

DEBRECENI EGYETEM

Török Péter
Tóthmérész Béla

Növényökológiai alapismeretek

DEBRECENI EGYETEMI KIADÓ
DEBRECEN UNIVERSITY PRESS

DEBRECENI EGYETEM
TERMÉSZETTUDOMÁNYI ÉS TECHNOLÓGIAI KAR

NÖVÉNYÖKOLÓGIAI ALAPISMERETEK

DR. TÖRÖK PÉTER
DR. TÓTHMÉRÉSZ BÉLA

Második, bővített, javított kiadás

Debreceni Egyetemi Kiadó
Debrecen University Press
2010

Lektorálta.
DR. SIMON EDINA
VALKÓ ORSOLYA

ISBN 978 963 318 076 1

© Debreceni Egyetemi Kiadó Debrecen University Press,
beleértve az egyetemi hálózaton belüli elektronikus terjesztés jogát is

Kiadta a Debreceni Egyetemi Kiadó Debrecen University Press
Felelős kiadó: Dr. Virágos Márta
Terjedelem: 17,52 A/5 ív
Készült a DE sokszorosítóüzemében, 2010-ben
10-590

Tartalomjegyzék

1. A növényökológia története	5
1.1. A növényökológia történetének főbb állomásai	5
1.2. A modern növényökológia előfutárai	13
2. A növényi életciklus	16
2.1. Terjedés	18
2.2. Csírázás	41
2.3. A növényi szaporodás	49
2.4. Szénészencia	77
3. Környezeti tényezők és alkalmazkodás	80
3.1. A légkör	80
3.2. A fény	82
3.3. A hő	89
3.4. A víz	92
3.5. A tűz	107
3.6. A talaj	110
3.7. Relief tényezők	128
4. Növényi alkalmazkodás stratégiái	130
4.1. Növényi formák, életformák	130
4.2. Életstratégiák	137
4.3. Ökológiai és természetvédelmi jelzőszámok	145
5. Populációs interakciók	147
5.1. Neutralizmus	147

5.2. Kompetíció	148
5.3. Allelopátia	151
5.4. Kommenzalizmus	154
5.5. A herbivoria, predáció és parazitizmus	155
5.6. Protokooperáció, mutualizmus és szimbiózis	166
6. Növénytársulások dinamikája	174
6.1. A társulások időbeni változásának típusai	174
6.2. Periódikus változások, aszpektusok	175
6.3. Szukcesszió	177
7. Irodalom	191

1. fejezet

A növényökológia története

A növényökológia, a többi ökológiai diszciplínához hasonlóan, határ-diszciplínaként jött létre. Ezek a határvonalak a növényökológia esetében az élő (növényföldrajz, klasszikus botanika) és élettelen környezeti tényezőkkel foglalkozó leíró tudományok (geológia, hidrológia) mentén húzódtak, másrészt az egyes élőlénycsoportok közötti kapcsolatok vizsgálatának révén a klasszikus botanika-zoológia határmezsgyéjét is érintették (állat-növény interakciók, táplálkozási kapcsolatok).

1.1. A növényökológia történetének főbb állomásai

Szinte minden botanikus munkásságában megtalálható legalább utalások szintjén a növény és környezete közötti kapcsolat vizsgálata illetve ezen összefüggések megértésére irányuló igény. Így a növényökológia korai története nem választható szét a klasszikus botanika történetétől. Ebben a fejezetben röviden ismertetjük a növényökológia történetének alapvonalait a kezdetektől a modern növényökológia kialakulásáig. A botanika és a növényökológia fejlődéstörténetét nagy vonalakban ösztönös korszakra (-12 sz.), leíró és rendszerező korszakra (13-18 sz.), analitikus (18-20. sz. eleje) és szintetikus korszakra (20. sz. eleje-) oszthatjuk.



1.1. ábra. A leíró és rendszerező korszak néhány kiemelkedő képviselője: C. Gessner, M. L'obel és A. Cesalpino (balról jobbra haladva).

Ösztönös korszak

A növényzet vizsgálatát ebben a szakaszban főként gyakorlati okok motiválták. A növények megismerését (áttekintő és leíró természeti munkák), a növények hasznosságát (gyógyhatás, mérgek, gazdasági használhatóság) tartották elsődleges szempontnak. Így a növényekkel kapcsolatos munkák is elsősorban gyakorlati szempontok alapján íródtak. A kora ókori növénytermesztéssel és orvoslással kapcsolatos ismeretek leírása (mezopotámia, egyiptom) mellett több kísérlet is történt a kor növénytani ismereteinek összefoglalására. Ezekkel foglalkozó munkák közül kiemelendő *Theophrastos* (Athén, i.e. 371-287; *Historia plantarum*), *Gaius Plinius Secundus* (Róma, isz. 23-79, *Historia Naturalis*) összegző munkája.

Leíró és rendszerező korszak

Ez az időszak *Albertus Magnus* (1193-1280, *Vegetabilibus libri*) munkásságával vette kezdetét, akit a tudományos botanika megalkotójának is tartanak. Munkásságával kezdődik a flóraleírások és "füveskönyvek kora". A füveskönyvek és flóralisták összeállításának nagy lökést adott az ebben az időszakban létrejövő egyetemek (Pádua, 1543), botanikus kertek (Pisa, 1545), herbáriumok (*Luca-Ghini* 1544, legrégebbi herbárium lap: *Cibo* 1532) létrehozása és a könyvnyomtatás feltalálása (*Guttenberg*, 1454) és elterjedése. A teljesség igénye nélkül kiemelve néhány füveskönyv-szerzőt: *Brunfels* (1532, 800 faj),

Lonicer (1551, 879 faj), Bock (1552, 240 faj), Dodonaeus (1552, 884 faj), *Dalechamp* (1586, több mint 3000 faj), *Bauhin* (1623, mintegy 6000 faj). Az ismeretanyag felhalmozódásával igény mutatkozott ennek áttekintésére és rendszerezésére. A növényrendszerezés alapjait sok más szerző mellett *Conrad Gessner* (1516-1565, *Stirpium Historia*), *Mathias L'obel* (1538-1616, *Plantarum seu Stirpium Historia*) és *Andrea Cesalpino* (1519-1603, *De Plantis Libri*) fektették le (1.1. ábra). Az első magyar fűvészkönyv *Méliusz-Juhász Péter* nevéhez fűződik (1532-1572; *Herbarium*, halála után kiadva, 1578).

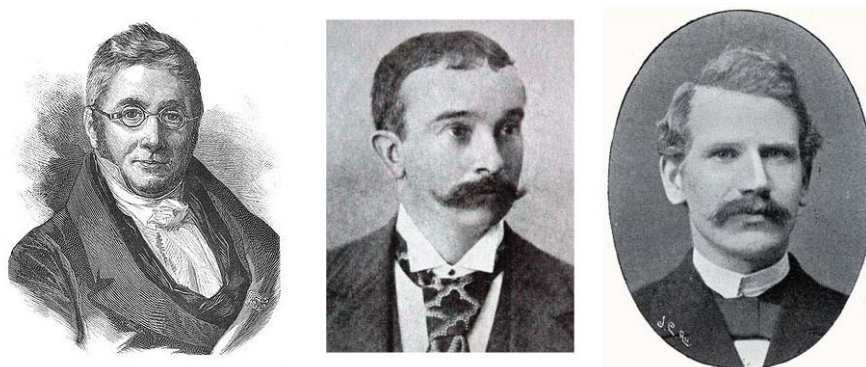
Analitikus korszak

A modern rendszerezés megalkotása *C. Linné* (1707-1778) nevéhez kapcsolható (*Species Plantarum*, 1753, 1.2. ábra). A rendszerezésben elért elévülhetetlen érdemei mellett számos olyan felismerést tett, amelyek okán a korai növényökológia egyik előfutárának is tekinthetjük. Bevezette a növényi indikáció fogalmát, számos növényfaj szezonális fejlődésmenetének leírása a nevéhez fűződik, tanulmányozta tavak tápanyagforgalmát és ezzel összefüggésben láptípusok kialakulását. Bevezette a természetes egyensúly fogalmát (ami a későbbiekben az ökológiai stabilitási fogalmak felismerését eredményezte). A korai növényökológia kibontakozása a növényföldrajz



1.2. ábra. Analitikus korszak néhány jeles képviselője I.: A. Humboldt és C. Linné (balról jobbra haladva).

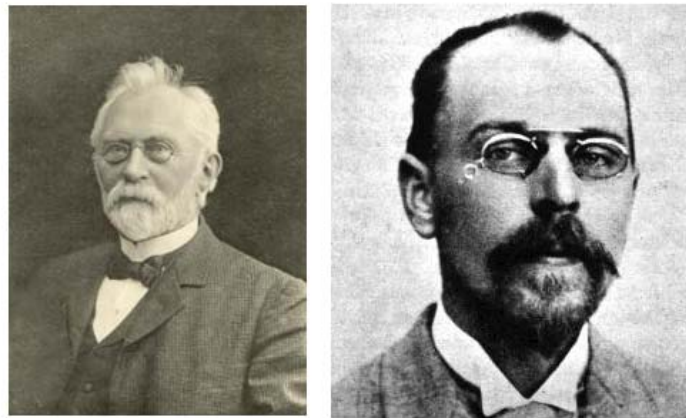
tudományának kialakulásával egy időre tehető. A korai növénygeográfusok célja a földfelszín diverz növényzetének rendszerbe foglalása és a növényzet eloszlását meghatározó törvényszerűségek megértése és leírása. A korszak tudósai közül kiemelkedik, *Alexander von Humboldt* (1769-1859) munkássága (1.2.ábra). Csupán Dél-Amerikai kutatóútja során mintegy 60000 növényfajt gyűjtött be, melyek közül mintegy 3000 volt a tudományra új faj. 30 kötetes munkájában több társszerzővel együttműködve foglalta össze eredményeit (*Voyage aux regions equinoxiales*, 14 kötet botanikai). Ő használta először a növénytársulás fogalmát, valamint felismerte a növényzet fiziognómiája és a klimatikus tényezők közötti összefüggést, leírta a klimatikus és a regionális zonációt, és a nevéhez fűződik 19 növényi alapforma felismerése is. Humboldt mellett ebben az időszakban kutató *J. F. Schouw* (1789-1852, társulások nevezéktana, hőmérséklet növényállományokra gyakorolt hatása) és *A.P. De Candolle* (1778-1841, allelopátia felismerése, víz szerepe növényközösségek térbeli eloszlásában, populációdinamikai alapfogalmak) munkássága és növényökológiai felismerései emelhetők ki (1.3.ábra). A növényökológia tudományának közvetlen előzménye



1.3. ábra. Analitikus korszak néhány jeles képviselője II.: A.F.W. Schimper; A.P. De Candolle; O. Drude (balról jobbra haladva).

volt a növényföldrajzon belül a 19. század közepén kialakult új irányzat, az ökológiai növényföldrajz, amely a vegetáció fiziognómiájának és térbeli elrendeződésének abiotikus okait vizsgálta. Ennek a tudományterületnek jeles képviselője volt *A. Griesebach* (1814-1879, vegetáció-formációk felismerése, 60 növényi alapforma), *A.F.W. Schimper* (1856-1911, *Pflanzengeographie auf*

physiologischer Grundlage, a növényzet földfelszíni eloszlási viszonyainak ökofiziológiai alapú magyarázata, klímazonális és azonális vegetáció fogalma), valamint *O. Drude* (1852-1933, Handbuch der Pflanzengeographie, Ökologie der Pflanzen - 1913, 1.3.ábra). A növényökológia tudományának születése a 19. század



1.4. ábra. Az analitikus korszak néhány jeles képviselője III.: J.E.B. Warming és C. Raunkiaer (balról jobbra haladva).

második felére tehető. Ekkor definiálta *Ernst Haeckel* (1834-1919) az ökológia fogalmát (1866 - *Generelle Morphologie der Organismen : allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von C. Darwin reformirte Decendenz-Theorie*) tudományterületi keretekbe foglalva az élőlények és környezetük kapcsolatának tanulmányozásával nyert ismereteket. A növényökológia tudomány igazi megalapítójának *J.E.B. Warming* (1841-1924) tekinthető. Mintegy 30 évnyi kutatómunkával a háta mögött megírta a világ első növényökológiával foglalkozó könyvét (*Plantensamefund* - 1889, *Ökologische Pflanzengeographie - Eine Einführung in die Kenntnis der Pflanzenvereine* - német kiadás 1892, *The Oecology of Plants An introduction to the study of plant communities* - angol kiadás 1906). Ő rendezte először a növényalaktani, fiziológiai, taxonómiai és biogeográfiai kutatások során nyert, a növények és környezetük kölcsönhatására vonatkozó ismereteket egységes rendszerbe. Felismerte, hogy a talaj tulajdonságai gyakran döntőbb szereppel bírnak a vegetáció összetételének és szerkezetének alakításában, mint a klimatikus tényezők. A nedvességet

(csapadék, pára) és a hőmérsékletet tartotta a legfontosabb klimatikus tényezőnek. Bevezetett számos ma is használt növényökológiai fogalmat (halo-, hydro-, meso- és xerophytonok). Létrehozott egy viszonylag összetett növekedési forma rendszert (lásd később), mely lényegében Griesebach rendszerének módosítását és továbbfejlesztését jelentette. Fontos kiemelnünk tanítványa, *C. Raunkiaer*-t (1860-1938) munkásságát, aki Warming követőjeként létrehozott egy Warming rendszerénél jóval egyszerűbben kezelhető életforma felosztást, melyben a rendszerezés alapja a kitartó képletek helyzete volt (1.4).

Szintetikus korszak

A növényökológia tudományának kezdeti szakaszát az alapvető jelenségek és folyamatok felismerése és általános leírása jellemezte. A növény és a környezet kapcsolatának tanulmányozásával nyert sokrétű információk egy idő után már nem voltak egyszerűen beilleszthetőek egy elnagyolt általános leíró keretbe. A növényökológiával foglalkozó kutatók látásmódjuktól függően más-más megközelítésből kiindulva erősen kritizálni kezdték az általános érvényűnek elfogadott elméleti síkú megközelítést, ami a növényökológia/vegetációtudomány feltagolódását és tudományos iskolákra "szakadását" eredményezte.

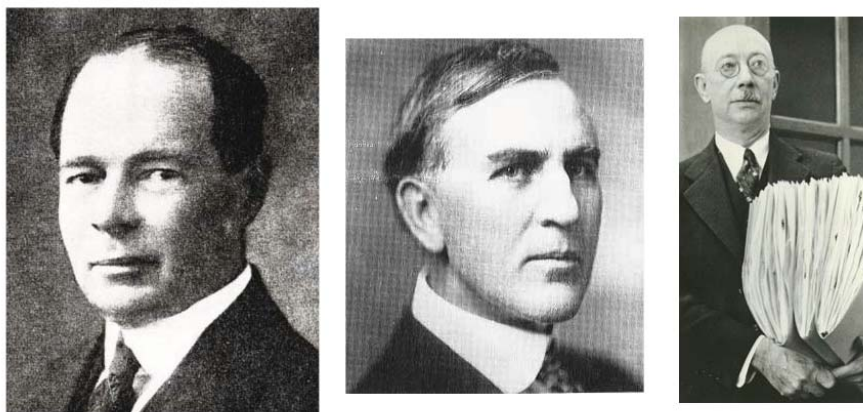
Alapvetően hat, többé-kevésbé különálló vegetációtudományi és növényökológiai iskolát kell kiemelnünk: A kontinentális iskolák (1) a Zürich-Montpellier iskola (*Braun-Blanquet, Tüxen*) a (2) skandináv vagy uppsalai iskola (*Du-Roi*) és a (3) *Soó* iskola alapvetően a társulástani megközelítést (rendszer szemléletű nézőpont) képviselték. Az (4) angol iskola (*Tansley*), (5) az orosz iskola (*Szukacsov*) és az (6) amerikai iskola (*Cowles, Clements* és *Gleason*) érdeklődése főleg a növényi közösségszerveződés és fejlődés dinamikai problémái felé fordult. Az egyes iskolák elkülönülése különösen markánsan jelentkezett a szukcessziós folyamatok vizsgálata kapcsán. Kiemelendő, hogy az egyes elkülönülő iskolák szemléletmódjára milyen nagy hatást gyakorolt az a vegetáció, ami az adott földrajzi helyen jellemző. A kontinentális iskolákat alapvetően a rendszer szemléletű nézőpont jellemezte. Ennek a lényege az volt, hogy a vegetáció alapegysége az asszociáció vagy növénytársulás. Az asszociációk meghatározott florisztikai összetételű, állandó, egyedeiben törvényszerűen ismétlődő növényi társulás egységes életfeltételekkel és megjelenéssel (*Soó* 1953). A növényközösségek, mint taxonok leírhatók (szüntaxonómia) és egyes



1.5. ábra. A szintetikus korszak néhány kiemelkedő képviselője I.: V.N. Szukacsov, J. Braun-Blanquet, R. Soó (balról jobbra haladva).

növényállományok ennek szellemében klasszifikálhatók. Az asszociációk megfelelnek a taxonómia faji rangú egységeinek. Ennek a szemléletnek a kialakulása nem meglepő egy olyan vegetációs környezetben, ahol nagyszámú fiziognómiailag jól elkülönülő és egymástól (gyakran egymás közelében is) igen markánsan elváló növényközösségek jellemzőek. Gondoljunk például az egymás közelében elhelyezkedő eltérő alapközeten található tölgyesek cserjeszintjére és aljnövényzetére. Ennek a megközelítésnek a szélsőségesen statikus kisarkítása az, hogy szigorú értelemben vett folytonos vegetációfejlődés nincs, hanem eltérő komplexitású társulások váltják egymást.

A kontinentális iskolák legkiemelkedőbbike *J. Braun-Blanquet* (1884-1980) nevével fémjelzett Zürich-Montpellier iskola, melynek nevezéktanát és koncepcióit R. Tüxen központi dogmává tette, ami az egész rendszer viszonylagos merevségét okozta. Az északi iskola és a Soó-féle közép-európai iskola némileg az előbbitől eltérő irányvonalat képviselt. Az északi iskola esetében egy erős "ökológia mentességet" figyelhetünk meg. Az iskola egyik vezéralakja *Du Rietz* (1895-1967) kifejtette, hogy a növénybiológiát (beleértve az ökológiát) csak a darwinizmus által életre hívott tudománytörténeti maradványnak tekinti, a környezeti tényezők szerepe alárendelt a növényközösséget belülről összetartó erőkkel szemben (Du Rietz 1921). Ennek a felfogásnak a háttérében a viszonylag fajszegény és



1.6. ábra. A szintetikus korszak néhány kiemelkedő képviselője II.: H.C. Cowles, F.E. Clements és H.A. Gleason (balról jobbra haladva).

kriptogám közösségek által dominált északi vegetáció tanulmányozásával nyert eredmények álltak.

A közép-európai iskola sokkal rugalmasan kezelte a Braun-Blanquet rendszerben meghatározó karakterfaj fogalmát, és jelentős figyelmet szentelt a környezeti tényezők növényközösségekre gyakorolt hatásainak. Az iskola vezéralakja *Soó Rezső* (1903-1980), 1929-től kisebb megszakítással 1945-ig volt a Debreceni Tisza István Tudományegyetem (most Debreceni Egyetem) Növénytan Tanszékének meghatározó, nagy formátumú vezetője. Az általa és tanítványai által képviselt vegetációtudományi irányvonal már több mint fél évszázada nagy hatást gyakorol a Közép-Európai vegetációtudományra.

Az angol iskolát alapvetően a dinamikai és rendszerfolyamatok tanulmányozása, a redukcionizmus, a kísérletes és ökofiziológiai kutatások határozták meg. Az angol iskola vezéralakja *A.G. Tansley* (1871-1955) definiálta az ökoszisztéma fogalmát, illetve a Braun-Blanquet féle irányzattal szemben a növényközösségek megközelítését alapvetően fiziológiai alapokra helyezte. Nevéhez fűződik a szukcesszió poliklimax elmélete. Kezdeményezte a Brit Ökológiai Társaság (1913), a *The New Phytologist* (1902) és a *Journal of Ecology* (1913) tudományos lapok megalapítását, amelyek napjainkban is megjelenő, rangos tudományos fórumok.

Az orosz iskola meghatározó személyisége volt *V.N. Szukacsov* (1880-1967). Érdeklődése már korán az erdők kutatása felé fordult. Pollenanalitikai módszereket alkalmazott erdős területek paleobotanikai vizsgálatában. A tudományos köztudatba a biogeocönózis fogalmának bevezetésével írta be a nevét, ami lényegében a Tansley-féle ökoszisztéma fogalom egyik alternatívájaként értelmezhető. Legfontosabb munkája a *Fundamentals of Forest Biogeocoenology*, 1967-ben jelent meg angolul.

Az amerikai iskola gondolati vezérfonalát a vegetációfejlődéssel kapcsolatos problémák vizsgálata határozta meg. A szukcesszió első, később uralkodóvá váló jelentős elméleteinek kidolgozása az amerikai iskolához kötődik. Ennek az iskolának két emblemikus alakja volt, *F. E. Clements* (1874-1945) és *H.C. Cowles* (1869-1939). Cowles főként a felszíni formák és geológiai viszonyok vegetációra gyakorolt hatásával foglalkozott. A vegetációdinamikai kutatások amerikai elindítójaként fontos szerepet játszott a szukcesszió-elmélet kialakításában. A tófeltöltő szukcesszió első modelljének megalkotója volt. Clements formalizálta az amerikai vegetációfejlődési kutatások eredményeit, megalkotva a szukcesszió egyik elméletét, mely a későbbiekben a Clementsianus paradigma vagy szuperorganizmus elmélet néven elterjedve igen jelentős hatást gyakorolt a növényökológia fejlődésére.

Az amerikai iskola másik irányvonala alapvetően redukcionista volt, ennek az irányvonalnak meghatározó alakja volt *H.A. Gleason* (1882-1975). Gleason mutatott rá először, hogy a Clements-féle szukcesszió elmélettől eltérően a vegetáció változásában lehetnek regresszív jellegű folyamatok is. 1917-ben publikálta elméletét, mely a vegetációfejlődés individualisztikus elmélete néven csak jóval később vonult be a tudományos köztudatba. Ebben az elméletben tagadja a szuperorganizmus koncepció helytállóságát, azonban reális, működőképes alternatívát nem tudott nyújtani ezzel szemben (Bővebben 6.fejezet).

1.2. A modern növényökológia előfutárai

A vegetációfejlődés vizsgálata számos olyan vegetációjellemzőre irányította rá a figyelmet, amely a későbbiekben meghatározó kutatási irányok kialakulását eredményezte. A továbbiakban trendek és tendenciák kiemelése mellett a teljesség igénye nélkül néhány jelentős növényökológus munkásságára hívnánk fel a figyelmet.

Alexander S. Watt (1892-1985) brit botanikus és növényökológus. Növényközösségek mikroléptékben zajló változásaival, a növényközösségek térbeli és időbeli dinamikájával foglalkozott. Igen nagy hatású cikke, amely írott verziója volt a Brit Ökológiai Társaság elnökévé választása kapcsán tartott székfoglaló előadásának, máig az egyik legtöbbet idézett növényökológiai munka (1947 - *Pattern and process in the plant community*, J. Ecology).

Robert H. Whittaker (1920-1980) az egyik legimertebb amerikai botanikus és növényökológus. Olyan fajokkal foglalkozott, amelyek széles nedvesség és hőmérsékleti tűréshatárral rendelkeztek, így egy adott környezeti változó széles spektruma mentén előfordulnak. Az általa kidolgozott gradiens-analízis közelebb vezetett a társulás-szerveződés és dinamika megértéséhez.

Eugene P. Odum (1913-2002) amerikai ökológus. A rendszerökológia tudomány megalapítója. Fő műve a *Fundamentals of Ecology* (1953). Ebben a könyvben lefekteti az rendszerökológia alapjait. Odum az ökológiai kutatások alapjának a ökoszisztéma szintű vizsgálatokat helyezte.

Peter Greig-Smith (1922-2003) a University College of North Wales (Bangor) professzora. Meghatározó szerepe volt a mintázatelemzés módszereinek kidolgozásában, valamint a társulás-szintű mintázatok (sokfajos közösségek) elemzésére szolgáló kvantitatív ökológiai módszerek kidolgozásában és elterjesztésében.

John L. Harper (1925-2009) az evolúciós szemléletű növényökológia és populációbiológia professzora. Egyes tanítványai szerint a Darwin utáni korszak legnagyobb formátumú evolúcióbiológusa. Fontos szerepet játszott a kísérletes módszerek bevezetésében és alkalmazásában a növényökológiában. A demográfia és a szelekció összekapcsolásával, azaz a vizsgált jelenségek evolúciós és ökológiai aspektusának összekapcsolása révén a növényökológia számos területén ért el áttörést.

A modern növényökológia és kulcsfogalmai

A Brit Ökológiai Társaság megalapításának 75. évfordulója alkalmából rendezett összejöveten (1988) 500 jelenlevő ökológust kérdeztek meg arról, hogy szerintük mik a modern növényökológia kulcskérdései. A kérdéseket megválaszolók az alábbiakban ismertetett témákat jelölték meg:

Evolúciós és populáció ökológia. *Életmenetek és életstratégiák, populáció dinamika, koevolúció, r és K szelekció, optimális készletgazdálkodás, ökotípusok.*

Közösségi Ökológia. *Szukcesszió, kompetíció, niche, diverzitás, élőhely és limitáló tényezők, predáció, fajszám-terület viszony, zavarás, indikátor szervezetek.*

Rendszerökológia. *Energiaáramlás, anyagáramlás és biogeokémiai ciklusok, stabilitás, trofikus kapcsolatok és táplálékláncok, heterogenitás és mintázat, produkció.*

Konzerváció biológia és Környezetvédelem. *Erőforrás megőrzés, bioakkumuláció, élőhely rekonstrukció, természetvédelmi kezelések.*

A megjelölt fogalmak jól körvonalazzák a modern növényökológia fontosabb kutatási területeit is (A fenti felsorolásban döntött betűvel kiemeltük azokat a témaköröket, amelyek a jegyzet későbbi fejezeteiben bővebben is ismertetésre kerülnek).

2. fejezet

A növényi életciklus

A növény élete folyamán számos morfológiai és fiziológiai változáson megy keresztül. A diaspórából kedvező külső és belső körülmények mellett kialakul a csíranövény, mely növekedve és fejlődve létrehozza a vegetatív növényi testet. A vegetatív test egyes részei, moduljai autonómiájukat, szemiautonómiájukat elnyerve a klonális szaporodás programját viszik véghez. A fajok zöménél a generatív rügyek fejlődésével kialakulnak a generatív szervek, a virágok, virágzatok. Majd aszexuális módon vagy megtermékenyítést követően kialakulnak a termések, magok.

A növényi életciklus a növényegyed születésétől (vegetatív és generatív diaspora létrejötte, illetve ennek az anyanövénytől való függetlenedése) a pusztulásáig lejátszódó történések (dormancia, csírázás, vegetatív fejlődés, vegetatív és generatív szaporodás, szenescencia stb.) sorozata. Ezt mutatja be a 2.1. ábra. Ebben a fejezetben a virágos növények életciklusának, reprodukzív ciklusának fontosabb történéseit, folyamatait tárgyaljuk. A főbb szakaszokat, illetve ezen szakaszokon belül zajló folyamatokat vázlatosan mutatjuk be az elkövetkező oldalakon. Ismertetjük a növényi terjedés alapfogalmait, részletesebben kitérve az egyes terjedési típusokra. Ezt követően a dormancia és a csírázás problémakörét érintjük, majd a növényi növekedés, a vegetatív és generatív szaporodás, illetve a szenescencia néhány alapvonását tárgyaljuk.

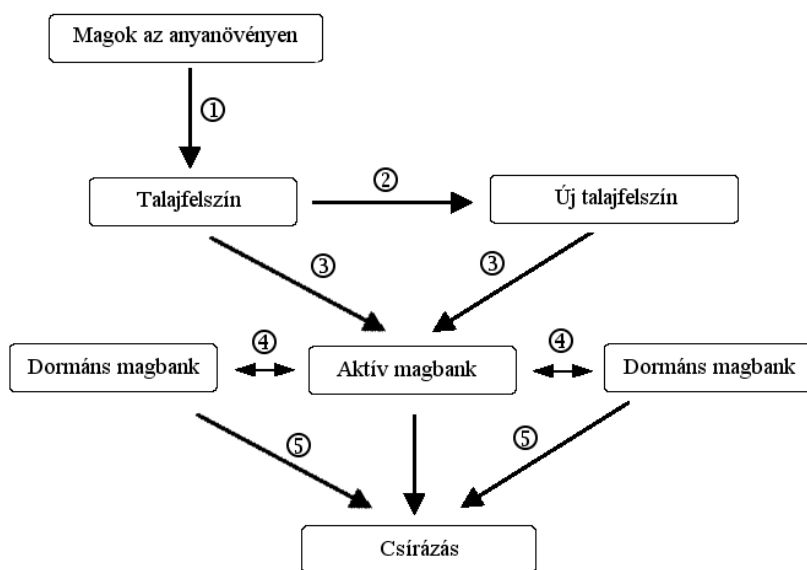
2.1. Terjedés

A növényi terjedésbiológia alapjai

Terjedés alatt azt a térbeli folyamatot értjük, amelynek során a terjedési egység (*diaspóra*) az anyanövényről leválva annak közvetlen környezetéből, vagy a szekunder és terciér terjesztést is figyelembe véve, valamilyen meghatározott depozíciós helyről, kiindulási pontról eltávozva más helyre jut.

A vegetatív terjesztési egységeket (pl. hajtásdarab, bulbillusz, rizóma) illetve a generatív terjesztési egységeket (pl. magok, termések, spórák) összefoglaló néven *diaspórának* nevezik. A generatív terjesztési egységeket az angolszász terminológiában a *seed* gyűjtőfogalom alá sorolják.

A *terjedésnek* nem csak térbeli, hanem időbeli aspektusa is van. Az időbeli terjedés a magnyugalom kialakulása és a magkészlet-képzés, ami a lokális fennmaradást hosszabb távon biztosítja (2.2. ábra).

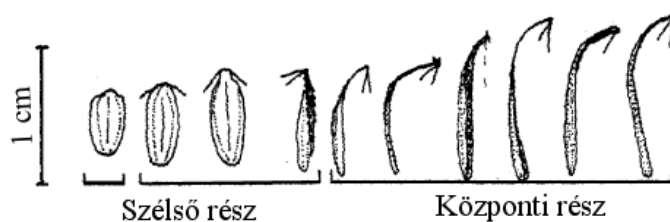


2.2. ábra. A diasporák mozgása az időbeli és térbeli terjedés folyamataiban: 1. primer terjesztés, 2. szekunder és terciér terjesztési folyamatok, 3. időbeli terjedés, 4. dormancia folyamatok, 5. dormancia megszűnése. (Booth et al. 2003 nyomán).

Ha a terjesztés az anyanövény aktív közreműködésével (aktív kiszóró mechanizmus) vagy a terjesztési egység saját mozgásával valósul meg *autochóriáról* beszélhetünk. Ezzel szemben külső erőbehatásra bekövetkező, illetve terjesztési vektorok (abiotikus és biotikus) segítségével megvalósuló terjedés az *allochoria*.

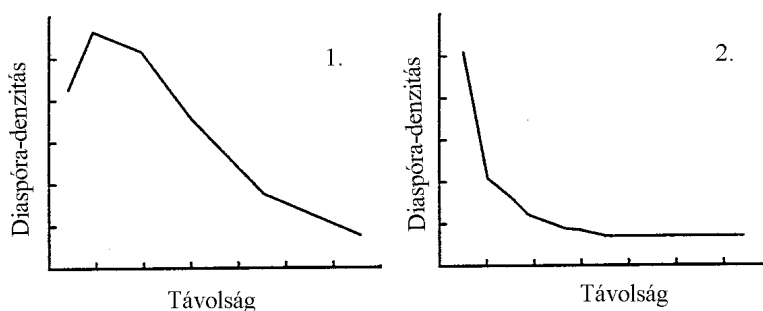
Azokat a terjedési módokat, amelyek a diaspora morfológiai sajátságain alapulnak, tehát feltételezik a diaspora alaktani alkalmazkodását a terjedés mechanizmusához (pl. zoochor szőrök, lebegést könnyítő képletek, szőrök megjelenése) *specializált terjedési módoknak*, amelyeket nem, azokat *általános terjedési módoknak* nevezzük.

Egy adott faj egyidejűleg számos módon terjesztheti képleteit, a többféle úton megvalósuló terjesztést *polychóriának* nevezzük. Vannak fajok, melyek a polychóriát oly módon valósítják meg, hogy az egyes terjesztési módokhoz, eltérő felépítésű diasporákat hoznak létre. Ezt a jelenséget *hetero diasporiának*, a benne résztvevő eltérő felépítésű diasporákat *polymorph diasporáknak* nevezzük. Ez a jelenség jól tanulmányozható a *Picris echioides* termésein. A fészekvirágzat belső virágaiból fejlődő magok pappusokat hordoznak és szél útján terjednek és rövidebb élettartamúak, míg a fészek külső részén elhelyezkedő mintegy kétszer olyan nehéz diasporák epizoochorok. Hasonló jelenség figyelhető meg a *Heterosperma pinnatum* nevű egyéves fészkes esetében is. Ennél a fajnál a fészek szélén ülő magok nem terjednek messze, viszont hosszabb életképességűek (2.3. ábra). Pontszerű terjesztési forrást feltételezve a forrástól mért távolság



2.3. ábra. A *Heterosperma pinnatum* polymorph diasporái (Booth et al. 2003 nyomán).

növekedésével a diasporák száma csökken. A távolság függvényében a diaspora-számot ábrázolva kapjuk a *terjesztési görbét* (2.4. ábra). Általában jellemző, hogy az anyanövény közvetlen környezetében vagy tőle kis távolságra a legnagyobb a diaspora mennyiség, és távolodva exponenciálisan csökken. A görbe lefutását



2.4. ábra. Két idealizált terjesztési görbe: 1. barochor fásszárú, 2. semachor lágyszárú.

erősen befolyásolja a terjesztés típusa is. Jól nagyobb terjesztési távolságokat figyelhetünk meg anemo- és zoochor terjedő fajoknál, mint baro-, auto- vagy épp myrmekochoria esetén. Terepi vizsgálatok során gyakran nem az elsődleges terjesztési mechanizmus során kialakult terjesztési mintázatot tapasztaljuk, mivel az elsődleges terjesztési mintázatot (pl. barochor terjesztés) valamely szekunder-tercier terjesztési mintázat (dysochoria, myrmekochoria) elfedi.

A terjedés célja

Intraspecifikus konkurencia csökkentése (anyanövény és más csíranövények). Ha a távolsági terjesztés elmarad, akkor a diasporák az anyanövény közvetlen környezetében maradnak. Az itt kifejlődő csíranövények egymással (magas denzitás) és az anyanövénnyel egyaránt versengenek. Ez hátrányosan érinti a fejlődésüket.

Predátorok, patogének elkerülése. Az anyanövény környezetében nagyobb gyakorisággal fordulnak elő herbivor szervezetek és patogének (nagyobb ingerforrást jelent az anyanövény, mint attól távolabb felnövő magányos csíranövény). Mivel a csíranövény és a diaspora magasabb tápanyagtartalmú, kevesebb rostanyagot tartalmaz, mint a kifejlett növény, így károsításnak fokozottan kitett.

Populációk közötti génáramlás biztosítása, genetikai diverzitás fenntartása. Azzal, hogy a populációk között géncsere diaspora-csere révén is zajlik, ezáltal elkerülhetővé válik az izoláció, a beltenyésztés, illetve a káros recesszív allél feldúsulás és a génállomány leromlása.

Kolonizáció, új élőhelyek meghódítása. A terjedés a fennmaradás egyik kulcsa sztohasztikusan változó környezeti feltételek mellett. A mozaikos élőhely-szerkezettel összefüggő foltdinamika nem biztosítja egy adott terület tartós elfoglalását. A terjedési folyamatok teszik lehetővé ezekben az esetekben a stabil populációméret fenntartását (tartós magkészlet-képzés, intenzív térbeli terjedés).

Biodiverzitás fenntartása, lokális fennmaradás biztosítása. Két egymással versengő faj koegzisztens fennmaradása egy adott területen sokszor csak terjedés útján lehetséges. Így elkerülhető a kompetitív kizárás. Egyéves, gap fajok stratégiája, hogy kedvező abiotikus feltételek mellett a növényzet felnyíló foltjaiban, szabad talajfelszíneken jelennek meg. Elfekvő magbakkal rendelkeznek a talajban, hiszen a környezeti feltételek néha évekig nem teszik lehetővé megjelenésüket a felszíni vegetációban. A terjedés időbeni aspektusa (perzisztens magkészlet képzés) jelenti számukra a túlélést.

Terjedésbiológiai rendszerek

A terjedést vizsgálhatjuk a diaspora felépítése (Luftsteiner 1982), és a terjesztés módja (vektor, terjesztő ágens) (Müller-Schneider 1977) szerint. Luftsteiner (1982) rendszere erősen kapcsolódott a diaspora morfológiai felépítéséhez (2.1. táblázat). A rendszer specializált terjesztési módokon alapuló klasszifikációnak tekinthető, és szükségszerűen elhanyagolja az általános terjedés problémakörét. Másrészt gyakran maga a besorolás is problémás, hiszen egy faj egyidejűleg számos módon terjesztheti képleteit (*polychoria*). Egy másik kínálkozó lehetőség a terjesztési típus szerinti csoportosítás (2.1. táblázat). Új kategóriaként a hidrochoria és az ember segítsége révén megvalósuló terjedés szerepel (hemerochoria – vö. 2.2. táblázat). Ez a felosztás nehezen alkalmazható, hiszen a diaspora morfológiája (elviékben) nem ad támpontot a terjesztési módra.

Felépítési típus		A terjesztés megvalósul
achor	autochor	az anyanövény által
achor	barochor	a mag saját tömege által a talajra hullik
achor	semachor	az anyanövény himbáló mozgásával
myxochor	semachor	nyálkás, ragadós külső diaspóra-felszín által
pterochor	anemochor	szárnyak, szél segítségével
pogonochor	anemochor	tollas bóbíta (ernyőcske), szél segítségével
lophochor	anemochor	szőrös függelékek, szél segítségével
saccochor	anemochor	légzsákok, légjáratok segítségével
cyclochor	anemochor	hó felszínén gurulva, szél segítségével
elaiosomochor	zoochor	elaioszóma, hangyák által
sarcochor	zoochor	állati tápcsatornában szállítódik
acanthochor	zoochor	horgas függelékkel állati bundába tapadva

2.1. táblázat. A terjesztés klasszifikációja a terjesztési egység felépítése szerint.

achor: a diaszórafelszín nem módosult; *myxochor*: nyálkás burok; *pterochor*: szárnyfüggelék a diaszórában; *pogonochor*: ernyőcske, bóbíta a diaszórában; *lophochor*: szőrös diaszórafüggelék; *saccochor*: légzsákos függelék a diaszórában; *cyclochor*: lekerekített, guruló diaszórá; *elaiosomochor*: elaioszóma van a diaszórában; *sarcochor*: húsos burkú a diaszórá; *acanthochor*: epizoochor terjesztéshez módosult diaszórafelszín.

A főbb terjesztési típusok

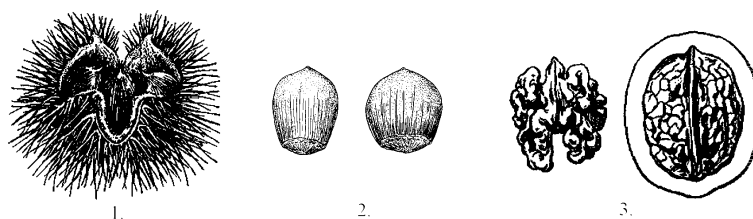
Barochoria

Ha a viszonylag nehéz terjedési egységek érés után külső erőbehatás nélkül a talajra hullva terjednek, barochoriáról beszélhetünk (2.5. ábra). Sok szerző ezt nem is tekinti terjedésnek. Gyakori jelenség fás szárúak esetén: *Fagus* spp., *Quercus* spp., *Juglans* spp., *Corylus* spp., de előfordul a geofita egyszikűek (*Scilla* spp., *Galanthus nivalis*) és a fűfélék (*Poa bulbosa*, *Deschampsia rhenana*) körében is. Igen elterjedt primer terjesztési mechanizmus, de gyakran valamelyik szekunder terjesztési mechanizmussal (*myrmekochoria* a geofita lágyszárúak esetén vagy *dysochoria* a Fagaceae család fajai esetén) kombinálódik.

Blastochoria

A terjedés a növényi szár növekedése útján valósul meg. Főleg nyílt társulásokban, a szukcesszió korai szakaszában jellemző, amikor a növekedéshez

jelentős tér áll rendelkezésre. A maximális terjesztési távolság néhány méter lehet (primer terjesztés). Ide sorolt fajok gyakran vegetatívan is szaporodnak (*Ajuga* sp., *Cymbalaria muralis*, *Polygonum aviculare*, *Veronica hederifolia*)



2.5. ábra. Barochor terméstípusok: 1. *Castanea sativa* termése, 2. *Corylus avellana* makk, 3. *Juglans regia* termése (Hegi 1907-1930, Beijerinck 1976 és Meijden 1991 nyomán).

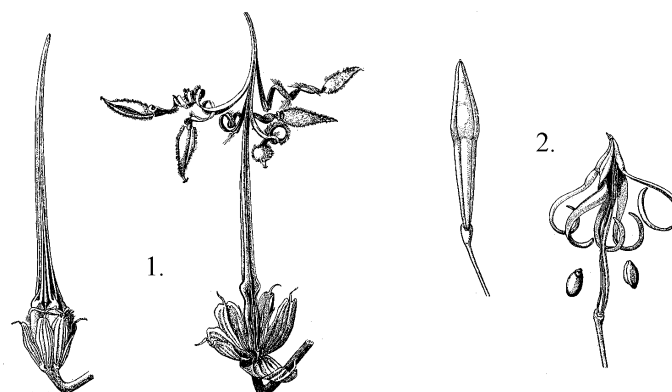
Ballochoria

Csak a kétszikűek körében előforduló terjesztési típus. A növény termésébe „épített” kilökő-mechanizmus segítségével zajló diaspóra terjesztés. A kilökés mechanizmusa alapvetően kétféle lehet. Az első csoportba azok a ballochor fajok tartoznak, ahol kiszáradó, higroszkópos, eltérő felépítésű holt szövetek feszülése váltja ki a magok kilökődését. Előfordul a Fabaceae, Euphorbiaceae, Geraniaceae családokban és a *Viola* genusban (2.6/1. ábra).

A második csoportba tartozó fajoknál a termések élő szöveteiben fellépő nyomáskülönbség által létrejövő szöveti feszülés energiája használdik fel a terjesztésre. Ez az előző típusnál kevésbé elterjedt ballochor terjesztési mód, az *Oxalis*, *Cardamine*, *Impatiens* genusoknál igen gyakori (2.6/2. ábra). A maximális terjesztési távolság néhány méter, ritkán néhány tíz méter (nyílt területen). A terjesztési távolságot elsődlegesen befolyásolja a kilökés sebessége és a diaspóra légellenállása, emellett természetesen fontos a kilökési vektor talajjal bezárt szöge is. A tényleges terjesztési távolságot a környező vegetáció is befolyásolja. A többi autochor terjesztési típushoz hasonlóan, a ballochor növények jelentős része is polychor.

A terjedés		
módja	típusa	kiváltó oka, mehanizmusa
barochoria	barochor	a diaspora saját tömege
autochoria	ballochor	kiszóró mechanizmus a szár feszülése
autochoria	blastochor	földön kúszó hajtásokkal révén, önterjesztés
autochoria	herpochor	higroszkópos szőrökkel kúszó képlet
anemochoria	boleochor	kiszóródás tokokból („szélbe szórók”)
anemochoria	cystometeorochor	apró, légüreges diasporák, szélterjesztés
anemochoria	pterometeorochor	szárnyszerű képletek, szélterjesztés
anemochoria	trichometeorochor	repülést elősegítő szőrök, szélterjesztés
anemochoria	chamaechor	teljes növényi részek szél általi görgetése
hydrochoria	nautochor	vízen úszó diasporák (kicsi fajlagos tömeg)
hydrochoria	bythisochor	vízzel az alzaton (magas fajlagos tömeg)
zoochoria	stomatochor	tápláló függelék (elaiosoma), hangyák által
zoochoria	dysochor	táplálékként történő szállítás
zoochoria	endo(zoo)chor	elfogyasztás, tápcsatornában való út
zoochoria	epi(zoo)chor	kapaszkodó függelékekkel, élőlények testfelszínén
hemerochoria	ethelochor	vetőmag- és kultúrnövény mag kereskedelem
hemerochoria	speirochor	tisztítatlan gabona által
hemerochoria	agochor	közlekedési eszközökön, vetőmag közé keveredve

2.2. táblázat. A terjedés tipizálása a terjesztés típusai alapján (Müller-Schneider 1977 in Bonn et Poschlod 1998).



2.6. ábra. Ballochor terméstípusok: 1. *Erodium* sp. termése, 2. *Impatiens noli-tangere* termése (Hegi 1907-1930 nyomán).

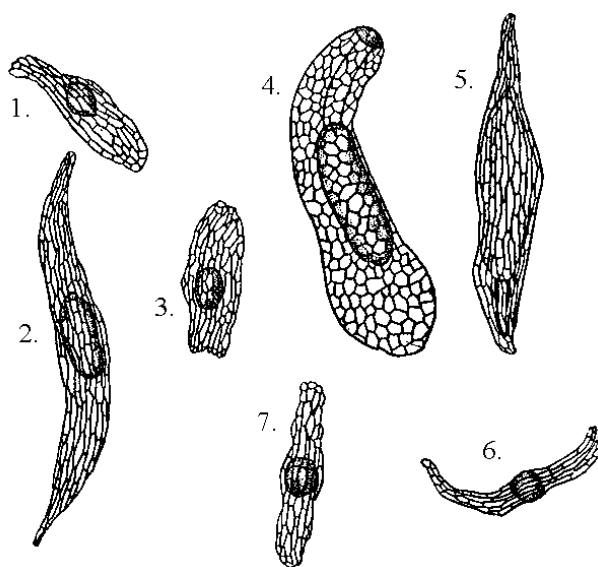
Semachoria

Lufsteiner (1982) a tokokkal, tüszőkkel illetve egyéb magtároló terméstípusokkal rendelkező fajokat éppúgy ide sorolja, mint azokat melyek többé-kevésbé elasztikus szára segítségével a terjesztés külső erőbehatásra történik, de a magok szabadon ülnek. Némely szerzők az előbbi típust az anemochoriához sorolják, *ballisztikus anemochorok* néven annak ellenére, hogy a diasporák viszonylag nagy fajlagos tömeggel rendelkeznek és az anemochor terjesztésre utaló specifikus módosulások (szárny, repítő szőrök stb.) hiányoznak. Kétségtelen, hogy a kiszóródás történhet a szél hatására. A zuhanó diaspora esési sebességére a diaspora tömege és a fennálló szélviszonyok jelentős hatást gyakorolnak, ilyen értelemben tehát ezt a terjesztési típust lehet anemochoriának nevezni. A semachoria előfordul például a *Campanula*, *Gentiana*, a *Lunaria*, *Primula* nemzetségekben és a *Papaveraceae* családban.

Herpochoria

Asteraceae, Dipsacaceae, Poaceae családokban elterjedt terjesztési mechanizmus. A diaspora higroszkopikus szőrök, pikkelyek segítségével mozog a talajfelszínen. Ezek a szőrök gyakran a primer anemochor terjesztést is szolgálják. Ebben az esetben a herpochoria szekunder terjesztési mechanizmusként

működik. A földön kúszó diaspórák az *Arrhenaterum elatius* esetében mintegy 37 cm/nap, egyes *Erodium* fajok estében csak 5 cm/nap sebességgel is haladhatnak sík, növényzetmentes talajfelszínen. A higroszkópos szőrök a terjesztés mellett elősegíthetik a diaspórák eltemetődését, ezáltal a könnyebb csírázást és a magkészlet-képzést.



2.7. ábra. Pormagvak: 1. *Ophrys* sp., 2. *Drosera* sp., 3. *Gymnadenia* sp., 4. *Parnassia* sp., 5. *Utricularia* sp., 6. *Monotropa* sp., 7. *Pyrola* sp. (Hegi 1907-1930 nyomán).

Anemochoria

Az anemochoria, vagy szélterjesztés a legnagyobb terjesztési hatótávolsággal, emellett azonban a legalacsonyabb hatékonysággal jellemezhető terjesztési mód. Az ide sorolt fajok a korai szukcessziós állapotú, illetve erős zavarással terhelt és efemer élőhelyek pionírjai. Az anemochoriát befolyásoló környezeti tényezők közül igen fontosak a meteorológiai paraméterek (uralkodó szélirány és erősség, illetve ennek évszakos változása; szélsébség; légnedvesség stb.). A tagolt felszín és a magas növényzeti borítás a szélsébség csökkentés és turbulens áramlások kialakulása révén csökkentheti a terjesztési távolságot. Fontos biotikus

tényező a kiszórási magasság, a kiszóródás szöge, a diaspórák leválással szembeni ellenállása, és a terjesztés időzítése.

Alapvető morfológiai csoportjai az apró diaspórák, a szőrökkel, repítő ernyőcskével ellátott diaspórák, a szárnyas magvak és a földfelszínen guruló diaspórák.

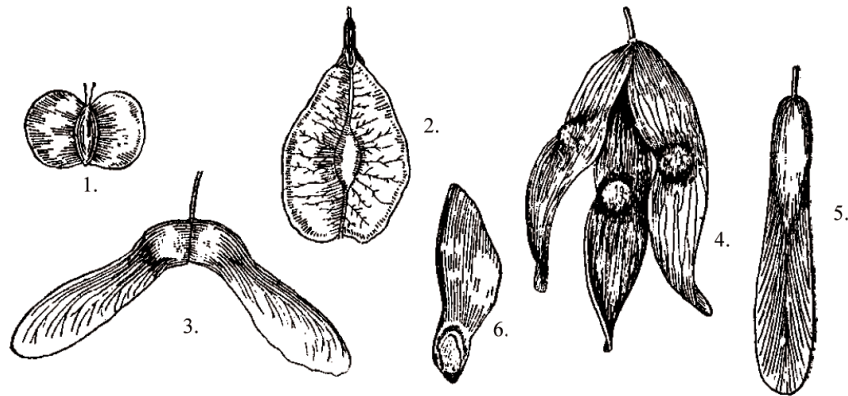
Apró diaspórák. Az apró diaspórák, vagy pormagvak alig néhány ezred milligramm tömegű terjesztési egységek. Sokszor a kis magtömeg mellett meglévő légüregek tovább csökkentik a diaspóra átlagsűrűségét. Kis fajlagos tömegük miatt igen nagy távolságokra eljuthatnak, általában fejletlen embrióval rendelkeznek és gyakran a táplálószövet is teljes egészében hiányzik, emiatt számos ebbe a csoportba sorolt taxon endoszimbionta (endoparazita) gombák közreműködésével képes csak csírázni. A csoportba tartoznak az orchideák (Orchidaceae), a körtikék (Pyrolaceae), a harmatfüvek (Droseraceae), számos erikaféle és egy sor kőtörőfű faj (Saxifragaceae) is (2.7. ábra).

Szőrök és ernyőcskék. A szőrökkel és ernyőcskével terjedő csoportok közül a fészkesek magvai (Asteraceae) a legismertebbek. A diaspóra általában valamely virágrészből kialakult szőrököt, ernyőcskéket hordoz, és ennek segítségével terjed. Az 2.9. ábrán ide sorolható fajok termései láthatók.

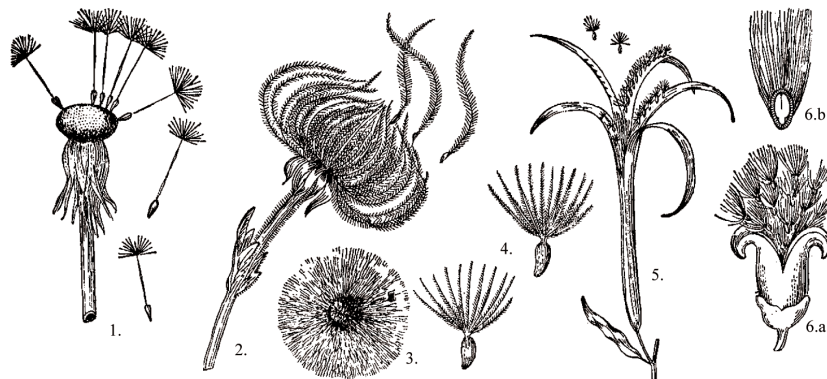
Szárnyas magvak. A magok hordfelületként működő szárnnal vagy szárnyakkal rendelkeznek. Nehezebbek, mint azok, amelyek az első és a második csoportba tartoznak. Szélnek kitett helyeken, ágvégeken szabadon vagy például a nyitvatermők esetében tobozokban helyezkednek el. Az ide tartozó diaspórákat a felépítésük és ehhez kapcsolódó repülési tulajdonságaik alapján csoportosíthatjuk (2.8. ábra).

A *vitórlázva repülő magvak* többé-kevésbé szimmetrikus szárnnal körülvett, magányos diaspóra zuhanása közben a tömegközéppontja körül oszcilláló mozgást végez. Jellemző az *Alnus*, a *Betula* és az *Ulmus* fajok magjára.

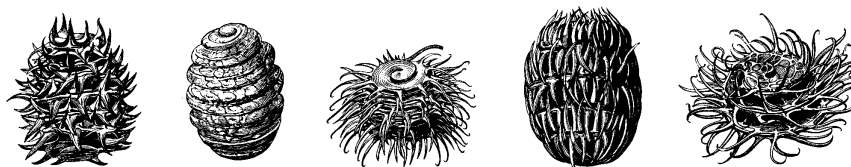
A *dinamikusan repülő magvak* általában egy-, vagy kétoldali szárnnal rendelkeznek, emiatt a vertikális, vagy a horizontális tengely körül intenzív rotáló mozgást végeznek. *Acer*, *Carpinus*, *Fraxinus* és a *Tilia* nemzetség fajtái említhetők.



2.8. ábra. Szárnyas magok (1. *Betula pendula*, 2. *Ulmus minor*, 3. *Acer platanoides*, 4. *Ailanthus altissima*, 5. *Fraxinus excelsior*, 6. *Pinus sylvestris*), (Kurszanov 1952 nyomán).



2.9. ábra. Szőrökkel és ernyőcskékkal terjedő fajok (1. *Taraxacum officinale*, 2. *Geum montanum*, 3. *Gossypium* sp., 4. *Carduus* sp., 5. *Epilobium* sp., 6.a *Populus* sp. felnyíló termése, 6.b *Populus* sp. félbevágott magja), (Kurszanov 1952 nyomán).



2.10. ábra. *Medicago* fajok talajfelszínen guruló termései (Hegi 1907-1930 nyomán).

A talajfelszínen guruló magvak. A magas fajlagos tömegük miatt a terjesztési egységek repüléshez, vitorlázáshoz túl nehezek, viszont a lekerekített mag nagy légüregekkel és nagy fajlagos felülettel rendelkezik, emiatt a szél segítségével képes a talajfelszínen gurulva terjedni. Ide sorolható az *Anthyllis vulneraria*, egyes *Medicago* fajok (2.10. ábra), és ide sorolhatók az *Astragalus* és az *Oxytropis* genusok fajai is. Néha az egész föld feletti növényi test egy felszínen guruló terjesztő képlet (*ördögsekér*), ezt figyelhetjük meg az *Eryngium campestre* vagy a *Salsola kali* esetében.

Hydrochoria

Ide soroljuk a folyóvíz által szállított magvakat, az árapály-jelenség következtében, illetve a szél és víz által kombinált módon (fodrozódó tófelszín) terjedő diasporákat, valamint a becsapódó esőcseppek által terjesztett reproduktív képleteket is.

Az anemochoriával terjedő magokhoz nagyon hasonló morfológiai felépítésű diasporák terjednek a víz segítségével. Az anemo- és hydrochoria két, egymáshoz sok tekintetben hasonló terjesztési mód: mindkettő abiotikus terjesztési mód, egyik sem szelektív, és terjesztési hatékonyságuk is alacsony. Főként vízi és vízhez közeli fajok terjednek ilyen módon.

