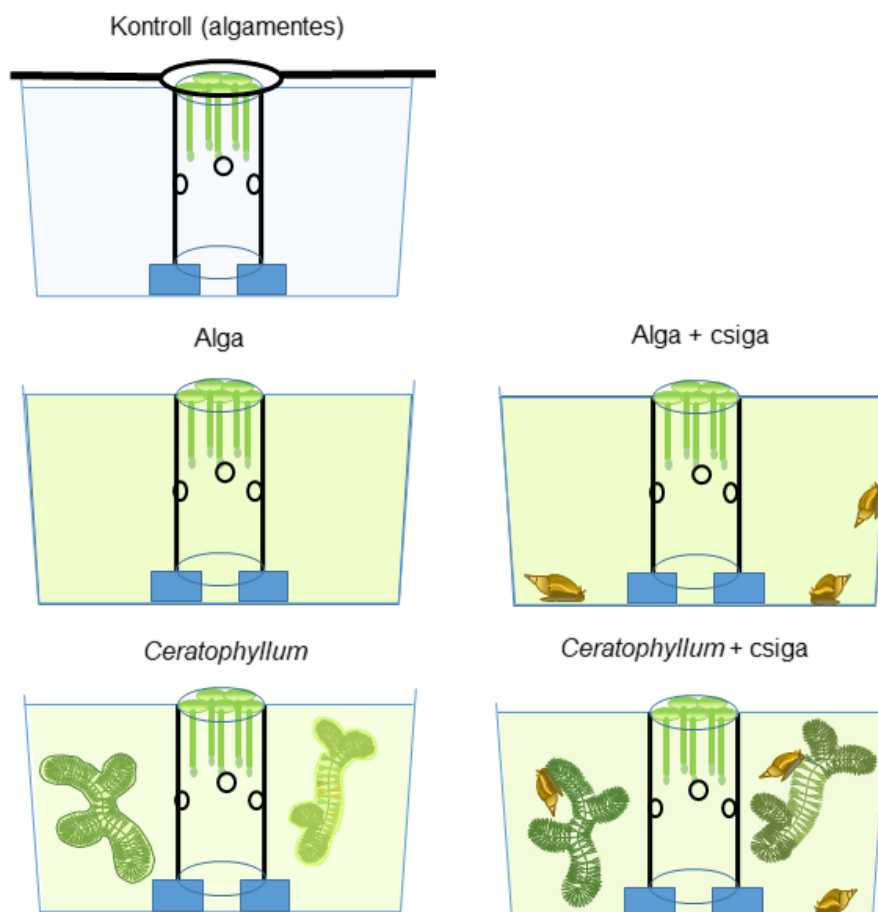
A csigák gyakori növényevő gerinctelenek számos vízi ökoszisztémában (Soszka 1975, Lodge 1985, Pieczyńska et al. 1999). Érdekes módon számukra az egyik leggyakoribb alámerült növényünk, a *Ceratophyllum demersum* volt az egyik legkevésbé preferált növényfaj (Sheldon 1987, Pinowska 2002). Arra is fény derült, hogy csigák étrendjében a vízinövények meglehetősen kis szerepet játszanak, mivel ezek a makrogerinctelen szervezetek elsősorban detritivorok és mikrofágok (Reavell 1980). Viszont nagymértékben fogyasztják a növények felületéhez kapcsolódó epifitont (Pip és Stewart 1976, Brönmark és Brönmark 1985). Az epifiton eltávolítása ugyanakkor azzal is együtt jár, hogy megnő a fény elérhetősége a vízinövények számára, és így a csigák közvetve serkenthetik azok növekedését (Brönmark 1994, Bayley et al. 2007, Ye et al. 2019). A kedvezőbbé váló fényviszonyok mellett a csigák által felszabaduló tápanyagok is serkentik a makrofitonok növekedését (Lodge 1991, Pinowska 2002). Következésképpen az epifiton és azokat legelő csigák az abiotikus tényezőkkel (fény, tápanyag-koncentráció, hőmérséklet) együtt nagymértékben módosíthatják a gyökér nélküli alámerült makrofita és a szabadon úszó növények közötti kölcsönhatásokat. Azt már korábbi tanulmányainkban feltártuk, hogy az alámerült növények a tápanyag-limitáció révén képesek

fenntartani dominanciájukat a szabadon úszó növényekkel szemben (Szabó et al. 2010, 2022a). Mindeddig azonban nincsenek olyan tanulmányok, amelyek feltárták az epifitikus algák és azokat fogyasztó csigák kombinált szerepét ebben a kölcsönhatásban.

Jelen tanulmány célja, hogy megállapítsuk, mekkora szerepet játszanak az epifitikus algák az érdes tócsagaz (*Ceratophyllum*) és púpos békalencse (*Lemna gibba*) közötti kölcsönhatásban. Korábbi vizsgálataink kimutatták, hogy az algák gyorsabb tápelemfelvételük és növekedési sebességük miatt jelentősen hozzájárulnak a víztestből történő tápanyag-eltávolításhoz (Szabó et al. 1999, 2005, Roijackers et al. 2004). Más vizsgálatok (Song et al. 2015, 2017, Yang et al. 2020) azt mutatták, hogy nagy tápanyag-koncentráció esetén sokkal több epifiton-biomassza jön létre a makrofitonok felszínén. Ugyanakkor azt is feltártuk már, hogy alacsonyabb koncentrációtartományban az alámerült növényzet erősen csökkenti a vízben levő tápanyagok koncentrációját (Szabó et al. 2010, 2022a).

Ezek alapján azt feltételeztük, hogy: 1. A legelő csigák csökkentik az epifitikus algák biomasszáját, és ezzel csökkentik a víztestből való tápanyagfelvételt, ami magasabb tápelemszintet eredményez. 2. Ez a folyamat fokozza a szabadon úszó növények növekedését. Azt is feltételeztük, hogy 3. az epifiton a szabadon úszó növények növekedését nagyobb tápelem-koncentráción erősebben korlátozza, mint alacsonyabb szinten.

## 11.2. Módszerek



47. ábra. A vízinövények, az algák és a legelő csigák közötti kölcsönhatások vizsgálatának kísérleti elrendezése.

### Növénygyűjtés és előinkubálás

A növényeket (*Ceratophyllum demersum*, továbbiakban *Ceratophyllum*; *Lemna gibba* továbbiakban *Lemna*) és a nagy pocsolyacsigát (*Radix labiata*) augusztus közepén gyűjtöttük

az Igrice-csatornából Nyíregyháza közelében, Magyarországon. A növényeket Smart és Barko (1985) által részletezett általános célú tápoldaton neveltük. A tápoldat nitrogén- és foszforellátását  $\text{NaNO}_3$ - és  $\text{K}_2\text{HPO}_4$ -törzsoldatok hozzáadásával biztosítottuk ( $5 \text{ mg N L}^{-1}$  és  $1 \text{ mg P L}^{-1}$ ). A mikroelemek ellátását  $0,1 \text{ mL L}^{-1}$  Tropica Supplier mikroelemoldat hozzáadásával biztosítottuk (Szabó et al. 2022a). Az élőlényeket 20 literes tartályokban 14 napig előneveltük az alábbi feltételek mellett:  $220 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  fényintenzitás, napi 16 órás megvilágítás,  $25^\circ\text{C}$  hőmérséklet. A kísérletek során 2 literes fekete falú műanyag akváriumokat használtunk, hogy elkerüljük az oldalról érkező fény behatolását.

### Az epifitikus algák hatása

A planktonikus és epifitikus algaszuszenziókat az előinkubált makrofitakultúrákból gyűjtöttük. Az algák beoltása során  $10 \text{ mL L}^{-1}$  algaszuszenziót adtunk a tápoldathoz. A kiindulási *Lemna*-biomasszát ( $100 \text{ mg}$ ) egy műanyag tartócsőbe helyeztük (47. ábra.). A növények túlzsúfoltságát úgy küszöböltük ki, hogy amikor a szártagok elérték a 100%-os fedettséget a tartócsőben, akkor egy nagyobb átmérőjű tartócsövet ( $6, 7, 5, 9$  és  $10 \text{ cm}$  átmérőjű) helyeztünk a korábbi köré (Szabó et al. 2003). Kétféle kontrollkultúrát használtunk: alga nélkülit és algakezeltet (47. ábra.).

A *Lemna-Ceratophyllum*-társkultúrákban  $0 \text{ g}$  (kontroll) és  $10 \text{ g}$  (friss tömegű) *Ceratophyllum*-hajtást helyeztünk el a tartócsőveken kívül. A növényekből a kísérlet kezdetén almintákat vettünk kémiai elemzésekhez és a növekedési ráta becsléséhez. Mind az algával kezelt *Lemna*-kultúrákban, mind a *Lemna-Ceratophyllum*-társkultúrákban az epifitikus algák biomasszáját a pocsolyacsiga (*R. labiata*) mint természetes algafogyasztó alkalmazásával minimalizáltuk. Ezért az algával kezelt *Lemna*-kultúrák és a *Lemna-Ceratophyllum*-kultúrák egyik felében három csigát (egyenként  $1,5\text{--}3 \text{ g}$ ) helyeztünk el a *Lemna*-tartócsőveken kívüli vízbe (47. ábra.). A *Lemna* elfogyasztásának elkerülése érdekében a csövek tetejére ragasztott átlátszó ragasztószalaggal biztosítottuk, hogy a csigák ne tudjanak bejutni a *Lemna*-tartócsővekbe. Az összes akvárium szélén is ragasztószalagot használtunk, hogy megakadályozzuk a csigák szökését. A kultúrákat alacsony és magas nitrogénkoncentráció mellett ( $0,5, 5 \text{ mg N L}^{-1}$ ,  $\text{NaNO}_3$ ) neveltük, állandó kezdeti foszforkoncentrációval ( $1 \text{ mg P L}^{-1}$ ,  $\text{K}_2\text{HPO}_4$ ), három párhuzamos mintában. A tápoldat kezdeti pH-értékét  $7,3$ -ra állítottuk be.

A *Lemna* nedvestömegét (NT) a 4., 8. és 12. napon mértük, ami lehetővé tette hogy kiszámítsuk a relatív növekedési rátát (RNR) a 4. és 12. nap között (ld. 2.2 fejezet).

A *Ceratophyllum-Lemna*-társkultúrákban a nagy tápelem-koncentrációjú akváriumokban ( $5 \text{ mg L}^{-1} \text{ N}$ ) követtük a víz kémiai összetételének időbeli változását. Ehhez  $40 \text{ mL}$  vízmintát vettünk, mértük a pH-t, majd vizet  $0,45 \mu\text{m}$  pórusátmérőjű membránszűrővel szűrtük, és a magyar szabványok szerint (MSZ ISO 7150-1:1992, MSZ EN ISO 6878 2004, MSZ 1484-13 2009) mértük a minták kémiai összetételét ( $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ ,  $\text{NO}_3^-\text{-N}$ ,  $\text{NH}_4^+\text{-N}$ ).

A 12. napon mértük a növények nedves- és száraztömegét. A kísérlet végén ecsettel finoman eltávolítottuk az algákat a *Ceratophyllum*-hajtások és az akváriumok oldalfalainak felszínéről. A teljes tápoldatot  $5\text{--}8 \mu\text{m}$  pórusméretű szűrővel szűrtük, és az így nyert algabiomasszát  $80^\circ\text{C}$ -on 48 órán át szárítottuk, majd lemértük az algák száraztömegét.

Az  $5 \text{ mg L}^{-1} \text{ N}$ -koncentrációnál nevelt makrofitonok (*Lemna*, *Ceratophyllum*) és algák összes nitrogéntartalmát meghatároztuk (ld. 2.3). A makrofitonok nitrogénfelvételét ( $\text{mg}$ ) az eredeti alminták és a végső biomassza nitrogéntartalmának különbségéből számoltuk ki. Az algák nitrogénfelvételét a végső algabiomassza nitrogéntartalmából számoltuk.

### Terepi adatok elemzése

Az Országos Vízügyi Főigazgatóság (OVF, [www.ovf.hu/en](http://www.ovf.hu/en)) biotikai adatbázisát felhasználva olyan víztestekre vonatkozó adatokat gyűjtöttünk (növények abundanciája, fitoplankton

klorofill-a, csigák denzitása), amelyekben a *Ceratophyllum* vagy *Lemna* előfordult 2018 és 2019 júniusa és augusztusa között. Továbbá felhasználtuk a magyar biotikai adatbázis (2005-2019, n=296) makrofita adatait, valamint 17 európai ország (Magyarországot kivéve) 1994 és 2011 között végzett 349 felmérésének adatait, amelyek tartalmazzák a *Lemna gibba* és/vagy a *Ceratophyllum demersum* előfordulását (Birk és Willby 2010). A fajok abundancia adatait (1-5) a Braun-Blanquet borítási osztályok átlagértékeivé alakítottuk (3%, 15%, 37,5%, 62,5%, 87,5%) Engloner (2012) módszere alapján. Emellett a holland csatornanövényzet adatait is bevontuk az elemzésbe (van Zuidam és Peeters 2013), amelyekből összesen 70 adatpontot vettünk figyelembe. Itt a növényzet felmérése a Tansley-féle fedettségi osztályok alapján történt (Tansley 1946). A magyar adatbázisból a fitoplankton klorofill-a -koncentrációját és a csigák sűrűségét (*Ceratophyllum* borításával összefüggésben) is vizsgáltuk. Az 54 előforduló csigafaj közül csak az 5 mm-nél nagyobb méretű taxonokat (*Lymnea*, *Radix*, *Planorbis* és *Viviparus*) vettük figyelembe. Vizsgáltuk, hogy milyen az összefüggés a fitoplankton klorofill-a koncentrációja és a *Lemna* borítása között. Annak érdekében, hogy más növények dominanciája ne torzítsa az eredményeket, ha a *Ceratophyllum* fedettsége kevesebb volt, mint 87,5%, csak azokat a helyszíneket választottuk ki, ahol a többi alámerült növény összesített borítása nem haladta meg a *Ceratophyllum* borítását, vagy összesített borításuk kevesebb volt 20%-nál. Az úszó vízinövény fajok között ugyanezt a módszert alkalmaztuk a *Lemna* adatainak szűrésére is. Végül vizsgáltuk, hogy milyen korreláció van a *Lemna* és a *Ceratophyllum* borítása között magyar terepi adatok, holland csatornanövényzet, valamint 17 európai ország felméréseinek adatai alapján (Birk és Willby 2010, Szabó et al. 2021).

