

36. OTDK Biológia Szekció

**Heteromorf termések: csak csírázási stratégiájukban különböznek
vagy befolyásolják a felnőttkori rátermettséget is?**

Ferencz Kamilla
Biológus MSc, I. év
Babeş-Bolyai Tudományegyetem

Témavezető: Fenesi Annamária

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés.....	3
1.1. Általában a termésheteromorfizmusról.....	3
1.2. Termésheteromorfizmus a fészkesvirágzatúak családjában	3
1.3. A termésheteromorfizmus ökológiai következményei	4
1.3.1. Nyugalmi és csírázási feltételek.....	4
1.3.2. Diszperziós képesség.....	5
1.3.3. A heteromorfizmus, mint “bet-hedging” stratégia.....	5
1.4. A termésheteromorfizmus és a felnőtt egyed változatossága közti összefüggés	6
1.5. A heteromorfizmus, mint a sikeres terjedés kulcsa új élőhelyeken?	6
1.6. Kutatási hiányosságok és céljaink.....	7
2. Anyagok és módszerek.....	8
2.1. A vizsgálat növényfajai és mintavételi helyszínei.....	8
2.2. A kísérlet helyszíne és menete.....	11
2.3. Mért változók, statisztikai elemzés.....	13
3. Eredmények.....	15
3.1. Csírázási arány és idő.....	15
3.2. Teljes biomassa és hajtás-gyökér arány.....	20
3.3. Fenotípusos plasztikusság.....	22
4. Tárgyalás.....	25
4.1. Az eltérő terméstípusok valóban különböző csírázási stratégiákat alkalmaznak?..	25
4.2. Kimutatható-e a különbség az eltérő termésekből kinevelt felnőtt növények esetén is?.....	26
4.3. Közelrokon fajok esetén hasonló módon nyilvánul meg a termésheteromorfia?..	26
5. Következtetések.....	28
6. Köszönetnyilvánítás.....	28
7. Irodalomjegyzék.....	29

1. BEVEZETÉS

1.1. Általában a termésheteromorfizmusról

A magokat a virágos növények szexuális reprodukciós egységének tekintjük, amely egy megtermékenyített petesejtből keletkező embrióból, tápanyagtartalékokból és egy védelemre szolgáló magköpenyből áll (Hickey és King 2000). Korai elméleti modellek szerint a magoktól azt várták, hogy állandó méretűek, tömegűek és morfológiájuk legyenek a rájuk ható stabilizáló szelekció miatt (Smith és Fretwell 1974, McGinley és mtsai 1987), mégis nagyon sok példát látunk arra, hogy egy növényegyeden belül is jelentős eltéréseket találunk a magok mérete és morfológiája mentén (Imbert 2002). Például a fészkesek családjában sok faj esetében a kaszat mérete csökken a fészkesvirágzat periferiájától befele haladva, míg a bóbíta növekszik (McGinley 1989).

Ennek a jelenségnek egy szélsőséges esete a termésheteromorfizmus. A zavart területeken, változatos és kiszámíthatatlan környezetben (pl. sivatagok, félsivatagok, sós mocsarak, felhagyott szántók) élő növényfajoknak általában rövid az életciklusuk (egynyári növények), emiatt fontos, hogy a rendelkezésükre álló rövid periódusban képesek legyenek szaporodni. Egyes fajok ennek a megoldására a heteromorfizmus stratégiáját alkalmazzák (Ruiz De Clavijo 2005). A termésheteromorfizmus azt jelenti, hogy egy növényegyed több típusú termést hoz létre, melyek morfológiailag és ökológiailag is jelentősen különböznek egymástól. Ez a stratégia több taxonban is egymástól függetlenül kialakult, eddig összesen 18 zárvatermő családban dokumentáltak 218 heteromorf fajt, amiből a fészkesek (*Asteraceae*) családja dominál 138 fajjal és ezt követi a libatopfélék (*Chenopodiaceae*) családja 18 fajjal (Imbert 2002).

1.2. Termésheteromorfizmus a fészkesvirágzatúak családjában

Ahogy az előbb is említésre került, a fészkesvirágzatúak családja az eddig leírt heteromorf fajok 63%-át képviseli. A különbségek általában a fejecske virágzat periferiáján elhelyezkedő kaszatok és a centrumban elhelyezkedő kaszatok között nyilvánulnak meg (Imbert 2002). Egyes fajoknál köztes kaszatok is megjelennek, amely azt jelenti, hogy a periferiás és a centrális kaszatok között helyezkednek el, és morfológiailag mindkét kaszattípushoz hasonlítanak (Bachmann 1983). A periferiás és a centrális kaszatok különbözhetnek méretben, a diszperziós képletek jelenlétében vagy hiányában (pl. bóbíta, szőrök), színben vagy alakban (Imbert 2002). A periferiás kaszatok

általában nehezebbek, mint a centrálisak, például a *Crepis sancta*-nál és a *Hedypnois cretica*-nál, azonban akadnak kivételek is, mint például a *Picris radicata* termései (Ellner és Shmida 1984). A tömeg közti különbséget általában az embrió mérete adja, azonban egyes fajoknál a magház struktúrája és vastagsága is befolyásolja ezt (Imbert és mtsai 1999). A diszperziós képleteket tekintve a perifériás kaszatok általában nem rendelkeznek velük, míg a centrálisak igen (*Carthamus lanatus*, *Centaurea solstitialis*) (Imbert 2002). A *Bidens tripartita* faj esetében a terméstípusok eltérnek a szálkák számát és méretét tekintve (Montégut 1970). Az *Anthemis chia*-nál a perifériás kaszatok nagy szárnnyal rendelkeznek, míg a centrális kaszatok egyáltalán nem rendelkeznek szárnnyal (Feinbrun-Dothan és Zohary 1978). Sőt a bóbítát hordozó csőr méretében is különbözhetnek a terméstípusok, például a *Hypochoeris glabra* esetében (Baker és O'Dowd 1982).

Azonban a kaszat elhelyezkedése nem mindig befolyásolja a terméstípusok közti különbségeket. A *Heterosperma pinnatum* esetében a fejcskén belül eltérő kaszattípusokat találhatunk, de nincs összefüggés a pozíció és a morfológia között (Venable és mtsai 1987). Gardocki és mtsai (2000) egy *Calendula* fajnál leírták, hogy az összes terméstípust a perifériás virágok hozzák.

1.3. A termésheteromorfizmus ökológiai következményei

A terméstípusok között lehetnek morfológiai eltérések, mint például a méret, a tömeg, az alak, a szín vagy a függelékek, és ezek maguk után vonják az ökológiai tulajdonságokban való eltéréseket, mint például a csírázás időpontja és gyorsasága, a diszperziós technika, a dormancia ideje, a kompetitív képesség és a predáció általi sérülékenység (Mandák és Pyšek 2005).

1.3.1. Nyugalmi és csírázási feltételek

Taylorson és Hendricks (1977), valamint Mohamed-Yasseen és mtsai (1994) vizsgálatokat végeztek a terméstípusok nyugalmi és csírázási feltételeire vonatkozóan, és megfigyelték, hogy a magház vastagságának és szerkezetének fontos szerepe van a csírázásban, a víz felszívásában és a gázcserében. A libatopfélék (*Chenopodiaceae*) családjában például a termés murvalevek közé van zárva, amelyek többé-kevésbé átjárhatók a víz számára. Tehát a murvalevek morfológiája befolyásolja a különböző terméstípusok dormanciáját (Takeno és Yamaguchi 1991). Hasonlóan a káposztafélék (*Brassicaceae*) családjában is a becőtermésben maradó magok később csíráznak,

mint a kiszabadultak (Zohary 1962). Azt is megfigyelték, hogy a dormancia a magköpeny kémiai anyagaitól is függ (Mohamed-Yasseen és mtsai 1994). Például a *Salsola komarovii* rövid szárnyú termései több abszcizinsavat tartalmaznak, mint a hosszú szárnyú termései, és ez kapcsolatban áll a két terméstípus csírázási rátájával (Takeno és Yamaguchi 1991).

1.3.2. Diszperziós képesség

A legtöbb heteromorf terméstípus különbözik a diszperziós képességében. Attól függően, hogy milyen képletekkel rendelkeznek, a termések terjedhetnek hosszú távon szél, víz vagy állatok által, ugyanakkor diszperziós képletek hiányában rövid távon, az anyanövény mellé való leeséssel. A fészkesek (*Asteraceae*) családjában általában a szélső kaszatok rosszabbul terjednek, mint a középsők (Ellner és Shmida 1984, Venable és mtsai 1987), a szárnyas magok pedig jobban terjednek nemcsak a szél, hanem a víz által is, mint a szárny nélküliek (Telenius és Torstensson 1989). A libatopfélék (*Chenopodiaceae*) családjában a murvalevelek felépítése is befolyásolja a terjedést (Wilson 1974). Egyéb képletek, mint például a tüskék vagy a húsos termésköpeny, elősegítik az állatok általi terjedést.

1.3.3. A heteromorfizmus, mint „bet-hedging” stratégia

A termésheteromorfizmus valószínűleg egy adaptív tulajdonság. A heteromorf fajok általában a „bet-hedging” stratégiát (nevezhetjük „tétfedezési” vagy „kockázatosztó” stratégiának is) követik (Mandák és Pyšek 2005). Ennek lényege, hogy normál körülmények között nem maximális, hanem csökkentett a fitnessük azért, hogy stresszes körülmények között növelhessék azt. Vagyis nem fog kicsírázni minden mag egyszerre, mert ha azokat valamilyen baj éri, akkor kezdenek el csírázni a magbankban levők, vagyis a „fedezet”. Ezáltal szinte 100%-osan biztosítva van a növényegyed szaporodása, ugyanakkor így elkerüli a magas abundancia negatív hatásait, mint például a magas mortalitási rátát (Mandák és Pyšek 2005) vagy a testvérkompetíciót (Venable és Brown 1993). Összegezve, a heteromorf fajoknál fontos az utódok időbeli és térbeli terjesztése a kompetíció csökkentése érdekében. Az előbbi a terméstípusok dormancia idejének eltéréseivel, míg az utóbbi a különböző diszperziós képességekkel valósul meg. Általában az alacsony diszperziós képesség magas dormanciával társul, míg a magas diszperziós képesség alacsony dormanciával (Imbert 2002).

1.4. A termésheteromorfizmus és a felnőtt egyed változatossága közti összefüggés

Egyes kutatások kimutatták, hogy a különböző terméstípusok befolyásolhatják a növényegyed további fejlődését. Megnyilvánulhatnak különbségek a fiatal növények korai fejlődési szakaszában az eltérő növekedés, túlélőképesség, életrevalóság és tápanyaghiány eltérése szempontjából (Kucewicz és Gojło 2014). Ugyanakkor más tanulmányok más fajoknál nem mutattak ki különbségeket az eltérő terméstípusokból kikelt fiatal növények között (Brändel 2007, Van Mölken és mtsai 2005), vagy a különbségek nem a fejlődés korai szakaszában jelentkeznek, hanem a felnőtt növényeknél (Ruiz De Clavijo 2001).