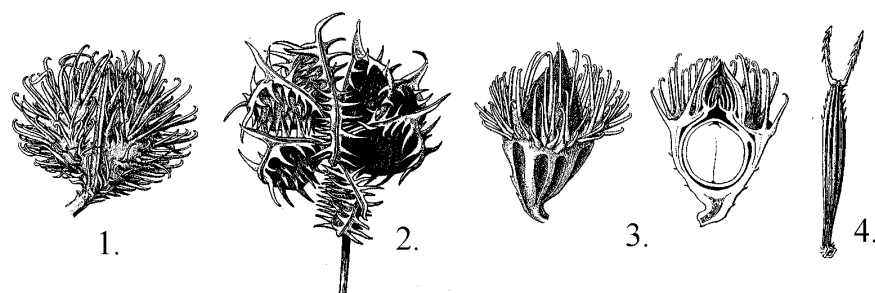
bythisochoria. A hydrochoria-n belül a mederaljzaton történő görgetéses terjesztést nevezzük bythisochoriának. Alárendelt szerepet játszik az általános jellemzésben leírt alacsony fajlagos tömeg. Éppen azok a fajok képesek bythisochor (és nyilvánvalóan hydrochor) módon terjedni, melyek magjai vízbe kerülve az aljzatra süllyednek. A legtöbb vízi, vagy vízközeli, magas fajlagos sűrűségű diasporával rendelkező faj esetében valószínűsíthető ez a terjedési mód.

nautochoria. A nautochoriában (úszás, lebegés) fontos szerepet játszik a diaszpóra alacsony átlagsűrűsége. Nem véletlen tehát, hogy számos anemochor módon terjedő faj képes vízben, vagy a víz felszínén úszva terjedni. A nautochor diasporákban gyakran találhatók légüreges, a felszínük gyakran vizet át nem eresztő, kutinizált, viaszos. Vannak fajok, melyek diasporái hidrofób sajátágaik révén képesek a víz felületi hártáján „lebegni”. Ez a jelenség figyelhető meg például a *Cirsium palustre*, *Drosera intermedia*, *Ranunculus repens* magjainak esetében.

Gyakran a termés speciális módosuláson megy keresztül, melynek során a termésburok és a magvak között egy zárt légüreg jön létre. Így alkot például a *Nymphaea alba* esetében az arillusz, vagy a *Carex*eknél az utriculus légüreget körülölelő zárt burkot, mely a vízben úszást segíti elő. Egy másik alkalmazkodási mód során parás vagy elfásodott légüreges sejtek képződnek, vagy a sejtközötti állomány fellazulásával egy úszást könnyítő szöveti struktúra alakul ki.

Az előbbi típusra példa az *Alnus glutinosa*, a *Bolboschoenus maritimus*; míg az utóbbi csoportba tartozik a *Caltha palustris* vagy a *Cladium mariscus*. A diasporában magas olajtartalmú edények találhatóak, illetve megjelenhet a magvakat összeragasztó nyálkás-kocsonyás, légbuborékokat is tartalmazó burok, mint azt a *Nuphar luteum* esetében láthatjuk. A diaszpóra terjesztés történhet nagyobb növényi részekkel együtt is. Az így létrejövő nagy fajlagos felületű modulok a vízben úszva terjednek (*Salicornia pusilla*).

ombrochoria. Az ombrochoria esőcseppek becsapódása által kiváltott terjedés. Ez a típusú terjesztési mód csak kis távolságra képes a magvakat az anyanövénytől eljuttatni (maximum 0,8-1 m). Két csoportjuk közül az egyik esetében az eső a lapos tokokból kimossa a diasporákat, és azok a talaj felszínén, az elfolyó esővízzel szállítódnak (*Sedum acre*). A másik csoport tagjait nevezhetjük „esőballisztáknak” is, mivel ezek az esőcseppek beesési energiáját használják, magvaik kilökésére (*Eranthis hyemalis*, *Salvia lyrata*, *Prunella vulgaris*).



2.11. ábra. Epizoochor diasporák: 1. *Sanicula europaea*, 2. *Ranunculus arvensis*, 3. *Agrimonia eupatoria*, 4. *Bidens tripartitum*, (Hegi 1907-1930 nyomán).

Mammalochoria	Emlősök általi terjesztés
Hemerochoria	Emberek általi terjesztés
Ornithochoria	Madarak általi terjesztés
Glirochoria	Rágcsálók általi terjesztés
Ichthyochoria	Halak segítségével történő terjesztés
Saurochoria	Hüllők általi terjesztés
Myrmekochoria	Hangyák általi terjesztés
Gastropodochoria	Csigák általi terjesztés
Lumbricidochoria	Földigiliszták általi terjesztés

2.3. táblázat. Az állati terjesztés típusai.

Zoochoria

Állatok általi terjesztés. A növényi terjedés legsokszínűbb, és legtöbbet tanulmányozott válfaja. Általánosságban epi- és endozoochóriát, valamint dysochóriát különböztethetünk meg.

Epizoochoria. Ebben az esetben a diaspora módosult felszíne segítségével (horgas szőrök, kampók, nyálkás-ragados burok) megtapad a terjesztő állat kültakaróján (2.11. ábra).

Endozoochoria. A zömében száraz burokkal, vagy vastag terméshússal rendelkező magok elfogyasztást követően az állat tápcsatornájában szállítódnak.

Dysoochoria. Számos állatfaj táplálkozik diasporákkal (gyümölcs- és magevő madarak és rágcsálók). Ezek némelyike a kedvezőtlen időszakokra a diasporákat deponálja, felhalmozza. A depóhoz történő szállítás során számos diasporát elhullatnak az állatok, illetve nem minden depót találják meg újra. Az elhullatott magvak és fel nem fedezett depók a kolonizáció forrását jelentik. Az így történő terjesztést nevezzük dysochoriának.

Az állati terjesztés további felosztásának alapját az állat rendszertani hovatartozása jelentheti (2.3. táblázat). A továbbiakban e felosztás szerint tekintjük át a zoochoria főbb típusait. A terjesztést végezhetik különféle rovarok, hangyák, és bogarak, giliszták, csigák és hullók, halak, madarak, különféle kisemlősök (gyakran rágcsálók), végezetül herbi- és omnivor nagyemlősök.

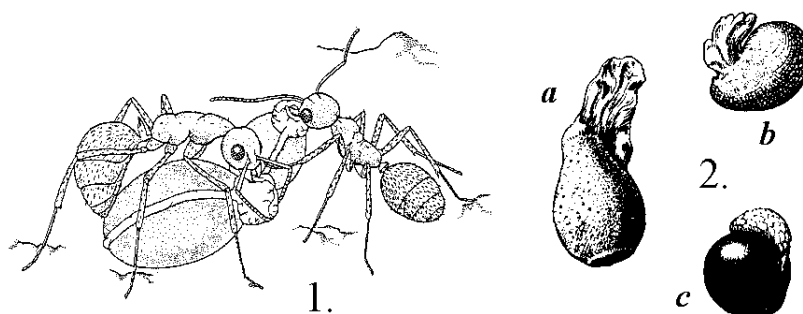
Gerinctelen terjesztés

Myrmekochoria

Közép-Európában a *Formica rufa* és a *Lasius*, *Camponotus*, *Myrmica* genusok fajai a leggyakoribb diaspora-terjesztők. A terjesztést elősegíti (nem szükségszerű) az elaioszóma jelenléte, ezen kívül segítheti az illóolajokban (ricinol) gazdag maghéj is. Nagy arányban terjednek ilyen módon sziklalakó, fallakó és erdei növények (2.12. ábra). Gyakran előfordul, hogy valamilyen primer terjesztéshez (pl. ballochoria vagy anemochoria) társul szekunder módon myrmekochoria. Ide zömében a *Viola*, *Euphorbia*, *Chelidonium*, *Mercurialis*, *Centaurea* genusokba tartozó fajok sorolhatók.

Gastropodochoria és Lumbricidochoria

Csigák segítségével endozoochor módon (gastropodochoria) szállíthatódnak *Rubus*, *Solanum*, *Vaccinium* és *Fragaria* fajok, a *Paris quadrifolia*, *Atropa bella-donna*, *Sambucus nigra*, *Adoxa moschatellina* diasporái. Mivel a csigák tápcsatornájában a magvak mintegy 10–12 órát tartózkodnak, így a terjesztési



2.12. ábra. Myrmekochoria: 1. *Viola* sp. hangyák általi terjesztése; 2a *Viola hirta*, 2b *Chelidonium majus*, 2c *Corydalis solida* magja az elaioszómával (Hegi 1907-1930 nyomán).

távolság a több métert is meghaladhatja (A csiga – ha szalad, akkor néhány métert tehet meg óránként).

Az etetéses kísérletek alapján úgy tűnik, hogy bizonyos fajok magját a gyűrűsférgek is terjesztik (lumbricidochoria). A férgek ürülékéből sikerült kimutatni például a *Poa trivialis*, *Bellis perennis*, *Trifolium repens*, *Capsella bursa-pastoris*, *Convolvulus arvensis*, *Carex flacca*, *Daucus carota*, *Origanum vulgare* csíráképes magvait. Mivel az ürülékben talált diaszporák méret szempontjából igen változatosak, és közöttük számos aromás növény magját találták, feltételezik, hogy a férgek szag-, illetve egyéb kémiai ingerek alapján választják ki az elfogyasztásra kerülő diaszporákat (bizonyos fajok magját jobban preferálják, mint másokét).

Gerincesek általi terjesztés

Mammalochoria

Az emlősök, különösen a rágcsálók a herbivória és a diaszpora-predáció aspektusában kerülnek általában az érdeklődés középpontjába. Szagingerek alapján találják meg a diaszporákat, ezt követően vagy azonnal elfogyasztják őket, vagy elhurcolják kisebb-nagyobb távolságokra, és gyakran deponálják azokat. Ennek alapján elkülöníthetjük az elfogyasztás után a tápcsatornában történő szállítási terjesztést, vagy *endozoochor* terjesztést, az elhurcolásból és másodlagos

felhalmozásból eredő *dysochor* terjesztést, illetve a nem célzott, testfelületre tapadt diasporák *epizoochor* terjesztését.

Endozoochor terjedhetnek a nem deponálható, ezért azonnali fogyasztásra kerülő, húsos burkú fajok magvai: *Rubus*, *Cornus*, *Malus*, *Pyrus*, *Prunus*, *Solanum* és *Vaccinium* genusok fajai.

A dysochoria gyakori oka lehet a szállítás során bekövetkező elszórás. A deponálásnál a nem teljesen ürített vagy elfelejtett depók szolgálhatnak a későbbiekben propagulum forrásként. Egy speciális esete ennek a terjesztési típusnak, ha a diasporát nem táplálkozási céllal szállítják az állatok, hanem például fészeképítés okán (különösen a rágcsálók). Dysochor módon terjednek többek között a *Juglans*, *Quercus*, *Corylus*, *Fagus* fajok diasporái.

Epizoochóriához alkalmazkodott fajok diasporái horgas szőreik, rögzítő függelékeik, vagy épp ragadós, nyálkás burkuk révén, a lábakon, farkszőrzetten megtapadva, vagy a bundába ragadva szállítódnak. Ilyen fajok például a *Geum urbanum*, *Cynoglossum vulgare*, *Agrimonia eupatoria*, *Daucus carota*, *Galium aparine*.

Ornithochoria

Madarak esetében az endozoochóriát szemben a dysochoriával és az epizoochóriával igen sokat vizsgálták. Amíg az endozoochoria sikerességét a magvak tápcsatornában zajló lebontó folyamatokkal szembeni ellenálló-képessége, addig az epizoochor és dysochor terjesztést viselkedési tényezők (pl. tisztálkodási szokások) és élőhelyi paraméterek (nyálkás magfelszín kialakulásához előnyösebb vízi, vagy vízközeli élőhely) határozzák meg.

Epizoochoria főként vízi növényfajok terjedésénél, új életterek meghódításánál játszik fontos szerepet. A madaraknál ritka az epizoochor terjesztés. Ennek oka egyrészt az, hogy a magok a tollal borított testfelszínen nehezen tapadnak meg, másrészt a madarak igen fejlett tisztálkodási viselkedéssel rendelkeznek, és így eltávolítják az esetlegesen rájuk tapadó magvakat.

A ragadós nyálkával borított magvak eltávolítása jóval nehezebb, ezek a diasporák az úszóhártyákon és a csőr tövén, vagy a kevésbé faggyús evezőtollakon megtapadva sokáig szállíthatódnak. Ilyen módon számos vízi faj képes terjedni. Így terjednek a *Nymphoides peltata*, *Nymphaea alba*, *Nuphar luteum* magvai, illetve

az *Elodea canadensis*, a *Lemna minor* és *trisolca*, illetve a *Potamogeton* fajok vegetatív diasporái. A dysochoria esetében az emlősöknél leírtak az irányadók.

Az endozoochoria esetében általában a húsos terméseket fogyasztó fajokat vizsgálták, a magfogyasztók növényi terjedésre gyakorolt hatásának viszonylag kevés figyelmet szenteltek. Ennek oka az, hogy már az első vizsgálatok kimutatták, hogy a magfogyasztók esetében szinte elhanyagolható mennyiségű csíráképes mag marad vissza az ürülékben. Ennek oka, hogy a magevő fajok igen izmos zúzógyomorral rendelkeznek, ami a legtöbb magvat képes elroncsolni. Olyan fajoknak van reális esélye terjedésre, melyeknek vastag és erős maghéja van (*Chenopodium album*, *Cuscuta*, *Polygonum*, *Trifolium* genusok fajai).

A húsos terméseket fogyasztók fő táplálékforrása a termeshús és nem a mag, így nincs szükség arra, hogy erős és izmos zúzógyomruk legyen, hiszen a lédús termések előaprítás nélkül is könnyen emészthetők. Az elfogyasztott magvak zöme így az ürülékben is életképes marad.

Az endozoochor fajokra jellemző a vastag, fogyasztható külső gyümölcshús. Általában a termés akkora méretű, hogy a madarak könnyen el tudják fogyasztani. Ha túl kicsi, akkor nem éri meg elfogyasztani, hiszen nem szolgáltat elegendő mennyiségű energiát (több energiába kerül a begyűjtése). Ha a termés túl nagy, akkor a madarak nem fogyasztanak belőle eleget, illetve nem tudják szállítani. A terméseknek nincs kemény külső héjuk, vagy ha van akkor a magok termeshússal együtt éréskor kijutnak ebből a kemény héjből (*Euonymus* spp.), ez is a könnyebb fogyaszthatóságot szolgálja.

A korai fogyasztással szembeni védelemet keserű ízt adó savak biztosítják, melyek lebomlását jelzőszín megjelenése kíséri (érett termés élénkebb feltűnőbb színű, mint az éretlen). A termések gyakran szagtalanok (nem kell minden fogyasztót odacsalogatni, a madarak egyébként sem szagingerek alapján találják meg a terméseket). A termések télállóak és nem, vagy csak kis részben hullanak le éréskor, ami megkönnyíti a megtalálásukat. Végül de nem utolsó sorban hatékony embrióvédelemmel rendelkeznek, ami védelmet biztosít a tápcsatorna bontóenzimeivel szemben.

Fontos az érés időzítése is. Annak a fajnak nagyobb az esélye a terjesztésre, amelyik olyan időpontban érleli a terméseit, amikor mások nem. A terjesztési távolságot alapvetően az emésztési folyamatok sebessége határozza meg, melynek fokmérője a retenciós idő. A retenciós idő az az időtartam, amit a táplálék a tápcsatornában tölt. A magevőknél ez szélsőséges esetben a 100 órát is elérheti

(ami a madarak átlagos repülési sebességét figyelembe véve akár 2500 km-es terjesztési hatótávolságot is jelenthet.), a frugivor (gyümölcssevő) fajoknál a retenciós idő átlagosan 5–40 perc, ami a terjesztő fajok helyhűsége miatt maximum 25–100 m terjesztési hatótávolságot jelent. A terjesztési hatótáv természetesen attól is függ, hogy a magvak meddig maradnak a tápcsatornában életképesek. Hiába a hosszú retenciós idő, ha a mag korábban elveszti az életképességét, minthogy a szabadba jutna.

Egyéb gerincesek

Kisebb jelentőségű a hüllők általi terjesztés (saurochoria), mindezidáig azonban csak Közép-Európán kívüli területeken vizsgálták. A görögteknős (*Testudo graeca*) ürülékében zömében a Poaceae családba tartozó fajok életképes diaspóráit mutatták ki. Vizsgálták a halak terjesztésben betöltött szerepét. Az ichthyochoria lehetőségét etetési kísérletekkel igazolták számos vízi növényfajra, például: *Alisma plantago-aquatica*, *Menyanthes trifoliata*, *Potamogeton polygonifolius*.

Hemerochoria

Már Humboldt utalt rá, hogy legyen bármily jelentős is az abiotikus terjesztés, jelentősége mégsem mérhető az ember terjesztő tevékenységéhez. Az ember azontúl, hogy epizoochor módon képes diaspórákat terjeszteni a kereskedelem révén számos fajt akár kontinensek közötti barrierék áthidalásával terjeszthet. Attól függően, hogy ez a terjedés mennyire szándékolt három terjesztési altípust különíthetünk el. Az *ethelochoria* során az ember egy adott faj magjait célzottan, kultivációs céllal szállítja. Ezek legtöbbször egy faj kevésbé kompetícióképes kultúrfajtái, melyek az ember segítsége nélkül nem képesek a természetes kompetitorokkal a versenyt felvenni. A *speirochoriával* terjesztett diaspórák általában az ethelochor terjesztett fajok magvai közé keveredett, legtöbbször gyommagvak; ebben az esetben tehát a terjesztés nem célzott. Az *agochoria* az emberi mobilitás következtében történő terjedés (különféle közlekedési eszközökön megtelepedett diaspórák terjesztése).

Terjedés időbeli aspektusa

A terjedés időbeli dimenziója a diasporabank-képzés. Ebben a részben csak a magbank-képzés kérdéseit tárgyaljuk, tudva azt, hogy a diasporabank-képzés alatt nem csak a magbank-képzés értendő, hiszen önmagában a diaspora fogalmába a vegetatív terjesztési egységek is bennefoglaltatnak.

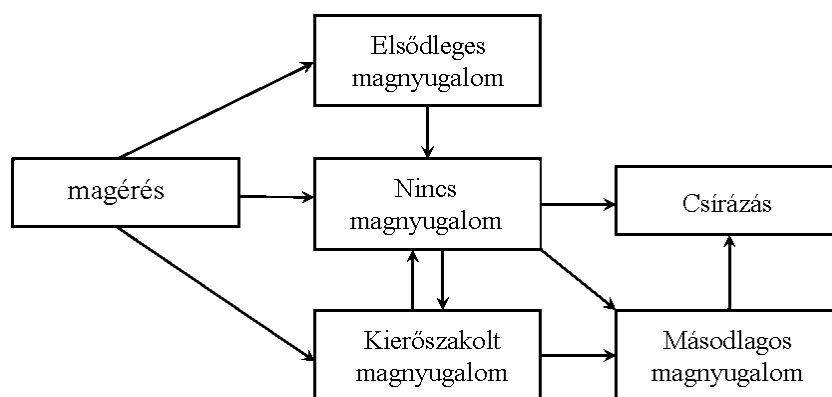
Magnyugalom

Az új növénynemzedék megjelenését általában hosszabb-rövidebb ideig tartó nyugalmi periódus előzi meg. Ez az érett terjesztő-szaporító képlet megjelenése, illetve a csírázás között eltelt idő, amit *magnyugalomnak*, vagy *dormanciának* nevezünk.

A magnyugalmat két aspektusból vizsgálhatjuk, az egyik ökológiai-demográfiai, míg a másik alapvetően fiziológiai megközelítés. Az első nézőpont alapján megfigyelhető szezonális és opportunistikus dormancia. A *szezonális dormancia* esetében szezonális ritmus figyelhető meg, a csírázás meghatározott időszakhoz kötött (például tavasz), más időszakban még kedvező körülmények között sem csíráznak a szezonális dormáns magvak. Gyakran a napszakos fényváltozásokkal szinkronizált, a nappal-éjszaka aránya jelöli ki a csírázás, azaz a dormancia megszűnésének az időpontját. Ez a stratégia előnyös stabil, vagy megjósolhatóan változó környezeti feltételek mellett. Az *opportunistikus dormancia* esetében a magvak akkor csíráznak, amikor erre lehetőség nyílik (kedvező abiotikus körülmények). Általában az állandóan változó és instabil környezeti feltételek mellett előnyös. A fajok zömének magbankja mindkét típust egyidejűleg mutatja.

A másik aspektus esetében a fiziológiai történésekre helyeződik a hangsúly. A szakirodalom ennek alapján három magnyugalmi típust különít el: a belső magnyugalmat (*innate dormancy*), az indukált magnyugalmat (*induced dormancy*) és a kierőszakolt magnyugalmat (*enforced dormancy*). A *belső*, vagy *elsődleges magnyugalom* azt hivatott megakadályozni, hogy az anyanövényen lévő, vagy éppen terjedő mag csírázzon.

Az *indukált*, vagy *másodlagos magnyugalom* a depozíciós helyen abiotikus környezeti tényezők hatására kialakuló olyan magnyugalom, amely a kedvezőtlen körülmények elmúltával is fennmarad.



2.13. ábra. A diaspora érését követő magnyugalmi állapotok változásának vázlata.

A *kierőszakolt magnyugalom* az előbbi típussal szemben addig áll fenn, amíg a környezeti feltételek kedvezőtlenek a csírázás szempontjából. A gátló feltételek (például alacsony talajnedvesség) megszűntével a csírázás megindul. A belső és az indukált magnyugalmat nehéz egymástól élesen elhatárolni, hiszen a belső dormancia sokszor a terjesztés után, a depozíciós helyen is fennmarad, és gyakran csak hosszabb ideig tartó sztratifikáció szünteti meg (2.13. ábra).

Mi az egyszerűség kedvéért a dormanciát aszerint tárgyaljuk, hogy a magnyugalom alapvetően külső- vagy belső tényezőkre vezethető vissza. Ennek alapján *endogén* és *exogén magnyugalomról* beszélhetünk.

Endogén magnyugalom. Az endogén magnyugalmat okozhatja az embrió éretlensége, a maghéj/terméscfal mechanikai ellenálló-képessége illetve endogén anyagcseregátlók jelenléte.

Az embrió éretlensége. A csírázás megindulásához szükséges a mag utóérése, ennek okán ún. „átfekvés” lép fel, mint ezt a *Fraxinus*, *Viburnum* genusok fajai és a *Caltha palustris*, *Anemone nemorosa* fajok esetében láthatjuk. Az embrió kifejlődése után kedvező abiotikus feltételek mellett a csírázás megindul.

A maghéj mechanikai ellenállása. Ez többféle módon jelentkezhet: egyrészt szimplán mechanikai ellenállás formájában (pl. *Rosa* spp., *Crataegus*

spp., *Prunus* spp., csontár), illetve összekapcsolódhat más fizikai hatásokkal (pl. a gázdifúzó akadályozása: *Xanthium pennsylvanicum* - oxigén-difúzió akadályozása; víz bejutásának gátlása: Fabaceae). Megszűnését fizikai sebzés (*szkarifikáció*), vagy a maghéj biológiai-kémiai bontása (mikrobióta bontás) idézheti elő.

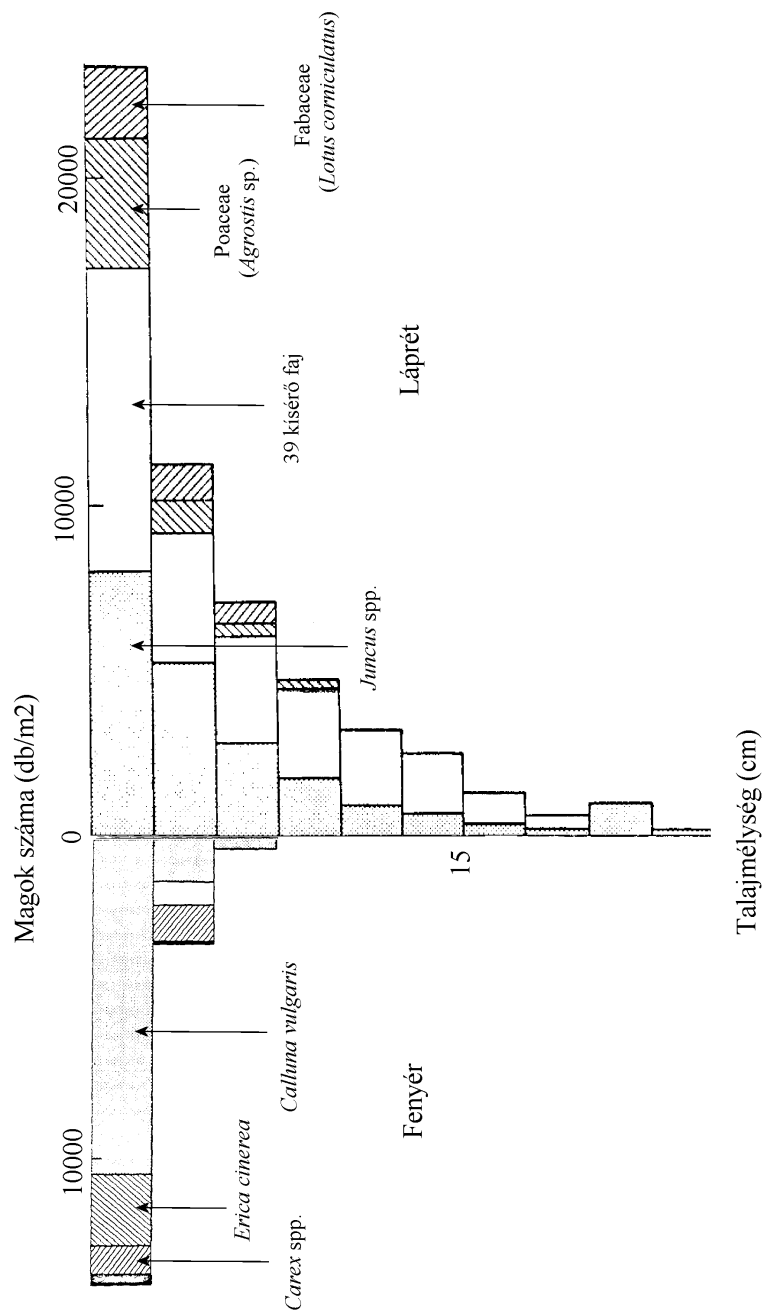
Endogén és exogén anyagcseregátlók. A magban jelenlevő kémiai anyagok okozzák a magnyugalmat. Legfontosabb közülük az abszcizinsav (ABA) vagy más néven dormin, de a magnyugalmat okozhatja a magban jelenlevő etilén, kumarinszerű vegyületek, illetve különféle allelopatikus vagy autotoxikus anyagok (pl. hiosziamin, szkopolamin, juglon) is. Az anyagcsere-gátló elbomlása után a magnyugalom megszűnik.

A természetben gyakran találhatók vízdékony anyagcsere-gátlók (felhalmozott cukrok és sók), melyek gátolják a magok csírázását. A termés rothadásával vagy kimosódás következtében ezek az anyagok lebomlanak és/vagy eltávoznak, elősegítve ezzel a csírázás megindulását.

Exogén, vagy külső magnyugalom. A mag hosszú ideig kedvezőtlen abiotikus körülmények között tartózkodik (pl. alacsony talajnedvesség, talajlevegőtlenesség), ezért a csírázás elmarad (*kvieszcencia*). Ha a körülmények kedvezővé válnak a magnyugalom megszűnik és megindul a csírázás.

A diasporabank

A nyugalmi állapotba került diasporák általában a talaj felső 25–30 cm-ében (zömében 0–15 cm-es réteg) felhalmozódva képezik a diasporabankot (2.14. ábra). A *magbank* vagy diasporabank azon természetes úton előforduló magvak összessége, amelyek anyagcseréjük vonatkozásában anyanövényeiktől már függetlenné váltak és emellett csírázó-képesek, vagy ezt a képességet a jövőben elnyerhetik (Csontos 2001). A diasporabank leggyakrabban a talajban lokalizálódik, de vannak fajok, melyek diasporabankja nem itt található. Ilyenek az epifitonok, melyek a diasporái a kéregrepedésekben helyezkednek el, míg a vízi- és vízparti fajok esetében a diasporabank zöme az iszapban, vagy a vízben úszva található. Aszerint, hogy a diasporabankot vegetatív, vagy generatív terjesztő képletek alkotják, megkülönböztethetünk vegetatív illetve generatív



2.14. ábra. A diaszópabank összetétele és mélységprofilja két eltérő társulástípusban (Harper 1977 nyomán).

diaspórabankot. A két típus között fontos különbséget tennünk. A vegetatív diaspórabankot vagy rügybankot azon egyedek klónjai alkotják, melyek az adott környezeti feltételeknek legjobban megfelelnek, ahhoz a legjobban idomultak (legnagyobb fitnesssel bírnak), míg a generatív diaspórabankot zömében még „kipróbálatlan” heterogén génállománnyal rendelkező diaspórák alkotják (ez az ivaros szaporodás során fellépő rekombináció szükségszerű következménye).

Mindezek alapján nyilvánvaló, hogy a vegetatív szaporodás, és ennek megfelelően a vegetatív diaspórabank-képzés a viszonylag stabil, vagy nagy időskálán (emiatt többé-kevésbé kiszámítható módon) változó környezeti feltételek mellett a előnyösebb, míg a gyorsan és nem megjósolható módon változó környezet kihívásaira a heterogén generatív diaspórabank adhat megfelelőbb választ.

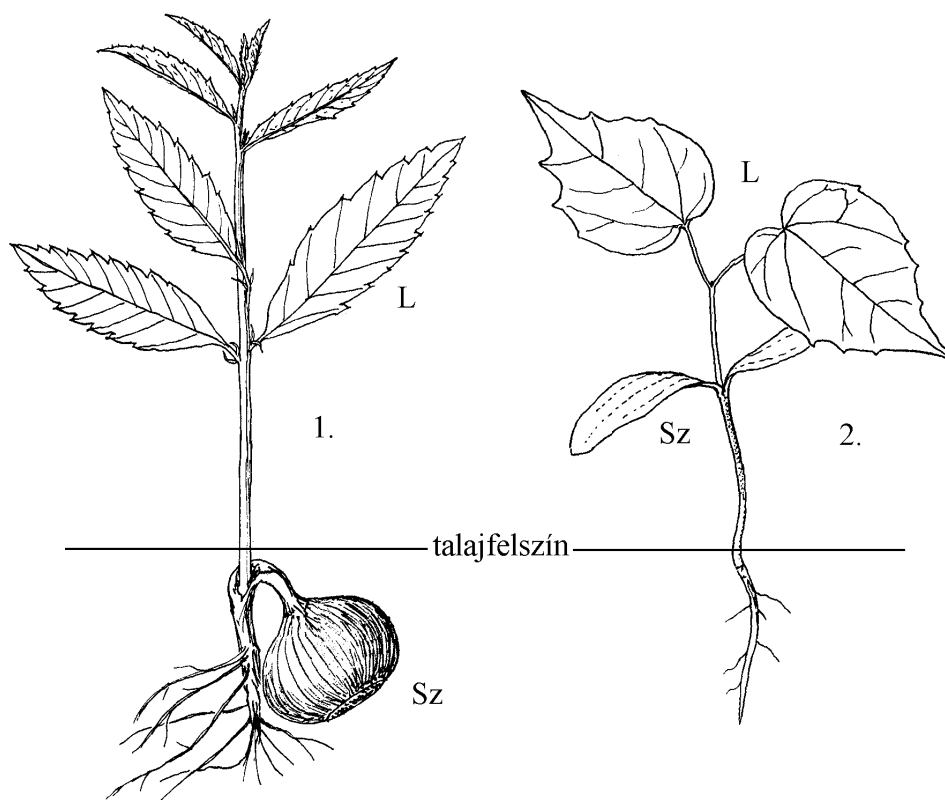
Magbank tipizálási rendszerek

Számos rendszer ismert, de ehelyütt csak a leggyakrabban hivatkozott, Thompson (1993) rendszerre térünk ki. Három kategóriát állapított meg: a tranziens (*T*), illetve a rövid- (*STP*) és hosszú távú perzisztens (*LTP*) kategóriákat. Tranziens az a faj melynek magjai maximum egy évig maradnak életképesek, rövid távú perzisztencia esetében az életképesség legalább 1 de maximum 5 év, hosszú távú perzisztencia az 5 év feletti életképesség.

2.2. Csírázás

A mag kedvező környezeti feltételek mellett, az endogén dormancia megszűnését követően csírázásnak indul. A csírázás általában azt jelenti, hogy az aktivált mag illetve az aktivált embrió mitotikusan osztódva gyökér- és hajtáskezdeményt hoz létre, melyek a maghéjat áttörve a magon kívül növekedve hozzák létre a csíranövényt. A csírázási folyamatról a nyugalmi állapot megszűnésétől a csíranövény létrejöttéig beszélhetünk. Az egyes lépések kaszkádszerűen követik egymást, így tehát a csírázás nem megfordítható folyamat, ha a folyamat elindult, akkor vagy kialakul a csíranövény, vagy a mag elpusztul.

A csírázás megindulásához elengedhetetlenül szükséges a magvak vízzel való telítődése, rehidratációja. Ez a felvett vízmennyiség gyakran a magvak száraz tömegének két-háromszorosa is lehet. A felvett víz szükséges a magban található enzimek hidratálódásához, és a csírázáshoz kapcsolt biokémiai folyamatok



2.15. ábra. Hypogeikus és epigeikus csírázás. Jelmagyarázat: 1. *Castanea sativa* hypogeikus csírázása, 2. *Acer platanoides* epigeikus csírázása, Sz = sziklevelek, L = első lomblevelek (Csapody 1968 nyomán).

megindulásához (pl. hidrolízis). A vízfelvétellel, az enzimhidratációval és a tápanyagmobilizációval közel egyidőben megkezdődik az embriónövekedés iniciációja és az embrió polarizálódik. A katabolikus folyamatok során képződött prekursorok (szénváz-alkotók, redukáló ágensek), valamint ATP felhasználásával elindulnak az anabolikus folyamatok. Új sejtstruktúrák és szövetféleségek felépítése során létrejön a csíranövény.

A csírázás lehet hypogeikus, illetve epigeikus, attól függően, hogy a sziklevel a talajban marad-e vagy a felszínre kerül a csírázás során (2.15. ábra). Az epigeikus csírázású fajok jelentős részben a korai szukcessziós stádiumok

növényei. A sziklevek zöldek, fotoszintetizálnak, ezzel is segítve a növényke gyors növekedését. A felszín felett lévő sziklevek azonban az abiotikus és biotikus károsításnak fokozottabban kitéttek, mint a föld alatt levők.

A csírázás eredményeként jön létre a csíranövény. Általánosságban csíranövény stádiumról addig a pontig beszélhetünk, amíg a növény függetlenné nem válik a magban található tápanyagraktáraitól, azaz azokat fel nem éli. Ez a meghatározás igen tetszetős, azonban a tényleges vizsgálatok során ez a függetlenedés nehezen ragadható meg, mivel nem éles határokkal jellemezhető változás, hanem fokozatos. Emellett nem mindegy, hogy melyik tápanyaggal illetve tápelemmel szembeni függetlenedésről beszélünk.

Az egyes tápelemek szempontjából a magvak eltérő méretű raktárral rendelkeznek. *Senecio vulgaris* csíranövényeket neveltek olyan tápoldatokon, melyekből egy-egy fontos tápelemet megvontak, ebből megállapítható volt (hiszen makrotápelem hiányában a tömegnövekedés megáll), hogy a magvak pl. a Ca^{2+} esetében, mintegy 7 napos, de K^+ esetét tekintve mintegy 21 napra elegendő tartalékkal rendelkeztek. A fenti problémákat a legjobban úgy kerülhetjük meg, hogy addig nevezünk egy növénykét csíranövénynek, amíg – függetlenül attól, hogy szüksége van-e rá, vagy nincs – a magban található tápanyagraktárait hasznosítja. A csíranövény stádium az életciklus talán legsebezhetőbb állomása. Az összes életszakasz közül a legmagasabb mortalitás jellemzi, hiszen a kisméretű, kevés szilárdítóelemet tartalmazó növényke igen alacsony homeosztatisz pufferoló kapacitással rendelkezik, tehát kevésbé tudja fiziológiailag kompenzálni a kedvezőtlen abiotikus és biotikus hatásokat.

Csírázást befolyásoló tényezők

Alapvetően megkülönböztethetünk endogén és exogén tényezőket. Az endogén tényezők közül bizonyos pontokat az endogén dormancia tárgyalása során már érintettük. Az embrió éretlensége, a maghéj mechanikai ellenállása (akadályozva a vízfelvételt, gázcserét illetve az embrió növekedését), valamint endogén anyagcsere-gátlók egyaránt akadályozzák a csírázási megindulását.

Csírázásbiológiai sajátosságait tekintve, egy adott faj eltérő földrajzi helyen élő populációi eltérő módon viselkedhetnek. Vizsgálták a *Silene dioica* eltérő földrajzi régiókban élő populációit. Dél-Európai populációk esetében nyári magnyugalom figyelhető meg. Itt télen hull elegendő csapadék. Míg az északi populációknál

téli nyugalmat tapasztalhatunk. A *Vaccinium* genus esetében észak felé haladva rövidebb csírázási idő és gyorsabb életciklus jellemző. Mindezek feltehetően genetikailag rögzítettek.

Az exogén tényezőket az alábbiakban abiotikus és biotikus tényezőkre bonthatjuk. Az abiotikus tényezők közül a legfontosabbak a talajnedvesség, a talajlevegő, a fény és a hő, a talajtápanyagok és a sók.

Talajnedvesség szerepe

A víz szerepe a csírázás során összetett. Egyrészt, ahogy azt az előzőekben tárgyaltuk, szükséges a magban található szövetek, enzimek rehidratálásához. A tápanyagmobilizációban fontos szerepet játszó hidrolitikus enzimek működésében katalizátorként vesz részt. Folyadékturgor segítségével valósulnak meg a plumula és a radícula növekedési mozgásai. Szerepet játszhat a talajban található csírázásgátló anyagok kimosásában, a talaj sókoncentrációjának csökkentésében. A talajban található eszenciális tápelemek felvétele is vizes oldat formájában történik.

A magvak vízfelvételét három tényező befolyásolja: a maghéj vízáteresztő képessége, a mag közvetlen környezetében található talajréteg víztartalmától, illetve a mag és az őt körülvevő talaj közötti vízpotenciál különbségtől. A különféle fajok magvai eltérő vízfelvételi képességgel rendelkeznek, illetve fajonként eltérő talajvíztartalomhoz adaptálódtak, ezért a csírázási vízoptimum fajtól függően eltérő érték.

A közeg azonban nem csak alacsony víztartalmával gátolhatja a csírázást. A magas víztartalom korlátozhatja például a gázdifúziót és ilyen módon a csírázást is. Az egyenetlen vízfelvétel, vagy vízvesztés (a taljvíztartalom ingadozása) a szövetek mechanikai sérülései következtében (duzzadás – repedések, a sziklevél elválása az embriótól, vízvesztés – egyenlőtlen zsugorodásból adódó szöveti sérülések) kedvezőtlenül befolyásolhatja a csírázás folyamatát.

A levegő

A talajlevegő oxigén és széndioxid tartalma jelentősen eltér a légköri levegő esetében tapasztalt értékektől. A talajban mért oxigén-koncentráció alacsonyabb, míg a széndioxid-koncentráció magasabb, mint a talajfelszín feletti légrétegekben. A tapasztalt eltérés a talajban lefelé haladva egyre kifejezettebbé válik, és

elsősorban a talajokban zajló intenzív lebontó folyamatok eredménye. A legtöbb faj a csírázásához és a korai csíranövény növekedéshez oxigént igényel (a lebontó anyagcsere-folyamatok oxidatív szakaszának működéséhez szükséges megfelelő oxigénkoncentráció). A növényfajok némelyike képes anoxikus körülmények között is csírázni. Ezek a túlnyomóan vízi fajok magas koncentrációban képesek az anaerob folyamatok során keletkező ethanolt tolerálni (*Typha latifolia*, *Scirpus juncooides*). Néhány vízi faj anoxikus körülmények között, víz alatt jobban csírázik, mint oxigéndús környezetben (*Zostera marina*). A legtöbb fajnál az alacsony oxigén-koncentráció gátolja a csírázást, és sok esetben a hatás hőmérsékletfüggő.

A talaj széndioxid koncentrációját erősen befolyásolja a mikrobiális aktivitáson túl a talajnedvesség, a talajhőmérséklet és természetesen a talaj szervesanyag-tartalma is. Általában a széndioxid koncentráció a talajmélység növekedésével egyre magasabb. 2 – 5%-os széndioxid-koncentráció némely fajok csírázását serkenti, míg 5% feletti koncentráció egy sor faj csírázását gátolja. Emiatt nem csírásznak többek között a talajban mélyre eltemetett magvak.

A hő

Döntő tényező a csírázás indukálása, a csírázás sebessége, és a csírázóképeség kialakulása szempontjából. Nem csak a hő abszolút mennyisége (konstans hőhatás), hanem a hőmérséklet időbeli változása (napszakos és évszakos hőingás) is fontos szerepet játszik a csírázás elindításában.

A csírázás „abszolút hőigénye” fajlagos jellemző. Az egyik legmagasabb csírázási hőmérsékletet a *Pinus rigida*-nál mérték, 57°C-ot, a *Sesamum orientale* esetében 45–57°C közötti hőmérsékletet, míg az *Amaranthus retroflexus* esetében 46°C-ot állapítottak meg. Az alsó hőmérsékleti határértéket nehéz meghatározni. A legtöbb faj 5°C-on még csírázik. Az elméleti csírázási minimum fagypont (0°C) környékére tehető (a víz ekkor még folyékony és felvehető), de értelemszerűen ennél kicsit alacsonyabb is lehet, hiszen a talajoldat magas sótartaloma csökkenti a fagyáspontot (ez inkább csak egy elméleti lehetőség, mivel a magas sótartalom általában gátolja a csírázást).

A csírázás optimális hőmérsékletének általánosságban 20–30°C adható meg. A kukorica (*Zea mays*) és a rizs (*Oryza sativa*) esetében ez az optimum 35°C közelében található; összességében kevés olyan faj van, melyek csírázási optimuma 30°C feletti lenne. A skála másik oldaláról vizsgálva a kérdést, a

búzafélék esetében egy 15°C-os optimumot, míg egyes rózsaféléknél 10°C vagy ez alatti optimumot is detektáltak.

A legtöbb faj konstans hőmérséklet mellett nem csírázik. Igen fontos szerepe van tehát a hőingásnak, illetve a hőmérsékleti szélsőségeknek a csírázás megindításában. Az évszakos szinkronizációban is fontos szerepet játszik a hőingás. Ősszel és tavasszal intenzív felmelegedési és lehülési hullámok követik egymást, ami magas csapadékmennyiséggel párosulva szezonális csírázást indukál.

A hőingás szabad, növényzetmentes felszínek érzékelésében is fontos szerepet játszik. A csupasz talajfelszínen mért hőingás nagyobb, mint a növényzettel borított (illetve árnyalt) felszíneken. A hőingás mértéke a talajban vertikálisan is változik. A talajmélység növekedésével a hőingás mértéke erősen csökken. A kis magok nem rendelkeznek nagy tápanyagraktárral, ezért a belőlük fejlődő csíranövények a mélyebb talajrétegekből nem képesek elérni a felszínt. A lecsökkent hőingás fontos információkat szolgáltat a mag számára a talajban elfoglalt vertikális helyzetéről is. A mélyen elhelyezkedő apró magok így nem csíráznak.

Bizonyos fajok esetében a vízfelvétel illetve az intenzív gázcseré csak akkor tud megindulni, ha a vastag erős terméshártya/maghéj megsérül. Ez a maghéjsebzés (*szkarifikáció*) a mechanikai behatásokon túl erős hőhatásra is bekövetkezhet (tűz). Az akác (*Robinia pseudoacacia*) ültetvények leteremelését követően visszamaradt vágástéri hulladékot gyakran a helyszínen elégetik. Az égési határvonal környékén esőt követően intenzív akáccsírázás figyelhető meg. A hőingás az endogén csírázásgátló anyagok lebontásában is (*sztratifikáció*) fontos szerepet játszik.

A fény jelentősége

A magvak észlelik a fény jelenlétét, hiányát és spektrális összetételét. Ez meggátolja azt, hogy a csíranövény számára kedvezőtlen körülmények mellett a magok kicsírázzanak (a magok túl mélyen vannak a talajban, magas a földfelszín árnyaltsága, vagy a felszín erős direkt fénynek kitett).

A magok a fitokróm rendszeren keresztül érzékelik a fényt. A fitokrómok fotoszenzitív biliproteinek. Legalább 5 eltérő fitokróm forma vesz részt a fotorecepcióban (fitokróm A-E). A fitokróm-A elősegíti, hogy a mag az igen alacsony intenzitású fényt is érzékelje, ezáltal fontos szerepet játszik a magas fényintenzitás melletti csírázás gátlásában. A fitokróm-B két reverzibilis formában

van jelen az egyik a *Pfr*, ez 665 nm-es (P660) hullámhosszú (vörös) fény hatására alakul ki. Míg infravörös fény (725–730 nm-es hullámhossz tartomány) hatására az aktivált *Pfr* forma inaktívált *Pr*-é alakul vissza. A fitokróm *C*, *D* és *E* csírázásban betöltött szerepét nem ismerjük.

Az aktív és inaktív fitokróm-*B* forma relatív arányát a magot érő fény összetétele alakítja ki. A ruderalis fajok jelentős hányada szabad talajfelszíneken képes csírázásnak indulni, tehát fontos számukra, hogy a magot direkt fény érje. A direkt fény túlnyomórészt rövid hullámhosszú fénysugarakból áll, tehát a direkt fény az aktív *Pfr* forma irányába tolja el az egyensúlyt. A talajba a fény nem hatol le mélyre, még homok talajok esetében is (ahol a kvarcsemcsék viszonylag jól áteresztik a fényt) 2 mm-re mélyre a fény alig több mint 1% hatol le. Zárt növényállományok belsejében a fényösszetétel a hosszúhullámú szórt sugárzás irányába tolódik el. Ha tehát a szántóföldi gyomok magvai eltemetődnek, vagy árnyékba kerülnek, akkor ezt a változást a fitokróm rendszeren keresztül érzékelik és nem csíráznak.

Azokat a fajokat, melyek magja csírázáshoz igényli a direkt megvilágítást, *pozitív fotoblasztikus* fajoknak nevezzük. Amelyek csak sötétben képesek csírázni, azok a *negatív fotoblasztikus* magok. Vannak olyan fajok is melyek a megvilágítástól függetlenül csíráznak, ezeket *közömbös magvaknak* nevezzük.

Az apró magok többsége fényérzékeny és legtöbbször a csírázásukhoz igénylik a megvilágítást, míg a nagymagvú fajok többsége a fényre közömbös. Fényre közömbös termesztett növényeink többsége is (rendszerint hovatartozásuktól függetlenül), ami arra enged következtetni, hogy ezek a fajták a domesztikációs folyamat során elvesztették fényérzékeny csírázási sajátosságait (Thompson et Fenner 2005).

Tápanyagok szerepe

A tápanyagok közül a szervesetlen nitrogén-vegyületek csírázásra gyakorolt hatásának szenteltek nagyobb figyelmet. A nitrát-ionok jelenléte sok faj (különösen a gyomok) csírázását segíti elő. A serkentő hatás gyakran közvetve, például a lebontó folyamatok intenzívebbé válása révén jelentkezik. A szervesetlen tápanyag-tartalom a szabad felszín-észlelési folyamatban (gap-detection) fontos szerepet játszik. Ha a földfelszín feletti vegetáció eltűnésével párhuzamosan a mineralizációs és nitrifikációs folyamatok nem változnak, akkor a talajban a

felvehető nitrogén-vegyületek koncentrációja megemelkedik (ha nincs növényzet, akkor nincs nitrát és ammónium felvétel sem). A koncentráció növekedés hatására megszűnik a dormancia és megindul a csírázás.

A sók szerepe

Nátrium és kalcium sók csírázást befolyásoló szerepbe extrémén sós termőhelyeken (szikések, tengerpart, sós mocsarak) kerülhetnek. A sós termőhelyeken élő fajok többsége magas sótűrűsű (halophytonok), viszont ennek ellenére az erősen sós talajoldat még ezen fajok csírázását is gátolja.

A csírázásgátló hatás általában a tengervíz sókoncentrációjának 1/3-át elérő talajsótartalom (1%) felett jelentkezik, de például a *Zostera marina* a tengervízben (3,3%) míg a *Salicornia pacifica* var. *utahensis* még 5%-os sótartalom mellett is csírázik. A sós termőhelyeken élő fajok csírázása gyakran a csapadékos időszakokkal mutat szinkront, hiszen ekkor a csapadékvíz felhígítja a talajoldatot, illetve kimossa a felszínen felhalmozódott sókat.

Eltérő típusú sók eltérően befolyásolhatják a csírázást. A cukorrépa, a gyapot, a kukorica és a rizs csírázását leginkább a nátrium-szulfát gátolja, míg a kalcium-klorid és a nátrium-klorid kisebb mértékben csökkentette a vizsgált fajok csírákéességét.

Biotikus tényezők

Nem csak az abiotikus hanem a biotikus élőhelyi jellemzők is befolyásolják a csírázás megindulását, intenzitását és lefolyását. A magpredátorok és a paraziták csökkentik a diaspora-denzitást, a csíranövény-predátorok, paraziták és patogének tevékenysége következtében megemelkedik a csíranövény mortalitás. A mag- és csíranövény predátor szervezetek zöme táplálék-specialista, így megváltoznak a csíranövény-tömegességi viszonyok is. A csíranövények kompetíciójuk révén károsan hatnak egymás fejlődésére, az egyenlőtlen tápanyag-ellátottság (kitermelő kompetíció) és az allelopatikus hadviselés (kölcsonható kompetíció) tovább alakítja a dominancia viszonyokat. A biotikus zavarás a zárt növényállományok felnyílása révén bizonyos fajok számára teret nyit. Biotikus vektorok gyakran segítik a diasporákat kedvező körülmények közé (menedékhelyek). A mikrobiális bontás elősegítheti a dormancia megszűnését, víz és tápanyagok felvételét (keményhégység).

Időzítés és tartam

Időzítés tekintetében beszélhetünk szinkronizált és nem szinkronizált csírázásról. A szinkronizált csírázás esetében valamely klímfüggő környezeti tényező határozza meg a csírázás idejét. A mérsékelt övi régiókban élő lágyszárúak zöme tavasszal illetve ősszel csírázik. A tavasszal a hőmérséklet emelkedése, ősszel az őszi esők okozta lehülés indítja meg a csírázást. Azokon a száraz, forró nyarú, meleg égövi területeken, ahol a tél hűvös csapadékos, ott a csírázás késő ősszel és a tél elején zajlik. A sivatagi területeken a csírázás a csapadék hullásával szinkronizált (efemer fajok), a szezonális trópusi esőerdőkben a fajok zöme a csapadékos évszak kezdetekor csírázik. A kompetíció kerülés is eredményezheti a szinkronizált csírázást (aszpektualitás). Aszinkronizált csírázás olyan területeken várható, ahol a környezeti feltételek hosszú időintervallumban kedvezőek a csírázáshoz, vagy változásuk előre megjósolhatatlan. A csírázás időtartama a növényi stratégiától függ.

A menedékhely hipotézis

A menedékhely (*safe site*) hipotézis kidolgozása Harper et al. (1965) és Sheldon (1974) nevéhez fűződik. Abból a megfigyelésből ered, hogy a magbankban található magvak egy része nem csírázik ki, és amelyek ki is csíráznak azok jelentős része elpusztul. Tehát kell lennie olyan „helyeknek”, „safe site”-oknak, melyekre igaz, hogy az ott uralkodó körülmények (1) elősegítik a dormancia megszűnését, (2) biztosítják a csírázás feltételeit, (3) rendelkezésre állnak a növekedéshez szükséges tápanyagok, és (4) távol maradnak a károsító ágensek. Tehát ideális „menedékhelyek”.

2.3. A növényi szaporodás

Az életciklus igen fontos szakasza a szaporodási vagy reprodukív fázis. A szaporodásnak két típusát különíthetjük el: ivaros és ivartalan szaporodás. Az ivaros szaporodás a generatív szervekhez kötődik. Az ivartalan szaporodás megvalósulhat aszexuális magképzés, illetve a vegetatív szervek (rügyek, hajtásdarabok, egyéb vegetatív növényi szervek) segítségével, vegetatív szaporodás formájában. Ivaros szaporodás során az utódnemzedék a szülői

nemzedék genetikai kombinációját jelenti, az ivartalan szaporodással keletkező utódok (klónok) az anyanövény többé-kevésbé tökéletes másolatai.

Ivaros szaporodás

Az ivaros szaporodás gaméták fúzióján alapul. Értelemszerűen az ivarsejtek mindegyike n kromoszómaszereléssel rendelkezik és egyesülésük hozza létre a sporofiton nemzedékre jellemző $2n$ kromoszómaszerelvényt. Az ivaros szaporodás, a megporzás, megtermékenyítés és termésképzés sejt- és szervszintű folyamataival a növény szerkezettan foglalkozik, így itt a kérdésel csak ökológiai aspektusból foglalkozunk.

A reprodukciós ráta komponensei

A növényi reprodukció mértékét alapvetően három tényezőcsoport: a szaporodási történés gyakorisága (frekvencia), az első magprodukció időpontja és az ezzel gyakran összefüggő egyedenkénti magprodukció volumene (intenzitás) határozza meg.

A növényi ivaros szaporodás frekvenciája

A növénytan a növényfajokat életmenetük alapján alapvetően három csoportba szokta osztani. Azokat a fajokat, amelyek legfeljebb egy évig élnek *egyéveseknek*; a két évig élő növényeket *kétéveseknek* míg a kettőnél több évig élő növényeket *évelőknek* nevezzük.

A fent ismertetett csoportosítás - bár kétségtelenül egyszerű, a növények ivaros szaporodási folyamatok alapján történő csoportosítására nem alkalmas. Számos „egyéves” faj képes több évig is élni, míg a kétévesek is gyakran viselkednek évelőként. Ha a szaporodási folyamatokat nézzük, akkor még inkább elmosódnak a csoportok határai.

Ivaros szaporodásmenetük alapján a növényeket két fő csoportba sorolhatjuk. A *szemelpár* fajok életük során csak egyszer szaporodnak (gyakran nevezik őket *monokarp* fajoknak is). Ekkor a növény élete tarthat egy évig (egyéves fajok), kettő (kétévesek), vagy akár több vegetációs cikluson keresztül is. Azokat a fajokat, amelyek életük során leglább kétszer szaporodnak, illetve szaporodásuk

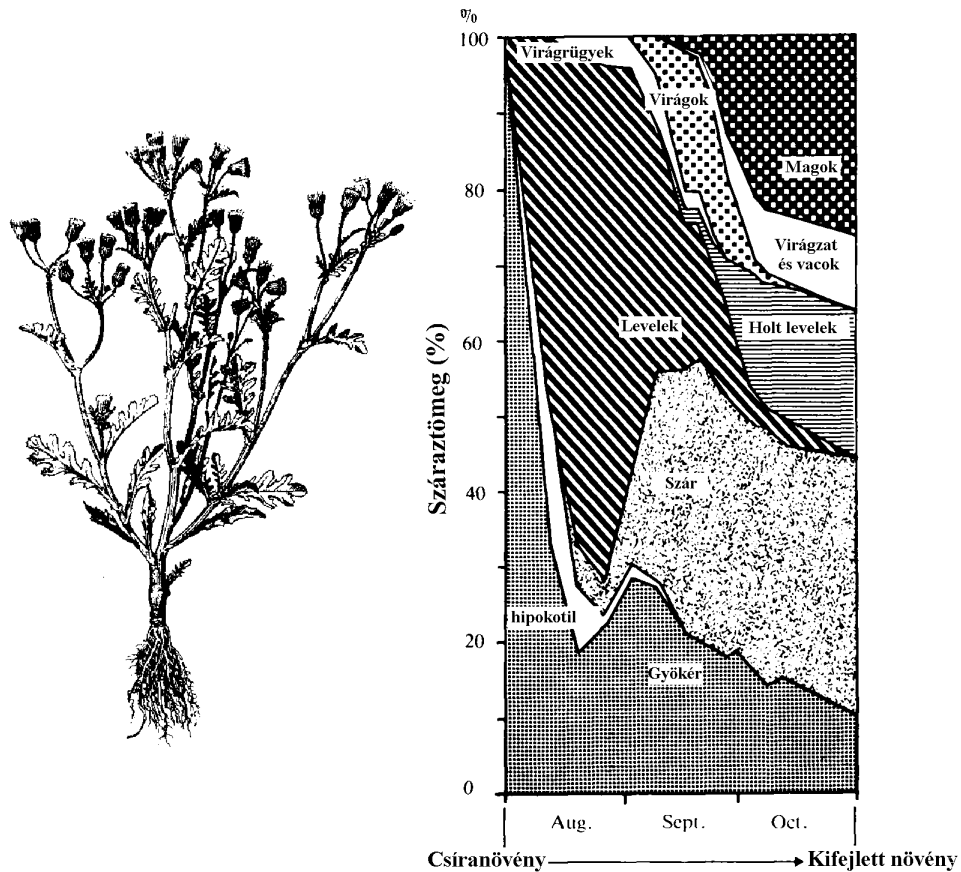
rendszeres, repetitív jelenség *itteropár* (vagy *polikarp*) fajoknak nevezzük (pl. fásszárú fajok zöme).

Az itteropár fajok csoportját az egyes szaporodási történések egymáshoz való időbeli viszonya alapján tovább bonthatjuk. Az évente rendszeresen szaporodók például a pionír jellegű fajok, míg a fafajok többsége rendszertelen ciklusosságot mutat. A szakaszos magtermés főként időjárási és fiziológiai okokra vezethető vissza. A ciklusos magtermés a klimax nagymagvú fajoknál azzal az előnnyel is bír, hogy a magpredátorok időben egyenetlen diaszóróprodukció mellett nem tudnak felszaporodni.

