

XXXII OTDK BIOLÓGIA SZEKCIÓ

**Ki mikor győz a békalencse-tócsagaz
versenyben?**

Vicei Tibor Tamás és Koleszár Gergő

Biológia BSC. 3. évfolyam

Nyíregyházi Főiskola Környezettudományi Intézet

Témavezető: Dr. Szabó Sándor

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés	2
1.1 Célkitűzés.....	3
2. Irodalmi áttekintés.....	4
2.1 Kompetitív kölcsönhatások békalencsés társulásokban	4
2.1.1 Békalencse intraspecifikus kompetíció	4
2.1.2 Alga-békalencse kompetíció.....	5
2.1.3 Békalencse-szubmerz növény kompetíció.....	6
2.2 Kezelések hatásainak mérése békalencse-kultúrákon.....	6
3. Anyag és módszer	8
3.1 Általánosan használt módszerek: békalencsék nevelése.	8
3.2 Tócsagaz hatása a békalencsékre statikus tápoldaton	9
3.3 Tócsagaz hatása a békalencsékre félig átfolyó tápoldaton.....	10
3.4 Békalencsék tócsagazra gyakorolt hatása	11
3.5 Perifita algák szerepe a tócsagaz-békalencse kompetícióban.....	11
3.6 Statisztikai módszerek.....	12
4. Eredmények	13
4.1 Tócsagaz hatása a békalencsékre statikus tápoldaton	13
4.2 Tócsagaz hatása a békalencsékre félig átfolyó tápoldaton (1 mgP l⁻¹).....	14
4.3 Tócsagaz hatása a békalencsékre félig átfolyó tápoldaton (N:P=5).....	16
4.4 Békalencsék tócsagazra gyakorolt hatása	19
4.5 Perifita algák szerepe a tócsagaz-békalencse kompetícióban.....	21
5. Az eredmények értékelése, következtetések.....	23
6. Összefoglalás	26

1. Bevezetés

A természetes vizekbe történő antropogén nitrogén- és a foszforkibocsátás hatására a csatornák és kistavak felszínét a szabadon úszó hínár tagjai (*Lemna*, *Spirodela*, *Salvinia* stb.) népesíthetik be nagy tömegben (Portielje és Roijackers, 1985). A fenti eutrofizációs folyamat számos kedvezőtlen következményt von maga után: a víz oldott oxigénkoncentrációjának csökkenését, a halak és a szubmerz vízinövények pusztulását (Moris et al. 2003), a biológiai diverzitás drasztikus hanyatlását (Jansen és Puijenbroek 1998). Az úszó hínárnövényzet inváziójának kockázatát a globális felmelegedés még tovább fokozza (Netten et al. 2010).

A vízi makrofitonok között létező fő működési csereviszony (trade-off) egyik eleme a tápelemfelvétel kapacitás maximalizálása, szemben a fényviszonyok optimalizálásával. Ez a csereviszony döntően meghatározhatja egy tápelem gradiens mentén a szabadon úszó (free floating) növények kompetitív előnyét a szubmerz növényekkel szemben. Az úszó növények helyzetüknél fogva sűrű hínárszőnyegként beárnyékolják a vízteret, ezáltal lehetetlenné teszik a szubmerz növények túlélését. A szubmerz növények viszont valószínűleg a rendelkezésre álló tápelemek elvonásán keresztül befolyásolják az úszó emerz növények növekedését. A kompetíció különösen erős lehet a nitrogén tekintetében. A szerves N koncentráció a szubmerz hínárállományok víztestjeiben gyakran kimutatási határérték alatti (Goulder 1969). Ezt az alacsony tápelemkoncentrációt nemcsak a makrofitonok tápelem felvétele okozza, hanem ezen túlmenően a növényeken élő perifita algák tápelem felvétele is (Scheffer, 1998).

A fent részletezett kölcsönhatások eredményeként a fényért és a tápelemekért folyó verseny az úszó és a szubmerz növények között aszimmetrikus. Emiatt az úszó hínárnövények inkább eutróf lentikus körülmények között válnak dominánssá, míg a szubmerz növények inkább alacsonyabb trofikus feltételek mellett. (Portielje és Roijackers 1995, Scheffer et al. 2003). A szubmerz növényzet 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 a stabil dominanciáját eredményezheti (Scheffer et al. 2003).

E két növénycsoport közötti kölcsönhatásokkal eddig viszonylag csak kevés tanulmány foglalkozott. Ezek nagy része is csak az úszó növények szubmerz növényekre gyakorolt hatására fektetett hangsúlyt. A szubmerz növények úszó növényekre gyakorolt hatásáról viszont nagyon hiányos ismereteink vannak. Farchhammer (1999) szerint ez a hatás

jelentéktelen mértékű. Ennek azonban ellentmond az a terepi megfigyelés, hogy a sűrű szubmerz hínárállományok fölött az úszó növények denzitása nagyon alacsony (Mclay 1974, Scheffer et al. 2003). Ez utóbbit erősíti az a laboratóriumi vizsgálat is, mely a gyökerező szubmerz növények (*Elodea nuttallii*) úszó makrofitonokra (*Lemna gibba*) gyakorolt intenzív gátlóhatásait bizonyította (Szabó et al. 2010).

Hazánkban a békalencséhez hasonló környezeti feltételek mellett a szubmerz, nem gyökerező makrofitonok közül az érdes tócsagaz (*Ceratophyllum demersum*) szintén rendkívül versenyképes. Eutróf kisvizekben és csatornáknban sűrű hínárszőnyeget alakít ki és gyakran együtt él a békalencse hínár tagjaival is. Nem ismeretes viszont hogy a domináns érdes tócsagaz-hínár a gyökerező vízinövényekhez (pl. átokhínár) hasonlóan vajon képes-e meggátolni, hogy az úszó vízi növényzet (békalencsék) stabil dominanciája kialakuljon. A kompetíció kimenetelét a szubmerz hínárállományon élő perifita algák is jelentősen befolyásolhatják, mivel jelentős szerepet játszanak a víz tápelem-koncentrációjának alakulásában (Scheffer 1998). A tápelemek közül a nitrogén, a foszfor koncentrációja valamint ezek aránya szintén módosíthatja a kompetíció kimenetelét. (Barko és Smart, 1986, Smith 2014).

1.1 Célkitűzés

Vizsgálatunkban az alábbi kérdésekre szeretnénk választ kapni.

Az érdes tócsagaz (nem gyökerező szubmerz) és a púpos békalencse (úszó emerz) fényért és tápelemekért folyó versengésekor a két növénycsoport:

- Milyen hatást gyakorol egymásra?
- Mely tápelemviszonyok között alakíthat ki stabil dominanciát?
- A stabil állapotok között az átmeneti állapotok nyomon követhetőek-e?
- Milyen szerepe van a makrofitonokon élő perifita algáknak a kompetícióban?

2. Irodalmi áttekintés

2.1 Kompetitív kölcsönhatások békalencsés társulásokban

A békalencse fajok fő kompetítorai a hasonló életmódot élő felszínen szabadúszó fajok (más *Lemnaceae* fajok, *Azolla*, *Salvinia*, *Eichornia*). A versenytársak másik csoportját az alzaton gyökerező vízinövények alkotják (Scheffer et al. 2003, Farkas et al. 2007, Szabó et al. 2010). A vízfelszínt sűrű rétegükkel bevonó algafajok szintén a békalencsék vetélytársai (Zirschky és Reed 1988, Szabó et al. 1998 Roijackers et al. 2004). Különösen a vízfelszínen sűrű bevonatréteget alkotó fonalas algák (*Spirogyra*) gátolják a békalencsék növekedését (Landolt 1986). Gyakran, ha az algatakaró gázfejlődés következtében habszerűen felemelkedik, a békalencsék vízzel való kapcsolata megszakad, amely az egyedek kiszáradásához vezet. Rejmankova (1975) beszámolt arról, hogy a zöldalgák erősen gátolták a *L. gibba* szaporodását.

2.1.1 Békalencse intraspecifikus kompetíció

A biotikus tényezők köréből viszonylag kevés eredmény született az intraspecifikus kompetíció okainak tanulmányozásával kapcsolatban. Dreiver és mtsi. (2005) szerint a növekedési ráta denzitás növekedésével szignifikánsan csökkent, 180 g m^{-2} érték fölött pedig negatív értékű lett. A békalencsék interspecifikus kompetíciója egyrészt a fényért, másrészt a tápelemekért folyó kompetícióból tevődik össze. A fényért folyó verseny a hínárszőnyeg vastagodásával egyre erősödik, mivel az alul levő szártagokat egyre kevesebb fény éri. A tápelemekért folyó kompetíció szintén erősödhet a denzitás növekedésével, melynek értéke nagymértékben gyengülhet a rendszer tápelemterhelésének emelkedésével. Farkas és mtsi. (2007) tanulmányukban egy olyan módszert dolgoztak ki mellyel laboratóriumi körülmények között lehet vizsgálni e növénycsoport intraspecifikus kompetícióját. A módszer segítségével a púpos békalencse (*Lemna gibba*) intraspecifikus kompetíciójában alacsonyabb tápelemkoncentráción ($0,5\text{-}5 \text{ mg N l}^{-1}$) a tápelemekért folyó kompetíció volt erősebb, míg magasabb tápelemkoncentráción ($15\text{-}30 \text{ mg N l}^{-1}$) a fényért folyó kompetíció. Vizsgálták az intraspecifikus kompetíció trendjét a denzitás függvényében. Mind a tápelemekért, mind a fényért folyó intraspecifikus kompetíció hatására a *Lemna* kultúrák szaporodási rátája akár 60-80%-kal is csökkent. Optimális tápelemellátás mellett a maximális hozamot $17\text{-}40 \text{ g m}^{-2}$

közötti denzitáson lehetett fenntartani. E feletti denzitáson a növények önárnyékolása már gátlólag hatott a bioprodukcóra.

