

37. Országos Tudományos Diákköri Konferencia
Biológia szekció

**Herbivórok elleni védekezés csíranövény és felnőtt
stádiumban fészekvirágzatú legelőgyomok esetében**

Szerző neve: Kurkó Eszter

Babeş-Bolyai Tudományegyetem

Biológia és Geológia Kar

Biológia szak

Témavezető: dr. Ruprecht Eszter

Babeş-Bolyai Tudományegyetem

Biológia és Geológia Kar

Magyar Biológiai és Ökológiai Intézet

Szeged

2024

Tartalomjegyzék

I.	Bevezetés.....	3
I.	1. Növényi védekezési stratégiák.....	3
I.	1.2 Tolerancia stratégiák	7
I.	1.3 Elkerülési stratégiák	7
I.	2. Herbivór típusok és fogyasztási mechanizmusok	8
I.	3. Herbivórok elleni védekezési mechanizmusok a növényi egyedfejlődés során.....	9
I.	4. Célkitűzések.....	9
II.	Anyag és módszerek	10
II.	1. A kísérleti fajok bemutatása	10
II.	2. A kísérlet fázisai	11
II.	3. Adatok elemzése	13
III.	Eredmények.....	15
III.	1.1 A célfaj és a kontrollként szolgáló saláta fogyaszthatóságának összevetése	15
III.	1.2 A csigák célfajokból való fogyasztásának összehasonlítása	17
III.	2. Felnőtt növény stádium	17
III.	3. Csíranövény és felnőtt növény stádium fogyaszthatóságának összehasonlítása	18
IV.	Eredmények kiértékelése.....	19
V.	Következtetések.....	22
VI.	Köszönetnyilvánítás	23
VII.	Irodalomjegyzék	24

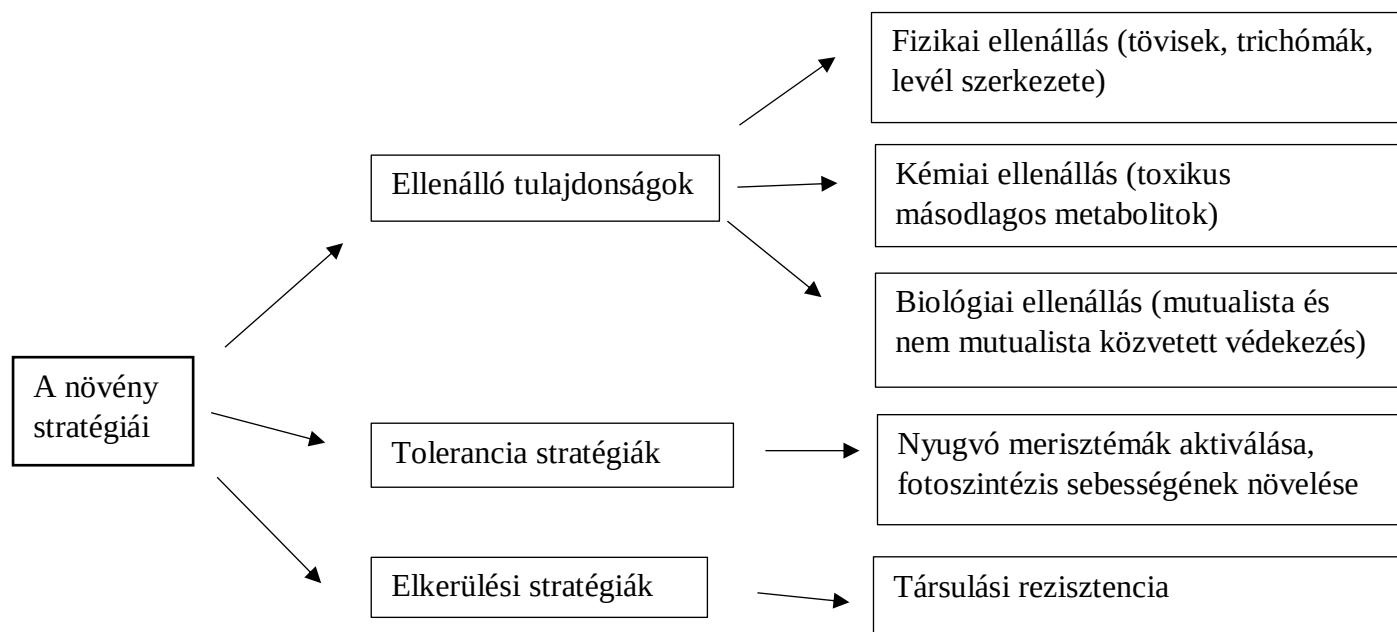
I. Bevezetés

A természetben a növények és növényevők közötti kölcsönhatások az egyik legfontosabb ökológiai kölcsönhatások közé tartoznak (Gong & Zhang, 2014). A növények minden táplálékhálózat alapvető forrásai, a növényevők pedig a természetes ökoszisztémákban termelt növényi biomassza több mint 10%-át fogyasztják el évente (Carmona és mtsai., 2011). A növényevők általi fogyasztásra adott válaszképpen a növények adaptációk egész sorozatát hozták létre, amely lehetővé teszi fennmaradásukat akár erős fogyasztási nyomás mellett is. Az állandó herbivór nyomásra válaszul a növények védekező mechanizmusok egész arzenálját fejlesztették ki a növényevők potenciális támadásaival szemben (Johnson, 2011). Ebből adódóan a növények védekezése fontos szerepet játszott a növények és növényevők hosszú távú koevolúciójának kialakulásában (Gong & Zhang, 2014), amelynek eredményeként a növényevők ellenreakciókat dolgoztak ki e védelmi stratégiák ellensúlyozására (Carmona és mtsai., 2011). Ennek értelmében, tehát a növények és herbivórjaik között állandóan zajlik egy „fegyverkezési verseny” (Filipe és mtsai., 2016).

I. 1. Növényi védekezési stratégiák

A növények egyedfejlődésük szakaszaiban fontos morfológiai és fiziológiai változásokon mennek keresztül, amelyek hatással vannak a növényevőkkel való kapcsolataikra. A növényi védekezőképesség kifejeződését befolyásolják az egyedfejlődésük során bekövetkező herbivórok általi szelektív nyomások változásai, valamint a különböző növényi erőforrások elosztásaival kapcsolatos kompromisszumok (Boege és mtsai., 2011). Az erőforrás elosztási kompromisszum értelmében a növényfajok különböző védekező mechanizmusokkal rendelkeznek, amelyek más és más egyedekben nyilvánulnak meg, nem pedig egyetlen egyedben található az összes védekező tulajdonság (Gong & Zhang, 2014). Így az ontogenetikai fejlődés során a növények megváltoztathatják védelmi tulajdonságaikat, hogy megfeleljenek az erőforrás elosztási követelményeknek (Gong & Zhang, 2014).

Valamint az említett evolúciós „fegyverkezési verseny” a felelős a növények által létrehozott gyakran zavarba ejtően sokféle védelmi tulajdonságok jelenlétéért (Hanley és mtsai., 2007). Ennek értelmében a növényi védekező stratégiák lehetnek: ellenálló tulajdonságok, tolerancia stratégiák és elkerülési stratégiák (1.ábra).



1.ábra. A növényevők elleni védekezés stratégiai példákkal alátámasztva (Boege és mtsai. (2011) alapján).

I. 1.1 Ellenálló tulajdonságok

Az ellenálló tulajdonságok aktív védelemmel ruházzák fel a növényeket a herbivórok ellen, amelyek lehetnek fizikai tulajdonságok, mint például a tüskék, trichómák jelenléte és a levél strukturális tulajdonságai, lehetnek kémiai tulajdonságok, amelyek a másodlagos anyagcseretermékek jelenlétében keresendők, és lehetnek biológiai tulajdonságok, amely során a növény fenntartja vagy fokozza a növényevők természetes ellenségeinek aktivitását.

Fizikai ellenálló tulajdonságok

A fizikai védekezési mechanizmusok olyan ellenálló tulajdonságok, amelyek szerkezeti jellemzőkön alapulnak, ezek mozoghatnak a sejtfal vastagságának mikroszkopikus változásaitól a szemmel látható tüskés struktúrák széles skáláján (Hanley és mtsai., 2007). A fizikai védekezés minden olyan morfológiai vagy anatómiai tulajdonságot magába foglal, amely a növénynek fitnesselőnyt biztosít azáltal, hogy elriasztja a herbivórokat a táplálkozástól, a fizikai védekezés kategóriájába sorolható (Hanley és mtsai. 2007).

A definíció általánossága alapján nagyon sok strukturális tulajdonság tartozik a fizikai védelem elrettentő eszközei közé, ilyenek például a különböző tövisek és tüskék, szőrszálak (trichómák), megkeményedett (szklerenchimatizálódott) levelek, valamint a kristályos ásványi

anyagok, mint például a szilícium-dioxid és kalcium-oxalát kristályok beépülése a növényi szövetekbe (Hanley és mtsai., 2007).