El Keblawy (2003) a *Hedypnois cretica*-t, illetve Ruiz De Clavijo (2005) a *Calendula arvensis*-t vizsgálta, és azt találták, hogy a perifériás kaszatok felnőtt egyedei több levéllel rendelkeztek, emiatt nagyobb volt az asszimilációs felületük, ezenkívül gyorsabban növekedtek, magasabbak lettek és több virágzatot hoztak, mint a centrális kaszatok. Más fajoknál, mint például a *Crepis aspera*-nál, a *C. sancta*-nál és a *Galinsoga ciliata*-nál, nem kaptak különbséget magasság és reprodukív képesség szempontjából az eltérő terméstípusok között (El Keblawy 2003, Imbert és mtsai 1996, Kucewicz és mtsai 2010).

1.5. A heteromorfizmus, mint a sikeres terjedés kulcsa új élőhelyeken?

Fenesi és mtsai (2019) két, a fészkesek családjába tartozó fajokról szóló adatbázist hasonlítottak össze, melyben a heteromorf és monomorf fajok meghonosodási sikerességét vizsgálták. Az első olyan fajokat tartalmazott, amelyek Közép-Európában őshonosak, és Európán kívül honosodtak meg. A második adatbázis pedig olyan fajokból állt, amelyeket széleskörűen használnak kertészeti és dísnövényekként az őshazájukon kívül. Az összes fajnak megállapították a meghonosodási sikerességét, vagyis azon régiók számát, ahol a fajokat mint meghonosodott fajokat jelezték bárhol a világon. Eredményeik azt mutatják, hogy a heteromorf fajok nagyobb valószínűséggel válnak meghonosodott fajokká őshonos elterjedési területükön kívül, de az elterjedés mértékében nem találtak különbséget a heteromorf és monomorf fajok között. Azonban, a dísnövényként használatos fajok közül, azok amelyek magas termetűek és heteromorfak voltak, szignifikánsan többen és több vidéken válnak adventív fajjá, mint a szintén magas, de monomorf fajok. Viszont az alacsony termetű fajoknál nem kapták meg ezt az összefüggést. Ez azt mutatja, hogy a heteromorfizmus mellett egyéb tulajdonságok is hatással vannak a meghonosodási sikerességre, azonban ez a vegyes stratégia mindenképp hozzájárul a populációk méretének

növeléséhez az inváziós szakaszon belüli rövid és hosszú távú terjesztés által. A magok tulajdonságainak magas varianciája (tömeg, diszperzió, csírázás, dormancia) részben megmagyarázza az invazív fajok általi heterogén élőhelyek sikeres kolonizációját (Willis és Hulme 2004, Fumanal és mtsai 2007).

1.6. Kutatási hiányosságok és céljaink

Bár a jelenség érdekessége miatt sokan vizsgálták a heteromorfizmust és annak következményeit, de nem követték nyomon a jelenség megnyilvánulását különböző életstádiumok mentén. Ezért célunk volt termésheteromorfizmussal rendelkező fajok alapos vizsgálata úgy, hogy csírázás és kinevelés során is nyomonkövethessük a heteromorf termések és a belőlük származó növényegyedek sorsát. Figyeltünk arra, hogy változatos körülményeket teremtsünk mind a csírázó termések, mind a növényegyedek számára, mert várhatóan plasztikusságukban és nem csak teljesítményükben mutatnak eltéréseket a heteromorf termések. Azáltal, hogy közelrokon fajokat vizsgálunk, az is kiderülhet, hogy a morfológiai megkötések mennyire engednek meg eltérő adaptív válaszokat. Kutatásunk során a következő konkrét kérdésekre szerettünk volna választ kapni:

- (1) Az eltérő terméstípusok valóban különböző csírázási stratégiákat alkalmaznak?
- (2) Kimutatható-e a különbség az eltérő termésekből kinevelt felnőtt növények esetén is?
- (3) Közelrokon fajok esetén hasonló módon nyilvánul meg a termésheteromorfia?

2. ANYAGOK ÉS MÓDSZEREK

2.1. A vizsgálat növényfajai és mintavételi helyszínei

Kutatásunk során négy heteromorf fajt vizsgáltunk, melyek a fészkesek (*Asteraceae*) családjába tartoznak: a mezei körömvirágot (*Calendula arvensis*, L.), az orvosi körömvirágot (*Calendula officinalis*, L.), a kicsiny gombvirágot (*Galinsoga parviflora*, Cav.) és a borzas gombvirágot (*Galinsoga ciliata*, S.F. Blake, syn. *Galinsoga quadriradiata*, Ruiz & Pavón).

A mezei körömvirág a fészkesek családjába tartozó egynyári gyomnövény. Makaronéziában, az Arab-félszigeten és Európában (a mediterrán térségtől a Himalája nyugati részéig), többek között Romániában is őshonos faj, ugyanakkor a világ más tájain is, mint például Kalifornia, Korea, Dél-Ausztrália, adventív fajként elterjedt (KEW Plants of the world). Gyomnövényként a mezőgazdasági területek, útszélek és egyéb zavart területek különböző talajtípusaiban él. Sárga vagy narancssárga fészkesvirágzatában kétféle virágtípust különíthetünk el. A periférián több sorban nyelves női virágok helyezkednek el. Középen csöves virágok találhatók, melyek bibével és porzókkal is rendelkeznek, azonban funkcionálisan hím virágoknak tekinthetők, emiatt a növény kaszattermései csak a nyelves virágokból lesznek. A virágzatban való elhelyezkedés szempontjából 3 típusú kaszattermés különíthető el. Kívül helyezkednek el a levélszerű, csőrös kaszatok, amelyek nevüket a végükön található hegyes csőrszerű részről kapták, ugyanakkor a görbe termés dorzális részén számos hosszabb tüske található. Szintén a külső sorban az előbbiekkal váltakozva helyezkednek el a szélesszárnyú, csónak alakú vagy felfűjt, hólyagszerű kaszatok, melyeknek enyhébb a görbületük, nagyobb az átmérőjük és a dorzális részükön kisebb tüskékkel rendelkeznek, mint a levélszerű kaszatok. A bennebb elhelyezkedő nyelves virágokból barázdált, gyűrű vagy sarló alakú kaszatok lesznek, melynek dorzális részén barázdák, dudorok találhatók. Egyik terméstípus sem rendelkezik bóbitával (1A. ábra). Heyn és Joel (1983), valamint Heyn (1988) szerint a levélszerű és a felfűjt kaszatok nagytávolságú diszperzióhoz adaptálódtak, előbbiek a dorzális tüskék révén bele tudnak akadni az állatok bundájába, míg az utóbbiak széles szárnyuk révén a szél segítségével terjednek. A sarló alakú kaszatok viszont rövidtávon terjednek, mivel nem rendelkeznek diszperziós képlettel.

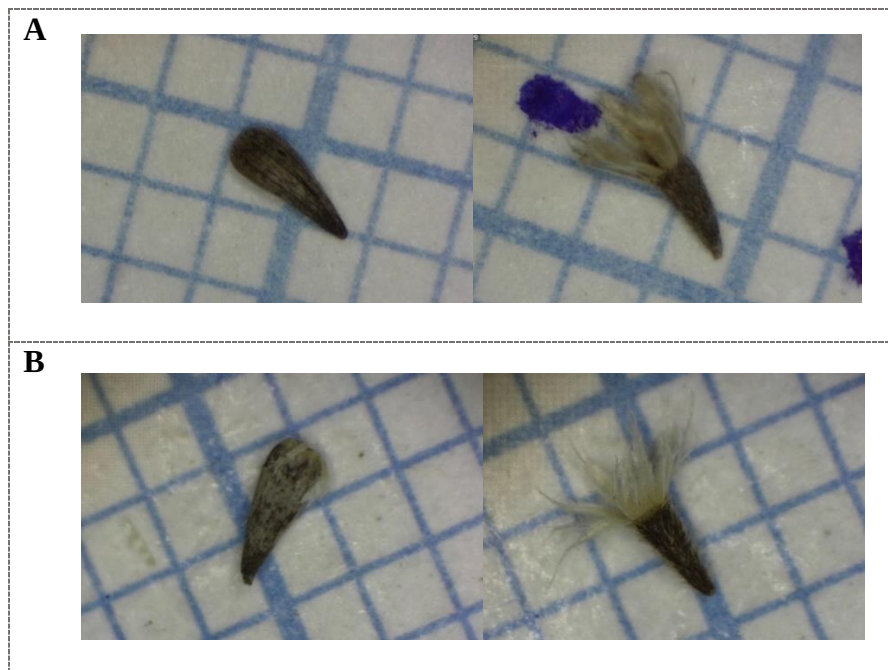
A orvosi körömvirág a fészkesek családjába tartozó egynyári növény, mely festőnövényként és gyógyászati, kozmetikai cikkekben használatos. Gyógyhatása miatt régóta termesztik, ugyanakkor világszerte elterjedt kerti szökevény hűvösebb és mérsékelt éghajlatokon (Randall 2012). Őshazája Spanyolország, ugyanakkor szinte egész Európában, Ausztráliában, Ázsia délnyugati részén, Afrika pár régiójában és Amerika több térségén is meghonosodott (KEW Plants of the world). A fészekvirágzata és a kaszattípusok hasonlóak a mezei körömvirágéval (1B. ábra).



1. ábra. A *Calendula arvensis* (A) és a *C. officinalis* (B) három típusú termése: „levél”, „felfűjt” és „sarló”.

A kicsiny gombvirág a fészkesek családjába tartozó egynyári gyomnövény. Őshazája Peru és környéke (Hanf 1983), azonban ma már egész Európában és a többi kontinensen is meghonosodott (Damalas 2008), invazív fajként tartják számon. Gabonaföldeken, gumós növényföldeken (pl. burgonya), tarlókon, ugaron, kertekben és útszélen egyaránt elterjedt (Węgrzynek 2009). Kicsi, gömbölyű fészekvirágzatát külső, fehér nyelvű virágok és belső, sárga csöves virágok alkotják. A kétfajta virág kétfajta kaszattermést hoz, melyek különböznek egymástól méretben, tömegben, csírázási és terjedési képességben. A nyelvű virágokból kialakuló kaszatok bóbíta nélküliek, több proteint és szénhidrátot tartalmaznak és gyorsabban, jobban csíráznak, mint a csöves virágokból kialakuló bóbítás kaszatok (Rai és Tripathi 1987) (2A. ábra).