2.1.2 Alga-békalencse kompetíció.

Kísérletek axenikus körülmények között

Szabó és mtsi. (1998) izolálták a békalencsés kistavakban élő leggyakoribb algákat, és megvizsgálták ezek axenikus púpos békalencse (*Lemna gibba*) kultúrákra gyakorolt hatásait. A vizsgálatok során algatoxinok és allelopátikus anyagok nem játszottak szerepet a békalencsék növekedésgátlásában. Egyes algák a békalencse-szártagokhoz történő közvetlen érintkezésükkel gátolták a békalencsék szaporodását (kontaktgátlás). A békalencsére gátló hatást kifejtő algák közül a *Sphaerellopsis* sp., *Chlamydomonas ehrenbergii*, *Lyngbya limnetica* és az *Oscillatoria redekei* faj mutatott kontaktgátló hatást (Szabó 1998, Roijackers et al. 2004). Alacsony békalencse-borítottság mellett a békalencsék az alga-békalencse kompetícióban "alulmaradtak", mivel a tápelemeket az algák nagyobb intenzitással vették fel. A tápoldat elemösszetételének változását az algák határozták meg, míg a *Lemna* szártagok algák jelenlétében a tápoldat összetételére és az algák szaporodására nem voltak hatással. Az algakezelésnek kitett oldatok tápelem-koncentrációjának csökkenése - foszfor, vas és mangán esetén - a rajtuk tenyésztő *Lemna* szártagok elemkoncentrációjának csökkenésében is megmutatkozott (Szabó 1998, Szabó et al. 1999).

Kísérletek akváriumi körülmények között

Roijackers és mtsi. (2004) akváriumi körülmények között vizsgálták az algák (*Scenedesmus conspicua*, *Chlorella* sp., *Chlamydomonas* sp.) és a púpos békalencse (*Lemna gibba*) közötti kompetíciót. Faktoriális kísérletükben vizsgálták a kompetíció erősségét öt különböző nitrogén koncentráción (0,1 – 50 mg N.l⁻¹) és négy árnyékolási szinten mely 0 – 100 % közötti békalencse borítást imitált. Közepes nitrogén koncentrációig (0.1-1 mg N l⁻¹) az algák a békalencsék növekedését erősen (60-62%) gátolták azokban a tenyészedenyekben, ahol az algák nem voltak leárnyékolva. Az algák gátló hatása mérséklődött magas nitrogén koncentráción és árnyékolásuk előrehaladtával. 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) (Szabó et al. 2005).

2.1.3 Békalencse-szubmerz növény kompetíció

A gyökerező szubmerz növények közül az aprólevelű átokhínár (*Elodea nuttallii*) és a békalencsék közötti kompetitív kölcsönhatásokat Scheffer és mtsi. (2003) továbbá Szabó és mtsi. (2010) vizsgálták laboratóriumi körülmények között. Különböző kiindulási átokhínár-békalencse biomasszaarányból kiindulva a víz tápelemkoncentrációjának függvényében a kísérlet végére (57 nap) alternatív stabil állapotok jöttek létre a két növénycsoport között. A szubmerz növények hatására a víz tápelemösszetétele jelentősen megváltozott. A tápoldatban levő N, P, Fe és Mn a békalencsék minimális növekedéséhez szükséges szint alá csökkent. A víz tápelem hiányát jól tükrözte a békalencsék lecsökkent szöveti N- és Mn-koncentrációja is. Átokhínár hatására 8 mg/g-ra csökkent a szártagok N koncentrációja ami már jóval alatta van az optimálisan növekedésű *Lemna* kultúrákéénak. A tápelemelvonáson túl további gátló hatások is szerepet játszhatottak. Ezek közül a magas pH már a *Lemna*-alga kompetícióban is kulcstényezőnek bizonyult a békalencsék növekedésgátlásában (Roijackers et al. 2004, Szabó et al. 2005).

2.2 Kezelések hatásainak mérése békalencse-kultúrákon

A békalencsék széles körben elterjedt tesztorganizmusok, mivel laboratóriumi körülmények között egyszerűen tenyésztethetők, gyorsan növekednek, és klónjaik nagyfokú genetikai homogenitást mutatnak. A különféle hatások indikálására az eddigi vizsgálatok legnagyobb részében a növekedési ráta értékének változását alkalmazták. A békalencse-kultúrák relatív növekedési rátáját (k) egy adott időintervallumra (t) a következő képlet alapján kapjuk meg:

$$k = \frac{\ln(N_t) - \ln(N_0)}{t}$$

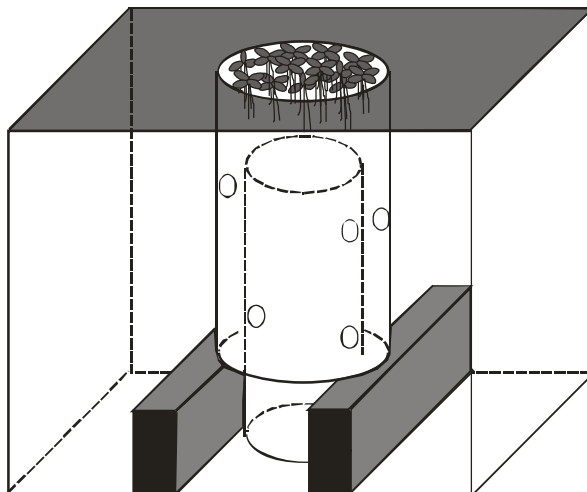
ahol k = növekedési ráta, N_0 = a kiindulási békalencse-kultúra szártagszáma, N_t = a békalencse-kultúra szártagszáma t időpontban, t = a kísérlet időtartama (napok) (Landolt és Kandeler 1987).

A relatív növekedési ráta nemzetközi rövidítése RGR (relative growth rate). Ennek meghatározása több más paraméter alapján is történhet: egyedszám, levélfelület, száraz tömeg. A növekedési ráta mérésén túlmenően a kezelések indikálására a következő módszerek is alkalmazhatók: klorofillkoncentráció (Szabó et al. 1998, 2003, 2004, 2005, 2010, antocián-képződés, karotinoid tartalom, gázcsere (Lakatos és et al. 1993), fotoszintetikus aktivitás

(fluoreszcencia-indukció) mérése (Frankart és et al. 2002, Oláh és et al. 2008). Az összehasonlító vizsgálatok tanulsága szerint a békalencse-kultúrák klorofilltartalma érzékenyebben mutatta a különböző kezelések gátló hatását, mint a kultúrák egyedszáma vagy száraztömeg-értéke (Stiles et al. 1994, Szabó et al. 2003, 2005, Roijackers et al. 2004).

3. Anyag és módszer

3.1 Általánosan használt módszerek: békalencsék nevelése.



1. ábra. Békalencse kontrollkultúra a békalencsék optimális tenyésztéséhez statikus tápoldaton..

A békalencsék exponenciális növekedésének fenntartása állandó tápelemellátást igényel, úgy hogy közben az egyedek növekedése során elkerüljük a túlszűfolt állapotot. Ha viszont a vízfelszín nincs teljesen lefedve békalencsékkel, akkor a tápoldat 3-4 nap alatt gyorsan bealgásodik. Az algásodás tápelemhiányhoz vezet, ami miatt a békalencsék növekedése lelassul (Szabó és mtsi. 1998, 1999, 2005). Az egyik megoldás, ha átfolyó rendszerű akváriumokat állítunk össze. Ennek kialakítása azonban meglehetősen körülményes, mivel nagy mennyiségű tápoldatot igényel. Egy másik bevált módszer, ha a növényeket egy nagyobb sötét falú 2 l-es akváriumban elhelyezett tartó csövekben neveljük. Az akváriumok aljára 2 db PVC hasábot helyezünk. A hasábokra egy 2 cm átmérőjű PVC-csövet rakunk, melybe adott mennyiségű békalencsét helyezünk. A kultúrákban a csövön kívüli vízfelszínt sötét műanyag lemezzel takarjuk le, hogy kiküszöböljük az algák elszaporodását. Amint a békalencsék borítása eléri a tartócső 100%-át, a csövet egy nagyobb átmérőjűre (3, 4, 6, 8, 10 cm) cseréljük, míg az eredeti csövet az akvárium aljára helyezzük (**1. ábra**). Ezután a hengeren kívüli vízfelszínt egy nagyobb lyukméretű műanyaglemezzel takarjuk 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).

A vizsgálatokhoz szükséges púpos békalencsét (*Lemna gibba*) és érdes tócsagazt (*Ceratophyllum demersum*) Nyíregyháza mellett, az Igrice csatornából gyűjtöttünk. A növényeket Barko és Smart (1985) által kidolgozott tápoldaton tartottuk, majd NH_4NO_3 és K_2HPO_4 törzsoldatok hozzáadásával a kísérlet megkezdéséig a megadott N- és P-koncentráción preinkubáltuk. A tápoldat mikroelem tartalmát Tropica oldattal (10000 szerez hígítás) biztosítottuk. A növények nevelése $180 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ megvilágításon, 16/8 óra fotoperióduson, 25°C hőmérsékleten történt. A magas fényintenzitást 6 db 400W-os (35000 lumen/izzó) fémhalogén izzó (Philips HPI-T Plus) biztosította, a viszonylag állandó hőmérsékletet pedig a 6 m^2 területű vízhűtési medence, melyben az akváriumok elhelyezkedtek.