Az allokáció fogalma és elemei

A szaporodás költségeit általában más aktuális vagy jövőbeni folyamat rovására lehet előteremteni. A felvett tápanyagok és megtermelt szervesanyagok (bruttó produkció) reprodukzív folyamatokra fordított mennyiségét reprodukzív befektetésnek (*RA*) nevezzük. Ha a felvehető tápanyagok mennyisége limitált, akkor a szaporodás a növényi szervezet esetében az önfenntartó- és a növekedési folyamatok rovására történik. Az önfenntartó folyamatokhoz sorolhatjuk a túlélési folyamatokat, úgymint a vízáramoltatás és vízfelvétel folyamatait, paraziták és predátorokkal szembeni védekezéssel kapcsolt anyagcserefolyamatokat (pl. szekunder metabolit termelés, védőképletek), illetve az alapanyagcserefolyamatokat. A növekedési folyamatok alatt általánosságban biomasszagyapodás mechanizmusait értjük (Willson 1983). A magas szaporodási ráta elsődlegesen a növekedési folyamatokat érinti. A szaporodás következtében csökkenhet (1) a vegetatív növekedés. A csökkent vegetatív növekedés (2) csökkentheti a következő évi szaporodási rátát. Bizonyos fajok, vagy szélsőséges körülmények között a szaporodás (3) a túlélés valószínűségét is csökkentheti (Thompson et Fenner 2005).

Az egyéves fajoknál gyakran megfigyelhető, hogy tápanyag-stressz esetén az önfenntartás és növekedés rovására jelentős többletenergiát fordítanak a reprodukcióra (gyakori esetükben a letörpülés). Az évelők (ezek általában itteropár, tehát életük során többször szaporodó fajok) ilyen helyzetekben gyakran a növekedés és a reprodukció rovására az önfenntartó folyamatokat helyezik előtérbe. (Nem véletlen, hiszen több évig szaporodhatnak, és egy kedvezőtlen év szaporodás-kiesése nem mérhető veszteség a növényegyed pusztulásához



2.16. ábra. Az egyes növényi részek száraztömegének változása a *Senecio vulgaris* esetében a csíranövény stádiumtól a kifejlett állapotig (Silvertown 1982 és Hegi 1908-1930 nyomán).

viszonyítva). Bizonyos helyzetekben az öfenntartás költségei oly mértékűek lehetnek, hogy igen kismértékű reprodukciót tesznek lehetővé, illetve előfordul, hogy az érintett egyedek ezt teljesen negligálják. A szaporodás magas költségei miatt, a növényfajok sokszor arra az időpontra teszik a reprodukciót, amikor a tápanyagok bőségesen állnak rendelkezésre, ugyanakkor – például a fásszárúak esetében – a növekedési és reprodukciós folyamatok időbeli szeparálása figyelhető meg.

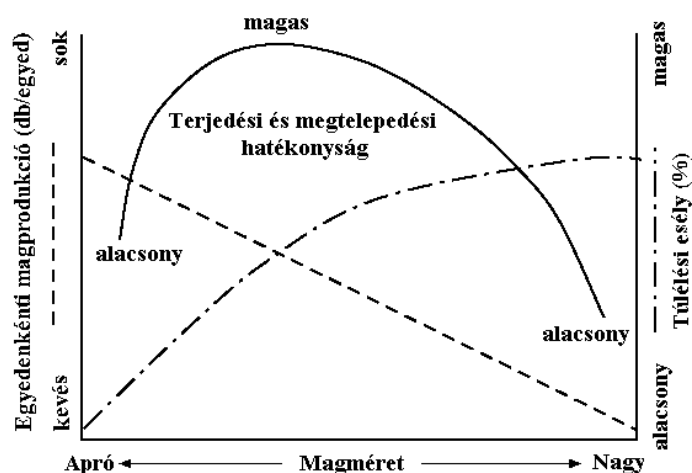
A reprodukció allokáció mértékét általában úgy becsülik meg, hogy megvizsgálják, hogy az létrehozott növényi biomassza, mekkora része összpontosul a szaporító képletekben (2.16 ábra). Az egyéveseknél a reprodukció képletek (általában a diaspora) összes tömegét a teljes növénytömeghez, míg a többéveseknél az adott évi biomasszához viszonyítva kapjuk meg.

A diaspora mérete

A fitness maximalizálása legtöbbször nem az RA maximalizálását jelenti. A legnagyobb RA -val a termesztett növényeink rendelkeznek. Az ide sorolható fajták általában valamilyen nemesítési folyamat eredményei, melynek során az alacsonyabb RA -val bíró vad alakokból magasabb RA -val bíró kultúrfajtákat hoztak létre. Ebből a példából is látható, hogy a természetes szelekció nem kifejezetten az RA maximalizálásával operál. A természetben előforduló fajok nem monokultúrás állományokban fordulnak elő, hanem más fajokkal interakcióban fejlődnek. Így a természetben annak a fajnak van esélye termést érlelni, amelyik egyáltalán eljut a virágzásig. Ennek megfelelően kompetitív környezetben előnyt jelent többletenergiát allokálni a vegetatív szervekbe (gyökerekbe és levelekbe), ezáltal elősegítve például a kompetíciót. Így a növények számára nem feltétlenül az RA abszolút mennyiségének növelésével érhető el a maximális fitness, hanem például az RA kisebb-nagyobb mértékű elaprózásával.

A korábbiakban ismertetett reprodukciós költségek (RA) általában kisebb „csomagocskák” formájában jelennek meg. Változó méretű magvak, változó számban kapcsolódnak változó méretű terméságazatokhoz (illetve ágyazódnak bele változó felépítésű és méretű termésekbe), melyek együttesen változó össz mennyisége alakítja ki a teljes RA -t.

A magméret jelentős hatást gyakorol a terjesztésre és a csírázás sikerére. A nagy magvak előnye, kompetitív előny. A nagyobb méretű, tápanyagokkal jobban ellátott mag és a belőle fejlődő csíranövény jobban elviseli a kedvezőtlen körülményeket, ellenállóbb a predátorokkal, parazitákkal szemben, vagy legalábbis jobban regenerálódik a károsítást követően. Mivel a nagyobb magvak nagyobb mennyiségű tápanyagot raktározhatnak, ezért kívánatosabb célpontok a magpredátorok számára. A kis magokból alacsonyabb energia-befektetéssel több állítható elő, mint a nagyméretű magokból, és könnyebben is terjednek (2.17. ábra). A késői szukcessziós stádiumok fajai (zömében K -



2.17. ábra. A terjesztés és megtelepedés hatékonysága a magméret, az egyedenkénti magprodukción és a túlélési esély függvényében (Booth et al. 2003 nyomán).

stratégisták) általában kevés, nagy méretű, sok tápanyagot tartalmazó diaspórát produkálnak, melyek sokáig képesek a kifejlődő csíranövény szükségleteit fedezni, így relatíve magas a csíranövény túlélési esélye. Itt a magas kompetíció-képesség a fontos, mivel az élőhely abiotikus tényezői viszonylag stabilak. A korai stádiumokat jellemző, kevésbé kompetícióképes fajok (*r*-stratégisták) általában nagy mennyiségű apró, abiotikus ágensek által könnyen terjedő diaspórát hoznak létre. Itt a csíranövény mortalitás magas, nem éri meg sok energiát fektetni egy-egy egységbe. Mivel ezek a termőhelyek abiotikusan, vagy antropogén módon stresszeltek (szekunder szukcesszió), így itt a hangsúly a nagy reprodukciós rátán és a könnyű, kisméretű diaspora intenzív terjedésén van.

Megállapítható tehát, hogy a magméret genetikailag kontrolált, de környezeti hatások (abiotikus és biotikus egyaránt) a mennyiségét, a méretét, sőt a morfológiáját is meghatározzák (vö. terjesztési típusok).

Az első szaporodás időpontja

Az első reprodukció időpontjával kapcsolatban elmondhatjuk, hogy a korai fertilitás olyan csoportok esetében fontos, melyek kedvezőtlen körülmények között élnek és az egyed túlélési esélye relatíve alacsony. Fontos megjegyezni, hogy a fiatal korban meginduló reprodukció általában a növekedés rovására megy. A kisebb testméret következtében a produkált diasporák mérete és mennyisége is általában alacsonyabb, mint a későbbi életkorokban. Fontos döntés tehát, hogy milyen stratégiát választ a növény: korai reprodukciót, ami növekedési veszteséggel, alacsony egyedenkénti magprodukcióval, de gyorsabb időbeli és térbeli terjedés lehetőségével, valamint a populáció genetikai állományának gyorsabb változásával (új kombinációk gyorsabb létrejötte és kipróbálása) jár, vagy a késői reprodukciót, ami nagyobb testméretből adódó nagyobb reprodukciós kapacitásra épít, vállalva ezzel a magasabb mortalitási rizikót. A reprodukció kezdeti időpontja gyakran a testmérettel korrelál. A fásszárúak esetében például a szabadon, magánosan álló egyedek korábban kezdenek el teremni, mint a zárt állományban fejlődő, hasonló korú társaik. Ebben az esetben feltehetően a lombzat mérete a meghatározó.

Költségek és a haszon

Az ivaros szaporodás és kiegészítő folyamatai (pl. megporzók attrakciója stb.) jelentős energiabefektetést igényelnek (a növény zsírokat, olajokat, cukrokat, vizet használ fel, szekunder metabolitokat termel a sikeres szaporodás érdekében). A megporzást elősegítő struktúrák, a pollenprodukció, a nektár előállítása jelentős metabolikus terhet jelent a növény számára. Az ivaros szaporodásra felhasznált tápanyagok nem fordíthatók más folyamatok igényének fedezésére. Az ivaros szaporodás mégis igen elterjedt, ami azt jelenti, hogy a haszon messze magasan a költségek fölött mozog.

Az egyéves fajoknak kell értelemszerűen a magképzésbe fektetni a legtöbb energiát, hiszen ez a populáció túlélésének kulcsa. A többéves és életükben többször is szaporodni képes növényeknek nagyobb esélyük van a többszöri szaporodásra. A szaporodási siker lehetséges maximalizálása azonban itt is fontos feladat, gondoljunk csak a terjedésre, vagy a fitness növelésére.

Az ivaros szaporodás kedvező genetikai kombinációk eltűnését eredményezheti. Pontosan a genetikai kombinálódás eredményeként tűnhetnek el azok a sikeres kombinációk, melyek éppen a pánmixis következtében jöttek létre.

A heterogén genetikai állományú populáció sokkal ellenállóbb. Képes az összetett és állandóan változó biotikus- és abiotikus környezeti háttér ingereire válaszolni, ahhoz plasztikusan alkalmazkodni, és így a populáció fennmaradását biztosítani.

Az ivaros szaporodás előnye továbbá – az indákkal, rhizómákkal és sztolókkal való szaporodással szemben – az anyanövény környezetéből való elkerülés. Az újulat az anyanövény környezetében maradva, a közel teljesen azonos genetikai állomány következtében vele fokozottabban konkurál, mint az anyanövénytől távolabb felnövő, de ivaros úton létrejött utódokkal.

Az ivaros szaporodás, mint láttuk költséges, de ennek ellenére – révén, hogy igen elterjedt a növényvilágban – megéri alkalmazni, hiszen a környezethez fokozottan alkalmazkodó utódok produkciója szelekciós előnyt jelent, és biztosíthatja a heterogén és állandóan változó környezeti háttérhez való adaptálódást.

A szaporodási siker maximalizálását a növények számos módon segítik elő. Az eltérő termőhelyi sajátosságokhoz a nemi kifejeződés számos módját dolgozták ki, a virágmorfológiai és megporzási specializációk, a rovarmegporzási mutualizációk, az autoinkompatibilitás tovább növelik a hibrid utódok létrehozásának sikerét.

Nemiség kifejeződése

Bizonyos növényfajok virágai egyidejűleg hím- és nőneműek, míg mások esetében csak az egyik vagy másik nem fejeződik ki. A nemi kifejeződés genetikailag és a környezet által is kontrolált. A növények általában rendelkeznek a képességgel, hogy hím és női nemet egyaránt kifejezzenek, az azonban, hogy melyiket fejezik ki gyakran a rövid távú környezeti hatások, illetve hosszabb távú szelekciós mechanizmusok függvénye. Azokat a növényeket, amelyek egyivarú virágokat hoznak létre, és az egyivarú virágok külön növényen található kétlaki fajoknak nevezzük (Lásd bővebben később). Általánosságban elmondható, hogy forrásszegény környezetben inkább megéri hímnemű egyednek lenni, mivel a pollenprodukciónak kevesebb energiát emészt fel, mint a termés produkció.

Megporzási típusok

A kétivarú virág beporozhatja a saját bibéjét (*autogámia*), ugyanazon növényegyed másik virágát (*geitogámia*), vagy egy másik növényegyed valamelyik virágának bibéjét (*xenogámia*). Az első két esetet önbeporzásnak míg az utolsót idegen beporzásnak nevezzük. Az önbeporzás igen elterjedt beporzási mód, elvben minden olyan fajnál lehetséges, ahol egy növényen legalább egy virágban vagy virágzatban a termő és porzótáj egyidőben érik be. Az önbeporzás a növényvilágban azonban ritkán kizárólagos, gyakran csak mint szükségmegoldás jelentkezik: gyakori lehet a virágzási időszak végén, amikor alacsony koncentrációban áll rendelkezésre idegen eredetű pollen.

Az idegen beporzás változatosabb génkombinációkat, heterogénebb genetikai állományú utódnemzedék kialakulását eredményezi. Ez lehet a magyarázata, hogy számos növénycsoportban az idegen megporzást elősegítő struktúrák kialakulását figyelhetjük meg. A pollen átvitele sokféle módon történhet. Az anemofil fajok esetében a pollent a légáramlatok szállítják, míg a zoofil fajok esetében valamely állatcsoport, mint biotikus vektor vesz részt a megporzásban.

Anemofília

A növények túlnyomó része helyhez kötött, tehát kis mobilitással rendelkezik. A populációk genetikai állományának állandó keveredése, illetve a populációk közötti géncserének alapvetően két szélesen elterjedt módja alakult ki. Az egyik a már ismertetett diaspora terjesztés, melyre korábban részletesen kitértünk. A másik lehetőség a megporzási folyamat. A terjesztés és a megporzás egyaránt történhet abiotikus médiumok igénybevételével éppúgy mint biotikus vektorok segítségével.

A nyitvatermő fajok esetében a szélmegporzás általánosan elterjedt, ősi jelleg. A rovarmegporzás levezetett jellegként csak néhány csoportnál fordul elő (*Ephedra*, *Welwitschia*, *Encephalartos*). A zárvatermő fajoknál a szélmegporzás levezetett jelleg. Az összes zárvatermő faj mintegy 10 %-át érinti, közéjük tartoznak a Poaceae és Cyperaceae család, a *Betula*, *Quercus*, *Populus*, *Ulmus*, *Fagus*, *Juglans*, *Corylus* genus fajai. A szél- és vízporzású zárvatermő fajok esetében inkább virágok leegyszerűsödése, virágrészek kiesése, összenövése figyelhető meg, ahelyett, hogy elsődlegesen primitív virágszerkezetet találnánk.

Az anemofil fajok virágai zömökben lombfakadás előtt nyílnak. A virágok, virágzatok hajtáscsúcsokon, szélnek kitett helyzetben találhatók, a virágok

redukálódtak, kevés, zömében egynemű takarólevéllel rendelkeznek, pollenjük száraz, apró és igen nagy mennyiségben képződik, nektár nem termelődik. A nyitvatermők esetében jellemző, hogy a termők felszínén kiválasztódik egy folyadékcsapp, ami a pollen befogására szolgál. Az anemofil fajok alapvető virágzati típusai a következők lehetnek (Kugler 1970, 2.18. ábra):

Immotiflorae (Merev típus): A virágok és a porzók a hajtásokon mereven ülnek és önmagukban mozgásképtelenek. Főként a nyitvatermőkre jellemző típus (pl. *Pinus sylvestris*, *Larix decidua*, *Taxodium distichum*).

Longistaminae (Hosszoporzós típus): A virágok a hajtásokhoz mereven kapcsolódnak, a porzók azonban hosszú porzószállakon ülve kilógnak a virágból és igen mozgékonyak (pázsitfűvek)

Amentiflorae (Barkavirágzatúak): A porzók hosszú, lecsüngő, igen mozgékony barkavirágzatba (amentum) tömörülnek. A szélporzású fajok közül a *Corylus*, *Betula* és *Alnus* genusra jellemző virágzati típus.

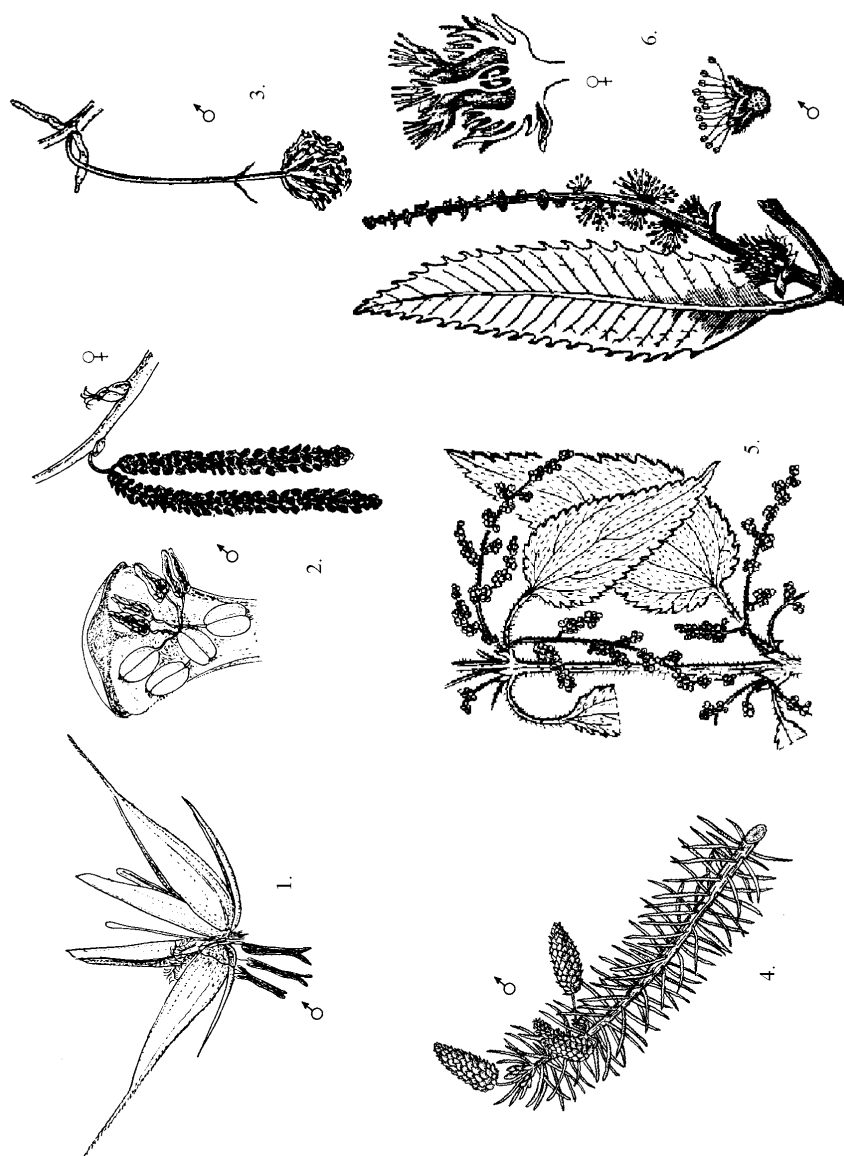
Penduliflorae (Csüngővirágzatúak): A hímivarú virágzat hasonlóan az előző típushoz csüng, azonban nem barka virágzat (pl. fejecské: *Fagus* genus, buga: *Fraxinus* genus).

Explodiflorae (Robbanóvirágzatúak): A portokok a virágok nyílásakor felpattannak és kiszórják a pollent. Jellemző az *Urtica* és *Castanea* genus esetében.

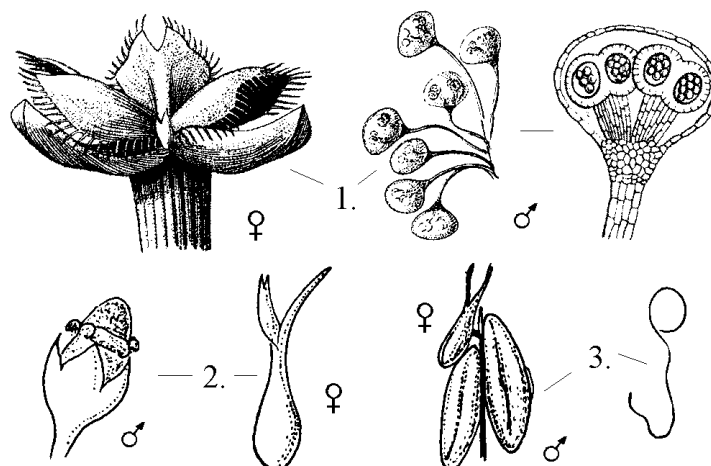
A szélmegporzás a trópusi esőerdei fajok esetében alig fordul elő, míg szélnek kitett élőhelyeken (sivatagok, tundra területek) igen gyakori. Az anemofília vagy anemogámia észak felé haladva egyre elterjedtebb. Ennek oka valószínűleg az, hogy a hideg miatt ritkák vagy hiányoznak a megporzó rovarok.

Hidrofilia

A víz segítségével zajló megporzás általában olyan csoportok esetében fordul elő, ahol a növény egész teste a víz alá merül. Ez figyelhető meg a *Ceratophyllum*, a *Zostera* és a *Najas* genusok esetében. A virágszerkezet redukált (a nőivarú virágok esetében gyakran csak a bibe és a bibeszál található meg), a takarólevelek fejletlenek (*Najas marina*) vagy teljesen hiányoznak (*Zostera*). Hiányoznak a



2.18. ábra. Anemofil virágzati típusok. *Longistaminae*: 1. Pázsitfű virága a kilógó porzókkal, *Amentiflorae*: 2. A *Corylus avellana* barkái és egy kinagyított porzós virág, *Penduliflorae*: 3. *Fagus sylvatica* fejecskévirágzata, *Immotiflorae*: 4. *Picea abies* hímvirágzatai, *Explodiflorae*: 5. *Urtica dioica* virágzata, 6. *Castanea sativa* virágzata. (Kugler 1970: (1-3), Hegi 1907-1930: (4), Meijden 1991: (5-6) nyomán)



2.19. ábra. Hidrofilia: 1. *Vallisneria spiralis* tollas bibéje, porzócsoportja és egy kinagyított antheridium metszete, 2. *Najas marina* porzós és termős virága, 3. *Zostera marina* porzós és termős virágai valamint fonalszerű pollenje (Kugler 1970 és Hegi 1907-1930 nyomán).

pollenfal kiszáradást gátló megvastagodásai (exine réteg), a pollen fonalszerű (*Zostera*), fajsúlya közel a vízzel megegyező, így nem a vízben úszva, hanem lebegve terjednek a pollenszemcsék (2.19. ábra). *Vallisneria spiralis* megporzási mechanizmusa már hosszú ideje ismert. A nőivarú virágok a víz felszínén úszva nyílnak ki. A hím virágzatot két takarólevél fedi, melyek éréskor szétnyílvá szabaddá teszik a porzóoszlopot. A hímvirágzat elválik a virágzati kocsánytól és a víz felszínre emelkedik. Itt nyílnak ki a pollent tartalmazó portokok. A pollen viszonylag nagy méretű ragadós csomócskákban jut a víz felszínére, majd a vízfelszíni áramlások szállítják a nőivarú virágok erősen szőrözött bibéire. A megporzást követően a nőivarú virágok alámerülnek és a víz alatt fejlődnek ki a termések.

Zoofilia

A zárvatermő fajok túlnyomó részénél illetve a nyitvatermők levezetett csoportjai esetében a megporzást viráglátogató állatok végzik. A viráglátogatók sokféle rendszertani csoportból kerülnek ki, ezért megporzás mechanizmusa is igen

sokféle. A megporzók legtöbbször nem célzottan a megporzás végett látogatják a virágokat, hanem, hogy (1) táplálékot, (2) fészeképítő anyagokat gyűjtsenek, (3) petét rakjanak, továbbá a viráglátogatásban szerepet játszhatnak (4) territoriális viselkedési (magaslatok) és (5) nemi kényszerek (utánzó virágok, szaganyagok) is.

A növények egyrészt optikai úton (virágszín, virágalak illetve egyéb specializált vizuális szignálok), illetve szaganyagok alkalmazása révén igyekeznek a pollinátorokat csalogatni. Ezek a folyamatok képezik a rovarmegporzás fő költségtényezőit. A növények sokféleképpen érik el azt, hogy a pollinátor csak egyféle, vagy kevésféle növényt látogatva, a depozíciós helyre juttassa a pollent.

Megporzási kapcsolatok

Számos állatcsoport áll a táplálkozási kapcsolaton túlmenően, megporzási és terjesztési kapcsolatban a növényekkel. A megporzási kapcsolatok egy rövid összefoglalását mutatja be a 2.4. táblázat.

Az ősi zárvatermők nagy bizonyossággal rovar megporzásúak voltak, ezen belül is a különféle bogarak általi megporzás tekinthető a legősibbnak. A jelenleg is élő bogár-megporzású fajokra (Magnoliaceae) jellemző, hogy kevés nektárt termelnek, olykor nincs is nektár, emellett igen nagy mennyiségű pollent produkálnak, melynek zömét a látogató fajok el is fogyasztják. A bogarak csupán kevés specializált módosulással (megnyúlt nyaki rész és prothorax) rendelkeznek, és gyakran a pollenfogyasztás mellett más növényi részekkel is táplálkoznak.

Más alkalmazkodási mechanizmusok is korán kifejlődtek. A *Listera cordata* virágai rothadó gomba-szagot árasztanak, ezáltal gombaszúnyogokat vonzanak a növényhez. A csöves virágszerkezet, ragadós pollen, színes és széles virágkehely, illetve a bőséges nektár, főként hosszú pödörnyelvű lepkefajoknak (szenderek) kedvez. Mindezen alkalmazkodási formák feltehetően mintegy 100 millió éve létrejöttek (Crawley 1986). Számos ismert mutualizmus, mint a méhek (*Apis*), dongók (*Bombus*), a madarak (*Trochilus*), illetve a denevérek segítségével zajló megporzás jóval fiatalabb.

A legegyszerűbb megporzási rendszerek esetében semmiféle specializáció sem figyelhető meg. A nektár és a pollen teljesen szabadon minden viráglátogató számára hozzáférhető. Másutt eltérő mértékű, és működésű specializációk

Megporzó	Virágzás ideje	Virágszín	Illat	Virágforma	Nektár
Bogarak	nappal és éjszaka	rendszerint fakó	gyümölcs	lapos v. kehelyszerű, sugaras szimmetria	jellegtelen
Döglégyek	nappal és éjszaka	bíbor-barna, zöldes	dög	lapos v. mély, radiális szimmetria, lehet csapda mérs. mély, radiális szimmetriájú	aminosavakban gazdag hexózokban gazdag
Zengőlegyek	nappal és éjszaka	változó	változó	lapos v. rövidcsövű, bilaterális v. radiális szimmetria	szacharózban, hexózokban gazdag
Méhek	nappal és éjszaka	változó, lehet vörös	édes	bilaterális v. radiális szimmetria	szacharózban, hexózokban gazdag
Szenderek	szürkület, éjszaka	fehér, halvány v. zöld	édes	mély, gyak. sarkantyú, radiális szimmetria	szacharózban gazdag
Pillangók	nappal és éjszaka	változó, rózsaszín	édes	Álló, radiális szimmetria, mély, sarkantyús	szacharózban gazdag
Denevérek	éjszaka	szürkés, halványzöld	dohos	lapos v. mély töleséres; radiális szimmetria; sok pollen; ágakon, törzsön képződő	hexózokban gazdag
Madarak	nappal	élénk, gyak. vörös	nincs	csőszerű, néha hajlott, radiális v. bilaterális szimmetria; gyak. csüngő	szacharózban gazdag

2.4. táblázat. Néhány zoofil rendszer.

figyelhető meg; olyan virágszerkezeti módosulások jönnek létre, amelyek a megporzók csak korlátozott köre számára teszik lehetővé a nektár elérését.

A specializáció három fontos következménnyel jár: (1) azáltal, hogy egyre szorosabb kapcsolat alakul ki a megporzó taxonnal, növeli a megporzás sikerességét, hiszen a specializáció következtében a megporzó egy vagy néhány faj illetve genus virágait látogatja. (2) Kevesebb pollen megy veszendőbe. (3) A specializáció a megporzó számára is előnyös, hiszen általa olyan forrást tud hasznosítani, ami a legtöbb faj számára nem hozzáférhető.

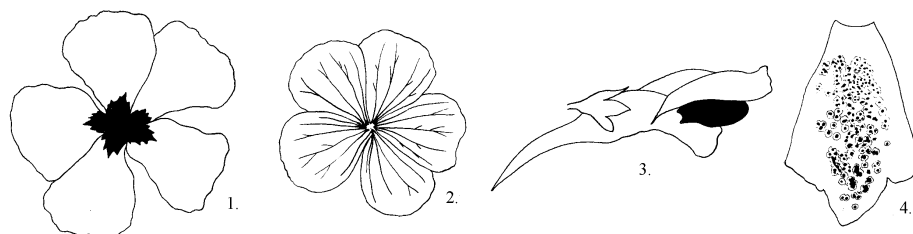
A legtöbb növényfaj virágzása a vegetációs periódus egy adott szakaszára esik, ez meghatározó jelenség arra nézve, melyik pollinátor követ generalista és melyik specialista stratégiát. A rovarok esetében gyakori a specializálódás, hiszen csak rövid ideig hasznosítják táplálékforrásként a nektárt és a pollent, illetve csak egyedfejlődésük bizonyos szakaszában (például a kifejlett nappali lepkék és molyok – ha egyáltalán táplálkoznak – zömében nektárt fogyasztanak). A hosszabb életű megporzók (madarak, emlősök) zömükben generalisták, az egyik táplálékul szolgáló faj levirágzását követően gyakran átállnak más fajra, illetve más táplálékra, hogy életben maradásukat biztosítsák.

Vizuális és kémiai szignálok

A növények virágaiban található táplálékforrások (pl. pollen, nektár) önmagukban nagyobb távolságból nem észlelhetők. Vizuálisan láthatatlanok (a pollen apró, a nektár színtelen folyadék), továbbá nem illatosak, vagy erős szagúak, így nagyobb távolságból szag alapján sem érzékelhetők. Hogy mégis sikeres csalogatóanyagok legyenek, ahhoz arra van szükség, hogy mind vizuálisan, mind olfaktometrikusan kiegészüljenek. Ezt a feladatot általában a jól látható szirmok és a messziről érezhető illatanyagok töltik be.

Vizuális szignálok

A virág színe és mintázata. Igen fontos, hogy a virág színezetében és/vagy árnyalatában elüssön a többé-kevésbé homogén zöld növényzeti háttértől. Legtöbbször a szirmlevelek nagyok színesek, míg a csészék kisebbek, zöldek. Vannak fajok, ilyen például a *Nymphaea alba* is, ahol a csészelevelek színe a szirmok színével megegyező fényes fehér, fokozva ezzel a szirmok hatását. A *Daphne* fajok esetében a szirmok teljesen hiányoznak, így itt a csészék



2.20. ábra. *UV* spektrumban látható virágmintázatok. 1. *Cistus villosus*, 2. *Geranium pratense*, 3. *Linaria vulgaris*, 4. *Digitalis purpurea* (Kugler 1970 nyomán).

színesednek meg. Előfordulhat azonban, hogy más virágalkotó vesz részt az optikai összehatás kialakításában. A *Thalictrum* fajok esetében a színes porzószalak, míg az *Euphorbia* fajok esetében a színes fellevelek pótolják a hiányzó szirmokat. Előfordulhat az is, hogy kontrasztosság fokozásában színes fellevelek/lomblevelek is részt vesznek. A kékestökű csormolya (*Melampyrum nemorosum*) esetében a kékes színű „üstök” hatékonyan kiemeli a sárga virágok színét. Előfordul az is, hogy a virág mintázata másmilyen normál és *UV* spektrumban, ezzel is segítve a viráglátogató fajok tájékozódását (2.20. ábra).

A virág alakja és mérete. A világ alakja fontos szerepet tölt be a megporzó fajok csalogatásában illetve abban, hogy a növény melyik megporzó csoportot részesíti előnyben (2.4. táblázat). Ritkák a lapos, térbeli tagoltságot nem mutató, korongszerű virágok, mint a milyenek a *Crataegus* fajok virágai. A legtöbb növény virága legalább kis mértékben hajtogatott, a szirmok gyakran hasogatottak illetve behajtottak. A tagoltságon túlmenően alapvető virágformák is megkülönböztethetők. A mindenféle térbeli szimmetria nélküli *amorf* virágok ritkák. Az ősbibb csoportokra jellemző a sok, és feltűnő szirmlevél jelenlétével jellemezhető *haplomorf* szimmetria (*Magnolia* genus). Gyakori a nem specializált megporzók csalogatására szolgáló *aktinomorf* szimmetria. Az aktinomorf virágok korongszerűek, laposak, sugaras szimmetriájúak. A *sztereomorf* virágok erőteljes térbeli szimmetria jellemzi (síkmetszetben gyakran sugaras szimmetria jellemzi ezeket a virágokat), ez a szimmetria figyelhető meg a *Campanula* fajok virágaiban.

A leginkább levezetett típusra bilaterális szimmetria jellemző. Ez a zygomorf virágtípus (*Lamiaceae*).

A virág figyelemfelkeltő hatása erősen függ a virág méretétől is. A virágok mérete igen tág határok között változhat. Az egyik csúcstartó a *Rafflesia arnoldii*, kb. 1 m átmérőjű virágokkal rendelkezik. Közép-Európában az 50 mm-nél nagyobb átmérőjű virágok ritkák (néhány példa: *Nymphaea alba* 60-80 mm, *Iris pseodacorus* 50-70 mm, *Calystegia sepium* 50-60 mm). A másik hatékony stratégia a nagy feltűnő virág kialakítása mellett a sok apró virágból kialakult virágzat, mely a nagyméretű virág illúzióját kelti. A fészkesek virágzatai (Nagy csöves virágokból álló fészkesvirágzat szélén hosszú, felületnövelő színes nyelves virágok) és az ernyősök összetett ernyői tipikus példák erre a stratégiára.

Kémiai csalogatás

A kémiai vagy „vegyi” csalogatás fedőnév alatt a szaganyagok kibocsátását és ízanyagok termelését szokták tárgyalni. Míg a szaganyagok segítségével a virág közepes vagy nagy távolságról is észlelhető, addig az ízanyagok közvetlen kontaktus során fejtik ki hatásukat. Míg tehát a szaganyagok a virág megtalálását segítik elő, addig az ízanyagok a nektár fogyaszthatóságát javítják, élvezeti értéket fokozzák - ezzel is elősegítve a gyakoribb viráglátogatást.

Illatanyagok. Az zoofil megporzású virágokból számos, eltérő szerkezetű vegyületet azonosítottak mint csalogatóanyagot. A teljesség igénye nélkül telítetlen alkoholok, aldehidek, ketonok, telítetlen zsírsavak, fenolok és más aromás vegyületek, és ciklohexánok is szerepet játszhatnak a virágok illatának kialakításában. A virágok illata ritkán ered csak egyféle anyagtól: az illat számos, gyakran eltérő szerkezetű anyag illatának összlete. Ezért a virágok illatát gyakran nem kémiai összetevőik alapján, hanem az ember által „felismert” szag alapján kategorizálják (pl. dögszagú virágok, gyümölcsillatú virágok).

Az illatanyagok kibocsátásának helye változatos lehet. Legtöbbször a szíromlevelek felszínén található gázcserenyílásokon keresztül jutnak a szabadba, de ez a mód nem kizárólagos. Emellett porzólevelek és a nektáriumok is képesek illatanyagok kibocsátására. A *Parnassia palustris* esetében például a porzólevelek illatoznak, míg a *Dictamnus albus* esetében az egész virágtájon megfigyelhető vöröses mirigyek választják ki az illóanyagokat.

Meg kell különböztetni a virágillat mellett megfigyelhető ún. pollenillatot is. A „pollenkitt” anyagai által okozott mellékillet jelentőségét az emeli ki, hogy a mézelő méh határozottan meg tudja különböztetni a pollenillatot a virág saját illatától. Nem meglepő módon a pollen illata a legkevésbé intenzív szélmegporzású és madármegporzású fajok esetében, míg a leginzetívebb azoknál a fajoknál, ahol a pollen a legfőbb csalogatóanyag.

Ízanyagok. Az ízanyagokról, különösen például a pollen ízanyagainakról nagyon kevés ismerettel rendelkezünk. A leghatékonyabb ízanyagok a virágok esetében különféle édesítőszerke, ennek megfelelően különféle cukrok (fruktózok, glukózok és szacharózok). A viráglátogatók általában az „édes” íz alapján ismerik fel a virág által nyújtott táplálékot.

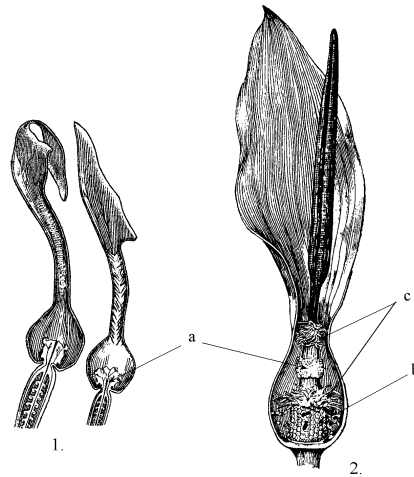
Csalogatás és csalás

Csapdavirágok. Egy egészen bonyolult mechanizmus figyelhető meg a csapdavirágokat hordozó növényfajoknál. Az *Aristolochia clematitis* esetében a virág, az *Arum* fajoknál az egész virágzat csapdává alakulva a sikeres megporzás elvégeztéig fogva tartja a megporzó rovar (2.21. ábra).

Imitátor virágok. A virágok egy része felépítésében, illatában úgy módosul, hogy számos olyan megporzót vonzhat magához, amelyek egyébként nem kifejezetten viráglátogatók.

Gombavirágok. A gombalegyek, gombaszúnyogok és például meztelencsigák megtévesztésére olyan virágok alakulnak ki, amelyek a talaj közelében nyílnak és alakjukban és színükben gomba termőtesteket imitálnak, illetve rothadó gomba szagot árasztanak. A rothadó gombát fogyasztó fajok, illetve a petéző ízeltlábúak végzik el a beporzást. Meztelencsigák porozzák be például az *Asarum europaeum* (kapotnyak) virágait.

Rovarformájú virágok. Egyes orchidea fajok rovarferomonokhoz hasonló anyagok kibocsátásával csalogatják a megporzó (hím) rovarokat. Gyakran a virágok is idomulnak a megporzó szervezetek testfelépítéséhez. Ennek különösen szép példáját láthatjuk az *Ophrys* genus fajainál. A bangófélek esetében a virág



2.21. ábra. Csapdavirágok: 1) *Aristolochia clematitis* idős és fiatal virága, 2) *Arum maculatum* virágzata, a. porzós virágok, b. termős virágok, c. szőrök (Kurszanov 1952 nyomán).

egy rovarnőstényt formáz (pl.: a légybangó esetében a mézajak megnyúlt, sötét színű és erősen szőrözött). A teljes pollenmennyiség, pollináriumok formájában, kis csomagocskaként a hím rovarra kerül, miközben az kopulációs mozgásokat végez.

Dögvirágok. Számos Diptera petéjét dögökbe helyezi, ahol a kikelő lárva fejlődése során a döggel táplálkozik. A növényfajok egy része kihasználja ezeket a fajokat, mint megporzókat oly módon, hogy virágai dögszagot bocsátanak ki, így csalogatva a petézni akaró nőstény legyeket, melyek a dögszagú virágokon mászkálva peterakás közben megporozzák azokat (pl. *Rafflesia* genus). Egyes fajok esetében az így lerakott petékből kifejlődő lárvák táplálék hiányában elpusztulnak, míg mások az igen gyorsan romlásnak induló, rothadó virágon táplálkozva ki tudnak fejlődni.

<i>Cerasus avium</i>	35
<i>Aesculus hippocastanum</i>	69
<i>Tilia cordata</i>	30 – 42
<i>Origanum vulgare</i>	76
<i>Lamium album</i>	42
<i>Lythrum salicaria</i>	52
<i>Veronica spicata</i>	40

2.5. táblázat. Rovarmegporzású virág nektár-cukortartalma (m/m %)(Kugler 1970 nyomán).

Viráglátogatás táplálékgyűjtési céllal

Nektár. A nektár a viráglátogató fajok elsődleges élelemforrása. A nektár lényegét tekintve egy töményebb-hígabb, szagtalan, édes oldat, amely 8-76%-ban tartalmaz cukrot. A legtöményebb a rovarporzású fajok esetében, míg nagy mennyiségű híg nektárt termelnek például a madárporzású virágok. Néhány koncentrációértéket találhatunk az 2.5. táblázatban. A nektár a cukrok (glukóz, fruktóz, szacharóz) mellett magas arányban tartalmaz szabad aminosavakat, kationokat, vitaminokat és enzimeket. A nektár az ún. nektáriumokban termelődik, melyeket izodiametrikus, plazmadús, vékony sejtfallal határolt sejtek alkotnak.

Pollen. A nektárt nem termelő fajok esetében igen nagy mennyiségben termelődik. Összetétele változatos, magas arányban tartalmaz zsírokat, fehérjéket, kisebb mennyiségben cukrokat, hamuanyagokat, enzimeket és vitaminokat. Néhány faj pollenadatait tartalmazza az 2.6. táblázat.

Táplálószőrök és táplálószövet. Néhány trópusi orchideafaj virágában fehérjében és zsírokból gazdag egyenes vagy enyhén hajlott ún. táplálószőrök fejlődnek. A szőrök alapi részén megvastagodott membránú sejtek, míg a felső részükön vékony falú sejtek figyelhetők meg. A két sejtípus találkozási vonalánál a szőrök könnyen letörnek, és így azokat a viráglátogató rovarok elfogyaszthatják. Egyes fajok esetében a szőrök sejtekre esnek szét és vastag rétegben boríthatják be a virágok alsó ajkait, pollenréteget imitálva, azonban az nem bizonyított, hogy ezt az „imitált” pollen csupán csalogatóanyag, vagy a viráglátogatók ténylegesen

<i>Rumex acetosa</i>	30000	181000
<i>Aesculus hippocastanum</i>	26000	181000
<i>Fraxinus excelsior</i>	12500	25000
<i>Plantago lanceolata</i>	7700	31000
<i>Sanguisorba minor</i>	7300	169000
<i>Zea mais</i>	3000	10000
<i>Cucurbita pepo</i>	3000	15000
<i>Calluna vulgaris</i>	2000	17000

2.6. táblázat. Néhány növényfaj pollentermelési adatai. (Kugler 1970 nyomán)

fogyasztják. A *Vanilla* fajok labellumán megfigyelhetők olyan pikkelyszerű harántállású sejtek, melyek magas arányban tartalmaznak fehérjéket, zsírokat és cukrokat. Ezt a típusú szövet feltehetően szerepet játszik a megporzó fajok táplálásában, ezért egyes szerzők táplálószövetnek nevezik. A szőrök és a speciális labellumszövet tápláló szerepe nem kellően alátámasztott.

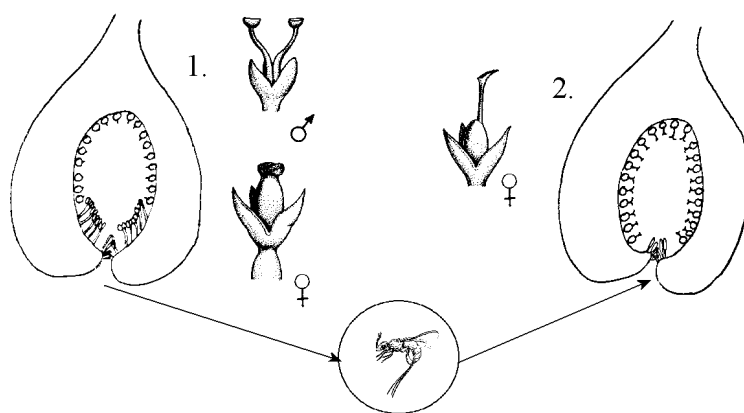
Fészekanyagok gyűjtése

Alkalomadtán viráglátogató fajok a virágokon fészeképítéshez felhasználható anyagokat is gyűjtenek. A szabóméhek (*Megachile* genus) fajai a fészküket lomb- és viráglevellel bélelik ki. Néhány trópusi orchidea virága viaszanyagokat választ ki, melyet Hymenoptera fészeképítési céllal gyűjtenek. Néhány trópusi *Euphorbia* faj, gyantyszerű anyagokat termel, melyet a viráglátogatók szintén fészeképítési alapanyagként gyűjtenek.

Peterakás

Egy egészen különleges megporzási adaptáció alakult ki a *Ficus carica* és megporzója a *Blastophaga glossorum* nevű fügedarázs között. A fügevirágzat egy urna alakú viszonylag zárt képződmény, melynek belső falán ülnek a virágok. A *Ficus*-nak két egymástól némileg eltérő felépítésű virágzata van. Az első típusban az urnanyílás közelében hímvirágok, míg az urna bejáratától távolabb fejletlen, rövid bibeszállal rendelkező nőivarú virágok, ún. gubacsvirágok fejlődnek. A másik típusú virágzatban a szájadékhoz közel fejletlen hímvirágok, attól távolabb hosszú bibeszálú nőivarú virágok helyezkednek el. (2.22. ábra). A füge esetében

az év során több virágzási periódus is megfigyelhető. Az első virágzási periódus során kizárólag az 1. típusba sorolható virágok fejlődnek. A fügedarázs bejutva a virágzaton lévő nyíláson keresztül belepetézik a gubacsvirágokba. A fügedarázsak lárvái a gubacsvirágban táplálkozva fejlődnek ki. A kifejlett egyedek kibújását megelőzően a virágzatban található hímvirágok beérnek és a portokok felnyílnak, így a kijutó darázsok testfelületére jelentős mennyiségű pollen jut. A darázsok



2.22. ábra. A füge és a fügedarázs mutualisztikus kapcsolata. 1. Az első típusú fügevirágzat a hímvirág és a gubacsvirág kinagyított vázlatával, 2. a második típusú fügevirágzat a hosszú bibeszálú nőivarú virággal. További magyarázatot lásd a szövegben. (Kugler 1970 és Schulze et al. 2002 nyomán)

ezt követően az ekkor nyíló második típusú virágokba másznak be. A nőtények a petéiket nem tudják belerakni az itt található nőivarú virágokba, mivel ezek bibeszálai hosszabbak, mint a fügedarásak petecsövei, így a megporzást követően ezekben a virágokban magok tudnak fejlődni.

Megporzási siker maximalizálása

Alkalmazkodás kieroszakolása. Entomofil megporzás esetében a rövid szájszervekkel rendelkező fajok (legyek, bogarak) olyan fajok esetében végezhetik a megporzást, ahol a nektáriumok szabadon hozzáférhetőek. Az ide sorolható fajok virágai aktinomorfak, és túlnyomórészt fehér színűek. Számos ernyős és rózsaféle tartozik ide. Vannak olyan virágok, amelyek úgy módosultak,

hogy másodlagosan bilaterális vagy részaránytalan szimmetriájuk következtében a nektáriumok a virágban mélyen találhatóak. Az ilyen fajok nektárjának hasznosítására (koevolúció) megnyúlt szájszervű rovarcsoportok jöttek létre (méhek, poszméhek, darazsak, lepkék).

Időzített virágzás. Sok faj választja azt a stratégiát, hogy más tömeges fajjal egy időben nyílik. Ennek számos előnye lehet. A sok együtt nyíló virág nagyobb ingerforrást jelent, mint a magános virágok. A nektárt termelő virágok közé elegendő nektárt nem termelő entomofil fajok virágait nagyobb eséllyel porozzák be. A nektárt nem termelő fajok virágai hasonlónak válnak a nektártermelő fajok virágaihoz, így becsapva a beporzókat. A nektártermelés megszüntetése jelentős költségtől kíméli meg a növényt, a megporzási siker mégis biztosított.

Önbeporzás és elkerülése

A kolonizáció, vagy más okokból előálló pollenlimitáltság esetén a növényfajok egy része az önmegtermékenyítést választja. Ennek előnye, hogy már egyetlen egyed képes életképes magokat létrehozni. A másik előnye, hogy nincs szükség bonyolult és költséges florális apparátusra, nem szükséges pollinátor, így az ilyen megtermékenyítés kevésbé függ a külső környezeti körülményektől (gyakori lehet a kleisztogámia). Az ár ettől függetlenül némely esetekben magas lehet, hiszen káros recesszív allélek kifejeződésével a fitness és alkalmazkodóképesség csökkenhet.

Az önbeporzás-önmegtermékenyítés kikerülésére, és az idegenbeporzás elősegítésére számos morfológiai és viselkedési adaptáció jött létre. Ezek közül néhányat ismertetünk az alábbiakban:

Autoinkompatibilitás. Számos esetben a megtermékenyülés nem lehetséges saját pollen segítségével. Ezt a jelenséget *autoinkompatibilitás*nak nevezzük. Előfordul a keresztesvirágúak több nemzetségében (*Cardamine*, *Brassica*), a pillangósoknál (*Fabaceae*) és fészkeseknél (*Asteraceae*) is.

Dichogamia. Egyazon virágon illetve virágzaton belül a hím és női ivartáj eltérő időpontban válik éretté. Proterandria esetében a hím ivartáj válik először éretté, a portokok nyílásakor a bibe még zárt állapotban van, majd a porzólevelek

leszáradását követően bomlik ki (*Geranium molle*). A *Luzula campestris* proterogyn virágokat hoz, tehát először a termőtáj válik éretté, majd a megporzást követően bomlanak ki a portokok. Virágzatok esetében a virágtájak érésének időbeli szeparálódásán túl térbeli elkülönülés is megfigyelhető. A virágzatban található egyivarú virágok a virágzat felső- illetve alsó részén foglalnak helyet. A *Plantago lanceolata* esetében a virágzat alsó részén helyetfoglaló porzós virágok bomlanak ki először, majd felfelé haladva ezt követik a nőivarú virágok. A *Sanguisorba minor* esetében ez pont fordított. A virágzat csúcsán található nőivarú virágok nyílnak a legkorábban, majd a virágnyílás a virágzat alapi része felé haladva zajlik, míg végezetül a legalsó hímvirágok nyílnak ki.

Herkogamia. A virágon belül a porzó és a termőtáj térben szeparálódik egymástól. Ennek egyik esete, amikor a virág széttagolódik és a porzó és termőtáj térben áthelyeződik eltérő szirmkörre. Ez a jelenség figyelhető meg az *Iris* genus virágai esetében. Egy másik lehetőség a *heterostylia*. Egyazon faj esetében többféle típusú virág fejlődik. A *Primula elatior* esetében két eltérő felépítésű virág alakul ki. Az egyik virág esetében a bibeszál rövid, a pártacsó alsó harmadáig ér, míg a porzók közvetlenül a pártacsó szája körül ülnek. A másik típusban a bibeszál hosszú és kilóg a pártacsóból, míg a porzók a pártacsó belsejében, annak közepe táján ülnek.

Diklinia. A virágok kizárólag egyivarúak; vagy hím vagy nőneműek. Ha a hím és nőivarú virágok egyazon növényen helyezkednek el, abban az esetben egylakiságról vagy *monoecia*-ról, ha különböző növényen találhatók *dioecia*-ról vagy kétlakiságról beszélünk. Eglaki növény például a *Corylus avellana*, míg kétlaki a *Taxus baccata*.

Ivartalan szaporodás

Az ivaros szaporodás a növényvilágban nem kizárólagos szaporodási mód. A növények körében igen elterjedt az ivartalan szaporodás, melynek során az új egyed rekombináció nélkül jön létre, és ennek megfelelően az anyaejed genetikai állományával teljesen identikus génállománnyal rendelkezik, azaz a klónjának tekinthető.

A növényvilágban két ivartalan szaporodási forma terjedt el, az aszexuális (megtermékenyítés nélküli) magképzés vagy agamospermia, és a klonális szaporodás.

Aszexuális magképzés

Az aszexuális magképzésnek vagy *agamospermiának* három fő típusát különíthetjük el: a *diplospóriát*, az *apospóriát* és a *járu lékos* vagy *adventív embrióniát*. A normál ivaros szaporodás esetén a redukciós osztódással létrejövő utód n haploid kromoszómaszerelvényvel rendelkezik. A megtermékenyítést követően az apai és az anyai n haploid szerelvény párba rendeződésével alakul ki a testi sejtekre jellemző $2n$ diploid szortimentum.

Apospória esetében a meiózis ugyan megtörténik, de a létrejövő haploid sejtek degenerálódnak és egy diploid (poliploid) sejt fogja képezni az embriót. A diplospória esetében nem történik meg a meiózis, tehát nem fog a $2n$ diploid szortimentum redukálódni, így meiózis nélkül egy diploid sejtből képződik a mag. Az adventív embriónia esetében történik ugyan meiózis, de a normálistól annyira eltérő módon, hogy sem az embriózsák, sem az ovum nem jön létre, és emiatt szomatikus ($2n$) sejt fogja képezni a létrejövő utódot.

Az agamospermia a nyitvatermők esetében nem ismert, és a zárvatermők körében sem túlzottan gyakori (10–15%). Zárvatermőknél főleg az Asteraceae, a Poaceae, a Rosaceae családokban fordul elő. Aszerint, hogy mennyire kizárólagos ez a szaporodási forma, beszélhetünk fakultatív agamospermiáról, ami kedvezőtlen körülmények az ivaros szaporodás elmaradásával következik be. Az obligát agamospermiával szaporodó fajok általában triploidok vagy tetraploidok, így a sikeres megporzás, illetve a megtermékenyítésre képes pollen képzése szinte kizárt.

Az agamospermia kialakulásához vezethet a hibridizáció, a poliploidia, elősegítheti kialakulását a beltenyésztés és a pollen-limitáltság egyaránt.

Hibridizáció: Közelrokon fajok hibridizációja során létrejövő növényegyedek erőteljesekek, hosszú életűek, részben vagy teljesen sterilek, ami megteremti az agamospermia feltételeit.

Polyploidia: A triploid illetve poliploid genom képes arra, hogy a diploid genomban kifejeződő káros mutációk kifejeződésének esélyét csökkentse. A polyploidia emellett olyan eseményekkel kapcsolatos, mint megváltozott

szekunder metabolizmus, megnövekedett magméret és életképesség, valamint néha életforma-váltás (egyéves – évelő).

Fenotipikus plaszticitás: Beltenyésztett populációban az aszexuálisan szaporodó egyedek nagyobb vitalitással, és ebből kifolyólag jelentős szelekciós előnnyel bírnak, mint az egymás között ivarosán szaporodó egyedek. A pánmixis ebben az esetben káros recesszív allélokombinációk kifejeződéséhez vezethet. Az előbbiekből következően az aszexuálisan szaporodó egyedek utódai nagyobb sikerrel képesek fennmaradni, túlélni, mint pánmiktikus társaik (itt a rekombináció háttérbe szorítása a fennmaradás kulcsa).

Pollen limitáció: Pollen limitáltság esetén azok az egyedek képesek szaporodni, amelyeknél egy agamospermiára hajlamosító mutáció is kialakult, hiszen ezek a pollen teljes hiánya mellett is képesek életképes utódokat létrehozni.

Az agamospermia előnye röviden: magképzés megporzási ráfordítás nélkül (vö. a megporzást és az ivaros szaporodás költségeivel). A meiózis költségének „megspórolása” a rekombináció elmaradását eredményezi, ami csökkent genetikai variabilitást okozhat. A kolonizálók esetében határozott előnyt jelent az agamospermia (egyetlen megtelepedő egyed is alapíthat populációt), de a kolonizáció sikeréhez önmagában nem elegendő.

Klonális szaporodás

A növényi test alapvetően moduláris felépítésű, ahol az egyes szerveket moduloknak tekinthetjük. A klonális szaporodást lényegében nem más, mint a vegetatív modulok önállósulásán keresztül megvalósuló ivartalan szaporodás.

Genetikai értelemben tehát a klonális fajoknál egy növényegyed az, amely egy zigótából képződött, ezt *genetnek* nevezzük. A genet általában több klónból áll, melyek egymástól morfológiailag elkülönültek, ezek a *rametek* (2.23. ábra). A legtöbb faj esetében a rametek szemiautonómok, tehát anyagcseréjükben csak részlegesen váltak függetlenné egymástól, de ritkábban lehetnek teljesen függetlenek is.

A klonális szaporodási stratégia igen sikeres és elterjedt. Egymástól függetlenül számos nem rokon növénycsoportnál kialakult. A zárwatermők csaknem 1/3-a képes valamiféle klonális szaporodásra, és ezen belül is csaknem a fajok fele elsődlegesen ezt a szaporodási módot részesíti előnyben. Észak-Amerika

egyszikű fajainak közel 70%-a klonális szaporodású. Bár a klónok relatíve rövid életűek, maga a genet több ezer évig is fennmaradhat. Gyakoribb évelő fajoknál, ritkán figyelhető meg egy- és kétéves növények esetében.

