

A transzgenerációs plasztikusság szerepe a növényi invázióban

Szerzők:

Geréd Júliánna

Babeş-Bolyai Tudományegyetem, Kolozsvár, Biológia és Geológia Kar, Ökológia és környezetvédelem szak, III. év

Sándor Dorottya

Babeş-Bolyai Tudományegyetem, Kolozsvár, Biológia és Geológia Kar, Ökológia és környezetvédelem szak, III. év

Témavezetők

dr. Fenesi Annamária, tudományos kutató

Magyar Biológiai és Ökológiai Intézet, BBTE

dr. Ruprecht Eszter, egyetemi docens

Magyar Biológiai és Ökológiai Intézet, BBTE

Tartalomjegyzék

Bevezető.....	2
1. Az invázióról általánosan.....	2
2. Az inváziós sikert kódoló tulajdonságok.....	3
3. Transzgenerációs plasztikusság.....	4
Anyagok és módszerek.....	6
1. Tanulmányozott fajok.....	6
2. A kísérlet lefolyása.....	7
a. Szülői generáció.....	7
b. Utódgeneráció.....	8
3. Mért tulajdonságok.....	9
4. Statisztikai elemzés.....	9
Eredmények.....	10
Tárgyalás.....	14
Irodalomjegyzék.....	16

Bevezető

1. Az invázióról általánosan

A növényi invázió egy világszerte megfigyelhető jelenség napjainkban és azt a folyamatot jelöli, amely során idegenhonos fajok mértéktelenül elszaporodnak egy új, eddig el nem ért élőhelyen, visszaszorítva az őshonos fajokat és felborítva az ott élő közösség egyensúlyát. Ez a folyamat fokozottan felgyorsult az utóbbi évtizedekben, ahogyan az ember egyre intenzívebben átalakította a természetes környezetet és egyre átjárhatóbbá tette immár az egész bolygót az addig földrajzi akadályokba ütköző növények számára. Ennek következtében az inváziós fajok száma egyre növekszik, egyáltalán nem meglepő tehát, hogy a növényi invázió az egyik legkutatottabb jelenséggé vált a biológiában. Így feltárássra kerültek az invázió végbemenetelének szakaszai, vagyis azok a lépések, amelyeket egy idegenhonos fajnak végig kell járnia ahhoz, hogy invázióssá váljon. Itt fontos megjegyezni, hogy az őshonos fajok terjedését nem nevezzük inváziónak, ilyen esetekben a terjedő őshonos faj (expanding native species, Pysek 1995) kifejezés használatos. Az inváziós faj (özőnfaj) megnevezést csakis idegenhonos fajok esetében alkalmazzuk, ezért lényeges tisztázni az őshonos, illetve idegenhonos növényfajok fogalmát.

Az északi mérsékelt égövi régióban őshonos fajoknak minősülnek azon növények, amelyek az utolsó jégkorszakot eredeti elterjedési területükön maradva vészelték át, vagy ezt követően természetes módon (emberi beavatkozás nélkül) foglalták el élőhelyeiket (Pysek 1995). Ami a térbeli meghatározottságot illeti, az areálbővítés során ugyanazon növényföldrajzi egységben megmaradó növényfajokat tekintjük őshonosaknak. Minden egyéb esetben, legyen az a megjelölt időbeli vagy térbeli intervallumon kívül eső, idegenhonos növényfajról beszélünk (Balogh és mtsai 2004).

Az új élőhelyen egy idegenhonos növényfaj számos kihívásnak kell megfeleljen ahhoz, hogy képes legyen teret hódítani idegen földön. Ezek a nehézségek képezik azt a hat akadályt (barrier), amelyek meghatározzák az invázióssá válás folyamatának szakaszait (Richardson és mtsai 2000). A földrajzi akadály leküzdését jelenti a behurcolás, az új élőhelyen való megjelenés. Amennyiben a faj megáll ezen a szinten, alkalmi fajról beszélünk, hiszen fennmaradása az új élőhelyen csakis ismételt behurcolások vagy mesterséges szaporítás révén valósulhat meg. A meghonosodás feltétele a következő két, éspedig a helyi környezeti, valamint a reprodukciós, akadályon való túllépés. Ezáltal ugyanis a növény önálló, életképes populációt hoz létre az új élőhelyen, elnyervén a meghonosodott faj címet.

Ha a növény további két akadályt (diszperziós és a zavart élőhelyekre való behatolás akadály) is sikeresen vesz, már inváziósnak minősül, mivel új élőhelyén terjedni képes, megtelepedési területén kívül eső féltermészetes élőhelyeket is meghódít. Az utolsó akadályt a természetes élőhelyekre való benyomulás képezi, amely az előzőnél jóval nagyobb kihívást jelent és természetvédelmi szempontból is nagyobb a jelentősége.

Az inváziós növényfajok térhódítása számos káros következménnyel jár az előzőnlött területre nézve. Az ember jóléte szempontjából nagyon súlyosnak minősülnek az özönfajok által okozott gazdasági és egészségügyi problémák (Orrock, Witter és Reichman 2008). Ezeken túl jelentősek még az embert közvetve károsító hatások az ökoszisztéma szolgáltatások gyengítése révén (Pysek és Richardson 2010), mint amilyen a víztisztítás, az anyaglebontás, talajképződés és a tápanyagok körforgásának befolyásolása (Le Maitre, Richardson és Chapman 2004). Nem utolsó sorban pedig jelentősek az inváziós növények előidézte ökológiai károk is. A növényi invázió ugyanis az egyik fő komponense az emberi tevékenység révén végbemenő globális változásoknak (Dukes és Mooney 1999, Pysek és Richardson 2010), amelyek az élőhelyek leromlását, a közösségek egyensúlyának megbomlását vonják maguk után. A legsúlyosabb természetvédelmi kár, amit a növényi invázió okoz az az őshonos fajok változatosságának csökkentése az előzőnlött területeken (Lonsdale 1999, Ehrenfeld 2003, Funk és Vitousek 2007), hiszen az inváziós fajok gyakran monodomináns állományokat hoznak létre új élőhelyükön (Daehler 1997). Nem meglepő tehát, hogy a növényi inváziót, az élőhelyek leromlása után, a második legjelentősebb biodiverzitást csökkentő tényezőként tartják számon (Meyer, Clare és Weber 2005).

2. Az inváziós sikert kódoló tulajdonságok

A növényi invázió egyre fokozottabbá válása elkerülhetetlenül maga után vonja a fentebb ismertetett káros hatások bekövetkezését, ezért számos kutatás tárgyát képezte, illetve képezi ezen növényfajok sikerének a megfejtése. Ezekben a vizsgálatokban olyan tulajdonságok feltárására törekednek a kutatók, amelyek magyarázzák az özönfajok őshonos fajokkal szembeni előnyét a meghódított területeken. Egy átfogó tanulmányban azt találták, hogy több fiziológiai, morfológiai, növekedésbeli és rátermettségbeli jelleg tekintetében is az inváziós fajok magasabb értékeket mutattak, mint az őshonos fajok (Van Kleunen, Weber, Fischer 2010). Ez arra enged következtetni, hogy az őshonos fajok valóban számos jelleg szempontjából lemaradnak az özönfajok mögött, és ez általánosan elmondható az inváziós fajokról.