### Strukturális egyenletmodellezés (SEM)

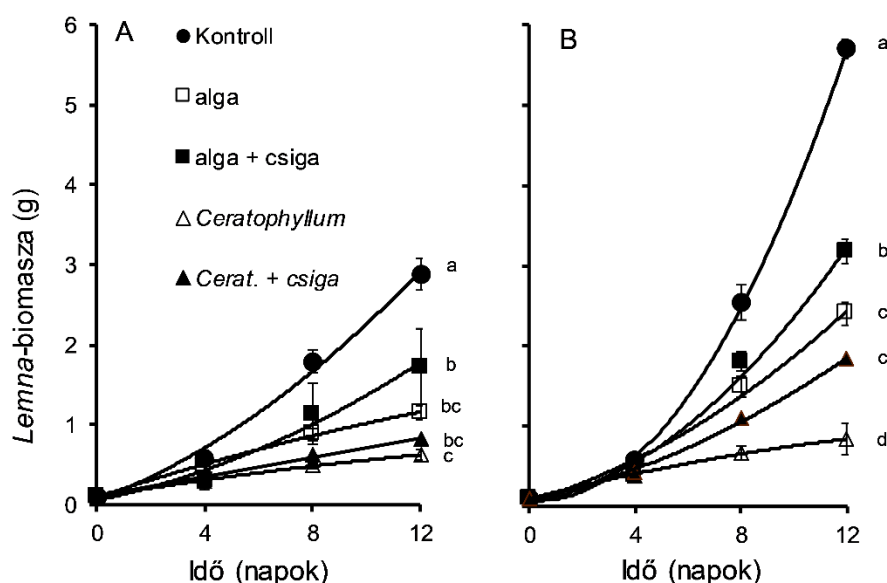
A strukturális egyenletmodellezés (SEM) egy többváltozós statisztikai módszer, amely lehetővé teszi a megfigyelt adatok alapján feltételezett oksági struktúrák tesztelését (Preston et al. 2012). A közvetlen hatások elemzése mellett a SEM képes vizsgálni a közvetett hatásokat is, amikor két változó közötti kapcsolatot egy közvetítő változó befolyásol (Bollen 1989). A válaszváltozókban a kísérleti kezelések közötti különbségek értelmezésének javítása érdekében három SEM-csoportot generáltunk (Preston et al. 2012). A *Lemna*-biomasszára és a víz pH-jára egy teljes SEM-et készítettünk. Mivel azonban nem minden függő változót (algabiomassza, a víz nitrogén- és foszforkoncentrációja) mértünk a kísérlet minden szegmensében, és mert a *Ceratophyllum*-ot független és függő változóként is alkalmaztuk, így két további korlátozott SEM-et generáltunk: egyet a *Ceratophyllum*-ra és az algákra azon adatok alapján, ahol a *Ceratophyllum* jelen volt a kísérletben, egy másikat pedig a víz tápanyagaira ( $\text{PO}_4^{3-}$ -P, inorganikus N), ahol a *Ceratophyllum* jelen volt az akváriumokban 5 mg N L<sup>-1</sup> kiindulási koncentrációnál. A strukturális egyenletmodellezést az R „lavaan”-csomagjával végeztük el (Rosseel 2001, Shipley 2016). A SEM paraméterei közt a standardizált korrelációs koefficiens (SKK) két változó közötti kapcsolat relatív erősségét reprezentálja. A teljes SEM SKK-t használtuk a *Lemna*-biomasszára és a pH-ra, míg a korlátozott SEM SKK-t alkalmaztuk a *Ceratophyllum*- és az algabiomasszára, továbbá a víz tápanyagaira mint függő változókra.

### Statisztikai módszerek

Általános lineáris modellt (GLM) alkalmaztunk, hogy megvizsgáljuk, az egyes tényezők (nitrogénkoncentráció, *Ceratophyllum*, *R. labiata*) és azok kölcsönhatásaik szignifikáns hatásúak-e a mért függő változókra (*Lemna* RGR, a víz pH-ja, a *Ceratophyllum* RGR, algabiomassza). A varianciák homogenitását Levene-tesztel értékeltük. A *Lemna*-biomassza (NT<sub>12</sub>) és RNR<sub>4-12</sub> adataival Tukey-tesztet végeztünk annak értékelésére, hogy mely kezelések különböztek szignifikánsan egymástól. Páronkénti összehasonlításokat (PÓ) használtunk a változók (*Lemna*-biomassza, *Lemna* RNR, *Ceratophyllum* RNR, alga- száraztömeg, a víz pH-ja, N- és P-eltávolítás, N-felvétel) szignifikáns különbségeinek tesztelésére a csiga nélküli és a

csigakezelések között, ahol feltüntettük az átlagos különbségeket (ÁK) és a  $\pm$  standard hibát (SH). A terepi felmérés kapcsán meghatároztuk azon helyszínek számát, ahol alacsony (0-30%) vagy magas (>30%) makrofiton(*Ceratophyllum* vagy *Lemna*)-borítás és alacsony ( $2-25 \mu\text{g L}^{-1}$ ) vagy magas ( $>25 \mu\text{g L}^{-1}$ ) algaklorofill-a - koncentráció fordult elő. Ezt követően Fisher-féle egzakt tesztet alkalmaztunk a makrofitonok borítása(*Ceratophyllum*  $n=237$ , *Lemna*  $n=154$ ) és az algaklorofill-koncentráció közötti kapcsolat szignifikanciájának vizsgálatára. Meghatároztuk továbbá a helyszínek számát, ahol mindkét növényfaj esetében alacsony (0-30%) vagy magas (>30%) borítás volt tapasztalható. Ezt követően Fisher-féle egzakt tesztet alkalmaztunk a *Ceratophyllum* és a *Lemna* korreláció szignifikanciájának vizsgálatára ( $n=715$ ). A *Ceratophyllum*-denzitásra, mint független változóra és a csigadenzitásra, mint függő változóra regresszióanalízist végeztünk ( $n=71$ ). Az összes elemzést SPSS 16.0 szoftverrel hajtottuk végre.

### 11.3. Eredmények

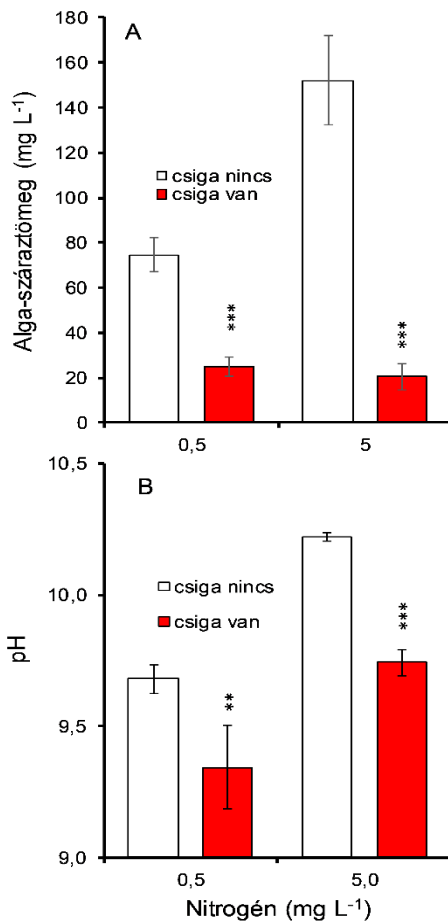
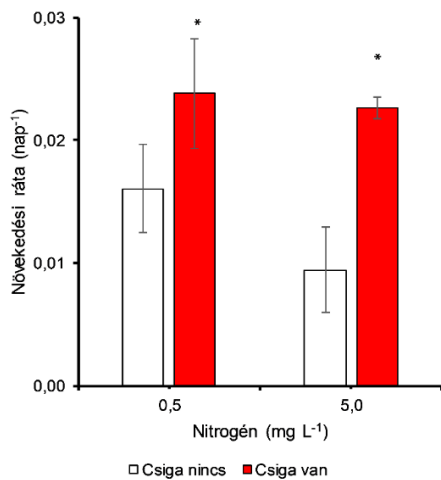


48. ábra. Az algák, a pocsolya csiga (*Radix labiata*) és a *Ceratophyllum* hatása a 0,5 mg N L<sup>-1</sup> (A) és 5 mg N L<sup>-1</sup> koncentrációjú (B) tápoldaton nevelt *Lemna*-kultúrák biomasszájára (átlag  $\pm$ SH,  $n=3$ ). A biomassza (12. nap) szignifikáns különbségeit (Tukey-teszt,  $P<0,05$ ) a kezelések között különböző kisbetűkkel jelöltük.

#### A legelés hatása a növekedésre

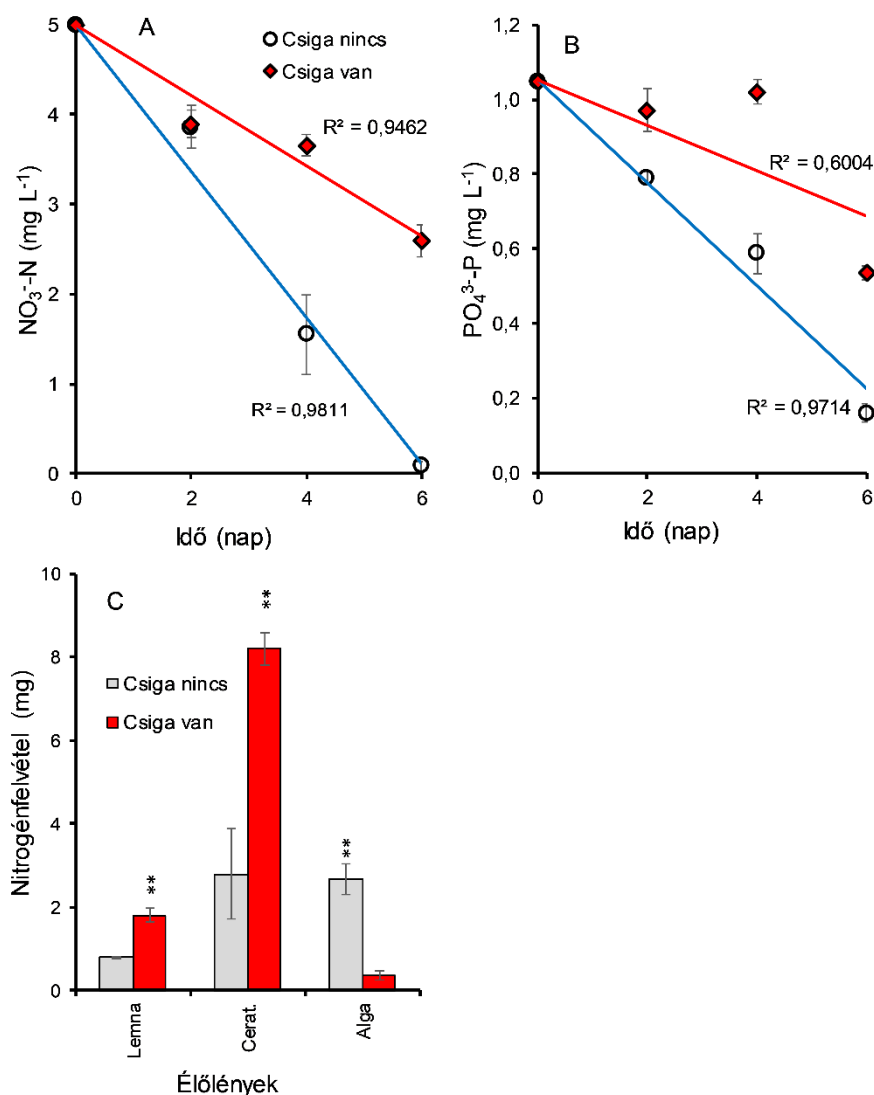
A közeg nitrogénkoncentrációja, a *Ceratophyllum* és a csigák jelenléte szignifikáns ( $P=0,001$ ,  $P<0,001$ ,  $P=0,001$  ANOVA) hatással volt a *Lemna* relatív növekedési rátájára (Függelék 15. táblázat). A magasabb nitrogénkoncentráció szignifikánsan ( $P<0,001$ , ÁK  $1,35 \pm 0,121$ , PÖ), serkentette a *Lemna* növekedését, ugyanakkor nem volt szignifikáns hatású a *Ceratophyllum* növekedésére ( $P=0,277$ ) (48. ábra. 49. ábra.). Mind az algák ( $P=0,014$ , ÁK  $0,089 \pm 0,29$ , PÖ), mind a *Ceratophyllum* ( $P<0,001$ , ÁK  $0,103 \pm 0,013$ , PÖ) jelentősen csökkentették a *Lemna* növekedési rátáját. A *Lemna* biomasszája szignifikánsan ( $P<0,001$ , ÁK  $1,811 \pm 0,374$ , PÖ) csökkent a *Ceratophyllum* jelenlétében (48. ábra.). Alacsony nitrogénkoncentráción ( $0,5 \text{ mg L}^{-1}$ ) a *Ceratophyllum*-*Lemna*-társ-kultúrákban nem volt szignifikáns különbség a *Lemna* növekedési rátájában csigák jelenlétében vagy azok hiányában. Magas nitrogénkoncentráción ( $5 \text{ mg L}^{-1}$ ) azonban a *Lemna* növekedési rátája szignifikánsan nagyobb volt ( $P<0,0001$ , ÁK  $0,088 \pm 0,007$ , PÖ) csigák jelenlétében, mint csigák nélkül (48. ábra.). A *Ceratophyllum* RNR-ja ( $\text{nap}^{-1}$ ) is szignifikánsan ( $P=0,0144$ , ÁK  $0,01 \pm 0,003$ , PÖ) nagyobb volt csigák jelenlétében, mint azok hiányában (49. ábra.). *Lemna*-*Ceratophyllum*-társ-kultúrákban a csigák jelenléte 67-86%-kal csökkentette az algák

biomassáját (50. ábra. A), ami szignifikánsan ( $P < 0,001$ , ÁK  $90,57 \pm 11,12$ , PÖ) kisebb volt csigák jelenlétében, mint nélkülük. Nagyobb nitrogénkoncentráció szignifikánsan ( $P = 0,011$ , ÁK  $36,6 \pm 11,1$ , PÖ) növelte az algák biomasszáját (50. ábra. A).



### Kémiai összetétel változása

*Lemna-Ceratophyllum*-társ kultúrákban a közeg pH-értéke (4., 8. és 12. napon) szignifikánsan ( $P = 0,001$ , ÁK  $0,378 \pm 0,079$ , PÖ) kisebb volt (50. ábra. B), míg a víz oldott inorganikus nitrogén ( $\text{NO}_3^-$ -N,  $\text{NH}_4^+$ -N)- ( $P = 0,001$ , ÁK  $2,70 \pm 2,66$ , PÖ)- és  $\text{PO}_4^{3-}$ -P koncentrációja szignifikánsan magasabb volt csigák jelenlétében, mint hiányában (51. ábra. A, B, Függelék 16. táblázat). Magas nitrogénkoncentráció (5 mg L<sup>-1</sup>) esetén a *Ceratophyllum-Lemna*-társ kultúrák tápanyag (N, P) -eltávolítási hatékonysága általában fele akkora volt csigák jelenlétében, mint hiányában a kísérlet első hat napjában (Függelék 16. táblázat). A kísérlet végén azonban a csigák jelenléte vagy hiánya nem okozott szignifikáns különbséget a tápanyagok (N, P) koncentrációiban.