Fás- és lágyszárú fajok egyaránt lehetnek klonális szaporodásúak. A lágyszárúaknál a klasszifikáció szempontjai: (1) a klón szöveti eredete (hajtás, vagy gyökér eredet), (2) a képződés helye (a föld felett- vagy alatt képződik), (3) a raktározó szerv típusa (pl. hagyma, gumó stb.) és (4) a rameteket összekötő struktúrák (inda, sztóló stb.) tartóssága és hossza.

A fásszárúak esetében kicsit más megfontolások dominálnak. Kétféleképpen jöhet létre fásszárúak esetében új ramet: a hajtásstruktúrák gyökérprimordiumot képeznek, vagy a gyökérképleteken jelennek meg hajtásrügyek. Így kétféleképpen képződhetnek új a rametek: egyrészt a szétágazó gyökérzet által képzett új hajtások által, illetve általában a földre hajló, vagy a felszínen kúszó hajtások legyökerezésével. Az első típus majdnem kizárólagosan a zárwatermő fajokra jellemző, míg a nyitwatermők inkább az utóbbi típusba sorolhatók (már ahol ilyesmi előfordul).

A klonális növények főbb tulajdonságai

Egyedfejlődés és térszerkezet. A megtelepedett genet elvileg végtelen számú ramet képzésére képes. A genet öregedése gyakran nem kimutatható, új rametek akár több ezer évig is képződhetnek. Ennek következtében a genet élettartama, mérete, illetve a képzett rametek száma rendkívül nagy lehet. A hosszú élettartam és a nagy testméret következménye, hogy a klonális fajok sokáig jelen vannak egy adott területen, ezáltal stabilizálják a társulás szerkezetét, megakadályozzák az új fajok betelepülését (különösen jellemző ez a monodomináns foltok képzésére hajlamos, phalanx stratégiát követő fajokra). A rametek térbeli eloszlása szabályszerű térbeli struktúrát mutat. A térbeli kiterjedés mértéke és iránya szabályozható. Természetesen az újonnan létrehozott rametek elhelyezkedése függ a korábbi rametek térbeli helyzetétől. Egyes fajok képesek a környezeti hatások függvényében a rametek átrendezésére illetve a ramet-denzitás szabályozásra.

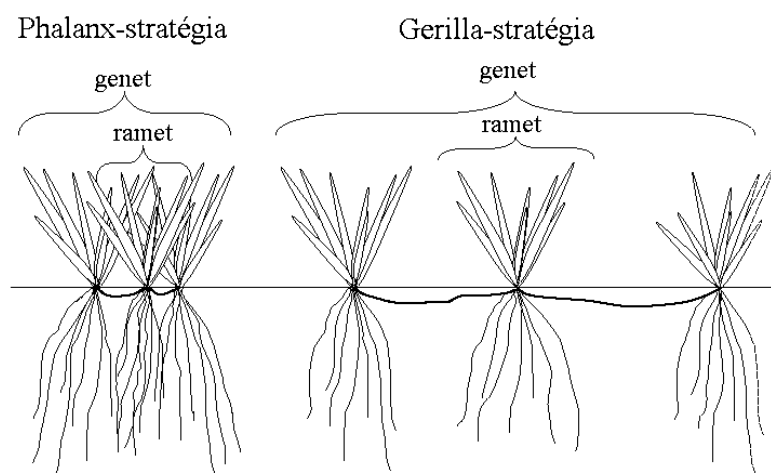
Rametek szinkronizált működése. Az egy genethez kapcsolódó rametek gyakran kialakulásuk után is kapcsolatban maradnak egymással. Ennek következménye, hogy a kapcsoló struktúrákon keresztül továbbra is működésbeli

kapcsolatban maradnak egymással. Így a rametek között víz, tápanyagok (szerves asszimilátumok és szervetlen sók) szállítása valósul meg. A fizikai kapcsolat lehetővé teszi a szabályozott tápanyagelosztást (az abiotikusan, vagy biotikusan stresszelt rametek több forráshoz juthatnak), illetve a fenológiai szinkronizációt.

Klonális és ivaros szaporodás. A klonális szaporodás a kisléptékű terjedést és a lokális fennmaradást biztosítja (speciális raktározó-kitartó és szaporító képletek). Lehetővé teszi, hogy egy sikeres genotípus számos másolatban elterjedve gyorsan elfoglalja a számára megfelelő életteret. A generatív szaporodás ezzel szemben főleg a távolsági terjedést és az abiotikus és biotikus környezethez történő idomulást segíti elő. Új genotípus kombinációk létrejöttén keresztül új tulajdonságokkal rendelkező genetek létrejöttét segíti elő.

A klonális növekedés előnyei és hátrányai

A klonális fajok magas növekedési és szaporodási rátával jellemezhetők. Az intenzív növekedés és a plasztikus szaporodási képességük (egyidejű vegetatív és generatív szaporodás) révén gyorsan és hatékonyan képesek új források kiaknázására. Az egymással kapcsolatban álló rametek között megvalósuló tápanyag-elosztás hatékonyabb térkihasználást és alacsonyabb mortalitást eredményez. A klonális telepek képesek a források egyenetlen térbeli eloszlását pufferelni, egyenletes és összefüggő növényzeti felszínt létrehozni, így meg tudják akadályozni más fajok betelepülését. Stabil környezeti feltételek mellett a klonális fajok zömmel vegetatívan szaporodnak, ennek következtében nincs ivaros szaporodási költség (vö. az ivaros szaporodással). A klonális szaporodás legfontosabb hátránya a csökkent mértékű ivaros szaporodási képességből adódik. Az ivaros szaporodás visszaszorulásával megszűnik a rekombináció eredményeként kialakuló variabilitás, ami csökkent mértékű plaszticitáshoz vezet. Emiatt a klonális stratégia nem előnyös az olyan életterekben, ahol gyakran változik a biotikus és abiotikus környezeti háttér. A rametek a tápanyagmegosztottság miatt fokozottan egymásra utaltak, így a telepek eléggé sebezhetőek, a közvetlen összekapcsoltság következtében a patogének jobban tudnak terjedni.



2.23. ábra. Kétféle stratégia: a phalanx és a gerilla (Booth et al. 2003 nyomán).

Kétféle stratégia: phalanx és gerilla. A *gerilla* stratégia lényege, hogy a maximális terjedőképességre alapozva a faj igen invazív, sok helyre eljut. Sok hajtást fejleszt, de kedvezőtlen időszakokban felhagyja a területet. A *phalanx* stratégia a lassú előrenyomulást, egy terület maximális elfoglalását, kiaknázása jelenti (2.23. ábra).

2.4. Szeneszencia

Ha a növényt olyan mértékű biotikus (például fogyasztók, paraziták általi), vagy abiotikus (például fagy, vízelöntés) stressz éri, amelyet nem képes kompenzálni, akkor az a növény pusztulását eredményezi. Nehéz azonban azt belátni, mi az oka annak, hogy a növények az életciklusuk végén, mindenféle külső kényszerítő hatás hiányában előregednek, és elpusztulnak. A szeneszencia lényegében egy olyan belsőleg kontrolált leépülési folyamat, mely végül egy adott növényi részlet, szerv, vagy a teljes növényi szervezet pusztulásához vezet. A szeneszencia pontos okát nem tudjuk; az előregedés okaiként a legtöbbször káros mutációk felhalmozódását, a termőhely kimerülését, allelopatikus kemikáliák, káros anyagcseretermékek felhalmozódását szokták felhozni magyarázatként. Előfordulhat, hogy a szeneszencia a korábbi életszakaszok történéseire vezethető

vissza. A korai termésérlelés, mint azt korábbiakban láttuk, gyakran az önfenntartó folyamatok és a növekedés rovására történik. Az elégtelen létfenntartás, akár a mutációk eliminálásának elmaradása, akár például a méregtelenítési-kiválasztási folyamatok elégtelensége által, akár - hogy kapcsolódjunk az első mondatokban taglaltakhoz - a biotikus és abiotikus hatásokra adott kompenzációs válasz elmaradása révén szeneszenciát eredményezhet.

Szeneszencia egyéves fajoknál

Kétféle hipotézist szoktak említeni: a *halálos hormon* hipotézist illetve a *tápanyag éhség* elméletét. Az előbbi feltételezi, hogy az egyéves növények gyors elöregedése, halála programozott jelenség és leginkább hormonális szinten kontrollált. A tápanyag éhség elmélete a virágzás utáni tápanyagéhséget, tehát a reprodukzív folyamatok által okozott tápanyaghasznosítás-eltolódást teszi az elöregedésért felelőssé. Tehát a reprodukzív folyamatok elvonják a vegetatív szervek által felvett (víz és ásványi sók), illetve előállított (fotoszintézis) tápanyagokat, és ezzel korlátozzák az önfenntartó folyamatokat. Ezt látszik alátámasztani az is, hogy vannak fajok melyeknél ha a virágokat eltávolítjuk, akkor a szeneszencia elmarad. Ez ellen szól azonban, hogy (1) nem mindig figyelhető meg a tápanyagok szintjének csökkenése az adott vegetatív szervekben, (2) többlettápanyagok adása nem késlelteti, illetve nem állítja le az öregedési folyamatot, (3) szeneszencia gyors és nem elhúzódó folyamat, mint ahogy azt tápanyaghiánnyal összefüggő más jelenség esetén általában tapasztalhatjuk. Míg végül a szeneszencia kialakulásában (4) tápanyag-ellátottságtól független tényezőket (pl. fotoperiodizmus) is azonosítottak. Ezek a tények a szeneszencia programozottságát látszanak alátámasztani.

Szeneszencia többéves fajoknál

Nehezebb feladat a többéves fajok esetében a szeneszenciára magyarázatot találni. Részben azért is, mivel nehéz a kor és méret hatásait szétválasztani. A növényi test növekedésével fiziológiailag egyre inkább leépül (Watkinson 1992). Az asszimiláló szövetek mennyisége is emelkedik, ezek fenntartásához egyre nagyobb mennyiségű vízre és ásványi anyagra van szükség, a tápanyagok szállítása a felvétel vagy előállítás helyétől egyre messzebbre (illetve magasabbra) történik. A nagyobb növény a predátorok és paraziták számára egyre kívánatosabb

célponttá válik (nagyobb ingerforrás). Magyarázatot jelenthet a szilárdító elemek szétesése, a sejtek normális működését akadályozó melléktermékek, mérgeanyagok felhalmozódása (nincs kiválasztás). Két elméletet állítottak fel a hosszú élettartamú növények szenescenciájának magyarázatára. Az egyik elmélet a káros mutációk felhalmozódását teszi felelőssé a szenescencia kialakulásáért. A másik olyan géneket tart az öregedés okozóinak, melyek az életciklus elején a szervezet fitnessét növelik, a végső szakaszban pedig pontosan ellentétesen hatnak.

3. fejezet

Környezeti tényezők és alkalmazkodás

A növények elterjedését és életmenetét alapvetően abiotikus tényezők határozzák meg. Ezeket az abiotikus tényezőket klasszikusan három csoportra szokták osztani: klimatikus vagy másnéven atmoszferikus tényezőkre (fény, hő, csapadékvíz stb.), edafikus tényezőkre (talaj/víztér kémiai és fizikai sajátosságai) és orografikus, vagy relief tényezőkre (kitettség, lejtés) (Braun-Blanquet 1951).

Ezek a tényezők együttesen hatva felelősek egy-egy élőlényközösség abiotikus környezetének kialakításáért, mégis a legtöbb esetben az egyes komponenseket egymástól elkülönítve tárgyalják. Ezt egyrészt tudománytörténeti okok, másrészt a környezeti tényezők kölcsönhatásainak bonyolultsága indokolja. Az alábbiakban a környezeti tényezők infraindividuális és egyedszintű hatásait mutatjuk be főbb vonalakban.

Klimatikus faktorok

3.1. A légkör

A légkör (atmoszféra) összetett gáztömeg, melynek összetétele a Föld egész felszíne mentén közel állandó. Ez az állandóság egyrészt annak köszönhető, hogy amíg a légkör egyes gázalkotói megkötődnek (CO₂-fixáció, oxidációs folyamatok), addig más folyamatokban jelentős mennyiség szabadul fel belőlük

(szerves anyagok bomlása, fotoszintézis), másrészt a légkörben igen intenzív keveredési folyamatok a lokálisan kialakuló különbségeket viszonylag hatékonyan kiegyenlítik. Ez természetesen nem jelenti azt, hogy a légkör komponenseinek aránya időben állandó. Mind földtörténeti léptékben, mind az emberi tevékenység következtében a légkör összetétele jelentős változásokon ment/megy keresztül.

A légkör 78% nitrogént, 21% oxigént, 0,9% argont, és 0,03% széndioxidot és emellett más gázokat (egyéb nemesgázok, vízgőz, metán stb.) tartalmaz. Az atmoszféra emellett ásványi anyagokat (por) és szerves szennyezőket is tartalmaz.

A nitrogéngáz a biogeokémiai folyamatokban kis jelentőséggel bír, hiszen közvetlenül kevés élőlénycsoport hasznosítja (nitrogénfixáló szervezetek). A nitrogénkörforgásba zömmel a nitrogénkötő szervezetek tevékenysége útján, kisebb részben abiotikus folyamatok révén (nitrogén-oxidok, villámlás) kerül be.

Az oxigén közvetlenül hasznosul a bioszférában, lehetővé téve a respiráció folyamatában a növényi és állati élet számára a szerves anyagok oxidációját. A zöld növények kivételével (biológiai oxidáció során oxigén megkötése, míg a fotoszintézisben oxigén felszabadítása vízből) az oxigén oxidációs folyamatokban megkötődik. A légkör oxigénszintje mindig fedezi az élő szervezetek oxigénigényét, így nem limitáló tényező, bár a talajban és a víztestekben gyakran alakul ki oxigénhiányos állapot. Az oxigénhiány néhány fokozottan alkalmazkodott fajcsoport kivételével (mangrove fajok, mocsárciprus) a szervesanyag-termelés csökkenéséhez és a teljes anyag- és energiaforgalom redukálódásához vezet.

A széndioxid a biológiai oxidációs folyamatokban nagy mennyiségben szabadul fel. Ezt ellensúlyozza, hogy a növények a szervesanyag-termelés folyamatában szénforrásként a légkör széndioxidját felhasználva jelentős mennyiséget kötnek meg belőle. A növényi szervesanyag-termelés évszakosan és napszakosan is fluktuál, ennek következtében a széndioxid szintje az alsó légrétegekben szintén év- és napszakos ciklicitást mutat.

A széndioxid-koncentrációja a talajközeli légrétegekben nyáron alacsonyabb, mint télen, és napközben is alacsonyabb, mint éjjel. Az erdőkben széndioxid koncentráció a színteztettségnek megfelelően változik: a koncentrációja a talajközeli régióban a legmagasabb (avarbomlás), és a koronaszintben a legalacsonyabb. A széndioxid mennyisége klimatikusan is fluktuál. Magasabb a széndioxid koncentráció a csapadékos és meleg években, mint hideg és száraz időszakokban.

A széndioxid-koncentrációjában az egyes növényzeti formációk esetében is tapasztalhatók különbségek. A széndioxid koncentráció erdős területeken magasabb, mint nyílt közösségek esetében, a lombhullató erdőkben magasabb, mint a tűlevelű erdőkben, és a trópusi esőerdőkben a legmagasabb. Ennek oka az eltérő intenzitású szervesanyag-lebomlás.

A széndioxid nagy hőkapacitása révén meghatározó szerepet játszik a légkör hőháztartási folyamataiban. Természetes körülmények között a széndioxid a légkör és a talajfelszín hőháztartás-szabályozásának kulcsa. Nem véletlen tehát, hogy a széndioxid-koncentráció emelkedése a légkörben a Föld átlaghőmérsékletének emelkedését eredményezi (üvegházhatás).

A szél hatásai

A szél tengerparti térségekben, nagy nyílt füves területeken, exponált fennsíkokon kulcsfontosságú vegetációformáló erő. Felszíni képződmények erodálásában (defláció) és új felszíni formák kialakításában (dűneképzés) egyaránt szerepet játszik. A domborzati viszonyokkal együtt meghatározza egy terület csapadékjárását. Csökkentheti a talaj nedvességtartalmát (szárító hatás). A szél fontos szerepet tölt be továbbá a növényi növekedési formák kialakításában (szélnyomás, párnanövények) éppúgy, mint a növénytakaró táji léptékű formálásában (erdőhatár kialakítása). Részt vesz a terjedési folyamatokban (anemochoria) és a megporzásban (anemofília) is.

3.2. A fény

A fény a szerves élet számára a legfontosabb energiaforrás. A napfény a növényi szervezetben direkt módon mint hőenergia, vagy indirekt módon, kémiai kötések formájában (fotoszintézis) mint „fényenergia” hasznosul. A napból érkező fény összetett sugárzás, hosszúhullámú komponense (750 – –3000 nm) „hőként” fejt ki hatását a növényi szervezetre (szövetek, szervek felmelegítése), míg rövidebb hullámhosszú komponensek (380 – –750 nm, ezen belül a *PAR*) „fényenergiaként”, a fotoszintézisben hasznosulnak. A hő mint ökológiai faktor élő szervezetekre gyakorolt hatásait külön fejezetben mutatjuk be, azonban a napból érkező direkt hősugárzás hatásait ebben a részben tárgyaljuk, nem választva külön a fény egyéb hatásaitól. A légkör külső részére érkező sugárzás intenzitása

közel állandónak tekinthető (szoláris koefficiens = $8,12 \text{ J/cm}^2\text{min}$), változásai kiszámíthatók, hiszen a Föld forgásának, tengelyferdeségének, a Nap körüli keringés periódusidejének, a Nap-Föld távolságnak függvénye, melyek eléggé pontosan számíthatók.

A Föld felszínre érkező fényenergia intenzitása erősen változó. A fényintenzitás függ egyrészt a napsugarak beesési szögétől (amit a földrajzi szélesség és a domborzat is befolyásol), a földfelszín feletti légréteg vastagságától, a légréteg sűrűségétől, a felhőzettségétől, a légkör vízgőztartalmától, és a napszaktól. A földfelszínre, illetve a növényi felszínre érkező fény mennyisége nagyjából $5-5,4 \text{ J/cm}^2\text{min}$ -nek adódik.

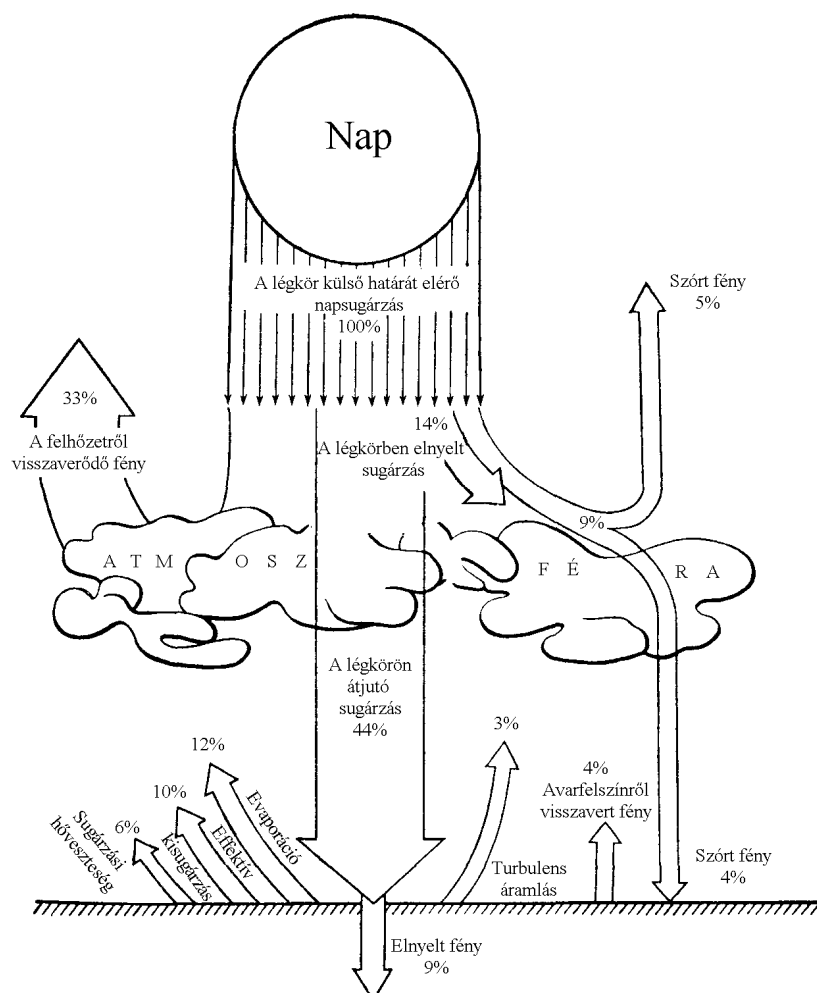
A légkörbe érkező fényenergia egy része a felhőzetről visszaverődik, illetve más része a légköralkotókon szóródik, elnyelődik, más energiaformákká (pl. hőenergia) alakul. Így a teljes sugárzás mintegy 50%-a jut csak a földfelszínre. A felszínre érkező sugárzás egy része visszaverődik, más része a párolgás és párologtatás energiaigényének fedezésére fordítódik, továbbá jelentős része a leveleken elnyelődve a fotoszintetikus folyamatok során hasznosul (3.1. ábra).

Ökológiai szempontból a fény minőségi összetétele (szín és hullámhossz), intenzitása, a felületegységre eső fényintenzitás (fény- és árnyékadaptált növények), a fénysugarak beesési szöge és iránya (fototropizmus és az alacsonyabbrendűeknél megfigyelhető fototaxis), illetve a megvilágítás időtartama és periodicitása (fotoperiodizmus) különösen hangsúlyos.

A fény minőségi összetétele

A Naptól érkező elektromágneses sugárzás csak kis része az emberi szem számára látható fény (400–780 nm). A fotoszintézis céljaira hasznosítható sugárzás a földfelszínre érkező direkt napsugárzás mintegy 35%-a, az úgynevezett fotoszintetikusán aktív sugárzás (*PAR*), ami a 380–720 nm közötti hullámhossztartomány. Ezen a tartományon belül a maximális fiziológiai aktivitásúnak a 600–700 nm-es tartományt kitevő narancsvörös fény tekinthető. Emellett mintegy fele olyan aktív, de a klorofil által abszorbeált fény a 400–500 nm-es hullámhosszú kék-lila fény spektrum. A *PAR*-nak a legkevésbé aktív tartománya a 500–600 nm hullámhossztartományú zöld fény.

A 100–400 nm-es hullámhossztartományt ultraibolya, vagy ibolyántúli sugárzásnak nevezzük. A 300–400 nm-es hullámhossztartományú



3.1. ábra. A napsugárzás energiamérlege (Sukachev et Dylis 1964 nyomán).

UV – A sugárzás csökkenti a növények növekedését, a 300 nm alatti hullámhossztartományba eső *UV – B* és *UV – C* pedig nagy intenzitásban letális az élő szervezetek számára, bár ez utóbbi hullámhossztartományt a felső légrétegek kiszűrik (ózonpajzs).

Az infravörös sugárzás a 780 nm feletti hullámhossz-tartomány (780–3000 nm), ami lényegében „hosszúhullámú” hőszugárzás. A pigmentek által

abszorbeált 780–1000 nm-es hullámhossztartományú infravörös sugárzásnak elhanyagolható az élettani jelentősége. Az 1000 nm-nél nagyobb hullámhosszú infravörös sugarakat a növényi szövetekben levő víz abszorbeálja, így a növényi szövetek hőgazdálkodásában vesz részt.

A fény hatásai és alkalmazkodás

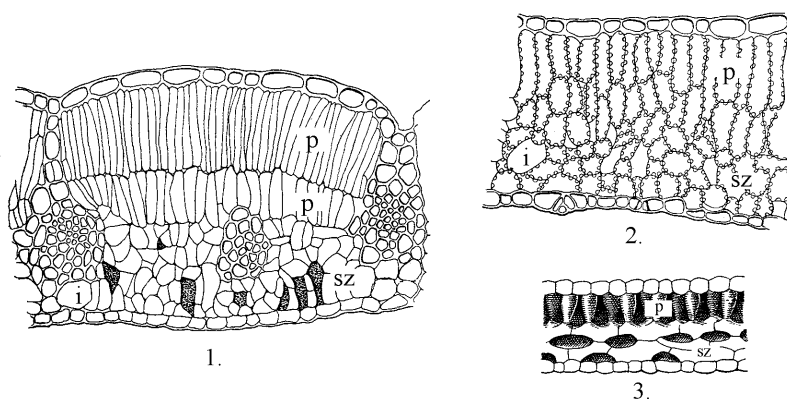
A fény azon környezeti források közé tartozik, ami nem halmozható fel és nem is raktározható. A növényi szervezetben a (1) felépítő anyagcsere egyik kulcsfaktora, fény nélkül a klorofill képződés, és a széndioxid asszimiláció elképzelhetetlen. A fény emellett a (2) növényi szövetek felmelegedését okozza, ami egyrészt a kémiai reakciók sebességét fokozza, másrészt bizonyos hőmérsékleti érték felett a növényi szervek sérüléseit idézheti elő, illetve fokozott respirációval jár. Emiatt a megnövekedett fényintenzitás növényi alkalmazkodási mechanizmusokat indukál (xeromorf-jellegek megjelenése, *C3*, *C4*, *CAM* növények). (3) Serkenti a transzspirációt, (4) befolyásolja a növekedés irányát és intenzitását, illetve a növényi mozgásokat (fototropizmus, fotonasztiák). (5) Felelős továbbá a növényzet földfelszíni eloszlási viszonyaiért is.

Infraindividuális hatások és alkalmazkodás

A fény ritkán limitáló tényező, hiánya speciális életterekben (barlangok, mélytengeri élőhelyek stb.) és zárt növényállományokban jelentkezhet. Elégtelen megvilágítás hatására a növények bruttó szervesanyag-produkciója csökken, ami a légzési ráta változatlansága mellett a nettó primer produkció csökkenését eredményezi. Nem ritka jelenség zárt állományok belsejében élő növényeknél, hogy negatív nettó produkció, azaz másképp fogalmazva kompenzációs pont alatti megvilágítás mellett élnek (a fénykompenzációs pont az a pont, ahol a légzési szervesanyag-veszteség és a bruttó szervesanyag-produkció egyensúlyban van, azaz a nettó produkció nulla). Ilyenkor tehát a növény tömegében nem gyarapszik.

A csökkent megvilágítás számos morfológiai változást indukál, mind sejt, mind szövet- és szerv szinten. A csökkent fényintenzitás hatására: a (1) sejtfaalak vastagsága csökken, (2) a szilárdító elemek száma csökken, (3) a paliszád-parenchima fellazul, egysorosá válik, de akár el is tűnhet. (4) Csökken a plasztiszok gránumosottsága. (5) Az árnyékban levő asszimiláló szövetekben a reakciócentrumok száma csökken, viszont növekszik a fénygyűjtő komplexek

mennyisége (Láng 1998). (6) A levéllemez elvékonyodik és a levélfelszín megnő. (7) A fény felé való növekedés során az internódiumok megnyúlhatnak. Ezeknek az anatómiai módosulásoknak a szervszintű megjelenései a fény- és árnyéklevelek (3.2. ábra). A növényi felszíneket érő fény mellett, hogy a felépítő anyagcsere-



3.2. ábra. A bükk (*Fagus sylvatica*) fény és árnyékleveleinek keresztmetszeti képe: 1) erős fénynek kitett levél, 2) félárnnyékban fejlődött levél, 3) erősen árnyalt levél, p: paliszád parenchima, sz: szivacsos parenchima, intercelluláris járatok (Braun-Blanquet 1951 nyomán).

folyamatokhoz nélkülözhetetlen, a növényi szervek felmelegedését okozhatja. A fény lehet direkt, illetve szórt fény aszerint, hogy közvetlenül vagy közvetve, valamilyen felületről visszaverődve éri-e a növények felszínét. A fotoszintézis szempontjából a szórt fény kedvezőbb, mivel nagyjából hasznosítható hullámhossz-tartományú fénysugarakból áll. A növények igyekeznek minél nagyobb arányban szórt fényhez jutni, illetve igyekeznek a direkt fény káros hatásait (magnövelt respiráció, növekedés-gátlás, klorofill lebomlás, szöveti károsodások) elkerülni. Ez egyrészt a levelek anatómiai módosulását idézheti elő (a levélfelszín egyenetlenségei megnőnek, a levelek hajtogatottá válhatnak), másrészt, a megvilágítás intenzitásának megváltozása gyakran fénykerülő, illetve fénykövető növényi mozgásokat indukál (tropizmusok és nasztiák). A növények a növekedési mozgások, illetve a levelek helyzetének változtatása révén képesek a megvilágítás intenzitását szabályozni.

A fényerősség és a fénysugarak iránya együttesen határozzák meg a növények alakját. A zárt állományban növekvő fák esetében a törzs gyakran a teljes magasság 2/3-ig ágatlan, a korona a teljes fa felső harmadában helyezkedik el. A zárt állományok szélén növekvő fák koronája féloldalas, míg a magányos fák arányos, mélyre lehúzódnak a koronával rendelkeznek. Társulások fajösszetételének és vertikális szerkezetének kialakításában döntő szerepe van a növényzeti felszínt érő fény erősségének.

Alkalmazkodás a növényegyed szintjén

Az eltérő fényintenzitású élőhelyek kiaknázásához, a növények több eltérő morfológiai felépítésű és életmenetű csoportja alakult ki. A megvilágítás intenzitásához alkalmazkodott növények alábbi csoportjait különíthetjük el:

Napfénynövények (heliofitonok): igénylik a teljes megvilágítást. Zömében nyílt társulások, gyepek, sivatagok, a tundra és magas hegyvidékek direkt sugárzásban gazdag területein fordulnak elő.

Árnyéktűrő napfénynövények (helio-szkiófitonok): A viszonylag erős árnyalást tűrik ugyan, de bizonyos életfolyamataikhoz (pl. virágzás, terméskötés) igénylik a teljes megvilágítást.

Árnyéktűrő növények (szkiófitonok): A teljes megvilágítást nem igénylik, sőt kifejezetten káros is lehet számukra. Zömében a zárt növénytársulások, erdők árnyékos viszonyok között élő fajok. Szélsőséges csoportot képeznek azok a növények, melyek a teljes megvilágítás elméleti 1%-os határértéke alatt is képesek fennmaradni. Ezeket összefoglaló néven szkiófitonoknak nevezzük.

Az árnyéknövények az alacsony fényintenzitást sokkal hatékonyabban hasznosítják, mint a napfénynövények, de a széndioxid fixáció mértéke is jóval alacsonyabb, mint a napfénynövények esetében. Magasabb a nettó asszimilációs rátájuk, mint az árnyékban fejlődő napfénynövényeknek (Harper 1977).

Fotoperiodizmus

A természetben bekövetkező szinkronizált változások, a növények számos fejlődési folyamatának, az egyes fejlődési- és működési történések

egymásutániságának biztosításához, gyakran a szezonális illetve napszakos fényváltozások jelentik az alapvető vonatkoztatási alapot. Míg a nappalhosszúság és a sötétperiódus arányának változása az év egyes szakaszaiban nagy pontossággal előre számítható, addig a hőmérséklet csak széles határok között becsülhető, míg például a fényerősség és a spektrális összetétel nagyban függ a vegetáció fiziognómiájától és az időjárási tényezőktől.

A fényviszonyok változásának a növényi fejlődési folyamatokra gyakorolt hatását az 1920-as években ismerték fel, és ekkor nevezték el a fényviszonyok változásától függő fejlődési szinkronizációt fotoperiodizmusnak. Szűkebb értelemben fotoperiodizmus alatt a virágkialakulás fényviszonyoktól függő szabályozását szokták érteni. A virág kialakulásának és a fényviszonyok változásának összefüggésében a növények három típusát különíthetjük el:

Rövidnappalos növények: Kevesebb, mint 12–15 óra megvilágítást igényelnek ahhoz, hogy virágozzanak. A virágzás-indukálás szempontjából a sötétperiódus hossza a meghatározó tényező. Ha a hosszú sötét periódust megszakítja valamilyen fényszakasz (pl. erős holdvilágos éjszakák), akkor a virágzás-indukció elmarad (*Chrysanthemum*, *Euphorbia*, *Fragaria* és *Nicotiana* genusok fajai).

Hosszúnappalos növények: Legalább 12 óra vagy ennél hosszabb megvilágítást igényelnek a generatív szervek fejlesztéséhez. Jellegzetes vonásuk, hogy a hosszú sötétperiódus megakadályozza a virág kialakulását. Ha hosszú sötétszakasz mellett fejlődnek, és a sötétszakaszt megszakítja (még ha rövid ideig is tartó) megvilágítás, akkor a sötétszakasz hatása elenyészik, és bekövetkezhet a virágzás (*Avena sativa*, *Hordeum vulgare*, *Lolium perenne*).

Közömbös növények: A generatív szervek kialakulása független a fényviszonyok változásától (*Cucumis sativus*, *Ilex aquifolium*, *Lycopersicon esculentum*).

A fotoperiodikus viszonyokat számos egyéb tényező (pl. hőmérséklet, fényintenzitás, vagy épp a növény életkora) is befolyásolhatja, tehát ezen tényezők figyelembevétele nélkül nem lehet egyértelműen az adott faj fotoperiodikus tulajdonságait jellemezni. Másrészt a fotoperiodikus folyamatok elemzésénél figyelembe kell venni azt is, hogy a növények különböző fejlődési szakaszaikban (virágzás iniciáció, termésképzés, csírázás) eltérő fotoperiodikus sajátosságokkal rendelkezhetnek.

3.3. A hó

A légkör hőmérsékleti viszonyai alapvetően meghatározzák a növényközösségek összetételét és működését. Bár a hőenergiát alapvetően a Nap energiája biztosítja, mégis a napsugárzás közvetlenül csak a legfelső légrétegeket melegíti fel. A troposzféra a földfelszínnel határos légrétegek turbulens felkeveredése és a földfelszín hőkisugárzása következtében melegszik fel (3.1. ábra).

A napsugárzás intenzitása a trópusi öv kivételével periodikusan változik (a trópusi öv esetében egész évben nagyjából egyenletes). Ennek megfelelően az atmoszféra hőviszonyai hasonló egyenlenségeket mutatnak, és az éves ciklus során hosszabb-rövidebb melegebb és hidegebb periódusok váltják egymást. A kedvezőtlen időszak (egy hosszabb hideg vagy meleg periódus) bekövetkeztével a növények aktivitása csökken, a vízcirkuláció és az anyagcsere intenzitása csökken, hosszabb-rövidebb nyugalmi periódus következik be (ami gyakran kitartó képletek fejlesztését, az asszimiláló felszín időszakos csökkenését hozza magával).

Minden élőlény bizonyos hőmérsékleti határokon belül képes életben maradni (tolerancia minimum és maximum). A hőtolerancia értéke élőlényenként más és más, így kevés általános érvényű megállapítás tehető. A hőmérsékleti minimum csak kevés növényfaj esetében esik 0°C alá (egyedül alpesi növények, jeges-tengeri algák), és a legtöbb fajnál több fokkal fagyponthoz feletti (trópusi növényeknél $10 - 15^{\circ}\text{C}$ is lehet). A felső határ az 50°C -ot nem éri el, általában még a 45°C -ot sem haladja meg. Zuzmók, sziklai növények néhány órára 60°C -ot meghaladó hőmérsékletet is képesek elviselni. Nyugalmi állapotban néhány faj még ennél magasabb hőmérséklet elviselésére is képes. Légszáraz állapotú keményhajú magvak 75°C -ot, sőt némely faj magja rövid ideig tartó 100°C -ot is kibír.

A hó hatásai és alkalmazkodás

A magas hőmérséklet (1) denaturálhatja a protoplazma fehérjéit, (2) komoly anyagcserezavarokat eredményezhet. Az alacsony hőmérséklet (3) a fehérjék szétesését idézheti elő, valamint (4) intracelluláris jégkristály-képződést eredményez, ami a biológiai membránok szerkezetét károsítja. A fagy a (5) vízfelvételi-folyamatok gátlása révén a növény kiszáradását okozhatja (fiziológiai szárazság).

Infraindividuális hatások és alkalmazkodás

A magas hőmérséklet hatására a CO₂ vízdékonysága csökken, ami többek között a Rubisco enzim oxigenáz aktivitásának növekedésével a nettó primer produkció csökkenését vonja maga után. Ezzel egyidejűleg a megnövekedett hőmérséklet hatására nő a respiráció és a biológiai oxidáció intenzitása is, ami a lebontó anyagcsere-folyamatok túlsúlyát eredményezi. A membránok fluiditása növekszik, ami az elektrontranszport-folyamatok elégtelenségéhez vezethet. A nem megfelelő fotszintetikus elektrontranszport szabadgyök-képződéshez vezethet (fotorespiráció). Az alacsony hőmérséklet csökkentheti a hajtás- és gyökérrendszer megnyúlásos növekedését. A hideg hatására a membránok fluiditása csökken, ami a hajtásokban magas fényintenzitás mellett (nyílt területek, magas direkt fényintenzitás) a fotorespiráció erősödését vonja magával. Az alacsony hőmérséklet (fagyponthoz alatti) további hatása a sejtekben levő víz fagyása, az extra- és intracelluláris jégkristály-képződés, ami a sejtmembránokat és az organelumok membránját károsítja. A megváltozott integritású és fluiditású membránokhoz kötött enzimek aktivitása csökken. Az alacsony hőmérséklet hatására a gyökérben zajló, általában membránhoz kötött aktív ionfelvételi folyamatok intenzitása szintén mérséklődik. A növények számos fiziológiai és morfológiai alkalmazkodási mechanizmus révén igyekeznek a hőmérsékleti szélsőségeket tolerálni (Lambers et al. 1998):

A membrán zsírsav-összetételének változtatása: Magas hőmérsékleten előnyös a membrán-fluiditás csökkentése, ezért a növényi membránokban nő a telített zsírsavak aránya, ami fluiditás-csökkenést eredményez. Ellentétes folyamat figyelhető meg alacsony hőmérsékleten.

Termostabilis proteinek, enzimek szintézise: A növény ellenálló alloenzimek szintézisével fenntartja az enzimyományok épségét. Ide sorolható a hőshokkfehérjék szintézise is.

Fagyásgátló anyagok felhalmozása: Az intracelluláris terekben egyes fajok sókat vagy cukrokat halmoznak fel, ezzel a sejt-folyadék fagyáspontját csökkentik. Bizonyos fajok illóolajokat, olajos emulziókat halmoznak fel, amelyek szintén fagyáspont-csökkenést eredményeznek.

Xantofílok és antioxidánsok termelése: A szabadgyökök megkötésére a növények fokozzák a xantofil-ciklus intenzitását, és antioxidánsokat (aszorbinsav, α -tokoferol) halmoznak fel.

Víztelenítés: A szövetek, szervek víztartalmának csökkentése révén csökkenthető a megfagyás veszélye. A hosszabb aktív vegetatív periódushoz, vagy enyhébb telekhez szokott fajok fiatal hajtásai gyakran nem tudnak eléggé befásodni a kedvezőtlen időszak kezdetéig (nálunk gyakori ez a gyümölcsfák esetében), vagy a törzs víztelenítését nem tudják időben, vagy kellő mértékben véghez vinni, így fagykárt szenvednek (pl. *Quercus cerris*).

Szabályozott megfagyás: A szabályozott megfagyás jelentősége az, hogy a víz legelőször a sejtfalakban fagy meg. A sejtekben levő víz így elkezd a sejtfalakba áramlani, aminek következtében a sejtplazma koncentrációja növekszik, és ezáltal a fagyáspont csökken. Így hatékonyan elkerülhető az intracelluláris jégképződés.

Hőszigetelés: A hideg klímához alkalmazkodott növények alkalmazkodásának egyik lehetséges módja az, hogy a vízben gazdagabb szöveiket elszigetelik valamilyen rossz hővezetésű réteggel a külvilágtól, így elkerülve a fagy- és hidegkárt. Ilyen lehetőség (1) magas levegőtartalmú, gyakran parásodott külső sejtrétegek fejlesztése (légüreges sejtek, kéreg), (2) fedőképletek létrehozása (szőrök, gypjas hajtásbevonat, erős csillagszőrözöttség), (3) víz felszíne alá süllyedés (hínárnövények).

Alkalmazkodás az egyed szintjén

Az infraindividuális szinten megjelenő alkalmazkodási módok mellett a növények külső megjelenésükben egyedszinten is alkalmazkodnak a hőmérséklet szélsőségeihez. Az egyedi szintű alkalmazkodás alábbi sajátosságait emelhetjük ki:

Heverő szártípus: Számos arktikus és szubarktikus faj (pl. *Salix retusa*, *S. arctica*, *Betula nana*) esetében figyelhető meg heverő szártípus. A hajtások közvetlenül a talajhoz lapulva futnak, ritkán emelkednek fel néhány cm-nél magasabbra. A szélesen elterülő szár jobban kihasználja a talajközelben kedvezőbb légmozgási viszonyokat, így nagyobb hőmennyiség felvételére

képes (emellett kevésbé szárad ki). A száraz forró területeken élő, sivatagi és félsivatagi fajok egy része, a kedvezőbb nedvességi viszonyok miatt hasonló stratégiát követ (*Artemisia* sp., *Polycnemum* sp.).

Rozettaképzés: Gyakori száraz, meleg és hideg termőhelyeken növekvő fajoknál a talajfelszínen elterülő rozettás levélszerkezet kialakítása, ami a kedvezőbb hő- és fénygazdálkodási viszonyokkal függ össze.

Gyepképzés, párnaképzés és bozótosok kialakítása: A kompaktabb csoportos együttélés mikroklimatikus előnyökkel jár. A zárt növénycsoportok kedvezőbb hőgazdálkodásúak, a kialakult telep belsejében kedvezőbb nedvességviszonyok alakulnak ki. A bozótosok belsejében alacsonyabb a szélesség, ami hő- és vízháztartási szempontból kedvező.

3.4. A víz

A növényi életben a víz kitüntetett szerepet játszik. Részt vesz (1) a növényi sejtek turgorának kialakításában. (2) A növényi mozgások víz segítségével, a sejtek vízállapotának változása révén valósulnak meg. (3) A növényi sejtek enzimeit hidratált formában aktívák, a növényi sejtek biokémiai folyamatai vizes közegben játszódnak le. (4) Hidrolitikus enzimreakciókban katalizátorként vesz részt a víz. (5) Tápanyag például a fotszintetikus folyamatok során. (6) Ozmotikus folyamatok és tápanyagszállítás folyamata víz segítségével történik, a növényi szervezetben a tápanyagok vízben oldott formában áramlanak. (7) A széndioxid asszimiláció a növényi víztartalommal összefüggő folyamat, a vízhiány hatására például a sztómák záródnak, ami akadályozza a széndioxid felvételét. A gázcsere teljes megszűnését vonja maga után a növényi szervezet víztartalmának drasztikus csökkenése. (8) A víz fontos szerepet játszik a növényi hőmérséklet-szabályozásban (transzspiráció). A növényeket vízháztartási szempontból két alapvető csoportba oszthatjuk:

Poikilohidrikus fajok: Fejletlen vízszabályozású, erősen kiszáradó növények, melyek a teljes testfelszínükön képesek a víz felvételére és leadására. Általában alacsonyabbrendű fajok tartoznak ide: mohák, zuzmók, algák, ritkán magasabbrendű fajok.

Eurihidrikus (Homoiohidrikus) növények: A vízfelvétel nem egész testfelületen keresztül, hanem meghatározott helyen történik, általában a talajból gyökér segítségével. A testfelületen keresztüli vízleadás általában korlátozott, zömében a gázcserenyílásokon keresztül történik.

A vízháztartást vizsgálva mindenképpen ki kell térni a fizikai és a fiziológiai szárazság kérdéskörére. Ha a talaj nem, vagy csak nagyon kevés mennyiségű vizet tartalmaz, akkor fizikai szárazságról beszélünk. Ha a talaj tartalmaz ugyan vizet, de az (1) fagyott állapotú, vagy a talaj (2) vízdékony sókban (3) illetve huminsavakban gazdag, akkor a növények gyakran nem tudják hasznosítani a talaj víztartalmát. Ez a fiziológiai szárazság.

Semmi sem nyomja rá jobban a bélyegét a növények külső és belső megjelenésére, mint az adott élőhely talaj- és légnedvesség viszonyai. A vegetációban tapasztalható óriási különbségek is gyakran az eltérő vízellátottság-viszonyokban keresendők.

Azokat a növényfajokat nevezzük *xerophytonoknak*, vagy *xerofil* növényfajoknak, melyek különösen száraz élőhelyeken élnek. A *hydrophytonok* ezzel szemben vízbő környezetben fordulnak elő.

Azokat a növényeket, melyek közepes páratartalmi és talajnedvesség viszonyok mellett, alacsony sótartalmú élőhelyeken fordulnak elő, *mesophytonoknak* nevezzük (Warming et Graebner 1933). A vízhiány *xeromorph jellegek* megjelenéséhez vezet (ezek a jellegek a legmarkánsabban a xerophytonok esetében figyelhetők meg).

A vízkészlet mennyiségében, a növényi vízfelvételi folyamatokban és az ezekkel szorosan összekapcsolódó párologtatás-szabályozásban tapasztalható az egyik legnagyobb változatosság a növényvilágban. A vízhiány kiküszöbölése alapvetően négy megoldáson keresztül lehetséges:

Szárazságkerülés. Sivatagi, félsivatagi egyéves fajok ephemer stratégiát követnek. A sivatagban a vízviszonyok a növények számára csak rövid ideig kedvezőek. Az ephemer növények igen gyors életciklusúak: a talajnedvesség változással szinkronizált csírázással rendelkeznek, egyedfejlődésük gyors, alig néhány hét alatt termést érlelnek, majd mag alakban vároznak a talajban a következő csapadékos időszakig.

A vízfelvétel könnyítése. A homoiohidrikus fajok esetében a vízfelvétel a talajbéli szervek segítségével történik. Speciális esetekben többletvízre van szükség, melyet speciális földfelszín feletti vízfelvételi szervek, képletek segítségével vesznek fel.

Vízvesztés megakadályozása, csökkentése. A szárazabb életterek meghódításának és tartós elfoglalásának egyik kulcsa a szervezet vízvesztésének megakadályozása. Ez számos alkalmazkodási mechanizmus kifejlődését eredményezte.

Víztartó szövetek, víztároló szervek kialakítása. A vízfelvétel megkönnyítése és a vízvesztés megakadályozása mellett az egyik hatékony védekezés a szárazság ellen, nagyobb mennyiségű víz raktározása. Ez földfelszín feletti és földalatti speciális raktározó szervek segítségével valósul meg.

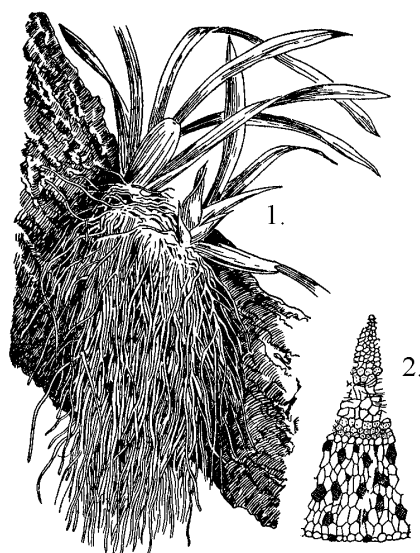
A következő oldalakon a felszíni vízfelvétellel, a vízvesztés csökkentéssel és a vízraktározással kapcsolatos morfológiai és fiziológiai alkalmazkodási mechanizmusokat ismertetjük.

A vízfelvétel alternatív módjai

A növény két úton juthat vízhez: a talajból és a levegőből. A földalatti szervek (gyökerek, rhizomák stb.) segítségével történő vízfelvétel az elterjedtebb a növényvilágban. A földfelszín feletti szervekkel történő vízfelvétel általában szükségmegoldás. Akkor figyelhető meg, ha a talaj fizikailag (sivatagi, félsivatagi élőhelyek), vagy fiziológiailag száraz (magas sótartalmú talajok), vagy a növények más okokból nem tudnak a talajból vizet felvenni (pl. valódi epifiták nem a talajban gyökereznek). Az alábbiakban a földfelszíni vízfelvétel alternatív módjait fejtiük ki.

A földfelszín feletti vízfelvétel módzatai

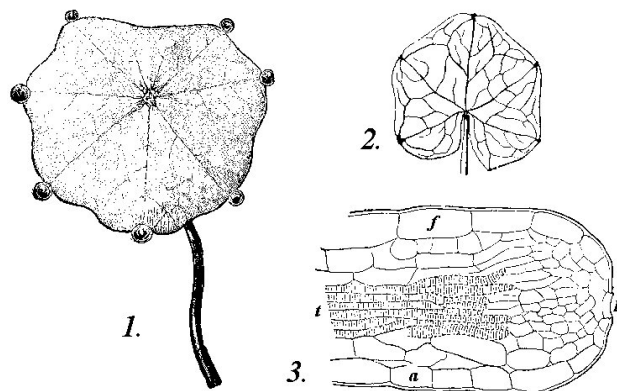
Teljes testfelületen keresztül történő vízfelvétel: A poikilohidrikus fajok (pl. mohák, zuzmók) nem rendelkeznek kutikulával, így képesek a levegőből a vízgőzt, illetve a testfelszínükre kerülő csapadékvizet közvetlenül felvenni. Előfordulnak vízfelvételre módosult, kutikulát nem hordozó, perforált falú epidermatikus sejtek, például a *Sphagnum* genusnál. Ezek amelltt, hogy vékony falúak, spirális vastagodásaik révén könnyen felismerhetők.



3.3. ábra. Fánlakó orchidea légygökerei (1) és a légygökerek keresztmetszeti képe (2) Jól látható a metszetben a külső, nagy üregű elhalt vízfellevő sejtek rétege (Kurszanov 1952 nyomán).

Módosult szőrök segítségével történő vízfelvétel: Néhány xerophyta faj (*Diploaxis harra*, *Stachys aegyptiacus*, *Convolvulus lanatus*) esetében megfigyelték, hogy a vízfelvételben holt, protoplazmát csak az alapi részükön hordozó szőrök is részt vesznek. Az epifiták némelyike esetében a légygökerek szőrei képesek a levegő párájának felvételére (a *Tillandsiak* esetében ezek módosult csillagszőrök). A kaktuszok finomszőrei is feltehetően hasonló (vízfelvételi) célokat szolgálnak.

Hydatoda. A vízháztartás szabályozásában különösen a trópusi esőerdők fajainál az elsődlegesen a vízkiválasztást szolgáló hydatodák igen fontos szerepet játszanak (A hydatoda-k a levélszáron elhelyezkedő nyitott levélerek). Igen intenzív transzspiráció idején a vízfelvétel céljait is szolgálhatják (3.4. ábra).



3.4. ábra. Hydatoda-k: 1. *Tropaeolum* levele kiválasztott vízcseppekkel, 2. *Caltha palustris* levele, 3. *Primula sinensis* levélér végződésének keresztmetszete: a- alsó epidermisz, f-felső epidermisz, t-tracheidák, p-pórus (Warming et Graebner 1933 nyomán).

Sómirigyek. A sivatagi fajok levelén található sókiválasztó *mirigyszőrök* higroszkópos sókat választanak ki, melyek különösen a harmat felvételében játszanak fontos szerepet.

Légyökerek és rostos szárhüvely. Orchideák és broméliák valódi légyökereinek legkülső sejtrétege (*velamen*) képes pára felvételére (3.3. ábra). Rostos gyökér- és szárhüvelyek is szolgálhatnak vízfelvételi célokat (*Dicksonia antarctica*).

A vízvesztés csökkentése

A respiráció szabályozása az egyik leghatékonyabb módja a vízvesztés csökkentésének. A párologtatási felszín csökkentése, illetve anatómiai módosulások éppúgy befolyásolhatják a vízháztartási mérleget, mint viselkedési adaptációk.

Anatómiai módosulások

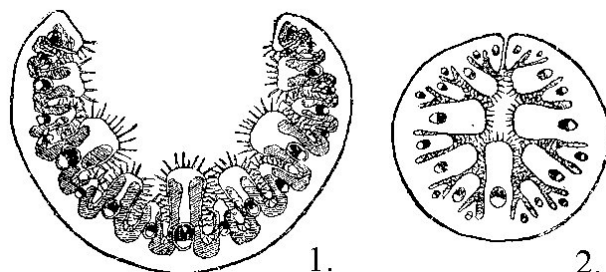
Az epidermális transzspiráció csökkentése. Az epidermiszen keresztül zajló vízfelvétel és vízleadás az alacsonyabb rendű növények körében általánosan

elterjedt folyamat. A fejlett ozmoreguláció kialakulásával azonban fontossá vált, hogy az epidermiszen keresztül zajló szabályozhatatlan vízforgalom minimalizálódjon. A száraz termőhelyek betelepítése különösképpen szükségessé tette az epidermális transzspiráció csökkentését.

Az első és legfontosabb lépés volt a kutikula megjelenése (a kutikula az epidermisz felszínén található, víz és levegő számára nehezen átjárható képlet). A szárazságtűrést elősegítette az epidermisz sejtek falainak szorosabb illeszkedésűvé, zezugos lefutásúvá válása, a felső epidermiszfalak megvastagodása, esetenként a harántfalak elnyálkásodása. A további transzspiráció csökkentést elősegítette a kutikula megvastagodása, emellett a kutikula felszínére rakódott (viaszok, mézga), a kutikulába (oxalátok, kovasav-sók) és az epidermiszbe kiválasztott anyagok (csersavak, anthociánok) hatékonyan csökkentették a kutikuláris transzspirációt. A fényes levélfelszín növelte a fényvisszaverést, ezzel csökkentve a levélfelszín felmelegedését. A levélfelszínre kiválasztott higroszkópos sók hatékonyabb vízvisszatartást tettek lehetővé és a harmat megkötését is segítették. A phanaerophyta életformatípus kialakulásával létrejött fás szár felszínét borító parásodott kéreg a hőszigetelés mellett hatékony transzspiráció-csökkentő feladatot is betölt.

A stomatalis transzspiráció csökkentése. Az epidermális transzspiráció megszüntetésével párhuzamosan meghatározott helyeken a vízleadás és légcsere céljait szolgáló képletek, szabályozható működésű gázcserenyílások jöttek létre. Bizonyos körülmények között (legalább egy időszakban igen száraz termőhelyek) azonban még a sztómákon keresztüli vízvesztés is magas lehet, ezért számos anatómiai módosulás segítségével ezt a veszteséget csökkenteni kell. A gázcserenyílások a szárazságtűrő fajok levelein gyakran süllyesztettek, hosszanti barázdákban a levélfonákon, vagy sztómakriptákban csoportosan helyezkednek el. A barázdák, kripták szélükön gyakran szőrösek, a gázcserenyílások felszíne kutikulát visel, a kutikula a gázcserenyílásokon keresztül az intracelluláris terekbe is behúzódik. A levelek összehajolva (3.5. ábra) zárt belső légtereket hozhatnak létre. A sztómák szabályozott működése szintén hatékony párolgáscsökkentő lehetőség (lásd bővebben *CAM* növények).

Az asszimilációs szövet felépítésének változása. A hydrofiták esetében a táplálékkészítő alapszövet kevés rétegű, és lekerékített sejtekből álló szivacsos



3.5. ábra. *Calamagrostis* sp. levélkeresztmetszete: 1) nedves, 2) száraz időben (Warming et Graebner 1933 nyomán).

parenchima alkotja, míg a szárazodással párhuzamosan megjelenik a paliszád-parenchima, aminek a részaránya a xerophytáknál a legmagasabb.

A párolgási felület csökkentése

A párolgási felület nagysága alapvetően meghatározza a respiráció mértékét. A párolgás mértéke arányosan nő a respiráló felület méretének növekedésével. A párolgási felület méretének szabályozása ezért a vízveszteség csökkentésének egyik lehetséges módja.

Időszakos felszíncsökkentés. A legegyszerűbb módja a párologtatás csökkentésének, ha a növény a párologtató felülettől megszabadul. Ez a folyamat a lombhullatás. A növényfajok egy része kiegyenlített körülmények között él, tehát nincs szüksége arra, hogy a teljes lombzatától megszabaduljon. Ezeket örökzöldeknek hívjuk. Az ide sorolható növények például a trópusi esőerdő fajai. Drude (1890) csoportosítása alapján a növények három típusát különíthetjük el: az első csoportba a csak nyáron lombos növények tartoznak, ezek a *therophyll* fajok (vö. életformatípusok). A másik két csoport tagjai egész évben fenntartják leveleiket, közülük a *holocyklikus* fajok leveleiket csak egy vegetációs perióduson át tartják fent, és utána lombzatukat megújítják, addig a *pleocyklikus* növények több mint egy évig élő levelekkel rendelkeznek.

A *therophyll* fajok esetében a levelek kevés xeromorph jelleget mutatnak, legtöbbször mezotipikusak, mivel a vegetációs periódus zömében a vízellátottsági viszonyok kedvezőek. Természetesen olyan területeken, mint Egyiptom, ahol

a páratartalom és a légnedvesség még télen is alacsony, hogy még egyéves növényeknél is kialakulnak vízvesztés elleni védőberendezések – de ez természetesen ritka jelenség.