Ezek az általánosan jellemző tulajdonságokon túl fény derült még egyedi esetekben megmutatkozó jellegekre is, amelyek növelik az inváziós fajok sikerét. Egyes vizsgálatok rámutattak például arra, hogy az inváziós növényfajok hatékonyabban hasznosítják a fényt (Pattison, Goldstein és Ares 1998) és a tápanyagokat (Baruch és Goldstein 1999, Funk és Vitousek 2007), szemben az őshonos fajokkal, és ugyanezt találták a *Sapium sebiferum* (*Euphorbiaceae*) inváziós, illetve őshonos populációnak összehasonlításakor (Zou, Rogers és Siemann 2007). Látható tehát, hogy az özönfajok számos olyan tulajdonsággal rendelkeznek, amelyek előmozdítják a térhódításukat, ám mindezen tulajdonságok közül a legjelentősebb a nagyfokú fenotípusos plasztikusság (Richards és mtsai 2006).

A fenotípusos plasztikusság egy rugalmas stratégiaként értelmezhető, amely lehetővé teszi ugyanazon genotípus mellett különböző fenotípusok (fiziológia és morfológiai) kialakulását, az egyed fejlődése során érő biotikus és abiotikus környezeti tényezőknek megfelelően (Callaway, Pennings és Richards 2003, Weiner 2004). Ez a tulajdonság minden élőlénynek a sajátja, de különösen látványos megnyilvánulásai lehetnek növények esetében, amelyek helyhez kötött életmódot folytató szervezetek, nem menekülhetnek el az esetleges kedvezőtlen körülmények elől, ezért kénytelenek minél jobban alkalmazkodni azokhoz a hatásokhoz, amelyekkel életük során találkozhatnak (Van Kleunen és Fischer 2005).

Sok kutató meglátása szerint a fenotípusos plasztikusságnak meghatározó szerepe van a növényi invázióban (Richards és mtsai 2006), elősegítvén a növények minél sikeresebb beilleszkedését környezetükbe, így az idegenhonos fajoknak az új élőhelyen megtapasztalt akadályokon való átlendülését is. A *Senecio inaequidens* (*Asteraceae*) inváziós fajnál például nagy fenotípusos változatosságot találtak a mediterrán partvidékről, valamint a Pireneusokból származó egyedek között, amely az eltérő klimatikai viszonyokhoz való alkalmazkodás következménye, többek között a fenotípusos plasztikusság révén (Monty és mtsai 2013). Egy másik inváziós faj, a *Lythrum salicaria* (*Lythraceae*) esetében pedig nagyfokú fenotípusos plasztikusságot mutattak ki több vegetatív és reprodukciós jelleg tekintetében is különböző nedvességhelyzetek mellett (Mal és Lovett-Doust 2005).

3. Transzgenerációs plasztikusság

A fenotípusos plasztikusság mellett létezik egy másik típusú plasztikusság is, amely szintén lényeges szereppel bírhat a növények sikerének növelésében: a környezeti anyai hatás révén megnyilvánuló transzgenerációs plasztikusság, amelyről Monty és mtsai is említést tesznek a *Senecio inaequidens*-ről készült tanulmányban (2013), kihangsúlyozva, hogy az

anyai hatás minden bizonnyal közrejátszik a mostoha klimatikai viszonyokhoz való alkalmazkodásban a pireneusi populációk esetében.

Amíg a fenotípusos plasztikusság egy generáción belüli alkalmazkodást jelent azokhoz a környezeti tényezőkhez, amelyekkel a növény egyedi élete során szembesül, addig a transzgenerációs plasztikusság esetében ez az alkalmazkodás áthidalja a generációkat, ugyanis lehetővé teszi, hogy, az úgynevezett környezeti anyai hatás révén, az anyanövény mintegy előre „felkészítse” utódait azokra a környezeti feltételekre, amelyekkel ő találkozik élete során. Környezeti anyai hatásnak nevezzük azt a jelenséget, amikor az anyanövény által megtapasztalt környezeti tényezők befolyásolják az utódok fenotípusát (Donohue 2009, Latzel és mtsai 2010). Ez egy viszonylag jól ismert jelenség abban az értelemben, hogy az utódnövények fenotípusa mintegy visszatükrözi az anya környezeti feltételeit, ugyanis kedvezőtlen körülmények között nevelkedő anyanövények utódai köztudottan kevésbé sikeresek, mint a kedvező környezeti tényezőket megtapasztaló anyák utódai (Sultan, Barton és Wilczek 2009, Cendán, Sampedro és Zas 2011). Számos vizsgálat igazolta azonban, hogy az anyai hatás több, mint pusztán anyai forrásellátottság és az utódok sikeressége közötti összefüggést magyarázó jelenség, ugyanis az anyai hatás megnyilvánulhat olyan adaptív transzgenerációs plasztikusság formájában, amely növeli az utódok rátermettségét (Galloway és Etterson 2007, Sultan, Barton és Wilczek 2009, Herman és Sultan 2011). Ez lehetővé teszi az utódok sikerének előmozdítását forrásszegény-, illetve stresszes környezetben is, ahogyan arról Herman és Sultan összefoglaló tanulmánya (2011) tanúskodik, megemlítve több példát is erre vonatkozóan. Ilyen adaptív transzgenerációs plasztikusság megnyilvánulása többnyire akkor valósul meg, ha az utódok környezeti feltételei azonosak a szülői körülményekkel, ami növények esetében gyakran teljesül, hiszen helyhez kötött szervezetek, sok esetben korlátozott diszperziós képességekkel (Galloway és Etterson 2007, Sultan, Barton és Wilczek 2009). Ugyanakkor, mivel az élőhely váltás bekövetkezhet a pollenszemek, illetve a magok, termések elszállítása révén, egy ilyen fajta plasztikusság előnyösebb a lokális adaptációnál (Galloway és Etterson 2007). A transzgenerációs plasztikusság azonban maladaptív is lehet, amennyiben nem növeli az utódok rátermettségét, visszahúzza őket és leszűkítve azokat a környezeti feltételeket, amelyek jelenlétében a növény életképes populációt tud fenntartani. Ebből a szempontból tehát a transzgenerációs plasztikusságnak szerepe lehet a fajok közötti ökológiai változatosság kialakításában is (Sultan, Barton és Wilczek 2009).

A transzgenerációs plasztikussággal kapcsolatos vizsgálatok általában a fiatalkori jellegek (csírázási arány, csírázási idő, a csíranövények növekedési mutatói) tanulmányozására irányulnak, hiszen az anyai hatás megnyilvánulása a növények életének

ezen korai, sebezhető periódusában kulcsfontosságú lehet (Sultan, Barton és Wilczek 2009). A transzgenerációs plasztikusság hatása azonban a növények egész élete során is érvényesülhet, ahogyan azt a *Lupinus texensis* (*Fabaceae*) esetében találták (Helenurm és Schaal 1996); mi több, ez a hatás akár két generáción keresztül is megőrződhet (Wulff és mtsai 1999, Herman és mtsai 2012).

Az transzgenerációs plasztikusság háttérmechanizmusainak feltárására számos kutatás irányult. Az anyanövény több szinten is befolyásolhatja az utódok fejlődését: a mitokondriális- és plasztidiális DNS anyai öröklődése révén, zárvatermők esetében az embrió körülvevő triploid táplálósövet (endospermium) genetikai szempontból 2/3 részben anyai származású, illetve a mag végleges szerkezetének a kialakulása, a tartalék tápanyagok felhalmozása az anyanövényen megy végbe (Roach és Wulff 1987, Bischoff és Müller-Schärer 2010). Ez egyben azt is mutatja, hogy az anyai hozzájárulás sokkal meghatározóbb az apainál. Ami a háttérmechanizmusokat illeti, ezeket három nagy csoportra oszthatjuk: a magba való tápanyag-allokáció (seed provisioning), növényi hormonok, hisztionfehérjék vagy mRNS révén, valamint epigenetikai úton öröklődő DNS-metiláció által. Mindegyik mechanizmusra találtak példát és valószínűsítik, hogy általában több mechanizmus együttesen képezi a transzgenerációs plasztikusság alapját (Herman és Sultan 2011).