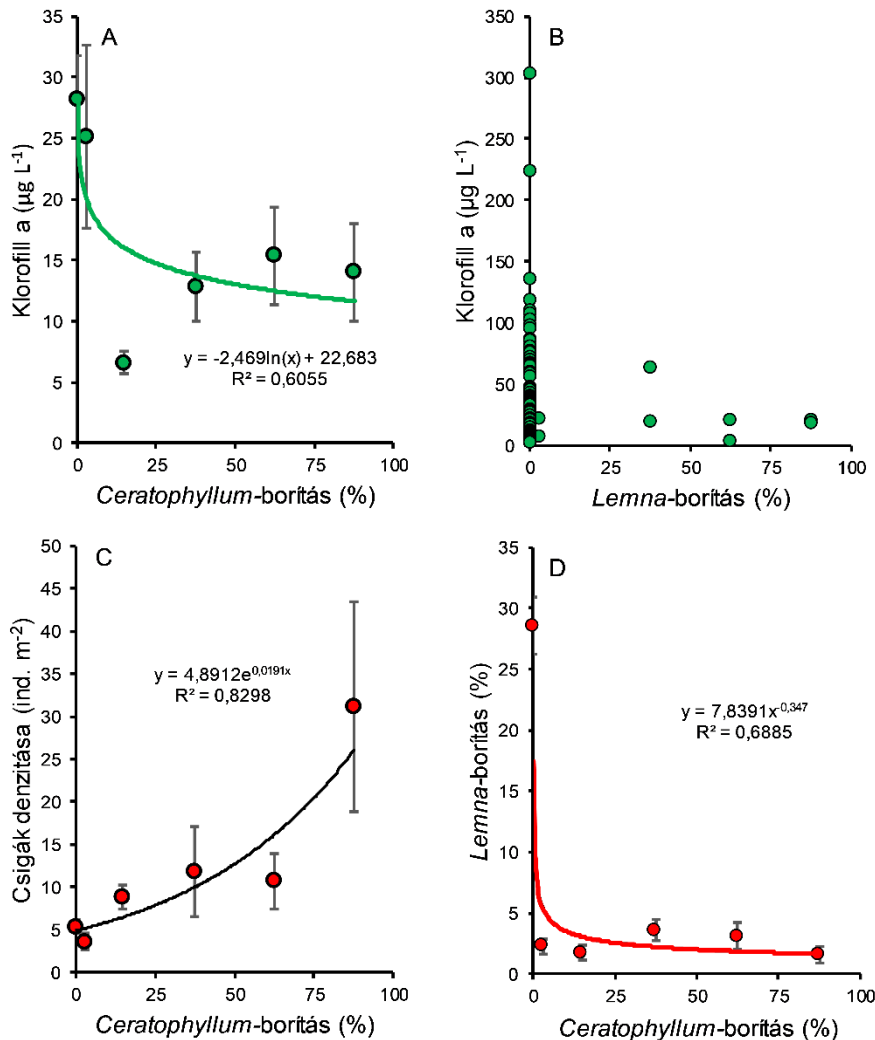
51. ábra. A víz nitrát- (A) és foszfát- (B) koncentrációja és az élőlények nitrogénfelvétele (C) a *Lemna-Ceratophyllum*-társ kultúrákban 5 mg N L<sup>-1</sup> koncentrációjú tápoldaton csigával (*R. labiata*) és nélküle (átlag  $\pm$ SH, n=3). A (C) panelben a csillagok a csigás kezelések szignifikáns hatását jelzik a *Lemna* (P=0,003), a *Ceratophyllum* (P=0,009) és az alga (P=0,004) nitrogénfelvétele esetében.

*Lemna-Ceratophyllum*-társ kultúrákban magas nitrogénkoncentráció mellett a csigák jelenléte jelentősen növelte a szöveti N-koncentrációt és a N-felvételt mind a két vízinövény esetében (Függelék 16. táblázat). 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 (51. ábra. C).

### Terepi felmérés

A magyar felszíni vizek adatbázisának elemzése során nyilvánvalóvá vált, hogy magas fitoplankton klorofill-a -koncentráció csak alacsony *Ceratophyllum*- és alacsony *Lemna*-borítási szinten volt megfigyelhető. Amint a fitoplankton klorofill-a -koncentrációja meghaladta a 30  $\mu$ g L<sup>-1</sup>-t, a *Ceratophyllum*- és *Lemna*-borítása nagyon alacsony szinten maradt (< 3%) (52. ábra. A, B). Másrészt a legelő csigák (*Lymnea*, *Radix*, *Planorbis* és *Viviparus* fajok) denzitása szignifikánsan pozitívan korrelált a *Ceratophyllum* borításával (ANOVA F1, 69=26.159, p=0,000) ((52. ábra. C). Az európai országok makrofita-felmérése alapján (n=715) a Fisher-féle egzakt teszt szignifikáns kapcsolatot mutatott a *Ceratophyllum* és a *Lemna* borítása

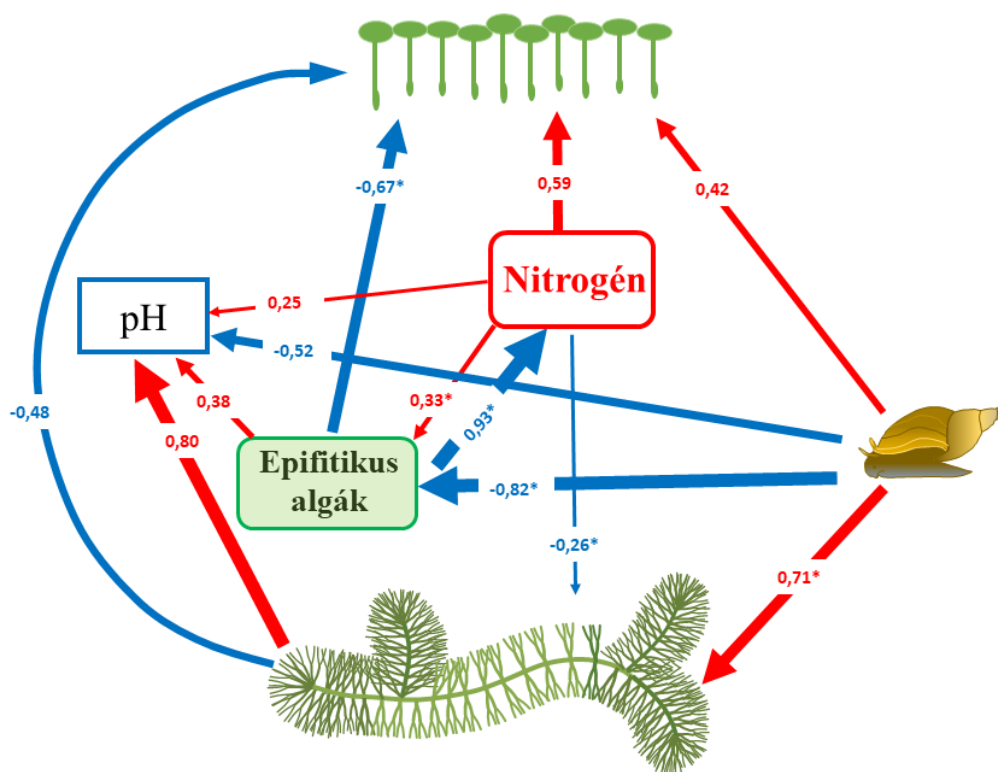
között (Chi-Square = 13,090, d.f. = 1,  $p = 0,000$ ). A *Lemna* és a *Ceratophyllum* borítása közötti korrelációt negatív hatványfüggvénnyel lehetett leírni (52. ábra. D). A magas *Lemna*-borítású (borítás > 30%) esetek száma 4,5-szer volt magasabb azoknál a helyeknél, ahol a *Ceratophyllum* borítása alacsony (0-30%) volt, összehasonlítva a magas *Ceratophyllum*-borítású helyekkel (> 30%).



52. ábra. A fitoplankton klorofill-a és a *Ceratophyllum demersum* (A), (n=237), továbbá a fitoplankton klorofill-a és a *Lemna gibba* (B) (N=154) borításának korrelációja. A nagyméretű csigák (*Lymnea*, *Radix*, *Planorbis* és *Viviparus* fajok) denzitásának kapcsolata a *Ceratophyllum* borításával (C) (n=71). A *Lemna gibba* és a *C. demersum* borításainak korrelációja (D) (n=715). Az adatok  $X+0,1$  transzformáltak, átlag  $\pm$ SH.

### Strukturális egyenletmodellek (SEM)

A teljes és korlátozott SEM-ek által számított standardizált korrelációs koefficiensek alapján a nitrogén növelte a *Lemna* (0,59) és az epifitikus algák (0,33) növekedését, ugyanakkor a N koncentrációjának 0,5  $\text{mg L}^{-1}$ -ről 5  $\text{mg L}^{-1}$ -re történő növelése csökkentette a *Ceratophyllum* növekedését (-0,26). Az epifitikus algák növelték a pH-t (+0,38), míg a jelentősen csökkentették a szerves nitrogén (-0,93), 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 (53. ábra.). Az SEM-ek leíró statisztikái megtalálhatók a Függelék 17-19. táblázatokban).



53. ábra. Kölcsönhatások az abiotikus tényezők, az epifitikus algák, a legelő csigák, a szabadon úszó és a víz alatti növények (*Lemna*, *Ceratophyllum*) között. A teljes és a korlátozott strukturális egyenletmodellek (SEM) által számított standardizált korrelációs koeficienseket (SKK) a nyilakon jelöltük. A csillag jelzi, hogy az SKK-t korlátozott SEM-ekkel számítottuk. A kapcsolat relatív erősségét a nyíl vastagsága jelzi (piros pozitív, kék negatív).

## 11.4.Értékelés

Tanulmányunkban elsőként tártuk fel az epifitikus algák és a növényevő csigák szerepét az alámerült és úszó növények közötti összetett interakcióban. A csigák legelésükkel még hipertrofikus körülmények között is képesek voltak erőteljesen kontrollálni az epifitikus algák biomasszáját, míg a csigák nélkül a nitrogénkoncentráció növekedésével hétszeresére nőtt az algák biomasszája. Ez erőteljesen alátámasztja azt a jól ismert elképzelést, hogy az epifitikus algák akár 90%-kal is árnyékolhatják az alámerült növényeket, csökkentve ezzel fotoszintézisüket (Phillips et al. 1978, Bulthuis és Woelkerling 1983, Tóth, 2013). Az árnyékoláson túl az epifitikus algák gátolják az úszó növények tápelemfelvételét is (Sand-Jensen 1977). Eredményeink tehát összhangban vannak azokkal a vizsgálatokkal, amelyek kimutatták, hogy a herbivór makrogerinctelenek (csigák, kagylók) csökkentik az epifitikus algáknak az alámerült növényekre gyakorolt negatív hatását (Cao et al. 2014, Crane et al. 2020, Yang et al. 2020).

A makrofiton-epifiton komplex intenzív fotoszintetikus aktivitása és bikarbonátfelvétele (Pedersen et al. 2013) végül nagyobb pH-értéket eredményez csigák nélkül, mint csigákkal. Szabadföldi körülmények a nagy denzitású alámerült növények víztestjeiben jellemzően nagy

pH-értékeket mértek (Spencer et al. 1994, Stiers et al. 2011), és ezt már korábbi akvárium kísérleteinkkel is kimutattuk (Szabó et al. 2010, 2022a).

A makrofiton-epifiton komplex jóval gyorsabban csökkentette a tápoldat N- és P-koncentrációit, mint a csiga-makrofiton-epifiton komplex, stabilizálva ezzel az alámerült növényekkel borított állapotot, ami kedvezőtlenebb körülményeket teremtett az úszó növények számára. Másrészt a nagyobb pH-érték egy újabb stresszfaktor az úszó növények számára, mivel jelentősen csökkenti az anionok biológiai hozzáférhetőségét (Lass és Ullrich-Eberius 1984, Ullrich-Eberius et al. 1981). Mivel a csigák hatékonyan kontrollálták az epifitikus algák biomasszáját, így jelentősen csökkent az algák hozzájárulása a teljes rendszer fotoszintéziséhez. Következésképpen az algák biomasszájának csigák általi “top-down” kontrollja közvetve csökkentette a közeg pH-értékét, így kedvezőbb feltételeket teremtett az úszó növények dominanciája számára (53. ábra.).

Nagy tápelem-koncentráción csigák nélkül az alámerült növények és az epifiton 20%-kal több növekedésgátlást okozott *Lemna*-n, mint az epifiton csigák jelenlétében. Alacsonyabb tápelem-koncentráción azonban az epifitikus algák *Lemna*-ra gyakorolt negatív hatása már elhanyagolható volt, mivel ezen körülmények között az alámerült növények gyors tápelem-felvételükkel már olyan alacsony tápanyag-koncentrációt hoznak létre, amely potenciálisan korlátozza az algák növekedését (Szabó et al. 2022a). Kísérleti eredményeink alapján a makrogerinctelenek általi epifitonlegelés nemcsak az alámerült vízinövények növekedését serkentheti (Brönmark 1985, Dudley 1992, Underwood et al. 1992, Yang et al. 2020), hanem magas tápanyag-koncentráció esetén közvetve növelheti az úszó növények növekedését is.

Az alámerült gyökér nélküli és az úszó növények dominanciáinak komplex kölcsönhatásában a csigák destabilizáló hatást gyakorolnak az alámerült növények dominanciájára, annak ellenére, hogy közvetlenül pozitív hatást gyakorolnak rájuk. Már korábban is igazoltuk, hogy ha a tápelemek koncentrációja meghalad egy bizonyos küszöbértéket ( $5 \text{ mg N L}^{-1}$ ), akkor az alámerült növények dominanciája gyengül, míg az úszó növényeké erősödik (Szabó et al. 2010, 2022a).

Az epifiton fogyasztásával a csigák csökkentik az alámerült növények negatív hatását (tápanyag-limitáció, magas pH) a szabadon úszó növényekre, így lehetővé teszik, hogy a szabadon úszó növények még kisebb tápanyagterhelés mellett is teljesen ellepjék a vízfelszínt. Terepi adataink elemzése azt is kimutatta, hogy negatív kapcsolat lehet a planktonikus algák és a gyökér nélküli alámerült makrofitonok között. Úgy tűnik, hogy egy bizonyos algadenzitás küszöbértéke felett mind az alámerült, mind pedig az úszó növények abundanciája jelentősen csökken. Mivel a víz tápelem-koncentrációjának növekedésével a fitoplankton-biomassza pozitív korrelációt mutat az epifitikus algákkal (Roiackers et al. 2004), lehetséges, hogy magas klorofill-a -koncentráció mellett a lecsökkent víz alatti növénydenzitás a fitoplankton és a vastag epifiton együttes árnyékoló hatásának eredménye (Phillips et al. 1978, 2016). Emellett pedig a vastag alámerült növénytakaró egyrészt a tápanyagokért folytatott kompetíció révén (Lürling et al. 2006), másrészt pedig az allelopatikus anyagok kiválasztásával alacsony algabiomasszát eredményezhet (Gross et al. 2003, Erhard és Gross 2006, Dong et al. 2019). Sűrű alámerült növényzetben a nagyobb számú planktonszűrő szervezetek (pl. *Daphnia* spp.) top-down kontrollja is hozzájárulhat az algák biomasszájának csökkenéséhez (Scheffer 1998, Gliwicz 2003). A planktonikus algák és az úszó növények közötti negatív korreláció a fényért és tápanyagokért folyó kompetíció következménye lehet (de Tezanos Pinto és O’Farrell 2014). A nagyszámú és jelentős térbeli lefedettségű terepi adatok elemzése azt is kimutatta, hogy erős negatív korreláció van az érdes tócsagaz és a púpos békalencse között. Ennek a korrelációnak a háttérben a fényért (magas *Lemna*-borítás) és a tápanyagokért (magas alámerült növényborítás) folyó aszimmetrikus kompetíció állhat (Scheffer et al. 2003, Gerven et al. 2015, Szabó et al. 2022a).