A kísérletek során vizsgáltuk, hogy különböző trofikus szinteken (N $0,2\text{--}10 \text{ mg l}^{-1}$) és tócsagaz denzitásokon ($0\text{--}20\text{g/tenyészedény}$) hogyan befolyásolja az érdes tócsagaz szubmerz hínárnövény a békalencsék növekedését (biomassza, növekedési ráta), hogyan hat a békalencse a tócsagaz növekedésére, továbbá a tócsagazon élő perifiton milyen szerepet játszik mindkét növénycsoport növekedésében.

3.2 Tócsagaz hatása a békalencsére statikus tápoldaton



2. ábra. Békalencse-tócsagaz ko-kultúrák statikus tápoldaton a kísérlet kezdetén (0. nap).

A kísérletet oly módon hajtottuk végre, hogy tisztán csak a tápelemekért folyó kompetíció hatását vizsgáljuk. Emiatt minimalizáltuk a békalencsék tócsagazra gyakorolt árnyékoló hatását. A kultúrákhoz 2 l-es tápoldatot tartalmazó akváriumokat használtunk. A kontroll kultúrában a kiindulási *Lemna* biomassa 0,1 g volt. A kontroll *Lemna*-kultúrákban a békalencsék optimális növekedését Szabó és mtsi. (2003) módszere segítségével biztosítottuk (ld. **1. ábra**). A szubmerz növényekkel kezelt békalencse-kultúrákba 0, 5 és 20 g nedves tömegű *Ceratophyllum* hajtást helyeztünk. A *Lemna-Ceratophyllum* ko-kultúrákat teljes faktoriális elrendezés alapján két féle nitrogénkoncentráción (0,5; 10 mgN l⁻¹) neveltük (**2. ábra**). A kísérletben az egyes kezeléseket háromszoros ismétlésben végeztük el: 3x2 kezelés, 18 tenyészedény. Tíz napon keresztül mértük a békalencsék nedves tömegét. A kísérlet végén a hínárnövényeket learattuk, megmértük a száraz és nedves tömegüket.

3.3 Tócsagaz hatása a békalencsére félig átfolyó tápoldaton



3 ábra. Békalencse-tócsagaz (0,5/5 g) ko-kultúra félig átfolyó tápoldaton, a kísérlet kezdetén (0. nap). A tápoldatot hetente kétszer a PVC csövön keresztül friss tápoldattal helyettesítettük.

A kultúrák 2 literes akváriumokban tenyésztettek, melyek tápadatait az akváriumban elhelyezett PVC csövön keresztül hetente kétszer 1 liter friss tápoldattal helyettesítettük. A

békalencsék kiindulási biomasszája 0,5 g volt. A szubmerz növényekkel kezelt békalencse-kultúrákba 0, 5, és 20 g nedves tömegű *Ceratophyllum* hajtást helyeztünk (3. ábra). A *Lemna-Ceratophyllum* ko-kultúrákat teljes faktoriális elrendezés alapján öt féle nitrogénkoncentráción (0,2; 0,5, 1, 2, 5 10 mgN l⁻¹) neveltük 20 és 28 napon keresztül. A kísérlet alatt három alkalommal mértük a tápoldat pH értékét és oldott O₂ koncentrációját továbbá a növények nedves tömegét. A kísérlet végén a kultúrákat learattuk, megmértük a növények száraz és nedves tömegét. A kísérleteket állandó foszfor koncentrációval (1 mgP l⁻¹), másrészt 5:1 nitrogén-foszfor koncentráció mellett is elvégeztük.

3.4 Békalencsék tócsagazra gyakorolt hatása

A kultúrák 2 literes akváriumokban tenyészték, melyek tápadatait hetente kétszer 1 liter friss tápoldattal helyettesítettük. A tenyészedenyekben a tócsagaz kiindulási biomasszája 5 g nedvestömegű volt. A kultúrákba 0g (kontroll) és 0,5 g nedves tömegű púpos békalencsét helyeztünk. A *Lemna-Ceratophyllum* ko-kultúrákat teljes faktoriális elrendezés alapján hat féle nitrogénkoncentráción (0,2, 0,5, 1, 2, 5, 10 mgN l⁻¹) neveltük 20 napon keresztül. A kísérlet alatt két alkalommal mértük a tápoldat pH értékét és oldott O₂ koncentrációját továbbá a növények nedves tömegét. A kísérlet végén a kultúrákat learattuk, megmértük a növények száraz és nedves tömegét. A kísérleteket 5:1 nitrogén-foszfor koncentráció mellett végeztük el.

3.5 Perifita algák szerepe a tócsagaz-békalencse kompetícióban

A kultúrákhoz 2 l-es tápoldatot tartalmazó akváriumokat használtunk. A kontroll kultúrában a kiindulási *Lemna* biomassa 0,1 g volt. A kontroll *Lemna*-kultúrákban a békalencsék optimális növekedését Szabó és mtsi. (2003) módszere segítségével biztosítottuk (1. ábra). A szubmerz növényekkel kezelt békalencse-kultúrákba 0 (kontroll) és 10 g nedves tömegű *Ceratophyllum* hajtást helyeztünk. A tócsagaz perifita algáinak békalencsére gyakorolt hatását *Lemna-Ceratophyllum* ko-kultúrákban pocsolyacsiga (*Radix labiata*) kezelésével minimalizáltuk mely köztudottan fogyasztja a szubmerz növények felületén élő algákat. Emiatt a *Lemna-Ceratophyllum* ko-kultúrák egy részébe akváriumonként 3 db nagy pocsolyacsigát helyeztünk. Mivel a pocsolyacsiga nem csak az algát, hanem a békalencsét is előszeretettel fogyasztja, technikailag meg kellett oldanunk, hogy a békalencsét tartó csövekbe a csigák ne juthassanak be. A kultúrákat két féle nitrogénkoncentráción (0,5; 5; mgN l⁻¹) neveltük. A kísérletben az egyes kezeléseket háromszoros ismétlésben végeztük el: 3x2 kezelés, 18 tenyészedeny. Tizenkét napon keresztül mértük a békalencsék nedves

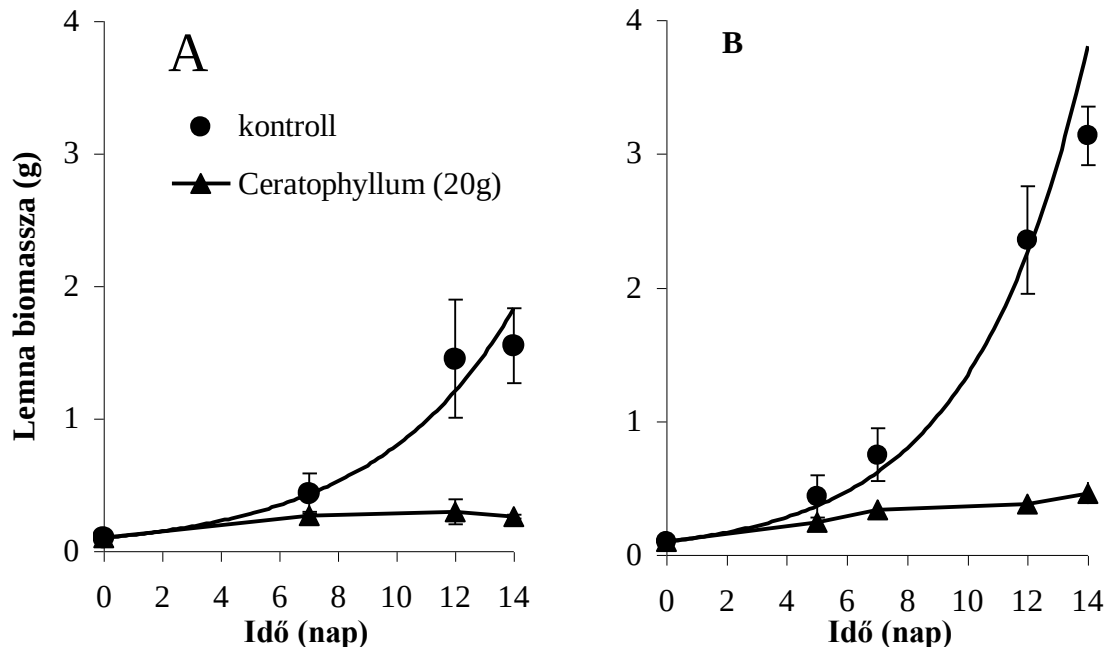
tömegét. A kísérlet végén a tócsagazt tartalmazó akváriumokban az akvárium és a hínárnövények felületéről ecsettel a perifita algákat óvatosan a tápoldatba mostuk. A tápoldatot redős szűrőpapíron (pórusátmérő 5-8 μ m) szűrtük, majd 60C^o –on történő szárítás után mértük az algák biomaszáját. Az akváriumokban tenyésztő békalencse és tócsagaz növények száraz és nedves tömegüket szintén lemértük.