A transzgenerációs plasztikusságot a növényi invázióval összefüggésben eddig kevesen tanulmányozták, habár már Sultan és mtsai (2009) is utalnak arra, hogy ez a jelenség közreműködhet az idegenhonos fajok gyors elterjedésében új élőhelyükön. Egy vizsgálatban azt találták, hogy az egyéves inváziós *Aegilops triuncialis* (*Poaceae*) rátermettségét növelte a transzgenerációs plasztikusság úgy fiziológiai (hatékonyabb fotoszintézis), mint fenológiai (korai virágzás) úton (Dyer és mtsai 2010). Látható a fenti vizsgálatok alapján, hogy a transzgenerációs plasztikusság hozzájárul a növények különböző környezeti tényezőkhez való alkalmazkodásához és sikerük növeléséhez, ám az inváziós növények terjedésében betöltött szerepéről keveset tudunk. A mi kutatásunk pontosan erre irányult, választ keresve a következő kérdésekre:

1. Milyen módon segítheti a transzgenerációs plasztikusság az inváziós növények sikerét?
2. Jelentősebb hatása van-e a transzgenerációs plasztikusságnak inváziós fajok esetében, meghonosodott, de nem inváziós fajokkal szemben?

E kérdések megválaszolására kontrollált kísérletet végeztünk két inváziós és két meghonosodott, de nem inváziós fajjal.

Anyagok és módszerek

1. Tanulmányozott fajok

Kísérletünkhöz négy idegenhonos növényfajt választottunk ki, melyek két nemzetségbe tartoznak: *Galinsoga parviflora* (kicsiny gombvirág) és *Galinsoga ciliata* (borzas gombvirág) az *Asteraceae* (Fészekvirágtatúak) családból, illetve *Amaranthus retroflexus* (szőrös disznóparéj) és *Amaranthus albus* (fehér disznóparéj) az *Amaranthaceae* (Disznóparéjfélek) családból. A két *Galinsoga* faj Dél-Amerikában, míg a két *Amaranthus* faj Észak-Amerikában őshonos, de mára már mind a négy faj elterjedt minden kontinensen (DAISIE adatbázis). Az *Amaranthus retroflexus* 1750-ben került Európába, ugyanis Linné termesztette Uppsalában, majd innen elterjedt Közép- és Dél-Európában, később pedig a többi földrészen is. Romániában az első említést Baumgartennél találjuk 1816-ban, aki közönséges gyomként nevezi meg Erdélyben. Az *Amaranthus albus* Európában való előfordulásáról először Olaszországban tesznek említést 1723-ban. Romániában először 1905-ben észlelte Moesz, szintén Erdélyben (Săvulescu és mtsai 1952).

Számos tulajdonságuk teszi alkalmassá ezen fajokat kísérletünk végrehajtására és kérdéseink megválaszolására: 1. mindegyik faj egyéves, így populációjuk fennmaradása és esetleges növekedése az adott élőhelyen kizárólag a magok által képviselt utódgenerációtól függ, ami az anyai hatás megnyilvánulására enged feltételezni; 2. mindegyik faj autokompatibilis, így lehetséges önbeporzással való szaporításuk; 3. a fajok magtömege nagyon hasonló (0.2-0.4 g), ami meghatározó a csírázás szempontjából; 4. mindkét génusz esetében az egyik faj (*A. retroflexus* és *G. parviflora*) inváziós, míg a másik két faj idegenhonos, de nem inváziós (*A. albus* és *G. ciliata*) Közép-Kelet Európában (Balogh és mtsai 2004). Habár a romániai irodalom (Anastasiu és Negrean 2009) az *A. albus*-t is az inváziós növényfajok közé sorolja, ez csupán a Fekete-tenger partjára vonatkozik, nem az erdélyi populációkra, ahol saját tereptapasztalataink alapján, kimondottan ritka ez a faj.

A kísérlethez felhasznált magokat és kaszatokat (az egyszerűség kedvéért a továbbiakban a kaszatokat is magként fogjuk említeni) 2010 szeptember-októberében gyűjtöttük be egy-egy romániai populációból: a két *Galinsoga* fajt Kolozsvár környékéről, felhagyott szántókról vagy mezőgazdasági területek mezsgyéiről, az *Amaranthus albus*-t a kolozsvári vasútállomásról, míg az *Amaranthus retroflexus*-t Magyarországról, mezőgazdasági területek mezsgyéiről gyűjtöttük be.

2. A kísérlet lefolyása

A kísérletet a kolozsvári Botanikus Kert kísérleti területén végeztük 2010-2012 között. A vizsgálatban két szakaszt különíthetünk el: szülői generáció (2010-2011) és utódgeneráció (2011-2012), melyeket ennek megfelelően külön fogunk tárgyalni.

a. Szülői generáció

A négy faj magjait 1 literes cserepekben csíráztattuk (2010 december – 2011 május), majd a csíranövényeket egyesével átültettük 3 literes cserepekbe és kineveltük őket egészen termésérésig (2010 május – 2010 szeptember). A csíráztatás, majd az egyes egyedek kinevelése virágföldben történt öt különböző kezelésben, mindegyik kezelés esetében négy ismétléssel, így négy genotípust nyertünk kezelésenként és fajonként. A kezelésekből a víz, valamint a nitrogén elérhetőségét változtattuk, beállítva a talaj víztartalmát vagy a nitrogénkoncentrációt, illetve mindkettőt a közepes kezelés esetében. Így az öt kezelés a következő volt: száraz (15% víztartalom), nedves (51% víztartalom), alacsony nitrogén (0 g NH_4NO_3 /cserép), magas nitrogén (0.1 g NH_4NO_3 /cserép = 10 g $\text{NH}_4\text{NO}_3/\text{m}^2$) és közepes (28% víztartalom és 0.05 g NH_4NO_3 /cserép = 5 g $\text{NH}_4\text{NO}_3/\text{m}^2$). A száraz és nedves kezelésben a nitrogén szintet közepesen tartottuk (0.05 g NH_4NO_3 /cserép = 5 g $\text{NH}_4\text{NO}_3/\text{m}^2$), a magas és alacsony nitrogénes kezelésben pedig közepes mennyiségű vizet (28% víztartalom) kaptak a cserepek.

Annak érdekében, hogy megvizsgálhassuk azt, hogy az anyai környezet hogyan befolyásolja az utódok fenotípusát, önbeporzást biztosítottunk, kizárva úgy a szél, mint a rovarok által szállított idegen pollenszemcséket. Mivel a vizsgált növényfajok pollenszemei nagyon kis méretűek (20-60 μm), a virágzás kezdetekor minden növényegyedet sűrű szövésű, fehér textilből készült, megfelelő méretű és henger alakú zsákkal fedtünk le, amely a szellőzést lehetővé tette, de az idegen pollenszemek bejutását megakadályozta. A zsák felső része átlátszó nejlonból készült, így a fény útjának nem szabott gátat.

