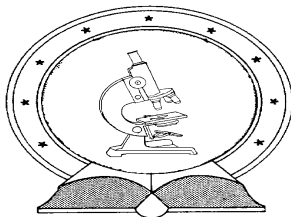


DE TTK



1949

**REPRODUKTÍV JELLEGEK SZEREPE
A NÖVÉNYI ÉLETCIKLUSBAN ÉS A BIODIVERZITÁS
FENNTARTÁSÁBAN**

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

SONKOLY JUDIT

Témavezető:

Dr. Török Péter

egyetemi docens

DEBRECENI EGYETEM

Természettudományi Doktori Tanács

Juhász Nagy Pál Doktori Iskola

Debrecen, 2016

A doktori értekezés betétlapja

Ezen értekezést a Debreceni Egyetem Természettudományi Doktori Tanács a **Juhász Nagy Pál Doktori Iskola Kvantitatív és teresztris ökológia** doktori programja keretében készítettem a Debreceni Egyetem természettudományi doktori (PhD) fokozatának elnyerése céljából.
Debrecen, 2016.

.....
a jelölt aláírása

Tanúsítom, hogy **Sonkoly Judit** doktorjelölt **2013-2016** között a fent megnevezett Doktori Iskola **Kvantitatív és teresztris ökológia** doktori programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javasolom.
Debrecen, 2016.

.....
a témavezető aláírása

A doktori értekezés betétlapja

REPRODUKTÍV JELLEGEK SZEREPE A NÖVÉNYI ÉLETCEKLUSBAN ÉS A BIODIVERZITÁS FENNTARTÁSÁBAN

THE ROLE OF REPRODUCTIVE TRAITS IN THE LIFE CYCLE OF PLANTS AND IN THE MAINTENANCE OF BIODIVERSITY

Értekezés a doktori (Ph.D.) fokozat megszerzése érdekében
Környezettudomány tudományágban
Írta: **Sonkoly Judit** okleveles Biológus

Készült a Debreceni Egyetem **Juhász-Nagy Pál Doktori Iskolája**
(**Kvantitatív és teresztrisz ökológia** doktori programja) keretében

Témavezető:
Dr. Török Péter

A doktori szigorlati bizottság:
elnök: Dr. Nagy Sándor Alex

tagok: Dr. Lukács Balázs András

Dr. Grigorszky István

A doktori szigorlat időpontja:

Az értekezés bírálói:
.....
.....

A bírálóbizottság:
elnök:
tagok:
.....
.....
.....

Az értekezés védésének időpontja: 2016.

Tartalom

Bevezetés	8
Különböző megporzástípusú orchideafajok termésképzése és magprodukciója	9
Az <i>Astragalus contortuplicatus</i> L. magvainak tér- és időbeli terjedése	11
A térbeli terjedés vizsgálata	11
Az időbeli terjedés vizsgálata	12
Cianobaktériumok gyepi növényfajok csírázására és megtelepedésére gyakorolt hatása	14
Anyag és módszer	17
Különböző megporzástípusú orchideafajok termésképzése és magprodukciója	17
Adatgyűjtés	17
Filogenetikai rekonstrukció	20
Komparatív elemzés	22
Az <i>Astragalus contortuplicatus</i> L. magvainak tér- és időbeli terjedése	23
A tekert csüdfű (<i>Astragalus contortuplicatus</i> L.)	23
A térbeli terjedés vizsgálata	24
Az időbeli terjedés vizsgálata	26
Cianobaktériumok gyepi növényfajok csírázására és megtelepedésére gyakorolt hatása	29
Irodalmi keresés	29
A <i>Nostoc</i> kivonat készítése és a kivonat karakterizálása	29
A csíráztatásos kísérlet	30
A statisztikai elemzés	31
Eredmények	31
Különböző megporzástípusú orchideafajok termésképzése és magprodukciója	31
Az <i>Astragalus contortuplicatus</i> L. magvainak tér- és időbeli terjedése	34
Térbeli terjedés	34
Időbeli terjedés	37
Cianobaktériumok gyepi növényfajok csírázására és megtelepedésére gyakorolt hatása	37
Az irodalmi keresés eredményei	37
A <i>Nostoc</i> kivonat karakterizálása	38
A csíráztatásos kísérlet eredményei	40

Diszkusszió	41
Különböző megporzástípusú orchideafajok termésképzése és magprodukciója	41
Az <i>Astragalus contortuplicatus</i> L. magvainak tér- és időbeli terjedése	44
Térbeli terjedés	44
Időbeli terjedés	46
Cianobaktériumok gyepi növényfajok csírázására és megtelepedésére gyakorolt hatása	48
Köszönetnyilvánítás	51
Irodalom	52
Függelék	69

Bevezetés

A biodiverzitás mint ökológiai funkció – amellet, hogy ökoszisztéma szolgáltatásokon keresztül közvetlen gazdasági haszonként is jelentkezhethet az emberiség számára – létfontosságú szerepet játszik az ökoszisztémák működésének és stabilitásának szabályozásában. A biodiverzitás fontosságának felismerése mellett világszerte tapasztalt nagymértékű csökkenése miatt is a tudományos érdeklődés középpontjába került. A rohamosan növekvő emberi populáció az erőforrások fokozott kiaknázását és a földhasználat megváltozását tette szükségessé. Ez az egyes élőhelyek és komplex ökoszisztémák fragmentálódásához vezetett, amit a biodiverzitás csökkenésének egyik fő okaként tartanak számon. A természetes élőhelyek pusztulása nyomán világszerte megfigyelhető a populációk méretének további csökkenése és szélsőséges esetben teljes fajok sorozatos kihalása (Singh 2002). A biodiverzitási krízis mellett a globális klímaváltozás is példa nélküli ütemben zajlik napjainkban. A klíma megváltozása többek között az élőlények fenológiai ritmusára is kihat (Molnár V. et al. 2012); növények esetében ez a megporzó rovarok fenológiai ritmusához viszonyított eltolódás miatt jelenthet komoly problémát, ami a megporzók egyed- és fajszámának csökkenése mellett szintén hozzájárulhat a megporzási krízis kialakulásához, ami hosszútávon a biodiverzitás további csökkenését eredményezheti (Biesmeijer et al. 2006).

A biodiverzitás csökkenésének rendkívüli sebessége a felmérésére és megóvására irányzott intézkedések tömegét indította el, mind regionális mind globális szinten (Koh et al. 2004). A téma gyorsan növekvő irodalmának ellenére azonban jellemző a konkrét adatok, elméletek és módszerek hiánya a biodiverzitás minden aspektusa tekintetében, és a megóvása szempontjából kulcsfontosságú folyamatok és jelenségek kellő mélységű megértése is várat magára. Ezen kulcsfolyamatok egyike a növényközösségek esetében a növényi reprodukív jellegek a biodiverzitás fenntartásában betöltött szerepének vizsgálata. Doktori értekezésben ehhez a témakörhöz kapcsolódva végeztem vizsgálataimat és három esettanulmányon keresztül az egyes reprodukív jellegek növényi életciklusban, és ezáltal pedig a biodiverzitás fenntartásában betöltött szerepének tudományos igényű értékelését tűztem ki célul.

Különböző megporzástípusú orchideafajok termésképzése és magprodukciója

A növények szaporodásához a hím ivarszervekről pollen átvitelére van szükség a női ivarszervekre, amit a növények gyakran állati megporzók, rovarok, denevérek vagy épp madarak segítségével érnek el (Stpiczyńska 2003). A legtöbb növényfaj táplálék, általában nektár és/vagy pollen termelésével csalogatja a megporzókat. Egyes növények viszont nem nyújtanak semmilyen ellenszolgáltatást, ehelyett megtévesztik a megporzókat, például táplálékkal jutalmazó fajok virágait vagy a megporzó rovarok nőtényeit utánozva. Ez a megtévesztő (más néven deceptív) stratégia 32 zárvatermő növény családban fejlődött ki egymástól függetlenül (Renner 2006), de különösen az orchideák családjának (Orchidaceae) körében gyakori, ahol a fajok több mint egyharmada (>6500 faj) megtévesztő megporzású (Girord et al. 2002). Az orchideák körében a deceptív megporzás egymástól függetlenül több alkalommal is kifejlődött, ami valószínűleg fontos szerepet játszott a család rendkívüli diverzifikációjában (Papadopoulos et al. 2013). A megtévesztő stratégia az orchideák körében más növény családokhoz képest aránytalanul nagy gyakoriságának lehetséges okait Jersáková et al. (2006) összegzik.

Az orchideák körében a táplálékkal való megtévesztés a leggyakoribb megtévesztő stratégia. Ilyen fajoknál a virágok nektártermelő virágoknak tűnnek, azaz élénk színűekkel és kellemes illatukkal csalogatják a megporzókat, azonban egyáltalán nem termelnek nektárt. A szexuálisan megtévesztő fajok (hazánkban az *Ophrys* fajok) szintén viszonylag gyakoriak, ezek virágai a megporzó rovarok nőtényeinek kémiai jelzéseit, külső megjelenését és tapintását utánozzák, és főleg hártájszárnyú fajokat (Hymenoptera) vonzanak. A deceptív orchideák nagyrészt naiv, fiatal megporzókra támaszkodnak, mivel a megporzó rovarok gyorsan megtanulják felismerni és elkerülni a nektárt nem termelő virágokat (Ferdy et al. 1998). Ennek következtében a megporzás sikeressége a deceptív fajok esetében jelentősen alacsonyabb, mint a nektártermelő fajoknál. Neiland & Wilcock (1998) szerint a deceptív fajok átlagos termésképzési aránya (azon virágok aránya, amelyekből termés fejlődik) 27,7%, ami szignifikánsan alacsonyabb a nektártermelő fajok 63,1%-os termésképzési arányánál. A korábbi eredményekhez hasonlóan Tremblay et al. (2005) a mérsékeltövi és a trópusi fajokat egyaránt figyelembe véve szintén szignifikáns különbséget tapasztaltak a nektártermelő, illetve a nektárt nem termelő fajok termésképzési aránya között (37,1%, illetve 20,7%).