3.6 Statisztikai módszerek

Az egyes tényezők (tócsagaz denzitás, nitrogén koncentráció, pocsolyacsiga jelenlét) a vizsgált függő változókra (biomassza, növekedési ráta) gyakorolt hatásának szignifikancia szintjeit varianciaanalízissel (ANOVA) becsültük. A kontrollkultúrákban és a kezelésnek kitett kultúrákban az egyes változók átlagainak összehasonlításához Dunnett t tesztet és Dunnett T3 alkalmazásával páronkénti összehasonlítást végeztünk. A változók normáeloszlásának ellenőrzése Kolmogorov-Smirnov teszt alkalmazásával történt. Az egyes összehasonlítandó csoportok között a függő változók varianciáinak homogenitás vizsgálatát Levene teszttel végeztük.

4. Eredmények

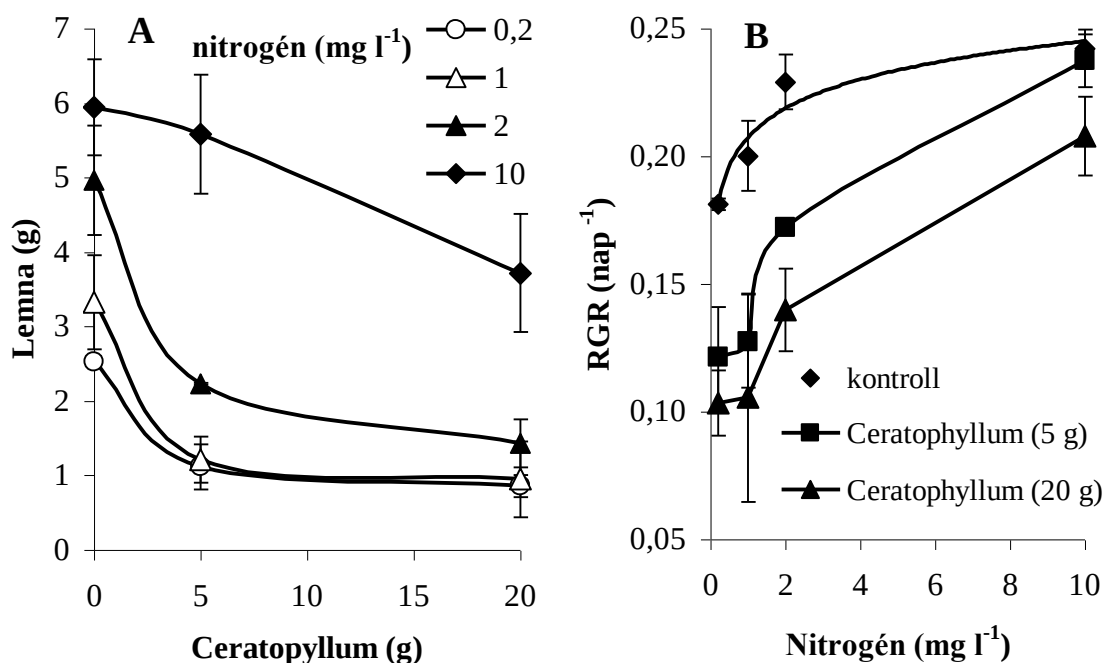
4.1 Tócsagaz hatása a békalencsére statikus tápoldaton



4. ábra. Érdes tócsagaz (*Ceratophyllum demersum*) hatása púpos békalencse (*Lemna gibba*) nedves tömegére 0,5 mg N l⁻¹ (A) és 10 mg N l⁻¹ (B) koncentrációjú tápoldaton. A hibasávok az eredmények szórásai, n=3.

A tápoldat nitrogénkoncentrációjának és a tócsagaznak és a köztük levő kölcsönhatásnak szignifikáns (ANOVA $P < 0,001$) hatása volt a békalencsék növekedésére (nedvestömeg, növekedési ráta). A kontroll kultúrákban magasabb nitrogén koncentráción (10 mg N l⁻¹) a békalencsék exponenciális növekedést mutattak (növekedési ráta 0,21 nap⁻¹), melynek mértéke a tápoldat nitrogénkoncentrációjának emelésével szignifikáns ($P < 0,001$) növekedést mutatott (1. ábra). A tócsagaz növények jelenlétében a békalencsék növekedése a kontroll kultúrához képest szignifikánsan ($P < 0,001$) csökkent. A *Ceratophyllum* 34-55%-al csökkentette a békalencsék növekedési rátáját. A növények növekedése alacsony nitrogénkoncentrációjú tápoldaton (0,5 mg l⁻¹) tócsagaz hatására a kísérlet végén teljesen megállt (növekedési ráta 0,00 nap⁻¹). Magas nitrogén koncentráción (5 mg N l⁻¹) azonban a tócsagaz gátlóhatása jóval gyengébb volt mint alacsony nitrogénkoncentráción (4. ábra).

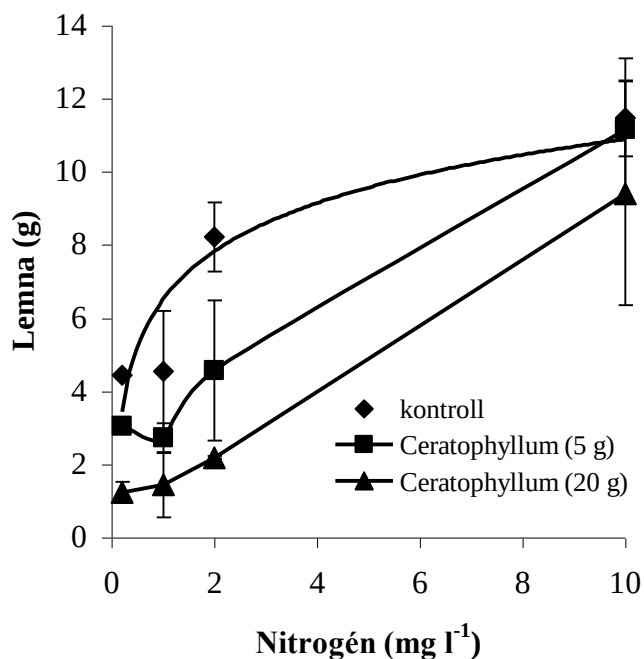
4.2 Tócsagaz hatása a békalencsére félig átfolyó tápoldaton (1 mgP l^{-1})



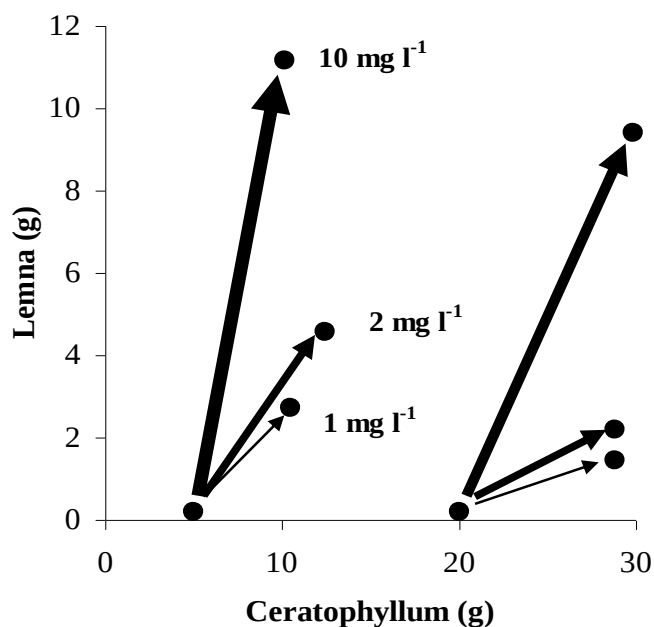
5. ábra. *Ceratophyllum demersum* és a púpos békalencse (*L. gibba*) biomasszájára (A) és növekedési rátájára (B) félig átfolyó tápoldatú kultúrákban a kísérlet 14. napján.

A hibasávok az eredmények szórásai, $n=2$.

A tápoldat nitrogénkoncentrációjának és a tócsagaznak szignifikáns (ANOVA $P<0,001$) hatása volt a békalencsék növekedésére (nedvestömeg, növekedési ráta). A kontroll kultúrákban magasabb nitrogén koncentráción (10 mg l^{-1}) a békalencsék gyorsan növekedtek és a kísérlet végére teljesen benőtték a tenyészedények felületét. A kultúrák biomasszája a tápoldat nitrogénkoncentrációjának emelésével szignifikáns ($P<0,001$) növekedést mutatott (5. ábra). *Ceratophyllum* hínárnövény hatására a békalencsék biomasszája szignifikánsan ($P<0,001$) csökkent. (5. ábra). A békalencsék növekedése szignifikánsan kisebb ($P<0,001$) volt magasabb (20g) tócsagaz denzitáson összehasonlítva az alacsonyabb denzitású kultúrákéval (5 g, 0g). A tápelemgrádiens mentén a tócsagaz közepes nitrogénkoncentrációig (2 mg l^{-1}) erősen (68-73%-kal) csökkentette a békalencsék hozamát és 42%-kal csökkentette a növekedési rátát (5. ábra). Maximális nitrogén koncentráción azonban a kísérlet végén a hínárnövényeknek nem volt már szignifikáns ($P> 0,05$) hatása a békalencsék növekedésére (5-6. ábra). A *Ceratophyllum/Lemna* biomaszaarány a nitrogéngrádiens mentén folyamatos csökkenést mutatott (7. ábra).