A termések beérése után, a két *Galinsoga* faj esetében külön gyűjtöttük be a terméseket, majd learattuk a hajtásokat, míg a két *Amaranthus* faj esetében a hajtásokat a rajtuk lévő termésekkel együtt arattuk le. Ezután a gyökereket eltávolítottuk a talajból és megmostuk. Úgy a föld feletti, mint a föld alatti biomasszát megszárítottuk és megmértük a tömegüket. Minden egyes növényegyed magjait kitisztítottuk, lemértük az össztömegüket, majd megbecsültük a magok számát a következőképpen: ötször lemértük 35 véletlenszerűen kiválasztott mag tömegét, ezeknek kiszámoltuk az átlagát és ezt a tömeget viszonyítottuk az

össztömeghez. A méréseket minden esetben analitikai mérleggel végeztük négy tizedesnyi pontossággal.

b. Utódgeneráció

A szülőktől begyűjtött magokat a következő vegetációs periódusban, a közepes kezelés kivételével, ugyanazon kezeléseknek vetettük alá, mint az anyanövényeket. A vizes kezelésekből származó magokat csak a vizes kezelésekből, míg a nitrogén-kezelésből származó magokat csak a nitrogén-kezelésekben csíráztattuk majd neveltük, így az utódokat alávetettük a szülőével megegyező és az azzal ellentétes környezeti feltételeknek is. A közepes kezelésből származó magokat pedig mind a négy utódkezelésnek alávetettük. Így összesen 12 kezelés-kombinációnk volt (nedves → nedves és száraz, száraz → száraz és nedves, magas nitrogén → magas nitrogén és alacsony nitrogén, alacsony nitrogén → alacsony nitrogén és magas nitrogén, valamint közepes → mind a négy utódkezelés) és minden szülői genotípust négy ismétléssel képviseltettünk az utódgenerációban kezelésenként, a cserepek száma tehát: 4 (faj) x 4 (szülői genotípus) x 4 (ismétlés) x 12 (kezelés-kombináció) = 768 volt. A cserepeket megtöltöttük virágföld és homok keverékével, majd ennek felszínére szórtuk ki a magokat 2011. december 17.-én. A *Galinsoga* fajoknál 1 literes, az *Amaranthus* fajoknál pedig 3 literes cserepeket használtunk. Cserepenként általában 35, illetve néhány esetben 20 magot helyeztünk el a talaj felszínén. A következő évben minden cserépben kineveltünk egy-egy csíranövényt a termések beéréséig.

3. Mért tulajdonságok

Ahhoz, hogy az anyai hatás megnyilvánulását megfigyelhessük az utódok életének felnőttkori szakaszában, a következő jellegek lemerését, számolását végeztük el: specifikus levélfelület index (SLA), végső hajtás/gyökér biomassza arány (SRR) (funkcionális jellegek), teljes biomassza, valamint a magok száma (abszolút sikert mutató tulajdonságok, performancia jellegek).

Tudományos kutatások kimutatták, hogy a növény speciális levélfelület indexe (SLA = levél felülete / tömege) pozitív összefüggésben van a növekedési arányával és a tömegalapú maximális fotoszintetikus hányadosával (Cornelissen és mtsai, 2003). A bőséges erőforrásokkal rendelkező környezetben a SLA értéke magasabb, míg stresszes környezetben ez a mutató nagyon alacsony (Grime és mtsai 1997). A vizsgálathoz a leveleket teljesen fejlett és fiatal növényről gyűjtöttük be. Az index kiszámolásakor a levélnevet is a levél részének

tekintettük (Cornelissen és mtsai, 2003). A növény törekszik a hajtás-gyökér biomassza viszonylag stabil arányának fenntartására (Bastow Wilson 1987), de ha a környezeti feltételek megkövetelik, változhat ez az arány, mivel a hajtásba és a gyökérbe való biomassza allokáció között negatív cserekapcsolat áll fenn. A biomassza és a magszám a növények rátermettségét mutatja, hiszen az előbbi az egyed kompetíciós, az utóbbi pedig a reprodukciós sikerét tükrözi.

4. Statisztikai elemzés

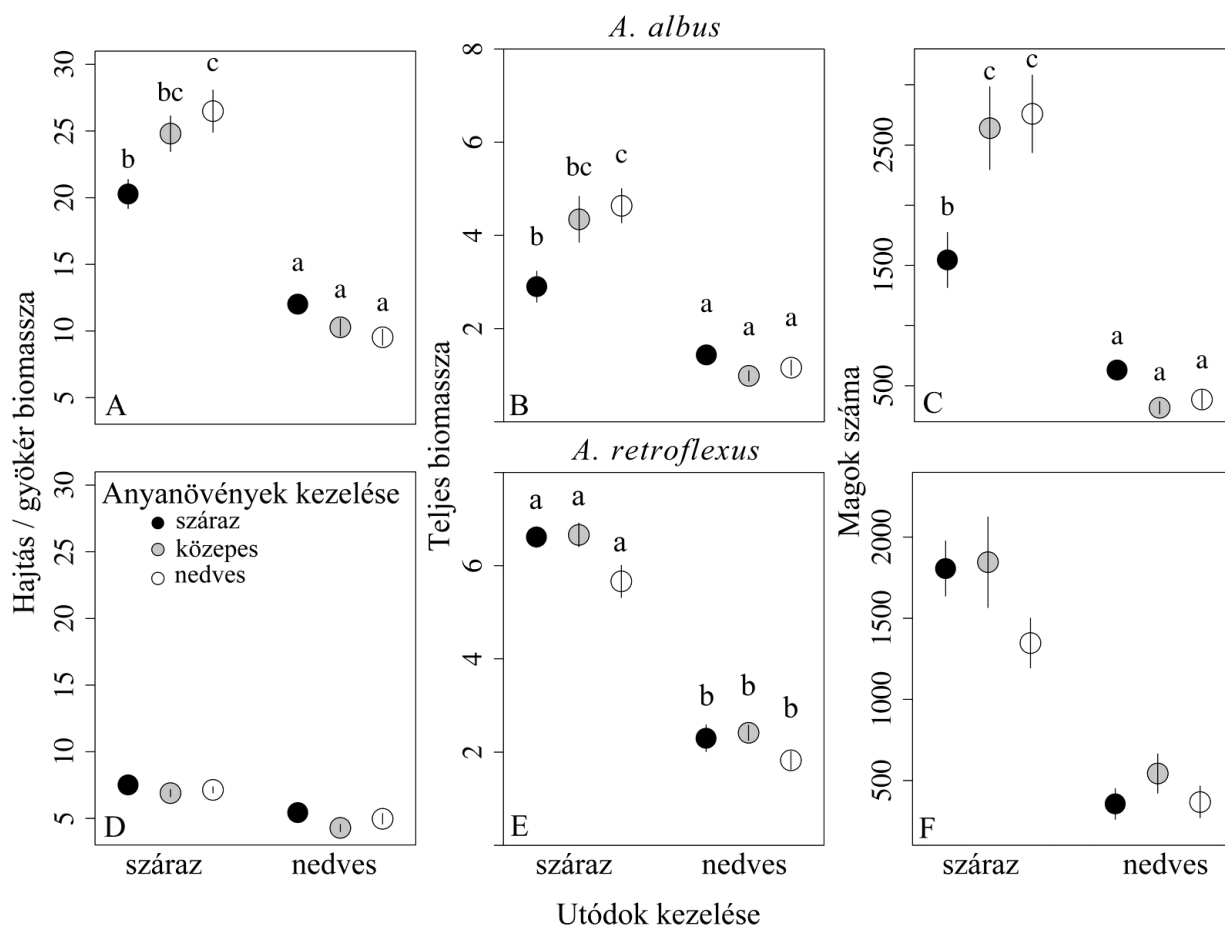
Adatainkat kevert lineáris modellek segítségével elemeztük, melyekben a fentebb említett biológiai jellegek (SLA, hajtás/gyökér biomassza, teljes biomassza és a magok száma) függő változóként szerepeltek. Magyarázó változóként minden esetben az egyik nemzetségpár fajai (*Amaranthus* vagy *Galinsoga*), az anyai környezet (szintjei: alacsony, közepes, magas) és az utódkörnyezet típusa (szintjei: alacsony, magas) szerepelt. Kovariánsként használtuk ezekben a modellekben az anyanövény magjainak tömegét, mert irodalmi források szerint a kezdeti magtömeg befolyásolhatja az utódnövények fiatalkori, és talán felnőttkori jellegeit is. Random tényezőként szerepeltettük a modellekben az anyanövények azonosítóját, hiszen minden anyanövénytől 4 ismétlésünk volt kezelésenként. A víz- és nitrogén kezelések esetén külön-külön modellt futtatunk, illetve a két fajpárt is külön-külön modellben elemeztük. Adatainkat, ahol kellett, log vagy Box-Cox transzformáltuk, hogy a reziduálisok eloszlása normális legyen. A statisztikai modellek futtatásához az R statisztikai környezetet használtuk.