Összefoglalva, különböző interakciók léteznek a vizsgált szervezetek között, amelyeket a strukturális egyenletmodell (SEM) mutat be (53. ábra.). Az alámerült növények fontos szerepet játszanak az epifiton kialakulásában, mivel szubsztrátot és szervesanyagokat biztosítanak számukra. Az alámerült növények epifitonnal való együttélése negatívan befolyásolja az úszó növényeket azáltal, hogy limitálja a vízben elérhető tápanyagok mennyiségét, és növeli a víz pH-ját. Másrészt, az úszó növények árnyékolása csökkentheti az epifiton növekedését, és így közepes sűrűségű állományok esetén akár az alámerült növények növekedését is serkentheti (Lu et al. 2013, Szabó et al. 2024). Egy bizonyos denzitási határ felett azonban az úszó növények nemcsak az epifiton, hanem az alámerült növények növekedésére is kedvezőtlen hatást gyakorolnak (Szabó et al. 2022a, 2024). A csigák is kulcsszerepet játszanak ebben a kölcsönhatás-hálózatban. A csigák jelentős mértékben profitálnak a makrofitonokból és a rajtuk élő epifitonból, ami összhangban áll terepi felméréseinkkel, amelyben a nagyobb méretű legelő csigák (*Lymnea*, *Radix*, *Planorbis*, *Viviparus* sp.) pozitív korrelációt mutattak az alámerült növény (*Ceratophyllum*) borításával. Ezen kívül a csigák az epifiton elfogyasztásával és a tápelemek felszabadításával együtt serkentik egyrészt az alámerült, és kisebb mértékben pedig az úszó növények növekedését (top-down kontroll). Az élőlények közötti eredő hatás számos biotikus tényezőtől függ, mint például a vízmélység, szélkitettség, vízmozgások, tápelemterhelés, hőmérséklet és a makrofitonok denzitása (Scheffer et al. 2003).



Érdes tócsagaz (*Ceratophyllum demersum*)

## 12. Konklúzió, szintézis

### A vizsgálataink korlátai

A planktonikus és epifitikus algák, valamint a különböző életformájú vízi makrofitonok közötti interakciók vizsgálata túlnyomórészt akváriumai léptékű, kontrollált kísérleti rendszerekben valósult meg. Bár ezek a mikrokozmosz rendszerek világos képet adtak az egyes hatások irányáról és erősségéről, fontos hangsúlyozni, hogy a természetes ökoszisztémák összetettségét, dinamikáját és puffermechanizmusait korlátozottan képesek reprezentálni. A kísérleti rendszereinkben például nem érvényesültek a víztestekben jellemző dinamikusan változó abiotikus és biotikus tényezők, így a vízmozgások, a hőmérséklet és a fényintenzitás szezonális változásai, továbbá az üledékből történő tápelem-utánpótlás. Ezek a folyamatok a természetes élőhelyeken jelentősen befolyásolhatják az algák, valamint az alámerült és úszó makrofitonok közötti tápelemekért folyó verseny erősségét. Hasonlóképp, a természetes vízi ökoszisztémákban jelen lévő hal- és makrogerinctelen fauna által keltett bioturbáció szintén módosíthatja a tápelemforgalmat, csökkentve a kísérletek során mért kompetitív hatások intenzitását (Adámek és Maršálek 2013). A fitoplankton mennyiségét a természetben gyakran szabályozza a szűrő táplálkozású zooplanktonközösség, amely szintén mérsékelheti a planktonikus algák vízi makrofitonokra gyakorolt gátló hatását (Gliwicz 2003). Ezek a top-down hatások laboratóriumi körülmények között csak korlátozottan vagy egyáltalán nem érvényesültek. Mindezek eredő hatásáról bár pontos mennyiségi becslést nem tudtunk adni, kutatásaink célja az volt, hogy laboratóriumi körülmények között feltárjuk az egyes tényezők önálló hatását, és megkülönböztessük azok serkentő vagy gátló szerepét a hínárnövények interakciói során változó trofikus környezetben. Az élőlénycsoportok közötti kölcsönhatások vizsgálatának legfőbb eredményeit az alábbiakban foglalom össze.

### Algák hatása a békalencsére

A békalencsés kistavakból izolált algafajok közül az egysejtű zöldalgafajok mutattak legerősebb gátló hatást az axénikus púpos békalencse (*Lemna gibba*)-kultúrák növekedésére. A planktonalgák (pl. *Scenedesmus spinosus*) alacsony és közepes nitrogénkoncentráción ( $< 1 \text{ mg N L}^{-1}$ ) képesek voltak a békalencsék növekedését jelentős mértékben (72-80%) gátolni. Ugyanakkor az algák negatív hatása gyengült árnyékoltságuk és a víz tápelem-koncentrációjának növelésével. A tápelemekért folyó versenyben a békalencsék növekedésgátlását az algák tápelemfelvétele és a pH növelése okozta, amely gátló tényezők közül a nitrogénhiány bizonyult a legerősebbnek, ezt követte a pH-emelkedés, majd a foszfor- és a vashiány hatása.

### Alámerült hínárnövények hatása a békalencsére

Az alámerült növények (*Elodea nuttallii*, *Ceratophyllum demersum*) alacsonyabb tápelem-koncentráción ( $0,5\text{--}2 \text{ mg N L}^{-1}$ ) erőteljesen lecsökkentették a békalencsék növekedését. A drasztikusan lecsökkent szöveti nitrogén- és klorofillkoncentráció azt mutatta, hogy a *Lemna* növekedésének gátlása az alámerült növények által okozott alacsony tápelem-koncentrációnak volt tulajdonítható. A terepi adatok elemzése szerint a *C. demersum* olyan vizekben dominál a *L. gibba* felett, ahol a víz teljes N-szintje  $3 \text{ mg N L}^{-1}$  alatt volt. Kísérleteink is igazolták, hogy magas nitrogénkoncentráción ( $5\text{--}10 \text{ mg N L}^{-1}$ ) viszont a *Lemna gibba* egyre nagyobb eséllyel szorítja ki az alámerült növényeket (*Elodea*, *Ceratophyllum*). Ezt az eredményt a terepi adatok elemzése is alátámasztotta, amely szerint a *L. gibba* dominanciája a *C. demersum* felett  $5 \text{ mg N L}^{-1}$  feletti összes N-koncentráción volt jellemző.

A planktonalgákhoz hasonlóan a gyökér nélküli alámerült növények (*Ceratophyllum demersum*) dominanciájának fenntartásában az általuk létrehozott tápelemhiány és a magas pH jelentős szerepet játszanak a szabadon úszó versenytársaik (*L. gibba*) növekedésének

megfékezésében. A *Ceratophyllum Lemna*-ra gyakorolt gátló hatásai közül a pH-emelés volt a legerősebb, ezt követte a foszfor-, a nitrogén- és a vaskoncentrációk csökkentése, míg az allelopátia szerepe nem volt kimutatható. A *Ceratophyllum* által kiváltott magas pH önmagában is hatékonyan korlátozta a *Lemna gibba* növekedését. Mezokozmosz- és terepi méréseink szerint ilyen körülmények az alámerült hínárállományokban nyáron 12 órán keresztül is előfordulhatnak a víz felső rétegében. Eredményeink alátámasztották azt a hipotézist, hogy az alámerült növények képesek megakadályozni az úszó növények kolonizációját.

#### **A békalencsék hatása az alámerült hínárnövényekre**

A szabadon úszó növények nemcsak gátló, hanem facilitáló hatást is gyakorolhatnak az alámerült növények növekedésére, borításuk sűrűségétől és a makrofíton fajtoktól függően. 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 serkentő hatásának legvalószínűbb oka az epifitikus algák növekedésének visszaszorítása volt.

#### **Epifitikus algák szerepe az úszó és alámerült hínarak közötti kölcsönhatásokban**

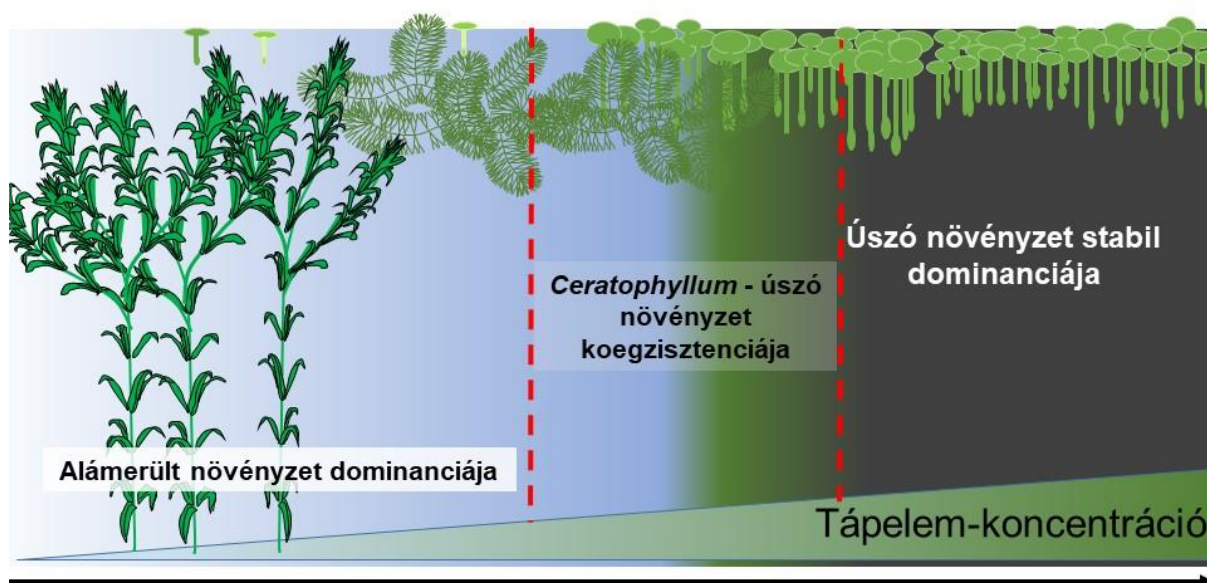
Az epifíton képes volt fokozni az alámerült nem gyökerező (*C. demersum*) növények szabadon úszó növényekre (*L. gibba*) gyakorolt negatív hatását. Ugyanakkor az epifitikus algák gátló hatását az algivór csigák mérsékeltek. A *Ceratophyllum*-epifíton-komplex legelő csigák nélkül gyorsabban csökkentette a víz tápelemeinek (N, P) koncentrációját, valamint magasabb pH-t eredményezett, mint csigák jelenlétében. Az alámerült növények epifítonja által létrehozott vízkémiai változások (alacsonyabb tápelem-koncentráció, magasabb pH) kedvezőtlenebb feltételeket teremtettek a békalencsék növekedése számára. A csigák az epifitikus algákra gyakorolt top-down kontrollja révén növelték mind a *Lemna*, mind a *Ceratophyllum* növekedését, szöveti N-koncentrációját és nitrogénfelvételét. A *Ceratophyllum* epifítonnal együtt 20%-kal nagyobb limitációt okozott a *Lemna*-n, mint a *Ceratophyllum* önmagában. Következésképpen az epifítont legelő csigák gyengítik a makrofíton-epifíton-komplex *Lemna*-ra gyakorolt negatív hatását.

#### **Alternatív stabil állapot vagy koegzisztencia?**

Laboratóriumi kísérleteink eredményei alapján mind az *Elodea nuttallii*, mind a *Ceratophyllum demersum* jelentős gátló hatást gyakorolt a *Lemna gibba* növekedésére. Ugyanakkor a két alámerült faj eltérő toleranciát mutatott az eutrofizáció során kialakuló, fokozódó *Lemna*-denzitással szemben. Míg a teljes (100%) *Lemna*-borítás serkentette a *Ceratophyllum* növekedését, addig az *Elodea*-t teljes mértékben visszaszorította. Ez az eltérés a két faj kompetíciós dinamikájában arra utal, hogy alternatív stabil állapot csak az *Elodea-Lemna* viszonylatban állhat fenn, melyet mind akváriumi kísérleteink (Scheffer et al. 2003; Szabó et al. 2010), mind a későbbi terepi adatelemzéseink (Szabó et al. 2024) egymást kiegészítve támasztottak alá. Mezo- és eutróf tápelemviszonyok mellett az *Elodea* megállította a *Lemna* növekedését, míg hipertróf környezetben a *Lemna* vált egyeduralkodóvá, és teljesen kiszorította az *Elodea*-t (14. ábra). Terepi adatelemzéseink tápelemgrádiens menti váltást is kimutattak: míg 0,05 mg L<sup>-1</sup> PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>-P koncentráció alatt jellemzően a gyökerező alámerült hínárnövények (döntően *Elodea*) uralták a víztestet, 0,4 mg L<sup>-1</sup> felett már a szabadon úszó növényzet dominanciája volt jellemző. A két növénycsoport abundanciája között erőteljes negatív korreláció mutatkozott, ami az erős kompetitív kizárás lehetőségét támasztja alá.

A *Ceratophyllum-Lemna*-kölcsönhatás más mintázatot mutatott. Bár hipertróf körülmények között itt is *Lemna*-dominancia alakult ki, amely a *Ceratophyllum* visszaszorulásához vezetett (22. ábra); közepes *Lemna*-denzitás viszont kifejezetten serkentőleg hatott a *Ceratophyllum* növekedésére. A *Ceratophyllum* és a szabadon úszó növények közötti viszony a terepi adatok

alapján is eltért az *Elodea* esetén tapasztalttól: bár a *Ceratophyllum* borítása negatív korrelációt mutatott a *L. gibba*-val (Szabó et al 2022a, Koleszár et al 2022b), ugyanakkor a szabadon úszó növényfajok összborításával pozitívat (Szabó et al 2024). Eredményeink alapján lentikus rendszerekben egy tápelemgrádiens mentén a hínárnövényzet összetétele és stabilitása többé-kevésbé előre jelezhető. Eutróf viszonyok között az alámerült növények stabil dominanciája a jellemző (54. ábra). A tápelem-koncentráció növekedésével hipetróf környezetben a vegetációt már a *Ceratophyllum* és az úszó növényzet instabil együttélése jellemezheti, amely extrém hipetróf körülmények között a szabadon úszó növényzet stabil dominanciájává vált át (55. ábra).



54. ábra. Alámerült és szabadon úszó hínárnövényzet stabil dominanciájának és koegzisztenciájának rendszerátalakulásai egy tápelemgrádiens mentén.

### 13. Az értekezés tézisei

Ugyan a korábbi fejezet összefoglalta az értekezésben található legfőbb eredményeket, az alábbiakban tézisszerűen részletezem a legjelentősebb tudományos megállapításokat.

- Az algák békalencsére 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*-szármagok 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  $3 \text{ mg L}^{-1}$  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  $5 \text{ mg L}^{-1}$  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 fajtától 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 hipertróf 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.