Mivel a fizikai védekezés eltérő erősségű és jellegű lehet, így különböző növényevőkkel szembeni védekezésként funkcionálhat. Míg a tüskék a nagytestű gerinces herbivórokat tartják távol, a trichómák és kristályos ásványi anyag berakódások kifejezetten a gerinctelen rovarok és puhatestű fogyasztókat riasztják el (Barton, 2016). Számos tanulmányban kiemelték a tüskék hatékonyságát a növényevőkkel szemben, például Obeso (1977) kimutatta, hogy az európai magyal (*Ilex aquifolium*) kimondottan tüskés egyedeit sokkal kisebb valószínűséggel pusztították el a gerinces herbivórok, mint a kevésbé tüskés egyedeket.

A trichómák elsősorban a vízveszteség és a magas hőmérséklet elleni gátként fejlődtek ki (Hanley és mtsai., 2007). A növényevők elleni védelemben való szerepét korai megfigyelések mutatták ki, miszerint a növényevő támadás bekövetkezte után megnő a trichómák sűrűsége és hossza, hogy megvédje a növényt a további károsodástól (Shahzad, 2021). A trichómáknak tehát kettős szerepük van.

A szklerenchimatizálódott levelek vastag kutikulával és epidermisz sejtfallal, valamint szklerenchimatizálódott szövetekkel rendelkeznek. Ez a tulajdonság csökkenti a növényi anyag ízletességét és emészthetőségét, ezáltal korlátot jelent a növényevők fogyasztásával szemben. Különösen a cellulóz emésztése jelent gondot mind a gerinctelen, mind a gerinces herbivórok számára (Hanley és mtsai., 2007). A kristályos ásványi anyagok berakódása, mint például a szilícium- dioxid fokozott merevséget és szívósságot kölcsönöz a rovarokkal és puhatestűekkel szemben, így biztosít hatékony védelmet (Hanley és mtsai., 2007).

Kémiai ellenálló tulajdonságok

A kémiai védekezés a növényevő állatok számára komoly akadályt jelentő másodlagos anyagcseretermékek szinte valamennyi osztályát lefedi (Mithöfer & Boland, 2012). A másodlagos anyagcseretermékek olyan szerves vegyületek, amelyek nem esszenciálisak a növények számára, melléktermékként keletkeznek az elsődleges anyagcseretermékek szintézise során és fő feladatuk a növényevők elleni kémiai védekezés (Chen, 2008). Ide tartoznak az izoprén származék terpenoidok, beleértve a mono-, di-, szeszkvi-, és triterpenoidokat, valamint a szteroidokat, N-tartalmú alkaloidokat, fenolos vegyületeket és flavonoidokat (1. táblázat).

A legtöbb másodlagos anyagcseretermék mérgezően hat a herbivórokra függetlenül attól, hogy milyen fajról van szó (Mithöfer & Boland, 2012). Ilyenek például a glükozinolátok,

terpenoidok, alkaloidok, tanninok, cianogén glikozidok, amelyek különböző szabályozó enzimek gátlásán keresztül hatnak (Chen, 2008).

A kémiai vegyületek hatalmas változatosságának magyarázata a növények és herbivórok közötti koevolúcióban rejlik, ugyanis a növényevők nem tudnak adaptálódni egyszerre az összes lehetséges kémiai fenotípushoz (Shelton, 2000). Vannak olyan növényevők, amelyek viszont képesek voltak az adaptációra a kémiai vegyületek hatalmas változékonysága ellenére, ilyenek a specialista növényevők, amelyek a mérgező növények fogyasztóivá váltak, ezáltal versenylőnyre tettek szert, mert olyan növényekkel táplálkoznak, amelyek más fogyasztók számára ehetetlennek bizonyulnak. Például a lóherére specializálódott *Sitona lepidus*, amelynek táplálkozása azonos mind a cianogén vegyületeket tartalmazó fehér here (*Trifolium repens*), mind a cianogén vegyületeket nem tartalmazó here egyedei esetében (Gleadow & Woodrow, 2002).

1.táblázat. A növények speciális másodlagos anyagcseretermékei és előfordulásuk különböző növénycsaládokban (Mithöfer és Boland, (2012) alapján).

Másodlagos anyagcseretermékek	Jellemző növénycsalád
Terpenoidok	minden családban jelen van
Szteroidok	Boglárkafélék (<i>Ranunculaceae</i>)
Kardenolidok	Útifűfélék (<i>Plantaginaceae</i>)
Alkaloidok	Burgonyafélék (<i>Solanaceae</i>)
Zsírsavszármazékok	minden családban jelen van
Glükozinolátok	Keresztesvirágúak (<i>Capparales</i>)
Cianogén glikozidok	Rózsafélék (<i>Rosaceae</i>), Pillangósvirágúak (<i>Fabaceae</i>)
Fenolok	minden családban jelen van
Polipeptidek	minden családban jelen van
Aminosavak	Pillangósvirágúak (<i>Fabaceae</i>)

Biológiai ellenálló tulajdonságok

Közvetett védekezésként határozzák meg azokat a tulajdonságokat, amelyek megvédik a növényeket a herbivórokkal szemben azáltal, hogy olyan kémiai jeleket bocsájtanak ki, amelyek magukhoz vonzzák a növényevők természetes ellenségeit. Ez a védekezési stratégia magába foglalja a mutualista és nem mutualista állatokkal való kölcsönhatást (Boege és mtsai., 2011).

A leggyakoribb közvetett védekezés a mirmekofitizmus, amely a növény-hangya mutualizmust foglalja magába. A mirmekofitizmus során a mirmekofita növények fészkelőhelyet biztosítanak a hangyáknak, valamint egyes esetekben, virágon kívüli nektárt

szolgálnak nekik, cserébe a hangyák megvédik őket bizonyos herbivóroktól, pl. levéltetvektől. Ilyen esetre példa a sztyeppréteinken élő hangyabogáncs (*Jurinea mollis*). Ez a típusú mutualizmus a darazsak és növények között is előfordul, a növény védelemért cserébe virágnektárt nyújt a darazsaknak (Gong & Zhang, 2014). Egyes esetekben a növényeket nem mutualista kölcsönhatásban lévő állatok védik, ez a típus azonban ritkán fordul elő (Boege és mtsai., 2011).

I. 1.2 Tolerancia stratégiák

A növények herbivórokkal szembeni toleranciája egy olyan védekezési mechanizmus vagy adaptációs típus, amely a rezisztenciával együttesen fejeződhet ki (Fornoni, 2011). Az ellenálló tulajdonságok kulcsfontosságúak a herbivórokkal szembeni harcban, mert csökkentik a növényevők általi kártételt, viszont nem képesek teljes mértékben felszámolni a károsodásokat. Ekkor válnak alapvető növényvédelmi stratégiává a tolerancia mechanizmusok (Boege és mtsai., 2011). A tolerancia mechanizmusok akkor lépnek érvénybe, amikor a herbivór olyan mértékű károsítást idéz elő, hogy a növényben beindul az elvesztett szövetek és szervek pótlása a nyugvó merisztémák aktiválása, a fotoszintézis sebességének növelése és a tárolt tartalékok felhasználása által (Boege és mtsai., 2011).

I. 1.3 Elkerülési stratégiák

A növények elkerülési stratégiákat dolgoztak ki, hogy csökkentsék a kockázatát annak, hogy a herbivórok megtalálják őket (Gong & Zhang, 2014). Ilyen elkerülési stratégia például a társulási rezisztencia, amely során a herbivórokra fogékony növények ún. védelmező dajkanövények közelében nőnek, amelyek megvédik őket a herbivórokkal szemben (Vandenberghe és mtsai., 2009). Ilyen dajkanövények lehetnek például a tövisekkel rendelkező cserjék, mint pl. a kökény, galagonya vagy rózsza legelőterületeken.

A tövises dajkanövények jelenléte esszenciális a facsemeték megtelepedéséhez egy fás legelőn, mert a facsemeték ki vannak téve a szarvasmarhák általi legelés nyomásának (Vandenberghe és mtsai., 2009). Herbivórok ellen védő dajkanövények lehetnek kémiai úton sikeresen védekező növényfajok is, mint például a fehér zászpa (*Veratrum album*) (Kleijn és Müller-Schärer, 2006) vagy az orvosi ziliz (*Althaea officinalis*) (Kelemen és mtsai., 2019).

I. 2. Herbivór típusok és fogyasztási mechanizmusok

A növényevő állatokat gerincesekre és gerinctelenekre lehet osztani a zoológiai osztályozási kritériumok szerint (Gong & Zhang, 2014). A gerinces herbivórok táplálkozása széles körben elismert és fontos tényező a gyepek biológiai sokféleségének fenntartásában (Allan & Crawley, 2011). A gerinctelen herbivórok táplálkozásának hatásait azonban kevés tanulmány vizsgálta (Hanley és mtsai., 1995), viszont a közelmúltban jól dokumentálták a szakirodalomban, hogy a gerinctelen herbivóroknak jelentős hatása van a növényközösségek másodlagos szukcessziójára (Gong & Zhang, 2014).