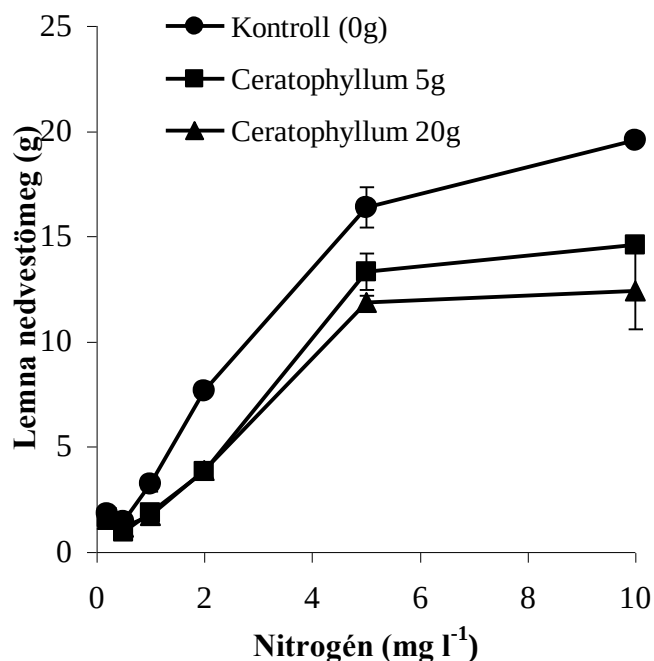
6. ábra. *Ceratophyllum demersum* hatása a púpos békalencse (*L. gibba*) biomasszájára a kísérlet 28. napján félig átfolyó tápoldatú kultúrákban. A hibasávok az eredmények szórásai, n=2.



7. ábra. A tápoldat nitrogénkoncentrációjának hatása a *Lemna*-*Ceratophyllum* ko-kultúrák biomassza értékeire. A pontok és nyilak a kísérlet kezdeti és 28. napján mért biomasszáját mutatják 1, 2, és 10 mgN l⁻¹ tápoldatú kultúrákon.

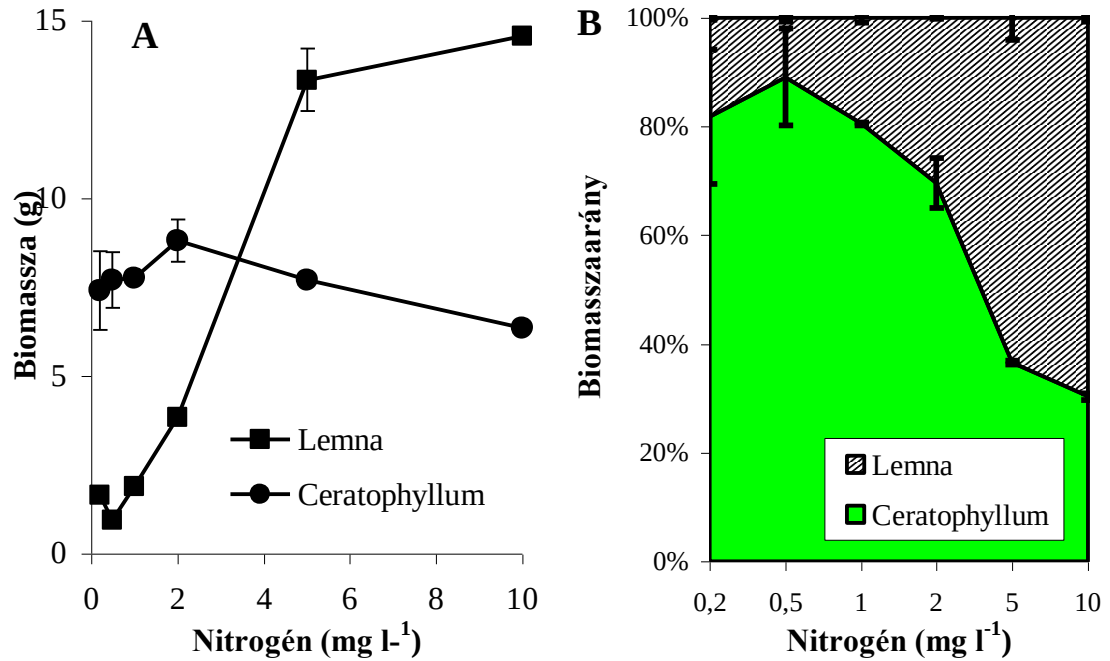
4.3 Tócsagaz hatása a békalencsére félig átfolyó tápoldaton (N:P=5)

Változások a biomasszában

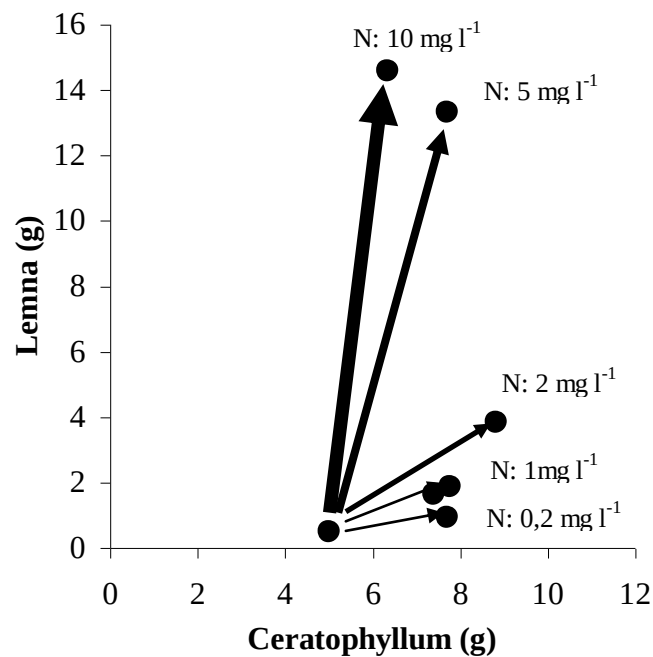


8. ábra. Tócsagaz (*Ceratophyllum*) hatása a púpos békalencse biomasszájára 0,2-10 mg N l⁻¹ koncentrációjú tápoldaton növeő kultúrákon. Az értékek a 20. napon mért nedvestömeg értékeken alapulnak. A hibaszávok az eredmények szórásai, n=2.

A víz tápelemkoncentrációjának és a tócsagaznak (ANOVA $P < 0,001$) és a köztük levő kölcsönhatásnak (ANOVA P 0,05-0,01) szignifikáns hatása volt a békalencsék növekedésére (nedvestömeg, növekedési ráta). A kontroll kultúrákban magasabb nitrogén koncentráción (10 mg l⁻¹) a békalencsék gyorsan növekedtek és a kísérlet végére teljesen benőtték a tenyészedények felületét. *Ceratophyllum* hínárnövény hatására a békalencsék biomasszája szignifikánsan ($P < 0,001$) csökkent. (8. ábra). A tócsagaz békalencsére gyakorolt gátló hatása 5:1 N:P koncentrációarányú tápoldatokon jóval gyengébb volt (max. 49%). Alacsony és közepes tápelemkoncentráció mellett (0,2-2 mgN l⁻¹) tócsagaz dominancia maradt fenn. Az alacsony tápanyag tartalom alatt a tócsagazkezeléseknek kitett békalencsék kifehéredtek. Magas koncentráción (5 és 10 mgN l⁻¹) viszont a békalencsék belepték a vízfelszínt és túlnőtték a tócsagaz biomasszáját abban az akváriumban, ahol a kiindulási tócsagazmennyiség 5 gramm volt (9-10. ábra). A *Ceratophyllum/Lemna* biomasszaarány a nitrogéngrádiens mentén folyamatos csökkenést mutatott (10. ábra)



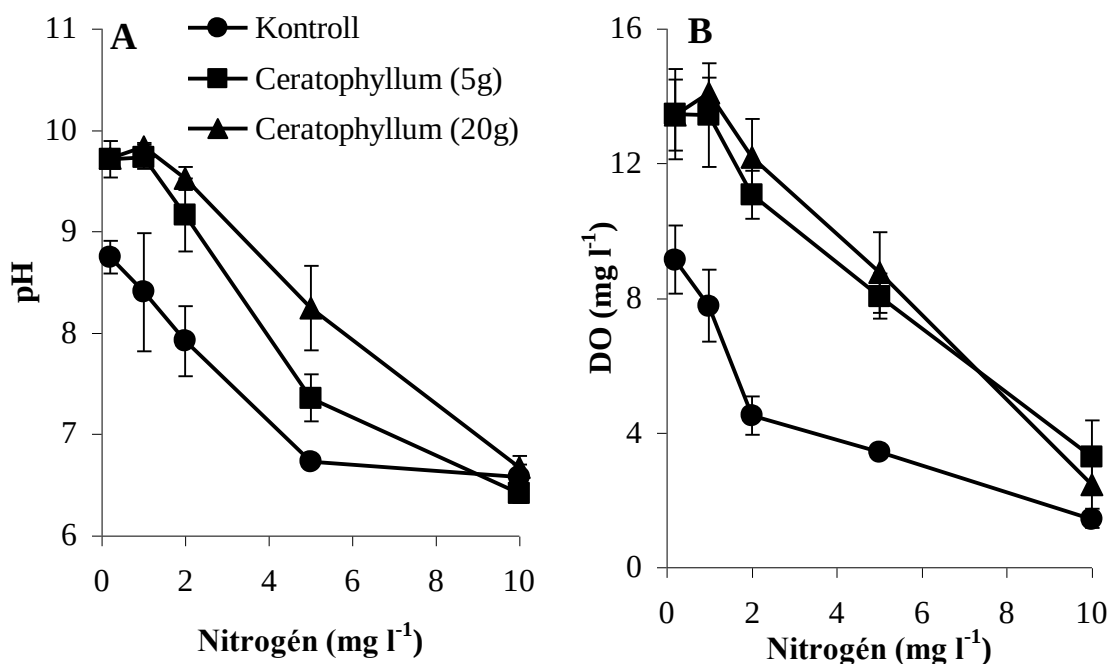
9. ábra. A tápoldat nitrogénkoncentrációjának hatása a *Lemna*-*Ceratophyllum* kultúrák biomassza értékeire (A) és biomasszaarányra (B) a kísérlet 20. napján. A *Ceratophyllum* kiindulási tömege 5 g volt. A hibasávok az eredmények szórásai, n=3.