Eredmények

	F	AK	UK	MT	F×AK	F×UK	AK×UK	F×AK×UK
<i>Amaranthus</i> fajok, vizes kezelés								
SRR	552.07***	0.64	334.44***	3.08	1.15	7.25**	4.71*	3.25*
Biomassza	90.92***	0.79	485.98***	0.45	4.82**	19.07***	3.26*	5.85**
Magszám	5.67*	0.64	219.77***	0.00	1.64	8.86***	3.32*	7.91***
<i>Amaranthus</i> fajok, nitrogén kezelés								
SLA	30.61***	1.06	0.29	0.75	1.60	52.67***	17.38***	1.52
Biomassza	142.01***	0.31	67.44***	0.04	0.46	84.95***	0.59	2.59
Magszám	16.91***	2.16	36.69**	1.08	1.39	123.30***	0.84	3.86*
<i>Galinsoga</i> fajok, vizes kezelés								
SRR	3.50	1.35	232.05***	0.39	0.15	19.78***	0.41	0.22
Biomassza	4.9*	1.16	145.33***	1.20	6.22**	19.10***	1.11	6.23**
Magszám	41.14***	0.85	126.47***	0.13	8.36***	17.81***	2.25	4.70**
<i>Galinsoga</i> fajok, nitrogén kezelés								
SLA	36.48***	2.11	75.29***	7.85**	3.68*	0.35	0.39	1.43
Biomassza	90.08***	4.56*	403.18***	0.07	3.49*	0.17	0.71	2.44
Magszám	102.49***	3.71*	148.42***	1.23	2.02	10.76**	0.74	0.33

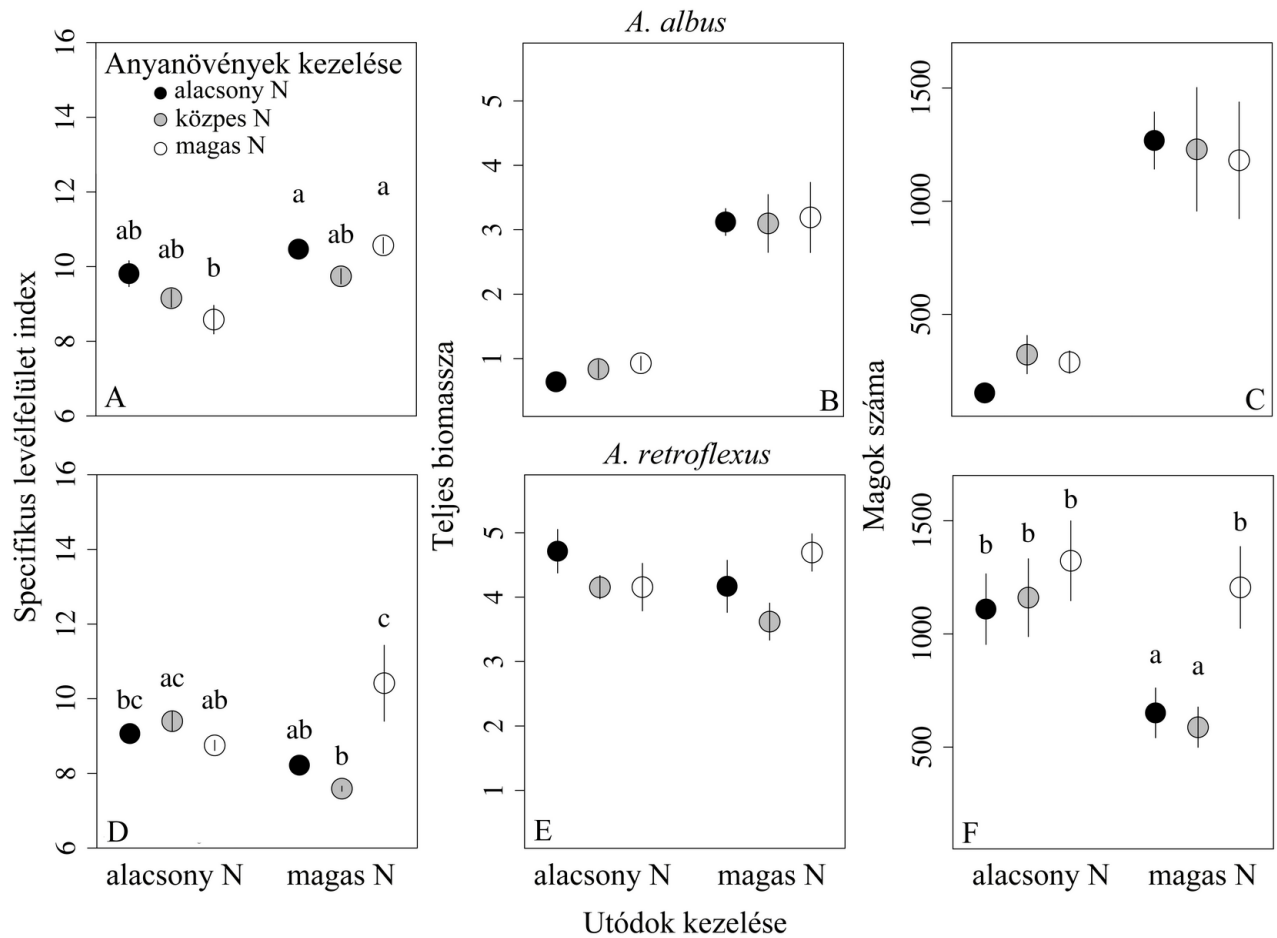
1. Táblázat: A faj (F), az anyai környezet (AK) és az utódkörnyezet hatása (UK), valamint ezek interakciói a mért jellegek esetében (megjegyzés: MT=magtömeg)

A fenti táblázatban a hármas interakció utal a transzgenerációs plasztikusság megnyilvánulására. Ha ez a kölcsönhatás szignifikáns, azt jelenti, hogy az anyai hatás eltérő módon mutatkozik meg a különböző utódkörnyezetekben az adott nemzetségbe tartozó két faj esetében.