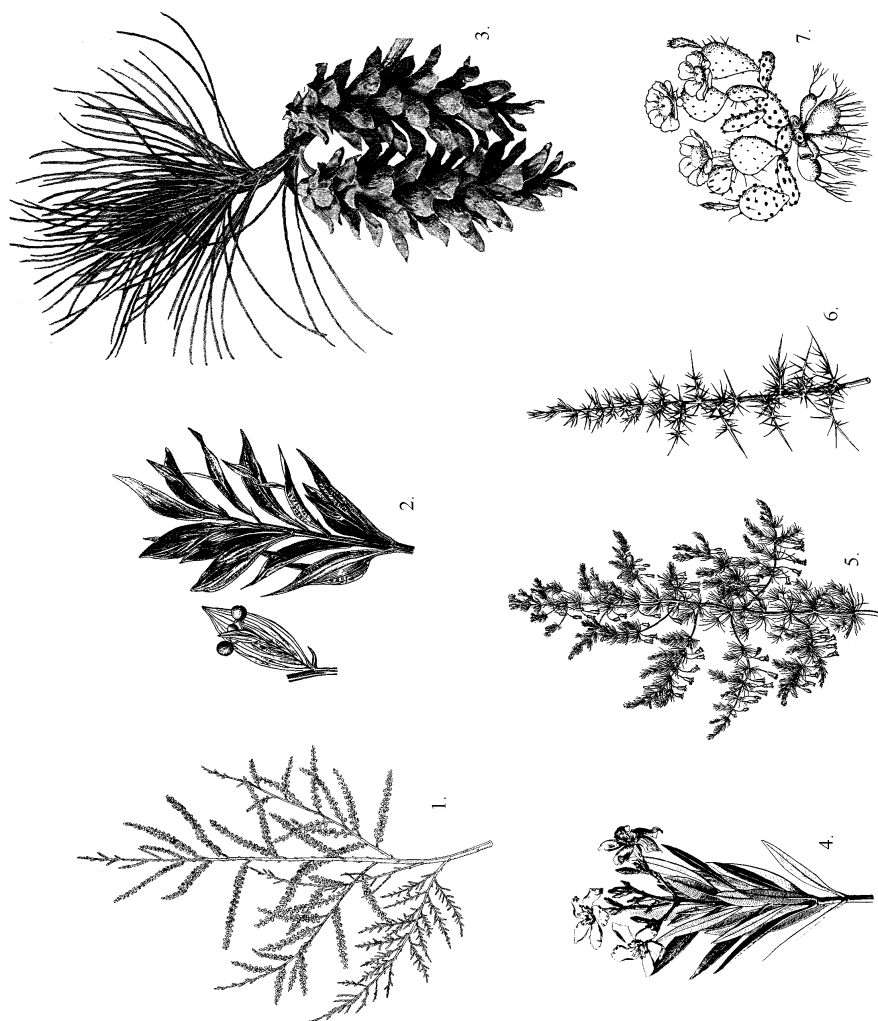
Levél és szármogások. Teljesen más stratégiát képviselnek azok a fajok, melyeknél a levelek csővé összegöndörödve csökkentik a párologtatási felületet (*Anthoxanthum odoratum*, *Stipa* spp.). A légnedvesség csökkenésével a kutikulát nem hordozó levélrészek gyorsabban vesztenek vizet, mint a többi rész, ennek következtében a levél csővé záródik, amely azt eredményezi, hogy a sztómák a cső belsejébe kerülve, egy relatíve zárt légterbe nyílnak, ami csökkenti a párologtatás intenzitását.

Hasonló mozgásformákat figyelhetünk meg némelyik kétszikűnél is (*Hieracium pilosella*, *Antennaria dioica*, *Crepis tectorum*, *Erica tetralix*). Gyakran még a xerophil fajoknál, mint például a *Sempervivum* esetében is tapasztalható, hogy a levélrózsa összezáródik alacsony légnedvesség mellett.

Tartós hajtás- és levélméret csökkenés. A mérsékelt övi növényfajokra általában jellemző, hogy egységnyi testtömegre viszonylag nagy testfelület esik. A xerofiták esetében ez pont fordított, a párologtatás csökkentéséből kifolyólag igyekeznek a fajlagos testfelületüket csökkenteni. A xerofiták leveleinek mérete és felszíne egyaránt redukálódik és gyakran az átlagostól eltérő hajtás- és levélfelépítés jellemzi őket. A szárazság gyakori velejárója a törpenövés. A jó vízellátottság mellett élő fajok kedvezőtlen körülmények között a megszokottnál kisebb leveleket fejlesztenek (*Urtica dioica*, *Viola canina*, *Erodium cicutarium*). Természetesen a tartós szárazsághoz való alkalmazkodás konstans levél- és hajtásformák kialakulásához vezet, melyek közül az elkövetkezendőkben néhányat ismertetünk.

Levélformák. A xerofita fajok levelei általában erősen sklerenchimatizáltak, merevek, bőrszerűek (sklerophyll). Általában épszélűek, tagolatlanok, a legtöbb faj örökzöld. A fontosabb levéltípusok, melyek megfigyelhetők, a következők (3.6. ábra):

- Tűlevél, vagy pinoid levélforma (*Pinus* sp., *Ulex europaeus*).
- Ericoid levélforma (Ericaceae).



3.6. ábra. Hajtás és levélformák: 1. *Tamarix pentandra*, 2. *Ruscus hypoglossum*, 3. *Pinus strobus*, 4. *Nerium oleander*, 5. *Asparagus* sp., 6. *Ulex* sp., 7) *Opuntia* sp. (Hegi 1907-1933 nyomán).

- Pikkelyszerű levél (Tamaricaceae, Asteraceae).
- Serte- vagy fonalszerű levél (*Artemisia campestris*).
- Juncoid levél (*Juncus* spp.).
- Myrtoid levél (*Nerium oleander*, *Olea europea*).
- Levélszukkulenta levél (*Sedum acre*, *Sempervivum hirtum*, *Opuntia* sp.).

Hajtásformák. Természetesen az előbbieken említett levéltípusokhoz tartozó hajtásformákat is definiálhatunk, melyeket a levélformák analógiájára pinoid, ericoid stb. hajtásformáknak nevezhetünk el. Ettől azonban eltekintünk és a felsorolásunk során azokat a hajtásformákat említjük meg, melyek levéltelenek (3.6. ábra).

- Szárnyalt szártípus (*Genista saggitalis*)
- Vesszőszár (*Spartium junceum*, *Genista tinctoria*)
- Juncoid szár (*Juncus articulatus*, *Scirpus lacustris*)
- Tűszerű kladódium (*Asparagus officinalis*)
- Lapított szárforma (*Ruscus hypoglossum*, *Phyllocladus* sp.)
- Tövisszár (*Ulex* sp.)
- Salicornoid szár (*Salicornia maritima*)
- Kaktuszszár (*Cactus* sp., *Euphorbia*, *Stapelia*, *Opuntia* genusok fajtái)

A „levéltelen” hajtások redukált, igen kisméretű, illetve korán lehulló levélképletekkel rendelkeznek. Mivel a levelek redukáltak, a szár átvette a fotoszintetizáló funkciót.

Transzspiráció csökkentése fedőképletek révén

A különféle utónevek, például tomentosa, argentea, canescens stb., valamilyen fedőképlet (szőrök, csillagszőrök stb.) meglétére utalnak. Ahogy azt már korábban a stomatalis respiráció csökkentő módosulásoknál említettük, a szőrök a levélfelszín közelében egy magasabb páratartalmú, légszűrt teret alakítanak ki, mely csökkentheti a párolgást. (Nem megfelelően a szőrök vízfellevő funkciójának lehetőségéről sem.)

A transzspiráció és a fotoszintézis szabályozása

A C₃-as, C₄-es és a CAM fotoszintézis út. A növényi CO₂ fixációnak alapvetően három útját különíthetjük el. A legősibbnek a Calvin és munkatársai által 1948 és 1953 között feltárt, úgynevezett C₃-as széndioxid-fixációs utat (Calvin-Benson ciklus) tekintjük. Nevét onnan kapta, hogy a fixáció primer terméke egy három szénatomos vegyület, a glicerinsav-3-foszfát. A karbon kort követően a CO₂ légköri koncentrációja erősen csökkenni kezdett. Az intenzív szén-, kőolaj- illetve földgáz-képződés, a mészkőképződés illetve a szilikátok mállása nagy mennyiségű széndioxidot kötött meg a légkörből, ami a fotorespirációs folyamatok (lásd később) előretöréséhez vezetett. A megnövekedett fotorespiráció következtében romlott a fotoszintézis határfoka. Válaszként erre a hatásra evolválódott a széndioxidfixáció C₄-es útja, ahol a primer fixációs termék négy szénatomos karbonsav, az oxálcetsav volt. A száraz termőhelyekhez való alkalmazkodás, a vízgazdálkodás hatékonyabbá tétele hívta életre az úgynevezett CAM szintézisutat, mely a szakaszos sztóma nyitás-zárás révén víztakarékos respirációt tett lehetővé, a fotoszintetikus folyamatok hatékonyságának csökkentése nélkül. Mindezen fiziológiai különbségek evolválódása tovább segítette a növényvilág eltérő környezeti feltételekhez való alkalmazkodását: a C₄-es növények a melegebb monszunklímán törtek főként előbbre, míg a CAM fixációs út kialakulása a száraz termőhelyek meghódítását segítette elő.

A C₃-as reakcióút CO₂ fixáló kulcsenzime a ribulóz-1-5-biszfoszfát (*RuBP*) karboxiláz-oxigenáz enzim (a továbbiakban *Rubisco*). Alapesetben a széndioxid az RuBP-hez kapcsolódva 2 molekula glicerin-3-foszfátot (*PGA*) hoz létre. Ebből a szénasszimilációs ciklusban szőlőcukor képződik. A jelenlegi légköri CO₂ koncentráció (0,036 V/V %) mellett a folyamat hatékonyságát jelentősen

csökkenti az, hogy a széndioxid egy része (20 – 30, szélsőséges esetben 50%-a) a fotorespiráció, vagy „fénylégzés” folyamatában ismét felszabadul. Ez a Rubisco oxigenáz aktivitásával függ össze. Ennek során O_2 jelenlétében a RuBP-ből PGA és foszfoglikolsav képződik, melyből további reakciók során széndioxid szabadul fel.

A *C4*-es növényekben a fotorespiráció csökkentésére a normál *C3*-as reakcióutat megelőzően egy úgynevezett „széndioxid sűrítő pumpa” mechanizmus alakult ki. Míg az úgynevezett sűrítő mechanizmus mezofillum sejtekben zajlik, addig a *C3*-as út a szállítóyaláb sejteket elsődlegesen körülölelő klorenchimatikus réteg sejtjeiben, a nyalábhüvely sejtekben lokalizált. A primer fixációs termék a négy szénatomos oxálacetát, mely a foszfoenol-piruvát-karboxiláz (*PEP*-karboxiláz) enzim segítségével széndioxid megkötésével foszfoenol-piruvátból képződik. Ez maláttá, vagy aszpartáttá alakulva szállítódik a nyalábhüvely sejtekbe, ahol a széndioxid felszabadulva (HCO_3^- formájában) bekapcsolódik a *C3*-as ciklusba. A sűrítő folyamat segítségével mintegy 0,25 – 0,30%-os (a külső koncentráció mintegy 10 szerese) CO_2 -koncentráció alakul ki a kloroplasztisban, ami a Rubisco oxigenáz aktivitását hatékonyan háttérbe szorítja.

A *CAM* fotoszintetikus út enzimeit tekintve nem tér el a *C4*-es úttól. Ebben az esetben azonban a folyamatok nem térbeli, hanem időbeli szeparációja valósul meg. Egyazon sejttypusban zajlik a sűrítő folyamat és a *C3*-as ciklus egyaránt, azonban míg a *PEP*-karboxiláz éjszaka, addig a Rubisco nappal aktív. Az időbeli szeparáció célja a növényi vízkészletek hatékonyabb megőrzése. Éjszaka a sztómák nyitottak, ekkor zajlik le a széndioxid felvétele a képződött oxigén leadása, illetve a széndioxid megkötése oxálacetát segítségével, és felhalmozása a sejtvakuólumban malát formájában. Nappal az ebből felszabadított széndioxid zárt sztómák mellett a *C3*-as ciklusba lépve asszimilálódik. A *CAM* növények ebből kifolyólag sokkal víztakarékosabbak, mivel 1g szerves anyag előállításához 250 – 300 g víz elpárologtatása elegendő, míg ugyanez a *C3*-as növények esetében mintegy 450 – 900 g (Láng 1998).

A *C4*-es és a *CAM* út, a transzportfolyamatok illetve a számfeletti biokémiai lépések következtében energiaigényesebb, mint a *C3*-as reakcióút, emiatt feltételezték, hogy a kedvezőbb környezeti körülmények a *C3*-as anyagcsereútnak kedveznek. A *C3*–*CAM* anyagcsereutak fakultatív voltát igazolták, míg a *C3*–*C4* transzverziót mindeztáig nem sikerült igazolni (ennek számos anatómiai és biokémiai gátja is van, de erre itt a továbbiakban nem térünk ki).

Az eltérő fixációs utak funkcionális következményeit Mooney (1972), illetve Ehrlinger et Monson (1993) nyomán az alábbiakban foglalhatjuk össze:

- *A fényhasznosítás hatásfoka:* A *C4*-es és a *CAM* út magasabb energiaigényű (a piruvát - foszfoenol-piruvát átalakulás 2 ATP-vel megemeli egy molekula széndioxid fixációjának költségét). Azt gondolhatnánk, hogy ebből kifolyólag az asszimiláció hatásfoka alacsonyabb, mint a *C3*-as növények esetében. Nem lép fel azonban (illetve elhanyagolható mértékű) esetükben a fotorespiráció, emiatt egy bizonyos relatíve magas hőmérsékleti értékig a hasznosítás hatásfoka konstans, míg a hőmérséklettel (és a besugárzás intenzitásával) arányosan növekszik a *C3*-as fajok esetében a fotorespiráció ami egyre jobban rontja a hatásfokot.
- *Vízhasznosítás:* A *C3*-as növények a felvett széndioxidot elősűrítés nélkül hasznosítják, emiatt a *C4*-es növényekével összemérhető asszimilációs hatásfok csak hosszabb és szélesebb sztómányitottság mellett elérhető, így a vízhasznosítás hatásfoka jóval alacsonyabb, mint a *C4*-es növényeknél (közel fele mennyiségű víz párolog el az utóbbi csoport esetében 1 g biomassza produkciójával). A *CAM* növények még ennél is kevesebbet párologtatnak, hiszen a sztómák csak éjszaka nyitottak.
- *Nitrogén-hasznosítás hatásfoka:* A Rubisco enzim a *C3*-as növények esetében a levelek teljes nitrogéntartalmának mintegy 25 – 30%-át tartalmazza. A hatékonyabb CO_2 -asszimilációból kifolyólag a *C4*-esek levele hatodannyi mennyiségű Rubiscot hordoz. A *C4*-es levelek nitrogéntartalma közel fele a *C3*-asokénak, miközben a *C4*-esek legalább akkora, vagy nagyobb széndioxid-asszimilációs rátát tudhatnak be. A magasabb nitrogénhasznosítási hatékonyság lehetővé teszi például a nagyobb mértékű nitrogén allokációt a gyökerekbe, ami szelekciós előnyökhöz vezet (nagyobb gyökérmennyiség = nagyobb mennyiségű víz és tápanyagfelvétel).

Víztartó berendezések

Nagyon fontos alkalmazkodási mód a száraz periódus átvészélése során a vízvisszatartás és vízraktározás különféle módozatainak kifejlesztése a szárazföldi növények esetében. Nem csupán a xerofita fajoknál jellemző alkalmazkodási mód,

a növényvilág számos életformatípusánál kifejlődött valamiféle vízvisszatartó képlet, vagy mechanizmus.

Sejtszintű alkalmazkodás

A sejtszinten kialakult vízvisszatartási módok a legegyszerűbb mechanizmusok körébe tartoznak. Az epidermális sejtek harántfalainak elnyálkásodásán túl a különféle növényi savak, cserzőanyagok, sók illetve a növényi tejoldatok felhalmozása a vízvisszatartás hatékony eszközét képezik, emellett a vízfelvételt is megkönnyíthetik.

Víztartó szövetek

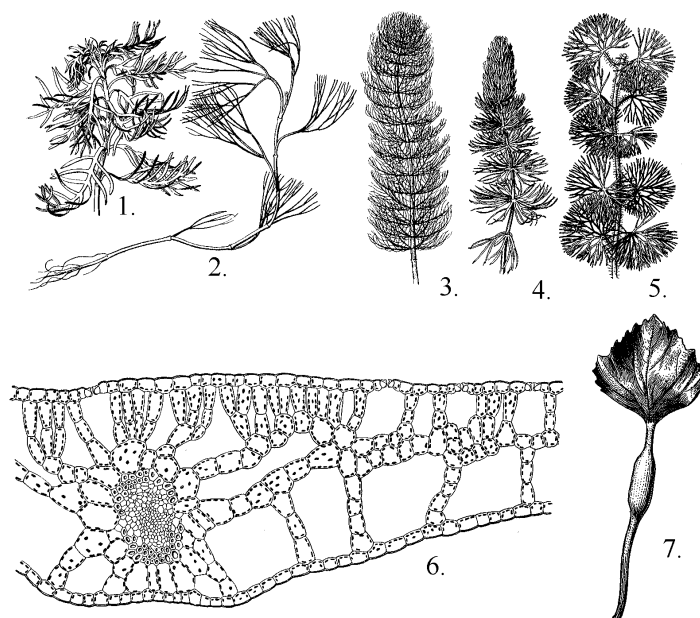
A szárazföldi növények azon csoportjai, amelyek legalábbis időlegesen, igen intenzív szárazságnak kitett élőhelyeken fordulnak elő, a sejtszintű alkalmazkodáson túl különféle elhelyezkedésű víztartó szöveteket hoztak létre. Erre a szöveti típusra jellemző, hogy a sejtjei nagy méretűek, lekerekítettek, vékonyfalúak, színtelenek (tehát klorofillt nem tartalmaznak), intercellulárisaik nincsenek. Helyzetüket tekintve lehetnek epidermális vagy külső víztartó szövetek, illetve hypodermális vagy belső víztartó alapszövetek.

Hagymás és gumós növények

Már a geofita életforma típusnál röviden említésre kerültek, azonban tárgyalásuk ehelyütt sem mellőzhető. Nem csupán sejtszintű, illetve szövetszintű alkalmazkodás figyelhető meg esetükben, hanem szervszintű alkalmazkodás eredményeként, általában földalatti hajtásképletek segítségével néha tetemes mennyiségű vizet tárolva vészelik át a kedvezőtlen időszakokat. Éppen ezért, a legszárazabb területeken az efemer egyévesek mellett ez a növénycsoport képviselteti magát a legnagyobb arányban.

Alkalmazkodás a sok vízhez – Vízinövények

A vízbőség teljesen más alkalmazkodási mechanizmusokat igényel. A szárazföldi növények esetében ritkán, de megjelenhet igényen felüli vízmennyiség. A vízinövények állandóan víztelített környezetben élnek, így a vízi környezet számos alkalmazkodási mechanizmus létrejöttét eredményezte (3.7. ábra). A



3.7. ábra. Alkalmazkodás sok vízhez: néhány vízivő testfelépítése: 1. *Hottonia palustris*, 2. *Ranunculus fluitans*, 3. *Myriophyllum* sp., 4. *Ceratophyllum* sp., 5. *Cabomba aquatica*, 6. *Potamogeton* sp. levélkeresztmetszete, 7. *Trapa natans* levele „úszáskönnyítő” duzzanattal (Hegi 1907-1930 nyomán).

tápanyagfelvétel az egész testfelületen keresztül lehetséges, ezért a kutikula hiányzik, vagy igen vékony, felszínén para illetve viaszréteg nem található. A vízszállító (fa) elemek és a szilárdító szövetek redukáltak. A gyökér tápanyagfelvételi funkcióját elvesztette. Bizonyos fajok esetében teljesen hiányzik (*Salvinia*, *Wolffia*, *Ceratophyllum*, *Utricularia* stb.), másoknál a gyökérfejlődés egy adott stádiumban megrekedt (*Azolla*, *Lemna*, *Hydrocharis* stb.), néhol csak a gyökérszőrök hiányoznak (*Butomus umbellatus*, *Caltha palustris*, *Hippuris vulgaris*). Azoknál a fajoknál, ahol a gyökér rögzítő funkciót tölt be, gyakran hosszú és dúsan elágazó.

Az asszimilációs szervek felépítése igen változatos, testfelépítésükre azonban a szinte kizárólagos lágyszárúság (malakophyll felépítés) jellemző. Az epidermisz klorofillban gazdag (kevés a fény), gyakran olajcseppeket hordoz. Az epidermisz felszínén szőröket nem hordoz, vagy a szőrök módosultak,

egyrészt elnyálkásodtak, vagy a levegő felvételét könnyítő képletekké alakultak. A táplálékkészítő alapszövet általában kevésbé differenciált, gyakran csak szivacsos parenchima található meg; az alámerült levelek általában izolaterálisak. Az aerenchima jelenléte gyakori. Az edényesek esetében gyakori a heterophyllia, azaz az úszó levelek más alakúak, mint az alámerültek. A leveleknél előfordul vízkiválasztás, mely a csúcsok közelében található pórusokon, vagy nyitott nyalábokon keresztül történik.

A legtöbb vízi faj élettartama alatta található a szárazföldi fajokénak. A *Salvinia*, *Najas*, *Subularia* stb. fajok kivételével általában több évesek. A vegetatív szaporodásuk aránya a generatív arányát messze felülmúlja.

3.5. A tűz

Egy speciális környezeti tényező, a tűz természetesen vagy mesterségesen megjelenő igen gyors lebontó fizikai és kémiai folyamat. Hatásait az éghető szerves- és szervetlen anyagok lebontása (szilárd anyagok összetételének és halmazállapotának megváltoztatása) mellett a jelentős hőmennyiség felszabadításával fejt ki.

A tűz közvetlen hatását a növények elpusztításával, vagy a légköri viszonyok megváltoztatásával (mérgező gázok, füstképzés) fejt ki. Az indirekt hatások az élőhely abiotikus és biotikus környezetének megváltoztatásával jelentkeznek. Ezek olyan jelenségeket foglalnak magukba, mint a fajösszetétel megváltozása, a vegetáció szerkezetének átalakulása (állománymagasság és denzitás, méreteloszlás megváltozása) illetve a vegetáció-mintázat átrendeződése. Másodlagos hatások az erózióval (talajszerkezet rombolás, vegetáció lepusztítása), és a mintázattal (gap-képzés) összefüggő változások lehetnek.

A tűz hatásai függnnek a növényközösség fenológiai állapotától (nem mindegy, hogy a tűz az év mely szakában következik be), térbeli jellemzőktől (a tűz kiterjedése, mintázata), illetve abiotikus tényezők tüzekre gyakorolt hatásaitól (szélsebesség, csapadékviszonyok).

A tűz fontos szerepet játszik a növényközösségek „tisztulásában” és megújulásában. Elpusztíthatja a parazitákat, patogéneket, illetve a közösség adventív és invázív elemeit, csökkenti az árnyaltságot. Eltünteti a felhalmozódott holt faanyagot és az avart. Fontos szerepet játszhat a vegetációfejlődés szabályozásában. Helyreállíthat korábbi szukcessziós stádiumokat, megakaszthatja

a szukcesszionális változásokat, stabilizálva valamely szubklímá állapotot (chaparral vegetáció), illetve előre is mozdíthatja a progresszív változásokat. Emellett igen erős természetes szelekciós tényező is, hiszen olyan közösségek létrejöttét és fennmaradását segíti elő, amelyben számos adaptív stratégia alakult ki a tűz elkerülésére és tolerálására.

Infraindividuális és egyedszintű alkalmazkodás

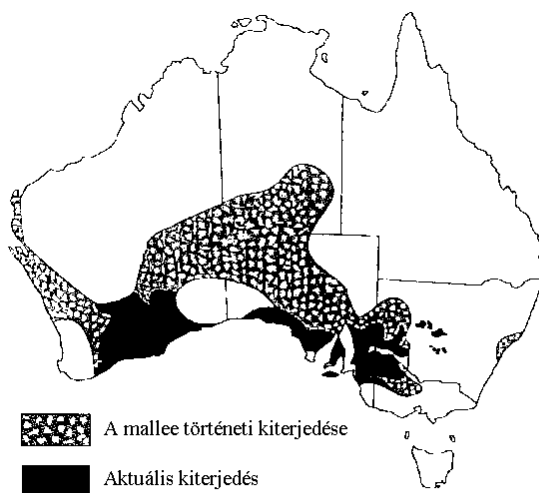
Vastag tűzálló kéreg megjelenése. Számos faj (*Pinus ponderosa*, *Pseudotsuga menziesii*, *Pinus banksiana*, *Quercus macrocarpa*, *Sequoia sempervirens*) vastag kéreg fejlesztésével védekezik az extrém hőhatásokkal szemben.

Gyors és intenzív sarjadzó képesség. A fásszárú fajok egy része (*Populus tremuloides*, *Populus balsamifera*, *Quercus ellipsoidalis*, *Betula papyrifera*) nem rendelkezik vastag tűzálló kéreggel. A tűz hatására a föld felszín feletti hajtásaik elpusztulhatnak. Az apikális dominancia megszűnése után a földfelszín alatti alvórügyek aktivizálódnak és intenzív sarjadzás indul meg ezeknél a fajoknál.

Hatékony rügy és hajtásvédelem. A növényfajok egy része szukkulens levélrózsát fejleszt rügyei és kitartó képletei köré, ami megakadályozza ezek sérülését (a víztartó szövetek nehezebben melegszenek fel és nagy hőkapacitással rendelkeznek), más fajok éppen ellenkezőleg igen gyúlékony gyantákat és illóolajokat halmoznak fel a leveleikben (*Ceanothus* genus). A gyúlékony levélkoszorú gyorsan leperzselődik, így a tűz gyorsan túlszalad a lombkoronán és nincs ideje a rügyeket károsítani. Egy másik lehetséges alkalmazkodási mód, hogy a fásszárú fajok magasan elhelyezkedő koronát fejlesztenek, csökkentve ezzel a heves koronatűz lehetőségét.

Speciális földbeni képletek létrehozása. A mallee vegetációban (Dél- és Közép-Ausztrália) előforduló eukaliptusz fajok egy viszonylag nagy méretű erősen fásodott földbeni raktározó-kitartó képletet hoznak létre (*lignotuber*). A lignotuber nagy mennyiségű vizet képes raktározni. Ha a felszíni hajtásképletek károsodnak, akkor a lignotuberben található alvórügyekből új hajtások fejlődnek.

Tűzzel szinkronizált magterjesztés és magnyugalom. Egyes fenyőknél (*Pinus banksiana*, *Sequoiadendron giganteum*) a magok zárt, vastag, erősen fásodott tobozokban helyezkednek el. A tobozok több évig is a fán maradnak, és csak erős hő hatására nyílnak fel. Más magok a talajfelszínen felhalmozódhatnak, de csak tűz hatására képesek kicsírázni.



3.8. ábra. A mallee vegetáció kiterjedése Ausztráliában.

Néhány tűzadaptált társulás

Magasfüvű préri

Észak-Amerika füvek és félcserjék által dominált fátlan társulásai közül az egyik legismertebb a magasfüvű préri, mely történetileg Kansas, Nebraska, Illinois és Iowa államok területén helyezkedett el. Zömüket mára már feltörték, vagy cserjés-erdős területté alakultak. Ennek oka egyrészt a legelő állatállomány lecsökkenése, illetve a korábban frekvens tűz elmaradása. A villámcsapások, illetve egyéb környezeti hatásokra előidézett tüzek több-kevesebb rendszerességgel 5-10 évente bekövetkeztek. Az igen gyorsan lefutó préritüzek megakadályozták a terület beerdősülését, és a holt fitomassza (fűavar) eltávolításával fontos szerepet

játszottak a fajgazdagság fenntartásában. A tüzek után általában ugrásszerűen megnőtt az élő fitomassza mennyisége (tápanyagmobilizáció, holt-fitomassza eltűnése, csírázás indukálás) is.

Chaparral vegetáció

A chaparral gyűjtőfogalom alá számos Dél-Kaliforniában, Arizonában, Új-Mexikóban elterjedt cserjés-bokros növényközösséget sorolnak. A mediterrán klímához hasonló hőmérsékleti és csapadékviszonyok jellemzik. A néhány év alatt termőre forduló törpe növésű bokortölgyek és *Ceanothus* fajok által alkotott bozótosok 15-25 évente égtek le, többé-kevésbé rendszeresen. Igen heves bozóttüzek a nyárvégi erős száraz szél segítségével gyorsan terjedtek. A tüzet követő években egyéves füvek dominálják a társulást, majd néhány év alatt ismét felnő a jellemző fás társulás.

Mallee vegetáció

A mallee vegetáció zömében *Eucalyptus* fajok által dominált bokros vegetációtípus, amely Ausztrália déli és középső részein fordul elő (3.8. ábra). A mintegy 2-9 m magasra megnövő, soktörzsű bokrok föld alatti lignotuberrel rendelkeznek. A mallee eukaliptuszok mellett magas és alacsony füvek és efemer növények fordulnak elő. A talajfelszínre kerülő avar az igen száraz körülmények miatt nehezen bomlik. Az eredeti mallee vegetáció mintegy 75%-át mára kiirtották és feltörték a telepések. Az itt élő fajok a 10-20 évente bekövetkező tűzvészeket lignotuber, mélyre nyúló gyökérszövet és ephemer életmenet segítségével vészeli át.

Edafikus tényezők

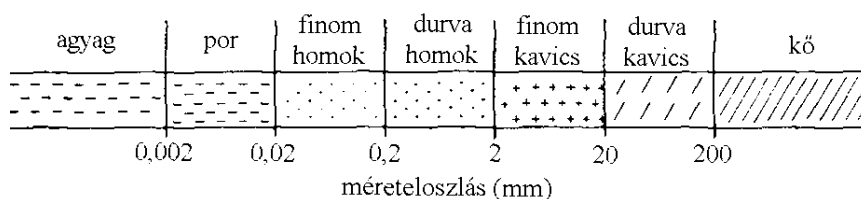
3.6. A talaj

A litoszféra legfelső termékeny rétege, a talaj diverz és komplex természeti formációként a növényi élet meghatározó eleme. A növényi szervezetek zöme itt rögzül és innen veszi fel a vizet és a vízben oldott szerves tápanyagokat. A talajok kialakulása földtani tényezők (földkéregmozgások és hidrológiai viszonyok, alapkőzet fizikai tulajdonságai és ásványi összetétele), éghajlati tényezők, relief tényezők és természetesen biológiai tényezők együttes hatásának

eredménye. A talaj a fenti tényezők interakciója során a fizikai mállás (aprózódás), kémiai mállás (oldás, oxidáció, hidrolízis) és biológiai mállás (oldódási viszonyok módosulása, biológiai tápanyagfeltáródás) folyamatain keresztül alakul ki.

A talaj szemcsézettsége

A talaj fizikai tulajdonságai döntő fontosságúak abban a tekintetben, hogy milyen növényközösségek képesek rajta megtelepedni, és tartósan fennmaradni. A fizikai sajátságok közül a talaj szerkezete (szemcsézettsége) határozza meg a talaj levegőtartalmát, adszorpciós kapacitását, hógazdálkodását és víztartó képességét. A szemcsézettségre többféle osztályozási rendszer létezik, a legelterjedtebb az Atterberg-féle szemcseméret osztályozási rendszer, ezt mutatja be az 3.9. ábra. A fizikai talajféleség attól függ, hogy az egyes szemcsealkotók milyen arányban



3.9. ábra. Az Atterberg-féle szemcseméret osztályozási rendszer (Braun-Blanquet 1951 nyomán).

fordulnak elő a talajban. Homoktalajok esetében a leiszapolható frakció aránya 0-20%, vályog esetén 36-60% és agyagtalaj esetében 71-90% is lehet.

A talaj szervesanyag-tartalma

A talajt az egyszerű kőzetmálladékoktól és kőzettörmelékektől a szerves komponensek jelenléte különbözteti meg. A talajban található szervesanyagok egyrészt élő- (talajélet), másrészt holt szervesanyagok (biológiai folyamatok köztes- és melléktermékei). A talaj szervesanyagai egy másik csoportosítás szerint lehetnek humuszanyagok (fulvosavak, huminsavak, humin és humuszszén), nem humuszjellegű szerves vegyületek (pl. aminosavak, struktúrfehérjék, szénhidrátok,

zsírok, viaszok) és az élő szervezetek élettevékenysége során létrejött új aktív anyagok (extracelluláris enzimek).

A talajkolloidok

Az agyagásványok és a humuszanyagok többségének mérete legalább a tér egy irányában a kolloid mérettartományba esik, ezért ezeket a szerves és szervetlen talajkomponenseket talajkolloidoknak nevezzük. A talajkolloidok egymással gyakran organo-minerális komplexeket (szerves-szervetlen kötésű) képezve hozzák létre a talaj polidiszperz (eltérő mérettartományú komponensekből álló) kolloid rendszereit. A kolloid rendszerek micelláinak felszínén található nem folytonos határrendszer felületén gázok és gőzök (O₂, CO₂ és H₂O), víz, anionok és kationok kötődnek meg (az ionkicserélődési folyamatokat és kinetikájukat nem ismertetjük részletesen). Így a talajok tápanyag és vízvisszatartó képessége, igen nagy mértékben függ az eliszapolható frakciók (talajkolloidok) mennyiségétől.

A talajszerkezet kialakulása

A kolloidális rendszerek kulcsfontosságúak a talajszerkezet kialakításában. A kolloidanyagok felületi töltéseik segítségével összekapcsolódhatnak, koagulumokat, azaz térhálós vázszerkezetet hoznak létre. Ehhez kapcsolódnak a talaj nem kolloidjellegű vázelemei mikroaggregátumokat és aggregátumokat alkotva. A kolloidok tehát ragasztóanyagokként (pl. agyagásványok, humuszanyagok, Al-, Mn- és Fe-hidroxidok) vesznek részt a talajszerkezet kialakításában.

A pórustérfogat

A kialakult koagulumok, mikroaggregátumok és aggregátumok nem tökéletesen illeszkednek egymáshoz, közöttük kisebb-nagyobb hézagterek találhatóak. A pórustérfogat az a viszonyszám, ami megmutatja, hogy milyen a szilárd részek és a hézagterek viszonya egymáshoz képest.

$$P = 1 - (Ts/Fs) \times 100,$$

ahol P : porozitás, Ts : a talaj térfogattömege, Fs : a talaj sűrűsége.

A pórusterek fontos szerepet töltenek be a talajban: teret adnak a gyökérfejlődésnek, mérettől függően biztosítják a vízáteresztést és a vízvisszatartást, tárolják a talajlevegőt és életteret biztosítanak a talajélet számára. Minél kevesebb a pórustér, annál tömörödtebb a talaj. A tömörödöttség (1) károsan befolyásolja a gyökérfejlődést, (2) levegőtleneséget eredményez, (3) gátolja a víz szabad mozgását a talajban (erősen tömörödött talajrétegek vízzáró rétegeként működnek), (4) kevés teret biztosít az edafikus flóra és fauna megtelepedésének. Az alacsony mikrobiális aktivitás a tápanyagfeltáródási folyamatok elégtelenségét vonja magával.

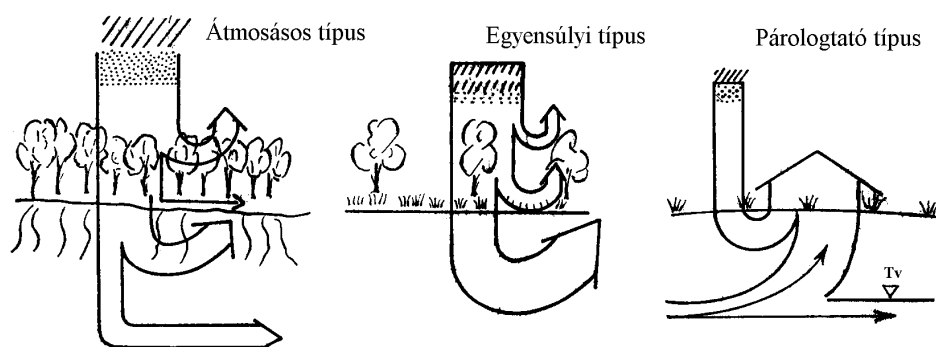
A $30\ \mu\text{m}$ -nél nagyobb pórusok a talajszellőzésért, $3 - 30\ \mu\text{m}$ -es terek a vízáramlás biztosításáért felelősek, míg a $3\ \mu\text{m}$ -nél kisebb hézagok a mikroszkópikus flóra és fauna megtelepedését szolgálják. A pórusméret-eloszlás fontos jellemzője a talajoknak. A laza, sok nagy pórust tartalmazó talajok lazák és jól szellőzöttek, de gyakran alacsony a vízvisszatartó kapacitásuk, míg a sok apró kapillárisal átszőtt talajok gyakran levegőtlenek és annak ellenére, hogy sok vizet képesek tárolni, a víz erősen kötött állapotban van a kapillárisok falán, így a növények számára nehezen felvehető.

A talajok vízgazdálkodása

A talaj vízgazdálkodása a talajtermékenység egyik igen fontos eleme, ugyanis a talaj vízállapota közvetlen hatással van a talaj hő-, levegő- és tápanyaggazdálkodására, és meghatározza a talajéletet. A talaj nedvesség-tartalma igen sok tényező függvénye. A talaj vízállapotát a klimatikus tényezők mellett (csapadék, hőmérséklet, légmozgások) orografikus tényezők (domborzat, lejtés) is befolyásolják. A vízállapot erősen függ a talaj-tulajdonságoktól és az emberi beavatkozás mértékétől is. A talajokat a vízgazdálkodás típusa szerint három csoportba sorolhatjuk:

Átmosásos vagy kilúgzási típus: A talajprofilban a víz mozgása a gravitáció irányának megfelelően zajlik, a csapadékvíz talajban lefelé áramolva a talajvízbe jut. Alapvetően a kimosódási folyamatok (mészleomosódás, agyagásvány-vándorlás) dominálnak. Ide sorolhatjuk erdőtalajainkat.

Egyensúlyi típus: Túlnyomórészt kontinentális klímára jellemző vízgazdálkodási típus, ahol a talaj felszínére jutó víz nem jut le a talajvízhez,

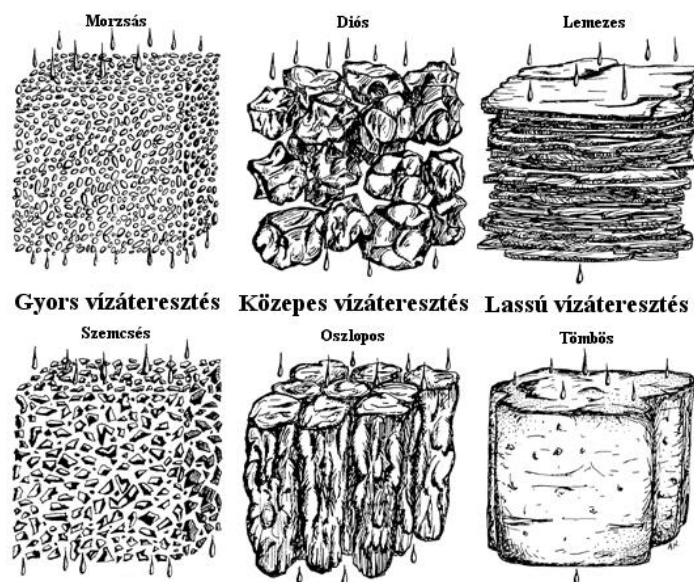


3.10. ábra. A talajok alapvető vízforgalmi típusai (Stefanovits 1981 nyomán).

hanem a felső átmedvesedő rétegben mozog. Ennek oka a kilúgozódási folyamatok és a párolgás viszonylagos egyensúlya (pl. csernozjom talajok).

Párolgató típus: Az ide tartozó talajok igen rossz talajszerkezetűek és vízgazdálkodásúak. A talajvíz gyakran igen magasban van és együtt párolog a felszínre jutó csapadékvízzel, ezért a felfelé történő vízáramlási folyamatok dominálnak. A felfelé áramló víz sófelhalmozódást okoz a felső talajrétegekben (szikesedés). Ebbe a típusba szikes talajaink tartoznak (3.10. ábra).

A talajok víztartó képességének mértéke az a vízmennyiség, amit a gravitációs erővel szemben a talaj képes visszatartani. Ezt a vízmennyiséget egyrészt a kapilláriscsövek falán megtapadó erősen kötött vízformák, másrészt a talajszemcsék felszínén (gyakran az agyagásványok felületén) lévő vízburok alkotja. A vízvisszatartó képesség többek között a fizikai talajféleség függvénye. A homoktalajok kevesebb vizet tudnak visszatartani, mint az agyagos talajok. A laza talajok bár kevesebb, de könnyebben felvehető vizet tartalmaznak, míg a kötött talajokban igen sok a növények számára felvehetetlen kötött vízforma. A laza talajok vízgazdálkodása kedvezőbb, víztartalmuk kiegyenlített, kevesebb vizet párologtatnak, mivel nagyobb légüregekkel megszakított szerkezetükben nem tudnak kialakulni egységes kapilláris rendszerek (szemben az agyagtalajokkal, melyek esetében az igen mélyen fekvő talajrétegek is kiszáradhatnak). A talaj szemcsézettsége és a vízvezetés összefüggését mutatja be a 3.11. ábra.



3.11. ábra. Talajszemcsézettség és vízvezetés.

A talajok levegőgazdálkodása

A talaj pórusterfogatának azt a részét, amelyet nem a víz tölti ki, a talajlevegő foglalja el. A talaj porozitásviszonyaiból adódóan azokat a nagyobb üregeket tölti ki a levegő, amelyekből a víz kellő kötődés hiányában kifolyik. A homoktalajok térfogatának 30 – 40%-át, vályogtalajok esetében mintegy 10 – 25%-át, míg agyagtalajokénak 5 – 15%-át teszi ki víztelített állapotban a levegő. Alacsony talajlevegő-szint (kevesebb mint 15%) mellett a gyökerek elpusztulhatnak.

A talajok összlevegő-tartalmának meghatározása önmagában nem elegendő információ a talaj levegőgazdálkodásának jellemzésére. A talajlevegő összetétele komponenseinek arányaiban jelentősen eltér a légköri levegőtől. Ez a különbség a legmarkánsabban a CO_2 és az O_2 arányában nyilvánul meg. Az oxigénszint a talaj mélységével arányosan csökken. Jól átszellőzött talajnál 50 cm-es mélységben akár 15% alá is csökkenhet az O_2 szintje, míg a CO_2 aránya akár 10 – 15-szöröse is lehet a légköri értéknek (0,2 – 0,4%), természetesen rossz szellőzőtség és magas talajvíztartalom esetén sokkal szélsőségesebb értékek is előfordulhatnak.

A rossz levegőzettség következtében az oxigenikus reakciók (nitrogén-fixáció, oxidatív lebontási folyamatok) intenzitása csökken, ezzel szemben anoxigenikus reakciók intenzitása megemelkedik (rothadás, erjedés, denitrifikáció). Ez a talaj tápanyagtartalmának kedvezőtlen változásához, mérgező anyagcseretermékek keletkezéséhez vezethet. Az anaerob körülmények hatására mérgező vas- és mangán-vegyületek halmozódhatnak fel, ezek károsíthatják a gyökérzetet (glejesedés). Az alacsony oxigénszint kedvezőtlen a csírázási, gyökérnövekedési és anyagforgalmi folyamatok szempontjából is.

A talajok hőgazdálkodása

A talajhőmérséklet jelentős hatást gyakorol a talajban élő mikroorganizmusok életműködésére, a talajban gyökerező növények növekedésére, fejlődésére és a tápanyagfelvételi folyamatokra. A talajhőmérséklet periodikus vagy aperiodikus változásai jelentős hatást gyakorolnak a talaj szerkezetére, és ezen keresztül a talaj fizikai és kémiai sajátságaira is.

A talajhőmérséklet egy adott időpillanatban mindig a hőbevitel, és a talajból távozó hő egyensúlyától függ. A talajhő származhat a külső környezetből (besugárzás, hővezetés, hőáramlás) és termelődhet magában a talajban is szerves anyagok lebontása útján.

A talajok hőmérséklete függ a klimatikus és relief tényezőktől kívül a talaj víztartalmától és szerkezetétől is. A magas víztartalmú, kötött szerkezetű „nehéz” talajok hideg talajok (ez abból adódik, hogy a víz magas fajhője miatt nehezen melegszenek fel), míg a laza, alacsony víztartalmú talajok meleg talajok.

A sötétebb színű talajok (magas humusztartalom) szárazon könnyebben felmelegszenek, mint a világosabb talajok. Ennek oka az, hogy a sötét színű talajok alacsonyabb albedóval (reflexiós koefficiens, fényvisszaverési ráta) rendelkeznek, így több fényt nyelnek el, mint a világos talajok. A magasabb humusztartalom azonban általában magas víztartalommal is párosul, így a sötét talajok gyakran hidegebbek mint a világos talajok.

A talajhőmérséklet a talaj mélységével jelentősen változhat. A változás annál kifejezettebb, minél szélsőségesebb hőmérsékletű a talajfelszín. Az igen magas (szélsőséges esetben 70 – 80°C) felszíni hőmérséklet hatása gyakran néhány 10 cm mélységben már gyakorlatilag nem érzékelhető.

A talaj maximális hőmérséklete többszörösen meghaladhatja a felette elhelyezkedő légrétegek hőmérsékletét (ami nem meglepő, hiszen a felmelegedő levegő felszál, helyére alacsonyabb hőmérsékletű áramlik), ezzel szemben a minimális hőmérséklete csak nem sokkal alacsonyabb, mint a felette található levegő hőmérséklete. A talaj kötöttségétől függően, a kötött talajok mélyebben átfagyhatnak, míg a laza talajokban a fagy nem hatol olyan mélyre.

A talaj kémiai sajátosságai

A talaj pH

A talajok kémhatása a tápanyagfelvételi folyamatokkal és a talajkolloidok polaritásával és adszorpciós sajátosságaival összefüggő kémiai jellemző. Kémiai definíció szerint a pH egy oldat H^+ ion koncentrációjának a negatív tízes alapú logaritmus. A tiszta víz literenként $25^\circ C$ -on $0,0000001$ g H^+ -iont tartalmaz, ami röviden kifejezve 10^{-7} g (a OH^- ion koncentráció ebben az esetben 10^{-7} mol/dm³). Ekkor a pH 7-es. Minden oldatban a hidrogén és a hidroxidion koncentráció dinamikus egyensúlyban van, a tiszta vízben az arányuk egyenlő, így a tiszta víz semleges kémhatású. Ha a hidrogénion koncentráció irányába tolódik el ez az egyensúly, akkor az oldat savasodik, ha a hidroxidion koncentráció nő, bázikussá válik az oldat.

A talaj kémhatása erősen befolyásolja az egyes tápelemek disszociációs viszonyait és a talajtápanyagok oldékonysági sajátosságait. A foszforvegyületek oldékonysága $5,5$ pH alatt igen lecsökken, így erősen savanyú közegben foszforhiány léphet fel. A molibdén-vegyületek hasonlóan viselkednek. Javul viszont a cink és a mangán felvehetősége.

Számos növényfaj előfordulását a talaj kémhatásviszonyai határozzák meg. Aszerint, hogy a pH -optimum milyen pH tartományba esik megkülönböztetünk acidofil fajokat és közösségeket (erősen acidofil: $3,8 - 5,2$ pH , közepesen acidofil: $5,3 - 6,0$ pH , és gyengén acidofil: $6,1 - 6,7$ pH), semleges fajokat és közösségeket ($6,8 - 7,2$ pH) és bazofil fajokat és közösségeket (neutrofil-bazofil: $6,7 - 7,5$ pH , bazofil: $7,0 - 8,5$). Az acidofil fajok savanyú homokon, savanyú lápi talajokon, savanyú alapkőzeten képződött erdőtalajokon fordulnak elő. A bazofil fajok meszes homokon, mészkő és dolomit alapkőzeten képződött talajokon fordulnak elő, de ide sorolhatjuk a szikesek típusfajait is. Gyakran az egyes fajok acidofiliája, illetve bazifiliája kísérletesen nem igazolható,

csupán gyakrabban/kizárólag bázikus-acidikus talajtípusokon fordulnak elő, így szerencsésebb acidofrekvens és bazifrekvens fajokról beszélni.

A talaj tápanyagforgalma

A növény a széndioxid kivételével a talajból veszi fel a szervezetének felépítéséhez szükséges anyagokat (ez túlnyomórészt a víz és a vízben oldott ásványi anyagok). A növény szervezetének felépítése, működése során bizonyos tápanyagokat nagyobb mennyiségben vesz fel, mint másokat. Ezeket makrotápelemeknek, míg a kisebb mennyiségben felvett (de nem kevésbé fontos) tápelemeket mikrotápelemeknek nevezzük. Makrotápelemekhez tartozik a nitrogén a foszfor és a kálium, ezeken kívül a növény nagyobb mennyiségben hasznosítja a kalciumot, magnéziumot és a ként is. Mikrotápelemekhez tartozik sok fém (pl. Fe, Mn, Cu, Zn, Mo). A tápelemek növényi szervezetben betöltött szerepével részletesen a növényélettan foglalkozik, ezért itt a tápelemek növényi életben betöltött szerepére csak korlátozottan térünk ki.

Egyes fajok életében bizonyos ionok (nem feltétlenül csak a makrotápelemek) kitüntetett szerepet játszanak, tehát bizonyos ionokkal telített talajokon szívesebben nőnek, vagy inkább elkerülik az ilyen aljzatokat. Ezeket a növényfajokat indikátornövényeknek nevezzük. Az alábbiakban néhány speciális tápelem és közösség bemutatásán keresztül körvonalazzuk a növényi indikáció fogalomkörét.

A Ca^{2+} . A növények elterjedésére és a növényformációk fiziognómiájára a pH után a kalcium-ionnak van a legnagyobb hatása. A kalcium jelentőségét a növényi életben betöltött szerepén túl az jelenti, hogy a mészkő, a dolomit, Ca-szilikátok és a gipsz alkotójaként igen elterjedt közelakotó.

A kalcium indirekt hatását a talajszerkezet javításán keresztül a kedvezőbb talajlevegőzöttség és vízgazdálkodási viszonyok kialakításával fejti ki. A Ca^{2+} direkt hatását a pH pufferolásán keresztül fejti ki: a meszes talajok semlegesek, vagy bázikus kémhatásúak.

Számos faj kedveli (ennek megfelelően indikálja) a meszes talajokat. Ilyen fajok például az *Anthyllis vulneraria*, *Tussilago farfara*, *Rhododendron hirsutum*, *Achillea atrata*, *Ophrys muscifera*. Más fajok csak igen alacsony mésztartalom mellett képesek fennmaradni (0,02 – 0,03% CaCO_3 tartalom). Ilyenek a *Pinus*

maritima, *Calluna vulgaris*, *Sarothamnus scoparius*, *Erica* fajok, *Genista anglica*, *Pteridium aquilinum*, *Rumex acetosella*.

A Mg^{2+} . A magnézium számos kőzetben megtalálható, jelentős mennyiségben azonban csak a dolomit (54% $CaCO_3$ és 46% $MgCO_3$) és a szerpentin ($MgO \cdot 2 H_2O$) felépítésében vesz részt. A növényi szervezetben a klorofill alkotója, nagyobb mennyiségben mérgező (bár a kalcium együttes jelenléte mérsékli a negatív hatást) és felhalmozódhat a növényekben (a szerpentinben élő specialisták mindenféle negatív következmény nélkül képesek nagy mennyiségben felhalmozni a magnéziumot). A dolomit és a szerpentin vegetáció egyaránt igen speciális edafikus környezetet jelent, ezért ezek az élőhelyek gazdagok dolomit- és szerpentin-specialista fajokban, endemizmusokban.

A dolomit esetében a vegetáció fiziognómiája hasonló a mészkő alapkőzetben megfigyelthez, azonban dolomit alapkőzet nehezebben mállik, inkább aprózódik, ez a mészkővön kialakult talajoktól eltérő víz és hőgazdálkodású talajokat eredményez. További eltéréseket okoz a talaj viszonylag magas magnézium tartalma (dolomitjelző fajok a vegetációban). Speciális endemikus dolomitjelző növényünk a pilisi len (*Linum dolomiticum*).

A szerpentinben kialakult talajok igen tápanyagszegények, erősen savanyúak, magas az alkálifém, alkáli-földfém- és nehézfém-koncentrációjuk (Mg, Fe, Ni, Co, Cr, Ca, Na, K és Al), emellett viszonylag meleg talajok. Ezek a tulajdonságok speciális fajkészletet eredményeznek. Speciális szerpentinjelző fajok közé tartozik a *Dianthus capillifrons*, *Sempervivum pittonii*, *Asplenium adulterinum*.

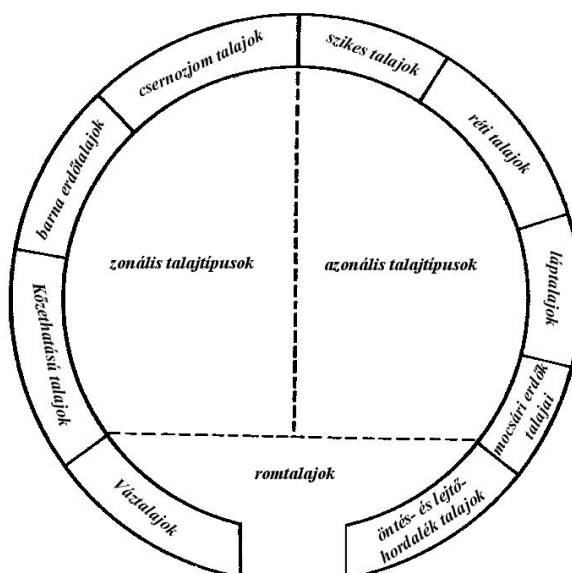
A vas. A vas feldúsulása a talajoknak jellegzetes vöröses, sárgásbarna elszíneződését okozza. Ezt a karakteres színt a vörösföldeknek (vörösagyagok) a vasoxidok (Fe_2O_3) adják. A vasban gazdag talajok korántsem kedvezőtlen élőhelyek, általában mészkővön gyakori fajok fordulnak elő rajtuk. Gyakori a *Spartium junceum*, *Dorycnium suffruticosum*, *Euphorbia nicaeensis*, *Inula viscosa*. Magasabbrendű növények között nem ismerünk kifejezetten vasat indikáló fajokat. A mikrobák közül vasas vizekben, mocsarakban fordulnak elő a vasoxidokat közvetlenül hasznosító vasbaktériumok (*Crenothrix*, *Leptothrix*).

A cink, a réz és egyéb ritkább fémek. A cinktalajok (külszíni cinkbányák és meddőhányók) a cink mellett más nehézfémeket, ólmot és rezet is tartalmaznak.

Emiatt igen kedvezőtlen körülményeket teremtenek a növényi élet számára. A cinkjelző növények régóta ismertek, közéjük tartozik a *Viola calaminaria*, *Thlaspi arvense* var. *calaminare*. A külszíni rézbányák felszínén kialakult talajokon nem telepszik meg fás vegetáció, és csak kevés fásszárú képes megtelepedni (néhány bokor). A mintegy 8-14%-os réztartalmú talajon nyílt, 50-60%-os záródású gyomvegetáció képes megtelepedni. A karakterfajok között számos rézindikátor faj található meg: *Justicia cupricola* (Acanthaceae), *Buchnera cupricola* (Scrophulariaceae), *Acalypha cupricola* (Euphorbiaceae). Ismeretese kobaltjelző növények is, ide tartozik a *Silene cobalticola*.

Kloridok, szulfátok és a szóda. Száraz, félsivatagos és sivatagos területeken, sztyeppterületeken és tengerpartokon gyakoriak a sós-szikes területek. Kialakulásuk részben klimatikus és edafikus tényezőkre vezethető vissza, más részük másodlagosan, emberi behatásra alakult ki. Az edafikus hatásra kialakult sós talajok létrejöttében a tengervíz sótartalma játszik szerepet, ezek talajában tehát a NaCl a domináns só. Kontinentális klímában a sós talajok kialakulásában a fokozott mértékű párolgás és a felfelé áramló talajvíz játszik szerepet (lásd párolgási típus a talajok vízgazdálkodásánál). Esetükben a szulfátok dominálnak (Na_2SO_4 , CaSO_4 , MgSO_4).

Halophytonok azok a növényfajok, amelyek magasabb koncentrációban különféle sókat igényelnek a normális fejlődésükhöz. A halofita fajokat korábban nem kezelték külön csoportként, csak a xerofitonok egyik alcsoportjaként. Ennek a feltételezésnek ellentmondott az a tény, hogy a halofitonok egy része nem rendelkezik xerophyta jellemvonásokkal (hygrohalofitonok). A valódi halofitonokra az jellemző, hogy szöveteikben nagy mennyiségű sót halmoznak fel, így biztosítva a magas ozmotikus szívóerőt vízfelvételi folyamataikhoz és folyadékturgoruk fenntartásához. A valódi sótűrő (sókedvelő) növények jelentős része a szukkulentákhoz tartozik. A sós termőhelyhez alkalmazkodás másik lehetséges módja a sófelhalmozás mellett a felvett só rendszeres eltávolítása. A krinohalofitonok sókat kiválasztó (sómirigyek, sókiválasztó szőrök), nem szukkulenta felépítésű növények. Vannak fajok melyek a magas folyadékturgort cukrok felhalmozásával biztosítják, ezek a glikohalofitonok. Sótűrő, sókedvelő fajok igen gyakoriak például a Chenopodiaceae, Tamaricaceae, és a Plumbaginaceae családokban



3.12. ábra. A talajosztályozás fő típusainak kapcsolata (Stefanovics 1981 nyomán).