Amint már a növények rezisztencia tulajdonságainál említésre került, a növény alkalmazott védelmi stratégiája nagymértékben függ az őt megtámadó növényevő állat fogyasztási típusától.

A herbivórok táplálkozási mechanizmusa jelentős különbséget eredményez a növénykárok jellegében és hosszú távú hatásaiban (Hanley és mtsai., 2007). A táplálkozási mechanizmus sajátos a különböző herbivór kategóriákra nézve. Eltérő szájszerveik miatt az ízeltlábúak okozta károk közé tartozik a levéllemez rágása (Bogarak-Coleoptera), lyukasztása (Hártyásszárnyúak-Hymenoptera), szívogatása (Félfedelesszárnyúak-Hemiptera) (Gong & Zhang, 2014), míg az emlősök és puhatestűek fogyasztási mechanizmusa (tépés) és preferenciája is azonos. A puhatestűek a csíranövényeket részesítik előnyben, míg az ízeltlábúak a kifejlett növényeket preferálják (Gong & Zhang, 2014).

Jelenleg a puhatestűek és növények közötti kölcsönhatásokat kevesen kutatják, viszont Hanley (1998) kiemelte a csigákat a mérsékelt égövi gyepek legfontosabb generalista herbivórjaiként.

A puhatestűek csíranövény fogyasztása „ökológiai szűrőként” működhet (Barlow és mtsai., 2013), ugyanis a hipokotilból való egyetlen harapással elpusztulhat egy csíranövény, ellenben egy kifejlett egyednél ez nem befolyásolná ekkora mértékben a növény túlélését. Mivel a puhatestűek herbivóriája is szelektív, tevékenységük a csíranövények eltérő túlélési arányát eredményezi (Fenner és mtsai., 1999).

I. 3. Herbivórok elleni védekezési mechanizmusok a növényi egyedfejlődés során

A növények különböző szintű herbivór-nyomásnak lehetnek kitéve, ahogy csíranövényből fiatal majd kifejlett egyedekké fejlődnek (Boege & Marquis, 2005).

Annak ellenére, hogy a csíranövények rendkívül fontosak a növények populációdinamikájában, hiszen a legsérülékenyebb életszakaszt képviselik, keveset tudunk a túlélésüket befolyásoló tényezőkről, herbivórokkal való interakciójukról, védekezési mechanizmusairól, valamint ezek változásáról az egyedfejlődés során (Hanley, 2004).

Az ontogenézis során bekövetkező fiziológiai változások korlátok közé helyezik a kémiai és fizikai védekezés bevetését. A kifejlett egyedek hosszabb ideig tudják fenntartani a herbivórok elleni védekezést a csíranövényekhez képest, mert több idejük van erőforrásokat felhalmozni, és arányaiban kevesebbet kell a növekedésbe fektessenek (Elger és mtsai., 2009). Viszont a csíranövények sziklevelében fontos erőforráskészlet tárolódik, amely aktiválódik a szövetveszteség bekövetkeztekor, így a csíranövények magas szintű konstitutív herbivór elleni védekezést mutatnak. Ez különösen ott lép érvénybe, ahol a herbivórok erőteljesebb nyomást gyakorolnak a csíranövényekre, mint a felnőtt egyedekre (Elger és mtsai., 2009). A Spiegel és Price (1996) által kidolgozott növényi életkor hipotézis kimondja, hogy a kémiai védelem csökkenhet ahogy a növény a szikleveles stádiumból a poszt szikleveles csíranövény stádiumba kerül.

I. 4. Célkitűzések

Vizsgálatunk során a növények herbivórokkal szembeni aktív védekező mechanizmusait vizsgáltuk az egyedfejlődés során kísérleti módszerekkel. Összehasonlítottuk a csíranövény és felnőtt növény stádiumok védekező mechanizmusait hat, a fészekvirágzatúak családjába tartozó, rövidéletű legelőgyom esetében (*Xeranthemum cylindraceum*, *Xeranthemum annuum*, *Centaurea solstitialis*, *Carthamus lanatus*, *Centaurea diffusa*, *Centaurea calcitrapa*). Arra a kérdésre kerestük a választ, hogy a felnőtt korban jól ismert, dokumentált herbivórokkal szembeni aktív védekezési mechanizmusok, adaptációk (fizikai és kémiai) vajon érvényesülnek-e már az egyedfejlődés korai stádiumában, azaz csíranövény korban.

II. Anyag és módszerek

II. 1. A kísérleti fajok bemutatása

Kísérletünk hat célfaja Romániában őshonos, a fészekvirágzatúak családjába tartozó, rövidéletű legelőgyom: a hengeres vasvirág (*Xeranthemum cylindraceum* Sm.), ékes vasvirág (*Xeranthemum annuum* L.), sáfrányos imola (*Centaurea solstitialis* L.), vad pórsáfrány (*Carthamus lanatus* L.), terpedt imola (*Centaurea diffusa* Lam.) és az úti imola (*Centaurea calcitrapa* L.). Ezek a legelőgyomok intenzív herbivór nyomású területeken elszaporodnak, mert kémiai és fizikai aktív védekező tulajdonságaik révén ehetetlennek bizonyulnak a potenciális herbivórok számára.

A vizsgálati fajaink közül a hengeres vasvirág (*X. cylindraceum*), ékes vasvirág (*X. annuum*) és a sáfrányos imola (*C. solstitialis*) felnőtt korban ismertén kémiai úton védekezik másodlagos anyagcseretermékek által, a vad pórsáfrány (*C. lanatus*), terpedt imola (*C. diffusa*) és az úti imola (*C. calcitrapa*) pedig fizikailag védekezik a növényevők ellen a levél strukturális tulajdonságai révén.

A *X. cylindraceum* és a *X. annuum* a cianogén glikozidok széles skáláját szintetizálja (szambunigrin, zierin, epilucumin, zierinxilozid, xerantin) másodlagos anyagcsereterméként (Schwind és mtsai., 1903), amely a herbivórok elleni védekezésben fontos, mert a szövetek károsodása után mérgező hidrogén cianidot bocsájt ki (Yulvianti és Zidorn, 2021). A *C. solstitialis* kémiai összetételében a szeszkviterpén laktonok jelenléte nyújt védelmet a növényevőkkel szemben, azonban ez a másodlagos anyagcseretermék csak akkor termelődik magas koncentrációban, amikor a növény egy nem őshonos régióban van (inváziós terület). Őshonos régiókban nem járul hozzá olyan mértékben a növény herbivórokkal szembeni sikeréhez, mert alacsonyabb koncentrációban termelődik (Sotes és mtsai., 2015).

A *C. lanatus* fizikai védekezőképességéhez a fészekvirágzaton, száron és leveleken nagy mennyiségben jelen lévő tüskék járulnak hozzá. Ezzel szemben a *C. calcitrapa* és *C. diffusa* fajok esetében csak a fészekvirágzaton vannak tüskék, viszont a leveleiken nagy sűrűségben megjelennek a trichómák, amelyek fizikai védelmi tulajdonságokként funkcionálnak (saját megfigyelések a növények morfológiája alapján).

II. 2. A kísérlet fázisai

A vizsgált fajok magjai Romániából kerültek begyűjtésre, Miholcsa Zsombor gyűjtéseiből. A *C. solstitialis* magjai Fehér megyéből (É: 45.951°, K: 23.670°), a *X. annuum* magjai Tulcea megyéből (É: 45.182311°, K: 28.537284°), a *X. cylindraceum* és *C. lanatus* magjai Kolozs megyéből a *C. calcitrapa* magjai Krassó-Szörény megyéből (É:44.999°, K:21.446°), a *C. diffusa* magjai Tulcea megyéből (É:45.182751°, K:28.622897°) származnak. A fészekvirágzatokból kiszedett magokat (tisza magokat, valójában kaszat termések) használtuk fel a csíráztatás során.

Kísérletünknek két fázisa volt, elsőként csíranövény stádiumban, majd felnőtt növény stádiumban vizsgáltuk a hat célfaj fogaszthatóságát az éticsiga (*Helix pomatia*) által. Mivel az éticsigáról köztudott, hogy széles spektrumú generalista táplálkozási szokásokkal rendelkezik, étrendje rendkívül változatos, ami csökkenti a szelektív elfogultságot egyes növényfajok iránt, emiatt ideális a kísérlethez. Választásunk azért esett egy puhatestűre, mert amint a bevezetőben is utaltam rá, legelésük mechanizmusa (tépés) és preferenciájuk is nagyon hasonló a gerinces herbivórokéval, tehát a csigák jó modellszervezetnek tekinthetők, amelyek a gerinces herbivórok, pl. a legeltetett állatok fogyasztását, preferenciáját is szimulálják.

A hat célfaj mellett kísérletünk során kontrollként salátát használtunk, mert az emberi fogyasztásra is alkalmas saláta az éticsigák egyik ismertén fogyasztott tápláléka közé tartozik. Összesen 150 darab éticsigát gyűjtöttünk nedves időszakok után a Kolozsvári Botanikus kertből, amelyeknek a fogyasztását, preferenciáját vizsgáltuk kísérletünk mindkét fázisában.