10. ábra. A tápoldat nitrogénkoncentrációjának hatása a *Lemna*-*Ceratophyllum* kultúrák biomassza értékeire. A pontok és nyilak a kísérlet kezdeti és 20. napján mért biomasszáját mutatják 0,2-10 mgN l⁻¹ tápoldatú kultúrákon.

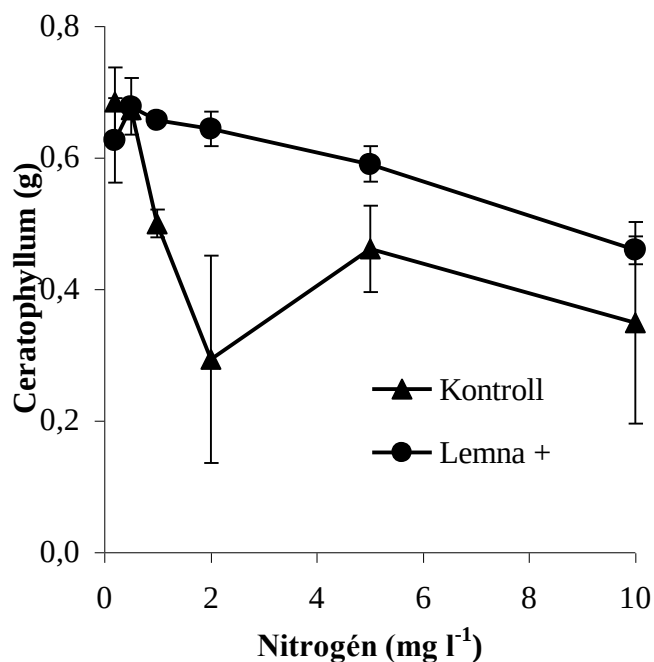
Változások a tápoldatban

A víz tápelemkoncentrációjának (ANOVA $P<0,01$) és a tócsagaznak (ANOVA $P<0,05$) és a köztük levő kölcsönhatásnak (ANOVA $P<0,05$) szignifikáns hatása volt a tápoldat pH értékére. A víz tápelemkoncentrációjának és a tócsagaznak és a köztük levő kölcsönhatásnak (ANOVA $P<0,001$) szignifikáns hatása volt a tápoldat oldott oxigénkoncentrációjára. Alacsony nitrogénkoncentráción a *Lemna-Ceratophyllum* kokultúrák tápoldatai magas pH értékeket mutattak. A nitrogén koncentráció növekedésével 2 mgN l^{-1} felett azonban a kokultúrák tápoldatainak pH értékei 9 alá csökkentek, a kontroll *Lemna* kultúrákéhoz közelítettek. A tápoldat oldott O_2 koncentráció értékei a pH értékekéhez hasonló tendenciát mutatott (11. ábra).



11. ábra. A tápoldatok pH értékei (A) és oldott oxigénkoncentrációja (DO) (B) a *Lemna-Ceratophyllum* ko-kultúrákban. A hibasávok az eredmények szórásai, $n=3$.

4.4 Békalencsék tócsagazra gyakorolt hatása



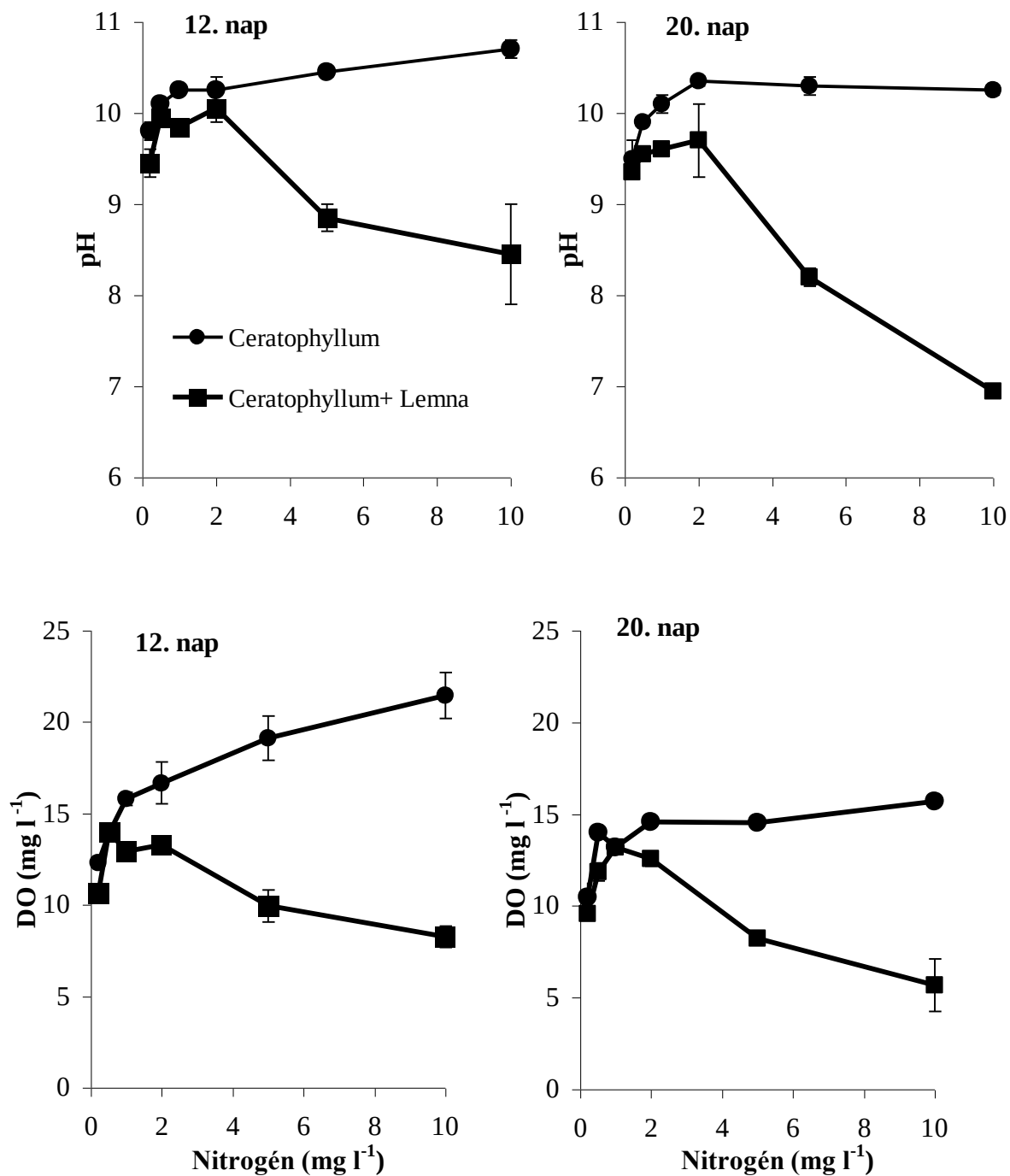
12. ábra. A tócsagaz (*Ceratophyllum*) biomasszájának (szárastömeg) változása békalencse jelenlétében (Lemna+) és nélküle (Kontroll) különböző nitrogénkoncentrációjú tápoldatokon. A hibasávok az eredmények szórásai, n=3.

Változások a biomasszában

A víz tápelemkoncentrációjának (ANOVA $P < 0,05$) és a békalencséknek (ANOVA $P > 0,05$) szignifikáns hatása volt a tócsagaz növekedésére (szárastömeg). Békalencsék jelenlétében a tócsagaz biomassza értéke 1-5 mgN l⁻¹ koncentráció tartományban szignifikánsan ($P > 0,05$) magasabb volt, mint a kontrollkultúrában (12. ábra). A békalencsétől mentes *Ceratophyllum* kontrollkultúrákban 1- 10 mgN l⁻¹ koncentrációtartományban a növények felületén szemmel láthatóan intenzív algásodás alakult ki. Ennek mértéke csekélyebbnek tűnt a békalencsekezelésnek kitett *Ceratophyllum* ko-kultúrákban.