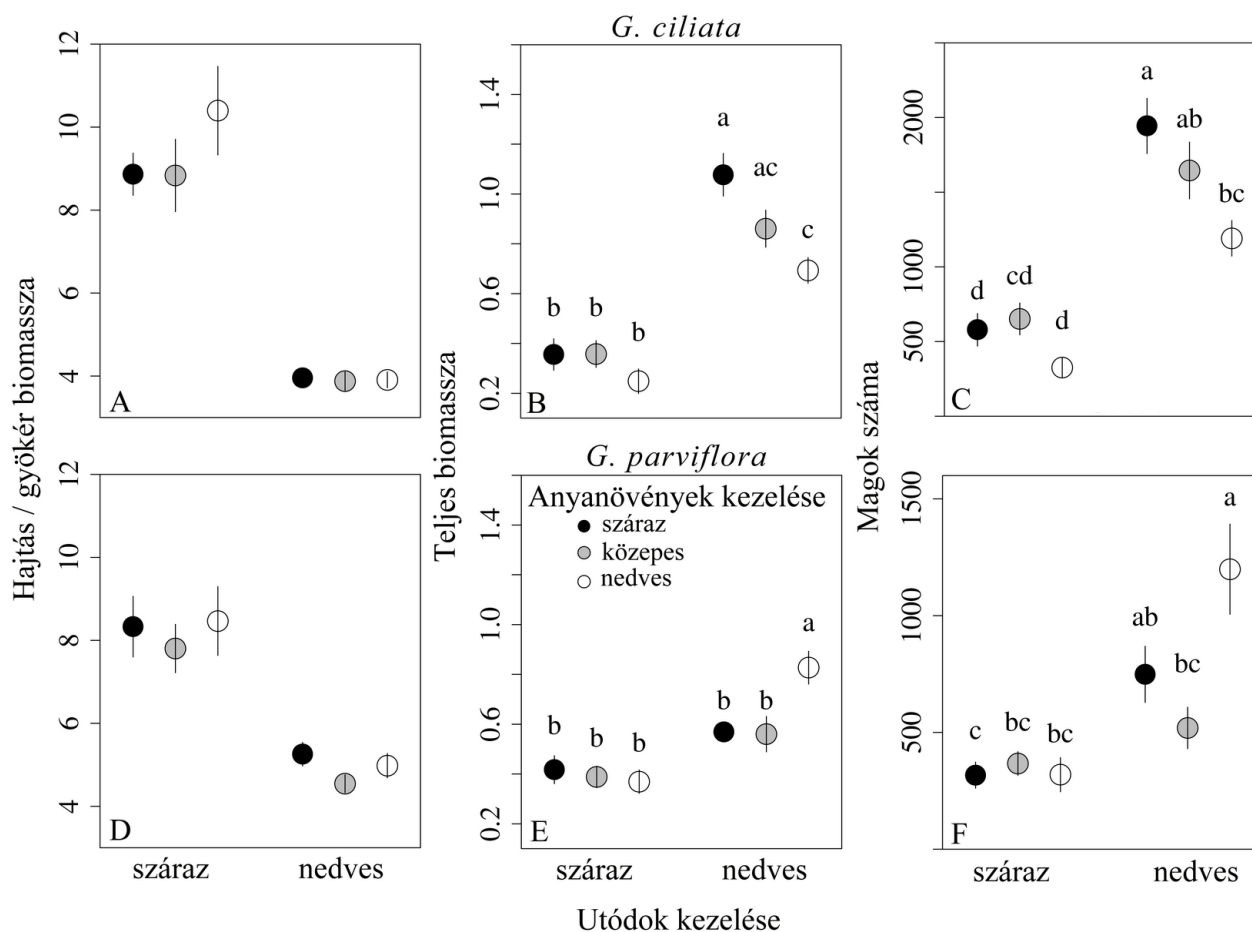
1.ábra: Az *Amaranthus* fajok eredményei vizes kezelés esetében

Az *Amaranthus* fajpár vizes kezelése esetében mindhárom jellegre nézve szignifikáns ez a hármas interakció (1. Táblázat). A hajtás/gyökér arány esetében az *A. albus*-nál a száraz kezelésben szignifikáns az anyai környezet hatása, ugyanis azok az utódok, amelyeknek az anyja is száraz környezetben nevelkedett, nagyobb gyökeret fejlesztettek, mint a másik két anyai környezetből származó utódok; az *A. retroflexus*-nál ezzel szemben nem találtunk szignifikáns eltérést sem az anyai-, sem az utódkörnyezet szempontjából (1. ábra/A és D). A teljes biomassa (1. ábra/B és E) és a magszám (1. ábra/C és F) esetében a száraz kezelésben az *A. albus*-nál szignifikáns anyai hatást találtunk, hiszen a száraz kezelésből származó utódok hozták létre a legkisebb biomasszát és a legkevesebb magot. Az *A. retroflexus*-nál nem volt szignifikáns ez a hatás, de az előzővel ellentétes trendet mutat. Megjegyzendő, hogy az *A. albus*-nál a száraz kezelésben jól látható az összefüggés és a negatív cserekapcsolat a jellegek között, ugyanis a száraz környezetben előnyt jelentő nagyobb gyökér fejlesztésének hátulütője a kisebb teljes biomassa és a csökkent reprodukciós siker (1. ábra/A, B és C).



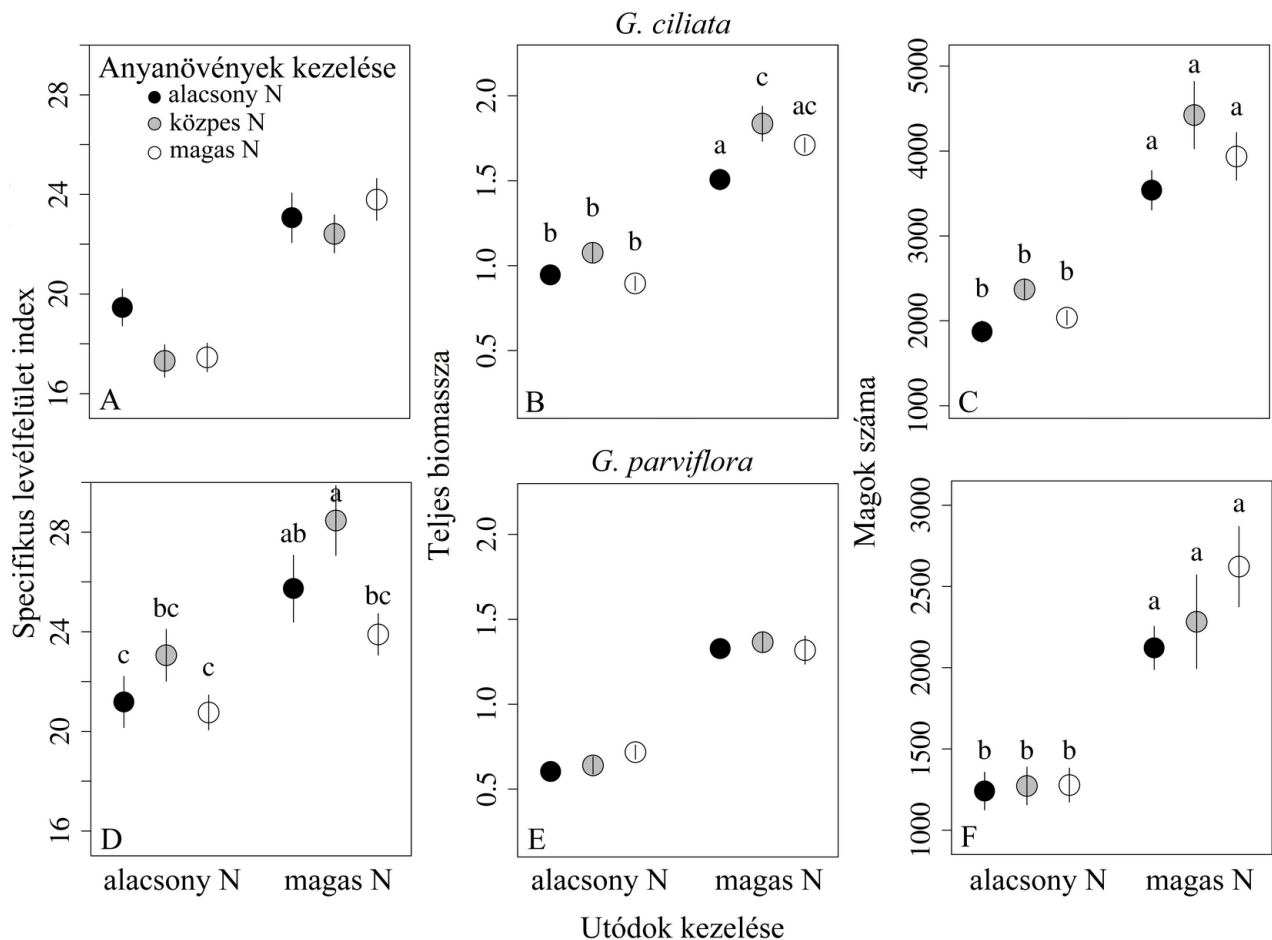
2. ábra: Az *Amaranthus* fajok eredményei nitrogén kezelés esetében