II. 2. 1 Csíranövény stádium

A célfajok magjait és a kontrollként szolgáló salátamagokat a Kolozsvári Botanikus kertben 2022. április 26-án virágládákba ültettük el. A hat különböző célfaj mindenikét 5 ládában ismételtük meg, tehát összesen 30 láda állt a rendelkezésünkre a kísérlethez. Egy láda tartalmazta az adott célfaj 10 egyedét egy sorban és vele szemben szintén 10 egyed a salátából (2a. ábra).

Minden egyed mellé a földbe volt helyezve egy fém tű azonosító, amely arra szolgált, hogy az egyednek a teljes elfogyasztása esetén is tudjunk kárfelmérést végezni.

A kísérlet megkezdése előtt megszámoztuk a sziklevelek és a valódi levelek számát, valamint feljegyeztük, ha növénytoxicitásra utaló tünetek jelentkeztek volna (sziklevelek elszáradása, levelek csavarodása) már a kísérleti fázist megelőzően.



2. ábra. Két láda tartalma *X. cylindraceum* célfaj (a ládában bal oldalon) és a kontrollként szolgáló saláta (jobb oldalon) esetében (a), valamint a célfajokat és salátákat tartalmazó ládák hálóval lefedve, az éticsigák behelyezése után a kolozsvári Botanikus Kert kísérleti területén (b). Ruprecht Eszter felvételei, 2022.

A kísérlet megkezdésére, amely az éticsigák ráengedését jelentette a célfajokból és salátákból álló ládába 2022. május 27-én került sor.

Ekkor minden célfaj ládájába két éticsigát helyeztünk és minden ládát lefedtünk egy könnyen szellőző, vékony háló segítségével, annak érdekében, hogy az éticsigákat egy napon keresztül tudjuk a csíranövényeket tartalmazó ládákban tartani (2b. ábra).

Egy nap eltelte után felmértük a puhatestű herbivórok által elfogyasztott csíranövények mennyiségét, úgy, hogy ismét megszámoltuk a sziklevek és valódi levelek számát. Ha a sziklevel, vagy valódi levél csak rágott volt, akkor 0,5-öt vontunk le a levélszámból, ha viszont az illető levél teljesen hiányzott, akkor 1-et vontunk le, ezután összegeztük a sziklevel és valódi levelek fogyasztását, majd ládára vonatkozva átlagoltuk őket.

II. 2.2 Felnőtt növény stádium

A kísérletünk második fázisában a Cafeteria protokollt (Pérez-Harguindeguy és mtsai., 2003) alkalmaztuk, ugyanazon hat célfaj levelei esetében, viszont a fajok már felnőtt növény stádiumban voltak a kísérlet megkezdésekor.

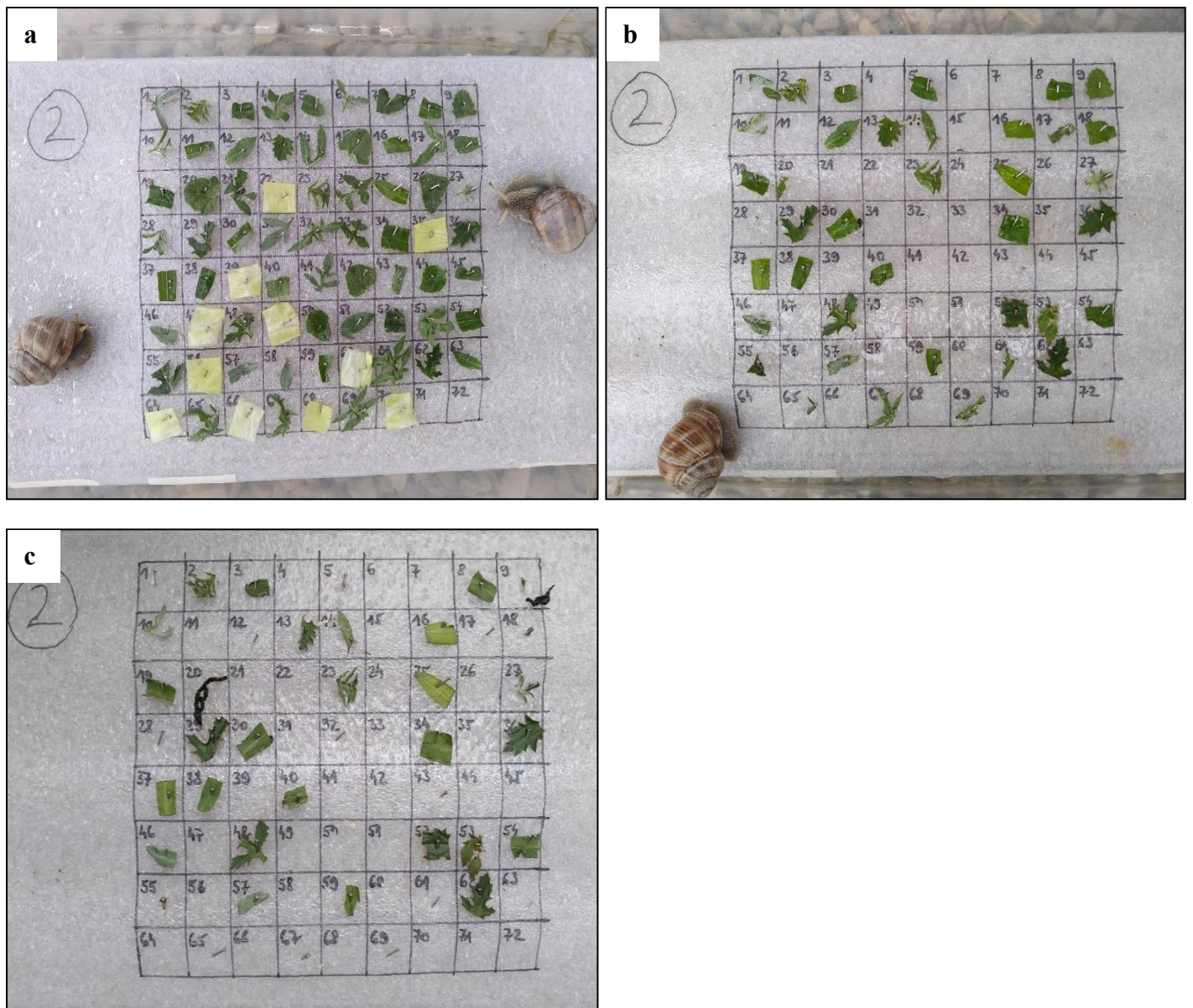
A Cafeteria protokoll a levelek fogyaszthatóságának a számszerűsítésére vonatkozó módszer, amelyben a generalista herbivórok preferenciájuknak megfelelően táplálkozhatnak egy etetőarénában, ahol a célfajok leveleiből frissen kivágott minták vannak elhelyezve véletlenszerűen. A Cafeteria kísérletek tehát, hasznos információkkal szolgálhatnak a herbivórok növények iránti preferenciájáról, amikor azokat egyszerre kínálják fel a számukra standardizált körülmények között. Az éticsigák például hűvös, sötét és párás környezetet igényelnek, amely serkenti a fogyasztásukat (Pérez-Harguindeguy és mtsai., 2013).

A Cafeteria protokollnak megfelelően mindenik fajból véletlenszerűen kiválasztottunk 10 egyedet és begyűjtöttünk róla egy teljesen kifejlődött, nem károsodott, ép levelet, amelyből kivágtunk egy 1 cm²-es mintát. A levágott mintát egy vékony tűvel rögzítettük és véletlenszerűen elhelyeztük az aréna számozott celláiban. Az aréna egy 9x8-as iporka volt nejlonnal bevonva, amelyen 72 darab számozott rácscella volt feltüntetve a rajtuk lévő hat célfaj és saláta 10-szer ismételt mintáival. Az arénát 2-szer ismételtük meg, és mindkét arénába két éticsigát helyeztünk a kísérlet megkezdésekor, amelyeknek a fogyasztását három napon át figyelemmel követtük (3.ábra a, b, és c alábráiként).

A táplálkozási károkat az eredeti vágási forma alapján, az éticsigák által elfogyasztott növényi biomassza arányának vizuális becslésével mértük fel. Az értékek egységesítése érdekében a táplálkozási károkat 5%-os intervallumokban mértük, majd fogyaszthatósági indexet számoltunk (AI). Így megkaptuk minden faj esetében, hogy a három napos csigákkal való összezárttság után mennyire voltak ízletesek a generalista herbivórok számára.

II. 3. Adatok elemzése

Statisztikai modelleket alkalmaztunk a csíranövények és a kontrollként szolgáló saláta egyedek csigák általi fogyaszthatóságának összevetésére. A ténylegesen elfogyasztott mennyiséggel dolgoztunk, amelyeket ládára vonatkozva átlagoltunk. Ezen átlagolt értékekre a Wilcoxon-féle rangösszegtesztet (Mann-Whitney próbát) alkalmaztunk, amely láda szerint párosította a célfajokat a salátával. Minden faj esetében elvégeztük ezt a páros tesztet.