Talajtípusok

A talajok az alapkőzet mállási folyamata során, földtani, éghajlati és relief tényezők, valamint biológiai tényezők együtthatása révén jönnek létre. Szerkezetüket ezen tényezőkön túlmenően még a talajfejlődés ideje is meghatározza.

A talajok felépítésük, illetve ezzel összefüggően fejlődési állapotuk szerint csoportosíthatók, rendezhetők („talajgenetikai” sorozatok). A talajokat célszerű lenne talajfejlődési sorok alapján rendszerezni, ez azonban rendkívül bonyolult rendszerezési sémát eredményezne (a hasonló kiindulási állapotokhoz gyakran eltérő végállapotok tartoznak). A talajrendszerezés vagy talajtipológia ezért csak részben veszi figyelembe a talajgenetikai sorokat.

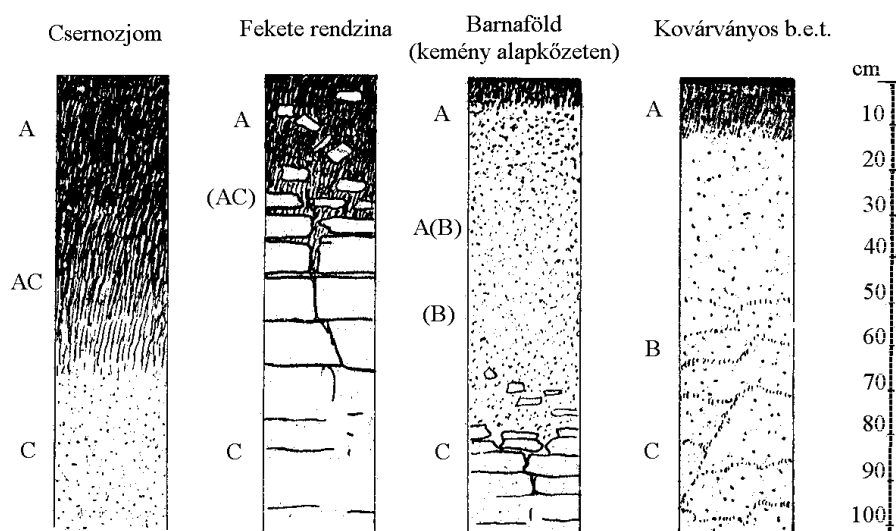
Egy talajtípusba azokat a talajokat soroljuk, melyek hasonló környezeti feltételek mellett alakultak ki, és a talajfejlődés folyamatában hasonló állapotot értek el (a talajfejlődés hasonló szintjén vannak). A talajtípusokat talajfőtípusokba soroljuk, melyek kialakításakor a hasonló földrajzi környezet hatását is figyelembe vesszük. Kilenc talajfőtípust különböztethetünk meg, melyeket három fő típus

csoportha foglalhatunk össze. Az első csoportba azok a talajok tartoznak, melyek a talajfejlődés alacsony fokán megrekedtek valamilyen külső vagy belső ok (folyamatos defláció vagy erózió, rendszeres elöntés) miatt. Ezek a romtalajok. Azokat a talajokat melyek egy adott klímán belül, klímazonális növényzeti struktúra hatása mellett jöttek létre, zonális vagy éghajlati hatásra képződött talajoknak nevezzük. A harmadik csoportba azok a talajok tartoznak, melyek kialakulásában nem a klíma tölti be a döntő szerepet, hanem valamilyen klímától független tényező (pl. többletvízhatás). Ezek az azonális vagy a víz hatására képződött talajok (3.12. ábra).

Romtalajok

Váztalajok. Kevésbé humuszosodott, sekély termőrétégű (max. 25 – 30 cm), a talajfejlődés kezdeti fázisában lévő, zömében kémiai- és fizikai folyamatok által dominált talajok sorolhatók ebbe a főtípusba. Alapkőzet szerint lehetnek köveskavicsos (*köves-kavicsos váztalajok*) kötött és homokos (*futóhomok, humuszos homok, rosszabb humusz-homok kombinációk*), valamint löszös (földes váztalaj) laza alapkőzeten kialakult talajok. Fiatal képződmények (frissen kialakult felszín kezdeti talajai), vagy - általában - relief tényezők által (nagy lejtésszög miatti intenzív erózió) fenntartott talajok.

Öntés- és lejtőhordalék-talajok. Általában a víz által egymásra rétegezt hordalékanyagokból, lemosódott talarétegekből felépülő talajokat soroljuk ide. Közös jellemzőjük, hogy nincs klasszikus értelemben vett szintezettségük, az egymás felett elhelyezkedő talajrétegek egymással nincsenek képződési („genetikai”) kapcsolatban. Termőképességük mindig annak függvénye, hogy már kialakult humuszos talajsintek rétegződnek egymásra (pl. *lejtőhordalék talaj* esetében gyakori, hogy a víz a magasabban elhelyezkedő talajok A-szintjeit mossa le), vagy nyers öntésrétegeket rak egymásra (*nyers öntéstalaj*). Fontos, hogy a rétegek mennyi ideje vannak nyugalomban (a nyers öntéstalajok felett tartós növényzeti felszín alakul ki, akkor erősebben humuszosodva *humuszos öntéstalaj*okat hoznak létre).



3.13. ábra. Néhány zonális talajtípus szelvénye (Knapp 1971 nyomán).

Zonális talajfőtípusok

Közethatású, vagy sötétszínű erdőtalajok. A közethatású talajok közé azokat a sekély-közepes, ritkán mély termőrétgű talajokat soroljuk, amelyeket az erőteljes humuszképződés és kismértékű kilúgozódás jellemez. Az alapkőzet jelentősebb hatást gyakorol a talaj tulajdonságaira, mint a klíma, ezért gyakran ezeket intrazonális talajoknak is nevezik. A-C szintes talajok, ahol az A-szint erősen humuszos, köves típusok esetében gyakran erősen köves és átmenet nélkül belemosódik az alapkőzet rései közé (3.13. ábra). Agyaglemosódás és másodlagos felhalmozódás (B-szint) az erőteljes organominerális komplexképződés és az alacsony kilúgozódási ráta miatt nem jellemző. Csoportosítás az alapkőzet típusa és a termőrétg mélysége szerint történik. Nem karbonátos alapkőzeten a köves váztalaj mélyülésével *erubáz talaj* alakul ki, majd mélyülve ez *rankerré* alakulhat. A meszes (és dolomit) alapkőzeten a *fekete rendzina*, nagyobb porráhullás, agyagosodás mellett *barna rendzina* a jellemző ide sorolt talajtípus. Reliktum talajaink közé tartozik a mediterráneumban gyakori, vörös vasvegyületekben gazdag termőrétgű *vörösayag rendzina*. Nem köves meszes alapkőzeten, gyenge kilúgozódási folyamatok mellett alakul ki a *humuszkarbonáttalaj*.

Barna erdőtalajok. A fő típusba döntően erdős klímákban, erdőállományok alatt kialakuló, változatos termőréteg-mélységgel és alapkőzettel jellemezhető talajtípusokat sorolhatunk. Közös jellemzőjük, hogy „háromszintes” talajok (A-B-C szint egyaránt megtalálható és túlnyomórészt élesen el is válik). Jellemző folyamataik:

Humuszosodás: a lebomlási folyamatokkal szemben dominál a szervesanyag-felhalmozódás folyamata, ezért a talaj felső rétegében egy szervesanyagokban gazdag talajréteg alakul ki (különálló, erősen humuszos felső A₁ szint: agyagbemosódásos b.e.t. továbbiakban ABE, podzolos b.e.t., pszeudoglejes b.e.t.).

Kilúgozódás: a viszonylag nagy mennyiségű csapadék bejutásával a talaj felső rétegéből a mész és a könnyen oldható sók kimosódnak, aminek következtében a felső talajszintek elsavanyodnak. Elősegíti a folyamatot a szervesanyag (huminsavak) felhalmozódása (megjelenik a színében elváló halványabb A₃ szint, az ún. kilúgozódási szint: ABE)

Agyagosodás és agyagvándorlás: Az intenzív biológiai tevékenység és kémiai mállás következtében nagy mennyiségű agyagásvány képződik, ami kedvezőbb víztartóképeséget, tápanyaggazdálkodást és talajszerkezetet eredményez. A felső szintek agyagtartalma gyakran a gyengén-erősebben savanyú kémhatás és kilúgozódási folyamatok következtében az agyagásványok lefelé mozdulnak kialakítva ezzel egy differenciáltabb talajtextúrát. (Kialakul a kötöttebb agyagfelhalmozódási B szint: minden barna erdőtalajnál a savanyú b.e.t. kivételével, ott egy kötöttebb AC átmeneti zóna.)

Agyagszétesés: Az erőteljesen savanyú kémhatás és az agresszívebb szerves savak (fulvosavak) hatására az agyagásványok elemekre esnek szét (Al- és Fe-ionok, kovasav) és lemosódnak. Ennek következtében a feltalaj tápanyagszegényebb és savanyúbb lesz. Ez a folyamat különösen erőteljes túlevelű állományok alatt, hidegebb klímában. (Kialakulhat külön agyagszétesési A₂ szint: podzolos b.e.t.)

Kovárványosodás: A felhalmozódási szint a ritmikusan változó oldékonysági viszonyok és talajvízszint miatt feltagozódik és az

agyagtartalom és cementálóanyagok (Fe-oxidok) sávós elrendeződést mutatnak. Homoktalajokon jellemző folyamat, amelynek révén a homoktalaj tápanyag és vízgazdálkodása javul (kovárványcsík B szint figyelhető meg a kovárványos b.e.t. esetében).

Glejesedés: A kilúgozódási és felhalmozódási szint határán a talaj fizikai állapotában kialakult különbségek (fagyott altalaj, felszínközeli vízzáró réteg) miatt kialakult vízborítás levegőtlen oxigényszegény állapotot hoz létre. Ennek következtében redukált vas- és alumíniumvegyületek halmozódnak fel szürkés-márványos réteget képezve. Ez igen kedvezőtlen hatást gyakorol a növényzetre. (A glejes szintet G-szintnek jelölik, nálunk valódi tartós glejes réteg nem alakul ki. Az időszakos glej nem képez külön réteget, és aszerint, hogy hol jelenik meg a szint jelzése után rakott g-vel jelöljük: pl. a gelejesedett B-szintet így „Bg”-nek jelöljük a pszeudoglejes b.e.t. esetében).

Az alapkőzet típusa és a fenti folyamatok jelentléte, hiánya és erőssége alapján a barna erdőtalajokat több talajtípusba soroljuk.

- A *karbonátmaradványos barna erdőtalaj* laza alapkőzeten (homok és lösz), meszes humuszos homok, vagy humuszkarbonáttalaj mélyülésével jön létre. Jellemző rá az alacsony intenzitású kilúgozódás és erőteljes humuszképződés.
- A *csernozjom barna erdőtalaj* laza alapkőzeten alakul ki általában humuszos homok és humuszkarbonáttalaj mélyülésével. Kifejezett agyagfelhalmozódás és kilúgozódás jellemzi. Általában erdőtalajok és a csernozjomtalajok határterületein alakul ki, erdőállomány alatt.
- A *barnaföld* laza alapkőzeten, ritkábban mészkövön kialakuló talajtípus. Intenzív humuszosodás, agyagosodás és kilúgozódás mellett gyenge savanyodás jellemzi (3.13. ábra). Kiváló víz és tápanyaggazdálkodású talaj. A homokon kialakult barnaföldet *rozsdabarna erdőtalaj*ként gyakran külön talajtípusba sorolják.
- Az *agyagbemosódásos barna erdőtalajt* intenzív agyagosodási, agyagvándorlási folyamatok, hatékony kilúgozódás, erőteljes humuszosodás és közepes mértékű savanyodás jellemzi. Gyakran barnaföld, ritkábban

podzolos barna erdőtalaj, barna rendzina és rozsdabarna erdőtalaj további mélyülésével és differenciálódásával kialakuló erősen szintezett közepes, mély, vagy igen mély termőrétegű talaj.

- *A podzolos és a savanyú barna erdőtalaj* A podzolos barna erdőtalajra kifejezett humuszosodás, agyagosodás és agyagbemosódás mellett az agyagszétesés, vagy podzolosodás és az erős elsavanyodás jellemző. Mészmentes kemény alapkőzeten (pl. gneisz, csillámpala, fillit) vagy ritkábban mészmentes homokon kialakuló talajtípus. Gyakran a sekélyebb, nem vagy alig podzolosodott *savanyú barna erdőtalajból* alakul ki.
- *A pszeudoglejes barna erdőtalajra* a podzolos barna erdőtalajra is jellemző sajátságok mellé a időszakos talajlevegőtlenesség miatt fellépő glejesedés jellemző. Gyakran lefolyástalan völgyalji helyzetű területeken alakul ki.
- *A kovárványos barna erdőtalajt* a humuszosodás, kilúgozódás, agyagvándorlás-felhalmozódás és mérsékelt savanyodás mellett, homoki területekre jellemző, új jelenséggént fellépő kovárványosodás jellemzi (3.13. ábra).

Csernozjom talajok. Ahol a nedvességviszonyok csak korlátozottan teszik lehetővé a fás vegetáció kialakulását (túl száraz a klíma), a gyepevegetáció talajalakító hatása fokozottan jelentkezik. Löszön és egyéb finom meszes üledéken kialakult, általában magasabb mésztartalmú, igen mély termőrétegű, egyensúlyi vízgazdálkodással jellemezhető, erősen humuszos A-C szintes talajok tartoznak ide (3.13. ábra). A kilúgozott csernozjom felső szintjei alacsony mésztartalmúak, az A szint gyakorlatilag mészmentes. A *mészlepedékes csernozjomot* a mélyebb rétegekben a talaj vázelemeinek felszínén kiváló vékony mészhártya, míg a *régi csernozjomot* apróbb mészkonkréciók jellemzik. A *csernozjom jellegű homoktalaj* általában humuszos homoktalaj mélyülésével létrejött típus.

Azonális talajfőtípusok

Szikes talajok. A magas talajvízszint és az erősen száraz klíma hatására a talajban lévő víz mozgása alapvetően felfelé irányul (párologtató típus), ami a feltalajban sófelhalmozódást eredményezhet. Szikeseknek nevezzük mindazon talajokat, melyek kialakulásában a vízdoldható, főként nátriumsók fontos

szerepet játszanak. A szikesség mértékének növekedésével arányban a talajok termőképessége csökken. A-B-C szintezett talajok, ahol a B szint szürkés, tömör vagy töredezett, gyakran igen gyenge szerkezetű. A *szoloncsák talaj* esetében a felszíni sókoncentráció eléri a 0,3 – 0,5%-ot, kémhatása 9,0-es *pH*-nál nagyobb (erősen lúgos). Igen rossz vízgazdálkodás és talajszerkezet jellemzi. A *szoloncsák szolonyec talajok*at már alacsonyabb *pH* és sótartalom, de továbbra is igen rossz szerkezet és vízgazdálkodás jellemzi. A *szolonyec* és a *sztyeppesedő réti szolonyec* már sokkal kedvezőbb talajállapot mellett kialakuló, kompaktabb szerkezetű (kialakult kompaktabb oszlopos B-szint) és jobb vízgazdálkodású talajok.

Réti talajok. Árterületeken, buckaközi laposokon, mélyfekvésű térszíneken megtalálható talajtípusok tartoznak ide, melyek kialakulásában a nedvesség játssza a főszerepet. Jellegzetesen kétszintes talajok, melyek felső A szintje erősen humuszos, alatta vékonyabb-vastagabb átmeneti szint (AC, (B), vagy kialakult B szint) után glejesedett C szint következik. Eredetileg fátlan társulások találhatók meg rajtuk, néha szikessednek. A *típusos réti talaj* esetében az igen humuszgazdag, átnedvesedett A szint a magas nedvességtartalom és gyakori levegőtlen állapot miatt szürkés színű, kötött. Az átmeneti szint vastagsága és kifejezettsége változatos, gyakran glejesedik. A *szoloncsákos* és a *szolonyeces réti talajok* átmenetet képeznek a szikések felé, míg a *lapos réti talajok* magas szervesanyagtartalmukkal a *lapi talajok*hoz állnak közel. Az *öntés réti talajok* a nyugalomba került nyers- és humuszos öntéstalajokból képződnek intenzívebb humuszelhalmozódás és agyagosodás során.

Láptalajok. A mélyebb, gyakran állandó vízborítottságú területeken alakulnak ki a láptalajok. Nem szintezett, csak néhány többé kevésbé elváló talajréteg ismerhető fel a szelvényekben. A talaj felhalmozódott, többé-kevésbé átalakult növényi holtanyagból (tőzeg, kotu) áll. Eredetileg erdőtlenek, de számos területet felszántottak illetve beerdősítettek. Igen ritkák az érintetlen *mohaláp talajaink*, melyek fontos tőzegképzői a *Sphagnum* fajok. A legtöbb láptalajunk a *rétláptalaj* kategóriába sorolható.

Mocsári és ártéri erdők talajai. Ebbe a talajfőtípusba fiatal, vagy átmeneti talajképződmények tartoznak. A víz és tápanyagellátottságuk kedvező, azonban

a kilúgzási folyamatok még nem kifejezettek. Vízjárta termőhelyeken előforduló, nagy fatermő képességű talajok. Mindig erdőállomány borítja őket.

3.7. Relief tényezők

A klimatikus és edafikus tényezők vegetációra gyakorolt hatását a földfelszín mintázata erőteljesen befolyásolja (egyes hatásokat gyengít másokat erősít). Amit mezo- és mikroklímaként ismerünk, az gyakran az *orografikus tényezők* változásának eredménye.

Magassági fekvés

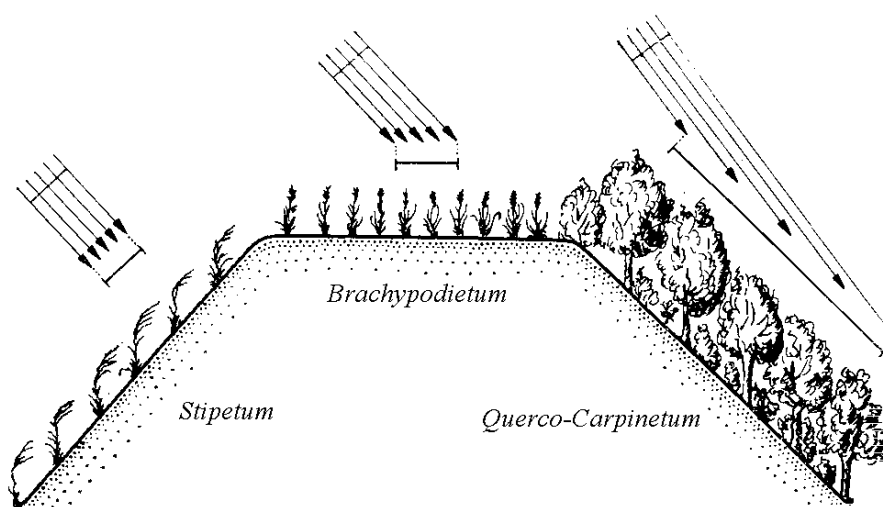
A mérsékelt övi hegységekben a 100 m-es tengerszint feletti magasság növekedésével az átlaghőmérséklet mintegy 0,5 fokkal csökken. Ennek következtében nagy tengerszint feletti magasságon a vegetációs periódus igen jelentősen rövidülhet. Az Alpokban végzett vizsgálatok alapján mintegy 1500 m-es szintemelkedés közel kétharmadával csökkentette a vegetációs periódus hosszát. Nagyobb tengerszint feletti magasságon gyakoribbak a hóesések, és a hóval borított napok száma is jelentősen megnő (tovább megmarad a hó). A kedvező időszakok rövidülésével az életmenet felgyorsul. A sivatagi növényekhez hasonló virágözön figyelhető meg a magashegységekben a rövid vegetációs periódus alatt.

Kitettség

A kitettség az egyik legfontosabb relieffaktor. Közvetlenül befolyásolja a regionális zonációt. A klimatikusan meghatározott zónák a déli oldalakon alacsonyabban, az északi oldalon magasabban húzódnak, mint a tényleges vegetációhatárok. A hűvösebb, csapadékosabb klímát kedvelő társulások északi kitettségben lejjebb húzódnak, míg a melegkedvelő közösségek a déli kitettségben magasabbra juthatnak fel, mint ami klimatikusan lehetséges lenne. Az északi-, északkeleti lejtők nedvesebbek, hűvösebbek; a déli-, délnyugati kitettségű lejtők melegebbek és szárazabbak, mint más helyzetű oldalak. A fahatár feljebb húzódik a déli lejtőkön, míg az árnyékkedvelő, vagy éppen mezofil közösségek száraz klímaterületeken szinte csak északi kitettségben fordulnak elő.

Lejtésszög

A lejtésszög direkt és indirekt módon fejti ki hatását. A megnövekedett lejtés megváltoztatja a napsugarak beesési szögét ezáltal növelheti (pl. déli kitérítésben) vagy csökkentheti (pl. északi helyzetben) a talaj által felvett hő mennyiségét (3.14. ábra). A megnövekedett lejtés további indirekt következménye,



3.14. ábra. Napsugárzás és vegetáció viszonyának alakulása egy rajna-vidéki dombon (Lerch 1980 nyomán).

hogy megváltozik a talaj vízellátottsága. A meredek talajfelszínen a csapadék nem szivárog be a talajba, hanem már a felszínen lefolyik a völgy irányába. Meredekebb lejtőkön rövidebb ideig tart a hóborítás. A lejtésszög növekedésének közvetlen hatása a mállástermékek lemosódása, aminek következtében a talajok a völgy alja felé mélyülnek. Bizonyos lejtésszög felett fás vegetáció nem is képes megtelepedni.

4. fejezet

Növényi alkalmazkodás stratégiái

A külső abiotikus és biotikus környezeti hatások alkalmazkodásra kényszerítik a növényeket. Hatással vannak a növények külső- és belső felépítésére, élettartamára, életmenetére. Adott területen egy növényfaj csak akkor tud tartósan fennmaradni, ha az élőhellyel összhangban álló felépítéssel, az élőhelyi abiotikus tényezők ritmikus változásával szinkronizált életmenttel rendelkezik, valamint képes a területen előforduló élőlényegyüttes hatékony tagjává válni.

4.1. Növényi formák, életformák

A természetes kiválasztódás folyamata jellegzetes életmódok kialakulásához vezetett. A biotikus és abiotikus környezeti hatások által evolúciósan előhívott morfológiai-, életmódbeli sajátosságok együttese jelenti egy adott faj alkalmazkodási stratégiáját. Már Humboldt (1805) felfigyelt arra, hogy a növényfajok filogenetikai rokonsági fokuktól függetlenül, pusztán külső megjelenésük alapján úgynevezett növényi formákba, növekedési formákba sorolhatók. Kezdetben 16, majd később 22 növényi alapformát különített el. Kerner (1863) 11 növényi alapformát (növekedési formát) írt le, még pusztán csak a fiziognómiai hasonlóság alapján. Olyan növények tartoznak egy *növekedési formába*, melyek hasonló külső felépítéssel hasonló megjelenéssel, hasonló hajtás-és gyökérrendszerrel rendelkeznek.

Rájöttek, hogy az alapformák tömegességi viszonyai szerint úgynevezett vegetációformák (formációk) írhatók le. Griesbach (1872) 54 formációt különített

el és feltételezte, hogy a növények fiziognómiai típusai ökológiai típusokat takarnak.

Warming (1884) már életmenetbeli és terjedésbiológiai szempontokat is figyelembe véve alkotta meg az első ökológiai szemléletű növényi alapforma rendszert. Warming a tipizálás során olyan jellemzőket vett figyelembe, mint élettartam, gyökérképzés, vegetatív szaporodási képesség, hajtásfelépítés, áttelelés módja stb. Rendszere nehezen áttekinthető, melynek oka feltehetően az, hogy megalkotása során túl sok jellemzőt vett közel azonos súllyal figyelembe. Bár Warming folyamatosan finomította rendszerét, mégis munkája kevés visszhangra talált.

Az élet alapformáinak Warming-féle rendszere

- Heterotróf, klorofill nélküli életformák (1)
- Zuzmók (2)
- Vízi növények (hydrophyta) (3)
- Muscoid életformák (4)
- Liánok (5)
- Nyári egyévesek (monociklikus fajok) (6)
- Téli egyévesek (7)
- Kétéves növények (diciklikus fajok) (8)
- Pleiociklikus fajok (többéves, egyszer virágzó) (9)
- Évelők különféle csoportjai (10 – 13)
- Félcserjék (14)
- Párnanövények (15)
- Puhatörzsű növények (16)
- Törzsszukkulenták (17)

- Kétszikű cserjék és törpecserjék (18)
- Egyszikű cserjék (19)
- Valódi lombkoronával rendelkező fák (20)
- Levélkoronás fák (21)
- Kúszónövények (22)

Raunkiaer-féle életforma típusok

Warming rendszerét, és saját kutatásait felhasználva Raunkiaer (1905, 1907, 1934) kidolgozott egy életforma rendszert, mely a legnagyobb hangsúlyt a kedvezőtlen időszak átvészelését segítő növényi alkalmazkodási mechanizmusokra helyezte.

Rendszerét a rügyek, kitartó képletek helyzetére alapozta. Úgy vélte a legkevésbé alkalmazkodott, tehát a „legprimitívebb” életformák a trópusokon dominálnak - hiszen a temperált klíma itt kényszeríti rá a legkevésbé a növényeket a kedvezőtlen időszakhoz való alkalmazkodásra, míg a legfejlettebb életformákat, fajokat a hideg égövben találhatjuk (illetve a legszélsőségesebb időjárási feltételekkel jellemzett helyeken). Raunkiaer tehát a következő kategóriákat határozta meg (4.1. ábra):

Phanaerophyta (*Ph*): Kitartó képleteik a talaj felett eltérő magasságokban, de szabadon, a levegőben helyezkednek el. Ide fák és cserjék tartoznak. További finomítását jelenti a rendszernek a magassági kategóriák bevezetése:

Megaphanaerophyta (<i>MM</i>)	> 30 m
Mesophanaerophyta (<i>MM</i>)	8 – 30 m
Microphanaerophyta (<i>M</i>)	2–8 m
Nanophanaerophyta (<i>N</i>)	< 2 m

Emellett elkülönít fedett és csupasz rüggyel bíró örökzöld és fedett rüggyű lombhullató fajokat. Ennek figyelembe vételével mintegy 50 kategória képezhető.

Chamaephyta (*Ch*): A kedvezőtlen időszakot talajközeli régióban vészeli át, nem magasabbak, mint 25 (50) cm.

- *Félcserjék*: többé-kevésbé felegyenesedő, a tövükön fásodó növények. A hajtások felső része évente lepusztul, a kitartó rügyek a talaj közelében helyezkednek el. Számos mediterrán karakterű növény tartozik ide (*Lavandula officinalis*, *Rosmarinus officinalis*).
- *Passzív chamaephyta*: A hajtás tengelye gyenge, emiatt a talajon elfekvő, a környezet hatásainak kevésbé kitett hajtásokkal rendelkező csoport (*Stellaria holostea*).
- *Aktív chamaephyta*: A hajtások a talaj felszínén kúsznak, gyakran a náduszkónál legyökerezők. Az ide tartozó fajok így vegetatívan is szaporodnak (*Lysimachia nummularia*, *Thymus serpyllum*).
- *Párnanövények*: Az utóbbi csoport sokkal kompaktabb megjelenési formával rendelkező képviselői.

Hemikryptophyta (H): Évelő növények, a kitartó képleteik közvetlenül a talajfelszín alatt, vagy a felszín közelében, avarral takarva helyezkednek el. A levegőben levő hajtásaik lágyak, csak ritkán fásodók. A kedvezőtlen időszakban a talajsztig lepusztulnak.

- Részben rozettások: A legfejlettebb levelek a talaj közelében rozettát formálnak, de kevésbé fejlett levelek a száron magasabban is találhatóak.
- Valódi rozettával rendelkezők: A levelek a talaj felszínén rozettát formálnak, a felemelkedő növényi részek levéltelenek (virágot, vagy virágzatot hordozó tőkocsány).

Kryptophyta: Diverz csoport, ahová *geophytonokat (G)*, *helophytonokat (HH)*, és *hidrophytonokat (HH)* sorolnak. A kitartó képletek a geophyta csoportnál hagymák, gumók, hagymagumók és gyökérrügyek (pl. *Corydalis*, *Gladiolus*, *Orchis* fajok). A helophytonok, vagy mocsári növények esetében a kitartó képlet általában gyöktörzs illetve tarack (pl. *Carex*, *Phragmites*, *Acorus* genusok fajtái). A *hidrophytonok* esetében vízfelszín alatti kitartó képletekről beszélhetünk (pl. *Nuphar*, *Nymphaea* fajok).

Therophyta (Th): Egy vegetációs periódus kedvező időszakában teljes életciklusukat végigjárják. Szélsőséges esetben az életciklusukat néhány hét alatt befejezik, így egy vegetációs periódus alatt több generációjuk is

kifejlődhet. Ilyenek például extrém száraz körülmények között élő efemer fajok.

Mérsékelt égövben két típusukat különítik általában el. A *nyári egyévesek* kora tavaszi csírázású fajok, az életciklusukat nálunk a nyári száraz időszakig befejezik. A *téli egyévesek* ezzel szemben őszi csírázású fajok, a telet csíranövény alakban vészeli át, majd a következő év tavaszán virágoznak és teremnek.

Hemitherophyta (TH): Kétéves növények. Az első évben az áttelelő képlet néhány levéllel rendelkező fiatal vegetatív növényke, második évben a therophytára jellemző mag (pl. *Daucus carota*, *Verbascum lychnitis*, *Echium vulgare*).

Epiphyta (E): Lágyszárú, fánlakó növények. A tápanyagokat az ágakon található korhadó törmelékből, míg a vizet általában speciális felvevő képleteken keresztül a levegőből veszik fel. Fontos megemlíteni, hogy az epiphyta csoportot el kell határolni a pseudoepiphyta csoporttól, ahova a lombkoronaszintben előforduló nem epiphyta lágyszárúak (pl. *Impatiens parviflora* a kocsányos tölgy lombkoronájában a Nagyerdőben) tartoznak. A trópusokon az Orchidaceae, Bromeliaceae, Araliaceae stb. családok fajai tartoznak ide. Hazánkban két fontos hemiparazita faj, a *Loranthus europaeus* és a *Viscum album* sorolható ide.

Életforma spektrum

Az életformatípusok megalkotásával lehetővé vált eltérő klímaterületeken leírt növényformációk fajfüggetlen összehasonlítása. Ha egy klímaterület minden fáját besoroljuk valamely életforma-kategóriába, akkor a klímaterületen belüli formációk az ebből képezett úgynevezett *életforma-spektrum* segítségével jellemezhetők. Két eltérő terület életforma-spektrumát mutatja be a ?? ábra.

Közép-Európában a hemikryptophyton életformatípus dominál. Ennek oka, hogy ez a csoport az évente változó havas, azonban gyakran hómentes téli körülményekhez jól adaptálódott. Emellett nagy regenerációs potenciáljuk révén az erős antropogén zavarással terhelt életterekben is megtalálják életfeltételeiket. A chamaephyta csoport tagjai magashegységi, nivális és szubnivális régióban



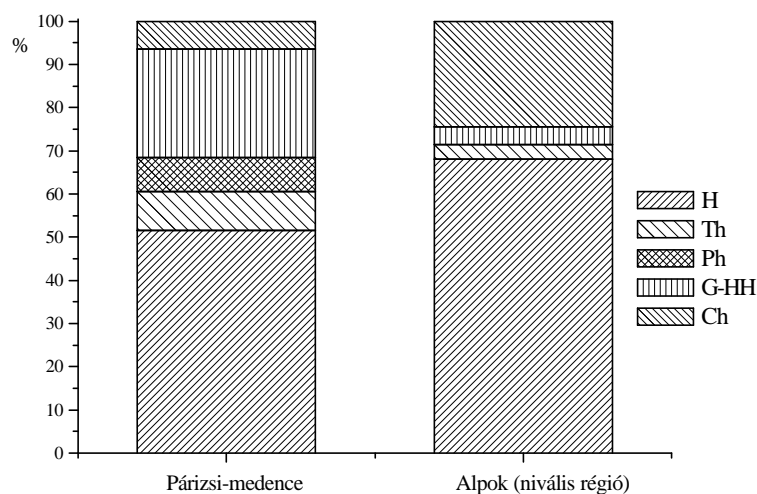
4.1. ábra. Példák Raunkiaer-féle életformatípusokra. 1: phanaerophytonok, 2: chamaephytonok, 3: hemikriptophytonok (a – levélrózsás, b – indás, c – töves), 4: geophytonok (a – rizómás, b – hagymás), 5: therophytonok.

fordulnak elő magas részarányban. Alkalmazkodtak a magas hótakaróhoz, és a rövid ideig tartó, hűvös vegetációs periódushoz. A therophyta csoport tagjai természetes körülmények között száraz területekre jellemzők. Olyan területeken ahol csak rövid ideig (1–2 hónapig) kedvezőek a nedvességviszonyok, ez a csoport magas arányban fordul elő. A phanaerophyta csoport dominanciája a meleg, párás trópusi környezetben figyelhető meg, itt akár a 90%-os részarányt is elérheti.

Raunkiaer-féle életforma rendszer kritikája

A Raunkiaer-rendszer egyszerű és világos, könnyen használható, emiatt széles körben elterjedté vált. Talán emiatt azonban számos ponton érte kritika. Warming rendszeréhez hasonlóan ez is nagy részben növekedési forma rendszer. Nehezen használható a tartósan nedves és meleg klímaöveken. Több kategória elnagyolt (hydrophyta), míg más kategóriák túl tágak (kryptophyta). Nem terjed ki a teljes növényvilágra, bizonyos csoportok hiányoznak (pl. mohák).

A rendszer fent említett hiányosságainak kiküszöbölésére Ellenberg és Mueller-Dombois (1974) rendszere vállalkozott. Ez a szisztéma három fő kritérium (Trofitás; Anatómiai felépítés; Önállóság, gyökerezés, növekedés helye, védőképletek megléte) alapján a növényvilágot 23 csoportba osztja.



4.2. ábra. Raunkiaer-féle életformatípus spektrum két eltérő területről: Párizsi-medence (Allorge 1922 in Braun-Blanquet 1951) és az Alpok-nivális öv 2700 – 3100 m (Braun-Blanquet 1951) Jelmagyarázat. *H*: Hemikriptophyta, *Th*: Therophyta, *Ph*: Phanaerophyta, *G – HH*: Geophyta-Hydrophyta, *Ch*: Chamaephyta.

Ellenberg és Mueller-Dombois (1974) életforma rendszerének alapvonalai

- Trofitás
 - Autotróf növények
 - Szemiautotróf (Félparazita) növények
 - Heterotróf (Carnivor és parazita) fajok
- Antómiai felépítés
 - Kormophyta (Hajtásos növények)
 - Thallophyta (Telepes növények)
- Önállóság, gyökerezés, növekedés helye, védőképletek megléte

- Önállóan, a talajon gyökerezők
- Más növényeken, vagy ezzel összevethető támasztékon növények
 - a. *Liánok*: Tartósan a talajban gyökereznek
 - b. *Hemiepiphyták*: Gyökerük életük egy bizonyos szakaszában a talajhoz kapcsolódik
 - < Más növényeken csíráznak, a gyökér csak később ér le a talajra
 - < A talajon csíráznak, majd később a kapcsolatuk a talajjal megszűnik
 - c. *Epiphyták*: Gyökerük nem éri el soha a talajt
- Önálló növekedésű, szabadon mozgó vizinövények

4.2. Életstratégiák

Több egyed, populáció és faj esetében megfigyelhető, hogy vagy genetikai kényszerek, vagy a környezethez való alkalmazkodás eredményeként a túlélésük érdekében hasonló életutat járnak be. Ezen események háttérében általános szabályszerűségek, úgynevezett életstratégiák állnak. Az életstratégiák fontos elemét képezik az életciklus általános jellemzői (életforma, reprodukciós ciklus stb.) éppúgy, mint a demográfiai alapjelenségek (pl. mortalitás, natalitás, korstruktúra).

Nincs olyan stratégia, amely bármilyen környezeti háttérmintázat mellett garantálná egy populáció fennmaradását. A környezeti feltételrendszerek térben és időben állandóan, néha drasztikusan változnak. A megváltozott feltételek más és más stratégiáknak kedveznek, ennek megfelelően egy változékony környezeti háttér, változékony növényzeti mintázatot eredményez. Ahogy a környezeti háttér meghatározza a növényzeti mintázatot, úgy a növényzeti mintázat változása indikálja a környezeti feltételrendszerek változását (ökológiai indikátor elv). Az életstratégiák tanulmányozása révén tehát közelebb kerülünk azoknak a jellemvonásoknak a megismeréséhez, amelyek lehetővé teszik egyedek, populációk és fajok számára, hogy eltérő környezeti feltételek mellett képesek legyenek fennmaradni.

Jellemző	<i>r</i> -stratégia produktív stratégia	<i>K</i> -stratégia hatékony stratégia
Élettartam	Alacsony, általában egyévesek	Magas
Testméret	Kicsi	Nagy
Növekedés intenzitása	Magas, korán kulminál	Alacsony
Éves termésmennyiség	Magas	Alacsony
Termésméret	Kicsi	Nagy
Magbank	Gyakran perzisztens	Gyakran tranzien
Csírázás	Fénystimulált, hőingásfüggő	Közömbös a fényre
Fényigény	Magas	Alacsonyabb
Populáció méret	Magas fluktuáció jellemzi	Stabilabb
Kompetíció készség	Alacsony	Magas

4.1. táblázat. Az *r*- és a *K*-stratégia jellemzői.

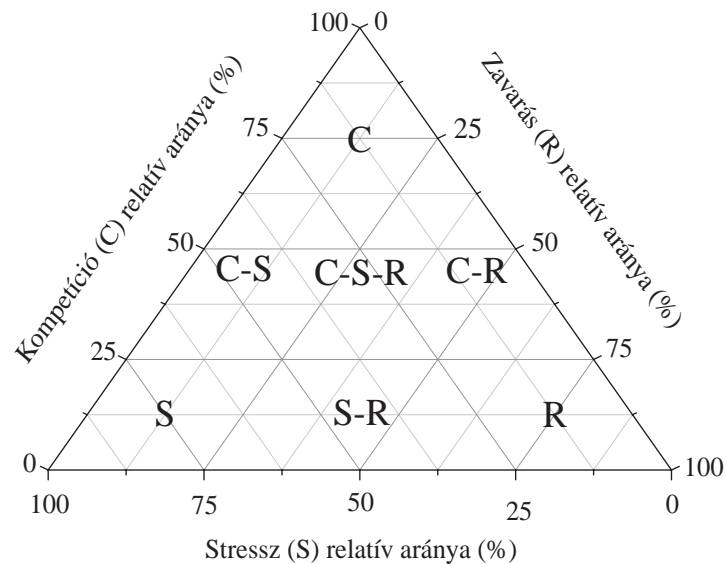
Az *r* és *K* stratégia

A korai primer szukcessziós stádiumok növényeire jellemző, hogy általában valamilyen abiotikus médium segítségével terjedve gyorsan elfoglalják a felnyíló szabad felszíneket. Gyakran egyéves, gyors életciklusú fajok: gyors csírázásúak, növekedésük intenzív, általában könnyen terjedő diasporát produkálnak. Az ilyen sajátságokkal jellemzett fajokat *r*-stratégistáknak nevezzük, kihangsúlyozva a populációnövekedésnél már megismert Malthus-paremétert, jelezve ezzel az intenzív reprodukciót.

A stabilabb környezeti feltételek (relatív állandó környezeti háttér, infrekvens zavarás) más stratégiával operáló fajok számára kedveznek. Itt a fő korlátozó tényezőként az abiotikus feltételrendszerek mellett elsősorban a kompetíciós viszonyok lépnek be. Kedvező a relatív nagy testméret, a magas kompetíciós készség, az elnyújtott szaporodás és többéves életciklus. Az ilyen fajok populációinak egyedszáma általában a *K* érték közelében mozog, innen a stratégiát *K*-stratégianak nevezzük.

Az *r*-stratégisták közé számos egyéves pionír, ruderális gyom sorolható, míg a zárt erdők fajai zömmel *K*-stratégisták. A valóságban nem a két véglettel, hanem ezek különféle átmeneteivel találkozunk. Gyakran megfigyelhető, hogy egyazon faj eltérő környezeti feltételek között élő populációi eltérő stratégiát követnek. Az *Echinochloa crus-galli* két változata, két eltérő stratégiát részesít előnyben. Az

Echinochloa crus-galli var. *crus-galli* számos apró, jól terjedő, dormáns magvat produkál, ami lehetővé teszi számára a gyakori diszturbanciák átvészelését. Ez az oka többek között a széles elterjedésének is. Az *Echinochloa crus-galli* var. *oryzicola* magjai nagy méretűek, a rizssel együtt csírásznak, és nem mutatnak dormanciát. Az *Echinochloa crus-galli* var. *crus-galli* reprodukciós szempontból inkább *r*, míg a var. *oryzicola* inkább *K* stratégista.



4.3. ábra. A Grime (1977) féle *C-S-R* stratégia alapvető csoportjai.

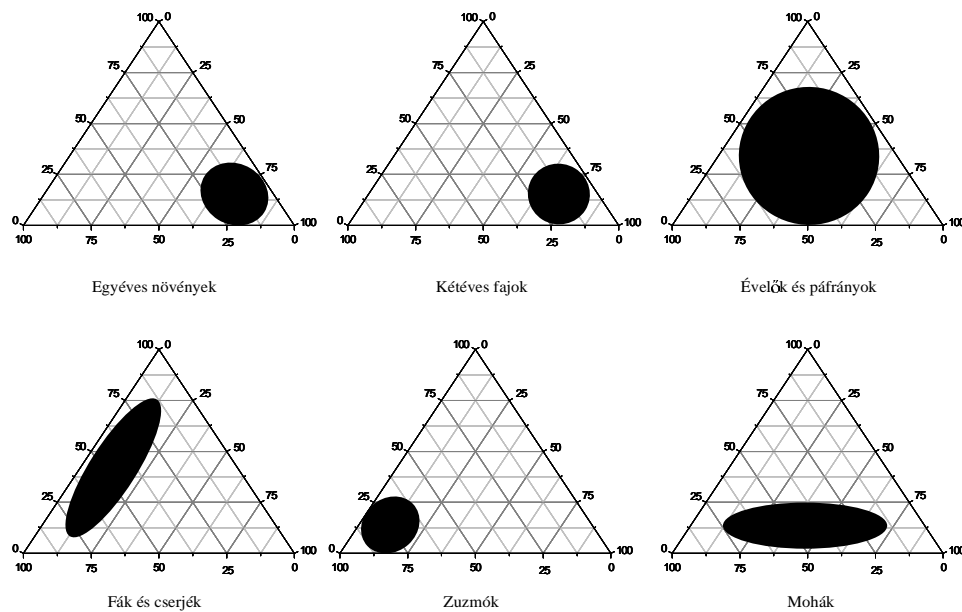
A *C-S-R* stratégiarendszer

Grime (1977) továbbfejlesztette az előbbieken ismertetett stratégiarendszert, azáltal, hogy a reprodukció és a kompetíciókéesség mellett a stressz és a zavarás faktorokat is beemelte a felosztásba. A stressz-tényezők alá azokat a feltételeket sorolta, amelyek korlátozzák egy növény biomassza-produkcióját, úgymint elégtelen mennyiségű víz és ásványi anyag jelenléte vagy suboptimális hőmérsékleti viszonyok. Zavarás alatt (ami magában foglalja a növényi biomassza részleges, vagy teljes pusztulását) egyrészt biotikus zavarást, azaz patogének, herbivorok károsítását, az emberi zavarást, tehát taposást, az emberi közlekedésből

A zavarás intenzitása	A stressz intenzitása	
	alacsony	magas
alacsony	Kompetitív stratégia	Stressztűrő stratégia
magas	Ruderális stratégia	Nincs jó stratégia

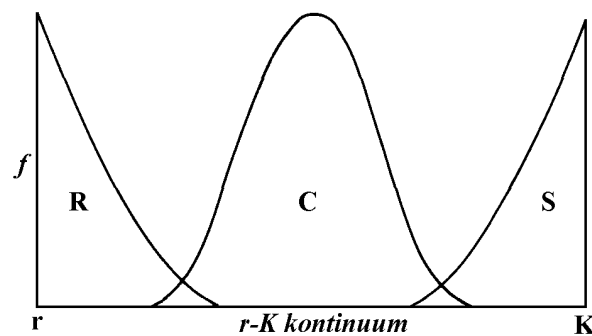
4.2. táblázat. A *C-S-R* stratégiarendszer.

és művelésből eredő zavarást, illetve olyan abiotikus jelenségeket, mint a szélkár, fagy, aszály, vagy épp a tűz hatását értette. Négy kategóriát képzett az alacsony és magas intenzitású zavarás és stressz kategóriák használatával (4.2. táblázat) A 4.3. ábrán látható a Grime (1977) féle *C-S-R* stratégia

4.4. ábra. Morfológiai növénycsoportok *C-S-R* stratégiája.

képi megjelenítésben. A sarkok reprezentálják a modell szélső értékeit, tehát a kompetitor (*C*), a stressztűrő (*S*) és a ruderalis (*R*) csoportokat. A *C*-stratégisták forrásgazdag környezetben egymással konkurálva igyekeznek az általuk használt forrást maximalizálni (a meglévőt megtartani, vagy új forrásokat foglalni - lásd részletesebben a kompetíciónál). Jellemző, hogy a generatív produkció

rovására a vegetatív produkciójukat növelik. Az *R*-stratégisták igyekeznek maximalizálni a szaporodási rátájukat, növekedésüket. Bolygatásnak kitett, de forrásgazdag környezetben fordulnak elő. Az *S*-stratégisták erősen stresszelt, kevésbé bolygatott élőhelyeken lelhetők fel, ahol is a kompetíció elhanyagolható mértékű (4.5. ábra). A növekedési- és szaporodási folyamataikat korlátozzák



4.5. ábra. A Grime (1977) féle *C-S-R* stratégia főbb csoportjainak elhelyezkedése az *r-K* kontinuumban.

fennmaradásuk (önfenntartás) érdekében. Jól látható, hogy szélsőségesen stresszelt és erősen bolygatott termőhelyeknek megfelelő növényi stratégia nincsen.

Szociális magatartási típusok

A Grime (1977) rendszer kibővítését jelenti a szociális magatartási típusok (SzMT) bevezetése (Borhidi 1993). A Grime rendszerben szereplő 3 alapkategóriát Borhidi további alcsoportokra tagolta.

A Grime rendszerhez hasonlóan az első csoportot itt is a *kompetitorok* képezik. Ezek a növények a természetes társulások, vagy azok valamely szintjének uralkodó (domináns) fajai. Többnyire magas vegetatív allokáció jellemzi őket, hemikriptophyton vagy valamely fásszárú csoportba tartozó, nagy produkciójú fajok.

A stressztűrőkön (*S* a Grime-rendszerben, de itt a nomenklátúra-problémák elkerülése végett *ST*) belül Borhidi két kategóriát különít el. A *generalisták*

	Kompetitorok (C)	Stressztűrók (S)	Ruderális fajok (R)
Felépítés			
Típusok	Lágy- és fásszártűak	Lágy- és fásszártűak, zuzmók	Lágy- és fásszártűak
Testméret	Nagy termet	Változó	Kis termet
Növekedés	Intenzív laterális növekedés	Változó	Kismértékű oldallirányú növekedés
Levélforma	Robosztus	Keskeny, bőrnemű vagy tűszerű	Változó
Életmenet			
Élettartam	Változó	Hosszú	Rövid
Szervek élettartama	Viszonylag rövid	Hosszú	Rövid
Virágzás gyakorisága	Évente	Változó	Már fiatalon megindul
Éves RE	Alacsony	Alacsony	Magas
Kitartó képletek típusa	Nyugvó rügyek és magvak	Stressztűró hajtás és gyökér	Dormáns magvak
Fiziológiai folyamatok			
Növekedés intenzitása	Gyors	Lassú	Gyors
Stresszválasz jellemzői	Gyors növekedési válasz	Lassú, limitált válasz	
Tápanyagraktárak	Vegetatív szervek	Vegetatív szervek	Magvak
Egyéb			
Avar	Bőséges, felhalmozódó	Gyér, felhalmozódhat	Gyér, nem halmozódik fel
Fogyaszthatóság	Változó	Alacsony	Változó, ált. magas

4.3. táblázat. A C-S-R stratégia főbb csoportjai és néhány jellemző tulajdonságuk.

nagy toleranciájú *K*-stratégista fajok, a természetes társulások euryök (tág tűrésű) fajai, melyek számos eltérő termőhelyen megélnek, de az antropogén zavarást rosszul tűrik. Többnyire évelők. Részt vesznek a társulások homeosztázisának fenntartásában, kisebb mértékű zavarások puffertolásában.

I. Természetes kompetítorok (*C*)

II. Stressztűrők (*ST*)

- Szűk ökológiájú stressztűrők; *specialisták* (*S*)
- Tág ökológiájú stressztűrők; *generalisták* (*G*)

III. Ruderálisok (*R*)

- Természetes tényezőktől zavart termőhelyek növényei; *természetes pionírok* (*NP*)
- Emberi tényezőktől zavart termőhelyek növényei
 1. Természetes élőhelyek *zavarástűrő növényei* (*DT*)
 2. Hazai flóra antropofil elemei, *hazai gyomfajok* (*W*)
 3. Antropogén tájidegen elemek
 - a. Meghonosított és kivadult haszonnövények (*I*)
 - b. Behurcolódott gyomok (adventív elemek) (*A*)
 4. Másodlagos termőhelyek kompetítorai
 - a. A hazai flóra ruderális kompetítorai (*RC*)
 - b. Tájidegen, agresszív kompetítorok (*AC*)

A *specialisták*, a társulások karakterfajai, szűk ökológiai tűrőképességű (*sztenök*), alacsony stressztűrésű fajok. A termőhely minőségében, tehát zavartalanságában és természetességében bekövetkező változásokat legelőször ezek a fajok jelzik.

A *természetes pionírok*, a primer szukcesszió első állomásának fajai. Zömében *r*-stratégista euryök fajok, azonban a kompetitív viszonyokat rosszul tűrik. Gyors terjedőképességük révén az újonnan keletkezett (pl. vulkáni szigetek), vagy másodlagosan, de természetes úton (például valamely abiotikus katasztrófa) létrejött élőhelyek elfoglalásában élen járnak.

A másik fő csoportot az emberi tevékenységtől befolyásolt termőhelyek növényei képezik. Az ide sorolható fajok az antropogén zavarást jól tűrő

(antropotoleráns), vagy azt kedvelő (antropofil) fajok tartoznak. Összefoglalóan általában gyomoknak nevezzük őket (invazív-kolonizáló-gyom probléma, Pyšek et al. 1995).

A *zavarástűrő növények* a természetes társulások azon generalistái, melyek emberi hatásra felszabaduló forrásokat hasznosítanak, és az emberi bolygatást jelezve előretörnek. A szekunder szukcesszió (feltéve, hogy nem valamely adventív faj megtelepedése révén indult meg a területen a vegetációfejlődés) pionír, indító elemei ide sorolhatók.

A *természetes gyomfajok*, azoknak az erőforrásoknak a felhasználói, amelyek a folyamatos, vagy rendszeresen visszatérő zavarás miatt más magatartástípusok számára nem hasznosíthatók. Többnyire *r*-stratégista, egyévesek, melyek egy vegetációs periódus alatt néha 3–4 generációt is képesek hozni. Zömében a mezőgazdasági kultúrák, utak, útszélek, romtalajok (trágyázott, nem természetes romtalajok) archeophytonjai (több száz/ezer éve megtelepedett, a flóra naturalizálódott fajai).

A *kivadult haszonnövények* (vagy más néven meghonosodott idegen fajok) Többnyire valamilyen gazdasági céllal betelepített fajok, melyek nem viselkednek kultúrszökevényként, hanem a betelepítés helyén maradnak. Jelenlétük vagy megjelenésük a természetes növénytakaróban a jelenlegi vagy múltbéli gazdasági hasznosításnak a jele. Ide sorolhatók a tájidegen (de erősen nem terjedő) erdészeti hasznofáink, és a kertészeti dísnövények, illetve a mezőgazdasági haszonnövényeink.

A *behurcolt adventív gyomok, jövevényfajok*: Olyan táj- és flóraidegen fajok, melyek nem célzott betelepítés során honosodtak meg, hanem a közlekedés illetve a kereskedelmi tevékenység (speiro- és agochoria jelensége, 2. fejezet) során véletlenül hurcolták be őket. Gyakran jelenlétük időleges, lokális, pontszerű; előfordulásuk gyakran csak állomások illetve városok közelére korlátozódik. A tartósan megtelepedők természetes területek növénytakarásaiba nem hatolnak be.

A természetes flóra domináns, vagy típusképző gyomfajait a *ruderalis kompetitorok* közé soroljuk. Hatékony propagulációs stratégiájuk, magas reprodukciós rátájuk, vagy konkurencia-szegény környezetük révén gyakran uralkodóvá válnak. Ide sorolhatók a legelterjedtebb őshonos gyomfajaink (pl. *Chenopodium album*, *Amaranthus retroflexus*, *Cirsium arvense*, *Agropyron repens*).

Az *agresszív tájidegen inváziós fajok*, olyan flóra- és tájidegen növények, melyek betelepítés, vagy véletlen behurcolás útján a flórába kerülve, egyrészt agresszív terjedőképes viselkedésük, másrészt specialista fogyasztóik illetve parazitáik hiányából kifolyólag képesek arra, hogy az őshonos fajokat kiszorítva féltermészetes és természetes társulásokban uralkodóvá váljanak. (*Robinia pseudo-acacia*, *Acer negundo*, *Padus serotina*, *Amorpha fruticosa* stb.).

4.3. Ökológiai és természetvédelmi jelzőszámok

Ökológiai értékszámok

Két terület vegetációját összehasonlíthatjuk pusztán az ott előforduló növényfajok alapján, összevetve a területek flóráját. Meghatározhatjuk a területeken előforduló növények életforma típusokba sorolása alapján a területek életforma spektrumát. Jellemezhetjük az egyes területeket az abiotikus környezeti tényezők mért értékei alapján is, ezzel egy képet kapnánk a terület növényzetét befolyásoló élettelen környezeti háttérmintről. Besorolhatjuk a területen előforduló növényfajokat a fentebb tárgyalt *SzMT* kategóriákba is. Egy további lehetőséget a területek növényzetének jellemzésére, a relatív ökológiai értékszámok alkalmazása jelenti.

Történetüket tekintve elsőként Iversen (1936) használt ökológiai értékszámokat a tengerparti társulások jellemzésére, amit *biológiai növénytípus besorolásnak* nevezett. Ezt követően Ellenberg (1974) nálunk is szélesebb körben ismert értékszámait említjük. Hazánkban Zólyomi Bálint és munkatársai (1967) dolgoztak ki először ökológiai mutatókat a hazai flóra mintegy 1400 fajára (TWR-számok), ezeket később Kárpáti István és munkatársai (1968) a ruderalis gyomokra vonatkozó adatokkal egészítették ki. Soó (1964, 1980) valamennyi hazai őshonos növényfajra elkészítette a TFRN-számok ötfokozatú rendszerét. Simon (1992) a Zólyomi lista módosított, kiegészített változatát adta közre, míg Borhidi (1993), Ellenberg rendszerét átvéve, a hazai flóra mintegy 2500 fajára dolgozott ki értékszámokat.

Az ökológiai értékszámok nem az egyes fajok fiziológiai igényét tükrözik, hanem az eltérő termőhelyeken folyó versengésben kialakult ökológiai magatartásukat jellemzik. Az ökológiai értékszámok megállapítása nem konkrét méréseken (pl. relatív talajnedvesség, talaj *pH*), hanem empirikus tapasztalatokon

(terepi tapasztalatok, társulástani felvételek) alapul. Ennek megfelelően az egyes felállított ökológiai sorozatok nem képeznek arányskálát (tehát például a Borhidi-féle SB értékek esetében, a szélső értékek jobban meghatározottak – kisebb szórásúak – mint a középső kategóriák, emiatt a skála közepe felé jobban torzít, mint a széleinél). Ebből kifolyólag a relatív ökológiai indikátor-értékek nem területek abszolút jellemzésére használhatók, hanem az egyes területek összevetését szolgálhatják.

Természetvédelmi mutatók

A természetes illetve természetközeli állapotú élőhelyek egyre intenzívebb zsugorodása, és az ezzel összefüggő emberi behatások, antropogén zavarások erősödése irányította rá a figyelmet a degradálódás detektálásának problémakörére. A természetvédelmi értékszámok létrehozása a degradáció észlelés igényével függött össze. Hazánkban először Kárpáti és munkatársai (1968) dolgoztak ki mintegy száz elterjedt gyomfajt felölelő bolygatás- és taposástűrési mutatókat. Ezt követően Simon (1988) a teljes hazai edényes flórára kidolgozott, természetvédelmi értékszám rendszerét emelném ki. A Borhidi (1993)-féle *SzMT* a korábbiakban már ismertetésre került.