A borzas gombvirág a fészkesek családjába tartozó egynyári gyomnövény. Mexikóban és az Andok-hegységben őshonos, azonban az ember behurcolta Észak-Amerikába, Afrikába és Európába is, ahol invazív fajként elterjedt (KEW Plants of the world). A melegebb klímát kedveli, kertekben, üvegházakban, ültetvényeken, megművelt földterületeken, útszéli, vasúti sínek mentén és személtlerakó helyeken is megtalálható (Reinhardt és mtsai 2003). A fészkesvirágzata és a kaszattípusok hasonlóak a kicsiny gombvirágéval (2B. ábra).



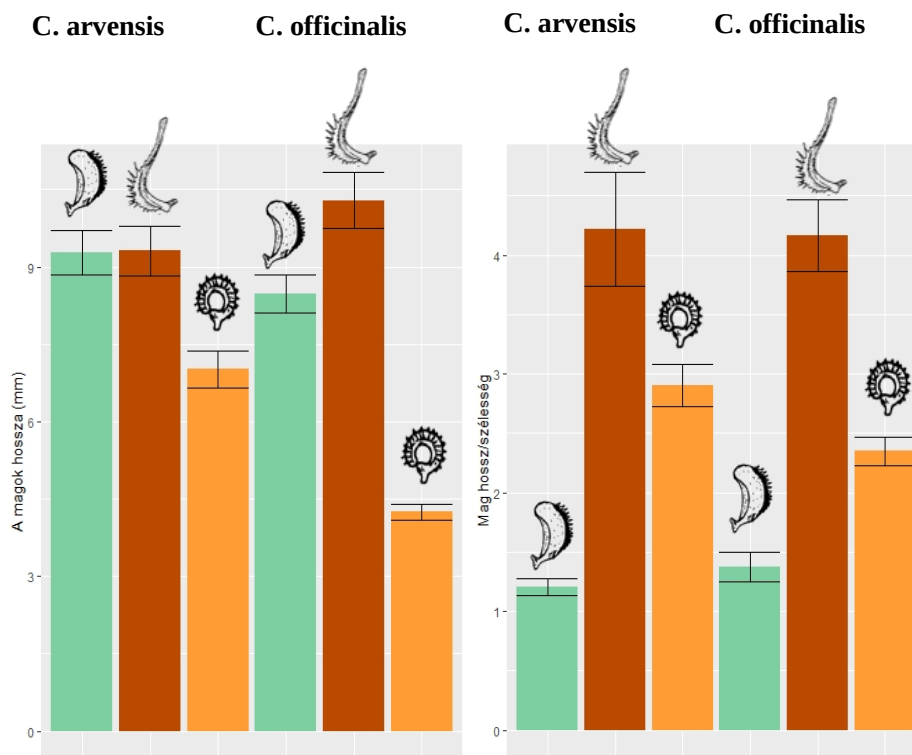
2. ábra. A *Galinsoga parviflora* (A) és a *G. ciliata* (B) két típusú termése: nem-pappusos és pappusos .

A vizsgált négy faj a fészkesek családjába tartozik, melyek kaszattermással rendelkeznek, ami egy fel nem nyíló egymagvú, száraz termés, ahol a maghéj és a termésfal nem nőtt össze. Az egyszerűség kedvéért a dolgozatban ezentúl a kaszattermést magként fogom nevezni. A vizsgálatban használt magokat a következő településekről gyűjtöttük össze: Kolozsvár, Ajtony, Inaktelke, Halmi. A borzas gombvirág esetében két populációból is gyűjtöttünk magokat két különböző településről, a dolgozat további részében az ajtonyi populációt 1-es és az inaktelki populációt 2-es populációnak fogom nevezni. Ennek segítségével megfigyelhettük azt is, hogy a különböző környezetnek van-e hatása az adott faj sikerességére.

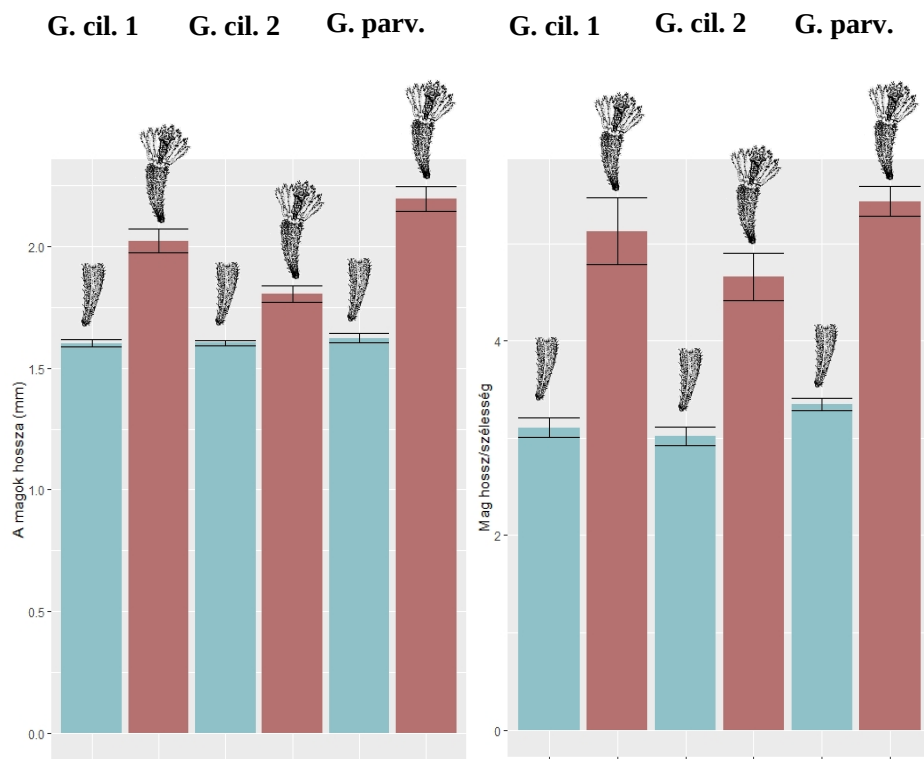
2.2. A kísérlet helyszíne és menete

A kísérlet helyszínéül a kolozsvári „Alexandru Borza” botanikus kertben található kutatási terület szolgált, mely tetővel és körülötte rácsos, nem zárt kerítéssel rendelkezik. A tető célja, hogy kizárja a természetes csapadékot, így a vízmennyiséget mi szabályozhattuk. A nem zárt kerítés arra szolgál, hogy a növényekre esetleges veszélyt jelentő állatokat kizárja.

A begyűjtött magokat tisztítottuk, számoltuk, paramétereiket (maghossz és magszélesség, 3. és 4. ábra) feljegyeztük, és különböző körülmények között csíráztattuk. A csírázást frissen betakarított és sztratifikált (teleltetett) magvak segítségével vizsgáltuk.



3. ábra. A *Calendula arvensis* (*C. arvensis*) és a *Calendula officinalis* (*C. officinalis*) három típusú termésének („felfújó”, „levél”, „sarló”) hossza és a termések hossz/szélesség aránya.



4. ábra. A *Galinsoga ciliata* két populációjának (G. cil. 1 és G. cil. 2) és a *Galinsoga parviflora* (G. parv.) két típusú termésének (nem-pappuszos, pappuszos) hossza és a termések hossz/szélesség aránya.

A frissen betakarított magokat a gyűjtés időpontjától függően egy-három hónapig szárazon tároltuk. A friss magok csíráztatását két szűrőpapírral ellátott műanyag Petri-csészékben végeztük. A 20 magból álló öt ismétlést olyan hőmérsékleten csíráztattuk, ami megfelel az ősz közepén uralkodó hőmérsékleti- és fényviszonyoknak (október: 11 óra fényben 15 °C-on, valamint 13 óra sötétben 5 °C-on).

A sztratifikált magvakat sötétben tartottuk 1-4 °C-on hősterilizált homokkal töltött és szűrőpapírral fedett műanyag Petri-csészékben 3 hónapig. A magvakat hetente egyszer öntöttük, és ellenőriztük a csírázást. Azon fajok esetében, ahol a magvak nagy része teleltetés közben csírázott, a tavaszi hőmérsékletet szimuláló csírázási kísérletbe hideg, de száraz körülmények között rétegzett magokat vontunk be. A hidegen rétegzett magvak kétféle hőmérsékleti viszonyon csíráztak: a tavasz közepén uralkodó hőmérsékleten (április: 15/5 °C-on 13 óra 30 percet fényben

és 10 óra 30 percet sötétben) és a késő tavasszal uralkodó hőmérsékleten (május: 20/10 °C-on 14 óra 30 percet fényben és 9 óra 30 percet sötétben).

Mind a frissen betakarított, mind a sztratifikált magvak csíráztatásához klímakamrát használtunk (Sanyo MLR-352H; Sanyo/Panasonic Healthcare Co., Ltd, Japan). Véletlenszerűen öt Petri-csészét egymásra halmoztunk, és tépőzárral lezárt átlátszó műanyag zacskókba helyeztük, hogy minimalizáljuk a párolgásból származó vízvesztést. A Petri-csészéket véletlenszerűen helyeztük el a csíráztató kamrában, és rendszeresen forgattuk őket a kísérlet ideje alatt. Emellett rendszeresen öntöttük őket desztillált vízzel, és hetente háromszor ellenőriztük: feljegyeztünk és eltávolítottunk minden kicsírázott magot. A magot akkor tekintettük csírázottnak, ha a gyököcske látható volt. Az adatokból csírázási arányt és átlagos csírázási időt számoltunk.

Márciusban előkészítettük az 1 literes cserepeket a növények kineveléséhez: alaposan kitisztítottuk őket, hogy az előző kísérletekből esetlegesen bennmaradt föld és növénymaradványok ne befolyásolják a vizsgálatunkat, ezután megszámoztuk őket, és feltöltöttük virágfölddel. 2021 áprilisában a csíranövényeket kiültettük a cserepekbe és elhelyeztük a kísérleti területünkre. A cserepeket rendszeresen öntöttük és gyomláltuk. Egy növényfaj egyedeit 10 cserépbe ültettük ki. A csíranövények kiültetése után megvártuk az első lomblevél megjelenését, és ettől számolva hat hét elteltével begyűjtöttünk öt egyedet. A fenotípusos plasztikusság vizsgálatához mind a négy faj 5 egyedét fóliasátor alá helyeztük az első lomblevelek megjelenése után, és szintén hat hétig neveltük őket. A fólia jelenléte a hőmérséklet és a páratartalom megnövekedését eredményezte, ezt pedig folyamatosan figyeltük, hogy állandó szinten maradjon. A learatott növények gyökereit alaposan megmostuk, hogy ne maradjanak rajta földrögök. Ezután egyedenként papírtasakokban tároltuk őket, majd megszárazítottuk 60 °C-on 72 órán keresztül. Végül a szárított növények talaj alatti és talaj feletti biomasszáját elkülönítettük egymástól egy olló segítségével, és analitikai mérlegen megmértük.