Púpos békalencse (*Lemna gibba*)

## 14. Köszönetnyilvánítás

A doktori mű közel harminc év kutatási eredményeit foglalja össze, amelyhez számos barát, kolléga és családtag adott olyan motivációt és segítséget, melynek teljes felsorolása kimerítené a terjedelmi korlátokat. A kutatói pályára középiskolai biológiatanárom Deresnő Szép Márta ösztökdelt, melyet hálásan köszönök neki. A békalecsék kutatásához a Kossuth Lajos Tudományegyetemen témavezetőm Dr. Lakatos Gyula hozta meg a kedvemet. Köszönöm támogatását, és hogy egyetemi hallgatóként élvezhettem nála a kutatási önállóságot. Analitikai segítségben és a vég nélküli ötletelésben nagyra értékelem Dr. Braun Mihály segítségét, akitől még a 90-es évek közepén megtanulhattam alapszinten a cikkírás fortélyait. Nagyra értékelem Dr. Borics Gábor munkáját, amit az algafajok meghatározásában nyújtott. Szerencsésnek tartom magam, hogy posztdoktorként lehetőségem volt közel két évet a Wageningen Egyetemen Dr. Marten Scheffer tanszékén dolgozni. Marten-től rengeteg ötletet, inspirációt, valamint új szemléletet kaptam. Lazasága, életvitele és nagyban gondolkodása mindig példaértékű számomra, melyet hálásan köszönök neki. A szerzőtársak közül jelentős hozzáadott értéket kaptam a kéziratok formálódásához Dr. Sabine Hilt-től és Dr. Edwin Peeters-től. A növényi minták szén- és nitrogéntartalmának elemzésében Dr. Nagy Péter Tamásra biztosan számíthattam, nagyra értékelem pontos és gyors munkáját. Hálás vagyok, hogy a kutatásokba az elmúlt évtizedekben több tucat főiskolai és egyetemi szakdolgozó is bekapcsolódott. Közülük külön köszönet illeti Dr. Koleszár Gergőt, Fedor Noémit és Csizmár Elizt, akikkel mindig öröm volt együtt dolgozni. Köszönöm Dr. Szép Tibornak a motiválását, hogy intézetvezetőként 12 évvel ezelőtt képes volt visszahúzni a kutatói parkoló pályáról a tudományos életbe. A vízinövényekről készült grafikákat Havasi Tamás alkotta meg, melyek reményeim szerint nemcsak díszítik a fejezeteket, hanem kedvet is hoznak a további olvasáshoz. Köszönöm a motivációt azoknak az ifjabb kutatóknak, akik az MTA doktora címüket már a negyvenes éveikben megvédték, és ez által élő példaként jártak előttem a doktori mű megírásának nem kikövezett útján. Stabil családi háttér nélkül sem ért volna ily módon révbé a kutatói karrierem, melyért feleségemnek, Sz. Bugán Ágnesnek jár hálás köszönet. Külön köszönöm gyermekeimnek Zsuzsának, Gábornak és Eszternek, hogy társaságukkal, szellemi sziporkázásukkal a munkáim egyhanúságából kizökkentve mindig jókedvre derítettek.

### A kutatásokat támogató projektek

Kutatásaimat az Országos Tudományos Alapprogramok (OTKA, F 6022; FK127939), a Széchenyi István Ösztöndíj Alapítvány, a Wageningen Institute for Environment and Climate Research (WIMEK 2001-029), a Magyar Tudományos Akadémia Bolyai János Kutatási Ösztöndíja, a Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem Biológia Tudományi Doktori Iskolája, valamint a Nyíregyházi Főiskola és a Nyíregyházi Egyetem Tudományos Tanácsa támogatták.

## 15. Irodalomjegyzék

- Adámek Z, Maršálek B. 2013. Bioturbation of sediments by benthic macroinvertebrates and fish and its implication for pond ecosystems: a review. *Aquaculture International* 21:1-17.
- Alaerts GJ, Mahbubar R, Kelderman P. 1996. Performance analysis of a full-scale duckweed-covered sewage lagoon. *Water Research* 30:843-852.
- Allen MM. 1968. Simple conditions for growth of unicellular blue-green algae on plates. *Journal of Phycology* 4:1-4.
- Awuah E, Anohene F, Asante K, Lubberding H, Gijzen H. 2001. Environmental conditions and pathogen removal in macrophyte- and algal-based domestic wastewater treatment systems. *Water Science and Technology* 44:11-18.
- Aylward B, Bandyopadhyay J, Belausteguigotia JC, Borkey P, Cassar AZ, Meadors L, Bauer C. 2005. Freshwater ecosystem services. *Ecosystems and human well-being: policy responses* 3: 213-256.
- Bayley SE, Creed IF, Sass GZ, Wong AS. 2007. Frequent regime shifts in trophic states in shallow lakes on the Boreal Plain: Alternative 'unstable' states? *Limnology and Oceanography* 52:2002-2012.
- Birk S, Willby N. 2010. Towards harmonization of ecological quality classification: establishing common grounds in European macrophyte assessment for rivers. *Hydrobiologia* 652:149-163.
- Bollen KA. 1989. *Structural Equations with Latent Variables*. 1st ed. Wiley <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/book/10.1002/9781118619179>.
- Bornette G, Puijalon S. 2011. Response of aquatic plants to abiotic factors: a review. *Aquatic Sciences* 73:1-14.
- Boss ML, Dijkman MJ, Russell E. 1963. Standardized culture of some *Lemnaceae*. *Quarterly Journal of the Florida Academy of Sciences* 26: 335-346.
- Bouwman AF, Beusen AHW, Griffioen J, Van Groenigen JW, Hefting MM, Oenema O, Van Puijenbroek PJTM, Seitzinger S, Slomp CP, Stehfest E. 2013. Global trends and uncertainties in terrestrial denitrification and N<sub>2</sub>O emissions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 368: 20130112.
- Bowker DW, Duffield AN, Denny Párick. 1980. Methods for the isolation, sterilization and cultivation of *Lemnaceae*. *Freshwater Biology* 10:385-388.
- Brönmark C. 1994. Effects of tench and perch on interactions in a freshwater, benthic food chain. *Ecology* 75:1818-1828.
- Brönmark C, Brönmark C. 1985. Interactions between macrophytes, epiphytes and herbivores: an experimental approach. *Oikos* 45:26-30
- 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.
- Brunberg A-K, Boström B. 1992. Coupling between benthic biomass of *Microcystis* and phosphorus release from the sediments of a highly eutrophic lake. In: Hart BT, Sly PG, editors. *Sediment/water interactions*. Dordrecht: Springer Netherlands. pp 375-385.

- Bulthuis DA, Woelkerling WmJ. 1983. Biomass accumulation and shading effects of epiphytes on leaves of the seagrass, *Heterozostera tasmanica*, in Victoria, Australia. *Aquatic Botany* 16:137-148.
- Caicedo J. 2000. Effect of total ammonia nitrogen concentration and pH on growth rates of duckweed (*Spirodela polyrrhiza*). *Water Research* 34:3829-3835.
- Cao T, Ni L, Xie P, Xu J, Zhang M. 2011. Effects of moderate ammonium enrichment on three submersed macrophytes under contrasting light availability: Effects of ammonium on macrophytes. *Freshwater Biology* 56:1620-1629.
- Cao Y, Li W, Jeppesen E. 2014. The response of two submerged macrophytes and periphyton to elevated temperatures in the presence and absence of snails: a microcosm approach. *Hydrobiologia* 738:49-59.
- Cao Y, Olsen S, Gutierrez MF, Brucet S, Davidson TA, Li W, Lauridsen TL, Søndergaard M, Jeppesen E. 2017. Temperature effects on periphyton, epiphyton and epipelon under a nitrogen pulse in low-nutrient experimental freshwater lakes. *Hydrobiologia* 795:267-279.
- Carignan R, Kalff J. 1980. Phosphorus sources for aquatic weeds: water or sediments? *Science* 207:987-989.
- Carpenter SR, Lodge DM. 1986. Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany* 26:341-370.
- Cary PR, Weerts PGJ. 1992. Growth and nutrient composition of *Azolla pinnata* R. Brown and *Azolla filiculoides* Lamarck as affected by water temperature, nitrogen and phosphorus supply, light intensity and pH. *Aquatic Botany* 43:163-180.
- Cedergreen N, Madsen TV. 2002. Nitrogen uptake by the floating macrophyte *Lemna minor*. *New Phytologist* 155:285-292.
- Cerozi BDS. 2020. Fulvic acid increases iron bioavailability in aquaponic systems: Theoretical designs and practical considerations to prevent iron deficiency in plants. *Aquacultural Engineering* 90:102091.
- Chadwick MJ, Obeid M. 1966. A comparative study of the growth of *Eichhornia crassipes* Solms. and *Pistia stratiotes* L. in water-culture. *The Journal of Ecology* 54: 563-575.
- Chambers PA. 1987. Light and nutrients in the control of aquatic plant community structure. II. In situ observations. *The Journal of Ecology* 75:621-628.
- Chambers PA, Kalff J. 1987. Light and nutrients in the control of aquatic plant community structure. I. In situ experiments. *The Journal of Ecology* 75:611-619.
- Chauhan VS, Marwah JB, Bagchi SN. 1992. Effect of an antibiotic from *Oscillatoria* sp. on phytoplankters, higher plants and mice. *New Phytologist* 120:251-257.
- Crane K, Coughlan NE, Cuthbert RN, Dick JTA, Kregting L, Ricciardi A, MacIsaac HJ, Reid N. 2020. Friends of mine: An invasive freshwater mussel facilitates growth of invasive macrophytes and mediates their competitive interactions. *Freshwater Biology* 65:1063-1072.
- Dai Y, Tang H, Chang J, Wu Z, Liang W. 2014. What's better, *Ceratophyllum demersum* L. or *Myriophyllum verticillatum* L., individual or combined? *Ecological Engineering* 70:397-401.
- De Senerpont Domis LN, Van De Waal DB, Helmsing NR, Van Donk E, Mooij WolfM.

2014. Community stoichiometry in a changing world: combined effects of warming and eutrophication on phytoplankton dynamics. *Ecology* 95:1485-1495.
- de Tezanos Pinto P, Allende L, O'Farrell I. 2006. Influence of free-floating plants on the structure of a natural phytoplankton assemblage: an experimental approach. *Journal of Plankton Research* 29:47-56.
- de Tezanos Pinto P, O'Farrell I. 2014. Regime shifts between free-floating plants and phytoplankton: a review. *Hydrobiologia* 740:13-24.
- Demars BOL, Edwards AC. 2007. Tissue nutrient concentrations in freshwater aquatic macrophytes: high inter-taxon differences and low phenotypic response to nutrient supply. *Freshwater Biology* 52:2073-86.
- Dong J, Chang M, Li C, Dai D, Gao Y. 2019. Allelopathic effects and potential active substances of *Ceratophyllum demersum* L. on *Chlorella vulgaris* Beij. *Aquatic Ecology* 53:651-63.
- van Donk E, Gulati RD, Iedema A, Meulemans JT. 1993. Macrophyte-related shifts in the nitrogen and phosphorus contents of the different trophic levels in a biomanipulated shallow lake. In: Hillbricht-Ilkowska A, Pieczyńska E, editors. *Nutrient Dynamics and Retention in Land/Water Ecotones of Lowland, Temperate Lakes and Rivers*. Dordrecht: Springer Netherlands. pp 19-26.
- Dudley TL. 1992. Beneficial effects of herbivores on stream macroalgae via epiphyte removal. *Oikos* 65:121-127.
- Edwards P, Hassan MS, Chao CH, Pacharaprakiti C. 1992. Cultivation of duckweeds in septage-loaded earthen ponds. *Bioresource Technology* 40:109-117.
- El-Gendy AS, Biswas N, Bewtra JK. 2004. Growth of water hyacinth in municipal landfill leachate with different pH. *Environmental Technology* 25:833-840.
- Engloner AI. 2012. Alternative ways to use and evaluate Kohler's ordinal scale to assess aquatic macrophyte abundance. *Ecological Indicators* 20:238-243.
- Erhard D, Gross EM. 2006. Allelopathic activity of *Elodea canadensis* and *Elodea nuttallii* against epiphytes and phytoplankton. *Aquatic Botany* 85:203-211.
- Espinar JL, García LV, García Murillo P, Toja J. 2002. Submerged macrophyte zonation in a Mediterranean salt marsh: a facilitation effect from established helophytes? *Journal of Vegetation Science* 13:831-840.
- Eyster C. 1966. Optimisation of the physiological activity growth rate. of the giant duckweed, *Spirodela polyrrhiza*. - Final Report Monsanto Research Corp., Dayton Laboratory, Dayton, Ohio. 200 pp.
- Felföldy L. 1972. A kéalgák Cyanophyta. kishatározója. - Guide for the identification of blue-green algae Cyanophyta.. - Vizügyi Hidrobiológia, Vízdok, Budapest in Hungarian..
- Felföldy L. 1985. A zöldalgák Phytomonadina csoportjának kishatározója. - Guide for the identification of Phytomonadina group of green algae. - Vizügyi Hidrobiológia Vízdok, Budapest in Hungarian.
- Feuchtmayr H, Moran R, Hatton K, Connor L, Heyes T, Moss B, Harvey I, Atkinson D. 2009. Global warming and eutrophication: effects on water chemistry and autotrophic communities in experimental hypertrophic shallow lake mesocosms. *Journal of Applied Ecology* 46:713-723.

- Finlay K, Bogard MJ. 2022. pH of Inland Waters. In: Encyclopedia of Inland Waters. Elsevier. pp 112-122
- Forchhammer NC. 1999. Production potential of aquatic plants in systems mixing floating and submerged macrophytes. *Freshwater Biology* 41:183-191.
- Frodge JD, Thomas GL, Pauley GB. 1990. Effects of canopy formation by floating and submergent aquatic macrophytes on the water quality of two shallow Pacific Northwest lakes. *Aquatic Botany* 38:231-248.
- Frost-Christensen H, Sand-Jensen K. 1995. Comparative kinetics of photosynthesis in floating and submerged *Potamogeton* leaves. *Aquatic Botany* 51:121-134.
- Genty B, Briantais J-M, Baker NR. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - General Subjects* 990:87-92.
- Giblin SM, Houser JN, Sullivan JF, Langrehr HA, Rogala JT, Campbell BD. 2014. Thresholds in the response of free-floating plant abundance to variation in hydraulic connectivity, nutrients, and macrophyte abundance in a large floodplain river. *Wetlands* 34:413-425.
- Gliwicz ZM. 2003. Zooplankton. In: *The Lakes Handbook*. John Wiley and Sons, Ltd. pp 461-516.
- Goulder R. 1969. Interactions between the rates of production of a freshwater macrophyte and phytoplankton in a pond. *Oikos* 20:300-309.
- Gross EM, Erhard D, Iványi E. 2003. Allelopathic activity of *Ceratophyllum demersum* L. and *Najas marina* ssp. *intermedia* (Wolfgang) Casper. *Hydrobiologia* 506-509:583-589.
- Gross EM, Johnson RL, Hairston Jr NG. 2001. Experimental evidence for changes in submersed macrophyte species composition caused by the herbivore *Acentria ephemerella* (Lepidoptera). *Oecologia* 127:105-114.
- Guy M, Granoth G, Gale J. 1990. Cultivation of *Lemna gibba* under desert conditions. I: Twelve months of continuous cultivation in open ponds. *Biomass* 21:145-156.
- Hadad HR, Mufarrege MM, Di Luca GA, Maine MA. 2018. Salinity and pH effects on floating and emergent macrophytes in a constructed wetland. *Water Science and Technology* 2017:270-275.
- Hammer Ø, Harper DAT. 2006. *Paleontological data analysis*. Malden (Mass.): Blackwell publ
- Hansson L. 1988. Effects of competitive interactions on the biomass development of planktonic and periphytic algae in lakes. *Limnology and Oceanography* 33:121-128.
- Hautier Y, Niklaus PA, Hector A. 2009. Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science* 324:636-638.
- Havens KE, East TL, Meeker RH, Davis WP, Steinman AD. 1996. Phytoplankton and periphyton responses to in situ experimental nutrient enrichment in a shallow subtropical lake. *Journal of Plankton Research* 18:551-566.
- Hein M. 1997. Inorganic carbon limitation of photosynthesis in lake phytoplankton. *Freshwater Biology* 37:545-552.
- Hicks LE. 1932. Ranges of pH tolerance of the *Lemnaceae*. *Ohio Journal of Science* 32: 237-244.