5. fejezet

Populációs interakciók

A növényegyedek élőhelyükön nem egyedül, izoláltan, hanem számos saját és más fajba tartozó egyeddel együtt fordulnak elő. Bizonyos fajok egyedei között nem áll fent kapcsolat (neutralizmus), vagy a kapcsolat természetét tekintve egyoldalú (kommenzalizmus, allelopátia), megint más összefüggések figyelhetők meg, amikor egyik populáció egyedei tápláléknak tekintik a másik populáció egyedeit (herbivoria, predáció és parazitizmus). Elképzelhető, hogy az egy fajba tartozó egyedek, vagy eltérő fajok egyedei versengenek egymással a környezeti források hasznosításáért (intra- és interspecifikus kompetíció). Mindezen kapcsolatok felelősek a populációk tér és időbeli mintázatának kialakításáért. Egyszerűsítve két, itt *A* és *B* populáció között lehetséges interakciókat a 5.1. táblázatban vázolt csoportokba oszthatjuk.

5.1. Neutralizmus

A neutralizmus fogalma alatt $0-0$ „kapcsolatokat” értünk. Ezek az interakciók nem valódi kölcsönhatások, hiszen a neutralizmus lényege bármilyen előnyös, illetve hátrányos kapcsolat hiánya két populáció között. Azonos élőhelyen előforduló élőlényközösségek esetében alig vannak olyan funkcionális csoportok, melyek egyáltalán nem kerülnek egymással kapcsolatba. Eltérő aspektusban alacsony gyakorisággal megjelenő, rövid élettartamú, ephemer növényfajok nem gyakorolnak egymásra semmilyen hatást. Esetükben neutralizmusról beszélhetünk.

Interakció	Hatás		Kölcsönhatás eredménye
	A	B	
Neutralizmus	0	0	Nincsenek egymásra hatással.
Kompetíció	–	–	Mindkét populáció számára káros, forrásokon keresztül valósul meg.
Allelopátia	0	–	Direkt kémiai inhibíció
Herbivoria és Carnivoria	–	+	Az egyik populáció egyedei a másik populáció egyedeit fogyasztják.
Mutualizmus	+	+	Mindkét populáció hasznot húz a kapcsolatból.
Kommenzalizmus	0	+	Az egyik számára előnyös, a másik számára közömbös a kölcsönhatás.
Parazitizmus	–	+	Az egyik populáció parazitálja a másik populáció egyedeit.

5.1. táblázat. Az *A* és *B* populációk közötti interakciók típusai (Odum 1953 nyomán).

5.2. Kompetíció

Alapfogalmak és nézőpontok

A kompetíció az egyik olyan alapvető kölcsönhatás, amely a növényközösségek fajkompozíciójának és szerkezetének kialakulásáért felelőssé tehető. A kompetíció vagy versengés során a populációk, illetve a populáció egyedei egy vagy több forrás hasznosításáért küzdenek, és ez a küzdelem az összes résztvevő fél számára hátrányos („–” interakció). Mivel a növények zöme azonos forrásokat hasznosít, így a kompetíció a növényi élet során általában nem kerülhető ki.

Forrás alatt olyan entitásokat (anyag vagy energia) értünk, melyek jelenléte szükséges az élőlények növekedéséhez és fejlődéséhez, és amelyek felvehető mennyisége az élőlények életfolyamatai révén csökken. (Harper 1977, Huston et DeAngelis 1994). Az élő szervezetek egyidejűleg számos forrást hasznosítanak, ezek közül azonban néhány kitüntetett fontossággal bír, meghatározza, limitálja a többi környezeti tényezővel együtt a populációk és az őket alkotó egyedek tér és időbeni mennyiségi eloszlási viszonyait. Ezeket, az általában korlátozott mennyiségben rendelkezésre álló forrásokat nevezzük *limitáló forrásoknak*. Autotróf szervezetek esetében a tápelemekért, vízért, fényért folyik a legintenzívebb versengés.

Számos forrás bár esszenciális, de általában nem limitáló. A CO_2 igen nagy légköri depóval rendelkezik, ezért megfelelő légmozgás mellett közel állandó koncentrációban van jelen teresztris életterekben. Ezzel szemben korlátozottan hozzáférhető a nitrogén (gyorsan kimosódik a talajból, elbomlik), illetve a foszfor és kálium (erősen kötődik a talajkolloidok felszínén, nehezen oldódik be).

A kompetíció során egyes növényegyedek a limitált forrást hasznosítva, közvetve (tápanyagelvonás) illetve közvetlenül (leárnnyékolás) gátolják más egyedek növekedését, fejlődését. Ha az interakcióban résztvevő egyedek egy fajba tartoznak, abban az esetben *intraspecifikus*, ha külön fajba sorolhatók *interspecifikus* kompetícióról beszélhetünk. A kompetíció lehet közvetlen, ekkor az egyedek direkt módon egymásra gyakorolnak hatást, gátolva egymás anyagcseréjét, anyagfelvételi folyamatait (lásd bővebben allelopátia). Ez a *kölcsönható kompetíció* (interference competition).

A kölcsönható kompetíció során az egyik populáció, vagy egy a másik populáció által megszerzett forrást sajátítja el, vagy egy általa nem hasznosított forrást foglal le azért, hogy ezt más populáció ne hasznosíthassa, ezzel növelve a fitnessét. Ide sorolják az allelopátia jelenségét is (egyedek elkülönítik ettől, és csak a kompetíció első típusának nevezett versengést sorolják a kompetíció fogalom alá).

A *kiaknázó kompetíció* során a verseny a forrás-hasznosítás hatékonyságán alapul. Aki több forrást tud kiaknázni, az gyorsabban fejlődik növekszik, míg eközben mások túlélési- és szaporodási esélye csökken. Tehát ez egyféle egyszerű forráselvonás.

A kompetíció nemcsak a föld felett zajlik, hanem a föld alatt is. Az itt zajló folyamatok túlnyomórészt a kiaknázó kompetíció fogalomkörébe tartoznak. A földfelszín alatt zajló kompetícióról akkor beszélhetünk, ha egyes növényegyedek hasznosítva a talaj tápanyagtartalmát (a vizet is!) felvéve csökkentik más fajok növekedését és túlélési esélyét. A földfelszín alatt zajló kompetíció gyakran erősebb és több szomszédos egyedet érint, mint a felszín feletti versengés. A földfelszín feletti kompetícióval szemben jóval „szimmetrikusabb”. A kompetíció kimenetele például gyakran nem elsődlegesen a testmérettől függ (a nagyobb növény a kisebbel szemben a fényhez jutás szempontjából szinte behozhatatlan előnnyel bír), hanem más folyamatok (például a gyökér-denzitás, vagy a tápanyag felvételi- és szállítási-hatékonyság) a meghatározók.

Kompetítor sajátosságok

Egy növény akkor jó kompetítor, ha az elszenvedett veszteségek ellenére az általa képviselt genotípus fitness-e növekszik, tehát a következő generációban nagyobb lesz az általa képviselt genotípus aránya.

Az, hogy egy faj mennyire kompetíció-képes, azt jelenti, hogy (1) mennyire képes más fajokat elnyomni (kompetitív hatás), illetve (2) mennyiben képes más fajok kompetitív hatását kivédeni (válasz mások kompetitív hatására).

A növények külső megjelenésének és viselkedésének vizsgálata számos morfológiai és élettani sajátosság kompetícióban betöltött szerepét tárta fel. A sikeres kompetítorok számos olyan előnyös sajátossággal rendelkeznek, melyek megkönnyítik fennmaradásukat, és előnyökhöz juttatják őket; ezeket a jellegeket nevezzük *effektív kompetítor sajátosságoknak*.

Effektív kompetítorok hajtás- és gyökérjellemei

Földfelszín feletti kompetíció

- Magas, levélszerű szár, gyors növekedéssel
- A levélállás árnyékos helyen horizontális, fénygazdag élőhelyen ferde
- Nagy testméret és nagy levelek
- C4-es fotoszintetikus út és a levél alacsony fénytranszmissziója
- Mozaikos levélállás a legjobb fénykihasználás érdekében
- Kúszónövény (kapaszkodó) habitus
- Gyors szárazanyag allokáció a magas szár létrehozása érdekében
- Gyors megnyúlásos válasz az árnyalásra

Felszín alatti kompetíció

- Korai és gyors gyökernövekedés, nagy talajrészletek behálózása
- Magas gyökérsűrűség (egységnyi talajtérfogatra eső gyökérmennyiség)
- Magas gyökér/szár arány

- Magas gyökér hossz/tömeg arány
- Aktívan növekedő gyökérrészek magas aránya
- Hosszú és dús gyökérszőrzet
- Magas tápanyag- és vízfelvételi potenciál

Kompetíció eltérő környezeti feltételek között

Régóta vita tárgyát képezi, hogy mekkora a jelentősége a kompetíciónak, mint közösség-szervező erőnek forrás/tápanyaggazdag, illetve szegény környezetben. A Grime féle $C - S - R$ stratégia rendszerben a kompetítor sajátságok (C) olyan életterekben jelentenek előnyt, ahol a stressz (S), illetve a bolygatás (R) kis mértékű. Grime (1979) forrásszegény környezetben a kompetíciót elhanyagolhatónak tartja. Amellett érvel, hogy a forrásszegény környezetben a stressz-toleráns fajok dominálnak, míg a kompetítorok a forrásgazdag környezetre jellemzők (vö. Grime C-S-R stratégia). A kompetíció intenzitása nő a tápanyagtartalom, a produktivitás és az egyed környezetében lévő (szomszédos) bio(fito)massza növekedésével. Ezt a megközelítést számos vizsgálat támasztja alá (Gurewitsch 1986, Reader et Best 1989), viszont számos vizsgálat eredményei ennek a felfogásnak a szellemében nem magyarázhatók (Watkinson 1982, Tilman et Cowan 1989).

Más kutatók amellet érvelnek, hogy a kompetíció jelentős lehet stresszelt, nem produktív környezeti feltételek mellett, míg nem elhanyagolható mértékű lehet egyes esetekben igen produktív, tápanyaggazdag körülmények közepette is (Grubb 1985, Tilman 1988, Taylor et al 1990). Tillman (1990) szerint a forrásszegény környezethez alkalmazkodott fajok között vannak olyanok, melyek a magasabb tápanyag-hasznosítási képességük révén versengenek másokkal.

5.3. Allelopátia

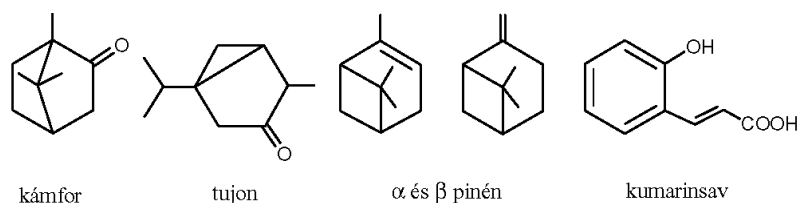
I.e. 300-ban Theophrastos értekezett arról, hogy a csicseriborsó (*Cicer arietinum*) kiszipolyozza a talajt és elpusztítja a többi ott növekvő lágyszárút, majd az idősebb Plinius i.sz. 1-ben írt a diófa (*Juglans regia*) allelopatikus hatásáról. Annak ellenére, hogy már ezek a korai gondolkodók foglalkoztak ezzel a típusú növényi interakcióval, az allelopátia fogalmát csak 1937-ben definiálta Molish.

Allelopátia a kompetíció egy speciális esete, mely során egy növény föld feletti, vagy föld alatti szervein keresztül, illetve elhalt anyagainak bomlása során olyan anyagokat juttat környezetébe, amelyek gátolják más növények megtelepedését és fejlődését. Evolúciósan a predátorok és patogének elleni védekezés eredményeként jöhettek létre, és csak másodlagosan váltak a növények közötti interakciók közvetítőivé.

Egyes növényfajok olyan anyagokat bocsátanak ki, amellyekkel saját csírázásukat, csíranövényeik fejlődését gátolják. Ezt a jelenséget autotoxicitásnak nevezzük. Előfordulnak olyan esetek is, melyek során a kibocsátott vegyületek közvetve pozitív hatást fejtenek ki (komplekképzés káros nehézfémekkel, talajtápanyagok mobilizálásának elősegítése, talamikrobák elleni védekezés). Ezek az utóbb említett jelenségek *nem tartoznak* az allelopátia fogalmához, annak ellenére, hogy sokszor ide sorolják őket.

Azokat a növény által kibocsátott anyagokat, melyek allelopátiát okoznak, allelochemikáliáknak nevezzük. Változatos kémiai szerkezet jellemzi őket: egyszerű nyílt láncú alifás vegyületektől kezdve a bonyolultabb többszörös gyűrűs aromás vegyületekig sokféle szerkezetű anyag sorolható ide.

A húsos termésekben gyakori malonsav, citromsav és ecetsav gátolja a termésben található magvak csírázását. Algák által termelt hosszú szénláncú zsírsavak allelopatikus hatása régóta ismert. A közönséges dió (*Juglans regia*) levelei juglont tartalmaznak, mely az eddig ismert egyetlen kinonvázis allelochemikália. Egyszerű aromás vegyületek (vanilinsav, benzoésav, fahéjsav és fenolsavak) a magasabbrendű növények körében a legelterjedtebb allelopatikumok. Pillangósokban és kalászosokban előforduló kumarinok (pl. o-hidroxi-fahéjsav) erős csírázásgátlók. A flavonoidok (pl. florizin) igen elterjedt vegyületcsoport és gyakran szintén allelopatikus hatást fejthetnek ki. A kupacsosok terméseiben gyakori tanninok és csersavak gátolják a nitrogénkötő baktériumok növekedését és csírázásgátló hatást is kifejtenek. Az előbbieken túl egy sor más vegyület (terpenoidok, aminosavak, cianohidrinek, allil-isothiocianátok, alkaloidok) is részt vesz a allelopatikus hatások létrejöttében. Számos esetben tapasztalható allelopatikus interakció, azonban a hatásért felelős vegyületet mindezülig nem sikerült azonosítani, így még számos más erős hatású vegyületcsoporttal is bővíthet a későbbiekben az allelopatikumok amúgy is széles köre (5.1. ábra). A legtöbb allelochemikália hatásmechanizmusa ismeretlen. Részben csírázásgátlók, illetve az ionfelvételi folyamatok gátlásával fejthetik



5.1. ábra. Néhány allelopatikus hatást kifejtő vízdékony és illékony allelochemikália (Lambers et al. 1998 nyomán).

ki hatásukat. Az illékony terpének gátolhatják a sejtosztódási folyamatokat. Az allelopatikus anyagok háromféleképpen kerülhetnek a környezetbe: a földfelszín feletti szervekből és a földfelszín alatti képletekből kibocsátva, illetve elhalt szervek bomlása révén.

Felszín feletti szervek segítségével: Az allelopatikus anyag kibocsátása gáz formájában a levélfelszín apró nyílásain (gázcserenyílás) keresztül történik (illékony terpénszerű vegyületek – *volatilizáció*), vagy az allelochemikáliák aktív szekrécióval a levelek és a szár felszínére kerülve a csapadékvízzel jutnak a talajba. Egy speciális eset az ún. *pollen allelopátia*, amikor egy faj pollenje más faj bibéjén landolva csökkenti a megporzás sikerességét (*Hieracium* fajok, *Phleum pratense*).

Földfelszín alatti szervek segítségével: A gyökéren keresztül a talajba történő, túlnyomórészt vízdékony komponensek kibocsátása sorolható ide (*exudáció*). Gyakori olyan fajoknál, amelyek magas alkaloid tartalommal rendelkeznek (*Solanaceae*).

Elhalt növényi szervek lebomlása útján: Az allelopatikus vegyületek a növényi maradványok bomlásával kerülnek a szabadba. A *Carduus nutans* elpusztult egyedei lebomolva allelopatikus hatást fejtenek ki a *Trifolium repens* egyedeire.

Az allelopatikus folyamatoknak sajnos ezidáig viszonylag kevés figyelmet szenteltek, pedig igen fontos szerepet tölt be a felszíni vegetáció mintázatának kialakításában és a szukcessziós folyamatokban (inhibíciós modell).

Látszólagos kompetíció

Olyan esetekben beszélünk látszólagos kompetícióról, amikor a tapasztalt egyedszám-változásokat ugyan nem a kompetíció eredményezi, de az eredmény (pl. bekövetkezett egyedszám-változások) látszólag erre utal (Holt 1977). A *Salvia officinalis* sok kis méretű herbivort vonz, ezek a zsálya közelében élő növényeken táplálkozva csökkentik azok szaporodóképességét és egyedszámát. Ha pusztán növénytani szempontból vizsgáljuk a területet, úgy tűnhet, hogy a zsálya a kompetíció során a többi fajt kiszorítja.

5.4. Kommenzalizmus

Ha egy kapcsolatban az egyik fél a másik fél életlehetőségeit javítja (általában közvetett módon) anélkül, hogy ezáltal a saját életfeltételei számottevően javulnának, a kapcsolatot kommenzalizmusnak nevezzük.

A kommenzalizmusnak számos formáját különíthetjük el aszerint, hogy a hatás mely környezeti tényező, vagy tényező-csoport megváltozásával következik be. A hatás kifejeződhet a talaj tápanyag és vízellátottsági viszonyai, a talajszerkezet, az élőhelyi mikroklíma megváltozásán keresztül, sőt új, kedvezőbb mikroélőhelyek létrejötte által is.

- **Kedvezőbb talajállapot kialakítása.** A szimbiotikus nitrogénfixáló szervezetek megnövelik a talaj felvehető nitrogéntartalmát, ami nem csak a gazdaszervezetek, hanem a többi ott élő növény életfeltételeit is javítja. A lehullott lombavar emeli a talaj szervesanyag-tartalmát, emellett elősegíti a kedvezőbb talajszerkezet kialakítását, növeli a talaj vízvisszatartó képességét (kedvezőbb vízgazdálkodási viszonyok jönnek létre). A szaprotróf fajok lebontó tevékenysége a talaj felvehető tápanyagtartalmát növelve elősegítik más fajok növekedését, fejlődését.
- **Mikroklíma befolyásolása, mikroélőhelyek létesítése.** A nagyobb növények árnyékában kialakult kedvezőbb mikroklimatikus körülmények között (kisebb direkt besugárzás, magasabb páratartalom, nagyobb talajnedvesség stb.) árnyalást tűrő, sőt igénylő növények fejlődnek. kommenzalizmus az esőerdei epiphyta növények és gazdafáik kapcsolata. Az epifitonok gazdafáik lombkoronájában élnek, az esőerdei talajon

fény hiányában elpusztulnának, így viszont a gazdafáikon mint aljzaton megtelepedve képesek növekedni, szaporodni. A mohapárnák képesek nagyobb mennyiségű víz átmeneti tárolására, így nedves mikroélelőhelyet teremtenek. Számos faj, többek között a tajgaerdőket alkotó fenyőfajok csíranövényei fejlődnek ilyen mohapárnákban. A sűrű, erdőszegélyen kialakuló cserjések hatékonyan csökkentik a szélsőséget, ezáltal mérsékelik a deflációt és a talajnedvesség elpárolgását.

5.5. A herbivoria, predáció és parazitizmus

A + – interakciókat klasszikusan az állatökológia keretében tárgyalják, ezért itt csupán röviden ismertetnénk a legfontosabb növényi vonatkozásait. A parazitizmus és a predáció (herbivoria és carnivoría) során a két populáció közül az egyik parazitálja illetve prédálja a másik populációt, melyből előnye származik (tehát számára a kapcsolat előnyös), míg a másik populáció általában hátrányt szenved (tehát számára a kapcsolat kedvezőtlen).

Herbivoria

A növényi szervezetek fogyasztása, a növényi préda választása a predáció egy speciális esete, melyet herbivoríának nevezünk. Egyebek mellett azért is speciális, mivel a legtöbbször nem jár a károsodott szervezet pusztulásával (kivéve pl. magpredáció).

Az állatok többségétől eltérően a növények nem tudnak „elszaladni” az őket fogyasztó élőlények elől. A helyhez kötött fajok esetében számos élettani-, szerkezeti- és viselkedési módosulás jött létre azért, hogy a fogyasztásból eredő károsodás a lehető legalacsonyabb legyen, illetve az ebből fakadó növekedési- és reprodukciós veszteség minimalizálódjon. Megkülönböztethetünk direkt (elkerülés és tolerancia) és indirekt (lásd a mutualizmusnál) védekezési mechanizmusokat.

Direkt mechanizmusok

A direkt mechanizmusokat két csoportra bonthatjuk. Az egyik csoportba az elkerülési, a másikba a tolerancia folyamatok tartoznak.

Az elkerülés, nem más, mint az állati fogyasztás lehetőségének csökkentése. Három úton valósulhat meg a fogyasztás elkerülése. Szerkezeti módosulások révén

A védekezés formája		Példa	Magyarázat
Elkerülés	Szerkezeti módosulás	Szőrök, tövisek, tüskék	Nehezebb a növényi szövetek fogyasztása, és a táplálék megszerzését.
	Emésztés nehezítése		Nehezen emészthető anyagok felhalmozása, vagy részarányának növelése
	Védőburkok létrehozása		Nehezebben hozzáférhető a tápanyagok
Kémiai védekezés	Védekezőanyagok termelése		Mérgező, vagy élvezhetetlen növényi szövetek
Fenológiai ritmus	Ritkaság, ephemer életmenet		A herbivórok nehezebben találhatnak a növényre
	Korai csírázás, és reprodukció		A növény elkerüli a késői herbivórokat
Tolerancia	Kompenzáció	Megnövelt asszimiláció, magas RGR	Legelt növények magas RGR-t mutatnak, ami ellensúlyozza a fogyasztást
		Fokozott sarjadzás és hajtásképzés	Megszűnik az apikális dominancia
		Nagy szénraktárak megléte	A veszteségek kompenzálása a raktárakból
		Magas tápanyag allokációs ráta	A veszteségek ellensúlyozása hatékonyabb ha gyorsabb.

5.2. táblázat. Direkt növényi védekezési mechanizmusok: A herbivoria elkerülése és tolerálása.

(5.2. ábra), a fenológiai ritmus szabályozásán keresztül és védekező anyagok termelésével hatékonyan mérsékelhető a károsítás. Míg az első két csoportban megfigyelt változások függetlenek a fogyasztók jelenlététől (statikus jellemzők), addig a védekező anyagok termelését gyakran maga a fogyasztó, illetve a fogyasztás révén létrejött szöveti sérülés indukálja (dinamikus jellemzők).

A tolerancia a herbivoria során keletkezett kár minimalizálására irányul (Strauss et Agrawal 1999). Értelemszerűen a herbivor típusától függ a toleranciaválasz típusa: más hatást fejt ki egy lombfogyasztó, mint egy alapvetően szívogató életmódú faj – ennek megfelelően más válasz indukálódik.

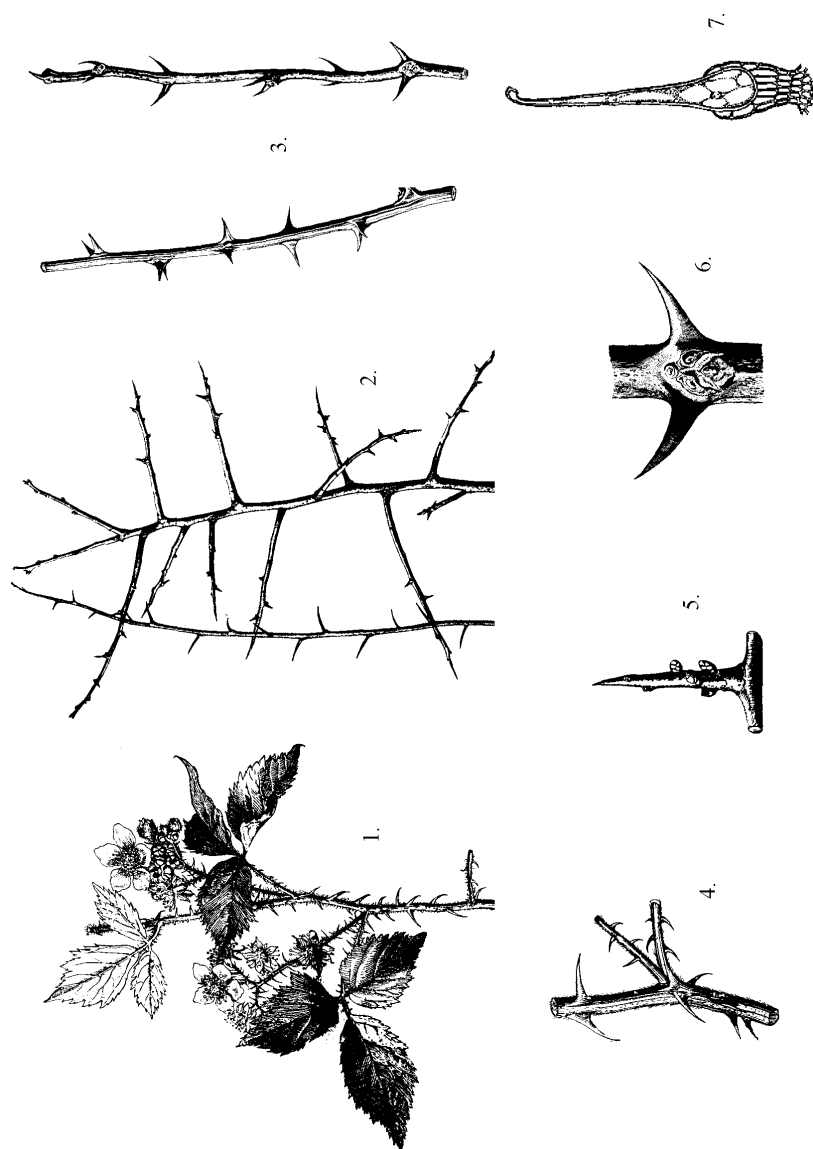
Indirekt mechanizmusok

Az indirekt mechanizmusok esetében a növény más szervezeteket használ fel arra, hogy megvédje magát a károsítókkal szemben. Ennek egy tipikus esete, amikor a növény olyan faj mellett nő, amelyet a herbivorok nem szívesen fogyasztanak (méreganyag tartalom, kellemetlen íz). Ennek a fajnak az illata gyakran elfedi a másik növényét, így megakadályozva, hogy a herbivorok rátaláljanak (Price et al. 1980).

Némely fajok „személyi testőrök” alkalmazásával igyekeznek a herbivoria mértékét csökkenteni. Ezek a fajok a pollen, nektár, búvóhely (lakóhely), illetve egyéb juttatások fejében hatékonyan táv tartják a herbivorokat (lásd mutualizmus).

Zsákmányoló növények: növényi carnivoria (insectivoria)

Az insectivor (carnivor) növényfajok olyan területeken élnek, ahol a talaj víztelítettsége és pH-ja alacsony, illetve oxigénszegény állapotok uralkodnak. A magas víztelítettség egyrészt akadályozza a szerves formában kötött nitrogén és foszfor mobilizálását (lebontó folyamatok igen lassúak, szervesanyag-felhalmozódás figyelhető meg), másrészt az oxigénszegény környezet gátolja a szimbiotikus nitrogénfixáló közösségek létrejöttét (a nitrogénfixáció magas oxigénigényű aerob folyamat), emellett a talaj alacsony pH-ja akadályozza a talajban (ha alacsony mennyiségben is) jelen levő nitrogénvegyületek felvételét. Az emiatt kialakuló „nitrogénéhség” megszüntetésének, és a nitrogén-felvételének egyik hatékony módja az állati szervezetek nitrogéntartalmának hasznosítása. Az insectivoria során tehát a növényi szervezetek állatokat (rovarokat,



5.2. ábra. Szerkezeti módosulások: tüskék, szőrök, tövisek. 1) *Rubus* sp. tüskés virágos hajtása, 2) *Crataegus monogyna* tövisek ágai, 3) *Robinia pseudo-acacia* tüskés ágai, 4) *Urtica* sp. csallánszórórének nagyított metszete, 5) *Robinia pseudo-acacia* tüskék a rüggyel, 6) *Rubus* sp. tüskés ágacska, 7) *Crataegus monogyna* ágtövise a rüggyekkel.

pókokat, rákokat, atkákat és protozoákat) zsákmányolnak, és hasznosítanak nitrogénforrásként.

Az insectivoria az alábbi családokban fordul elő:

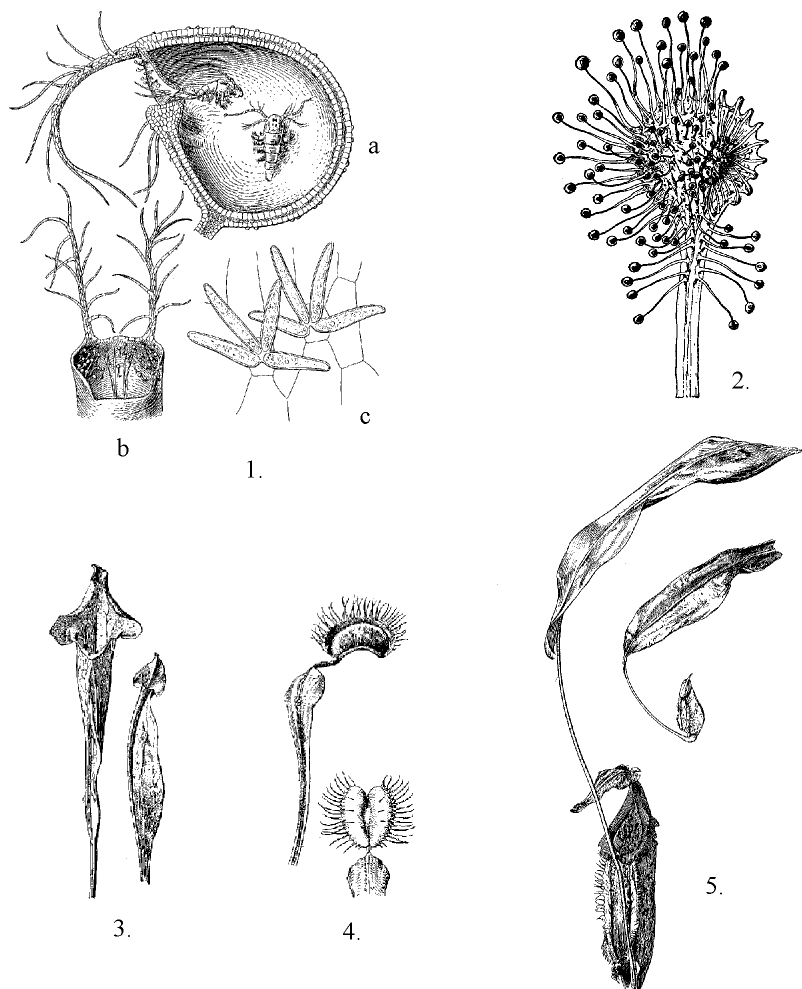
- Bromeliaceae (*Brocchinia hectioides*, *B. reducta*, *Catopsis berteroniana* a Neotropikumban)
- Byblidaceae (*Byblis gigantea*, *B. liniflora*, Ausztráliában és Új-Guineában)
- Cephalotaceae (egy faj, *Cephalotus follicularis*, ausztráliai endemizmus)
- Dioncophyllaceae (*Triphyophyllum peltatum*, Nyugat-Afrika)
- Droseraceae (110 faj, *Aldrovanda*, *Dionaea*, *Drosera*, *Drosophyllum*)
- Lentibulariaceae (*Genlisea*, *Pinguicula*, *Utricularia*)
- Nepenthaceae (*Nepenthes*, 70 faj, Délkelet-Ázsia és Madagaszkár)
- Sarraceniaceae (*Darlingtonia*, *Heliamphora*, *Sarracenia*)

Ha figyelembe vesszük e családok filogenetikai elhelyezkedését, megállapíthatjuk, hogy az insectivoria létrejött polifiletikus jelenség, több egymástól távoli rendszertani egység esetében is kialakult.

A kevésbé mobilis növényi szervezetek különféle bonyolult és kevésbé bonyolult csapdamechanizmusokat fejlesztettek ki annak érdekében, hogy „elejtsék” a mobilis állati szervezeteket. Működési mechanizmusuk alapján aktív és passzív csapdamechanizmusokat különíthetünk el. A csoportosítás eléggé szubjektív abban a tekintetben, hogy a felosztás alapja a növényi csapdaszerkezet működési sebessége. Az aktív csapdamechanizmusok a növényi test gyors helyzetváltoztató mozgásait feltételezik, míg a passzív mechanizmusok lassú növényi mozgásokon alapuló szerkezeteket feltételeznek, illetve nem igénylik a növény aktív közreműködését a préda elejtésének folyamatában. Az alábbiakban néhány példa segítségével mutatjuk be a legfontosabb csapdatípusokat. Néhány csapdatípust mutat be a 5.3 ábra.

Aktív csapdamechanizmusok

Zárócsapdák. Ennek a csapdatípusnak kiváló példája a vénusz légycsapója (*Dionaea muscipula*) csapdaszerkezete. A levéllemez osztott, két többé-kevésbé



5.3. ábra. Néhány jellemző carnivor csapdatípus. 1. *Utricularia* sp. ajtócsapdája (a. az ajtócsapda, b. szájadék az érzékszőrökkel, c. a kamrafal mirigyszőrei), 2. *Drosera rotundifolia* ragasztó alapú csapdája, 3. *Saraccenia* sp. veremcsapdája, 4. *Dionea muscipula* zárócsapdája, 5. *Nepenthes* sp. veremcsapdája (Hegi 1907-1930 (1,3,4,5) és Sinott 1946 (2) nyomán).

lapos, egymáshoz (nem csuklószerűen) kapcsolódó konvex levélfélre oszlik. A felszínen levélfelenként 3–3 serteszerű érzékelő szőr helyezkedik el. A 2–3

érzékelő szőr megérintése kiváltja a gyors bezáródást, melynek során a két, szélén hosszú, erős tüskeszerű képleteket hordozó levélfél egymás felé elmozdulva csapdába zárja a bekerült állatot. Ha a bezáródást élettelen test (például behulló gally) váltotta ki, akkor a levélcsapda hozzávetőlegesen 1 óra elteltével kinyílik.

Ajtócsapdák. Az *Utricularia* genusra jellemző csapdatípus. A világszerte elterjedt genus fajai tavakban és kisebb állóvizekben élnek. A csapdahólyag a víz alatti levélszegmentumok módosulásaként egy irányba nyíló csapdafedéllel rendelkezik. A nyugalmi periódus alatt, a hólyag belsejéből a vizet a növény kiszivattyúzza, és helyére levegő kerül. A csapdaajtó külső széle mentén érzékelőszőrök helyezkednek el, melyeket ha a zsákmányállat megérint, akkor gyors elektromos potenciálváltozás játszódik le, amely indukálja a csapdafedél a csapdászák belseje felé történő elmozdulását. Mivel az elmozdulás igen gyorsan (1/460 sec alatt!) bekövetkezik, a csapdába beáramló víz magával hozza a zsákmányállatot. A csapdafedél ezt követően záródik. A zárt csapda belsejébe kiválasztott emésztőenzimek néhány nap alatt teljesen lebontják a zsákmányt.

Passzív mechanizmusok

Veremcsapdák. Példaként állhatnak a *Saraccenia*, a *Heliamphora*, a *Darlingtonia*, *Nepenthes* és a *Cephalotus* genus fajainak csapdaképletei. A zsákmányállatot a növény a kancsó alakú módosult leveibe csalogatja. A kancsó alakú képződmények széle csúszós, viasszal borított, a belezuhanó préda menekülését a meredek kancsófal és a torok tájékon elhelyezkedő, visszafelé álló merev szőrök (trichómák) akadályozzák. A *Saraccenia* genus fajainál a kancsófal emésztő enzimeket kiválasztva dolgozza fel az áldozatot, míg a *Darlingtonia* esetében a növény a kancsófolyadékban élő mikroorganizmusok lebontó tevékenységére hagyatkozik.

Légypapírok, vagy ragasztó alapú csapdák. Ezek alapmechanizmusa, hogy a levélfelszínen található mirigyszőrök ragadós váladékot választanak ki, melybe az áldozatok beleragadnak. A levelek szélük mentén begöndörödnek, ezáltal becsomagolják a zsákmányt. Az emésztőnedvek váladéka megemészteti a táplálékállatot. Ide sorolhatók a *Drosera*, a *Pinguicula*, illetve a *Byblis* genus fajai.

Növényi parazitizmus

Azt az interspecifikus kapcsolatot, amelyben az egyik résztvevő (parazita) oly módon jut közvetlen (ellenszolgáltatás nélkül) hasznosítja a gazdafaj testanyagait), vagy közvetett (epifiton helyparaziták) előnyökhöz, hogy abból a másik félnek kára származik, parazitizmusnak nevezzük. Általánosságban parazita szervezeteknek azokat tekintik, amelyek közvetlenül szerves és/vagy szervetlen tápanyagokat vesznek fel a gazda szervezettől anélkül, hogy a gazdafajt valamilyen módon kárpótolnák.

A parazita-gazda kapcsolat természetét tekintve, a parazita oldaláról lehet obligát, azaz a parazita csak a gazdaszervezet(ek) élő anyagain képes élni, illetve lehet nem obligát, más néven fakultatív, amikor a kedvezőtlen időszakok során a parazita szaprotróf (korhadékbontó) életmódot is folytathat, elsődlegesen azonban parazita.

Helyzetét tekintve megkülönböztethetünk a gazdatest belsejében és a testfelszínen élő parazitákat. Az első csoportot endo-, míg az utóbbi csoportot ektoparazitáknak nevezzük. A magasabbrendű növényi paraziták esetében tiszta ektoparazitizmusról (a helyparazitákat leszámítva) nem beszélhetünk, hiszen annak ellenére, hogy az ektoparazitáknak tekintett fajok a gazdaszervezetek külső testfelszínén fordulnak elő, felszívó képleteikkel azok testébe mélyedve tartósan a gazdatest belsejében élőködnek. Ilyen értelemben tehát ezt a kapcsolatot a mikorrhiza kapcsolatok mintájára ektendo-parazitizmusnak nevezhetjük.

A magasabbrendű növényi paraziták azon csoportjai, melyek klorofillal nem rendelkeznek és teljes anyagcseréjük a gazdaszervezetekből felvett anyagok metabolizálására épül, holoparazitáknak, azaz teljes parazitáknak nevezzük (*Cuscuta* genus fajai). Azok a fajok melyek klorofillt tartalmaznak illetve fotoszintetizálnak, és a gazdaszervezetekből csak a vizet, és a vízben oldott ásványi anyagokat vesznek fel, hemiparaziták, vagy félpazaziták (*Loranthus* genus).

A gazdafajok körét tekintve vannak olyan paraziták, amelyek kizárólag egy adott fajhoz, vagy közelrokon fajokhoz kötődnek. Ezeket *monofág* parazitáknak nevezzük. Azokat a fajokat, amelyek közelrokon nemzetségek néhány fáján élőködnek *oligofág* parazitáknak, míg azokat a parazitákat, amelyek széles fajspektrumot parazitálnak, *polifág* parazitáknak nevezzük. Monofág parazita például a kékes szárdorgó (*Orobancha coerulescens*), amely a mezei üröm (*Artemisia campestris*) élőködője. Oligofág a sárga fagyöngy (*Loranthus europaeus*), mely a szelídgesztenyén és a hazai tölgyfajokon fordul elő, míg inkább

Loranthaceae (70/900)	Cuscutaceae (1/180)
Dendrophthoe	<i>Cuscuta</i>
Tapinanthus	Lauraceae (1/30)
Amyema	Cassytha
Orobanchaceae (14/160)	Scrophulariaceae (10/500)
<i>Orobanche</i>	<i>Euphrasia</i>
Cistanche	<i>Rhinanthus</i>
Phelypaea	<i>Odontites</i>
Viscaceae (7/500)	Parentucellia
<i>Viscum</i>	<i>Melampyrum</i>
Phoradendron	<i>Pedicularis</i>
Arceutobium	Bellardia

5.3. táblázat. Néhány parazita növénycsalád. (A zárójelben szereplő első szám a családban előforduló parazita genusok, míg a második a parazita fajok számát mutatja. Kurzívval kiemelve a hazánkban is előforduló genusok.)

polifág a fehér fagyöngy (*Viscum album*), mely az előbbi fajok kivételével szinte minden mérsékelt övben előforduló lombosfán és fenyőfajon megjelenhet.

Egy másik felosztás testméret alapján csoportosítja a parazitákat. A zömében endoparazita, mikroszkópikus szerzetű paraziták a mikroparaziták (vírusok, baktériumok és a parazita gombák zöme), míg a nagy testméretű, makroszkópikus endo- és ektoparazita fajok a makroparaziták (Begon et al 1986).

Magasabbrendű növényi paraziták

A magasabbrendű növényfajok esetében a parazitizmus a carnivoriához hasonlóan számos filogenetikailag távol álló taxon esetében létrejött (polifiletikus sajátság). A hajtásos növények esetében csak a kétszikűekre, mintegy 20 családra (összesen 3000–5000 faj) jellemző életmód. A 5.3. táblázat mutat be néhányat a fontosabb növénycsaládok közül, melyeknek vannak parazita életmódú fajai is.

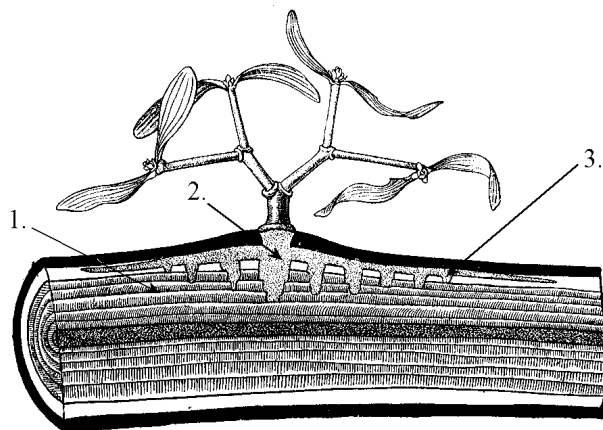
Alapvetően lehetnek hajtás- és gyökér-, illetve holo- és hemiparaziták. Morfológiailag lehetnek zöld leveles fotoszintetizálók, illetve lehetnek teljesen redukált hajtásrendszerrel rendelkezők, melyek teste gombafonalakhoz hasonló

képletekké egyszerűsödött. Elhelyezkedésüket tekintve ekto- (ektendo-) és endoparaziták. Az alábbiakban néhány nálunk is képviselt családra térnénk ki.

Santalaceae (Szantálfafélék családja): Tagjai általában félpaziták, gyökérelősködők, illetve előfordulnak közöttük ágparaziták is. A gyökérparaziták gyökerein körte alakú szívótestek fejlődnek. Ezeken, mint hausztóriumokon, a gazdanövény közelében karéjos kinövések keletkeznek, melyek átkarolják a táplálógyökeret. A szívószerv közepén levő gyökérszőrök enzimatikusan bontják a gazdanövény gyökerének kéregsejtjeit. Az így előkészített kérgen keresztül hatol be a szívószerv, és a tracheidái kapcsolatba kerülnek a gazda vízszállító-szöveveivel. A család legnagyobb nemzetsége, a *Thesium* genus tagjai nálunk is előfordulnak.

Loranthaceae (Fagyöngyfélék családja): A családba tartozó legtöbb faj félpazita cserje, vagy félcserje. Általában ágparaziták, a családban ritka a gyökérparazitizmus. Minden faj rendelkezik klorofillel, a gazdaszervezetektől vizet és vízben oldott ásványi anyagokat vonnak el, de kis mértékben szerves anyagokat is felvesznek a gazdától. Főként ornithochor, gyököcskét nem tartalmazó magvaik, negatív heliotrópok, tehát a megvilágítással ellentétes oldalon csíráznak. Csírázás után egyszerű esetben a hypokotil kiszélesedik, és korongszerű képletet létrehozva hozzátapad a kéreghez, és behatol a mélyebben elhelyezkedő szállítószövetekbe. Más csoportok, a kapcsolódás helyén sejtburjánzást indukálnak, ezen a helyen a hajtás megduzzad és a gazda összenő az elősködővel. Ide tartoznak a nálunk is előforduló *Loranthus* és *Viscum* genus fajai.

Cuscutaceae (Arankafélék családja): Csavarodó, sárgás színű hajtásokkal, pikkelyekké redukálódott levelekkel és fejecskeszerű virágzattal rendelkező, klorofillt nagyon kis mennyiségben tartalmazó hajtáspaziták. A magban spirálisan felcsavarodott, széles embrió található, mely a csírázást követően igen intenzíven növekedve, saját tengelye körül rotálva (lasszózó mozgást végezve) keresi a gazdanövényével a kapcsolatot. A kapcsolat létrejöttét követően, a növény teste sok hausztóriumot fejlesztve szorosan rácsavarodik a gazdahajtásra, vagy laza hurkokat és kevés hausztóriumot fejlesztve továbbnövekedik. Az első hausztóriumok kialakulásával egyidejűleg



5.4. ábra. A *Viscum album* testfelépítése: 1. A gazdanövény farostjai, 2. A központi szívógyökér (hausztórium), 3. Kéreggyökér és másodlagos szívógyökerek (Hegi 1907-1930 nyomán).

kapcsolatát a talajjal teljesen elveszti. *Cuscuta* genus több faja (7) nálunk is előfordul.

Scrophulariaceae (Tátogatófélék családja) – Rhinanthoideae: Az alcsaládban számos félpazita és parazita nemzetség fordul elő, melyek tagjai nálunk is megtalálhatók. Az *Euphrastia* (szemvidítófű), a *Rhinanthus* (kakascímer), az *Odontites* (fogfű), a *Pedicularis* (kakastaréj) és a *Melampyrum* (csormolya) genusok fakultatív gyökér-félélősködők. Képesek a gazdanövényeik parazitálása nélkül is megélni, bár sokkal rosszabbul fejlődnek és ritkán jutnak el a virágzásig. A *Lathraea* (vicsorgó) genus fajai obligát gyökérparaziták.

Orobanchaceae (Szádorgófélék családja): az ide tartozó fajok kivétel nélkül obligát holoparaziták, gyökérelősködők. Halvány színűek, klorofillt nem, vagy csak kis mennyiségben tartalmaznak. Magvaik valószínűleg hosszú ideig életképesek, csak akkor csíráznak, ha a gazdanövény gyökere a közelükbe érkezik. Az aprócska csíranövény képes behatolni a gazdanövény gyökerébe. A gazdával való kapcsolat kialakulása után kezdi el fejleszteni,

a legtöbb faj esetében pikkelylevelű, többnyire fürtös-bugás virágzatot hordozó generatív hajtását. Közép-Európában mintegy 30 faja él az *Orobanch* genusnak, melynek képviselői nálunk is megtalálhatók.

5.6. Protokooperáció, mutualizmus és szimbiózis

A kölcsönösen előnyös kapcsolatok igen elterjedtek az élővilágban, ezért az egyik legfontosabb közösség-szervező erőnek tartják őket. A kapcsolatban résztvevő felek egymást kölcsönösen segítik, ennek folytán lehetővé válik a közösség számára olyan életterek meghódítása (lásd zuzmók), melyet a kapcsolatot kialakító szervezetek egyedül nem lennének képesek elfoglalni.

A pozitív interakciókon belül a kölcsönösen előnyös kapcsolatokat többféleképpen csoportosíthatjuk. Az egyik csoportosítás a fakultatív ++ kapcsolatokat (a kapcsolat megléte nélkül sem szenvednek hátrányt a résztvevők) *protokooperációnak*, az obligát kölcsönösen előnyös kapcsolatokat itt *mutualizmusnak* vagy *szimbiózisnak* nevezzük (A szimbiózis és mutualizmus fogalom ebben a rendszerben egyenértékű, Odum 1953).

Egy eltérő, az előbbivel egyformán gyakran használt rendszerezés minden kölcsönösen előnyös kapcsolatot a mutualizmus gyűjtőfogalom alá sorol. Ebben a rendszerben a fakultatív mutualista kapcsolatok felelnek meg az előbbieken tárgyalt protokooperációnak, míg az obligát kapcsolatok a szimbiózisok (Begon et al. 1986).

További csoportosítási lehetőséget jelent a mutualizmusok felosztása szimbiotikus és nem szimbiotikus mutualizmusokra. Szimbiotikus mutualizmusoknak nevezzük a koevolúció útján létrejött obligát mutualizmusokat. A nem szimbiotikus mutualizmusok zömében fakultatívak.

Az elkövetkezendőkben a kölcsönösen előnyös kapcsolatokat, a klasszikusan a növényökológia tárgykörén belül tárgyalt csoportok figyelembevételével a mutualizmus gyűjtőfogalom alatt tárgyaljuk.

A résztvevő fajok számát tekintve *monofil*, *oligofil*, illetve *polifil mutualizmusokról* beszélhetünk. Ahol két faj mutualisztikus kapcsolata figyelhető meg azt monofil mutualizmusnak nevezzük. Ilyen a *Yucca glauca*, illetve a *Tegeticula yuccasella* nevű moly, illetve a fügefajok és fügedarazsak egyes fajainak obligát mutualisztikus kapcsolata. Abban az esetben, ha a monofília obligát és szimbiotikus, a szimbiózisban élő szervezeteket gyakran egy egységként



5.5. ábra. Az *Acacia cornigera* módosult hajtásképletei (Hegi 1907-1930).

kezeljük (zuzmók). Az oligofília esetében több faj van jelen hasonló szerepben, ilyen a hajlottcsőrű kolibrik, illetve az általuk megporzott növények kapcsolata. A polifil mutualizmusok sok taxon egyidejű jelenlétét feltételezik, ilyen például a sárgavirágú fészkesek illetve megporzóik kapcsolata.

A ++ relációk fontos előnye lehet, hogy a kapcsolatban (1) résztvevő felek egymást kölcsönösen táplálják (megfigyelhető a mikorrhiza esetében), (2) az egyik védelemben részesíti a másikat, ahogy ez például az *Acacia cornigera* és a *Pseudomyrma ferruginea* nevű hangya esetében megfigyelhető. (Az akácia tövisszerű képletei lakhelyül (5.5. ábra), a levélkék végein található protein-csomagocskák táplálékul szolgálnak a hangyák számára, míg azok az akácia lombzatát védik a lombfogyasztókkal szemben). (3) Az egyik csoport egyedei kihasználják a másik mobilitásából adódó lehetőségeket (megporzási és diaspora-terjesztési mutualizmusok) (Boucher et al. 1982). A szimbiotikus mutualizmusok döntően az első kategóriába sorolhatók, míg a nem szimbiotikus mutualizmusok mindhárom kategóriába, de zömében az utóbbi kettőbe tartoznak.

A mutualisztikus kapcsolatok néhány, növényi szempontból igen fontos típusát mutatjuk be röviden, ahol a kapcsolatokat a benne résztvevő organizmusok

rendszereti hovatartozása alapján ismertetjük. A korábbiakban már ismertettünk mutualisztikus megporzási kapcsolatokat, így ezekre ebben a részben nem térünk ki. A továbbiakban szó lesz gombák és növények mutualisztikus kapcsolatáról (mikrotallusz és mikorrhiza), algák-gombák (zuzmó), baktériumok-magvas növények kölcsönösen előnyös kapcsolatairól (nitrogénfixáció).

Növények és gombák mutualizmusa

Mikrotallusz

Virágtalan növények (májmoshák, mohák és harasztok) esetében megfigyelhető szimbiotikus kapcsolat, melynek során a gametophyton test egyszerű telepes gombákkal alakít ki szimbiotikus kapcsolatot.

A májmoshák esetében a Marschantiaceae és a Lepidoriaceae családokra jellemző, míg a harasztok esetében például a *Lycopodium*, *Huperzia*, *Pteridium*, *Osmunda*, *Ophoglossum* és a *Botrydium* genusokban figyelhető meg. A kapcsolat létrejötte szükséges a gametofiton test optimális fejlődéséhez, és ezáltal a kialakuló növényke fennmaradásához.

Mikorrhizák

A gombák és magasabbrendű (magvas) növények mutualisztikus kapcsolatát mikorrhizának nevezik. A szó jelentése „gombagyökér”, először Frank használta 1885-ben. A mikorrhiza-kapcsolatban a gombapartner segít a víz, illetve a vízben oldott ásványi anyagok (különösen a foszfor és mikroelemek) felvételében, ezért cserébe a növény szénhidrátokkal, vitaminokkal és valószínűleg növekedési regulátorokkal látja el a gombát. A legelterjedtebb gomba-növény kapcsolatok; a hajtásos növények mintegy 90%-a valamilyen mikorrhizás kapcsolattal rendelkezik. A mikorrhizakapcsolatokat csoportosíthatjuk a gombafonalak elhelyezkedése, illetve a létrehozott képletek típusai alapján. Elhelyezkedésük alapján beszélhetünk endo- és ektomikorrhizákról. Az *ektomikorrhizák* esetében a gombafonalak a gyökér felszínén képeznek szöveteket, illetve a legfelső kéregsejtek intercelluláris járataiba hatolnak be, míg az *endomikorrhiza* esetében a gombafonalak behatolnak a sejtek belsejébe különféle képleteket létrehozva bennük. Figyelembe véve a létrehozott képletek típusát, illetve a kapcsolat endo-,

illetve ektomikorrhiza természetét az alábbi fő csoportokat különíthetjük el (Jakucs et Vajna 2003):

Vezikulo-Arbuskuláris mikorrhiza (VAM): A legelterjedtebb mikorrhiza kapcsolat, a hajtásos növényfajok mintegy 90%-a rendelkezik valamilyen VAM-kapcsolattal. A kéregsejtekbe és az intercelluláris terekbe behatoló gombafonalak hólyagszerű képződményeket (vezikulumokat), hurkokat, illetve elágazó, nagy felületű, kis fácskára emlékeztető hausztóriumokat (arbuskulum) hoznak létre. A kapcsolatban a gomba oldaláról az obligát biotróf (csak élő sejtekben képesek élni) Glomales (Zygomycota) rend fajai vesznek részt, míg a növényfajok oldaláról csupán a bolygatottabb termőhelyeken élő növénycsaládok (Brassicaceae, Caryophyllaceae, Polygonaceae), illetve vízi növénynemzetségek (például *Cyperus* és *Juncus*) fajai jelenthetnek kivételt. Ebben a kapcsolatban a növény nem obligát mutualista.

Ektomikorrhiza: A gombafonalak nem hatolnak be a gyökér kéregsejtjeibe, hanem a gyökérfelületen szöveteket alkotva hozzák létre az álszövet jellegű köpenyt. Az intercellulárisokba hatolva kialakítják a Hartig hálózatot, míg a talajrézecskek felé növekedő kiágazó hifák révén, egy "ál-gyökérszövetet" alkotnak. Főként fásszárú növényfajok (a hajtásos növények mintegy 3%-a) illetve bazídiumos és aszkuszos gombák vesznek részt az ektomikorrhiza kialakításában. Az *Abies*, a *Larix*, a *Picea*, a *Pinus* genusba tartozó nyitvatermők, az *Alnus*, a *Betula*, a *Carpinus*, *Castanea*, *Fagus*, *Quercus*, *Tilia* genusokba tartozó zárvatermő fásszárúak hoznak létre a leggyakrabban ektomikorrhiza kapcsolatot, melyben a kalapos gomba nemzetségek (kalapos nagygombák) közül például a *Tuber*, az *Amanita*, a *Boletus*, *Suillus*, *Leccinum*, *Cantharellus*, a *Ramaria*, az *Inocybe*, a *Russula*, a *Lactarius* és a *Tricholoma* genusok fajai vesznek részt.

Ericoid mikorrhiza: Az Ericaceae családra (hangafélék) jellemző endomikorrhiza típus. A gombafonalak a hajszálgökerek egy sejtsor vastag kéregrétegének sejtjeibe hatolnak be, és ott hoznak létre gombolyagszerű képleteket. A szaprofita gomba a szélsőséges, savanyú termőhelyen élő hangák számára megkönnyíti a víz, a N és a P felvételét.

Arbutoid mikorrhiza: Az *Arbutus* illetve a *Pyrola* növénygenusok esetében. Gyakran más növényfajokkal ektomikorrhizát képező fajok (*Lactarius*) vesznek részt ennek a speciális kapcsolatnak a kialakításában. Köpeny általában nem figyelhető meg, és intracelluláris kolonizáció általában van.

Monotropoid mikorrhiza: Jellemző, többek között a *Monotropia* genus fajaira. A *Monotropia* genus tagjai nem rendelkeznek klorofillal, de heterotróf táplálkozást lehetővé tevő enzimrendszerrel sem, emiatt a *Boletus*, *Suillus*, *Russula* genusba tartozó, más növényfajokkal ektotróf mikorrhizát képező fajokkal létesítenek kapcsolatot. A szénáramlás iránya itt fordított, a szénhidrátokat a növény a gombától veszi fel, amely ezeket részben az ektotróf mikorrhizás gazdanövénytől kapja. Ily módon például a *Monotropia hypopitys*, a gombafonál kapcsolatok által lényegében a kéttűs fenyőket parazitálja.

Ektendo mikorrhiza: Korai fejlődési állapotú (csemete) *Pinus*-oknál megfigyelhető mutualisztikus kapcsolat. A Hartig hálózat mellett részben endomikorrhiza fonalak is megfigyelhetők. A későbbi fejlődés során ezek eltűnnek és a kapcsolat tisztán ektomikorrhiza kapcsolattá alakul.

Orchid mikorrhiza: Orchideák és Basidiomyceták között létrejövő kapcsolat. Jellegéből következően félig-meddig parazitikus kapcsolat a gomba és a növény között.