Az *Amaranthus* fajpárnál a nitrogén kezelésben csak a magszám esetében találtunk szignifikáns hármas interakciót (1. Táblázat): az *A. albus*-nál nincs szignifikáns anyai hatás, ellenben az *A. retroflexus*-nál a magas nitrogén kezelésben szignifikáns az anyai környezet hatása, mivel azok az utódok, amelyeknek anyja is magas nitrogén-elérhetőségű környezetben nevelkedett, nagyobb számú magot produkáltak, mint a másik két kezelésből származó utódok (2. ábra/C és F). Figyelemre méltó itt is a kapcsolat a funkcionális és a reprodukciós jelleg között, ugyanis a magas nitrogén kezelésben a legnagyobb SLA-t mutató *A. retroflexus* utódok hozták létre a legnagyobb számú magot (2. ábra/D és F).



3. ábra: A *Galinsoga* fajok eredményei vizes kezelés esetében

A *Galinsoga* fajpárnál a vizes kezelésben a teljes biotassza és a magszám esetében szignifikáns a hármas interakció (1. Táblázat), ugyanis a nedves kezelésben mindkét fajnál szignifikáns anyai hatást találtunk e két jelleg tekintetében, ám ez ellentétes módon nyilvánul meg a két fajnál: a *G. ciliata* esetében a száraz, míg a *G. parviflora* esetében a nedves környezetből származó utódok hozták létre a legnagyobb biotasszát (3. ábra/B és E) és a legnagyobb számú magot (3. ábra/C és F) a nedves utódkezelésben.



4. ábra: A *Galinsoga* fajok eredményei nitrogén kezelés esetében

A *Galinsoga* fajpárnál a nitrogén kezelésben egyik tulajdonság esetében sem volt szignifikáns a hármas interakció (1. Táblázat), ugyanis a *G. ciliata*-nál a teljes biomassa esetében azok az utódok voltak a legsikeresebbek, amelyeknek anyja közepes kezelésben nevelkedett. A *G. parviflora*-nál szintén a közepes anyai környezetből származó utódoknál volt a legnagyobb az SLA...

Tárgyalás

Eredményeink fényében arra következtethetünk, hogy az anyai hatás nem egy általános, minden helyzetben megnyilvánuló jelenség, mert csupán néhány kezelés és jelleg esetén sikerült kimutatnunk, ahol viszont megmutatkozik, különbözőképpen érvényesül az egyes fajok és környezeti tényezők esetében. Ez abból is kitűnik, hogy a két különböző forrás (víz és nitrogén) esetében, amelyek grádiense mentén a vizsgálatot végeztük, eltérő eredményeket kaptunk: a vizes kezelésben az *A. albus*, *G. ciliata* és *G. parviflora*, míg a

nitrogén kezelésben az *A. retroflexus* esetében észleltünk transzgenerációs plasztikusságot, úgy adaptív, mint maladaptív. A vizes kezelés esetében például az *A. albus* (1. ábra/C) és a *G. ciliata* (3. ábra/B és C) maladaptív, míg a *G. parviflora* (3. ábra/ E és F) adaptív transzgenerációs plasztikusságot mutatott. Egy másik kísérletben, ahol a rendelkezésre álló vízmennyiségre adott választ vizsgálták két közel rokon, de különböző ökológiai igényű faj esetében, hasonló eredményeket kaptak, hiszen azt találták, hogy a szűkebb elterjedésű faj maladaptív, a változatosabb élőhelyeket benépesítő faj pedig adaptív transzgenerációs plasztikusságot mutatott (Sultan, Barton és Wilczek 2009). Itt emelnénk ki a különböző jellegű, funkcionális és performancia jellegek párhuzamos megfigyelésének fontosságát, mely segíthet a növény allokációs, általában csere-viszonyon alapuló, mechanizmusait megérteni. Az *A. albus* esetén megfigyelt maladaptív választ nem érthetnénk, ha csak a performancia jellegeket vizsgáltuk volna meg, a hajtás/gyökér arány alakulása viszont segít megérteni a növény „döntéseit”.

Az eddigi kutatásokban kifejezetten a nitrogén hatását nem vizsgálták, hanem összességében a különböző tápanyag-ellátottságú körülmények, elsősorban a tápanyaghiány esetében megnyilvánuló transzgenerációs plasztikusságot. Ez utóbbi vizsgálatokban azt mutatták ki, hogy a környezeti anyai hatásnak szerepe van a limitált tápanyag-elérhetőségű környezethez való alkalmazkodásban, ugyanis a tápanyagszegény környezetben azok az utódok teljesítettek jobban, amelyeknek anyja is tápanyaglimitált környezetben nevelkedett, szemben a kedvező tápanyag-ellátottságú anyai környezetből származó utódokkal (Herman és Sultan 2011). Mi konkrétan a nitrogén hatását vizsgáltuk, és ebben a tekintetben egyedül az *A. retroflexus*-nál tapasztaltunk adaptív transzgenerációs plasztikusságot, az előbb említett kutatással ellentétesen, a magas nitrogén kezelésben (2. ábra/F). Ez nem meglepő ennél a fajnál, amely gyakran műtrágyázásott mezőgazdasági területeken, vagy azok közelében él.

A forrásokra adott válaszokban lévő eltérés mellett jelentős az anyai hatás megnyilvánulásában észlelt különbség az inváziós és a meghonosodott, de nem inváziós fajok között. Jól körvonalazódik az eredményeinkből a transzgenerációs plasztikusság szerepe a növényi invázióban, mert mindkét fajpár esetében a meghonosodott, de nem inváziós fajoknál (*A. albus*, *G. ciliata*) maladaptív, míg az inváziós fajoknál (*A. retroflexus*, *G. parviflora*) adaptív környezeti anyai hatást találtunk a reprodukciós jelleg tekintetében (1. ábra/C, 3. ábra/C, 2. ábra/ F, 3. ábra/F), ami valószínűleg hozzájárul ezen inváziós növényfajok térhódításához.