3.ábra. A második aréna a célfajok és a kontrollként szolgáló saláta mintáival a kísérlet első napján (a alábra), második napján (b alábra), és a kísérlet végén (harmadik nap, c alábra)

A következő elemzésbe csak a célfajokat vontuk bele, az elfogyasztott mennyiség szerint, amelyet általános lineáris modellel (LM) elemeztünk, amelyben magyarázó változóként a fajok és függő változóként a teljes fogyasztás szerepelt, ami a sziklevelek és valódi levelek fogyasztásának összegét jelentette. Ezután a fajonkénti fogyasztás páronkénti összehasonlítását Tukey HSD post hoc analízissel végeztük.

Felnőtt növény stádiumban a fajok közötti fogyasztási különbségek megállapítására nem végeztünk statisztikai analízist, hanem minden faj esetében fogyaszthatósági indexet (AI) számoltunk, amelyben a 10 ismétlésre átlagolt értékekből gyököt vontuk. Mindkét aréna esetében kiszámoltuk a fogyaszthatósági indexet (AI) majd átlagoltuk a két aréna eredményeit. Ezen értékek alapján egy listát állítottunk fel, amelyben rangsorolva vannak a felnőtt növények fogyaszthatóságuk alapján.

Végül megvizsgáltuk, hogy korrelál-e a csíranövény stádiumban lévő fajok fogyaszthatósága a felnőtt stádiumban lévő fajokéval. Mivel az adatok nem normál eloszlásúak voltak, emiatt Spearman- féle rangkorrelációt használtunk a két életstádium fogyaszthatósági különbségei közötti kapcsolat feltárására.

Ezután összehasonlítottuk, hogy hogyan változik a fogyaszthatósági sorrend a két fejlődési stádium között. Csíranövény stádiumban fajonként a ténylegesen elfogyasztott mennyiség értékei szerint rangsoroltunk, felnőtt növény stádiumban pedig a fogyaszthatósági indexet használtuk összehasonlítás céljából.

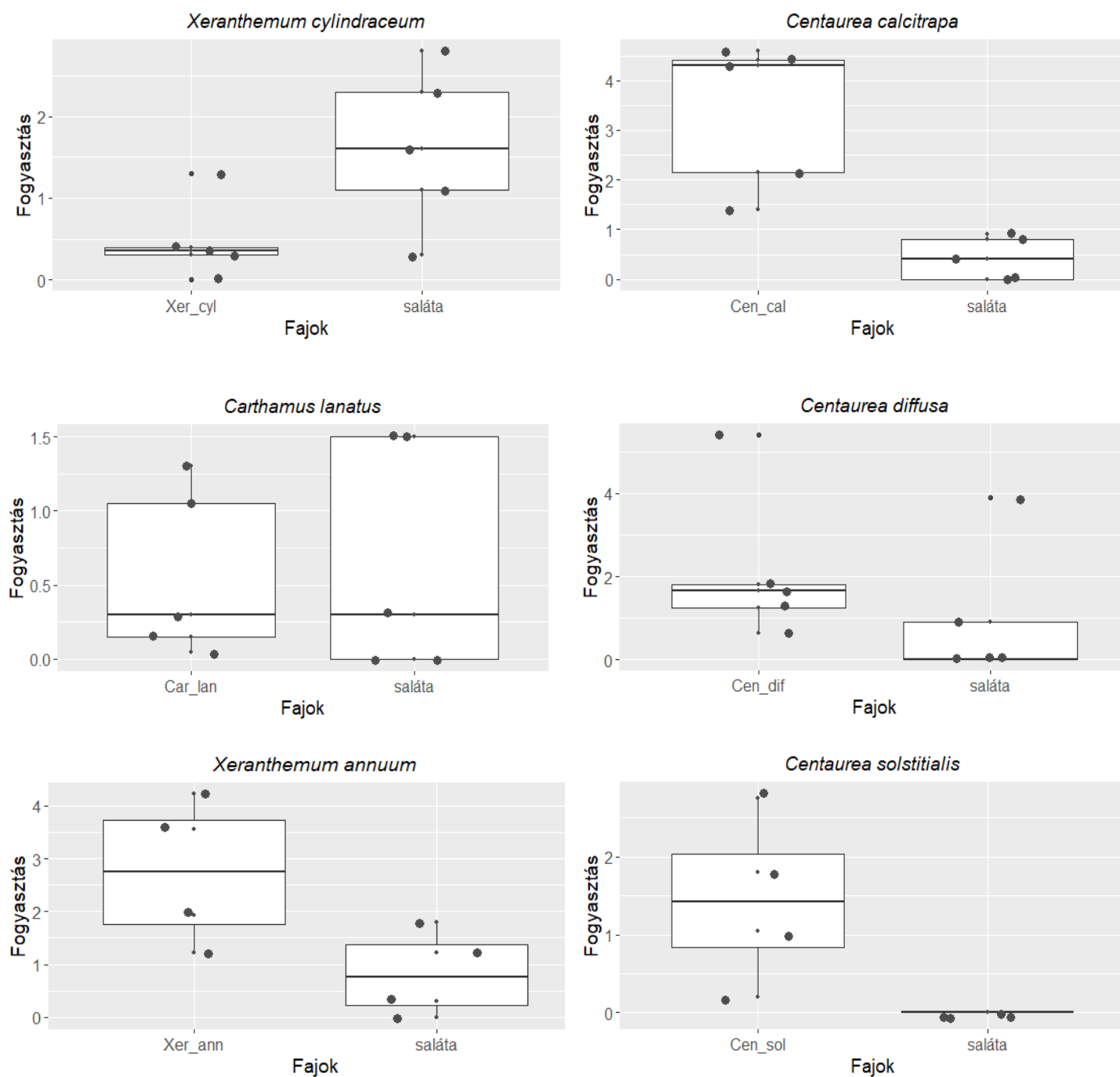
Minden statisztikai elemzést R-ben végeztünk (R version 4.2.2 ,2022-10-31).

III. Eredmények

III. 1. Csíranövény stádium

III. 1.1 A célfaj és a kontrollként szolgáló saláta fogyaszthatóságának összevetése

Két esetben tapasztaltunk közel szignifikáns, trend szerű különbséget a célfajok és a saláta fogyaszthatósága között. A *X. cylindraceum* célfajból a salátához viszonyítva közel szignifikánsan kevesebbet fogyasztottak a csigák (Wilcoxon- féle rangösszegteszt, $p=0.0625$; 4.ábra). A másik trend szerű különbség a *C. calcitrapa*-nál volt megfigyelhető, ugyanis ennek a fajnak a fogyaszthatósága közel szignifikánsan magasabb volt a saláta fogyaszthatóságához viszonyítva (Wilcoxon- féle rangösszegteszt, $p=0.0625$; 4 ábra).



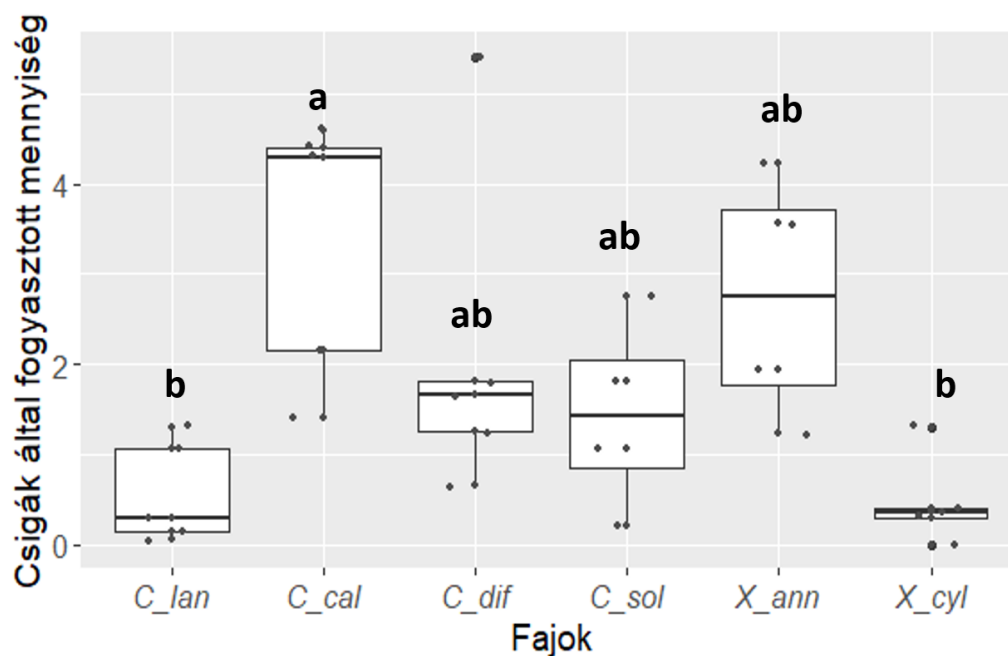
4. ábra. A célfaj és a kontrollként szolgáló saláta fogyaszthatóságának összehasonlítása a *X. cylindraceum*, *C. calcitrapa*, *C. lanatus*, *C. diffusa*, *X. annuum*, és *C. solstitialis* esetében. A mediánt, felső és alsó kvartilist, a minimum-maximum tartományt és az adatokat (pontok) is ábrázoltam.