A gomba-alga együttélések

Az élőhelyi szélsőségekhez való alkalmazkodás egyik hatékony lehetőségét jelenti a gombák számára, hogyha bizonyos algafajokkal szimbiotikus kapcsolatot kialakítva litorális zuzmókat és valódi zuzmókat hoznak létre. Az ismert gombafajok száma mintegy 70000, ennek mintegy 25%-a képez algákkal mutualisztikus kapcsolatot. A zuzmó „gomba-alkotóját” mykobiontnak, az „alga-alkotóját” phykobiontnak nevezik.

A botanikusok egy része szerint a szimbiotikus kapcsolat tökéletes példája a „zuzmószervezet” kialakulása. A gomba az alga révén tápanyagokhoz jut, cserébe védelmet biztosít a környezeti szélsőségekkel szemben az alga számára.

Mások inkább a kapcsolat gyenge parazitikus jellegét hangsúlyozzák. Úgy tűnik, hogy a gomba fogva tartja az algasejteket, melyektől kész szerves

tápanyagokat von el. A zuzmót alkotó algasejtek egy része a parazitálás (!) következtében elpusztul. Az elpusztult algasejtek anyagát a gomba szaprofiton módon hasznosítja. Mindenesetre – a kapcsolat akár mutualisztikus, akár parazitikus - a zuzmók olyan helyeken képesek megélni, növekedni és szaporodni, ahol az őket alkotó gomba és alga külön-külön soha.

Kétségtelen tény továbbá az is, hogy a gomba növekedése megfelelő algasejtek jelenlétében megváltozik, és egy többé-kevésbé kompakt szervezet jön létre. Olyannyira hatékony ez az alga által stimulált morfológiai válasz, hogy az egyes gomba-alga együttesek a telep alakja, megjelenése alapján, mint fajok kategorizálhatók.

Prokarióták és hajtásos növények mutualizmusa

A szimbiotikus nitrogénfixáció

A fehérjék vázát alkotó aminosavak, a nukleinsavakat felépítő nukleotidok, a növényi védekezésben fontos szerepet játszó N-glikozidok, alkaloidok; a fejlődési és növekedési folyamatokat szabályozó növényi hormonok egy részének, illetve a sejtmembránok nitrogéntartalmú lipidjeinek és szénhidrátjainak (például szfingomielin) alkotójaként a nitrogén igen fontos szerepet tölt be a növényi szervezetben.

Bár a légkör igen nagy mennyiségben tartalmazza a molekuláris nitrogént, ez a hajtásos növények számára ilyen formában nem felvehető. A molekuláris nitrogén (N_2) megkötésére alig egy maroknyi szervezet, néhány tucat prokarióta képes. A biológiai nitrogénfixáció folyamatában ezek a csoportok a nitrogénáz enzimkomplex segítségével a N_2 -t ammóniává redukálva alakítják a hajtásos növények számára is felvehető formájúvá. A nitrogénkötő szervezetek egy része szabadon élő, mások szoros mutualisztikus kapcsolatban élnek hajtásos növények gyökereiben, segítve őket a nitrogénhez jutásban.

Fontos hangsúlyozni, hogy a szimbiotikus nitrogénfixáció költsége magasabb, mint ha a növény a nitrogént nitrátok és nitrátok formájában a talajból venné fel (Gutschick 1981), ezért ez a fajta szimbiotikus kapcsolat ott igen jelentős, ahol a talajban kevés a felvehető nitrogén-vegyület. Számos kísérlet igazolja, hogy gümők csak nitrogénhiány esetén képződnek a pillangósok gyökerén (Szalai 1968).

A mutualisztikus kapcsolatban a gazdanövény szénhidrátokkal táplálja a nitrogénfixáló szervezetet, amelyért cserébe kötött formájú nitrogént (NH_4^+)

szolgáltató számára a prokarióta. Mindeztől az alábbi prokarióta taxonokat találták mutualista kapcsolatban valamely hajtásos növénycsoporttal:

- Azotobacteriaceae fajok gyakran fordultak elő növényi felszíneken (gyökér és levél). A családba tartoznak *Azotobacter* és *Azotococcus* genusok fajai.
- Rhizobiaceae fajok pillangós növények gümőkben előfordulva vesznek részt a szimbiotikus nitrogénfixációban.
- A Spirillaceae család tagjait főként fűfélék gyökerein figyelték meg.
- Actinomycetes fajok élnek nem pillangós fajok, például az *Alnus* genus fajainak gyökerein kialakult gümőkben.

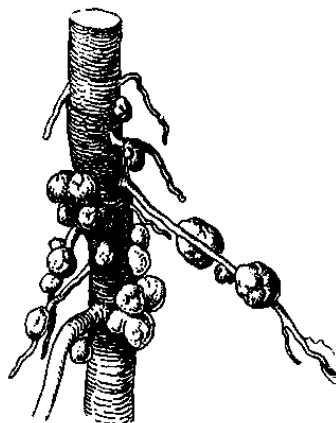
Mindezen többségében mutualisztikus kapcsolatok közül – elsősorban gazdasági jelentőségénél fogva – a leginkább tanulmányozott a *Rhizobium* fajok és a pillangós növények kölcsönösen előnyös kapcsolata, melyet az alábbiakban röviden ismertetünk.

A *Rhizobium* és a Fabaceae fajok szimbiózisa

A *Rhizobium* fajok és a pillangósok kapcsolata erősen specializált szimbiózis (5.6. ábra). A szabadon élő rhizobiumok pálcika alakú, gyakran mindkét sejtvégükön csillós (amphitrich), Gram-negatív baktériumok, melyek csak a gyökér szövetével kialakított szimbiotikus kapcsolat révén képesek a nitrogénfixációra.

A kapcsolat kialakulásakor a gazdanövény tápanyagokat és jelzőmolekulákat tartalmazó gyökérváladéka a közelbe vonzza a baktériumokat, amelyek feltehetően Ca^{2+} -dependens sejtkapcsoló struktúrák segítségével a gyökérszőrök felszínéhez tapadnak.

A kötődést követően a gyökérszőr deformálódva körbeveszi a baktériumokat. Ezt követően a gyökérszőr baktériumok felőli oldalán a sejtfal fellazul – feltehetően poligalakturonidáz hatására – és elindul a sejtfal betüremkedése (invagináció). A cellulózburokkal körülvett baktériumok sejtről-sejtre vándorolva (infekciós fonál) az endodermisz sejtekbe jutnak. A folyamatot tehát egy kontrolált infekciónak tekinthetjük. A baktériumok a gyökérszövetbe jutása indukálja a



5.6. ábra. A *Medicago sativa* gyökere a gyökérgümőkkel (Hegi 1907-1930 nyomán).

gyökér kérgi régiójában és a periciklusban elinduló sejtosztódási folyamatot, melynek eredményeként kialakul a gyökérgümő.

A behatolást követően a baktériumok intenzíven szaporodva megfertőzik a kialakuló gümő belső, morfológiailag szintén megváltozott, nagy számú endoplazmatikus retikulumot és Golgi-készüléket tartalmazó kéregsejtjeit. A baktériumokkal fertőzött szövetek kialakulását követően a gümő periferiális részén szállítóyalábok keletkeznek, melyek a növény és a baktériumok közötti anyagcsere kapcsolatot hivatottak fenntartani. A baktériumsejtek is differenciálódásnak indulnak: a cellulózhüvelyből kiszabadulva megnagyobbodnak, és deformált bakterioid sejtekké alakulnak. A gümőképződést (noduláció) erőteljesen befolyásolja a növény nitrogén ellátottsága. Ha a növény nitrogénellátottsága megfelelő, akkor a gyökérfertőzés nem jön létre.

A baktériumok a fixált nitrogén alig egy tizedét használják fel, a többi egyrészt a gazdanövénybe kerül, másrészt főleg aszparagint tartalmazó exkrétum formájában a talajba jut. Ennek következtében a pillangósok (illetve a szimbióta nitrogénfixálók) növelik a talaj felvehető nitrogéntartalmát, ami kedvező hatással lehet, például a vetésforgó alkalmazásával a gabonafélék növekedésére. (Szalai 1968).

6. fejezet

Növénytársulások dinamikája

A növénytársulásokra az állandó változás jellemző. Gyakorlati szempontból megkülönböztethetünk *időbeli* és *térbeli* változásokat, jóllehet a növénytársulások esetében ezek igen szorosan összefüggenek. A térbeli mintázatok erőteljesen befolyásolják, mintegy kanalizálják a társulásban történő időbeli változásokat. Ugyanakkor az időbeli változások maguk is egyfajta mintázatot generálnak; stabilizálják vagy átalakítják a meglévő mintázatot.

6.1. A társulások időbeni változásának típusai

A természetben feltűnőek a növényzet időbeli változásai. Három nagy csoportját különböztetjük meg ezeknek a változásoknak. Az egyik típus jellemzője a mindig visszatérő *periódusosság*, az évszakok egymásra következésével járó jellegzetes változások.

A növényzet változásának egy külön típusa a közösség összetételében jelentkező *fluktuáció*. Ezen az egyes populációk mennyiségi viszonyaiban beálló változásokból eredő dinamikát értjük, beleértve bizonyos fajok időleges eltűnését és megjelenését. Lényegében ide sorolható a mintázat és a mozaikosság időleges megváltozása is.

További csoportját képezik a növényzet időbeli változásának a nagyobb szabású, általában hosszabb időtávú, tendenciózus időbeli fejlődésként jellemezhető változások. Ezek közös sajátja a *direkcionalitás* (*irányultság*). Ezeket nevezzük összefoglaló néven *szukcessziós változásoknak*. Jellemzőjük,

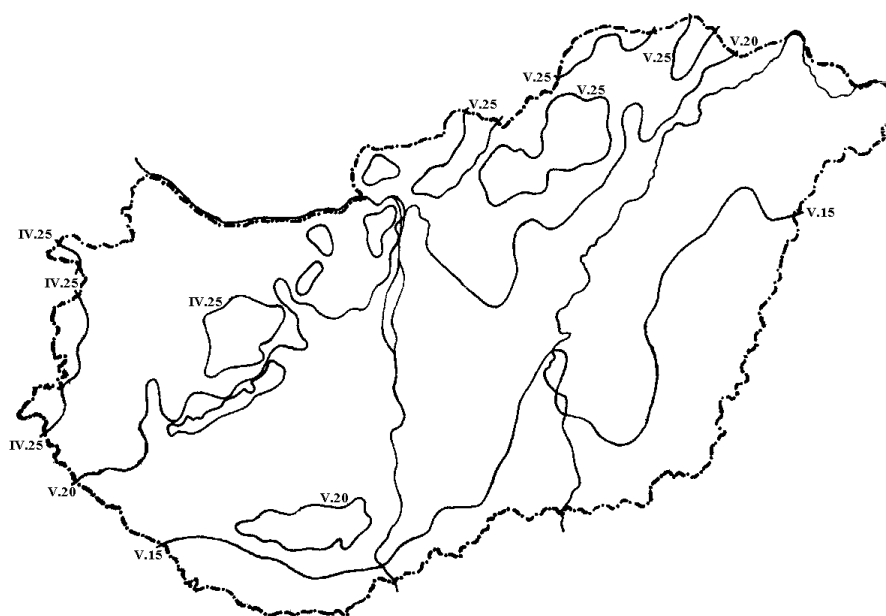
hogy egy területen a növénytársulások egymást váltják, valamilyen kezdeti állapotból egy többé-kevésbé egyértelműen meghatározható végállapot felé haladva.

A degradációs és regenerációs jelenségek szorosan kapcsolódnak a fluktuációkhoz és a szukcessziós folyamatokhoz is. Szokás szukcessziós-degradációs folyamatokról is beszélni, kifejezve ezzel a terminológiával azt, hogy úgy tekintjük, hogy a szukcessziós és a degradációs folyamatok szerves egységet alkotnak. Ugyanazon jelenség két oldalát képezik. Ezt kellő általánosságban szemlélve valóban így van. Azonban a jelenségek részleteit szemlélve a regenerációs folyamatok számos szállal kapcsolódnak a fluktuációs jelenségekhez is.

6.2. Periódikus változások, aszpektusok

Az abiotikus környezeti tényezők hatására létrejövő ciklikus változások közismert példája az évszakokkal összefüggő *aszpektusváltozás*. Az aszpektus a társulás évente ismétlődő jellegzetes megjelenése, amit egy vagy több hasonló fenológiájú faj időszakos dominanciája okoz. A kora tavaszi geofiton aszpektus a nyáron sűrűn záródó lombozatú erdeink (pl. bükkösök, gyertyános tölgyesek, keményfaligetek) jellemzője. Tömeges alkotója lehet pl. a hóvirág (*Galanthus nivalis*), a csillagvirág (*Scilla bifolia*), a galambvirág (*Isopyrum thalictroides*), a medvehagyma (*Allium ursinum*), a különböző keltikék *Corydalis* spp., és a bogláros szellőrózsa (*Anemona ranunculoides*). *Fenológiának* nevezzük azt a klasszikus, hagyományos tudományterületet, amely az egyes növények időbeli megjelenésével, vagy életük ilyen szempontból való megfigyelésével, leírásával foglalkozik. A fenológia a növények egyedfejlődésében bekövetkező szakaszokat, a fenofázisokat vizsgálja. A fenofázisok minőségileg különböznek egymástól. A leggyakrabban használt fenofázisok, a virágzás kezdete, teljes virágzás, mag-, illetve a termésérés kezdete, mag-, illetve terméshullás kezdete. A vizsgált fajoktól és a vizsgálat céljától függően eltérő fenofázisokat szokás megkülönböztetni. Becslik, hogy a kérdéses faj egyedeinek hány százaléka volt egy bizonyos fenofázisban. Az egymás után következő időpontokban végzett észleléseket a fenológiai spektrumban ábrázolják. A fenológiai spektrumból leolvasható, hogy mikor kezdődtek és mennyi ideig tartottak az egyes fenofázisok és a populációnak hány százaléka volt azonos fenofázisban.

A fenológiai és meteorológiai megfigyelések összekapcsolhatók. Az egyes fenofázisok bekövetkezését nemcsak a kérdéses faj egyedi életritmusa, hanem meteorológiai tényezők (pl. hőmérséklet, csapadék stb.), illetve ezek együttes vagy egymás utáni hatása is befolyásolják. Egy kiválasztott növényfaj fenofázisainak kezdetét több helyen megfigyelve fenológiai térképet készíthetünk. A térképen azokat a helyeket, ahol azonos fenofázisban van a vizsgált faj, az *izofen* vonalak kötik össze. Hasonlóan ahhoz, ahogy a meteorológiai térképeken az azonos hőmérsékletű pontokat az *izotermák* kötik össze. Az akác virágzásának fenológiai térképét mutatja az 6.1. ábra a május 15-i, 20-i és 25-i izofen vonalakkal. A természetű növények fenológiájával az agrofenológia foglalkozik. Eredményei alapján kiválaszthatók azok a fajták, amelyek a legmegfelelőbbek az egyes tájörzetekben való termesztésre.



6.1. ábra. Az akác virágzásának fenológiai térképe az izofen vonalakkal.

A növényközösségek időbeli változását egy vegetációperióduson belül *aszpektusváltozásnak* hívjuk, amit *szünfenológiaként* (synphenologia) is szokás említeni.

Az *aszpektusokat*, a fáciésekhez hasonlóan, egy vagy néhány fajnak a dominanciája jellemzi. A fáciestől eltérően ez a dominancia egy adott időtartamhoz (évszakhoz) kötődik. Az aszpektus megjelölés időt jelent, mégpedig az évnék azt a szakaszát, mikor az aszpektusképző (időben uralkodó) faj, vagy fajok a növénytársulásban dominánsak vagy virágzanak. Fácies csak uralkodó és jellemző aszpektus lehet.

Egyes hazai tölgyerdőkben, pl. a Hortobágyon az Ohati erdőben, az odvas keltike (*Corydalis cava*) lombfakadás előtt tömegesen virít. Az Újszentmargitai erdőben a tavaszi csillagvirág (*Scilla bifolia*) a tömeges növény tavasszal. Ezek a fajok adják az erdők kora tavaszi aszpektusát. A kora tavaszi aszpektus fajai a lombkorona záródása előtti fény- és hőmérsékleti viszonyokhoz alkalmazkodtak. Ekkor viszonylag gyorsan elvirágoznak és termést hoznak, később teljesen visszahúzódnak a talajba és a felszínen alig találni részeiket.

A homokpusztai és szikespusztai gyepeknek tavaszi és őszi aszpektusát szokás megkülönböztetni. Nyáron viszonylagos nyugalmi periódus van. Ezeknek a gyepeknek az aszpektusváltozását a csapadék és a hőmérséklet együttesen alakítja ki.

A bükkösökben a fáciések megállapítása a koratavaszi kép alapján történik. Gyakran előfordul, hogy tavasszal valamelyik *Anemone* aszpektusát fáciéseknek nézhetnénk tömegessége alapján; nyár elejére azonban már eltűnik és csupasz (*nudum*) bükkössé alakul át az állományunk. A *Mercurialis perennis* fácies is gyakran a jellemzőbb *Parietaria* fáciessé alakul. Ekkor természetesen a bükkös *Parietaria* fáciessű, melynek csupán egyik aszpektusa a *Mercurialis*-os stádium.

6.3. Szukcesszió

A vegetáció egy másik, jellegzetes időbeli változása a *szukcesszió*. A növénytársulásoknak egy területen végbemenő időbeli egymás után következését *szukcesszió*nak nevezzük. A növényközösségek ténylegesen létező entitások, amelyek létét jól meghatározott törvényszerűségek szabályozzák. Terepen járva jól látható és nyilvánvaló, hogy a növényközösségek nem véletlenszerűen összesodródott növényegyedek csoportjai. Alapvetően két tényező játszik szerepet a növényközösségek kialakulásában. A környezeti tényezők, illetve a források felosztásáért folyó verseny, a kompetíció. Hasonló környezeti feltételek mellett hasonló fajkombinációkat találunk, míg eltérő feltételek mellett az eltérésektől

függően különbözött. A növénytársulás tehát egy adott pillanatban és adott helyen élő növénypopulációk összessége, melyet térbeli és időbeli rendezettség jellemez.

Ha végignézzük egy szukcesszió-sorozaton, azaz az abban résztvevő asszociációk és stádiumok során (*series*), a kezdeti (*iniciális*) és befejező stádium (*klimax*) között számos átmeneti állapotot különböztetünk meg. Azonban nem minden stádium felel meg az asszociáció fogalmának, csak a többé-kevésbé egyensúlyba jutott állomások a seriesnek (stabilitás elve), mert az egyes stádiumokon belül is megkülönböztetünk egy kezdeti, tipikus és atipikus vagy átalakulóban lévő fáciest.

A jelenleg általánosan használt definíció szerint a *szukcesszió* nem más, mint növénytársulások egymásra következése, fejlődése, amelyet a környezeti tényezők megváltozása és a belső szerkezeti átrendeződések idéznek elő. A *szukcesszió* a *pionír stádiumokkal* kezdődően, átmeneti állapotokon át egy tartós, zárt növénytársulás, a *klimax társulás* felé törekszik.

A *klimax* a legnagyobb szervesanyagtermelést felmutató és a legtöbb szintből álló növénytársulás, amely valamely terület klímájában kialakulhat, környezetével és önmagával is dinamikus egyensúlyban van, illetve amelyben a növényzet és a környezet kölcsönhatásai legteljesebben kifejezettek. Az egymás utáni stádiumok összessége a *szukcessziós sorozat* (*series*), amelyen belül visszaesések, majd regeneráció következhet be.

Gyakran előfordul, hogy ökológiai vagy biológiai tényezők a *klimax* társulás kialakulását megakadályozzák. Ekkor valamelyik másik stádium lesz a zárótársulás, amelyet *szubklimaxnak* vagy *paraklimaxnak* nevezünk, szemben a természetes *klimax*-szal.

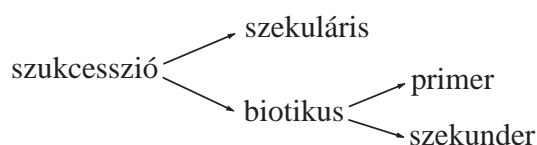
Az óceáni klímaterületen az erdőtalajok természetes elsavanyodásának folyamatában az optimális, legnagyobb anyagtermelésű formáció a lomboserdő, a *paraklimax* viszont a fenyér. Évszázadokon át a változatlan társulás a *szubklimax*, mint alföldeink ligeterdei, ahol a talaj állandó túlzott átnedvesedése vagy meleg lejtőink cserjései, ahol a helyi mikroklíma és a meredekség akadályozza meg a mezofil erdő kialakulását. A növénytársulások fejlődésmenete ugyanabban a klímában is, de főleg különböző talajokon hasonló, de nem azonos növénytársulással zárul, a növénytársulások összessége a *klimaxcsoport*.

A *klimax* fogalom kritikája eredményezte, hogy a nyugati- és közép-európai növényökológiai és növényföldrajzi irodalom is használja a *zonális növénytársulás* fogalmát, ami lényegében a *klimax* társulással párhuzamos fogalom. A különbség,

hogy a fogalom nem kötődik a clementsianus paradigma irreálisan szigorú feltételrendszeréhez.

Szukcesszió tipológia

A szukcesszió tipológia igen szerteágazó, ami arra utal, hogy egy nagy, átfogó kategóriáról van szó, ami igen heterogén és sokféle jelenséget foglal magába (6.2. ábra). Időnként meg szokás különböztetni, hogy a szukcesszió emberi beavatkozás nélkül vagy emberi beavatkozás hatására történik. Ha hangsúlyozni szeretnénk, hogy az emberi beavatkozás elhanyagolható jelentőségű, akkor természetes szukcesszióról beszélünk. Jóllehet biológiai szempontból nincs túl sok értelme ennek a megkülönböztetésnek.



6.2. ábra. Dichotómikus szukcessziótipológia.

A természetes szukcesszióknak két típusát szokás megkülönböztetni. Az egyik hosszú időléptékben lezajló változás, ami makroklimatikus változásokat is magában foglal. Ez a *klimatikus szukcesszió* vagy másnéven *szekuláris szukcesszió*. A szekuláris szukcesszió során a változások nagyon hosszú idő alatt (pl. jégkorszakok) zajlanak le a növényzetben klimatikus változások hatására. A másik típus rövidebb idő alatt zajlik le és ez alatt az idő alatt nem történik jelentős evolúciós, illetve makroklimatikus változás. Ezt *biotikus szukcesszióként* szokás említeni. Számos szempontból nem szerencsés a klímaváltozások indukálta szekuláris szukcessziót egy kalap alá vonni a biotikus szukcesszióval. Egyrészt lényegesen eltérő az időlépték. Másrészt alapvető különbség az is, hogy a klímaváltozás, mint döntő mozgatórugó van jelen. A szekuláris szukcesszió kutatása a vegetáció változásának vizsgálatát jelenti a geológiai korszakokban, a klimatikus változásokkal kapcsolatban. Jellemzően ilyen jelenség pl. az utolsó jégkorszak utáni felmelegedés hatása a vegetációra. Ennek részletes tárgyalása, érdekes módszereivel (faszén vizsgálatok, ásatag flórák elemzése, pollenanalízis

stb.) együtt a *genetikai növényföldrajz* területére esik, azaz diszciplináris értelemben sem a növényökológia témaköréhez tartozik.

A *biotikus szukcesszió* nagyjából változatlan makroklimatikus körülmények között történik. Két típusát szokás megkülönböztetni, a *primer* és a *szekunder szukcessziót*. Primer szukcesszióról beszélünk abban az esetben, amikor olyan terület benépesülése folyik, ahol korábban még nem voltak élőlények; pl. vulkánkitörés után, futóhomok megkötésekor, gleccser hordalékkúpon stb. A primer szukcesszió frissen kialakult felszínen zajlik, tehát a területen nem található talaj és diasporabank sem, a megjelenő növények zömében a szélterjesztésűek, vagy szemiatvatikus területeken szél- és vízterjesztésű pionírok.

Akkor beszélünk szekunder vagy másodlagos szukcesszióról, amikor olyan terület benépesülése folyik, ahol korábban már volt növényzet, csak valamilyen természeti csapás, vagy gyakrabban antropogén hatás a területen található növényzetet vagy annak egy részét elpusztítja. A primer szukcesszióval szemben itt általában található valamilyen talaj. Így rendszerint nem a betelepülő pionírok dominálnak a kezdetben, hanem a területen diasporabankban (vegetatív és generatív egyaránt) előforduló fajok. Ilyen eset a tarvágás, a földcsuszamlás. Ide tartozik számos más emberi tevékenység felhagyása után meginduló vegetációfejlődési folyamat, mint amilyen az elhagyott állattartó telepek, vagy a felhagyott mezőgazdasági művelésű területeken végbemenő szukcesszió. A szakirodalomban a felhagyott mezőgazdasági művelésű területeken meginduló szukcessziós folyamatokat gyakran *old field szukcesszió* névvel illetik. Az elnevezés nyilván az angol terminológia nem túl szerencsés átvételén alapul. Nevezhetnénk magyarul *felhagyott művelés utáni szukcessziónak*. Ez egy korrekt és magyar elnevezés, jóllehet elég hosszadalmas. A felhagyott művelés utáni szukcesszió nyilvánvalóan a szekunder szukcessziós folyamatok egyik speciális, fontos típusa.

A biotikus szukcessziót szokás tipizálni aszerint is, hogy mi a fő hajtóereje a változásoknak. Eszerint szokás *ökogenetikus* és *szüngenetikus szukcesszióról* beszélni. Az ökögenetikus szukcessziót külső tényezők (pl. a talajban levő tápanyagok mennyiségének megváltozása) irányítják. A szüngenetikus szukcessziót populációdinamikai folyamatok, a fajok közötti versengés és más, biológiai kölcsönhatásokon alapuló tényezők irányítják. Azaz ebben az esetben a társulás belső dinamikájából adódó folyamatok döntőek a változások előidézésében.

Főképpen a régebbi szakirodalomban szokás azt a terminológiát is használni, ha a szukcesszió a klimax felé halad, akkor *progresszív irányú*, ha leromlás felé halad, akkor *regresszív irányú* (leromlási folyamatok, gyomosodás stb.). Napjainkban szinte kizárólagosan a *szukcesszió* és a *degradáció* terminológia használatos. Két külön névvel illetjük a két folyamatot, kifejezve ezzel azt is, hogy nem szerencsés a szukcesszió fogalmát olyan általánosan értelmezni, hogy a növényzet bármely megváltozása szukcessziónak legyen tekinthető, attól függetlenül, hogy milyen természetű ez a változás.

Történeti háttér

A szukcesszió az egyik legrégebbi és legmélyebben gyökerező koncepciója a növényökológiának. Clements volt az, aki 1904-től kezdődően megalkotta az első átfogó elméletet. Messze vezető elméleti megfontolásokkal és bonyolult terminológiával kívánta a szukcessziót megragadni. A nevével fémjelzett szukcesszió felfogást gyakran szokás *szuperorganizmus elméletként* említeni.

A clements-i terminológia szerint *szukcessziós sorozatokról*, *series*-ekről beszélünk, amelyekhez tartozik egy kiindulási (*pionír*) és egy záró (*klimax*) stádium. A társulások megváltoztatják a élőhelyi viszonyokat, ezzel elősegítve, hogy a következő stádium jusson uralomra. A szukcesszió során a pionír stádiumból kiindulva a közbenső stádiumokon át a klimax stádiumig tart a fejlődés. Minden élőhelyen addig tart a fejlődés, amíg a makroklimának megfelelő társulás, a (klimatikus) *klimax társulás* létre nem jön.

Gleason és követői viszonylag korán, már az 1920-as évek közepén, kritizálták az *individualisztikus koncepció* oldaláról a clements-i építményt. Kritikájuk, számos egyéb ok mellett, minden bizonnyal azért maradt hatástalan, mert a clements-i tézisek jogos kritikáján és tagadásán túlmenően nem tudtak életképes ellenhipotézist produkálni.

A clementsianus paradigma matuzsálemi kort ért meg. Egyeduralma időnként mehökkentően és megdöbbenően nagy volt. Az életképes antitézis megszületésére egészen 1973-ig kellett várni, amikor megjelent Drury és Nisbet cikke. Számos ponton kritizálták a clements-i elmélet tarthatatlanságát. Ellenhipotézisük lényege, hogy a vegetációfejlődés a clements-inél jóval egyszerűbben, a populációszerződés szintjén is megmagyarázható. Mivel ezek

szerint a nézetek szerint a szukcesszió nem a társulás emergens sajátossága, ezért számos szerző redukcionistaának tekinti Drury és Nisbet szukcesszió felfogását.

A homoki szukcessziós sort Anton Kerner igen korán felismerte; eredményeit 1863-ban publikálta és ilyen módon jócskán megelőzte Clements-et. A hazai vonatkozások kapcsán mindenképpen érdemes említést tenni Rapaics munkáiról, aki a hazai viszonyokra alkalmazta, adaptálta Clements elképzeléseit. Rapaics értelmezésében a szukcesszió végzettszerűen determinisztikus, mert a biológiai erők ezt a folyamatot egyértelműen meghatározzák. Ebből adódóan az antropogén hatásra bekövetkező szekunder szukcessziót, mivel kívülről jövő hatás hozta létre, nem is tekinti szukcessziónak. Rapaics igen korán ráértett a primer és szekunder megkülönböztetés erősen aszimmetrikus voltára és arra, hogy a primer és szekunder szukcessziós folyamatok jelentősen különböznek.

Szuperorganizmus elmélet

Clements és Tansley játszott meghatározó szerepet a szuperorganizmus elmélet kidolgozásában. Alapja, hogy a társulás fejlődését direkcionálisnak tekintve a pionír állapottól a viszonylag stabil klimax stádium kialakulásáig egy élő szervezet fejlődésének analógiájára képzelet el. A közösség, mint egy organizmus születik, növekedik, érik, terem (szaporodik) és elpusztul. Éppen úgy, mint egy szervezet, figyelembe véve azt, hogy a szaporodás fogalma csak korlátozottan érvényes.

Mindemellett a koncepció számos fontos dolgot elhanyagol. A klimax állapot eltűnése nem hasonlítható az élő szervezetek szerveinek funkcióvesztéséhez, halálához. A növénypopulációk, melyek a szerveződés szerveit hivatottak reprezentálni, nem az öregedés következtében tűnnek el. Katasztrófák, alapvető környezeti változások, emberi beavatkozások, vagy kompetitív folyamatok révén részben vagy egészében helyettesítődnek más populációkkal. Hasonlóan a növekedés és az érés is populáció-helyettesítés révén valósul meg és nem az élő szervezetekhez hasonló szervfejlődés útján. Élő szervezetektől eltérően a növénytársulások szaporodása eltérő környezeti feltételek mellett nem játszódik le anélkül, hogy ez identitásvesztéssel ne járna. A társulást alkotó fajpopulációk sem úgy kapcsolódnak egymáshoz, mint a szervezetet alkotó szervek. Az őket alkotó egyedek nem úgy viszonyulnak egymáshoz, mint a szöveteket alkotó sejtek.

A szukcesszió folyamata stádiumokon keresztül megy végbe. A stádiumoknak is van kezdeti (iniciális), kifejlődött (optimális) és hanyatlási (degradációs)

állapota, fázisa. Ezek közül az optimális fázis felel meg a leggyakrabban valamelyik asszociációnak. A szukcesszió végső stádiuma a klimax társulás, amely az adott terület klímájával egyensúlyban van.

Clements monoklimax elmélete szerint adott klimatikus, geológiai viszonyok között, a flóratörténeti kényszerek figyelembe vételével megjósolható, hogy a bolygatás után beinduló fejlődés milyen szukcessziós állapotok rendezett sorozatán keresztül jut el a területre jellemző zárótársuláshoz (klimax). Vagyis a szukcessziót determinisztikus és konvergens folyamatként képzelte el. A zárótársulás a környezetével egyensúlyban levő, a lehető legbonyolultabb (komplex) és maximális biomasszát produkáló társulás. Clements a szukcesszió hat fázisát különítette el:

1. nudáció
2. migráció
3. öközis (idomulás az új környezethez)
4. reakció (visszahatás a környezetre)
5. kompetíció
6. stabilizáció

Clements elméletét túl hipotetikusnak vélte Tansley, ezért egy kvázi-organizmus koncepciót dolgozott ki, ahol bizonyos populációk képesek más társulásokban is megjelenni, megint más jelenségek csak holisztikusan értelmezhetők.

Az individualisztikus elmélet

Az individualisztikus elmélet követői szerint az organizmus koncepció félrevezető. Helyette egy individualisztikus koncepciót javasolnak; kidolgozását elsősorban Gleason neve fémjelzi. A egyes növénytársulások létezése alapvetően a környezeti viszonyoktól és az őket körülvevő vegetációtól függ. Létüket a térben és időben állandóan változó környezet határozza meg. Ebből kifolyólag nincs két egyforma közösség. Egyes társulások bizonyos társulásoktól jobban, másoktól kevésbé különböznek. Ez a relatív különbözőség minden biológiai rendszerezés

alapja. Azonos fajhoz tartozó egyedek sem egyformák, miért lenne ez a társulások esetében másként.

A Gleason nevével fémjelzett individualisztikus elmélet szerint a növénytársulás nem más, mint ökológiailag alkalmazkodott, adaptált populációk véletlenszerű gyülekezete. Az egyes populációk saját ökológiai igényeik, valamint adaptációs, versengési és elterjedési sajátosságuk függvényében egyedien, azaz individualista módon viselkednek. A növénytársulás mint biológiai objektum nem létezik, csak a növényzetet vizsgáló kutatók absztrakciójának eredménye. A többé-kevésbé ismétlődő növénytársulások kialakulása hasonló körülmények ismétlődéséből és nem a szervezettségéből adódik.

Klasszikus cönológiai nézőpont

Ez a szemléletmód mélyen gyökerezik az európai fitocönológiai iskolák hagyományában, amelyet elsősorban Braun-Blanquet munkásságához szokás kötni. Lényegét tekintve sokban hasonló a Clements-iánus elmülethez; a társulásokat mint önálló, elkülönült egységeket írja le. Ennek megfelelően jellemzik, osztályozzák és taxonómiai csoportokba osztják őket. Braun-Blanquet-féle iskola szerint a társulás a vegetáció klasszifikációjának alapegysége, hasonlóan ahhoz, hogy a faj a taxonómiai klasszifikáció alapegysége. A fajok egyedei genetikailag eltérő populációk tagjai, míg a növényközösség „egyede” (állománya) nincs genetikai kapcsolatban ugyanazon típusba és osztályba sorolt más állományokkal. A klasszikus cönológiában a kapcsolat számos fontos szerkezet- és összetételbeli hasonlóságon alapul. A típusbesorolás olyan analógiákon nyugszik, mint a talajtípus besorolás, ahol az egyes alapkőzetfajták „genetikai” kapcsolatban állnak (pl. bazalt, gránit stb.).

A szukcesszió kutatás módszerei

A szukcesszió vizsgálatának két eltérő módját szokás elkülöníteni. Az egyik a *közvetlen* vagy *direkt módszer*, amikor a szukcessziós folyamatokat a természetben állandó négyzetek felállításával és azokon belül a fajok mennyiségi viszonyainak rendszeres feljegyzésével vizsgáljuk. Ennek a vizsgálatnak a költségessége mellett elsősorban az idő szab határt. Abban az esetben alkalmazható előnyösen, ha gyors változások zajlanak a vizsgált társulásban és így az eredmények reális időn belül kiértékelhetők. A másik lehetőség, ha hosszú időtávú vizsgálatokhoz is

biztosítottak a feltételek és így jól dokumentált, megbízható adatsorok keletkeznek. Ilyet jelentenek bizonyos esetekben az erdőművelésből származó adatsorok. Részben a direkt módszerhez sorolhatók az olyan speciális vizsgálatok, mint amilyen a tavi üledékből, vagy egyéb helyről származó minták pollenanalízissel történő elemzése.

A másik lehetőség a szukcesszió vizsgálatára a *közvetett vagy indirekt módszer*. Ezt lényegesen gyakrabban alkalmazzák, mint a közvetlen vizsgálatot. Az arány azonban folyamatosan változik. Az indirekt eljárás lényege, hogy a társulások térbeli mintázata, többé-kevésbé szabályos egymás mellettisége, és a társulások viselkedésére vonatkozó egyéb megfigyelések, azaz közvetett bizonyítékok alapján, rekonstruálunk egy szukcessziós képet, ami valószínűleg megegyezik azzal a szukcessziós folyamattal, ami néhány 100 év, vagy még hosszabb idő alatt zajlott le a területen. Azaz a térbeli mintázatok alapján rekonstruáljuk az időbeli változások egy lehetséges módját. A klasszikus példa a tófeltöltő szukcesszió, ahol a jól látható és nyilvánvaló zonáció nagy kísértést jelent, hogy a zonáció tagjait egy szukcessziós sorba rendezzük. Bizonyos esetekben a pollenanalízis adatai alapján ennek helyességét egyes kutatók kétségbe vonják. Ez azonban nem jelenti azt, hogy a szukcesszió kutatásának indirekt módszere helytelen volna, ami minden más esetben is alapvetően téves szukcessziós sorokat eredményezne.

Szukcessziós sorok

Jól elkülöníthető a szukcessziós folyamatok két nagy csoportja, a primer szukcesszió és a szekunder szukcesszió. A primer szukcesszió és a szekunder szukcesszió kategorizálás jól működik; ezek egyértelműen elkülöníthetők. A két típus között azonban igen nagyok a különbségek. Korántsem két *azonos rangú, azonos tartalmú és terjedelmű* kategóriáról van szó. A 70-es évek végére, a 80-as évek elejére tehető az a felismerés, hogy a szukcesszió egy igen tágra sikerült fogalom és még egy viszonylag egységes szukcessziós terminológia és szukcesszió-tipológia sem adható meg. Ilyen a mai napig sem született vagy legalábbis nem olyan, ami általánosan elfogadott lenne. Az 1920-as évek nagy vitája akörül összpontosult, hogy a szukcessziós változások vajon rendezett, egyértelműen adott klimax társulás felé tartó változások-e, vagy lényegükből adódóan véletlenszerűek, sztochasztikus jellegűek, számos lehetséges végponttal, amelyeket a kezdeti feltételek, az immigráció, a periódikus, foltokban jelentkező

0. csupasz futóhomok → 1. pionír növényzet (zuzmók, mohák) → 2. egyéves fajokból álló gyep (*Brometum tectorum*) → 3. évelő fajokból álló nyílt (kis borítású) homokpusztai gyep (*Festucetum vaginatae*) → 4. zárt homokpusztai gyep (*Astragalo-Festucetum sulcatae*) → 5. nyílt homoki tölgyes (*Festuco-Quercetum roboris*) → 6. zárt homoki tölgyes (*Convallario-Quercetum roboris*).

6.1. táblázat. Futóhomok beerdősülése.

zavarás határoznak meg. Napjainkban a véletlen szerepe általánosan elfogadott és a központi probléma az, hogy ésszerű-e egyáltalán a szukcessziót egyetlen folyamatként tekinteni.

Egy területen a szukcesszió különböző utakon mehet, attól függően, hogy milyenek a környezeti viszonyok. Természetes szukcessziós folyamatban a szeriesz (azaz a szukcessziós stádiumok sorozata) a klimax felé tart. Egy szukcessziós sor kezdetétől a végéig több száz év is eltelhet.

Egy lehetséges szukcessziós sor a *futóhomok beerdősülése* (6.1. táblázat). A szerieszek kezdetén a hajtásos növények közül az egyéves fajok uralkodnak (*r*-stratégista fajok), a végén az évelő fajok (*K*-stratégista fajok) vannak többségben. A kezdeti stádiumban a növényi termék, produktum mennyisége kevés, az egymás utáni stádiumokban ennek a mennyisége emelkedik. Az anyagforgalom a kezdeti stádiumban nagyobb mértékben függ a környezettől, mint a végső stádiumban. A stabilitás és az organizáltság is növekszik a szukcesszió végső stádiuma felé.

A tankönyvekben legtöbbször idézett példa a *tófeltöltődési szukcesszió* (6.3. ábra és 6.2. táblázat). Egyes irodalmi adatok szerint ez olyan, mint az állatorvosi ló: tananyagként igen jól használható, de sohasem létezett. Lényege és egyúttal szépsége is abból adódik, hogy határozott zonáció formájában elkülöníthetők a tó körüli társulások. Amennyiben ezek a társulások valóban az időrendhez hasonló sorrendben találhatók meg a tó körül, akkor gyönyörű térbeli reprezentációját kapjuk egy időbeli folyamatnak. A tófeltöltődési szukcesszió olyan az időléptéke, hogy nincs módunk közvetlenül megfigyelni, mert több száz évig tart.



6.3. ábra. Feltöltődési szukcesszió (Felföldy nyomán).

1. Lebegő hínár (pl. Lemno-Utricularietum) → 2. Gyökerező hínár (pl. Nymphaeetum) → 3. Kákás, nádas vagy zsombékos → 4. Magassásrét (pl. Caricetum gracilis) → 5. Mocsárrét vagy nedves rét → 6. Fűzláp (Salicetum cinereae) → 7. Égerláp (Carici elongatae-Alnetum).

6.2. táblázat. Tavi zonáció.

A mikroklimatikus és edafikus viszonyokat képes megváltoztatni a növényvilág. A makroklímát nem. Ezért mondhatjuk azt, hogy minden előhelyen addig tart a fejlődés, amíg a makroklímának megfelelő társulás létre nem jön. Az alámerült hínár megjelenik a tóban és addig terjeszkedik, amíg annak mélysége és tisztasága megengedi a fényszükséglet miatt. A hínárok elhalt részei, torzsái, a köztük fennakadó törmelék addig töltik a tó mélységét, amíg elég sekély lesz a következő, több szerves anyagot termelő növényközösség megtelepedéséhez. Ez általában nádas vagy gyékényes. A nádas (vagy gyékényes) folytatja a megkezdett feltöltési folyamatot. Nagy mennyiségű törmeléktermelése révén állandóan töltögeti a vizet. Megváltoztatja a saját élőhelyét, sajátmaga számára mind kedvezőtlenebbé téve azt. A sekélyvizű nádasban hatalmas zsombékok telepednek meg. Valóságos kis szigetek, a szárazföld első hírmondói. A zsombékokon a szárazföldi rét elemei is megjelennek. A zsombékok közti semlyékekben úszó és lebegő asszociációk alakulnak ki, és maradnak fenn. Így egy jellegzetes, erőteljesen mozaikos asszociáció-komplexum alakul ki. A továbbiakban a

szukcesszió folyamán a zombékok egységes rétté záródnak és a víztükör végleg eltűnik. Már a nádasban megjelennek a fásszárúak. Először csak néhány csenevész fűzbokor, majd nedvességkedvelő fák. Végül a réten megtelepednek az erdőképző elemek is. Mindenhol, ahol a makroklíma megengedi, az erdő jut uralomra, hacsak mesterséges hatások ezt meg nem akadályozzák. Ha például a zombékos után kialakuló réteket kaszálják, akkor a fás vegetáció nem alakulhat ki.

Az itt vázolt folyamat a primer, természetes szukcesszió egyik leggyakoribb formája, a tófeltöltő szukcesszió. Hasonló elsődleges, vagy primer, ökogenetikus szukcessziós folyamatok még a szikla, sziklatörmelék, homok, vagy más mozgó, nyerstalaj megkötése és begyepesedése, és így sziklai vagy pusztai erdők kialakulása. Ezekkel szemben állnak a szekunder társulásokat létrehozó kultúrhatások: lecsapolás, irtás, legeltetés, szántás vagy éppen a mezőgazdasági művelés felhagyása szántókon vagy éppen legelőkön.

Szukcessziós modellek

A szukcessziós modelleknek két alapvető típusát különböztethetjük meg. Az egyik csoport a determinisztikus, a másik a sztochasztikus modellek. Fontos, hogy a determinisztikus *versus* sztochasztikus különbségen túlmenően ezek a modellek tartalmi szempontból is jelentősen különböznek. A clements-iánus szuperorganizmus elmélet és a klasszikus cönológia szemléletmódja egy felülről-lefelé (*top-down*) megközelítése a szukcessziónak, míg a recens modellezési kísérletek alapvetően redukcionista módon, elemi populációdinamikai folyamatokból kívánják megérteni és felépíteni a szukcessziós jelenségeket (*bottom-up* megközelítés).

Az IBP (*International Biological Program*) program időszakában differenciálegyenlet-rendszerekkel kísérelték meg a szukcesszió modellezését. Leghamarabb az erdei szukcesszió leírásában honosodott meg a differenciálegyenlet-rendszerekkel történő modellezés. Az erdei szimulációs modelleknek három kategóriáját különböztethetjük meg. A *fa-modell* az egyed növekedésén (faátmérő, korona-térfogat, továbbá különböző alak- és forma paraméterek) alapul. A *lék-modell* vagy rés-modell a fák közötti kompetitív kapcsolatok révén szimulálja kis léptékben a lékekben történt változásokat. A lékek az egyedek elhalála révén keletkeznek. Az *erdő-modell* az egész erdő (rendszerint azonos korú állomány)

növekedését írja le. Ezeknek a modelleknek egy csoportja a gazdaságilag fontos fajokra kidolgozott fatermési táblázatokra épül.

Szukcesszió mechanizmusára vonatkozó modellek

A szukcessziót tekinthetjük úgy is, mint az egyes szervezetek kolonizációs képességének, növekedési- és túlélőképességének a különbségei miatt előálló folyamatot. Amint a környezeti feltételek változnak, a növénypopulációk is változnak. A fajok vagy a fajok csoportjainak a kicserélődése másokkal a kompetíciónak, a növényevőkkel való kölcsönhatásnak és fertőzésnek az eredménye, ami lehetővé teszi, hogy a lassabban növekvő vagy kevésbé tűrőképes fajokat elnyomják a többiek.

A szukcessziót előrevivő mechanizmusok közül a clementsianus szukcessziókép szerint a *facilitáció* (segítés) a legfontosabb. A modell esetén csak a korai szukcessziós fajok képesek megtelepedni a területen. Az elsőként megtelepedő növények saját környezetüket olyan módon változtatják meg (*reakció*), hogy az már a következő szukcessziós állapot fajainak lesz kedvező és így más fajok is be tudnak települni a területre. A második csoport fajai kiszorítják a kezdeti, kolonizáló fajokat és dominánssá válnak. Ezek a fajok újra megváltoztatják az élőhelyet és lehetővé teszik egy harmadik csoport invázióját. Ez a mechanizmus jelenti a szukcesszió előrehaladásának motorját. A modell szerint a fajok egyik csoportja átalakítja a környezetet a másik számára, egészen addig, amíg egy stabil stádiumot el nem ér a folyamat. Ebben a stabil stádiumban az ott lévő fajok már nem módosítják tovább az élőhelyet és nem teszik lehetővé újabb fajok invázióját. Először opportunisták kolonizálják a területet és előkészítik azt az évelők számára, majd a cserjék és ezek után a fák következnek. A facilitációs modell főképpen a primér szukcesszióra jellemző.

A *tolerancia* modell esetében a fajok megjelenésének és eltűnésének meghatározásában a szukcesszió folyamán az egyedfejlődési sajátosságok dominálnak. A fajok kölcsönhatása gyakorlatilag közömbös. A kezdeti stádiumban tömeges, gyors növekedésű fajok helyét az egyre lassúbb növekedésű fajok veszik át. Ezek képesek megmaradni a korai szukcessziós fajok jelenlétében is. A tolerancia elnevezés arra utal, hogy a szukcesszió előrehaladtával azok a fajok lesznek sikeresek, amelyek adottságaik révén az egyre korlátozottabb környezeti források kihasználására képesek.

A facilitáció és tolerancia mechanizmusok mellett az *inhibíciónak* is fontos szerepe van a szukcessziós folyamatok esetén. Ez a gátlási mechanizmus azt feltételezi, hogy az első megtelepedők minden más egyed (akár fajtárs) megtelepedését is gátolják, függetlenül attól, hogy korai, vagy késői stádiumra jellemző faj egyedeiről van-e szó. Általában, a későbbi stádiumokban is igaz, hogy az adott stádiumban jelen lévő fajok az összes többi faj megtelepedését gátolni igyekeznek.

Az említett szukcessziós mechanizmusok közös jellemzője, hogy egyik sem általános érvényű. Tendenciajelleggel igaz állítás, hogy a facilitációs mechanizmus inkább a primer szukcessziós változások korai fázisait magyarázza jól, míg a tolerancia mechanizmus inkább a szekunder szukcessziós jelenségekre érvényes. Az inhibíció pedig igen általánosan jelen van mindegyik szukcessziós folyamatban.

7. fejezet

Irodalom

- Bartha D. 1995: Ökológiai és természetvédelmi jelzőszámok a vegetáció értékelésében. *Tilia* **1**, pp. 170–184.
- Begon, M., Harper, J. L. et Townsend, C. R. 1986: *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Beijerinck, W. 1976: *Zadenatlas der Nederlandsche Flora*. Backhuys and Meesters, Amsterdam.
- Bonn, S. et Poschlod, P. 1998: *Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas*. Quelle and Meyer Verlag, Wiesbaden.
- Booth, B. D., Murphy, S. D. et Swanton, C. J. 2003: *Weed Ecology in Natural and Agricultural Systems*. CAB International, London.
- Borhidi A. 1993: *A magyar flóra szociális magatartás típusai, természetességi és relatív ökológiai értékszámai*. KTM-JPTE, Pécs.
- Boucher, D. H.; James, S. et Keeler, K. H. 1982: The ecology of mutualism. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* **13**, pp. 315–347.
- Braun-Blanquet, J. 1951: *Pflanzensoziologie*. Springer Verlag, Wien.
- Connell, J. H. et Slatyer, R. O. 1977: Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* **111**, 1119–1144.
- Crawley, M. J. (szerk.) 1986: *Plant Ecology*. Blackwell Scientific, London, England.
- Csapody V. 1968: *Keimlingsbestimmungsbuch der Dicotyledonen*, Akadémiai Kiadó, Budapest.

- Csontos P. 2001: *A természetes magbank kutatásának módszerei*. Scientia kiadó Budapest.
- Drude, O. 1890: *Handbuch der Pflanzengeographie*. Englehorn, Stuttgart.
- Du Rietz, G. E. 1921: *Zur metodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie*. Adolf Holzhausen, Wien.
- Ehleringer, J. R. et Monson, R. K. 1993: Evolutionary and ecological aspects of photosynthetic pathway variation. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* **24**, pp. 411–439.
- Ellenberg, H. 1974: Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. *Scripta Geobotanica* **9**.
- Fekete G. (szerk.) 1985: A cönológiai szukcesszió kérdései. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Grime, J. P. 1977: Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* **111**, pp. 1169–1194.
- Grime, J. P. 1979: *Plant Strategies and Vegetational Processes*. John Wiley and Sons, New York.
- Grubb, P. J. 1985: Plant populations and vegetation in relation to habitat disturbance and competition: problems of generalization. In: White, J. (szerk.): *The population structure of vegetation*. Dr W. Junk, Dordrecht, The Netherlands.
- Gurewitsch, J. 1986: Competition and the local distribution of the grass *Stipa neomexicana*. *Ecology* **67**, pp. 46–57.
- Gutschick, V. P. 1981: Evolved strategies in nitrogen acquisition in plants. *American Naturalist* **118**, pp. 607–637.
- Harper, J. L. 1977: *Population Biology of Plants*. Academic Press, New York.
- Harper, J. L., Williams, J. T. et Sagar G. R. 1965: The Behaviour of Seeds in Soil: I. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed. *The Journal of Ecology* **53**, pp. 273–286.
- Hegi, G. (szerk.) 1907-1933: *Illustrierte Flora von Mittel-Europa I-VII*. J.F. Lechmann Verlag, München.
- Holt, R. D. 1977: Predation, apparent competition and the structure of prey. *Theoretical Population Biology* **12**, pp. 197–229.
- Hortobágyi T. and Simon T. (szerk.) 1981: *Növényföldrajz, társulástan és ökológia*. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.

- Huston, M. A. et DeAngelis, D. L. 1994: Competition and coexistence: The effects of resource transport and supply rates. *The American Naturalist*, **144**, pp. 954–977.
- Jakucs E. et Vajna L. (edit) 2003: *Mikológia*. Agroinform Kiadó, Budapest.
- Knapp, R. 1971: *Einführung in die Pflanzensoziologie*. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart.
- Kugler, H. 1970: *Blütenökologie*. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Kurszanov, L. I. (szerk.) 1952: *Botanika I. Növénybonctan és Alaktan*. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest.
- Kárpáti Z., Kárpáti V. et Borbély Gy. 1968: Magyarországon elterjedtebb ruderális gyomnövények synökológiai besorolása. *A keszthelyi Agrártudományi Főiskola Közleményei* **10**, pp. 1–40.
- Lambers, H., Chapin, F. S. et Pons, T. L. 1998: *Plant Physiological Ecology*. Springer, New York.
- Láng F. (szerk.) 1998: *Növényélettan, növényi anyagcsere*. ELTE Eötvös Kiadó, Budapest.
- Mátyás, Cs. (szerk.) 1996: *Erdészeti ökológia*. Mezőgazda Kiadó, Budapest.
- Meijden van der, R. 1996: *Flora van der Nederland*. Wolters-Noordhoff, Groningen.
- Molnár, V. A 2009: *Növények és emberek*. Kitaibel Kiadó, Biatorbágy.
- Mooney, H. A. 1972: The carbon balance of plants. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* **3**, pp. 315–346.
- Mueller-Dombois, D. et Ellenberg, H. 1974: *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. Wiley, New York.
- Odum, E. P. 1953: *Fundamentals of Ecology*. Saunders, Philadelphia, London.
- Pásztor E. et Oborny Beáta 2007: *Ökológia*. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.
- van der Pilj, L. 1982: *Principles of Dispersal in Higher Plants*, Springer Verlag, Berlin.
- Price, P. W., Bouton, C. E., Gross, P., McPherson, B. A., Thompson, J. N. et Weiss, A. E. 1980: Interactions between tree trophic levels: Influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**, pp. 41–65.
- Pysek, P., Prach, K., Rejmánek, M. et Wade, M. 1995: *Plant Invasions*. SPB Academic Publishing, Amsterdam.

-
- Raunkiaer, C. 1934: *The life forms of plants and statistical plant geography*. Claderon, Oxford.
- Reader, R. J. et Best, B. J. 1989: Variation in competition along an environmental gradient: *Hieracium floribundum* in an abandoned pasture. *Journal of Ecology* **77**, pp. 673–684.
- Schulze, E-D, Beck, E. et Müller-Hohenstein, K. 2002: *Plant Ecology*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Sheldon, J. C. 1974: The behaviour of seeds in soil: III. The influence of seed morphology and the behaviour of seedlings on the establishment of plants from surface-lying seeds. *The Journal of Ecology*, **62**, pp. 47–66.
- Simon T. 1992: *A magyarországi edényes flóra határozója*. Harasztok-virágos növények. Tankönyvkiadó, Budapest.
- Sinott, E. W. 1946: *Botany, Principles and Problems*. McGraw-Hill Book Company, London.
- Soó R. 1964-1980: *A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve I-VI*. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Stefanovits P. 1981: *Talajtan*. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest.
- Strauss, S. Y. et Agrawal, A. A. 1999: The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Tree* **14**, pp. 179–185.
- Sukachew, V. et Dylis, N. 1964: *Fundamentals of Forest Biogeocoenology*. Oliver and Boyd, London.
- Szalai I. 1968: *Növényélettan*. Tankönyvkiadó, Budapest.
- Taylor, D. R., Aarssen, L. W. et Loehle, C. 1990: On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: a new habitat template for plant life history strategies. *Oikos* **58**, pp. 239–250.
- Thompson, K. 1993: Seed persistence in soil. In: Hendry, G.A.F. et Grime, J.P. (szerk.): *Methods in comparative plant ecology*. Chapman and Hall, London, pp. 199–202.
- Thompson, K. et Fenner M. 2005: *Seed Ecology*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Tilman, D. 1982: *Resource competition and community structure*. Monographs in Population Biology, Princeton University Press, New Jersey, USA.
- Tilman, D. 1988: *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press, New York.

-
- Tilman, D. 1990: Mechanisms of plant competition for nutrients: the elements of a predictive theory of competition. In: Grace, J. et Tilman, D. (szerk.): *Perspectives on plant competition*. Academic Press, New York.
- Tilman, D. et Cowan, M. L. 1989: Growth of Old Field Herbs on a Nitrogen Gradient. *Functional Ecology* **3**, pp. 425–438.
- Warming, E. et Graebner, P. 1933: *Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie*. Verlag von Gebrüder Borntraeger.
- Virágh K. et Kun A. (szerk.) 2000: *Vegetáció és dinamizmus*. MTA ÖBKI, Vácrátót.
- Watkinson, A. 1992: Plant senescence. *Trends in Ecology and Evolution* **7**, pp. 417–420.
- Watkinson, A. R. 1982: Factors affecting the density response of *Vulpia fasciculata*. *The Journal of Ecology* **70**, pp. 149–161.
- Willson, M. F. 1983: *Plant reproductive Ecology*. Wiley, New York.
- Zólyomi B., Baráth Z., Fekete G., Jakucs P., Kárpáti I., Kárpáti V., Kovács M. et Máthé I. 1967: Einreihung von 1400 arten der ungarischen Flora in ökologische Gruppen nach TWR zahlen. *Fragmenta Botanica* **3**, pp. 101–142.