- Hilt (Nee Körner) S, Ghobrial MGN, Gross EM. 2006. In situ allelopathic potential of *Myriophyllum verticillatum* (Holagraceae) against selected phytoplankton species. *Journal of Phycology* 42:1189-1198.
- Hilt (Nee Körner) S, Lombardo P. 2010. Effects of macrophytes on phytoplankton: nutrient uptake *versus* allelopathy. *SIL Proceedings, 1922-2010* 30:1317-1320.
- Hilt S, Alirangues Nuñez MM, Bakker ES, Blindow I, Davidson TA, Gillefalk M, Hansson L-A, Janse JH, Janssen ABG, Jeppesen E, Kabus T, Kelly A, Köhler J, Lauridsen TL, Mooij WM, Noordhuis R, Phillips G, Rücker J, Schuster H-H, Søndergaard M, Teurlincx S, Van De Weyer K, Van Donk E, Waterstraat A, Willby N, Sayer CD. 2018. Response of submerged macrophyte communities to external and internal restoration measures in North temperate shallow lakes. *Frontier in Plant Science* 9:194.
- Hilt S, Gross EM. 2008. Can allelopathically active submerged macrophytes stabilise clear-water states in shallow lakes? *Basic and Applied Ecology* 9:422-432.
- Holmroos H, Niemistö J, Weckström K, Horppila J. 2009. Seasonal variation of resuspension-mediated aerobic release of phosphorus. *Boreal Environment Research* 14, 937-946.
- Hopkins EF. 1931. Manganese and the growth of *Lemna minor*. *Science* 74:551-552.
- Hutchinson GE. 1975. A Treatise on Limnology III. Limnological Botany. John Wiley, Sons, New York.
- Jäger CG, Diehl S. 2014. Resource competition across habitat boundaries: asymmetric interactions between benthic and pelagic producers. *Ecological Monographs* 84:287-302.
- Jaklič M, Koren Š, Jogan N. 2020. Alien water lettuce (*Pistia stratiotes* L.) outcompeted native macrophytes and altered the ecological conditions of a Sava oxbow lake (SE Slovenia). *Acta Botanica Croatia (Online)* 79:35-42.
- James CS, Eaton JW, Hardwick K. 1999. Competition between three submerged macrophytes, *Elodea canadensis* Michx., *Elodea nuttallii* Planch., *Lagarosiphon major* Ridl.. *Moss. Hydrobiologia* 415:35-40.
- James CS, Eaton JW, Hardwick K. 2006. Responses of three invasive aquatic macrophytes to nutrient enrichment do not explain their observed field displacements. *Aquatic Botany* 84:347-353.
- Janes RA, Eaton JW, Hardwick K. 1996. The effects of floating mats of *Azolla filiculoides* Lam. and *Lemna minuta* Kunth on the growth of submerged macrophytes. In: Caffrey JM, Barrett PRF, Murphy KJ, Wade PM, editors. *Management and Ecology of Freshwater Plants*. Dordrecht: Springer Netherlands. pp 23-6.
- 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.
- Janssen ABG, Teurlincx S, An S, Janse JH, Paerl HW, Mooij WM. 2014. Alternative stable states in large shallow lakes? *Journal of Great Lakes Research* 40:813-826.
- Jeppesen E, Søndergaard M, Søndergaard M, Christoffersen K, editors. 1998. *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. New York, NY: Springer New York.

- 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.
- Kazanjan 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.
- 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.
- 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, 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.
- Körner S, Das SK, Veenstra S, Vermaat JE. 2001. The effect of pH variation at the ammonium/ammonia equilibrium in wastewater and its toxicity to *Lemna gibba*. *Aquatic Botany* 71:71-78.
- Körner S, Nicklisch A. 2002. Allelopathic growth inhibition of selected phytoplankton species by submerged macrophytes. *Journal of Phycology* 38:862-871.
- Körner S, Vermaat JE. 1998. The relative importance of *Lemna gibba* L., bacteria and algae for the nitrogen and phosphorus removal in duckweed-covered domestic wastewater. *Water Research* 32:3651-3661.
- Krammer K, Lange-Bertalot H. 1988. Süßwasserflora van Mitteleuropa. Bacillariophyceae. Vol. 2. - VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Koski-Vähälä J, Hartikainen H, Tallberg P. 2001. Phosphorus mobilization from various sediment pools in response to increased pH and silicate concentration. *Journal of Environmental Quality* 30:546-552.
- Lamonica D, Clément B, Charles S, Lopes C. 2016. Modelling algae-duckweed interaction under chemical pressure within a laboratory microcosm. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 128:252-265.
- Landolt E, Wildi O. 1977. Oekologische Felduntersuchungen bei Wasserlinsen *Lemnaceae*. in den südwestlichen Staaten der USA. Berichte des Geobotanischen Institutes ETH, Stiftung Rübel, Zürich 44: 104-146.
- Landolt E. 1986. The family of *Lemnaceae* - a monographic study, Vol. 1. - Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 2, pp. 71
- 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.
- Lass B, Ullrich-Eberius CI. 1984. Evidence for proton/sulfate cotransport and its kinetics in *Lemna gibba* G1. *Planta* 161:53-60.
- Le Bagousse-Pinguet Y, Gross EM, Straile D. 2012a. Release from competition and

- protection determine the outcome of plant interactions along a grazing gradient. *Oikos* 121:95-101.
- Le Bagousse-Pinguet Y, Liancourt P, Gross N, Straile D. 2012b. Indirect facilitation promotes macrophyte survival and growth in freshwater ecosystems threatened by eutrophication. *Journal of Ecology* 100:530-8.
- Levi PS, Riis T, Alnøe AB, Peipoch M, Maetzke K, Bruus C, Baattrup-Pedersen A. 2015. Macrophyte complexity controls nutrient uptake in lowland streams. *Ecosystems* 18:914-931.
- Lichtenthaler HK. 1987. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. In: *Methods in Enzymology*. Vol. 148. Elsevier. pp 350-82.
- Lindholm T, Rönholm E, Häggqvist K. 2008. Changes due to invasion of *Myriophyllum sibiricum* in a shallow lake in Åland, SW Finland. *AI* 3:10-13.
- Lodge DM. 1985. Macrophyte-gastropod associations: observations and experiments on macrophyte choice by gastropods. *Freshwater Biology* 15:695-708.
- Loeppert H, Kronberger W, Kandeler R. 1977. Correlation between nitrate uptake and alkalisation by *Lemna paucicostata* 6746. In: Thellier M, Monnier A, Demarty M, editors. *Transmembrane ionic exchanges in plants*. Edit CNRS et Université Rouen, Paris et Mount Saint Aignan. 283-288.
- Loman J. 2001. Effects of tadpole grazing on periphytic algae in ponds. *Wetlands Ecology and Management* 9:135-139.
- Lombardo P, Cooke GD. 2003. *Ceratophyllum demersum* - phosphorus interactions in nutrient enriched aquaria. *Hydrobiologia* 497:79-90.
- 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.
- Lüring M, Van Geest G, Scheffer M. 2006. Importance of nutrient competition and allelopathic effects in suppression of the green alga *Scenedesmus obliquus* by the macrophytes *Chara*, *Elodea* and *Myriophyllum*. *Hydrobiologia* 556:209-220.
- Madsen JD, Wersal RM. 2008. Growth regulation of *Salvinia molesta* by pH and available water column nutrients. *Journal of Freshwater Ecology* 23:305-313.
- Manzo LM, Grech MG, Epele LB, Kutschker AM, Miserendino ML. 2020. Macrophyte regional patterns, metrics assessment and ecological integrity of isolated ponds at Austral Patagonia (Argentina). *Science of The Total Environment* 727:138617.
- McLay CL. 1974. The distribution of duckweed *Lemna perpusilla* in a small Southern California lake: An experimental approach. *Ecology* 55:262-276.
- McLay CL. 1976. The effect of pH on the population growth of three species of duckweed: *Spirodela oligorrhiza*, *Lemna minor* and *Wolffia arrhiza*. *Freshwater Biology* 6:125-136.
- Mjelde M, Faafeng B. 1997. *Ceratophyllum demersum* hampers phytoplankton development in some small Norwegian lakes over a wide range of phosphorus concentrations and geographical latitude. *Freshwater Biology* 37:355-365.
- Morris K, Bailey PC, Boon PI, Hughes L. 2003. Alternative stable states in the aquatic vegetation of shallow urban lakes. II. Catastrophic loss of aquatic plants consequent to nutrient enrichment. *Marine and Freshwater Research* 54:201-215.
- Morris K, Harrison KA, Bailey PCE, Boon PI. 2004. Domain shifts in the aquatic vegetation

- of shallow urban lakes: the relative roles of low light and anoxia in the catastrophic loss of the submerged angiosperm *Vallisneria americana*. *Marine and Freshwater Research* 55:749-758.
- 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.
- Netten JJ, Arts GH, Gylstra R, van Nes EH, Scheffer M, Roijackers RM. 2010. Effect of temperature and nutrients on the competition between free-floating *Salvinia natans* and submerged *Elodea nuttallii* in mesocosms. *Fundamental and Applied Limnology* 177:125.
- NNI, 1997. Water - determination of nitrite nitrogen and nitrate nitrogen and the sum of both by flow analyses CFA and FIA. and spectrometrical detection. Nederlands Normalisatie-Instituut, Normcommissie 390 147 “Waterkwaliteit”, Delft, The Netherlands.
- NNI. 1990. Water - photometric determination of the content of ammonium nitrogen and the sum of the contents of ammoniacal and organically bound nitrogen according to Kjeldahl by continuous flow analysis. Nederlands Normalisatie-Instituut, Normcommissie 390 147 “Waterkwaliteit”, Delft, The Netherlands.
- Nöges P, Argillier C, Borja Á, Garmendia JM, Hanganu J, Kodeš V, Pletterbauer F, Sagouis A, Birk S. 2016. Quantified biotic and abiotic responses to multiple stress in freshwater, marine and ground waters. *Science of The Total Environment* 540:43-52.
- Novacky A, Ullrich-Eberius CI. 1982. Evidence for dual uptake mechanism in the plasmalemma from H<sup>+</sup>/ phosphate cotransport in *Lemna gibba*. *Plant Physiology* 69:93.
- O’Sullivan PE, Reynolds CS. 2004. The lakes handbook. Limnology and limnetic ecology, vol. 1. Oxford, Blackwell Publishing. 699p.
- Oscarson P, Ingemarsson B, Larsson C-M. 1989. Growth and nitrate uptake properties of plants grown at different relative rates of nitrogen supply. II. Activity and affinity of the nitrate uptake system in *Pisum* and *Lemna* in relation to nitrogen availability and nitrogen demand. *Plant, Cell and Environment* 12:787-794.
- Otsuki A, Wetzel RG. 1972. Coprecipitation of phosphate with carbonates in a marl lake. *Limnology and Oceanography* 17:763-767.
- Owens CS, Smart RM, Honnell DR, Dick GO. 2005 Effects of pH on growth of *Salvinia molesta* Mitchell. *Journal of Aquatic Plant Management* 43, 34-38.
- Paolacci S, Stejskal V, Toner D, Jansen M. 2022. Wastewater valorisation in an integrated multitrophic aquaculture system; assessing nutrient removal and biomass production by duckweed species. *Environmental pollution*, 119059.
- Pedersen O, Colmer TD, Sand-Jensen K. 2013. Underwater photosynthesis of submerged plants - recent advances and methods. *Frontiers in Plant Science* 4. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00140>.
- Peeters ETHM, van Zuidam JP, van Zuidam BG, Van Nes EH, Kosten S, Heuts PGM, Roijackers RMM, Netten JJC, Scheffer M. 2013. Changing weather conditions and floating plants in temperate drainage ditches. *Journal of Applied Ecology* 50:585-593.

- Peñuelas J, Poulter B, Sardans J, Ciais P, van der Velde M, Bopp L, Boucher O, Godderis Y, Hinsinger P, Llusia J, Nardin E, Vicca S, Obersteiner M, Janssens IA. 2013. Human-induced nitrogen-phosphorus imbalances alter natural and managed ecosystems across the globe. *Nature Communications* 4:2934.
- Petersen F, Demann J, Restemeyer D, Ulbrich A, Olfs H-W, Westendarp H, Appenroth K-J. 2021. Influence of the nitrate-N to ammonium-N ratio on relative growth rate and crude protein content in the duckweeds *Lemna minor* and *Wolffiella hyalina*. *Plants* 10:1741.
- 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.
- Pieczynska E, Kołodziejczyk A, Rybak JI. 1998. The responses of littoral invertebrates to eutrophication-linked changes in plant communities. *Hydrobiologia* 391:9-21.
- Pinowska A. 2002. Effects of snail grazing and nutrient release on growth of the macrophytes *Ceratophyllum demersum* and *Elodea canadensis* and the filamentous green alga *Cladophora* sp. *Hydrobiologia* 479:83-94.
- Pip E, Stewart JM. 1976. The dynamics of two aquatic plant-snail associations. *Canadian Journal of Zoology* 54:1192-1205.
- Portielje R, Roijackers RMM. 1995. Primary succession of aquatic macrophytes in experimental ditches in relation to nutrient input. *Aquatic Botany* 50:127-140.
- Preston DL, Henderson JS, Johnson PTJ. 2012. Community ecology of invasions: direct and indirect effects of multiple invasive species on aquatic communities. *Ecology* 93:1254-1261.
- Reavell P. 1980. A study of the diets of some British freshwater gastropods. *Journal of Conchology* 30:253-271.
- Rejmankova E. 1981. On the production ecology of duckweeds. - Intern. Workshop on Aquatic Macrophytes, Illmitz, Austria, 7 pp.
- Rippka R. 1988. Isolation and purification of cyanobacteria. In: *Methods in Enzymology*. Vol. 167. Cyanobacteria. Academic Press. pp 3-27. Ritz C, Baty F, Streibig JC, Gerhard D. 2015. Dose-response analysis using R. Xia Y, editor. *PLoS ONE* 10:e0146021.
- Robach F., Thiébaud G., Trémolières M. 1995. Phosphorus sources for aquatic macrophytes in running waters: water or sediment? *Acta Botanica Gallica*, 142: 719-731.
- Roijackers R, Szabó S, Scheffer M. 2004. Experimental analysis of the competition between algae and duckweed. *Archiv für Hydrobiologie* 160:401-412.
- Romo S, Galanti G. 1998. Vertical and seasonal distribution of epiphytic algae on water chestnut (*Trapa natans*). *Archiv für Hydrobiologie* 141:483-504.
- Rosseel Y. 2011. lavaan: An R package for structural equation modelling and more Version 0.4-9 BETA. [online]. <http://users.ugent.be/~yrosseel/lavaan/lavaanIntroduction.pdf>.
- RStudio Team, 2020. RStudio: Integrated Development for R. URL: <http://www.rstudio.com/>
- Sand-Jensen K. 1977. Effect of epiphytes on eelgrass photosynthesis. *Aquatic Botany* 3:55-63.