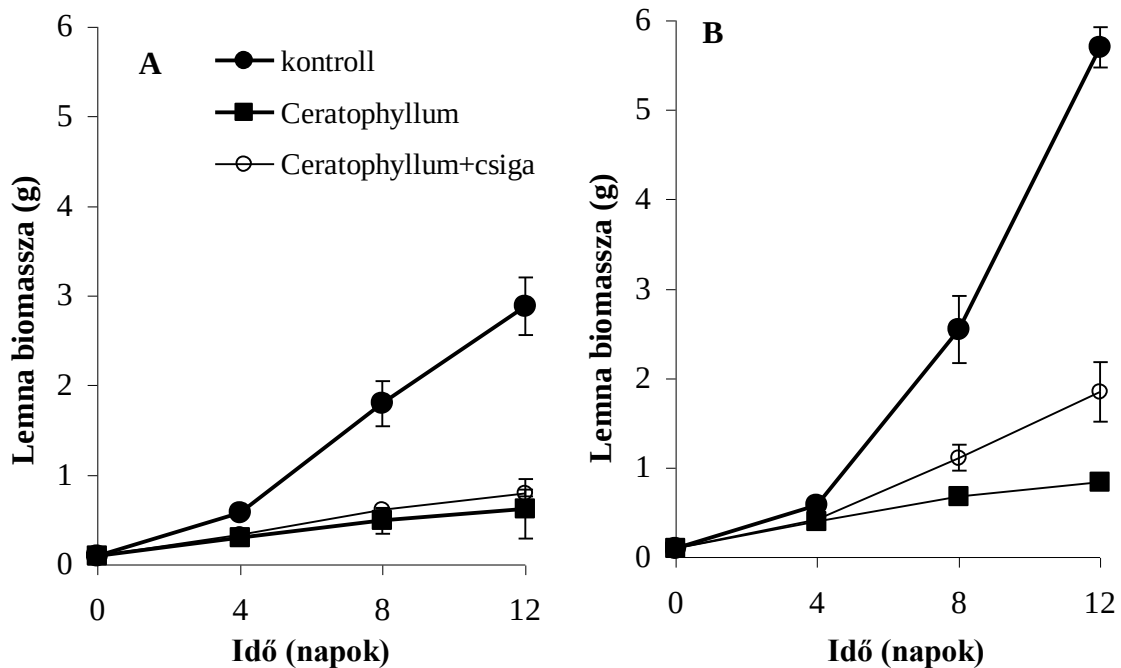
Változások a tápoldatban

A víz tápelemkoncentrációjának (ANOVA $P > 0,01$) és a békalencséknek (ANOVA $P > 0,001$) szignifikáns hatása volt a tápoldat pH értékeire és oldott oxigénkoncentrációjára. Békalencsék jelenlétében a pH érték és az oxigénkoncentráció (DO) szignifikánsan ($P > 0,001$) kisebb volt, mint a *Ceratophyllum* kontrollkultúrában mért értékek (13. ábra).



13. ábra. A púpos békalencse (*Lemna*) hatása a tócsagaz (*Ceratophyllum*) kultúrák tápadatainak pH értékeire és oldott oxigénkoncentrációja (DO) különböző nitrogénkoncentrációjú tápoldatokon a kísérlet 12. és 20. napján. A hibasávok az eredmények szórásai, n=3.

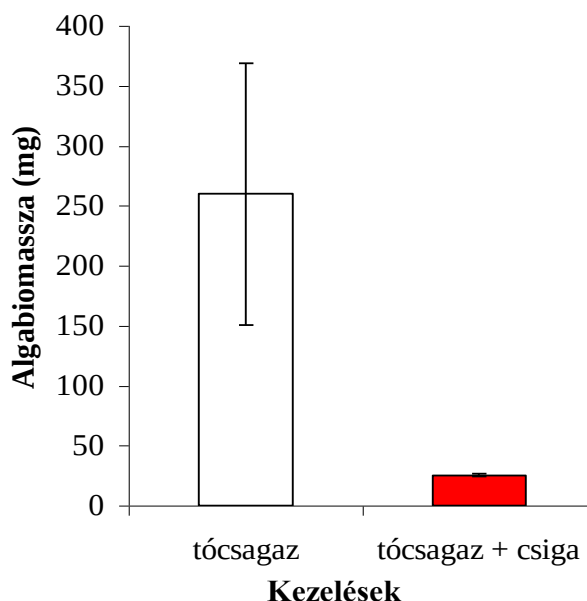
4.5 Perifita algák szerepe a tócsagaz-békalencse kompetícióban



14. ábra. A tócsagaz hatása a púpos békalencse biomasszájára 0,5 mgN l⁻¹ (A) és 5 mgN l⁻¹ (B) tápoldaton növő kultúrákon pocsolyacsiga jelenlétében (Ceratophyllum+csiga) és nélküle (Ceratophyllum). A hibasávok az eredmények szórásai, n=3.

A tápoldat nitrogénkoncentrációjának és a tócsagazkezeléseknek (*Ceratophyllum*, *Ceratophyllum*+csiga) szignifikáns (ANOVA $P < 0,001$) hatása volt a békalencsék növekedésére (nedvestömeg, növekedési ráta). A kontroll kultúrák biomasszája a tápoldat nitrogénkoncentrációjának emelésével szignifikáns ($P < 0,001$) növekedést mutatott. *Ceratophyllum* hínárnövény hatására a békalencsék növekedése (biomassza, növekedési ráta) szignifikánsan ($P < 0,001$) csökkent. A *Ceratophyllum*-*Lemna* ko-kultúrákban magas nitrogénkoncentráción (5 mgN l⁻¹) a békalencsék növekedése (biomassza, növekedési ráta 8-12. napon) szignifikánsan magasabb ($P < 0,001$) volt pocsolyacsiga jelenlétében (14. ábra). A tócsagaz növekedése pocsolyacsiga jelenlétében szignifikánsan ($P < 0,05$) nagyobb volt. Szembetűnő volt az is, hogy a pocsolyacsiga kezelésének kitett *Lemna*-*Ceratophyllum* ko-kultúrákban a csigák folyamatosan legelték az algákat a tócsagaz hínár és az akváriumok felületéről. Így ezekben az akváriumokban a tápoldatot kristálytisztának látszott a pocsolyacsiga nélküli tenyészedényekhez képest, melyekben a tócsagaz felületén nagy mennyiségű perifita alga szaporodott el. A *Lemna*-*Ceratophyllum* ko-kultúrákban élő algák biomasszája (szárastömeg) szignifikánsan ($P < 0,05$) alacsonyabb volt csigák jelenlétében. Az

akváriumonként alkalmazott három pocsolyacsiga egyed „megtizedelte” az algák biomasszáját (15-16. ábra). Pocsolyacsigák jelenlétében A víz pH-értéke 10,2-ről 9,7 értékre csökkent, mely szignifikáns hatású volt ($P < 0,01$).



15. ábra. A pocsolyacsiga (*Radix labiata*) hatása a *Lemna-Ceratophyllum* ko-kultúrákban élő algák biomasszájára (szárastömeg/akvárium). A kultúrák 5 mgN l^{-1} tápoldaton tenyészttek. A hibasávok az eredmények szórásai, $n=3$.



16. ábra. Pocsolyacsiga (*Radix labiata*) a békalencs-tócsagaz ko-kultúrákban. A tartócső és az akvárium szegélyére helyezett ragasztószalagok a csigák elvándorlását korlátozta.

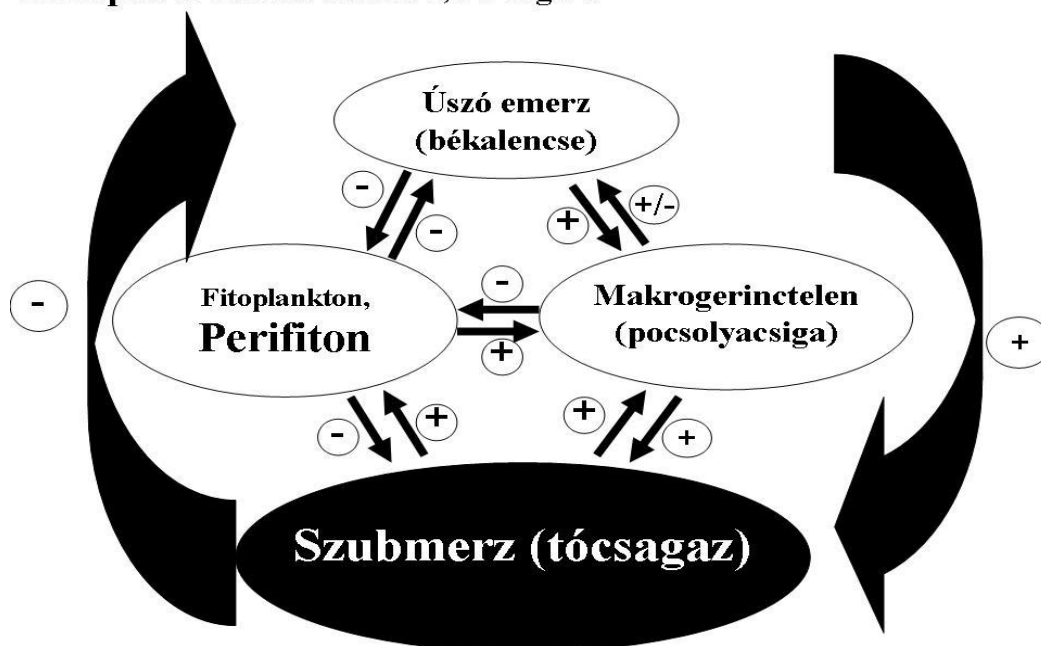
5. Az eredmények értékelése, következtetések