III. 1.2 A csigák célfajokból való fogyasztásának összehasonlítása

Az általános lineáris modell eredménye azt mutatta, hogy a csigák általi fogyasztás különbözött a fajok között (ANOVA táblázat, $df=5$, $F= 4.2609$, $p\text{-érték}=0.007$).

A fajok közötti páros összehasonlítások eredményeként három faj esetében találtunk szignifikáns különbséget a többi faj valamelyikéhez képest. A *X. cylindraceum*-ból szignifikánsan kevesebbet fogyasztottak a csigák, mint a *C. calcitrapa*-ból, valamint a *C. lanatus* fogyaszthatósága alacsonyabb volt a *C. calcitrapa*-hoz viszonyítva (5.ábra).

Mindkét elemzés alátámasztja, hogy csíranövény korban a *X. cylindraceum* és a *C. lanatus* célfajok kevésbé voltak fogyaszthatók, és a *C. calcitrapa* volt a legfogyaszthatóbb faj.



5.ábra. A célfajok összehasonlítása a csigák által elfogyasztott mennyiség alapján. A mediánt, felső és alsó kvartilist, a minimum-maximum tartományt és az adatokat (pontokat) is ábrázoltam, a betűk pedig a szignifikáns különbségeket jelzik.

III. 2. Felnőtt növény stádium

A hat célfaj felnőtt egyedeinek fogyaszthatósága a *X. cylindraceum* nulla fogyaszthatósági indexétől kezdve (ahol egyetlen levelet sem támadtak meg az éticsigák) a saláta legmagasabb fogyaszthatóságáig terjedt. A magas fogyaszthatóságú fajok közé sorolható a *C. solstitialis* (a

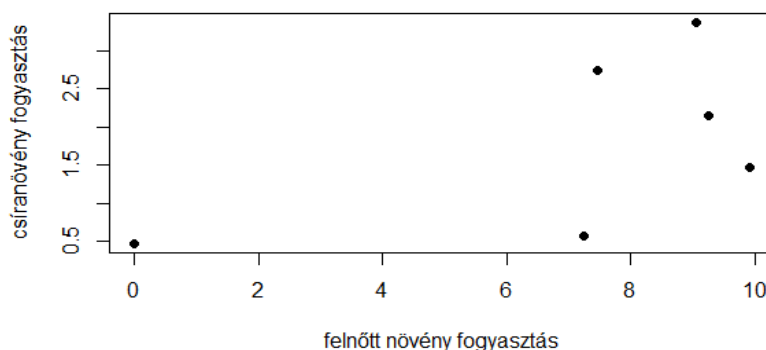
célfajok közül ez a faj bizonyult a legfogyaszthatóbbnak), *C. diffusa* és *C. calcitrapa*, míg a *X. annuum* és *C. lanatus* kevésbé bizonyult ízletesnek az éticsigák preferenciái szerint.

2.táblázat. A célfajok és saláta fogyaszthatósági index alapján történő rangsora felnőtt növény stádiumban a Cafeteria protokoll kísérleti eredményei alapján.

Felnőtt növény fogyaszthatósági sorrend	Fogyaszthatósági index (AI)
saláta (<i>Lactuca sativa</i>)	10
<i>Centaurea solstitialis</i>	9.92
<i>Centaurea diffusa</i>	9.24
<i>Centaurea calcitrapa</i>	9.05
<i>Xeranthemum annuum</i>	7.45
<i>Carthamus lanatus</i>	7.23
<i>Xeranthemum cylindraceum</i>	0

III. 3. Csíranövény és felnőtt növény stádium fogyaszthatóságának összehasonlítása

Összehasonlítva a két fejlődési stádiumban lévő növényegyedek fogyaszthatóságát egy korrelációs elemzés során, nem találtunk összefüggést a csíranövények és a felnőtt növények fogyaszthatósága között (Spearman rang korreláció, $S=18$, $p=0.3556$, $\rho=0.4857$; 6.ábra)



6.ábra. A hat célfaj csíranövény stádiumban és felnőtt stádiumban való fogyaszthatóságának összehasonlítása korrelációelemzéssel.

IV. Eredmények kiértékelése

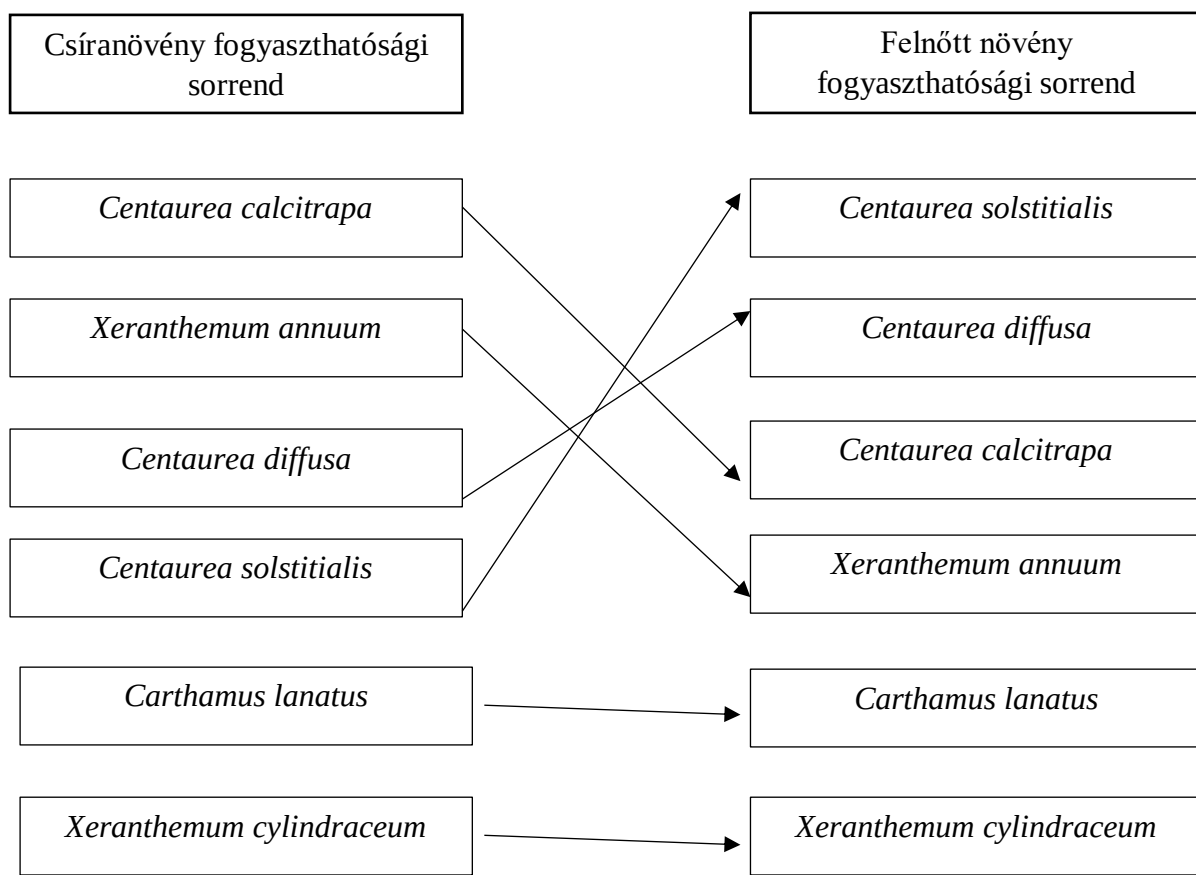
IV. 1. Védelmi mechanizmusok aktiválódása a két egyedfejlődési stádiumban

Összevetettük a két kísérlet eredményeit a célfajok fogyaszthatóságának szempontjából és csak kevés esetben találtunk egyezést (két faj esetében). Mivel az egyedfejlődés korai szakaszában a generalista éticsiga célfajokból való fogyasztási preferenciái összességében nem egyeztek meg a felnőtt stádiumban való fogyasztással, emiatt arra következtethetünk, hogy bizonyos fajok esetében a felnőtt kori sikeres védekező mechanizmusok még nem aktiválódnak csíranövény stádiumban. Egy másik lehetőség az, hogy a korai fejlődési szakaszban a növények más védekező stratégiákat alkalmaznak a herbivórok ellen, pl. elkerülést, és erre allokálható források hiányában nem a védekezés aktív formáit használják. A herbivór-elkerülő mechanizmusokat vizsgálatunk által nem tudtuk kimutatni, hiszen ezek a stratégiák a természetes élőhelyen nyilvánulhatnak meg, ahol a csíranövények, kis méretüknél fogva, elrejtőzhetnek a herbivórok elől a nagyobb termetű felnőtt évelő növények alá, illetve tövei közé (Fenner és mtsai., 1999).