- Sand-Jensen K, Borum J. 1991. Interactions among phytoplankton, periphyton, and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. *Aquatic Botany* 41:137-175.
- Saqrane S, ghazali IE, Ouahid Y, Hassni ME, Hadrami IE, Bouarab L, del Campo FF, Oudra B, Vasconcelos V. 2007. Phytotoxic effects of cyanobacteria extract on the aquatic plant *Lemna gibba*: Microcystin accumulation, detoxication and oxidative stress induction. *Aquatic Toxicology* 83:284-294.
- 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.
- Sculthorpe CD. 1985. *The biology of aquatic vascular plants*. Edward Arnold Publishers. Ltd. London.
- Shatwell T, Köhler J. 2019. Decreased nitrogen loading controls summer cyanobacterial blooms without promoting nitrogen-fixing taxa: Long-term response of a shallow lake. *Limnology and Oceanography* 64. S166-S178. doi: 10.1002/lno.11002.
- Sheldon SP. 1987. The effects of herbivorous snails on submerged macrophyte communities in Minnesota lakes. *Ecology* 68:1920-1931.
- Shipley B. 2016. *Cause and Correlation in Biology: A User's Guide to Path Analysis, Structural Equations and Causal Inference with R*. 2nd ed. Cambridge University Press.
- Silva WP, Silva CMDPS. 2018. LAB Fit Curve Fitting Software Nonlinear Regression and Treatment of Data Program. V 7.2.51 1999-2020. <http://www.labfit.net>
- Simons J. 1994. Field ecology of freshwater macroalgae in pools and ditches, with special attention to eutrophication. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 28:25-33.
- Smart MR, Barko JW. 1985. Laboratory culture of submersed freshwater macrophytes on natural sediments. *Aquatic Botany* 21:251-263.
- Smart MM, Rada RG, Donnermeyer GN. 1983. Determination of total nitrogen in sediments and plants using persulfate digestion. An evaluation and comparison with the Kjeldahl procedure. *Water Research* 17:1207-1211.
- 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.
- Soszka GJ. 1975. Ecological relations between invertebrates and submerged macrophytes in the lake littoral. *Ekologia Polska* 23:393-415.

- Spencer WE, Teeri J, Wetzel RG. 1994. Acclimation of photosynthetic phenotype to environmental heterogeneity. *Ecology* 75:301-314.
- van der Steen P, Brenner A, Shabtai Y, Oron G. 2000. Improved fecal coliform decay in integrated duckweed and algal ponds. *Water Science and Technology* 42:363-370.
- Steinberg RA. 1946. Mineral requirements of *Lemna minor*. *Plant Physiology* 21:42-48.
- Stiers I, Njambuya J, Triest L. 2011. Competitive abilities of invasive *Lagarosiphon major* and native *Ceratophyllum demersum* in monocultures and mixed cultures in relation to experimental sediment dredging. *Aquatic Botany* 95:161-166.
- Stumm W, Lee GF. 1960. The chemistry of aqueous iron. *Schweiz Z Hydrologie* 22:295-319.
- Stumm W, Morgan JJ. 1996. *Aquatic chemistry: chemical equilibria and rates in natural waters*. Third edition. New York Chichester Brisbane Toronto Singapore: John Wiley and Sons, Inc
- 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, Borics G. 1999. Elemental flux between algae and duckweeds (*Lemna gibba*) during competition. *Archiv für Hydrobiologie* 146:355-367.
- 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.
- 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.
- 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, 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.
- Szabó S, Peeters ETHM, Várbíró 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, 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.

- 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.
- Thanh Phạm HT, Kuroda S, Khairina Y, Morikawa M. 2025. Creation of a functional duckweed holobiont to reduce nutrient competition with microalgae for high-yield biomass production. *Bioresource Technology* 421:132110.
- Tóth VR. 2013. The effect of periphyton on the light environment and production of *Potamogeton perfoliatus* L. in the mesotrophic basin of Lake Balaton. *Aquatic Sciences* 75:523-34.
- Tansley AG. 1946. A guide for beginners in the study of plant communities. In *Introduction to plant ecology*. George Allen and Unwin, Ltd, Museum Street., London, 1946:260.
- Ullrich-Eberius CI, Novacky A, van Bel AJE. 1984. Phosphate uptake in *Lemna gibba* G1: energetics and kinetics. *Planta* 161:46-52.
- Ullrich-Eberius CI, Novacky A, Fischer E, Lüttge U. 1981. Relationship between energy-dependent phosphate uptake and the electrical membrane potential in *Lemna gibba* G1. *Plant Physiology* 67:797-801.
- Underwood GJC, Thomas JD, Baker JH. 1992. An experimental investigation of interactions in snail-macrophyte-epiphyte systems. *Oecologia* 91:587-595.
- Vanderstukken M, Declerck SAJ, Decaestecker E, Muylaert K. 2014. Long-term allelopathic control of phytoplankton by the submerged macrophyte *Elodea nuttallii*. *Freshwater Biology* 59:930-941.
- 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.
- Vermaat JE, Khalid Hanif M. 1998. Performance of common duckweed species (*Lemnaceae*) and the waterfern *Azolla filiculoides* on different types of waste water. *Water Research* 32:2569-2576.
- Walsh É, Coughlan NE, O'Brien S, Jansen MAK, Kuehnhold H. 2021. Density dependence influences the efficacy of wastewater remediation by *Lemna minor*. *Plants* 10:1366.
- Wang H, García Molinos J, Heino J, Zhang H, Zhang P, Xu J. 2021. Eutrophication causes invertebrate biodiversity loss and decreases cross-taxon congruence across anthropogenically-disturbed lakes. *Environment International* 153:106494.
- Wang W. 1991. Ammonia toxicity to macrophytes (common duckweed and rice) using static and renewal methods. *Environmental Toxicology and Chemistry* 10:1173-1177.
- Wium-Andersen S, Anthoni U, Houen G. 1983. Elemental sulphur, a possible allelopathic compound from *Ceratophyllum demersum*. *Phytochemistry* 22:2613.
- 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.
- Ye J, Tang Y, Zhang X, Zhong P, Liu Z. 2019. Omnivorous shrimp *Neocaridina denticulata sinensis* enhances the growth of submerged macrophyte *Vallisneria denseserrulata*. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 420: 32.
- Yoshimura F. 1943. The significance of molybdenum for the growth of *Lemnaceae* plants. In Japan.. *Bot. Mag. Tokyo.*, 57: 371-386.
- Zimmo OR, Al-Sa'ed RM, van der Steen NP, Gijzen HJ. 2002. Process performance assessment of algae-based and duckweed-based wastewater treatment systems. *Water Science and Technology* 45:91-101.
- Zirschky J, Reed SC. 1988. The use of duckweed for wastewater treatment. *Journal (Water Pollution Control Federation)* 60:1253-8.
- van Zuidam JP, Peeters ET. 2013. Occurrence of macrophyte monocultures in drainage ditches relates to phosphorus in both sediment and water. *SpringerPlus* 2:564.
- van Zuidam JP, Raaphorst EP, Peeters ETHM. 2012. The role of propagule banks from drainage ditches dominated by free-floating or submerged plants in vegetation restoration. *Restoration Ecology* 20:416-425.

## 16. Függelék

10. táblázat A *Lemna*-kultúrák relatív növekedési rátájának (RNR) és klorofilltartalmának varianciaanalízise a nitrogénkoncentráció és az algák árnyékoltsága függvényében.

| Forrás                         | Eltérés négyzet | Df | F        | Szignifikancia |
|--------------------------------|-----------------|----|----------|----------------|
| <b>Relatív növekedési ráta</b> |                 |    |          |                |
| Nitrogén                       | 0,332           | 4  | 139,5    | P < 0,001      |
| Algák árnyékoltsága ( %)       | 0,154           | 3  | 31291    | P < 0,001      |
| Kölcsönhatás                   | 0,025           | 12 | 45721    | 0,001          |
| hiba                           | 0,024           | 40 |          |                |
| <b>Klorofill</b>               |                 |    |          |                |
| Nitrogén                       | 8666701         | 4  | 25020,0  | P < 0,001      |
| Algák árnyékoltsága ( %)       | 24593444        | 3  | 260,1    | P < 0,001      |
| Kölcsönhatás                   | 7430060         | 12 | 45827, 0 | P < 0,001      |
| Hiba                           | 1260682         | 40 |          |                |

11. táblázat A *Lemna*-kultúrák relatív növekedési rátájának és klorofillkoncentrációjának varianciaanalízise a tápelem-koncentráció és az *Elodea*-denzitás függvényében. A *Lemna*-t és az *Elodea*-t 2 literes akváriumokban időszakosan frissített és statikus tápoldaton együtt neveltük különböző tápelem-koncentrációk (N, P) mellett, különböző *Elodea*-denzitással kombinálva.

| A variancia forrása     | Társ-kultúrák időszakosan frissített tápoldaton |       |        | Társ-kultúrák statikus tápoldaton |       |        |
|-------------------------|-------------------------------------------------|-------|--------|-----------------------------------|-------|--------|
|                         | d.f.                                            | F     | P      | d.f.                              | F     | P      |
| Relatív növekedési ráta |                                                 |       |        |                                   |       |        |
| Tápelemszint            | 4                                               | 81,1  | <0,001 | 4                                 | 217,6 | <0,001 |
| <i>Elodea</i> denzitás  | 1                                               | 561,9 | <0,001 | 2                                 | 647,9 | <0,001 |
| Kölcsönhatás            | 4                                               | 34,1  | <0,001 | 8                                 | 18,3  | <0,001 |
| Hiba                    | 20                                              |       |        | 30                                |       |        |
| Klorofillkoncentráció   |                                                 |       |        |                                   |       |        |
| Tápelemszint            | 4                                               | 54,7  | <0,001 | 4                                 | 89,4  | <0,001 |
| <i>Elodea</i> denzitás  | 1                                               | 697,2 | <0,001 | 2                                 | 371,3 | <0,001 |
| Kölcsönhatás            | 4                                               | 17,7  | <0,001 | 8                                 | 12,1  | <0,001 |
| Hiba                    | 20                                              |       |        | 30                                |       |        |

12. táblázat A *Lemna*-kultúrák relatív növekedési rátájának, szárazanyag-tartalmának és klorofillkoncentrációjának varianciaanalízise a nitrogénkoncentráció és a *Ceratophyllum*-denzitásának függvényében. A *Lemna*-t és a *Ceratophyllum*-ot együtt neveltünk különböző nitrogénkoncentrációjú időszakosan frissített és statikus tápoldaton, különböző *Ceratophyllum*-denzitással kombinálva.

| A variancia forrása     | Időszakosan frissített tápoldatú kísérlet |        |        | Statikus tápoldatú kísérlet |         |        |
|-------------------------|-------------------------------------------|--------|--------|-----------------------------|---------|--------|
|                         | d.f.                                      | F      | P      | d.f.                        | F       | P      |
| Relatív növekedési ráta |                                           |        |        |                             |         |        |
| Nitrogén                | 4                                         | 215,21 | <0,001 | 4                           | 141,60  | <0,001 |
| <i>Ceratophyllum</i>    | 2                                         | 266,72 | <0,001 | 3                           | 1543,95 | <0,001 |
| Kölcsönhatás            | 8                                         | 9,65   | <0,001 | 12                          | 22,81   | <0,001 |
| Hiba                    | 30                                        |        |        | 40                          |         |        |
| Szárazanyagtartalom     |                                           |        |        |                             |         |        |
| Nitrogén                | 4                                         | 34,1   | <0,001 | 4                           | 40,81   | <0,001 |
| <i>Ceratophyllum</i>    | 2                                         | 6,1    | <0,001 | 3                           | 132,96  | <0,001 |
| Kölcsönhatás            | 8                                         | 3,4    | 0,006  | 12                          | 3,53    | 0,001  |
| Hiba                    | 30                                        |        |        | 40                          |         |        |
| Klorofillkoncentráció   |                                           |        |        |                             |         |        |
| Nitrogén                |                                           |        |        | 4                           | 61,12   | <0,001 |
| <i>Ceratophyllum</i>    |                                           |        |        | 3                           | 208,56  | <0,001 |
| Kölcsönhatás            |                                           |        |        | 12                          | 5,51    | <0,001 |
| Hiba                    |                                           |        |        | 40                          |         |        |

13. táblázat. Általánosított lineáris modell statisztikai eredményei multinomiális valószínűség eloszlással és logit kapcsolatfüggvénnyel, valamint a *Lemna gibba* DAFOR borítottsági osztályával, mint függő változóval és az összes nitrogénnel, mint független változóval a magyar felszíni vizek (n=305) és a holland vízelvezető csatornák (n=67) felméréseiben.

| Paraméter       | B       | Std Hiba | 95%<br>Confidencia<br>intervallum |       | Wald  | Hipotézis teszt |            |       |
|-----------------|---------|----------|-----------------------------------|-------|-------|-----------------|------------|-------|
|                 |         |          | Alsó                              | Felső |       | Wald<br>négyzet | Chi-<br>df | Sig   |
| <i>L. gibba</i> | DAFOR=0 | 1,433    | 0,1807                            | 1,079 | 1,787 | 62,883          | 1          | 0,000 |
|                 | DAFOR=1 | 1,980    | 0,1969                            | 1,594 | 2,365 | 101,104         | 1          | 0,000 |
|                 | DAFOR=2 | 2,550    | 0,2226                            | 2,114 | 2,986 | 131,249         | 1          | 0,000 |
|                 | DAFOR=3 | 3,384    | 0,2783                            | 2,838 | 3,929 | 147,786         | 1          | 0,000 |
|                 | DAFOR=4 | 4,536    | 0,4177                            | 3,717 | 5,355 | 117,907         | 1          | 0,000 |
| Összes N        |         | 0,161    | 0,0416                            | 0,079 | 0,242 | 14,902          | 1          | 0,000 |

14. táblázat. Általánosított lineáris modell statisztikai eredményei multinomiális valószínűség eloszlással és logit kapcsolatfüggvénnyel, valamint a *Ceratophyllum demersum* DAFOR borítottsági osztályával, mint függő változóval és az összes nitrogénnel, mint független változóval a magyar felszíni vizek (n=305) és a holland vízelvezető csatornák (n=67) felméréseiben.

| Paraméter          | B       | Std Hiba | 95%<br>Confidencia<br>intervallum |        | Wald   | Hipotézis teszt |            |       |
|--------------------|---------|----------|-----------------------------------|--------|--------|-----------------|------------|-------|
|                    |         |          | Alsó                              | Felső  |        | Wald<br>négyzet | Chi-<br>df | Sig   |
| <i>C. demersum</i> | DAFOR=0 | -2,763   | 0,2218                            | -3,198 | 2,328  | 155,118         | 1          | 0,000 |
|                    | DAFOR=1 | -0,954   | 0,1607                            | -1,269 | -0,639 | 35,232          | 1          | 0,000 |
|                    | DAFOR=2 | -0,364   | 0,1545                            | -0,666 | -0,061 | 5,537           | 1          | 0,019 |
|                    | DAFOR=3 | 0,689    | 0,1611                            | 0,373  | 1,005  | 18,293          | 1          | 0,000 |
|                    | DAFOR=4 | 1,615    | 0,1936                            | 1,236  | 1,995  | 69,577          | 1          | 0,000 |
| Összes N           |         | -0,191   | 0,0384                            | -0,266 | -0,115 | 24,621          | 1          | 0,000 |