A látszólag csökkent reprodukciós siker fényében igen meglepő a deceptív fajok evolúciós sikere, amelyet általában két, egymást ki nem záró hipotézissel magyaráznak (Jersáková et al. 2006). Egyrészt, nektártermelés helyett – ami általában igen forrásigényes (Southwich 1984) – a növény közvetlenül a reprodukcióra, azaz a termés- és magtermelésre fordíthatja a forrásait. Másrészt, a nektárt nem termelő fajok esetében csökken a geitonogámia (azonos növényegyed másik virága általi megporzás) valószínűsége, mivel a megporzók kevesebb virágot látogatnak meg egy egyeden, ami növeli az utódok genetikai variabilitását (Johnson & Nilsson 1999; Johnson et al. 2004; Jersáková et al. 2006). Az utódok életképességének önbeporzás okozta csökkenését már más nektártermelő fajok esetében is megfigyelték (de Jong et al. 1993).

A fenti megállapítások azon a feltételezésen alapulnak, hogy az alacsonyabb megporzási siker alacsonyabb reprodukciós sikert eredményez, mivel a termésképzési arány az egyetlen és általánosan használt mérőszám az orchideák reprodukciós sikerének jellemzésére (Neiland & Wilcock 1998; Kull 2002). Azonban az alacsony megporzási siker legalább háromféleképpen kompenzálható: (i) több virág, (ii) nagyobb magok vagy (iii) termésként több mag termelésével. Ezt a „kompenzációs hipotézist” egész eddig nem vizsgálták, részben módszertani nehézségek miatt. Az orchideáknak ugyanis rendkívül könnyű és nagy számban termelődő, ún. pormagvaik vannak (van der Pijl 1982; Arditti & Ghani 2000), és a magvak szokatlanul nagy száma és kis tömege nagyon megnehezíti a magprodukciónak a kvantifikálását (Proctor & Harder 1994; Nazarov 1998). E módszertani nehézségek miatt eddig igen kevés adatot publikáltak az orchideák magprodukciónak az Arditti & Ghani (2000) mindössze 17 európai faj magszámáról közöltek adatot. A „kompenzációs hipotézis” azt feltételezi, hogy ha a deceptív fajok valamilyen módon kompenzálnak az alacsonyabb termésképzési arányukért, akkor ezeknek a fajoknak (i) több virága és/vagy (ii) nagyobb magjai és/vagy (iii) termésként több magja fejlődik, mint a nektártermelő fajoknak.

Habár ezek a lehetőségek nem zárják ki egymást, a magok számának és méretének együttes növekedésével történő kompenzáció nem tűnik valószínűnek, mivel úgy tűnik, hogy a növényeknél csereviszony (trade-off) áll fenn a magok száma és mérete között (pl. Mazer 1987; Gundel et al. 2012). Ez a csereviszony a termések és az egyedek szintjén is megnyilvánulhat. Termésszinten a rendelkezésre álló hely limitáltsága, míg egyedszinten a forráslimitáció lehet a fő tényező (Ackerman & Montalvo 1990; Mattila & Kuitunen 2000). A „kompenzációs hipotézis” tesztelése céljából különböző megporzástípusú orchidea fajokat

hasonlítottunk össze virágszám, magméret (ezermagtömeg) és termésenkénti magszám tekintetében filogenetikai összehasonlító módszerek segítségével.

Az Astragalus contortuplicatus L. magvainak tér- és időbeli terjedése

A növényi magvak egyik legfontosabb szerepe, hogy biztosítsák a faj genetikai anyagának terjesztését mind térben, mind időben. A térbeli terjedés kulcsfontosságú a faj lokális fennmaradása és az elterjedési terület növelése szempontjából is, különösen az olyan növényfajok esetében, amelyek térben erősen behatárolt élőhelyekhez kötődnek (Fenner & Thompson 2005). Az időbeli terjedésnek pedig leginkább a környezet időbeli heterogenitásának túlélésében van nagy jelentősége, különösen stresszelt és zavart élőhelyeken (Thompson et al. 1998).

A térbeli terjedés vizsgálata

A térbeli terjedés megvalósulhat egyrészt az anyanövény vagy a propagulum saját mozgása, illetve a gravitáció által (autochoria). Emellett azonban gyakran különböző külső tényezők is segítik a propagulumok terjedését (allochoria). A leggyakoribb ilyen ágensek a szél (anemochoria), víz (hydrochoria), az ember (antropochoria) és az állatok (zoochoria). Zoochórián belül megkülönböztetünk endo- és epizoochóriát, aszerint, hogy a magvak az állat tápcsatornájában vagy a külső felületén (tollán, szőrén, lábán stb.) szállítódnak. A zoochoria leggyakrabban madarak (ornitochoria), emlősök (mammalochoria) vagy hangyák (myrmecochoria) által valósul meg (Howe and Smallwood 1982).

A vízimadarak fontos szerepet játszanak a vizes élőhelyeken előforduló állat- és növényfajok propagulumainak terjesztésében (Charalambidou & Santamaría 2002; Green et al. 2002). Hajtásos növények termései és magvai (Chang et al. 2005; Figuerola et al. 2005a; García-Álvarez et al. 2015), vízi gerinctelenek petéi (Green & Figuerola 2005; Figuerola et al. 2005b; Brochet et al. 2010a; Pietrzak & Slusarczyk 2006) valamint algák cisztái és spórái (Proctor 1959; Atkinson 1972) is terjedhetnek vízimadarak által. Az endozoochoria, a propagulumok belső, tápcsatornában történő szállítása sokkal gyakoribbnak tekinthető, mind az epizoochoria (Brochet et al. 2010b). A zoochor magterjesztést már Darwin is megfigyelte (Darwin 1859), ennek ellenére még mindig nem áll róla elég információ a rendelkezésünkre ahhoz, hogy az ökoszisztémákban betöltött pontos szerepét megállapíthassuk.

A récefélék családjába (Anatidae) tartozó fajok (récék, ludak és hattyúk) különösen fontos szerepet játszanak a nem húsos terméssel rendelkező növények terjesztésében (Green et al. 2002). Egy közelmúltbeli áttekintő tanulmány (Brochet et al. 2009) szerint négy, az Anatinae alcsaládba tartozó récefaj (*Anas* spp.) ürülékében eddig 223 növényfaj magvait találták meg. E növények nagy része közönséges, nagy elterjedési területtel bíró faj volt, melyek széles észak–déli elterjedéssel jellemezhetőek a vonulási útvonalak mentén. A ritka előfordulású növényfajok zoochor terjedési potenciáljáról viszont igen keveset tudunk, és nem ismert, hogy a ritkaság, illetve a szűk elterjedés milyen mértékben utalhat arra, hogy a faj nem alkalmas az endozoochor terjedésre.

Térbeli terjedés vizsgálatakor azt tűztük ki célul, hogy a vízimadarak általi endozoochor terjedésre való alkalmatlanság lehet-e a magyarázata e faj ritkaságának. Kérdéseink a következők voltak: (i) Képesek-e sértetlenül átjutni az *Astragalus contortuplicatus* magvai a vízimadarak tápcsatornáján? (ii) Megváltoztatja-e a vízimadarak tápcsatornáján való áthaladás a sértetlenül maradt magok csíráképességét? (iii) Szimulálható-e a tápcsatornán való áthaladás csírázásra kifejtett hatása mechanikai szkarifikációval?

Az időbeli terjedés vizsgálata

A térbeli terjedés után a magok – ha nem csíráznak ki azonnal – a magbankba kerülnek (Fenner & Thompson 2005). A magokat különböző magbank kategóriákba sorolhatjuk aszerint, hogy milyen hosszan képesek megőrizni életképességüket. A magbank típusok kategorizálására többféle rendszer is született, de a legáltalánosabban használt rendszert, mely három kategóriát különböztet meg, Thompson et al. (1997) állították fel. A tranziens magok kevesebb, mint egy évig őrzik meg csíráképességüket. A rövidtávú perzisztens magok legalább egy, de legfeljebb öt évig őrzik meg csíráképességüket, míg a hosszú távú perzisztens magvak több, mint öt évig maradnak életképesek a talajban.

A magok hosszú távú életképessége (perzisztenciája) rendkívül fontos a növényközösségek biodiverzitásának fenntartása szempontjából (Thompson 1997), mivel ez teszi lehetővé a növények számára a nem megfelelő biotikus és/vagy abiotikus körülmények átvészelését, különösen a stresszelt és zavart élőhelyeken (Thompson et al. 1998; Fenner & Thompson 2005). A magvak hosszú távú életképessége különösen a rövidéletű növényfajok számára fontos, mivel a perzisztens magbank képes pufferelni a megtelepedési sikerben és a magtermelésben tapasztalható éves fluktuációt, ezáltal elősegítve a genetikai változatosság fennmaradását térben és időben (Levin 1990; Meyer et al. 2006).