Kutatásunk során megállapítottuk, hogy a növények egyedfejlődésük folyamán változó tendenciákat mutatnak a növényevő ellenes tulajdonságok kifejeződésében. A változó tendenciák a herbivórok elleni aktív védelmi mechanizmusok csökkenésének, illetve növekedésének kombinációit jelentik az egyedfejlődés során, két faj esetében pedig stabilan jól működő védekezési mechanizmussal találkozunk mindkét fejlődési stádiumban (7. ábra).

Stabilan, a növény teljes élete során jól működő védekezési mechanizmust a *C. lanatus* és a *X. cylindraceum* esetében tapasztaltuk. A *C. lanatus* sikeres inváziós faj Észak-Amerikában és Ausztráliában, ahol legelőterületeken nagy tömegben jelenhet meg (Kessler, 1986; DiTomaso és mtsai., 2017). Eredményeink azt sugallják, hogy az inváziós területeken dokumentált sikeréhez a mindkét életfázisban jól működő legelő herbivórok elleni védekezés, mely a teljes növényen jelen lévő erőteljes tüskésségnek tudható be, valószínűleg nagyban hozzájárul.

A *X. cylindraceum* kémiai védelmi tulajdonságai megóvták őt mindkét stádium során, mert csíranövény korban a legkevésbé volt fogyasztható csigák által, míg felnőtt növényként egyáltalán nem volt fogyasztható a teszt-herbivórok számára. Sikeresége a cianogén glikozidok magas koncentrációja, keserű íze és erős toxikus hatásának tulajdonítható be, mely eredményeink szerint már nagyon korán, csíranövény stádiumban aktiválódik.



7. ábra. A célfajok fogyaszthatósági sorrendjének (fentről, a legfogyaszthatóbb fajoktól kiindulva) változása csíránövény és felnőtt növény stádiumban, nyilakkal feltüntetve a fogyasztásbeli különbségeket.

Ilyen értelemben ez a faj nagyon sikeresen képes megtelepedni olyan élőhelyeken is, ahol magas a herbivór-nyomás (pl. túllegeltetett gyepek), hiszen már korai fejlődési stádiumában fogyaszthatatlan. Ez a sikeres herbivórok elleni védekezés összhangban van azzal, hogy az utóbbi 50 évben Erdély-szerte sikeresen elterjedt és elsősorban legeltetett területeken nagy mennyiségben szaporodott fel (Ruprecht és mtsai., in prep). Úgy tűnik, hogy ez az őshonos növényfaj gyors ütemben bővíti areáját a tájhasználat-változásnak és klímaváltozásnak köszönhetően, tehát jól beleillik az újhonos fajok kategóriájába. Ezt a fajcsoportot nemrégiben definiálták Essl és munkatársai (2019) és olyan fajokat foglal magába, amelyek természetes diszperzió által, az ember közvetett segítségével terjednek és olyan területeket kolonizálnak, amelyek határosak az őshonos területeikkel.

A *X. annuum* is cianogén vegyületeket szintetizál másodlagos anyagcsereterméként, viszont sikere nem volt annyira nyilvánvaló mindkét stádiumban, mint a *X. cylindraceum* esetében. Csíranövény stádiumban ugyanis a második legfogyaszthatóbb faj volt, majd felnőtt egyedként kémiai védelme fokozódott, hiszen ekkor már a kevésbé fogyasztható fajok közé sorolódott be. A cianogén glikozidok koncentrációjában való eltérés nagymértékben befolyásolja a herbivórok táplálkozásának mértékét (Gleadow és Woodrow, 2002), emiatt arra következtethetünk, hogy az ontogenézis korai szakaszában még nem termelődtek olyan mértékben a cianogén vegyület, hogy toxikus hatást fejtsenek ki a generalista éticsigák számára. Erre a fajra vonatkozó eredményeink összhangban vannak azzal, hogy ez a faj, holott nagyon sok tulajdonságban osztozik a *X. cylindraceum*-mal (pl. hasonló életforma, hasonló eredeti area, cianogén vegyületek termelődése felnőtt korban), mégsem terjed Erdélyben (Ruprecht és mtsai., in prep).

A csíranövényekkel és felnőtt növényekkel végzett vizsgálataink alapján elmondható, hogy a *C. calcitrapa* volt a legfogyaszthatóbb faj csíranövény korban, ami azt jelentheti, hogy a fizikai védelmi mechanizmusa nem aktiválódott az ontogenézis korai szakaszában és igen ízletesnek bizonyult a csigák számára, valószínűleg magas tápértéke miatt. Felnőtt növény stádiumban már leveleinek trichóma sűrűsége megnövekedett, ezáltal fizikai védelmet biztosítva a leveleknek, így az éticsigák általi fogyaszthatósága csökkent. Ennek ellenére felnőtt növény stádiumban még mindig a magas fogyaszthatóságú fajok közé tartozott, tehát a fizikai védelmi tulajdonsága az ízletességéhez, tápértékéhez mérten nem volt elég sikeres a herbivórok ellen.

A *C. diffusa* estében az ellenkezőjét tapasztaltuk, miszerint csíranövény korban jobban érvényesültek a védelmi tulajdonságok, de felnőtt növényként a magas fogyaszthatóságú fajok közé tartozott. Csíranövények esetében leírták az illékony anyagok általi védekezést, amit éppen csigákkal szemben igazoltak egy kísérletben. Az illékony anyagok összetétele különbözhet a fajok között csíranövény stádiumban, és ez ezen felül összefüggésbe hozható a herbivórok preferenciáival. Két fő illékony vegyületosztályt ismerünk, amelyeknek befolyása van a csíranövények fogyaszthatóságára: a monoterpének vonzzák, míg a zöld levélillékony anyagok (GLV) elriasztják a puhatestű herbivórokat, mert a herbivórok csíranövény szelekciója szorosabban kapcsolódik a szaganyagokkal felvett információkhoz, mint az ízleléshez (Hanley és mtsai., 2018). Elképzelhető, hogy a *C. diffusa* csíranövényei esetében ilyen típusú illékony anyagok termelődnek / vannak jelen a növényi szövetekben és ezért bizonyult fogyaszthatatlannak a csigák számára a mi kísérletünkben.

A *C. solstitialis* kémiai védelme csökkent, ahogy a csíranövény stádiumból a felnőtt növény stádiumba lépett, mert az utóbbi stádiumban az éticsigák kedvenc tápláléka lett. Ez az eredmény a célfaj másodlagos anyagcseretermékének típusában keresendő, ugyanis a *C. solstitialis* szeszkviterpén laktonjai csak akkor termelődnek magas koncentrációban a herbivórok támadásai ellen, ha a faj egy nem őshonos régióban fordul elő (Sotes és mtsai., 2015). Sikeres inváziós fajnak bizonyul tehát nem őshonos területein (Dél-Amerika, Ausztrália), ahol a magas koncentrációban jelen lévő kémiai védelme mellett, a tövises fészekvirágzatok (következő generációt védik) is hozzájárulnak a legelőkön való sikeres elterjedésükhöz.

Valamint a *C. solstitialis* fajra vonatkozó eredményeket alátámasztja a Spiegel és Price (1996) által kidolgozott növényi életkor hipotézis, miszerint a csíranövények magasabb szintű konstitutív herbivór elleni védekezést mutatnak, tehát a kémiai védelem csökken felnőtt növény stádiumban.

A csíranövény és felnőtt növény stádiumok fogyaszthatóságbeli különbségeinek egy része adódhatott abból is, hogy sajnos nem ugyanazt a kísérleti tesztelés módszert alkalmaztuk a két stádiumban. A csíranövények esetében a herbivór a célfaj és a kontroll (saláta) között választhatott csupán, míg a felnőtt egyedekről származó levelek esetében a csigák számára minden faj egyszerre volt felkínálva.

V. Következtetések

Eredményeink rávilágítottak az egyedfejlődés során fellépő védekezési mechanizmusok változatosságára, miszerint az ontogenézis korai szakaszában, azaz csíranövény korban vagy még nem érvényesülnek a felnőtt egyedként jól működő mechanizmusok, vagy teljesen más stratégiákat alkalmaznak a csíranövények a herbivórok elkerülésére vagy az ellenük való aktív védekezésre.

A jövőbeni kutatásokban a különböző herbivór kategóriák bevonásával lehetne bővíteni az eddigi hiányos szakirodalmi ismereteket, valamint a csíranövény stádiumban lévő növényeket is lehetne több fázisban vizsgálni (1 napos, 5 napos, 20 napos) a védekezőképesség összehasonlításához.

VI. Köszönetnyilvánítás

A dolgozat megvalósulásáért több embernek is köszönettel tartozom. Elsősorban meg szeretném köszönni dr. Ruprecht Eszternek a Babeş-Bolyai Tudományegyetem docensének, a támogatását, nagyszerű ötleteit és szakértelmét, amelyek nélkül nem tudtam volna ezt a kutatást kellő minőségben elvégezni.