15. táblázat. A *Lemna* relatív növekedési rátájának (*Lemna* RNR<sub>4-12</sub>), a víz pH-értékének, a *Ceratophyllum* RNR-értékének és a planktonikus és epifitikus algák biomasszájának varianciaanalízise a nitrogénkoncentráció, a *Ceratophyllum* és a csigák függvényében. A *Lemna* és a *Ceratophyllum* együttnevelése két különböző kiindulási nitrogénkoncentrációjú vízben történt, csigák jelenlétében és hiányában.

| Variancia forrása                       | df | F      | P      |
|-----------------------------------------|----|--------|--------|
| <i>Lemna</i> RNR <sub>4-12</sub>        |    |        |        |
| Nitrogén                                | 1  | 15,73  | 0,001  |
| <i>Ceratophyllum</i>                    | 1  | 60,167 | <0,001 |
| Csiga                                   | 1  | 14,038 | 0,001  |
| Nitrogén × <i>Ceratophyllum</i>         | 1  | 1,043  | 0,318  |
| Nitrogén × Csiga                        | 1  | 0,146  | 0,706  |
| <i>Ceratophyllum</i> × Csiga            | 1  | 0,076  | 0,785  |
| Nitrogén × <i>Ceratophyllum</i> × Csiga | 1  | 5,003  | 0,036  |
| Hiba                                    | 22 |        |        |
| pH (4. nap)                             |    |        |        |
| Nitrogén                                | 1  | 0,645  | 0,43   |
| <i>Ceratophyllum</i>                    | 1  | 75,306 | <0,001 |
| Csiga                                   | 1  | 9,897  | 0,005  |
| Nitrogén × <i>Ceratophyllum</i>         | 1  | 3,43   | 0,077  |
| Nitrogén × Csiga                        | 1  | 0,025  | 0,875  |
| <i>Ceratophyllum</i> × Csiga            | 1  | 0,733  | 0,401  |
| Nitrogén × <i>Ceratophyllum</i> × Csiga | 1  | 0,035  | 0,853  |
| Hiba                                    | 22 |        |        |
| <i>Ceratophyllum</i> RNR                |    |        |        |
| Nitrogén                                | 1  | 1,232  | 0,299  |
| Csiga                                   | 1  | 9,781  | 0,014  |
| Nitrogén × Csiga                        | 1  | 0,651  | 0,443  |
| Hiba                                    | 8  |        |        |
| Algabiomassza                           |    |        |        |
| Nitrogén                                | 1  | 10,827 | 0,011  |
| Csiga                                   | 1  | 66,28  | <0,001 |
| Nitrogén × Csiga                        | 1  | 13,575 | 0,006  |
| Hiba                                    | 8  |        |        |

16. táblázat A változók varianciaanalízise (víz N- és P-eltávolítás, az élőlények N-koncentrációja, az élőlények N-felvétele) *Lemna*- *Ceratophyllum* társkultúrákban. A *Lemna* és a *Ceratophyllum* társkultúrákat 5 mg L<sup>-1</sup> nitrogénkoncentrációjú vízben neveltük csigák jelenlétében és hiányában.

| forrás | Függő változó                       | df | F     | P      |
|--------|-------------------------------------|----|-------|--------|
| Csigá  | N-eltávolítás vízből                | 1  | 101,8 | 0,001  |
|        | P-eltávolítás vízből                | 1  | 160   | <0,001 |
|        | Lemna N-koncentráció                | 1  | 15,6  | 0,017  |
|        | <i>Lemna</i> N-felvétel             | 1  | 39,4  | 0,003  |
|        | <i>Ceratophyllum</i> N-koncentráció | 1  | 21,5  | 0,01   |
|        | <i>Ceratophyllum</i> N-felvétel     | 1  | 22,2  | 0,009  |
|        | Alga N-koncentráció                 | 1  | 2,3   | 0,207  |
|        | Alga N-felvétel                     | 1  | 36,2  | 0,004  |
| Hiba   | N-eltávolítás vízből                | 4  |       |        |
|        | P-eltávolítás vízből                | 4  |       |        |
|        | Lemna N-koncentráció                | 4  |       |        |
|        | <i>Lemna</i> N-felvétel             | 4  |       |        |
|        | <i>Ceratophyllum</i> N-koncentráció | 4  |       |        |
|        | <i>Ceratophyllum</i> N-felvétel     | 4  |       |        |
|        | Alga N-koncentráció                 | 4  |       |        |
|        | Alga N-felvétel                     | 4  |       |        |

17. táblázat. A független (Csiga, *Ceratophyllum*, Nitrogén) és a függő változók (pH, *Ceratophyllum*-, *Lemna*-, Alga-biomassza) közötti összefüggéseket leíró strukturális egyenletmodell (SEM) leíró statisztikái. A SEM-et a teljes adathalmazból számítottuk ki. Az aláhúzott standardizált útkoefficiensek (SPC) az 53. ábrán láthatók.

|                                           |                |                 |                |                   |               |              |
|-------------------------------------------|----------------|-----------------|----------------|-------------------|---------------|--------------|
| <b>Modell: teljes</b>                     |                |                 |                |                   |               |              |
| Model paraméterek száma                   |                |                 |                | 17                |               |              |
| Megfigyelések száma                       |                |                 |                | 24                |               |              |
| Akaike (AIC)                              |                |                 |                | 441,303           |               |              |
| Bayes információ kritérium (BIC)          |                |                 |                | 461,33            |               |              |
| Mintavétel mérettel korrigált Bayes (BIC) |                |                 |                | 408,663           |               |              |
| <b>Regresszió:</b>                        | <b>Becslés</b> | <b>Std,hiba</b> | <b>z-érték</b> | <b>P(&gt; z )</b> | <b>Std,lv</b> | <b>SPC</b>   |
| <b>pH ~</b>                               |                |                 |                |                   |               |              |
| Csiga                                     | -0,756         | 0,088           | -8,577         | <0,001            | -0,76         | <u>-0,52</u> |
| <i>Ceratophyllum</i>                      | 0,092          | 0,006           | 16,549         | <0,001            | 0,09          | <u>0,80</u>  |
| Nitrogén                                  | 0,079          | 0,02            | 4,025          | <0,001            | 0,08          | <u>0,25</u>  |
| <i>Ceratophyllum</i> ~                    |                |                 |                |                   |               |              |
| Csiga                                     | 0,778          | 2,556           | 0,304          | 0,761             | 0,78          | 0,06         |
| Nitrogén                                  | -0,064         | 0,568           | -0,112         | 0,911             | -0,06         | -0,02        |
| <i>Lemna</i> ~                            |                |                 |                |                   |               |              |
| Csiga                                     | 0,688          | 0,165           | 4,171          | <0,001            | 0,69          | <u>0,42</u>  |
| <i>Ceratophyllum</i>                      | -0,063         | 0,011           | -5,509         | <0,001            | -0,06         | <u>-0,48</u> |
| Nitrogén                                  | 0,214          | 0,037           | 5,856          | <0,001            | 0,21          | <u>0,59</u>  |
| <b>Algae~</b>                             |                |                 |                |                   |               |              |
| Csiga                                     | -45,288        | 18,657          | -2,427         | 0,015             | -45,29        | -0,44        |
| Nitrogén                                  | 4,068          | 4,146           | 0,981          | 0,327             | 4,07          | 0,18         |
| <b>Kovarianciák:</b>                      |                |                 |                |                   |               |              |
| <b>pH ~</b>                               |                |                 |                |                   |               |              |
| <i>Lemna</i>                              | 0,014          | 0,018           | 0,804          | 0,421             | 0,014         | 0,17         |
| Alga                                      | -6,059         | 2,362           | <b>-2,565</b>  | 0,01              | -6,059        | -0,61        |
| <i>Lemna</i> ~                            |                |                 |                |                   |               |              |
| Alga                                      | -9,299         | 4,217           | -2,205         | 0,027             | -9,30         | -0,50        |
| <b>Varianciák:</b>                        |                |                 |                |                   |               |              |
| pH                                        | 0,047          | 0,013           | 3,464          | 0,001             | 0,05          | 0,09         |
| <i>Ceratophyllum</i>                      | 39,214         | 11,32           | 3,464          | 0,001             | 39,21         | 1,00         |
| <i>Lemna</i>                              | 0,163          | 0,047           | 3,464          | 0,001             | 0,16          | 0,25         |
| Alga                                      | 2088,44        | 602,881         | 3,464          | 0,001             | 2088,44       | 0,78         |

18. táblázat. A független (Csigá, *Ceratophyllum*, Nitrogén) és a függő változók (pH, *Ceratophyllum*-, *Lemna*- és Alga-biomassza) közötti összefüggéseket leíró strukturális egyenletmodell (SEM) leíró statisztikái. A SEM-et olyan korlátozott adathalmazból számítottuk ki, ahol a *Ceratophyllum* jelen volt. Az aláhúzott standardizált útkoefficiensek (SPC) az 53. ábrán láthatók.

| <b>Model: <i>Ceratophyllum</i> jelenléte</b> |                |                 |                |                   |               |              |
|----------------------------------------------|----------------|-----------------|----------------|-------------------|---------------|--------------|
| Model paraméterek száma                      | 17             |                 |                |                   |               |              |
| Megfigyelések száma                          | 12             |                 |                |                   |               |              |
| Akaike (AIC)                                 | 128.039        |                 |                |                   |               |              |
| Bayes információ kritérium (BIC)             | 136.283        |                 |                |                   |               |              |
| Mintavételmérettel korrigált Bayes (BIC)     | 84.876         |                 |                |                   |               |              |
| <b>Regresszió:</b>                           | <b>Becslés</b> | <b>Std.hiba</b> | <b>z-érték</b> | <b>P(&gt; z )</b> | <b>Std.lv</b> | <b>SPC</b>   |
| <b>pH ~</b>                                  |                |                 |                |                   |               |              |
| Csigá                                        | -0,394         | 0,046           | -8,508         | <0,001            | -0,39         | -0,87        |
| <i>Ceratophyllum</i>                         | 0,01           | 0,021           | 0,471          | 0,638             | 0,01          | 0,05         |
| Nitrogén                                     | 0,051          | 0,008           | 6,536          | <0,001            | 0,05          | 0,50         |
| <i>Ceratophyllum</i> ~                       |                |                 |                |                   |               |              |
| Csigá                                        | 1,555          | 0,413           | 3,767          | <0,001            | 1,56          | <u>0,71</u>  |
| Nitrogén                                     | -0,127         | 0,092           | -1,385         | 0,166             | -0,13         | <u>-0,26</u> |
| <i>Lemna</i> ~                               |                |                 |                |                   |               |              |
| Csigá                                        | 0,523          | 0,18            | 2,904          | 0,004             | 0,52          | 0,53         |
| <i>Ceratophyllum</i>                         | 0,052          | 0,073           | 0,709          | 0,478             | 0,05          | 0,11         |
| Nitrogén                                     | 0,144          | 0,033           | 4,44           | <0,001            | 0,14          | 0,65         |
| <b>Alga~</b>                                 |                |                 |                |                   |               |              |
| Csigá                                        | -90,575        | 14,918          | -6,072         | <0,001            | -90,58        | <u>-0,82</u> |
| Nitrogén                                     | 8,135          | 3,315           | 2,454          | 0,014             | 8,14          | <u>0,33</u>  |
| <b>Kovarianciák:</b>                         |                |                 |                |                   |               |              |
| <b>pH ~</b>                                  |                |                 |                |                   |               |              |
| <i>Lemna</i>                                 | -0,002         | 0,004           | -0,582         | 0,561             | 0,00          | -0,17        |
| Alga                                         | 0,553          | 0,451           | 1,227          | 0,22              | 0,55          | <u>0,38</u>  |
| <i>Lemna</i> ~                               |                |                 |                |                   |               |              |
| Algae                                        | -4,219         | 2,184           | -1,932         | 0,053             | -4,22         | <u>-0,67</u> |
| <b>Varianciák:</b>                           |                |                 |                |                   |               |              |
| pH                                           | 0,003          | 0,001           | 2,449          | 0,014             | 0,00          | 0,06         |
| <i>Ceratophyllum</i>                         | 0,511          | 0,209           | 2,449          | 0,014             | 0,51          | 0,43         |
| <i>Lemna</i>                                 | 0,059          | 0,024           | 2,449          | 0,014             | 0,06          | 0,24         |
| Alga                                         | 667,631        | 272,559         | 2,449          | 0,014             | 667,63        | 0,22         |

19. táblázat. Az algák és a víz tápanyagai (foszfát, szervesetlen nitrogén), valamint a csigák és az algák közötti kölcsönhatásokat leíró strukturális egyenletmodell (SEM) leíró statisztikái. A SEM-et abból a korlátozott adathalmazból számoltuk ki, amelyben a *Ceratophyllum* 5 mg N L<sup>-1</sup> koncentráció mellett volt jelen. Az aláhúzott standardizált útkoefficiens (SPC) 53. ábrán látható.

**Model: *Ceratophyllum* jelen van, N: 5 mg L<sup>-1</sup>**

|                                          |        |
|------------------------------------------|--------|
| Model paraméterek száma                  | 7      |
| Megfigyelések száma                      | 6      |
| Akaike (AIC)                             | 42.42  |
| Bayes információ<br>kritérium (BIC)      | 40.962 |
| Mintavételmerettel korrigált Bayes (BIC) | 20.73  |

| <b>Regresszió:</b>   | <b>Becslés</b> | <b>Std.hiba</b> | <b>z-érték</b> | <b>P(&gt; z )</b> | <b>Std.lv</b> | <b>SPC</b>   |
|----------------------|----------------|-----------------|----------------|-------------------|---------------|--------------|
| <b>Foszfor ~</b>     |                |                 |                |                   |               |              |
| Alga                 | -0,003         | 0               | -8,373         | 0                 | -0,003        | -0,96        |
| <b>Nitrogén ~</b>    |                |                 |                |                   |               |              |
| Alga                 | -0,019         | 0,003           | -6,274         | 0                 | -0,019        | <u>-0,93</u> |
| <b>Alga ~</b>        |                |                 |                |                   |               |              |
| Csiga                | -131,57        | 16,775          | -7,843         | 0                 | -131,57       | -0,96        |
| <b>Kovarianciák:</b> |                |                 |                |                   |               |              |
| <b>Foszfor ~</b>     |                |                 |                |                   |               |              |
| Nitrogén             | 0,028          | 0,016           | 1,702          | 0,089             | 0,028         | 0,97         |
| <b>Varianciák:</b>   |                |                 |                |                   |               |              |
| Foszfor ~            | 0,003          | 0,002           | 1,732          | 0,083             | 0,003         | 0,08         |
| Nitrogén ~           | 0,251          | 0,145           | 1,732          | 0,083             | 0,251         | 0,13         |
| Alga                 | 422,116        | 243,709         | 1,732          | 0,083             | 422,116       | 0,09         |

Nyíregyháza, 2025. augusztus 25.

.....  
Dr. Szabó Sándor