A magvak perzisztenciájának ismerete gazdasági szempontból is fontos: a növénytermesztők számára a termesztett fajok és vadon élő rokonaik – amelyek szintén mezőgazdasági termesztés alá vonhatóak lehetnek – genetikai állományának megőrzése miatt lehet fontos (Sallon et al. 2008); a gyommagvak talajban való túlélési képességének ismerete pedig a gyomok visszaszorításához elengedhetetlen (Kropac 1966; Gioria et al. 2012; Török et al. 2012). Természetvédelmi szempontból a magok perzisztenciája a ritka és veszélyeztetett fajok populációinak megőrzése miatt lehet fontos (Bowles et al. 1993; Godefroid et al. 2011).

Habár világszerte hoznak létre magbankokat, ezek nagyrészt kultúrváltozatokat és tájjelegű fajtákat őriznek, csak kis százalékukban található meg vadon élő fajok magvai (Pritchard 2004). A herbáriumok és maggyűjtemények viszont nagy számban őrizhetik vadon élő fajok életképes magvait, így ezek jól használhatóak lehetnek a genetikai állomány *ex situ* megőrzésére is (Li & Pritchard 2009). Habár a természettudományi gyűjteményekben a tárolási körülmények a magvak életképességének megőrzése szempontjából gyakran közel sem ideálisak, számos tanulmányban kimutatták, hogy herbáriumi magok igen hosszú ideig is életképesek maradhatnak (például Milberg 1994; Godefroid et al. 2011), egy lótosz faj (*Nelumbo* sp.) esetében például akár 237 évig is (Ramsbottom 1942). Ennek megfelelően a herbáriumok és maggyűjtemények alkalmasak lehetnek a veszélyeztetett vagy kipusztult fajok megőrzésére (Bowles et al. 1993; Godefroid et al. 2011), ráadásul a ritka, veszélyeztetett fajok általában felülreprezentáltak a herbáriumi gyűjteményekben, mivel nagyobb érdeklődésre tartanak számot a gyűjtők részéről (Garcillán & Ezcurra 2011). Másrészt viszont a herbáriumok ilyen célú használatát limitálhatja az a tény, hogy a legtöbb fajt általában virágzó állapotban gyűjtik, kivéve azokat a fajokat, amelyek csak természetes állapotban határozhatóak megbízhatóan (például *Rumex* fajok).

A rendszeresen előtött, erősen fluktuáló vízjárású élőhelyek (mint például a folyó- és tópartok, árterületek) rendkívül változékony és a növények számára igen nehezen kiszámítható környezetet jelentenek. A perzisztens magbank rendkívül fontos szerepet játszik a vizes élőhelyek fajai esetében, mivel a magas vízállás általában az összes mély vizet nem toleráló növényfaj egyedeinek pusztulásához vezet. Egyes fajok számára, mint például az *Alisma gramineum* (Hroudová et al. 2004) vagy az *Elatine hungarica* (Takács et al. 2013) ilyen élőhelyeken perzisztens magbank létrehozása az egyetlen esély a túlélésre (Thompson 2000).

Mint az köztudott, a pillangósvirágú fajok (Fabaceae) jelentős része kemény, vízhatlan maghéjjal rendelkezik, ami lehetővé teszi, hogy hosszú időn keresztül megőrizzék életképességüket (Rolston 1978). A keményhéjúsággal összefüggő hosszú távú dormanciát a

csüdfű (*Astragalus*) nemzetség számos fajánál kimutatták (Baskin & Quarterman 1969; Townsend & McGinnies 1972; Duan et al. 2005; Eisvand et al. 2006; Patanè & Gresta 2006; Long et al. 2012). Az *A. neglectus* esetében például 97 éves herbáriumi magok csírákéességét mutatták ki (Bowles et al. 1993). Mivel azonban a nemzetség legtöbb fájának ökológiai igénye és adaptációja továbbra is alig ismert, az ezzel kapcsolatos ismeretek elengedhetetlenek lennének természetvédelmi kezelések tervezéséhez (Becker 2010).

A tekert csüdfű (*Astragalus contortuplicatus* L.) kontinentális folyók mentén elterülő síkságok rendszeresen előntött területeinek egyéves növényfaja. Eurázsia kontinentális részén Kínától Közép-Európáig előfordul (Roskov et al. 2005), de efemer növényfajként előfordulása igen rendszertelen és szórványos (Podlech 2008). Podlech (2008) szerint Magyarországon „valószínűleg kipusztult” (probably extinct), habár korábban két új előfordulása helyét ismertette Molnár V. & Pfeiffer (1999). A Vörös Listán (Király 2007) veszélyeztetett fajként (EN) szerepel. A hat megvizsgált herbáriumban (BP, BPU, CL, DE, EGR és SAMU) összesen 50, Magyarországról származó herbáriumi lapja található, melyeket egy 164 éves periódus alatt (1849 és 2013 között) összesen 25 évben gyűjtöttek. Ezek a tények jól illusztrálják az *A. contortuplicatus* ritkaságát a Pannon Ökorégióban. Az időben rendszertelen megjelenései alapján pedig feltételezhető, hogy a faj magjai hosszú távon megőrzik életképességüket.

Az időbeli terjedés vizsgálatok célunk az volt, hogy (i) meghatározzuk az *Astragalus contortuplicatus* magvainak csíráztatásához legmegfelelőbb dormancia-megtörő kezelést; valamint hogy (iii) herbáriumi gyűjteményekből származó magokon megvizsgáljuk a faj magvainak hosszú távú túlélőképességét.

Cianobaktériumok gyepi növényfajok csírázására és megtelepedésére gyakorolt hatása

A közösség-szerveződés és a biotikus interakciók, mint például a facilitáció és a kompetíció a növényökológia legjelentősebb kutatási irányai közé tartoznak (Onipchenko et al. 2009; Spasojevic & Suding 2012; le Roux et al. 2013; Martorell & Freckleton 2014). A szárazföldi növényközösségeket befolyásoló tényezők vizsgálatok viszont nagyrészt csak a növény–növény, illetve a növény–állat interakciókat veszik figyelembe, a növények és más fotoautotróf élőlények (például cianobaktériumok) közötti kölcsönhatásokat általában figyelmen kívül hagyják (van der Heijden et al. 2008). Habár a cianobaktériumok más élőlényekre gyakorolt hatásait főleg vízi ökoszisztémákban vizsgálták (például Casanova et al. 1999; Mitrovic et al. 2005; Máthé et al. 2007), számos szárazföldi élőhelyen is fontos

elsődleges termelők és nitrogén-megkötők lehetnek (Coxson & Kershaw 1983; Dodds & Gudder 1995; Hrouzek et al. 2011).

Szárazföldi cianobaktériumok (főleg *Nostoc* fajok) majdnem minden szikes élőhelytípusban előfordulnak, mind szolonyec, mind szoloncsák talajokon. A pannon szikes gyepek a Natura 2000 hálózatban kiemelt közösségi jelentőségű élőhelyekként szerepelnek. Az Európai Unió területén kb. 209 152 ha-on terülnek el ilyen élőhelytípusok, melyeknek több mint 98%-a Magyarországon található (Šefferová-Stanová et al. 2008), ezért megőrzésükért elsősorban Magyarország a felelős. Ezek az élőhelyek kontinentális klímával, magas talajvízszinttel és a talajban közepes vagy magas sótartalommal jellemezhető területeken alakulnak ki (Eliáš et al. 2013; Deák et al. 2014a; Valkó et al. 2014). Fluktuáló vízháztartás jellemző rájuk (tavasszal felszínüket általában víz borítja, de nyár közepére kiszáradnak), és az emiatt létrejövő szabad talajfelszínnek lehetővé teszik, hogy különböző *Nostoc* fajok jelentős méretű telepeket hozzanak létre (Függelék F1. ábra). A *Nostoc* telepek általában kora tavasszal jelennek meg, amikor a felszín vízzel borított. A telepek megduzzadnak és nyálkás réteget hoznak létre a felszínen, majd a nyár folyamán kiszáradnak és összetöredeznek. Legnagyobb tömegben szikes réteken (*Agrostio stoloniferae* – *Alopecuretum pratensis*), nyílt szikes gyepekben (*Puccinellietum limosae*, *Plantagini tenuiflorae* – *Pholiuretum pannonici* és *Camphorosmetum annuae*) és szikes mocsarakban (*Bolboschoenetum maritimi*) fordulnak elő, de más szikes élőhelyeken is gyakoriak lehetnek (Deák et al. 2014a, b, c). Minden évben megtalálhatók telepeik, de az éves csapadékmennyiségben tapasztalható fluktuációk jelentősen befolyásolhatják borításukat.