2.3. Mért változók, statisztikai elemzés

A csírázással kapcsolatban a következő változókkal dolgoztunk: a magok csírázási aránya (csírázott magvak/odatett magvak $\times$ 100) és a csírázás ideje. A csírázás idejét a következő képlettel

számoltuk ki: $\Sigma (i \times n_i) / \Sigma n_i$, ahol i a kísérlet kezdete óta eltelt napok száma, míg az n_i az i . napon csírázott magvak száma (Tielbörger és Prasse 2009).

A növénykinevelés során gyűjtött adatok közül a biomassa méréseket használtuk fel a teljes biomassa, valamint a hajtás-gyökér arány kiszámításához. A fajok és populációk fenotípusos plasztikusságát is össze akartuk hasonlítani, melyet a relatív távolság plaszticitási indexével (RDPI) fejeztünk ki. A relatív távolságokat minden egyedpárra (ahol az i különbözik az i' -től) kiszámítottuk, amelyek különböző hőmérsékleti és fényviszonyokban (ahol a j különbözik a j' -től) növekedtek. A relatív távolság plaszticitási indexét a következő képlettel számoltuk: $RDPI = (\Sigma(d_{ij} \rightarrow i'j' / x_{i'j'} + x_{ij})) / n$. Az érték 0 és 1 között mozog, ahol a 0 a plasztikusság hiányát jelzi és az 1 a maximális plaszticitást (Hiatt és Flory 2019).

Az adatokat az R statisztikai környezetben elemeztük. A terméstípusok összehasonlítására ANOVA tesztekkel használtunk, fajonként és populációnként (*G. ciliata* esetén). A függő változók a csírázási arány és csírázási idő az őszi, kora tavaszi és késő tavaszi körülmények között, a teljes biomassa, a hajtás-gyökér arány, valamint a hajtás, gyökér és teljes biomassa RDPI értékei voltak, míg a magyarázó változó a fajok különböző terméstípusai. Ahol három termés fordult elő, a szignifikáns eredményt mutató ANOVA után Tukey HSD teszttel hasonlítottuk össze páronként a terméstípusokat.

3. EREDMÉNYEK

3.1. Csírázási arány és idő

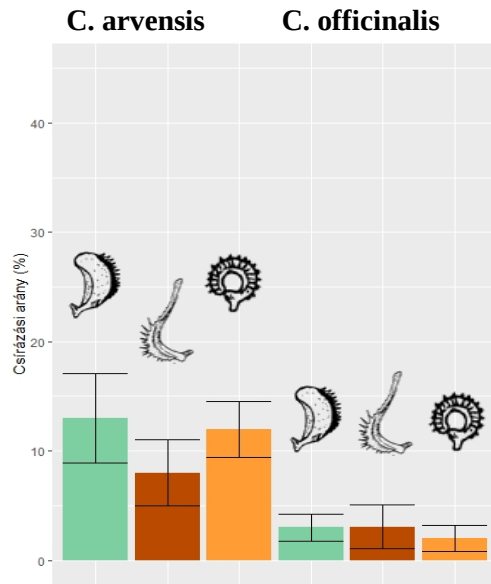
A körömvirág magok átlagosan gyengén csíráztak, egyik csírázási körülmény között sem érték el a 40%-os csírázási arányt. Sztratifikáció nélkül a *C. officinalis* magvak alig csíráztak (mindhárom terméstípus 2-3%-os csírázási arányt mutatott), míg a *C. arvensis* esetén a magvak átlagosan 10%-a csírázott ki (5A. ábra). Szignifikáns különbséget nem találtunk a terméstípusok csírázási aránya (*C. arvensis* $F = 0.65$, $p = 0.53$, *C. officinalis* $F = 0.15$, $p = 0.86$, 5A. ábra) és a csírázási idő tekintetében sem (*C. arvensis* $F = 1.06$, $p = 0.37$, *C. officinalis* $F = 0.52$, $p = 0.60$, 5B. ábra).

A kora tavasznak megfelelő csírázási körülmények esetén már szignifikáns különbségeket láttunk a terméstípusok között: a *C. arvensis*-nél a „sarló” ($F = 3.32$, $p = 0.05$), míg a *C. officinalis*-nél a „levél” terméstípus csírázott a legnagyobb arányban ($F = 4.37$, $p = 0.037$, 5C. ábra), bár az átlagos csírázási ideje nagyon hasonló volt a különböző terméstípusoknak (*C. arvensis* $F = 1.22$, $p = 0.33$, *C. officinalis* $F = 0.43$, $p = 0.65$, 5D. ábra). Azonban azt meg kell említeni, hogy a *C. arvensis* „felfújt” típusú magvaiból nagyon kevés volt, ezért ezt tovább nem tudtuk vizsgálni.

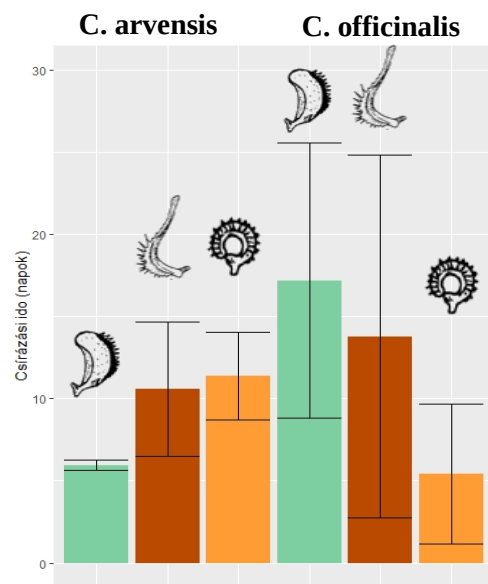
A késő tavaszi körülményeknek megfelelő hőmérséklet a *C. officinalis* esetén a „sarló” termésnek kedvezett a legkevésbé, csökkent csírázást mutatva a többi terméstípussal szemben ($F = 10.44$, $p = 0.002$, 5E. ábra). A csírázási idő esetén egyik terméstípus sem tért el a többitől, egyik faj esetén sem (5F. ábra).

Őszi csírázás

A

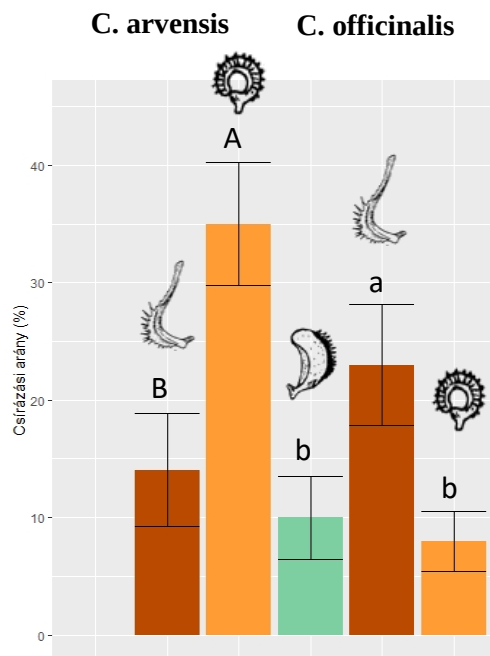


B

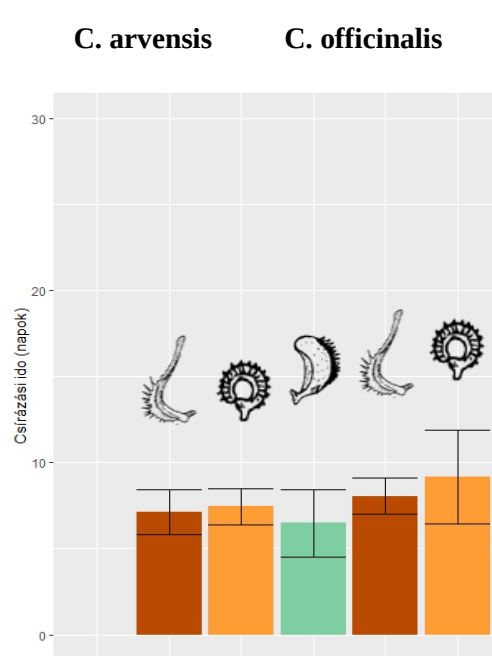


Kora tavaszi csírázás

C

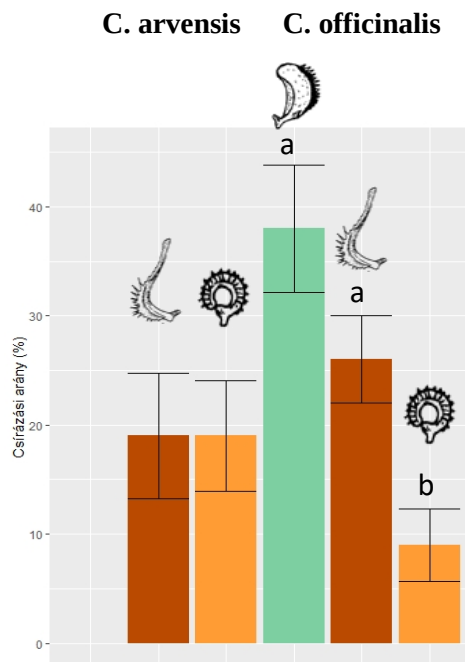


D

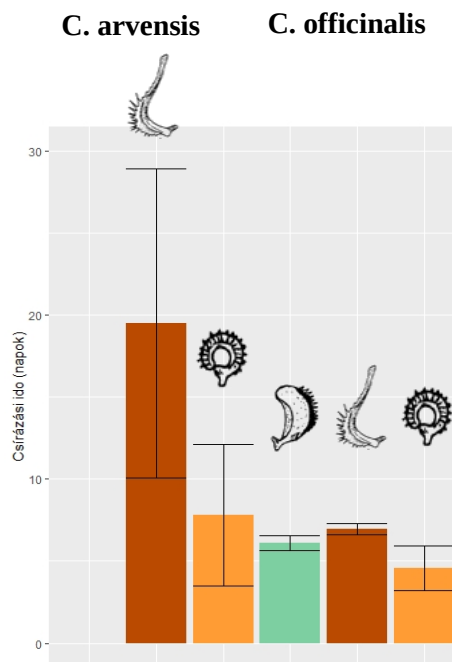


Késő tavaszi csírázás

E



F



5. ábra. A *Calendula arvensis* (*C. arvensis*) és a *Calendula officinalis* (*C. officinalis*) három típusú termésének („felfűjt”, „levél”, „sarló”) csírázási aránya és csírázási ideje három kísérleti körülmény között: őszi, kora tavaszi és késő tavaszi körülményeknek megfelelően.