Továbbá köszönettel tartozom Miholcsa Zsombor és Kuhn Thomas doktorandusz hallgatóknak, aki javaslataikkal hozzájárultak a dolgozatom teljessé tételéhez. A Kolozsvári Botanikus kertben zajló kísérlet előkészítéséhez hozzájárultak csoporttársaim és barátaim, név szerint Szőcs Ágnes, Mezei-Szép Emese, Csergő Krisztina, Kristály Eszter, Karda Sára és Len Andrea, hálás köszönet nekik. Valamint a statisztikai elemzésekben Erős Nándor nyújtott segítséget.

VII. Irodalomjegyzék

- Allan, E., & Crawley, M. J. (2011). Contrasting effects of insect and molluscan herbivores on plant diversity in a long-term field experiment. *Ecology Letters*, 14(12), 1246–1253. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01694.x>
- Barlow, S. E., Close, A. J., & Port, G. R. (2013). The acceptability of meadow plants to the slug *Deroceras reticulatum* and implications for grassland restoration. *Annals of Botany*, 112(4), 721–730. <https://doi.org/10.1093/aob/mct086>
- Barton, K. E. (2016). Tougher and thornier: General patterns in the induction of physical defence traits. *Functional Ecology*, 30(2), 181–187. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12495>
- Boege, K., & Marquis, R. J. (2005). Facing herbivory as you grow up: The ontogeny of resistance in plants. In *Trends in Ecology and Evolution* (Köt. 20, Szám 8, o. 441–448). <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.05.001>
- Carmona, D., Lajeunesse, M. J., & Johnson, M. T. J. (2011). Plant traits that predict resistance to herbivores. *Functional Ecology*, 25(2), 358–367. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01794.x>
- Chen, M. S. (2008). Inducible direct plant defense against insect herbivores: A review. *Insect Science*, 15(2), 101–114. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7917.2008.00190.x>
- DiTomaso, J. M., Kyser, G. B., Lewis, D. J., & Roncoroni, J. A. (2017). Conventional and Organic Options for the Control of Woolly Dystaff Thistle (*Carthamus lanatus*). *Invasive Plant Science and Management*, 10(01), 72–79. <https://doi.org/10.1017/inp.2016.4>
- Elger, A., Lemoine, D. G., Fenner, M., & Hanley, M. E. (2009). Plant ontogeny and chemical defence: Older seedlings are better defended. *Oikos*, 118(5), 767–773. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17206.x>
- Essl, F., Dullinger, S., Genovesi, P., Hulme, P. E., Jeschke, J. M., Katsanevakis, S., Kühn, I., Lenzner, B., Pauchard, A., Pyšek, P., Rabitsch, W., Richardson, D. M., Seebens, H., Van Kleunen, M., Van Der Putten, W. H., Vilà, M., & Bacher, S. (2019). A Conceptual Framework for Range-Expanding Species that Track Human-Induced Environmental Change. In *BioScience* (Köt. 69, Szám 11, o. 908–919). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/biosci/biz101>
- Fenner, M., Hanley, M. E., & Lawrence, R. (1999). Comparison of seedling and adult palatability in annual and perennial plants. *Functional Ecology*, 13(4), 546–551. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1999.00346.x>
- Filipe, J. C., Jorge, A., Eren, Ö., Sotes, G., Hierro, J., & Montesinos, D. (2016). Invasive and non-invasive congeneric centaurea (Asteraceae) show contrasting patterns of herbivory by snails. *Plant Ecology and Evolution*, 149(2), 228–232. <https://doi.org/10.5091/plecevo.2016.1231>
- Fornoni, J. (2011). Ecological and evolutionary implications of plant tolerance to herbivory. *Functional Ecology*, 25(2), 399–407. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01805.x>
- Gleadow, R. M., & Woodrow, I. E. (2002). Mini-Review CONSTRAINTS ON EFFECTIVENESS OF CYANOGENIC GLYCOSIDES IN HERBIVORE DEFENSE. In *Journal of Chemical Ecology* (Köt. 28, Szám 7).
- Gong, B., & Zhang, G. (2014). Interactions between plants and herbivores: A review of plant defense. *Acta Ecologica Sinica*, 34(6), 325–336. <https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2013.07.010>
- Hanley, M. E. (1998.). Seedling herbivory, community composition and plant life history traits. In *Perspectives in Plant Ecology* (Köt. 1, Szám 2).
- Hanley, M. E. (2004). *Seedling herbivory and the influence of plant species richness in seedling neighbourhoods*.
- Hanley, M. E., Fenner, M., & Edwards, P. J. (1995). An Experimental Field Study of the Effects of Mollusc Grazing on Seedling Recruitment and Survival in Grassland. In *Source: Journal of Ecology* (Köt. 83, Szám 4). <http://www.jstor.orgURL:http://www.jstor.org/stable/>
- Hanley, M. E., Lamont, B. B., Fairbanks, M. M., & Rafferty, C. M. (2007). Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 8(4), 157–178. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.01.001>

- Hanley, M. E., Shannon, R. W. R., Lemoine, D. G., Sandey, B., Newland, P. L., & Poppy, G. M. (2018). Riding on the wind: Volatile compounds dictate selection of grassland seedlings by snails. *Annals of Botany*, 122(6), 1075–1083. <https://doi.org/10.1093/aob/mcy190>
- Johnson, M. T. J. (2011). Evolutionary ecology of plant defences against herbivores. In *Functional Ecology* (Köt. 25, Szám 2, o. 305–311). <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01838.x>
- Kelemen, A., Tölgyesi, C., Valkó, O., Deák, B., Migléc, T., Fekete, R., Török, P., Balogh, N., & Tóthmérész, B. (2019). Density-dependent plant–plant interactions triggered by grazing. *Frontiers in Plant Science*, 10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00876>
- Kessler, E. (1986). *Carthamus lanatus* L. (Asteraceae: Cynareae) - A Potentially Serious Plant Pest in Oklahoma.
- Kleijn, D., & Müller-Schärer, H. (2006). The relation between unpalatable species, nutrients and plant species richness in Swiss montane pastures. *Biodiversity and Conservation*, 15(12), 3971–3982. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-3012-5>
- Meinzer, F. C., Lachenbruch, B., & Dawson, T. E. (Szerk.). (2011). *Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function* (Köt. 4). Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-1242-3>
- Mithöfer, A., & Boland, W. (2012). Plant defense against herbivores: Chemical aspects. In *Annual Review of Plant Biology* (Köt. 63, o. 431–450). <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042110-103854>
- Obeso, J. R. (1997). The induction of spinescence in European holly leaves by browsing ungulates. In *Plant Ecology* (Köt. 129). Kluwer Academic Publishers.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., Cornwell, W. K., Craine, J. M., Gurvich, D. E., Urcelay, C., Veneklaas, E. J., Reich, P. B., Poorter, L., Wright, I. J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J. G., De Vos, A. C., Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3), 167–234. <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Vendramini, F., Cornelissen, J. H. C., Gurvich, D. E., & Cabido, M. (2003). Leaf traits and herbivore selection in the field and in cafeteria experiments. In *Austral Ecology* (Köt. 28).
- Ruprecht, E., Essl, F., Moř, C. A., Balaji, B., Kuhn, T., Fenesi, A., Mardari, C., & Miholcsa, Z. Ecological attributes promoting intra-continental range-expansion of a native annual forb triggered by intensified land-use, in prep.
- Schwind, P., Wray, V., & Nahrstedt, A. (1903). *Structure elucidation of an acylated cyanogenic triglycoside, and further cyanogenic constituents from Xeranthemum cylindraceum* (Köt. 29, Szám 6).
- Shahzad, M. (2021). A review on role of trichomes in plant physiology and genetic mechanism involved in trichome regulation in cotton. *Pure and Applied Biology*, 10(2). <https://doi.org/10.19045/bspab.2021.100049>
- Shelton, A. L. (2000). Variable chemical defences in plants and their effects on herbivore behaviour. In *Evolutionary Ecology Research* (Köt. 2).
- Sotes, G. J., Cavieres, L. A., Montesinos, D., Pereira Coutinho, A. X., Peláez, W. J., Lopes, S. M. M., & Pinho e Melo, T. M. V. D. (2015). Inter-regional variation on leaf surface defenses in native and non-native *Centaurea solstitialis* plants. *Biochemical Systematics and Ecology*, 62, 208–218. <https://doi.org/10.1016/j.bse.2015.09.003>
- Spiegel, L.H., & Price, P.W. (1996). Plant Aging and the Distribution of *Rhyacionia neomexicana* (Lepidoptera: Tortricidae). In *Environmental Entomology* 25(2): 359–365.
- Vandenbergh, C., Smit, C., Pohl, M., Buttler, A., & Freléchoux, F. (2009). Does the strength of facilitation by nurse shrubs depend on grazing resistance of tree saplings? *Basic and Applied Ecology*, 10(5), 427–436. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2008.08.009>
- Yulvianti, M., & Zidorn, C. (2021). Chemical diversity of plant cyanogenic glycosides: An overview of reported natural products. In *Molecules* (Köt. 26, Szám 3). MDPI AG. <https://doi.org/10.3390/molecules26030719>