A *Nostoc* fajok mind vízi, mind szárazföldi környezetben megtalálható fonalas cianobaktériumok, melyek mikroszkopikus vagy makroszkopikus telepeket hoznak létre. A cianobaktériumok különböző toxinok széles skáláját termelik, melyeket cianotoxinoknak nevezünk. Ezek közül a *Nostoc* fajok leginkább mikrocisztint termelnek (Codd 1995). Emellett a közelmúltban számos erős bioaktivitással rendelkező alkaloidot és peptidet is azonosítottak *Nostoc* törzsekből (Shunmugam et al. 2014; Sanz et al. 2015). Általában az algaevő fajok elleni védekezést tartják a cianotoxinok legfontosabb funkciójának (Codd 1995), de elképzelhető az is, hogy vízínövények elleni allelokemikáliaként is működnek (Mitrovic et al. 2004). A cianotoxinok és cianobakteriális kivonatok káros hatását már számos élőlény, például zooplankton fajok és vízi és szárazföldi gerincesek és gerinctelenek esetében is kimutatták (Mitrovic et al. 2004). A növényekre gyakorolt hatásuk viszont kevésbé kutatott (McElhiney et al. 2001), még a vízi növényfajokra gyakorolt hatásuk sem kellőképpen ismert (Pflugmacher et al. 1999, 2001; Mitrovic et al. 2004).

Mivel az öntözésre használt víztestek jelentős mennyiségű cianobaktériumot tartalmazhatnak, a cianobaktériumok és cianotoxinok természetű növényekre gyakorolt hatása már számos esetben került a kutatók érdeklődésének középpontjába (Wiegand & Pflugmacher 2005). Emiatt szárazföldi haszonnövények esetében egyre több bizonyíték gyűlik össze a cianotoxinok inhibitor hatásáról (Saqrane & Oudra 2009).

Amellett, hogy potenciálisan fontosak lehetnek öntözött mezőgazdasági területeken, a cianobaktériumok számottevő hatással lehetnek egy sor természetes teresztris élőhelyre is. Jelentős *Nostoc* borítással jellemezhető élőhelyeken a növények a cianobaktériumok nitrogénfixációjának köszönhető nitrogénfeldúsulás előnyeit élvezhetik, valamint a növényi megtelepedés feltételei is javulhatnak a *Nostoc* telepek talajviszonyokat javító hatása által (Dodds & Gudder 1995). A megtelepedés sikere nagyrészt a megfelelő mikroélőhelyek jelenlétén múlik, amit jelentősen befolyásol a talajfelszín borítottsága (Donath & Eckstein 2010). Bizonyos tekintetben a *Nostoc* borítás az avarhoz hasonló hatású lehet, mivel (i) fizikai barriert képez, (ii) csökkenti a hőmérsékletben és a talajnedvességben jelentkező fluktuációkat és (iii) növeli a talaj tápanyagtartalmát (Xiong & Nilsson 1999).

A cianobaktériumok szárazföldi növényközösségekre gyakorolt hatását eddig csak az ún. „élő talajbevonatok” (biological soil crusts) tekintetében vizsgálták (lásd például Zaady et al. 1997; Li et al. 2005; Serpe et al. 2006). Ezek arid vagy szemi-arid klímájú területeken jelennek meg a talajban, illetve annak felszínén, és általában talajszemcsékből, baktériumokból, cianobaktériumokból, algákból, gombákból, zuzmókból és mohákból állnak (Hernandez & Sandquist 2011). Ezek a talajbevonatok pozitív és negatív hatással is lehetnek az edényes növények megtelepedési sikerére, és a negatív hatásokat részben az allelopatikus hatású összetevőknek tulajdonítják (Zaady et al. 1997). Zhang & Belnap (2015) arra a következtetésre jutottak, hogy a talajbevonatok biológiai filterként működnek a növények megtelepedése során, száraz élőhelyeken ezáltal formálva a diverzitást és a vegetáció összetételét. A különböző összetételű és felépítésű talajbevonatok azonban különböző hatással lehetnek a vegetációra és kevés közvetlen bizonyíték áll rendelkezésre az e hatások mögött álló mechanizmusokról (Serpe et al. 2006). Ráadásul a száraz klímán megjelenő élő talajbevonatok különböznek a mérsékeltövi gyepterületen megjelenő cianobaktérium telepektől. Mindezek miatt a cianobaktériumok szárazföldi növényközösségeket formáló szerepéről csak igen keveset tudunk.

A fenti megfontolások alapján a teresztris cianobaktérium telepek számos különböző hatást gyakorolhatnak az edényes növényfajok megtelepedési sikerére. Egyrészt stresszelt élőhelyeken, mint például szikes gyepekben mérsékelt mennyiségű avarhoz hasonló

facilitációs hatással lehetnek az edényes növényekre (Bertness & Hacker 1994; le Roux & McGeoch 2008; Butterfield 2009). Másrészt, egy sor allelopatikus hatású vegyület termelése révén (Codd 1995) negatív hatást is gyakorolhatnak a természetes növényközösségek fajaira, melyek feltételezhetően hasonlóak a szárazföldi haszonnövényekre gyakorolt számos esetben kimutatott negatív hatásaikhoz (Saqrane & Oudra 2009).

E tanulmány célja, hogy megállapítsa, az edényes növények megtelepedési sikerének befolyásolása révén hatással lehet-e a cianobaktérium telepek jelenléte a növényközösségek szerkezetére és diverzitására. Ennek érdekében két konkrét célt fogalmaztunk meg: (i) összegyűjteni a korábbi tanulmányok eredményeit a cianobaktériumok teresztris növényfajok csírázására és növekedésére gyakorolt hatásáról; illetve (ii) üvegházi kísérlettel tesztelni egy *Nostoc* kivonat szikes élőhelyek egyes növényfajainak csírázására és a csíranövények növekedésére gyakorolt kémiai hatásait (a fizikai hatások kizárásával).

Anyag és módszer

Különböző megporzástípusú orchideafajok termésképzése és magprodukcója

Adatgyűjtés

48 orchidea faj összesen 1015 termésében határoztuk meg a magok számát, ami csaknem háromszorosa azon európai fajoknak, melyekről eddig rendelkezésre állt magszám adat (Arditti & Ghani 2000). A terepi mintavételezés 2009-ben és 2010-ben zajlott a Kárpát-medence számos pontján, ennek eredményeként 47 fajról sikerült terméseket gyűjteni. Emellett 20 faj herbárium példányairól is gyűjtöttünk érett, de fel nem nyílt terméseket a Debreceni Egyetem Növénytan Tanszékének herbáriumában. Így összesen fajonként $22,9 \pm 3,9$ (átlag \pm SE) termést gyűjtöttünk fajonként átlagosan $3,6 \pm 0,4$ (átlag \pm SE) termőhelyről. Az érett, de még fel nem nyílt terméseket rendszerint 4–6 héttel a virágzás után gyűjtöttük be.

A begyűjtött terméseket méretüktől függően Eppendorf csövekben vagy szcintillációs edényekben tároltuk. A terméseket szobahőmérsékleten szárítottuk, majd egy bonctűvel összetörtük, így egy Eppendorf cső a magház apró darabkái mellett tartalmazta az egy termésből származó összes magot is. Ezután ismert térfogatú glicerint (99,5%) pipettáztunk minden Eppendorf csőbe, majd a csövek tartalmát egy bonctű segítségével összekeverve homogenizáltuk (a rázógéppel történő homogenizálás nem bizonyult megfelelőnek). Az igen

viszkózus glicerinben a nagyon kis sűrűségű magok csak több perc alatt emelkednek a felszínre, míg vízben szinte azonnal. Így tehát a glicerin használata tette lehetővé, hogy néhány percre a magok homogén szuszpenzióját hozzuk létre. A glicerin és a magok szuszpenziójából 10×4 µL-t pipettáztunk egy tárgylemezre, majd fénymikroszkóp alatt minden cseppben meghatároztuk a magok számát. A pipettahegyek (1-10 µL) végét körülbelül 45°-os szögben levágtuk, hogy a magok pipettahegybe történő felszívását lehetővé tegyük. Az egy termésben található magok száma a cseppekben talált magok számából és a cseppek a glicerin teljes térfogatához viszonyított arányából adódik.

Megvizsgáltuk, hogy a deceptívek és a nektártermelők termésképzési aránya közötti jól ismert különbség a vizsgált fajok esetében is fennáll-e. Ehhez a Molnár V. (2011) által publikált, nagyrészt Magyarországról származó termésképzési arány adatokat használtuk fel, egyes fajok esetében pedig (amelyekről magyarországi adat nem állt rendelkezésre) a Claessens & Kleynen (2011) által publikált, számos európai országból származó termésképzési arány adatokat használtuk (1. táblázat). A különböző megporzástípusú fajok magméret-különbségének vizsgálatához a Török et al. (2013) által publikált adatbázisból nyertünk 0.0001 g pontossággal meghatározott ezermagtömeg adatokat. A hajtásonkénti magszámokat a fajok átlagos termésenkénti magszámának és termés számának szorzataként kaptuk. A virág- és termés számok számos különböző mérés átlagaként adódtak, melyeket Molnár V. (2011) közölt. A virág- és termés számok, valamint a termésképzési arány adatok nem csak azokon a példányokon lettek mérve, amelyekről a termések származtak, hanem számos más példányon is, tehát ezek az adatok jóval több mérésen alapulnak.

A fajokat Claessens & Kleynen (2011) nyomán kategorizáltuk (1. táblázat), hogy megvizsgáljuk a megporzástípus hatását a termésképzési arányra, a virágszámra, a magtömegre, a termésenkénti magszámra és a hajtásonkénti magszámra. Nektártermelő, deceptív (táplálékkal megtévesztő és szexuálisan megtévesztő) és autogám fajokat különítettünk el. A fakultatív és az obligát önmegporzó fajokat egyaránt autogámnak tekintettük, mivel mindkét stratégia a megporzóktól függetlennek tekinthető (Molnár V. et al. 2012). Élőhely-preferenciára és növekedési típusra kontrolláltunk, amihez a nyílt, illetve fás élőhelyek fajait, illetve rizómás és gumós fajokat különböztettünk meg Kull & Hutchings (2006) nyomán.