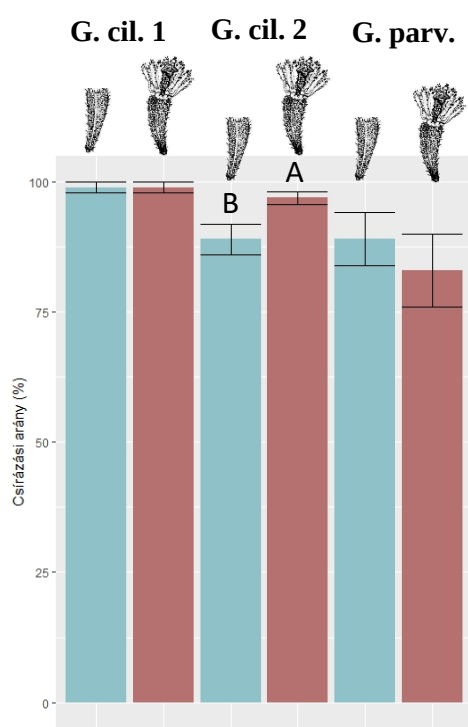
A *G. ciliata* 1-es populációja, őszi és kora tavaszi csírázási körülmény között 100% csírázást mutatott, így nem volt eltérés a terméstípusok csírázási arányában. Az őszi csírázás során azonban szignifikánsan gyorsabban csíráztak a nem-pappuszos termések: 20 nap alatt, szemben a 25 nappal ($F = 23.79$, $p = 0.001$, 6B. ábra). A késő tavaszi csírázás során marginálisan szignifikánsan alacsonyabb volt a nem-pappuszos termések csírázási aránya, bár így is 95%-os csírázási arányt mutatott ($F = 4.57$, $p = 0.06$, 6E. ábra), de csírázási időben nem volt eltérés ($F = 1.65$, $p = 0.23$, 6F. ábra).

A *G. ciliata* 2-es populációjában a nem-pappuszos magvak alacsonyabb csírázási arányt mutattak, mint a pappuszos termések ($F = 6.40$, $p = 0.03$) az őszi csírázás során, bár így is 85% fölött csíráztak (6A. ábra). További eltéréseket a terméstípusok között nem találtunk.

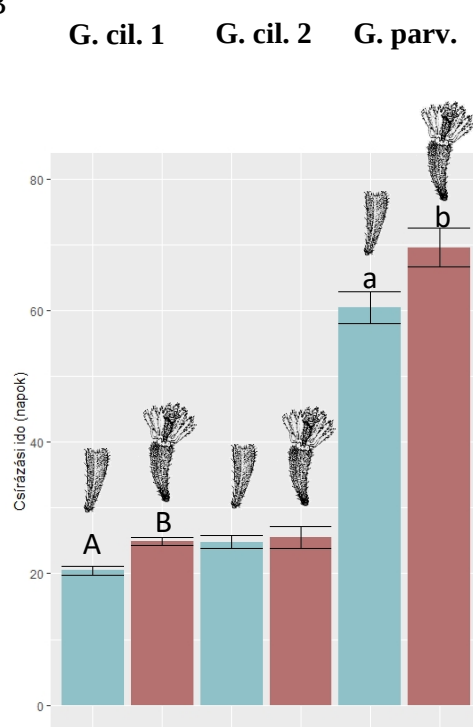
A *G. parviflora* esetében a nem-pappuszos termékek gyorsabban és nagyobb arányban csíráztak mindhárom csíráztatási körülmény között (6A-F. ábra). Nem-szignifikáns eltérést csak az őszi csírázási arányban találtunk.

Őszi csírázás

A

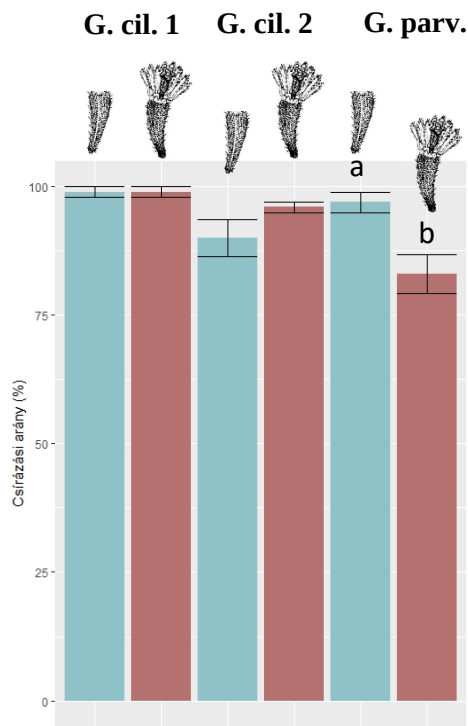


B

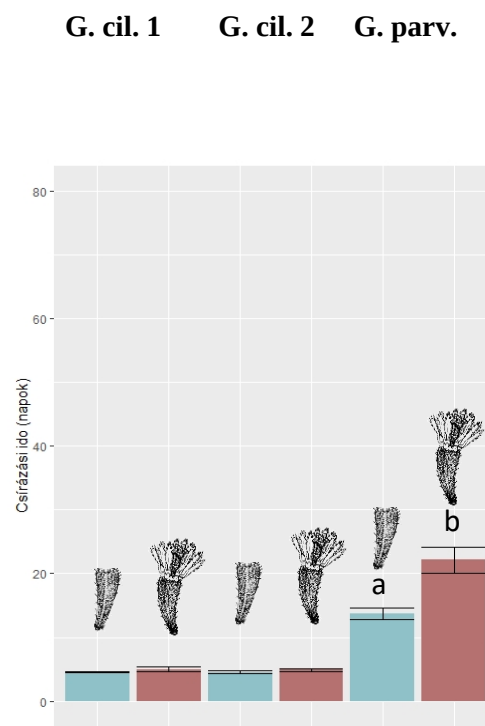


Kora tavaszi csírázás

C

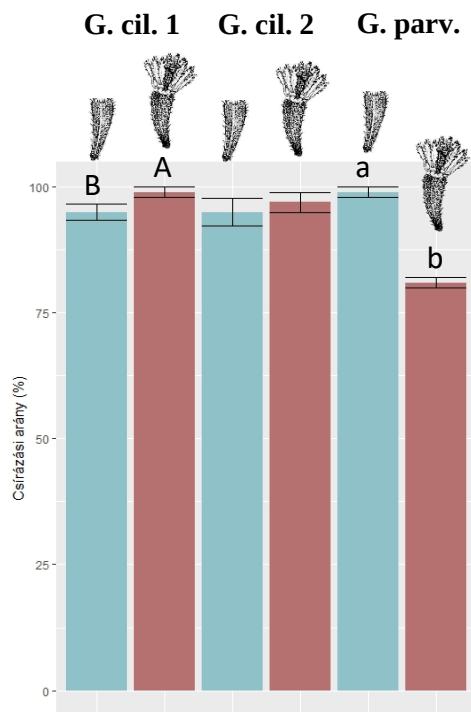


D

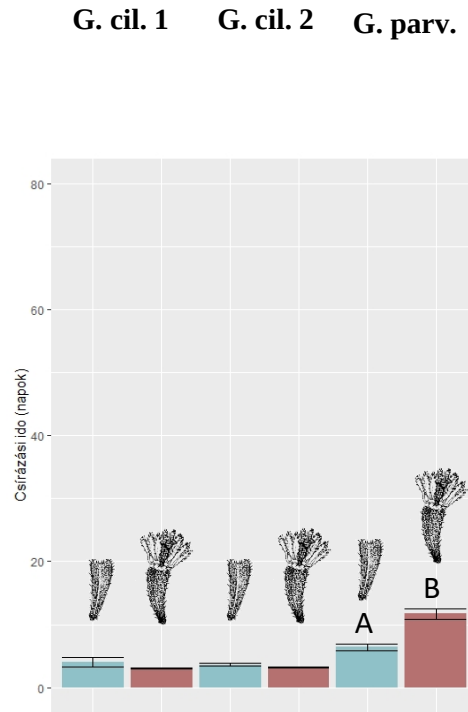


Késő tavaszi csírázás

E



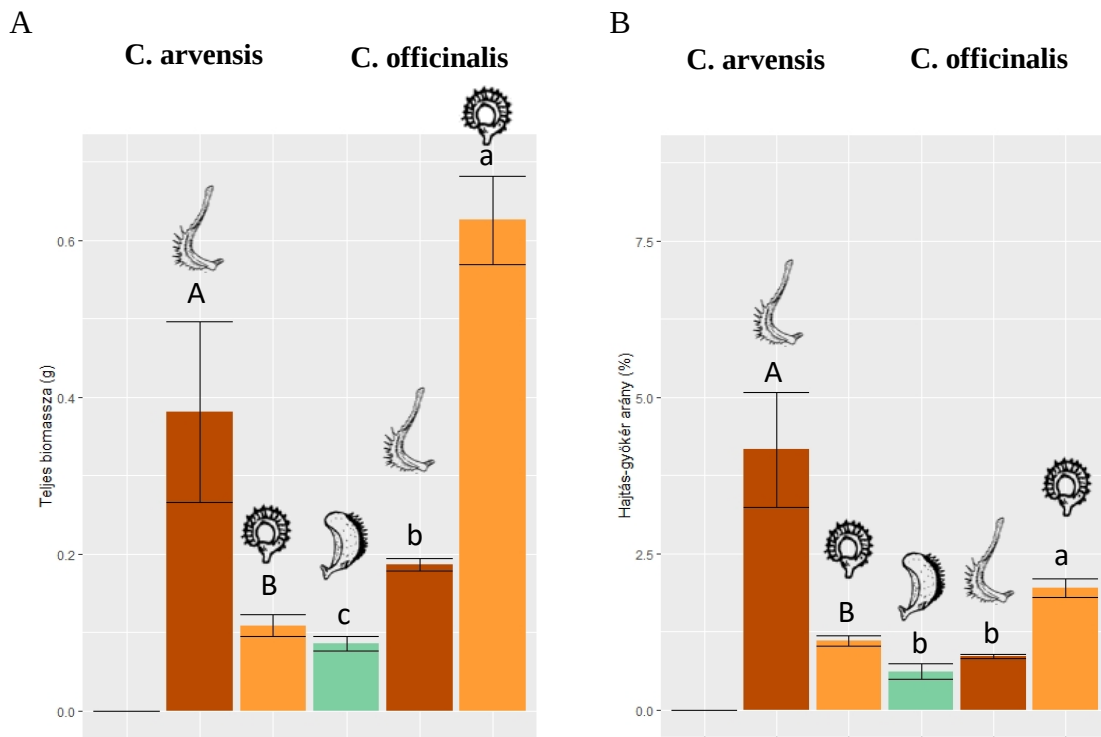
F



6. ábra. A *Galinsoga ciliata* két populációjának (G. cil. 1 és G. cil 2) és a *Galinsoga parviflora* (G. parv.) két típusú termésének (nem-pappuszos, pappuszos) csírázási aránya és csírázási ideje három kísérleti körülmény között: őszi, kora tavaszi és késő tavaszi körülményeknek megfelelően.