Végkövetkeztetésként elmondhatjuk, hogy a transzgenerációs plasztikusság fontos szereppel bírhat az inváziós növények rátermettségének növelésében, elősegítve minél

sikeresebb terjedésüket a meghódított élőhelyen. A jelenség további kutatásra szorul, hogy pontosan megértsük a háttérmechanizmusokat. A kezdeti magtömeg nem befolyásolta szignifikánsan az utódok felnőttkori jellegeit, ebből arra következtethetünk, hogy nem a magba történő allokáción keresztül nyilvánult meg az anyai hatás, hanem valamilyen más, a bevezetőben felsorolt tényezők játszhattak közre.

Irodalomjegyzék

- Anastasiu, P. és Negrean, G., 2009, Neobiota din România, Presa Universitară Clujeană
- Balogh, L., Bagi, I., Bartha, D., Benkő, Zs. R., Csiszár, Á., Dancza, I., Juhász, M., Király, G., Szidonya, I., Szigetvári, Cs., Tóth, T., Udvardy, L., Varga, Sz., Bota, V., Lesku, b., Márkus, A., Mesterházy, A., Sipos, F., Sipos, K., Sonnevend, I., Sulyok, J., Takács, G., Virók, V., 2004, Özönnövények, 2004, Budapest
- Baruch, Z. és Goldstein, G., 1999, Leaf construction cost , nutrient concentration and net CO₂ assimilation of native and invasive species in Hawaii, *Oecologia*, 121, 183-192
- Bischoff, A. és Müller-Schärer, H., 2010, Testing population differentiation in plant species – how important are environmental maternal effects, *Oikos* 119, 445–454
- Callaway, R. M., Pennings, S. C. és Richards, C. L., 2003, Phenotypic plasticity and interactions among plants, *Ecology*, 84 (5), 1115-1128
- Cendán, C., Sampedro, L. és Zas, R., 2011, The maternal environment determines the timing of germination in *Pinus pinaster*, *Environmental and Experimental Botany*
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchman, N., Gurovich, D. E., Reich, P. B., ter Stige, H., Morgan, H. D., van der Heijden, M. G. A., Pausas, J. G. és Poorter, H., 2003, A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide, *Australian Journal of Botany*, 51 (4), 335-380.
- Donohue, K., 2009, Completing the cycle: maternal effects as the missing link in plant life histories, *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364 (1520), 1059-1074
- Dukes, J. S. és Money, H. A., 1999, Does global change increase the success of biological invaders?, *Trends in Ecology & Evolution*, 14 (4), 135-139
- Dyer, A. R., Brown, C. S., Espeland, E. K., McKay, J. K., Meimberg, H. și Rice, K. J., 2010, The role of adaptive transgenerational-plasticity in biological invasions of plants, *Evolutionary applications*, 3, 179-192

- Ehrenfeld, J. G., 2003, Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes, *Ecosystems*, 6, 503-523
- Funk, J. L. és Vitousek, P. M., 2007, Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems, *Nature*, 446, 1079-1081
- Galloway, L. F. și Etterson, J. R., 2007, Transgenerational plasticity is adaptive in the wild, *Science*, 318, 1134-1136
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C. és Laurent, G., 2001, A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content, *Functional Ecology*, 15, 688–695
- Helenurm, K. és Schaal, B. A., 1996, Genetic and maternal effects on offspring fitness in *Lupinus texensis* (*Fabaceae*), *American Journal of Botany*, 83 (12), 1596-1608
- Herman, J. J. és Sultan, S. E., 2011, Adaptive transgenerational plasticity in plants: case studies, mechanisms, and implications for natural populations, *Frontiers in plant science*, 2 (102)
- Herman, J. J., Sultan, S. E., Horgan-Kobelski, T. és Riggs, C., 2012, Adaptive transgenerational plasticity in an annual plant: grandparental and parental stress enhance performance of seedlings in dry soil, *Integrative and Comparative Biology*, 52, 77-88
- Latzel, V., Klimešová, J., Hájek, T., Gómez, S., and Šmilauer, P., 2010, Maternal effects alter progeny's response to disturbance and nutrients in two *Plantago* species, *Oikos*, 119, 1700-1710
- Le Maitre, D. C., Richardson, D. M. és Chapman, R. A., 2004, Alien plant invasions in South Africa: driving forces and the human dimension, *South African Journal of Science*, 100, 104-112
- Lonsdale W. M., 1999, Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility, *Ecology*, 80 (5), 1522-1536
- Mal, T. K., és Lovett-Doust, J., 2005, Phenotypic plasticity in vegetative and reproductive traits in an invasive weed, *Lythrum salicaria* (*Lythraceae*), in response to soil moisture, *American Journal of Botany*, 92 (5), 819-825
- Meyer G, Clare R., Weber E., 2005, An experimental test of the evolution of increased competitive hypothesis in goldenrod, *Solidago gigantea*, *Oecologia*, 144, 299-307
- Monty, A., Bizoux, J. P., Escarré, J., Mahy, G., 2013, Rapid plant invasion in distinct climates involves different sources of phenotypic variation, *PLoS ONE* 8(1)

- Orrock, J. L., Witter, M. S. és Reichman, O. J., 2008, Apparent competition with an exotic plant reduces native plant establishment, *Ecology*, 89(4), 1168–1174
- Pattison, R. R., Goldstein, G. és Ares, A., 1998, Growth, biomass allocation and photosynthesis of invasive and native Hawaiian rainforest species, *Oecologia*, 117, 449-459
- Pysek, P., 1995, On the terminology used in plant invasion studies, *Plant Invasions – General Aspects and Special Problems*, 71-81
- Pysek, P. és Richardson, D. M., 2010, Invasive species, environmental change and management, and health, *Annual Review of Environment and Resources*, 35, 25-55
- Richards, C. L., Bossdorf, O., Muth, N. Z., Gurevitch, J., Pigliucci, M., 2006, Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions, *Ecology letters*, 9, 981-993
- Richardson, D. M., Pysek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., West, C. J., 2000, Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions, *Diversity and Distributions*, 6, 93–107
- Roach, D. A., és Wulff, R. D., 1987, Maternal effects in plants, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 209-235
- Săvulescu, T. és mtsai, 1952, *Flora Republicii Populare Române*
- Sultan, S. E., Barton, K. și Wilczek, A. M., 2009, Contrasting pattern of transgenerational plasticity in ecologically distinct congeners, *Ecology*, 90(7), 1831-1839
- Van Kleunen, M. és Fischer, M., 2005, Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants, *New Phytologist*, 166, 49-60
- Van Kleunen, M., Weber, E. and Fischer, M., 2010, A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species, *Ecology Letters*, 13, 235–245
- Wilson, J. B., 1987, A Review of Evidence on the Control of Shoot:Root Ratio, in Relation to Models, *Annals of Botany* 61, 433-449, 1988
- Wulff, R. D., Causin, H. F., Benitez, O. és Bacalini, P. A., 1999, Intraspecific variability and maternal effects in the response to nutrient addition in *Chenopodium album*, *Canadian Journal of Botany*, 77 (8), 1150-1158.
- Zou, J., Rogers, W. E. és Siemann, E., 2007, Differences in morphological and physiological traits between native and invasive populations of *Sapium sebiferum*, *Functional Ecology*, 21, 721-730