1. táblázat. A 48 vizsgált orchidea taxon egyes jellemzői.

Taxon	TA (%)	VSs	EMT (g)	TMSz	n	Gy	TSz	HMSz	M	É	NT
<i>Anacamptis coriophora</i>	88,2	18,2	0,0024	3192±340	26	8	16,1	51257	N	Ny	G
<i>Anacamptis morio</i>	49,6	9,3	0,0010	4978±521	20	7	4,6	22926	D	Ny	G
<i>Anacamptis palustris</i> agg.	77,1	11,7	0,0019	7379±535	38	1	9,0	66410	D	Ny	G
<i>Anacamptis pyramidalis</i>	46,3	41,6	0,0016	2262±205	23	3	19,1	43282	D	Ny	G
<i>Cephalanthera damasonium</i>	75,5	5,5	0,0028	4528±677	27	11	4,1	18631	A	F	R
<i>Cephalanthera longifolia</i>	16,8	11,3	0,0040	4231±342	21	3	1,8	7687	D	F	R
<i>Cephalanthera rubra</i>	13,0	7,2	NA	4725±840	12	4	0,9	4379	D	F	R
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	63,5	26,6	0,0018	5205±914	27	2	16,9	87786	D	Ny	G
<i>Dactylorhiza incarnata</i> agg.	75,2	33,6	0,0025	7076±881	27	8	25,3	178710	D	Ny	G
<i>Dactylorhiza majalis</i>	54,6	20,0	0,0021	9639±421	62	1	10,9	105229	D	Ny	G
<i>Dactylorhiza sambucina</i>	48,1	11,5	NA	3014±168	85	2	5,5	16652	D	Ny	G
<i>Dactylorhiza viridis</i>	60,0	17,4	0,0022	1453±136	11	4	10,4	15157	N	Ny	G
<i>Epipactis albensis</i>	78,3	13,5	0,0030**	5997±553	6	1	10,6	63570	A	F	R
<i>Epipactis atrorubens</i>	70,4	21,9	0,0046	3226±618	7	4	14,4	46596	N	F	R
<i>Epipactis bugacensis</i>	77,8	11,9	0,0034	4142±1067	8	1	9,2	38188	A	F	R
<i>Epipactis helleborine</i>	73,9	20,9	0,0024	6486±677	7	2	8,7	56518	N	F	R
<i>Epipactis leptochila</i>	82,0	12,2	NA	3154±280	9	1	10,0	31544	A	F	R
<i>Epipactis mecsekensis</i>	76,8	9,7	0,0022	4266±391	4	1	7,4	31705	A	F	R
<i>Epipactis microphylla</i>	75,0	8,1	0,0035	2729±379	8	3	6,1	16574	A	F	R
<i>Epipactis neglecta</i>	81,6	13,8	0,0021	4761±901	8	2	11,2	53470	A	F	R
<i>Epipactis nordeniorum</i>	84,3	10,9	0,0016	4636±669	8	2	9,2	42618	A	F	R
<i>Epipactis palustris</i>	62,7	15,4	0,0030*	5750±690	11	6	9,6	55486	N	Ny	R
<i>Epipactis pontica</i>	67,9	10,9	0,0019	2651±309	6	3	5,8	15243	A	F	R
<i>Epipactis tallosii</i>	75,4	16,8	0,0019	4121±354	13	4	10,8	44459	A	F	R
<i>Epipactis voethii</i>	NA.	7,9	0,0025	6102±1189	17	3	NA	NA	A	F	R
<i>Goodyera repens</i>	70,1	12,6	0,0017	2509±224	10	1	8,8	22123	N	F	R
<i>Gymnadenia conopsea</i>	73,4	36,9	0,0031	5005±782	34	12	27,5	137851	N	Ny	G
<i>Gymnadenia odoratissima</i>	86,4	47,2	0,0017	1278±176	26	2	41,4	52924	N	Ny	G
<i>Himantoglossum adriaticum</i>	44,1	28,9	0,0013	10686±1550	22	3	12,7	136145	D	Ny	G
<i>Himantoglossum jankae</i>	30,8	30,6	0,0006	12085±1124	29	3	9,4	113717	D	Ny	G
<i>Limodorum abortivum</i>	68,0	12,4	0,0034	3623±808	9	4	8,3	30034	A	Ny	R
<i>Liparis loselii</i>	73,0	12,7	NA	11354±587	14	2	9,2	105023	A	Ny	G
<i>Neotinea tridentata</i>	43,3	23,2	0,0015	6064±361	69	4	10,0	60806	D	Ny	G
<i>Neotinea ustulata</i>	42,8	48,7	0,0010	2787±519	11	3	20,8	58022	D	Ny	G
<i>Neottia nidus-avis</i>	85,6	35,8	0,0031	2774±303	24	4	30,6	84983	A	F	R
<i>Neottia ovata</i>	94,8	34,9	NA	910±211	4	2	33,1	30104	A	F	R
<i>Ophrys apifera</i>	84,4	4,0	0,0011	8068±912	15	3	3,3	26949	A	Ny	G
<i>Ophrys fuciflora</i>	67,4	5,1	0,0020*	5165±835	3	3	3,4	17769	D	Ny	G

1. táblázat folyt.

Taxon	TA (%)	VSs	EMT (g)	TMSz	n	Gy	TSz	HMSz	M	É	NT
<i>Ophrys oestrifera</i>	24,8	4,4	0,0017	19726±4189	8	2	1,9	37874	D	Ny	G
<i>Ophrys sphegodes</i>	36,7	4,5	NA	16041±2097	28	9	1,6	26308	D	Ny	G
<i>Orchis militaris</i>	38,1	28,4	0,0014	10948±3274	9	4	10,8	118243	D	Ny	G
<i>Orchis pallens</i>	38,3	16,5	0,0023*	6139±1393	8	1	6,3	38678	D	F	G
<i>Orchis purpurea</i>	26,8	39,0	0,0016	7360±580	13	5	10,5	76983	D	Ny	G
<i>Orchis simia</i>	45,1	20,3	0,0007	5780±355	34	2	9,2	52941	D	Ny	G
<i>Platanthera bifolia</i>	71,5	17,5	0,0013	6146±325	99	12	12,6	77261	N	F	G
<i>Platanthera chlorantha</i>	49,7	14,1	0,0010	5295±650	11	1	7,0	37280	N	F	G
<i>Spiranthes spiralis</i>	66,5	18,1	NA	3527±383	6	2	12,0	42320	N	Ny	G
<i>Traunsteinera globosa</i>	60,8	53,2	NA	2486±226	38	2	32,4	80426	D	Ny	G

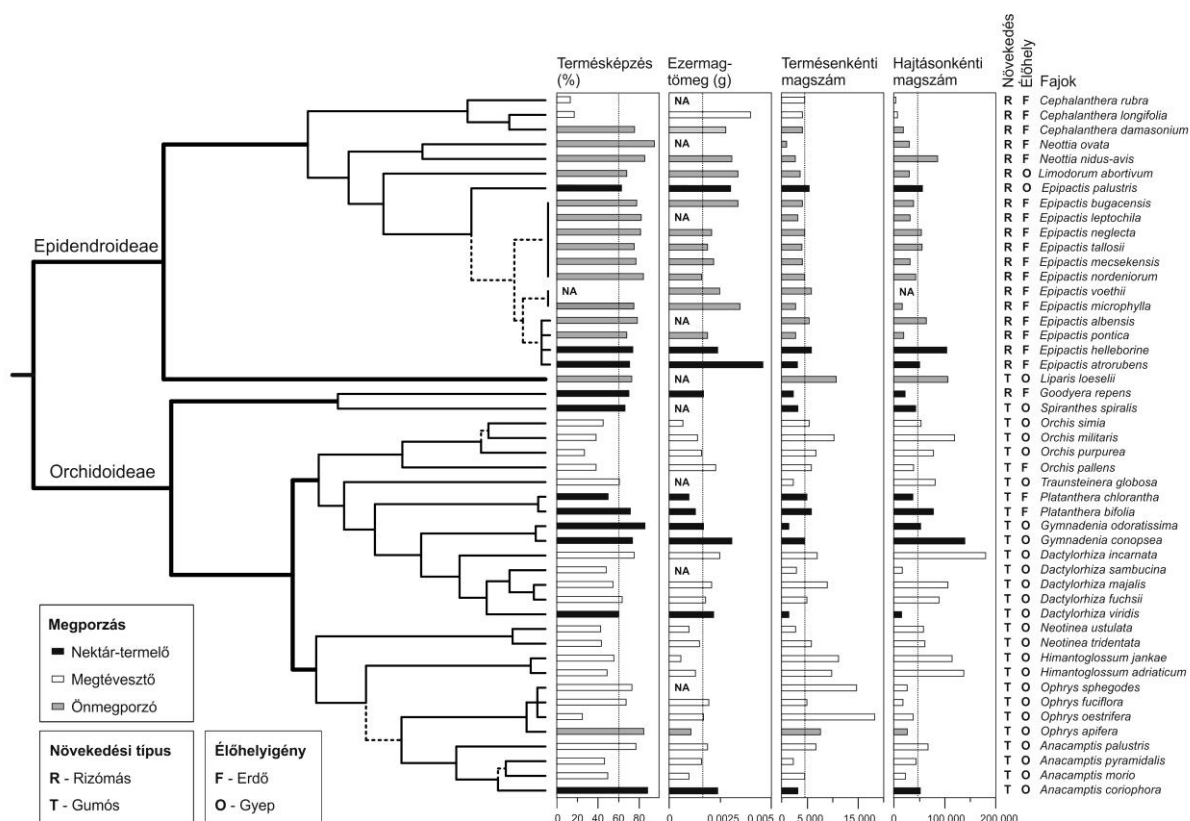
Rövidítések: TA – termésképzési arány (%; Molnár V. (2011) és Claessens & Kleynen (2011) nyomán); VSz – átlagos virágszám; EMT – ezermagtömeg (Török et al. (2013) nyomán); TMSz – termésenkénti magszám (átlag±SE); n – a vizsgált termések száma; Gy – a gyűjtőhelyek száma; TSz – átlagos termésszám (Molnár V. (2011) nyomán); HMSz – hajtásonkénti magszám; M – megporzástípus: A – autogám, D – deceptív, N – nekartermelő; É – élőhely-preferencia: Ny – nyílt élőhelyek, F – fás élőhelyek; NF – növekedési típus: G – gumós, R – rizómás.