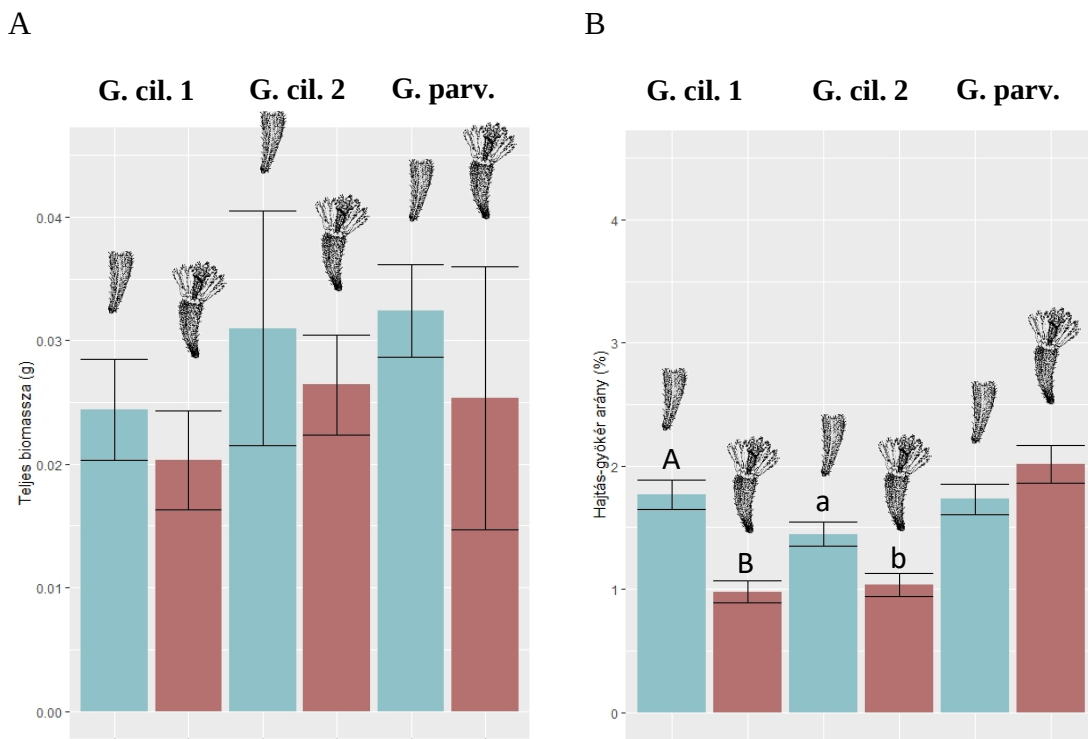
3.2. Teljes biomassa és hajtás-gyökér arány

A körömvirágok teljes biomasszája a *C. arvensis* esetén jelentős különbséget mutatott a „levél” és „sarló” termések között ($F = 8.63$, $p = 0.004$, 7A. ábra). Szignifikánsan nagyobb volt a „levél” típusú termésből kinevelt egyedek hajtás-gyökér aránya is ($F = 16.67$, $p < 0.001$, 7B. ábra). Ezzel ellentétben, a *C. officinalis* esetén a „sarló” típusú termésekből kinevelt egyedeknek volt a legnagyobb a biomasszája, ezt követte a „levél” és a „felfűjt” termések ($F = 80.51$, $p < 0.001$), mind szignifikáns különbséggel a páros összehasonlítások során (7A. ábra). A hajtás-gyökér arány esetén a levél-felfűjt termések közötti páros összehasonlítás már nem volt szignifikáns, de a sarló típusú termésből származó egyedek hajtás-gyökér aránya ezeknél jóval nagyobb volt ($F = 37.55$, $p < 0.001$, 7B. ábra).



7. ábra. A *Calendula arvensis* (*C. arvensis*) és a *Calendula officinalis* (*C. officinalis*) három típusú termésének („felfűjt”, „levél”, „sarló”) teljes biomasszájának tömege és hajtás-gyökér aránya a kinevelési kísérlet végén.

A *G. ciliata* mindkét populációjára hasonló eredményeket szolgáltatott: bár a teljes biomasszában nem mutattak eltérést a különböző terméstípusokból kinevelt gombvirág egyedek (1-es pop.: $F = 0.52$, $p = 0.48$, 2-es pop.: $F = 0.24$, $p = 0.63$, 8A. ábra), de a hajtás-gyökér arány a nem-pappuszos termésekből származó egyedeknél volt nagyobb (1-es pop.: $F = 29.04$, $p < 0.001$, 2-es pop.: $F = 8.96$, $p = 0.01$, 8B. ábra). A *G. parviflora* esetén nem találtunk szignifikáns eltérést a biomassza és a hajtás-gyökér arány esetén a két termésből kinevelt egyedeknél (teljes biomassza $F = 0.44$, $p = 0.51$, hajtás-gyökér arány $F = 2.06$, $p = 0.17$, 8A-B. ábra).

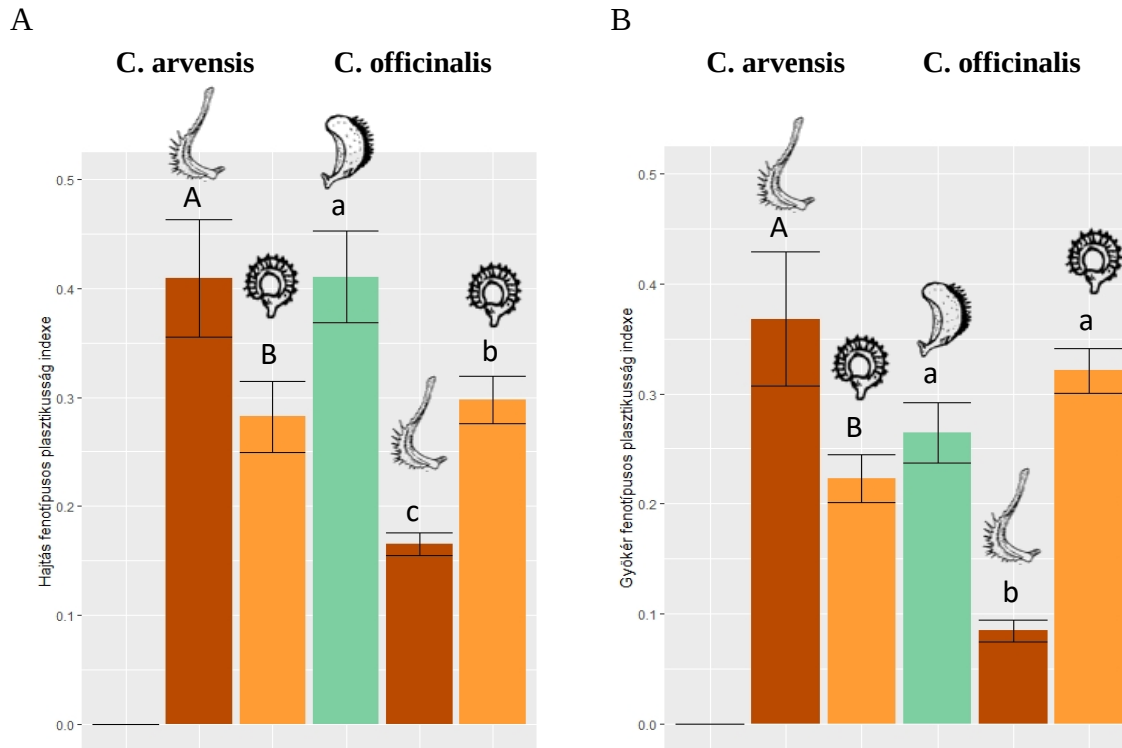


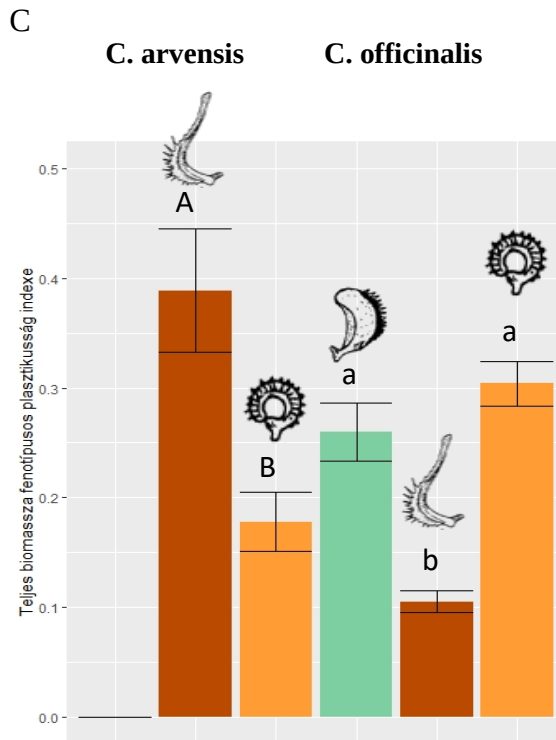
8. ábra. A *Galinsoga ciliata* két populációjának (G. cil. 1 és G. cil. 2) és a *Galinsoga parviflora* (G. parv.) két típusú termésének (nem-pappuszos, pappuszos) teljes biomasszájának tömege és hajtás-gyökér aránya a kinevelési kísérlet végén.

3.3. Fenotípusos plasztikusság

A körömvirágok fenotípusos plasztikusságának vizsgálatakor azt találtuk, hogy a *C. arvensis* esetén a “levél” terméstípus jóval plasztikusabb volt a “sarló” típusnál mind a hajtás ($F = 8.90$, $p < 0.001$, 9A. ábra), mind a gyökér ($F = 8.37$, $p < 0.001$, 9B. ábra) és a teljes biomassza tekintetében ($F = 11.76$, $p < 0.001$, 9C. ábra).