Mind a statikus mind pedig és félig átfolyó tápoldatú kísérletek mutatják azt a trendet, hogy alacsony tápelem (N, P) koncentráción a tócsagaz mint nem gyökerező szubmerz hínárnövény erősen gátolja a békalencsék növekedését. Minél több a *Ceratophyllum* biomasszája a rendszerben, annál nagyobb a békalencsére gyakorolt gátló hatás mértéke (5-6. *ábra*). A tenyészedényekben a tápoldatok kémiai összetételének (N és P) időbeli változásáról nincsenek információink, így nem tudhatjuk, hogy mely tápelemek válhattak a békalencsék számára limitáló tényezővé. A víz pH-értékét viszont több alkalommal nyomon követtük a kísérletek során. A víz pH-értéke a tócsagaz hínár hatására olyan mértékben megemelkedett ($\text{pH} > 10$), ami már kedvezőtlen a békalencsék optimális növekedéséhez (McLay 1976, Szabó et al. 2005). Hasonlóan magas pH értéket terepviszonyok között is mértek szubmerz hínárállományok víztestjeiben (Forchhammer 1999), illetve akváriumai kísérletekben (Szabó et al. 2010). Ily módon az alacsony tápelemkoncentráción túl a magas pH is limitáló tényező lehet, melynek következtében a békalencséknek már kisebb esélyük van benőni a vízfelszín, mivel a magas pH gátolja a nitrát és foszfát biológiai hozzáférhetőségét (Novacky és Ullrich-Eberius 1982), továbbá hozzájárul a foszfát és a mikroelemek (Fe, Mn) kémiai kicsapódásához (Otsuki és Wetzel 1972, Wetzel 1983.). Emiatt még jobban erősíthetik a tócsagaz hínár stabil dominanciájának fennmaradását. Magas tápelemkoncentráción (5 és 10 mgN l^{-1}) viszont a békalencsék intenzív növekedésük következtében bizonyos esetekben belepték a vízfelszín (9. *ábra*). Árnyékoló hatásuk következtében lecsökkenhet a szubmerz növények tápelemfelvétele (Scheffer 1998). Ez pozitív visszacsatolás révén stabilizálja a békalencsedominanciát. (Scheffer et al. 2003, Szabó et al. 2010). A létrejött vastag békalencse takaró alatti fényszegény környezetben idővel a perifita és planktonikus algák elpusztulnak. Mikrobiális dekompozíciójuk következtében létrejövő anoxikus környezet akár a szubmerz növények teljes pusztulását is okozhatja (Scheffer 1998).

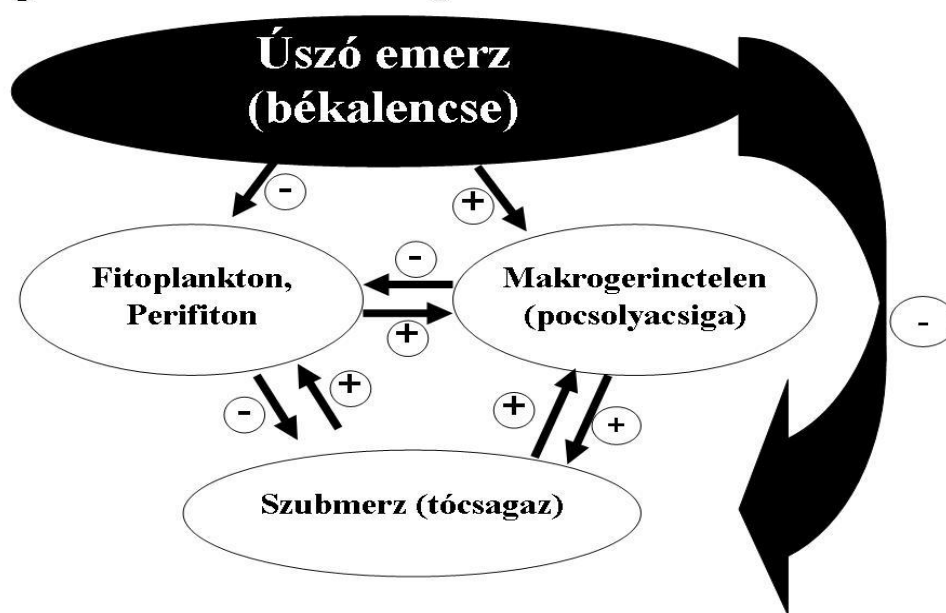
A tápoldat pH értékeivel nyomon lehetett követni a stabil állapotokat. Alacsony nitrogénkoncentráción *Ceratophyllum* dominancia volt megfigyelhető, amelyeket a magas pH értékek is jeleztek. A nitrogén koncentráció növekedésével 2 mgN l^{-1} felett a *Lemna* biomasszája túlnőtte a tócsagazét így *Lemna* dominanciába fordult át a rendszer (9-10. *ábra*). Ezekben az akváriumokban a pH értékek a békalencse dominanciára jellemző szintre kerültek.

A tápoldat oldott O₂ koncentráció értékei a pH értékekéhez hasonló tendenciát mutatott (11. ábra).

Közepes trofikus szint: 0,5-2 mgN l⁻¹



Magas trofikus szint: N >5 mg l⁻¹



17. ábra. Vízinövények (úszó emerz, szubmerz), algák (perifiton, fitoplankton) és makrogerinctelenek közötti gátló (-) és serkentő (+) kölcsönhatások. Közepes trofikus szinten (N: 0,5-2 mg l⁻¹) tócsagazdominancia (fent), magas trofikus szinten (N>5 mg l⁻¹) pedig békalencse dominancia jellemzi a rendszert (lent). Bővebb magyarázat a szövegben.

Meglepő eredmény volt, hogy a békalencsék 1-5 mgN l⁻¹ koncentrációtartományban árnyékoló hatásuk ellenére ugyan változó mértékben (13-104%-kal), de szignifikánsan fokozták a tócsagaz növekedését **(12. ábra)**. Ennek az lehetett a legnyilvánvalóbb magyarázata, hogy tápelemfelvételükkel és enyhe árnyékoló hatásukkal fékeztek a perifita és planktonikus algák gyors elszaporodását a tócsagaz felületén és a tápoldatban (Roijacker et al 2004). Bár algabiomassza mérést nem végeztünk a kísérlet alatt, viszont megfigyeléseink szerint a békalencsékkel kezelt akváriumokban láthatóan kevesebb volt a tócsagaz felületén kialakult perifiton mennyisége, mint a *Ceratophyllum* kontroll kultúrában. Ismeretes, hogy a perifita algák a szubmerz növényeket akár 90%-kal is képesek leárnyékolni és ezáltal csökkentik azok fotoszintézisét (Phillips et al., 1978; Bulthuis és Woelkerling, 1983). Árnyékolásukon túl, erősen gátolják a szubmerz növények tápelemfelvételét (Scheffer 1998). Az eredményünk azt is bizonyítja, hogy a *Ceratophyllum* kontrollkultúrákon a perifita algák hínárnövényekre gyakorolt gátlóhatása (árnyékolás, tápelemfelvétel) erősebb volt, mint a békalencsék tócsagazra gyakorolt gátlóhatása. Ebből látható, hogy az úszó emerz növények szubmerz növények gyakorolt hatása a tápelemgrádiens mentén nem minden esetben negatív **(17. ábra)**.

Pocsolyacsigák alkalmazásával akár 90%-ban kontrolálni lehetett a tenyészedényekben növő perifita algákat **(15. ábra)**. Ezáltal mérhetővé vált, hogy a békalencse-tócsagaz kultúrákban a perifita algák, magas tápelemkoncentráción, 20%-ban voltak felelősek a békalencsék növekedéscsökkenésében. Ennek a gátlóhatásnak a mértéke alacsonyabb tápelemkoncentráción viszont teljesen megszűnt **(14. ábra)**. Tócsagazon élő perifita algák legelése miatt a tócsagaz növekedése is fokozódott Brönmark (1985) vizsgálata szerint a tócsagaz növekedése magasabb volt perifita-legelő csigák jelenlétében, mint nélkülük. Ily módon a makrogerinctelen fauna magasabb trofikus szinten az elszaporodó perifiton fogyasztásával egyértelműen növeli a szubmerz és az úszó emerz növények növekedését, továbbá gyengíti a *Ceratophyllum*-perifiton komplex békalencsére gyakorolt gátlóhatását **(17. ábra)**.

6. Összefoglalás

Magyarázatot kerestünk arra, hogy a nem gyökerező szubmerz és úszó emerz (free-floating) vízinövényzet fényért és tápelemekért folyó versengésekor a két növénycsoport mely körülmények között alakíthat ki stabil dominanciát. A vizsgálatokat púpos békalencsén (*Lemna gibba*) és érdes tócsagazon (*Ceratophyllum demersum*) végeztük félig átfolyó (semi static) és statikus tápoldatú akváriumokban, kontrollált fény és hőmérséklet viszonyok között. Bizonyítást nyert, hogy alacsony és közepes tápanyag-koncentráción ($0,2-1 \text{ mg N l}^{-1}$) tócsagaz dominancia, míg 2 mgN l^{-1} koncentráció felett, stabil békalencse dominancia alakul ki. A tócsagaz alacsony tápelem koncentráción ($<2 \text{ mgN l}^{-1}$) gátolta erősebben a békalencsék növekedését. A *Ceratophyllum* addig képes fenntartani gátlóhatását, amíg a tápelem terhelés nem túl magas. A békalencsékre gyakorolt gátlóhatásban a tócsagaz mellett a rajta élő perifita algák is jelentős (20%-os) szerepet játszottak. A perifita algák biomasszáját a pocsolyacsiga (*Radix labiata*) tizedére csökkentette, mely fokozta a tócsagaz növekedését. A közepes tápanyag-koncentráción a szubdomináns békalencse-állomány serkentőleg hatott tócsagaz növekedésére. A stabil állapotok közötti átmenetek (szubmerz-úszó emerz) a közeg pH és oldott oxigén koncentráció értékeivel is jól nyomon követhetők voltak. Az eredmények megerősítik azt a hipotézist, hogy a szubmerz növények gátolják a tavak úszó emerz növényekkel történő betelepülését.