* Török et al. (2013) módszertanát követve e vizsgálat céljából kivitelezett mérés.

** Ljubka et al. (2014) által publikált adat.

Filogenetikai rekonstrukció

A vizsgált fajok filogenetikai kapcsolatainak feltárásához a növények esetében leggyakrabban alkalmazott filogenetikai markert, a nukleáris riboszomális ITS (nrITS) régiót használtuk (Baldwin et al. 1995; Alvarez & Wendel 2003; Nieto-Feliner & Rosselló 2007). A szekvenciákat lehetőség szerint a GenBank adatbázisból nyertük, az adatbázisban nem szereplő fajok esetében magunk generáltunk nrITS szekvenciát. Ez utóbbi esetben egy-egy természetes populációjából gyűjtött, szilikagélen szárított levélmintát használtunk, melyekből módosított CTAB protokoll alkalmazásával izoláltuk a teljes genomi DNS állományt. A DNS kivonás és az nrITS régió amplifikálásának folyamata részletesen kifejtve olvasható többek között Sramkó et al. (2014) munkájában. Az amplifikált minták Sanger szekvenálását a Macrogen Inc. (Dél-Korea) végezte. A kapott szekvenciákat átvizsgáltuk intraindividuális polimorfizmusok (lásd Nieto-Feliner & Rosselló 2007) tekintetében, és additív polimorf site-ok jelenléte esetén IUPAC nukleotid kódok alapján kódoltuk őket (Cornish-Bowden 1985). Minden újonnan létrehozott szekvenciát feltöltöttünk a GenBank adatbázisba.



1. ábra. Az elemzések során a filogenetikai kontrollhoz alkalmazott fa, amelyet a 28 egyformán parszimónikus fa egyikének ultrametrikus fává alakításával hoztunk létre. A heurisztikus keresés során alkalmazott ún. „backbone constraint”-et vastag, a bootstrap eljárás során alacsony statisztikai támogatottsággal rendelkező (50-75%) ágakat szaggatott vonallal jelöltük. A fa mellett megadtuk minden taxon termésképzési arányát, virágszámát, ezermag-tömegét, termésenkénti és hajtásonkénti magszámát, növekedési típusát és élőhely-preferenciáját.

A mintáink nrITS régióit BioEdit v.7.1.3 (Hall 1999) program segítségével manuális illesztettük, majd a 686 nukleotid hosszúságú illesztett mátrixot használtuk a vizsgált fajok filogenetikai kapcsolatának feltárására a maximális parszimónia (MP) elvének alkalmazásával, PAUP* v4.0b10 programban (Swofford 2003). A földrajzilag limitált mintavétel (Közép-Európa orchidea fajok) nagy hiányokat okoz a taxonómiai lefedettségben. Emiatt az európai orchideák jól megalapozott molekuláris rendszerét (Bateman et al. 2003, 2005; Bateman 2009) alkalmaztuk ún. „backbone constraint”-ként (1. ábra), hogy a fő filogenetikai vonalak közötti kapcsolatokat rögzítsük, és ezáltal a szuboptimális mintavétel

potenciális hátrányait kiküszöböljük. A kompatibilis filogenetikai fákat PAUP* v4.0b10 programban heurisztikus módszerrel kerestettük ki.

A gyökereztetett fa létrehozása az Epidendroideae alcsalád külsoportként való megjelölésével történt (Cameron et al. 1999; Górnaiak, Paun & Chase 2010; Chase et al. 2015). A törzsfa elágazási pontjainak statisztikai támogatottságát bootstrap módszerrel (Felsenstein 1985) teszteltük 1000 ismétléssel. Végül a leginkább parszimónikus fák egyikét r8s v.1.71 programban (Sanderson 2003) alakítottuk ultrametrikus fává. Ezzel az eljárással a genetikai távolságokkal arányos ághosszakat generáltunk, majd a kapott ultrametrikus fát (1. ábra) alkalmaztuk a filogenetikai kontroll mellett folytatott elemzésekhez. Az 1000 random ismétléssel futtatott heurisztikus keresés 997 esetből 28-szor egyformán parszimónikus fát talált. Az *Epipactis helleborine s.l.* kistajainak és néhány köztudottan problémás fajpárnak (pl. *Orchis militaris* és *O. purpurea*) a pozíciója nem volt következetes. Ezek az ágak nem rendelkeztek statisztikai támogatottsággal (<50%) vagy csak alacsony (<75%) támogatottsággal rendelkeztek a nonparaméteres bootstrap eljárás során (1. ábra), ettől eltekintve az általunk kapott fák kompatibilisek az európai orchideák elfogadott filogenetikai rendszerével (Bateman et al. 2003, 2005; Bateman 2009). E 28 fa közül választottunk ki egyet (1. ábra), hogy a mintáink közötti filogenetikai kapcsolatot reprezentálja, és ezt alakítottuk ultrametrikus fává.

Komparatív elemzés

A taxonok egyes jellegei közötti kapcsolatok filogenetikára való kontrollálás mellett történő elemzéséhez Bayes-i filogenetikai kevert modelleket (Bayesian phylogenetic mixed models, BPMMs) alkalmaztunk az MCMCglmm programcsomag (Hadfield 2010) használatával, R statisztikai környezetben (R Core Team 2013). A filogenetikai kevert modellek hasonlóak a hagyományos lineáris kevert modellekhez, azzal a fontos különbséggel, hogy ezekbe beépíthetők például családfákból vagy filogenetikai törzsfákból adódó hierarchikus random hatások. Így az elemzés során figyelembe vehető, hogy a közös filogenetikai leszármazás miatt az adatpontok nem tekinthetők függetlennek.

A növények magtermelési módja egy sor biotikus és abiotikus tényezőtől függ (lásd például Leishman 2001; Moles et al. 2005a,b; Gundel et al. 2012), de keveset tudunk e faktorok az orchideák magszámában és magméretében tapasztalható interspecifikus variabilitás kialakításában játszott szerepéről. A potenciális zavaró tényezők figyelembevétele céljából kontrolláltunk az élőhely árnyékoltságára (nyílt vagy árnyékos), ami kimutatott

hatással van a magprodukcióra (e.g. Nakagoshi 1985; Csontos 1998; Milberg, Andersson & Thompson 2000; Fenner & Thompson 2005). Emellett növekedési típusra (gumós vagy rizómás) is kontrolláltunk, mivel ez is befolyásolhatja a földalatti szervekben raktározott tápanyagok mennyiségét, ami hatással lehet a reprodukcióra.