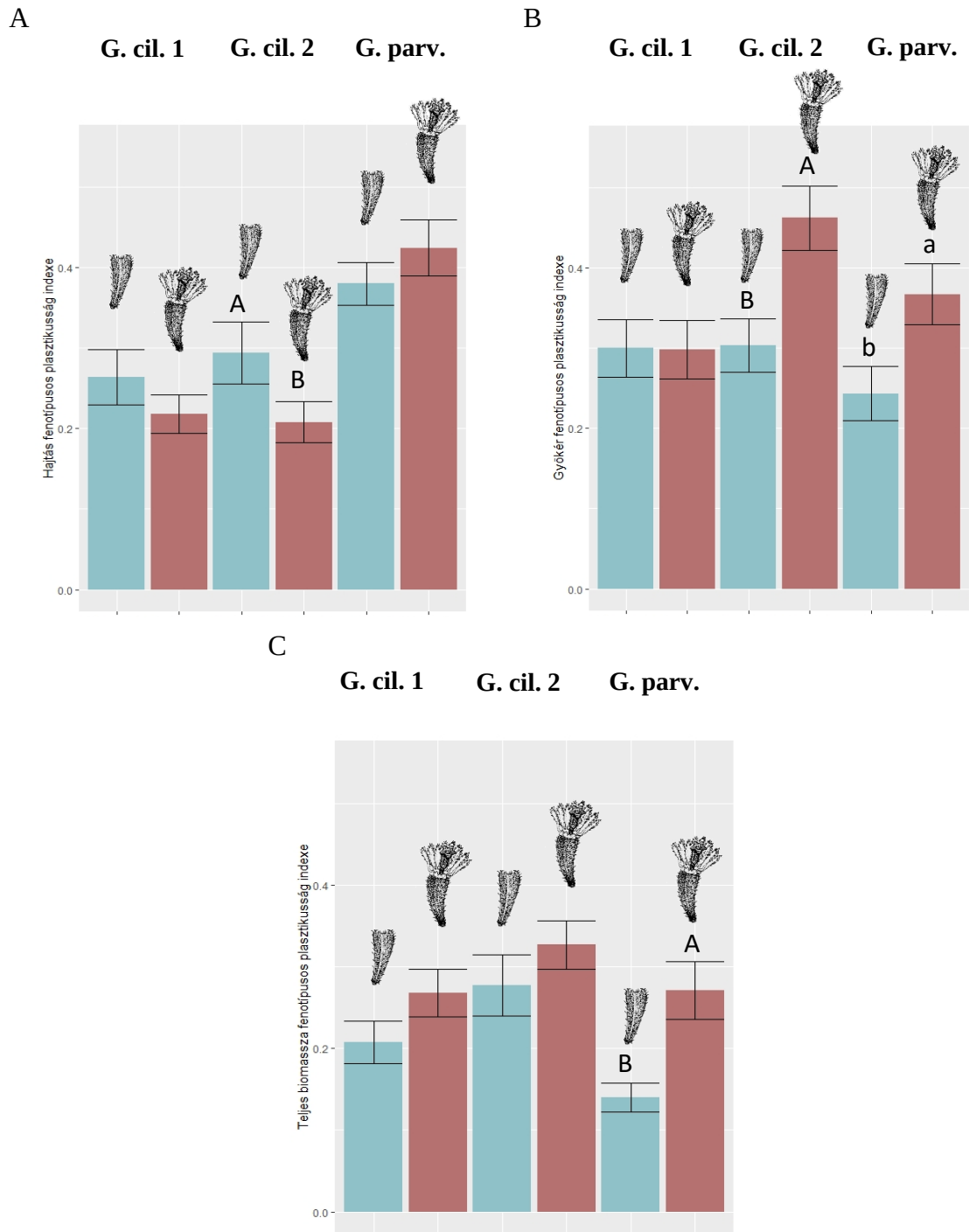
A *C. officinalis* “felfűjt”-“sarló”-“levél” sorrendben mutatott fenotípusos plasztikusságot a hajtás esetén ($F = 17.19$, $p < 0.001$, 9A. ábra). A gyökér ($F = 31.94$, $p < 0.001$, 9B. ábra) és a teljes biomassza ($F = 24.68$, $p < 0.001$, 9C. ábra) esetén a “felfűjt” és a “sarló” már nem különbözött szignifikánsan egymástól a plasztikusság tekintetében.





9. ábra. A *Calendula arvensis* (*C. arvensis*) és a *Calendula officinalis* (*C. officinalis*) három típusú termésének („felfűjt”, „levél”, „sarló”) fenotípusos plasztikusság indexe a hajtás, a gyökér és a teljes biomasza esetében.

A gombvirágok hajtásának fenotípusos plasztikusságát tekintve a *G. ciliata* 1-es populációja esetén nem találtunk szignifikáns eltérést a két terméstípus tekintetében, míg a 2-es populációjában a nem-pappuszos egyedeknek nagyobb a hajtás-plaszticitása ($F = 3.80$, $p = 0.05$, 10A. ábra), míg a pappuszos egyedeknek a gyökér-plaszticitása ($F = 8.22$, $p = 0.005$, 10B. ábra). A *G. parviflora* esetében pedig szintén a pappuszos magokból fejlődött növényeknek nagyobb a gyökér plaszticitása ($F = 6.04$, $p = 0.01$, 10B. ábra) és a teljes biomasza plaszticitása ($F = 11.91$, $p < 0.001$, 10C. ábra).



10. ábra. A *Galinsoga ciliata* két populációjának (G. cil. 1 és G. cil. 2) és a *Galinsoga parviflora* (G. parv.) két típusú termésének (nem-pappuszos, pappuszos) fenotípusos plasztikusság indexe a hajtás, a gyökér és a teljes biotípusos esetében.

4. TÁRGYALÁS

4.1. Az eltérő terméstípusok valóban különböző csírázási stratégiákat alkalmaznak?

Kutatásunk első célja az volt, hogy megvizsgáljuk az egyazon fajon belüli terméstípusok különböző csírázási stratégiáit. A *C. arvensis* esetében azt találtuk, hogy az őszi periódusban levő körülmények között gyengén csírázik mindhárom magtípus, azonban kora tavaszi fény- és hőmérsékleti viszonyokon a “sarló” termés mutatta a legnagyobb csírázási arányt. Eredményeink e téren eltérnek Ruiz De Clavijo (2005) vizsgálatához képest, ahol a “sarló” termések a leggyengébben csíráztak. Ugyanakkor vizsgálatunkban a “sarló” termések csírázási aránya is csak 40% alatt volt. A *C. officinalis* esetében ősszel szintén gyenge és hasonló ütemű és arányú csírázás figyelhető meg, majd tavasszal a perifériás kaszatok (“felfűjt”, “levél”) csírázása kerül előtérbe, ugyanakkor mindhárom terméstípus csírázásának összaránya alacsonyan mozog (40% alatt). Tehát a *Calendula* fajok a kevesebb, de folyamatos csírázás technikáját követik. Ruiz De Clavijo (2005) is azt a következtetést vont le vizsgálatakor, hogy a *C. arvensis* magok csírázási periódusa hosszabb ideig tart, és az életképes embrióval rendelkező kaszatok egy töredéke, amely nem csírázik ki, biztosítja a faj talajbéli magbankját. Vizsgálatunk hiányossága, hogy a ki nem csírázott magokat jó lett volna életképességre tesztelni, hogy megállapíthassuk, hogy azért nem csíráztak ki, mert ismét dormanciába estek, vagy azért mert elhaltak.

A *G. ciliata* mindhárom körülményen magas csírázási arányt mutatott (85% fölött). Érdekes módon a két populáció között találtunk különbségeket. Amíg őszi körülmények közt az 1-es populáció két terméstípusa egyformán jól csírázott, addig a 2-es populáció egyedeinek pappuszos termései nagyobb csírázási arányt mutattak, mint a nem-pappuszosé. A csírázási időt tekintve, míg a 2-es populáció termései egyforma gyorsan csíráztak, addig az 1-es populáció nem-pappuszos termései szignifikánsan hamarabb. Lehetséges magyarázat, hogy az anyaegyedek különböző környezetben való nevelkedése megnyilvánult a termések genetikai kódjában, ugyanakkor ezen állítás megerősítéséhez további vizsgálatokra lenne szükség ugyanazon faj több különböző populációjával. A *G. parviflora* esetében mindhárom környezeti viszonyon a nem-pappuszos termés csírázott hamarabb, illetve a kora és késő tavaszi körülményeken a csírázási aránya is magasabb volt. Kutatásuk során Rai és Tripathi (1987) is hasonló eredményeket kaptak. A pappuszos termések a hidegebb őszi körülményeken csíráztak jobban, ami azzal magyarázható,

hogy a tavaszi melegebb időben már nem tudná felvenni a versenyt az akkor megjelenő egyéb fajokkal.

4.2. Kimutatható-e a különbség az eltérő termésekből kinevelt felnőtt növények esetén is?

Ha a *C. arvensis* felnőtt egyedeit tekintjük, akkor azt vesszük észre, hogy a “sarló” típusúak kisebb biomasszával rendelkeznek, ennek lehetséges magyarázata a magas denzitás miatti testvérkompetíció elkerülése (Venable és Brown 1993). A nagyobb távolságon diszpergáló “levél” típusú egyedek pedig fejlettebbek, és fenotípusos plaszticitásuk nagyobb, így biztosítva az új élőhelyeken való megtelepedést. Ezzel szemben, a *C. officinalis* “sarló” típusú felnőtt egyedeinek biomasszája a nagyobb, ugyanakkor fenotípusos plasztikussága nemcsak a “sarló”, hanem a “felfűjt” termés egyedeinek is nagy.

A *G. ciliata* esetében azt találtuk, hogy a felnőttkori egyedeknek a teljes biomasszája között nincs szignifikáns eltérés, míg a hajtás-gyökér arány tekintetében a nem-pappuszos termésekből kinőtt egyedek értéke nagyobb. Ismét különbségeket mutattak az eredmények a két populáció között fenotípusos plasztikusság tekintetében: míg a 2-es populáció egyedeinél hajtás szempontjából a nem-pappuszosak mutattak nagyobb plasztikusságot, addig az 1-es populációból származóknál gyökér szempontjából a pappuszosak. Azonban a teljes biomasszáat nézve nem kaptunk különbséget a két terméstípus plasztikussága között. Valószínűleg a kapott eredményekben ismét az anyaegyed környezeti feltételei, és az ehhez való alkalmazkodása játszik közre, amit utódainak is továbbörökít, azonban az eredmények értelmezéséhez szintén további vizsgálatokra van szükség, melyekben több populációt kell bevonni. A *G. parviflora* eredményei azt mutatják, hogy a gyökér és a teljes biomassa szempontjából is a pappuszos termésből kifejlődött egyedek plasztikusabbak. Ennek, a *C. arvensis*hez hasonlóan, az lehet a magyarázata, hogy a nagyobb távolságon diszpergáló egyedek túlélési sikerességük miatt jobban kell tudjanak válaszolni a különböző környezeti viszonyokra.

4.3. Közelrokon fajok esetén hasonló módon nyilvánul meg a termésheteromorfia?

Az előző bekezdésekből az a következtetés vonható le, hogy mindkét *Calendula* faj kisebb arányban csírázik, de folyamatosan - az őszi periódustól elkezdve a késő tavaszig - valamint a „bet-hedging” stratégiát követve mindig vannak életképes, ki nem csírázott tartalékmagvaik. Ugyanakkor a legjobban csírázó terméstípusok eltérnek a két rokonfaj esetén. A felnőtt egyedek

viselkedésében is hasonlóságokat vártunk, azonban biomassza és fenotípusos plasztikusság tekintetében is a két közelrokon faj eltérő stratégiát követ: míg a „levél” típusú termés a *C. arvensis*-nél a legjobban teljesítő, addig a *C. officinalis*-nál a leggyengébben.

Ellentétben a körömmvirággal, a gombvirágok folyamatosan magas csírázási arányt mutattak, viszont hasonlóan mindkét fajnál a nem-pappuszos termések csíráztak ki hamarabb. A felnőtt egyedek biomassza tekintetében nem, ugyanakkor a fenotípusos plasztikusság szintjén eltérő értékeket és stratégiákat mutattak.