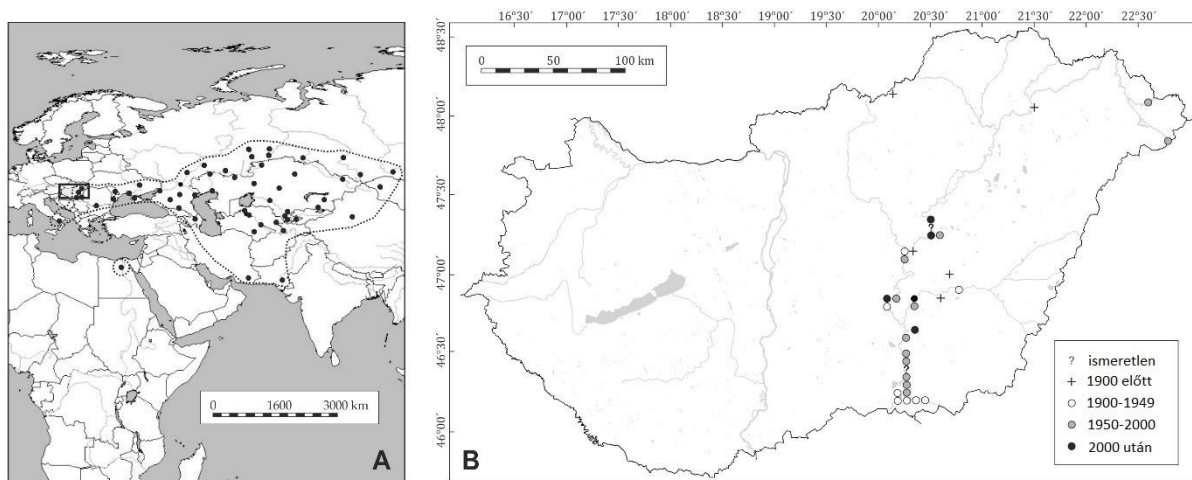
A hipotézisünk tesztelésére egy modellt állítottunk fel, amely magában foglalta a megporzástípust és a potenciális zavaró tényezőket is, azaz az élőhely-preferenciát és a növekedési típust. Emellett egy redukált modellt is alkalmaztunk, amely csak a megporzástípust tartalmazta. Mindkét modellel elemeztük a termésképzési arányt, a virágszámot, az ezermagtömeget, és a termésenkénti- és hajtásonkénti magszámot is a fajszintű adatsoron (ahol az egyes adatpontok taxonoknak felelnek meg, ahogy az 1. táblázatban is látható). (A termésenkénti magszám egyedszintű adatsoron történő elemzése lényegében azonos eredményeket hozott.) A termésenkénti- és a hajtásonkénti magszám adatokat logaritmus transzformáltuk a normál eloszlás elérése érdekében, és Gauss-i hibastruktúrával alkalmaztunk filogenetikai kevert modelleket (BPMMs). A termésképzési arányt (ami egy arányváltozó) binomiális BPMM használatával elemeztük, ahol a termések (sikerek) és a megtermékenyítetlen virágok (hibák) száma volt a két változó. A túldiszpergáltság (overdispersion) kezelése céljából egy megfigyelés-szintű random effektet adtunk ehhez a modellhez (Harrison 2014). Minden modellt 550000 MCMC iterációig futtattunk, az MCMC paramétereket az 5000. iteráció után (burnin), 500 iterációnként (thinning) mintáztuk. A random effektekre ún. „parameter-expanded” priorokat alkalmaztunk (MCMCglmm kód: $V = 1$, $m = 0.002$). Minden modellt több alkalommal lefuttattunk és az MCMC láncokat vizuálisan is ellenőriztük, hogy a konvergencia eléréséről megbizonyosodjunk.

Az Astragalus contortuplicatus L. magvainak tér- és időbeli terjedése

A tekert csüdfű (*Astragalus contortuplicatus L.*)

A tekert csüdfű (*Astragalus contortuplicatus L.*) egy egyéves, efemer növényfaj, amely szórványosan fordul elő szikes réteken, folyópartokon és félsivatagokban (Podlech 2008). A faj közép-európai előfordulása periodikusan elöntött élőhelyekre, például folyók árterületeire korlátozódik, legfőképpen a Tisza és mellékfolyói mentén (2. ábra, Roskov et al. 2005). Diszjunkt elterjedési területtel rendelkezik Eurázsia kontinentális részén, Kínától

Közép-Európáig (1a. ábra, Roskov et al. 2005). Adventív fajként előfordul az Egyesült Államokban is, Massachusetts-ben, de csak igen szűk elterjedési területtel (Fletcher 1912). A fajt 1849 és 2013 között összesen 25 évben gyűjtötték Magyarországon, és összesen 64 herbáriumi lap áll róla rendelkezésre. A faj időben rendszertelen felbukkanása magvainak hosszú távú perzisztenciájával és a kemény maghéj által okozott fizikai dormanciával lehet összefüggésben (Molnár V. et al. 2015a). A magvak zöldesbarnák és enyhén lapítottak. 50 mag lemérése alapján átlagosan $1,03 \pm 0,06$ (0,8–1,1) mm hosszúak és $0,87 \pm 0,7$ (0,6–1) mm szélesek. Ezermagtömegük 0,3033 g Török et al. (2013) adatbázisa alapján, saját méréseink alapján $0,331 \pm 0,027$ g (háromszoros ismétléssel).



2. ábra. a Az *Astragalus contortuplicatus* őshonos elterjedése Roskov et al. (2005) adataira alapján. **b** A faj ismert előfordulásai Magyarországon (vö. Függelék F1. táblázat).

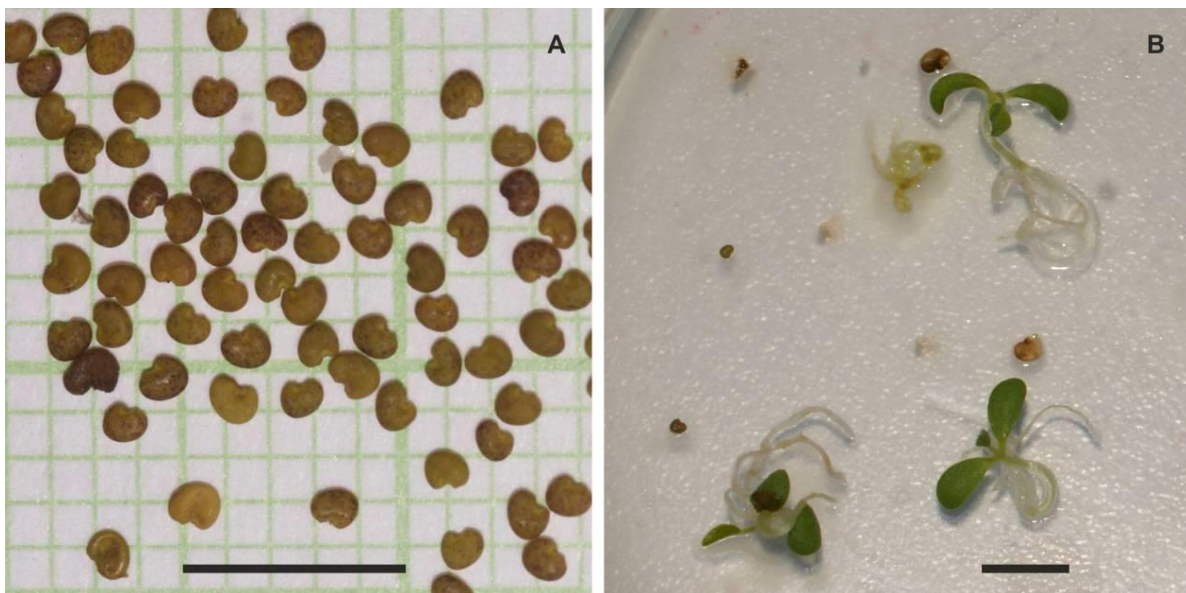
A térbeli terjedés vizsgálata

A tőkés réce (*Anas platyrhynchos* L., Anatidae) a legnagyobb termetű és leggyakoribb hazai réceféle, a házi kacsá vaden élő őse. Generalista, a gyors folyású és oligotróf vizeket elkerülő faj. Általában vonuló madár, de vannak helyben maradó populációi is. Hazánkban, be nem fagyó vizeknél elsősorban Észak-Európában fészkelő példányok töltik a telet. A faj vonuló viselkedését jól jellemzik a hazai gyűrűzési adatok: egy Oroszországban meggyűrűzött példány jelölési helyétől légvonalban 2304 kilométer távolságra került elő hazánkban (Csörgő et al. 2009).

Tíz felnőtt, másfél éves egyedet (hét nőtényt és 3 hímét) használtunk a vizsgálatokhoz, ennek ideje alatt (2012. október 22-24.) az állatok különálló $50 \times 50 \times 50$ cm méretű ketrecekben voltak elhelyezve, melyek alá műanyag fóliát helyeztünk az ürülékminták

összegyűjtésére. A madarak a kísérletet megelőző 24 órában táplálékot nem, csak vizet kaptak, hogy a tápcsatornájuk kiürülhessen, majd mindegyik madárral 100 db *A. contortuplicatus* magot etettünk meg. A vizsgálatban használt magokat 2012 szeptemberében Tiszaroff közelében (47.4° N, 20.4° E) gyűjtöttük. A vonulás alatti hosszú repülési periódusokat szimulálendő a kísérlet végéig a madarak nem kaptak több táplálékot, csak vizet. Az első hét órában az ürüléket óránként összegyűjtöttük a műanyag fóliákról, majd pedig 21 és 45 óra elteltével gyűjtöttük össze ismét.

A mintákat szobahőmérsékleten szárítottuk, majd fénymikroszkóp alatt megvizsgáltuk őket. A látszólag sértetlen magokat kiválogattuk az ürülékmintákból, majd 70 napon keresztül 5°C-on tároltuk őket. A kontroll csíráztatás során használt magokat azonos körülmények között tároltuk. A magok életképességének meghatározására csíráztatásos tesztet alkalmaztunk. A csíráztatás 50 napon keresztül zajlott Petri csészében, 1%-os agaróz gélen (3. ábra), nappal 22±2°C-os, éjjel 18±2°C-os hőmérsékleten. A csíráztatás során napi 14 órás megvilágítást biztosítottunk 30 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ fényintenzitással. Két kontroll csíráztatást is végeztünk: 3 × 100 magot kezeletlenül, illetve Patané & Gresta (2006) nyomán 3 × 50 magot mechanikai szkarifikáció után csíráztattunk, dörzspapír segítségével végezve a szkarifikációt (Bosch red, Woodeco P60 120/1305 dörzspapír).