5. KÖVETKEZTETÉSEK

Vizsgálatunkban négy, heteromorf termésekkel rendelkező egyéves növényfaj csírázását és fiatalkori viselkedését vizsgáltuk. Bizonyítottuk mind a négy faj esetén, hogy a terméstípusok eltérő arányban vagy idő alatt csíráznak ki (például a *Calendula officinalis*-nál főleg tavasszal, míg a *Galinsoga ciliata*-nál főleg ősszel nyilvánulnak meg az eltérő stratégiák), valamint a termésheteromorfizmus megnyilvánul a termésekből csírázó és kifejlődő növények szintjén is: eltérő allokációs stratégiákat alkalmaznak, kisebb vagy nagyobb biomasszával és fenotípusos plasztikussággal rendelkeznek. Meglepő azonban, hogy általában nem a jobban csírázó terméstípusok fognak fiatalkorukban jobban fejlődni és nagyobb plasztikusságot mutatni. Érdekes az is, hogy a fajpárok esetében, bár morfológiailag nagyon hasonló termésekkel rendelkeznek, a jobban teljesítő terméstípus ritkán volt ugyanaz. Ez kimondottan szembeötlő a két *Calendula* esetén, ahol a „levél” típusú termésből kinevelt egyedek nagyon eltérő fenotípusos plasztikusságot mutattak: a *C. arvensis*-nél a legmagasabbat, a *C. officinalis*-nál a legkisebbet. Talán az eltérő élőhelypreferenciák vagy ökológiai stratégiák, esetleg a transzgenerációs plasztikusság magyarázhatják ezeket az eltérő viselkedésmódokat. Kutatásunk erre nem adhat választ, ezért további, részletesebb és célirányosabb vizsgálatok megtervezése és kivitelezése szükséges.

6. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Elsősorban nagy köszönettel tartozom témavezető tanárnőmnek, Fenesi Annamáriának, aki mindig lelkesített, biztatott és segített, bármilyen kérdéssel fordultam hozzá. Külön köszönet Varga Gergőnek a magok paramétereinek leméréseért, Kuhn Thomasnak a fenotípusos plasztikusság indexek kiszámításáért, és Toth-Pál Helgának, aki mellett soha nem unatkoztam a növények öntözése vagy a biomassa tömegek lemérése közben. Ugyanakkor köszönöm szépen a sok irodában, fehér házban és ketreben eltöltött fáradtságos munkát a Kolozsvári Növényökológiai Kutatócsoport tagjainak: Miholcsa Zsombornak, Kuhn Thomasnak, Ruprecht Eszternek, Fenesi Annamáriának és Sándor Dórának.

7. IRODALOMJEGYZÉK

- Bachmann, K. (1983) Evolutionary genetics and the genetic control of morphogenesis in flowering plants. *Evolutionary Biology*, **16**, 157–208.
- Baker, G.A. & O'Dowd, D.J. (1982) Effects of parent plant density on the production of achene type in the annual *Hypochoeris glabra*. *Journal of Ecology*, **70**, 201–215.
- Brändel, M. (2007) Ecology of achene dimorphism in *Leontodon saxatilis*. *Annals of Botany*, **100**, 1189–1197.
- Damalas, C.A. (2008) Distribution, biology, and agricultural importance of *Galinsoga parviflora* (Asteraceae). *Weed Biology and Management*, **8**, 147–153.
- El Keblawy, A. (2003) Effects of achene dimorphism on dormancy and progeny traits in the ephemerals *Hedypnois cretica* and *Crepis aspera* (Asteraceae). *Canadian Journal of Botany*, **81**, 550–559.
- Ellner, S. & Shmida, A. (1984) Seed dispersal in relation to habitat in the genus *Picris* (Compositae) in Mediterranean and arid regions. *Israel Journal of Botany*, **33**, 25–39.
- Feinbrun-Dothan, N. & Zohary, M. (1978) *Flora Palaestina, Part 3 – Ericaceae to Compositae*. The Israel Academy of Sciences and Humanities, Jerusalem.
- Fenesi, A., Sándor, D., Pyšek, P., Dawson, W., Ruprecht, E., Essl, F., Kreft, H., Pergl, J., Weigelt, P., Winter, M. & van Kleunen, M. (2019) The role of fruit heteromorphism in the naturalization of Asteraceae. *Annals of Botany*, **123**, 1043–1052.
- Fumanal, B., Chauvel, B., Sabatier, A. & Bretagnolle, F. (2007) Variability and cryptic heteromorphism of *Ambrosia artemisiifolia* seeds: what consequences for its invasion in France? *Annals of Botany*, **100**, 305–313.
- Gardocki, M.E., Zablocki, H., El-Keblawy, A. & Freeman, D.C. (2000) Heterocarpy in *Calendula micrantha* (Asteraceae), the effects of competition and availability of water on the performance of offspring from different fruit morphs. *Evolutionary Ecology Research*, **2**, 701–718.
- Hanf, M. (1983) *The Arable Weeds of Europe with their Seedlings and Seeds*. BASF United Kingdom, London.
- Heyn, C.C. & Joel, A. (1983) Reproductive relationships between annual species of *Calendula* (Compositae). *Plant Systematics and Evolution*, **143**, 311–329.

- Heyn, C.C. (1988) Investing in adaptations to rare events a reproductive strategy. *Lagascalia*, **15**, 29–36 (extra).
- Hiatt, D. & Flory, S.L. (2019) Populations of a widespread invader and co-occurring native species vary in phenotypic plasticity. *New Phytologist*, **225**, 584–594.
- Hickey, M. & King, C. (2000) *The Cambridge Illustrated Glossary of Botanical Terms*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Imbert, E. (2002) Ecological consequences and ontogeny of seed heteromorphism. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **5**, 13–36.
- Imbert, E., Escarré, J. & Lepart, J. (1996) Achene dimorphism and among-population variation in *Crepis sancta* (Asteraceae). *International Journal of Plant Sciences*, **157**, 309–315.
- Imbert, E., Escarré, J. & Lepart, J. (1999) Local adaptation and non-genetic maternal effects among three populations of *Crepis sancta* (Asteraceae). *Écoscience*, **6**, 223–229.
- Kucewicz, M. & Gojło, E. (2014) Influence of achene heteromorphism on life-cycle traits in the annualweed gallant soldier (*Galinsoga parviflora* Cav.). *Flora*, **209**, 649–654.
- Kucewicz, M., Gojło, E. & Kowalska, A. (2010) The effect of achene heteromorphism on progeny traits in the shaggy soldier [*Galinsoga ciliata* (RAFIN) S.F. Blake]. *Acta Agrobotanica*, **63**, 51–56.
- Levins, R. (1968) *Evolution in changing environments: some theoretical explorations*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA, p 132.
- Mandák, B. & Pyšek, P. (2005) How does seed heteromorphism influence the life history stages of *Atriplex sagittata* (Chenopodiaceae)? *Flora*, **200**, 516–526.
- McGinley, M.A. (1989) Within and among plant variation in seed mass and pappus size in *Tragopogon dubius*. *Canadian Journal of Botany*, **67**, 1298–1304.
- McGinley, M.A., Temme, D.H. & Geber, M.A. (1987) Parental investment in offspring in variable environments, theoretical and empirical considerations. *The American Naturalist*, **130**, 370–398.
- Mohamed-Yasseen, Y., Barringer, S.A., Splittstoesser, W.A. & Costanza, S. (1994) The role of seed coats in seed viability. *The Botanical Review*, **60**, 426–439.
- Montégut, J. (1970) *Clé de détermination des semences et des mauvaises herbes*. Versailles, Ecole Nationale Supérieure d'Horticulture de Versailles.

- Rai, J.P.N. & Tripathi, R.S. (1987) Germination and plant survival and growth of *Galinsoga parviflora* Cav. as related to food and energy content of its ray- and disc-achenes. *Acta Oecologica*, **8**, 155–165.
- Randall, R.P. (2012) *A global compendium of weeds*. Department of Agriculture and Food Western Australia, Western Australia.
- Reinhard, F., Herle, M., Bastiansen, F. & Streit, B. (2003) *Economic impact of the spread of alien species in Germany*. Federal Environmental Agency, Berlin.
- Ruiz De Clavijo, E. (2005) The reproductive strategies of the heterocarpic annual *Calendula arvensis* (Asteraceae). *Acta Oecologica*, **28**, 119–126.
- Ruiz De Clavijo, R.E. (2001) The role of dimorphic achenes in the biology of the annualweed *Leontodon longirrostris*. *Weed Research*, **41**, 275–286.
- Smith, C.C. & Fretwell, S.D. (1974) The optimal balance between size and number of offspring. *The American Naturalist*, **108**, 499–506.
- Takeno, K. & Yamaguchi, H. (1991) Diversity in seed germination behavior in relation to heterocarpy in *Salsola komarovii* Iljin. *The Botanical Magazine*, **104**, 207–215.
- Taylorson, R.B. & Hendricks, S.B. (1977) Dormancy in seeds. *Annual Review of Plant Physiology*, **28**, 331–354.
- Telenius, A. & Torstensson, P. (1989) The seed dimorphism of *Spergularia marina* in relation to dispersal by wind and water. *Oecologia*, **80**, 206–210.
- Tielbörger, K. & Prasse, R. (2009) Do seeds sense each other? Testing for density-dependent germination in desert perennial plants. *Oikos*, **118**(5), 792–800.
- Van Mölken, T., Jorritsma-Wienk, L.D., Van Hoek, P.H.W. & De Kroon, H. (2005) Only seed size matters for germination in different populations of the dimorphic *Tragopogon pratensis subsp. pratensis* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, **92**, 432–437.
- Venable, D.L. & Brown, J.S. (1993) The population–dynamic functions of seed dispersal. *Vegetatio*, **107/108**, 31–55.
- Venable, D.L., Burquez, A.M., Corral, G., Morales, E. & Espinosa, F. (1987) The ecology of seed heteromorphism in *Heterosperma pinnatum* in Central Mexico. *Ecology*, **68**, 65–76.
- Węgrzynek, B. (2009) Alien plant species in the source of noxious weeds in Poland. In: Pyšek, P., Pergl, J. (Eds.), *Towards a Synthesis*. (Neobiota 7, 111–121).

- Willis, S.G. & Hulme, P.E. (2004) Environmental severity and variation in the reproductive traits of *Impatiens glandulifera*. *Functional Ecology*, **18**, 887–898.
- Wilson, R.C. (1974) *Abronia*, II. Anthocarp polymorphism and anatomy for the nine species of *Abronia* found in California. *Aliso*, **8**, 113–128.
- Zohary, M. (1962) *Plant Life of Palestine*. The Ronald Press Company, USA.

Online adatbázisok:

KEW Plants of the World

Calendula arvensis: <https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:187819-1>

Calendula officinalis: <https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:187894-1>

Galinsoga ciliata: <https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:208557-1>