3. ábra a Az *A. contortuplicatus* intakt magvai. **b** A récék ürülékéből kinyert magokból származó csíranövények 1%-os agaróz gélen. A feltüntetett szakaszok 5 mm-nek felelnek meg. Fotók: Molnár V. Attila

A statisztikai elemzéseket R statisztikai környezetben végeztük (R Core Team 2013). Kétmintás t-tesztet alkalmaztunk az átjutott, a kontroll és a szkarifikált magok csírázási arányának összehasonlítására, valamint az átjutási és csírázási arányok nemek közötti összehasonlítására. Az átjutási idő és a csírázási arány kapcsolatát lineáris regresszióval vizsgáltuk. A statisztikai elemzéseket 95%-os konfidencia intervallum mellett végeztük.

Az időbeli terjedés vizsgálata

A magok életképességnek megvizsgálására csíráztatásos módszert alkalmaztunk. A dormancia lehető leghatékonyabb megtörése és a lehető legmagasabb csírázási arány elérése érdekében hét különböző módszert alkalmaztunk a magok csíráztatására, majd a legsikeresebbnek bizonyult módszert alkalmaztuk a különböző korú herbáriumi magok csíráztatásához.

Friss magok gyűjtése céljából 2011-ben terepi gyűjtőutakat tartottunk a Tisza mentén. A különböző korú magok gyűjtése céljából három herbáriumban (BP, DE és SAMU) az *A. contortuplicatus* összesen 44 herbáriumi lapját vizsgáltuk meg érett terméseket keresve. Összesen 18 herbáriumi lapról tudtunk magokat gyűjteni, amelyeket 1835 és 2013 között gyűjtöttek Magyarországon (2. táblázat). A csíráztatásos tesztekhez összesen 1993 magot használtunk, ebből 1200-at a terepen (Tiszaroff, 2011) gyűjtött magokból nevelt növényekről frissen gyűjtöttünk, a maradék 793 pedig a 18 különböző korú herbáriumi példányról származott.

Az 1200 darab frissen begyűjtött magot alkalmaztuk a faj magvainak csíráztatásához legmegfelelőbb módszer meghatározására. Hét különböző dormancia-megtörő kezelést alkalmaztunk (3. táblázat, 1-7.) (Rolston 1978 nyomán). Nem alkalmaztunk vegyszereket, sugárzást, rázást és nyomáskezelést, mivel ezek sikere nagyban függ az alkalmazott vegyszertől és annak koncentrációjától, a kezelés időtartamától stb., ráadásul ezek hatása erősen faj-specifikus és a legtöbb faj esetében nem ismert. Emellett az *A. contortuplicatus* esetében ezek valószínűleg nem is olyan fontosak, mint a mechanikai szkarifikáció vagy a fagy és a magas hőmérséklet általi okozott sztratifikáció. Minden kezelési módszert 3×50 magon teszteltünk, egy kontroll kezelést is alkalmazva (3. táblázat, Kontroll). Így összesen nyolcféle kezelést alkalmaztunk 3×50 magon, tehát összesen 1200 magon.

A fizikai kezelések (szkarifikáció vagy hőkezelés) és egy nap vízben történő áztatás után a magokat Petri csészébe, 1%-os agaróz géltre helyeztük, majd 30 napig szobahőmérsékleten (22 ± 2 °C) csíráztattuk őket. Az alkalmazott megvilágítás részletei a 3. táblázatban találhatóak. A frissen gyűjtött magok csíráztatása után a herbáriumi magok (2. táblázat) életképességének vizsgálata következett, amelyet a legsikeresebbnek bizonyult dormancia-megtörő kezelés után a fent részletezett módon történő csíráztatással végeztünk.

3. táblázat. A frissen gyűjtött magokon végzett tesztek részletei.

Kezelés	Szkarifikáció*	Hőkezelések			Megvilágítás a csírázás során**
		Hőmérséklet	Hőkezelés időtartama	Hőkezelés körülményei	
1	+	–	–	–	+
2	+	–	–	–	–
3	–	–	–	–	+
4	–	100°C	10 perc	25 ml vízben	+
5	–	80°C	10 perc	papírzacskóban	+
6	–	–20°C	10 nap	papírzacskóban	+
7	–	–20°C	10 nap	25 ml vízben	+
Kontroll	–	–	–	–	–

* A szkarifikációt Bosch red Woodeco P60 120/1305 dörzspapír segítségével végeztük.

** Fényen történő csíráztatás esetén napi 14 órás, 30 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ fényintenzitású megvilágítást alkalmaztunk.

A statisztikai elemzéseket a SigmaStat 3.5 programcsomagban végeztük (Systat Software Inc.). A hét kezelés és a kontroll csíráztatás során kapott csírázási arányokat $\ln(x+1)$ transzformáció után egyutas ANOVA és Holm-Sidak teszt használatával hasonlítottuk össze. A herbáriumi magok kora és a csírázási aránya közötti kapcsolatot a kor adatok $\ln(x+1)$ transzformációja után lineáris regresszióval határoztuk meg (Zar 1999). Az illetet egyenes egyenlete alapján meghatároztuk a magok elméleti maximum életképességét is (az illetet egyenes és az x tengely metszéspontja alapján).

2. táblázat. A csíráztatási tesztek során használt herbáriumi minták kora és eredete, illetve a csírázási tesztek eredménye. Rövidítések: BP: Magyar Természettudományi Múzeum Növénytárának herbárium; DE: Debreceni Egyetem Növénytani Tanszékének herbárium; SAMU: Savaria Múzeum herbárium.

	Gyűjtés éve (Kor években)	Ország: helyszín, gyűjtő	Herbárium kódja	Csírázott magok száma (tesztelt magok száma)	Csírázási arány (%)
1	1835 (189)	Románia: Banat, Rochel A.	BP	0 (25)	–
2	1849 előtt (>165)	Magyarország: Tiszabő, Sadler J.	SAMU	0 (77)	–
3	1849 előtt (>165)	Magyarország: Tiszabő, Sadler J.	BP	0 (56)	–
4	1874 (140)	Magyarország: Szarvas, Koren I.	BP	0 (54)	–
5	1875 (139)	Magyarország: Békés megye, Koren I.	BP	0 (75)	–
6	1883 (131)	Szerbia: Bačka Palanka ('Palánka'), Borbás V.	BP	29 (120)	24,2
7	1898 (116)	Szerbia: Budva ('Torontál, Beodva'), Thaisz L.	BP	0 (82)	–
8	1900 (114)	Magyarország: Tiszaalpár, Wagner J.	BP	1 (71)	1,4
9	1908 (106)	Magyarország: Szeged, Lányi B.	BP	0 (100)	–
10	1911 (103)	Szerbia: Deliblat, Wagner J.	DE	16 (30)	53,3
11	1914–1915 (99)	Szerbia: Bečej ('Óbecse'), Kovács F.	DE	61 (160)	38,1
12	1918 (96)	Szerbia: Novi Bečej ('Törökbecse'), Boros Á.	BP	37 (90)	41,1
13	1918 (96)	Szerbia: Novi Bečej ('Törökbecse'), Boros Á.	BP	0 (30)	–
14	1927 (87)	Magyarország: Kunszentmárton, Tamássy G.	BP	23 (79)	29,1
15	1943 (71)	Magyarország: Szeged, Timár L.	BP	8 (100)	8,0
16	1950 (64)	Magyarország: Tápé, Timár L.	DE	3 (30)	10,0
17	1952 (62)	Magyarország: Szolnok, Csapody V.	BP	0 (20)	–
18	2011 (3)	Magyarország: Tiszaroff, Lovas-Kiss Á. & Sramkó G.	DE	18 (32)	56,3
19	2013 (1)	Magyarország: Tiszaroff, Lovas-Kiss Á. & Molnár V. A. (termesztett)	DE	148 (150)	98,7

Cianobaktériumok gyepi növényfajok csírázására és megtelepedésére gyakorolt hatása

Irodalmi keresés

A cianobaktériumok és cianobaktérium kivonatok toxikus hatásait vizsgáló tanulmányok összegyűjtése céljából szisztematikus irodalmi keresést folytattunk a Google Scholar keresőprogram használatával. A „cyanobacteria” AND „toxin” AND („plant growth” OR „germination”) keresés összesen 5720 találatot eredményezett (2016. június 8.). Az első 500 találatot cím és absztrakt alapján vizsgáltuk át, a következő 500 találatot pedig cím alapján.

Az elemzésbe való bevonás kritériumai a következők voltak:

- (i) cianotoxinokkal vagy toxikus cianobaktérium kivonatokkal való kezelés,
- (ii) szárazföldi edényes növényfaj(ok) vizsgálata,
- (iii) a csírázásra és/vagy a csíranövények növekedésére gyakorolt hatások vizsgálata,
- (iv) kezeletlen kontroll csíráztatással való összehasonlítás.

Kizártunk minden olyan vizsgálatot, amelyekben nem toxikus cianobaktérium törzseket használtak a cianobaktérium kivonatok potenciális tápanyagszolgáltató hatásának vizsgálatára.

A *Nostoc* kivonat készítése és a kivonat karakterizálása

A teresztris telepeket létrehozó, nitrogén-fixáló cianobaktériumok szikes gyepékből kerültek begyűjtésre a Hortobágyi Nemzeti Park területén (Nyírőlapos). A begyűjtött cianobaktériumok Komárek (2013) alapján lettek meghatározva. A filamentumok izolálása és tisztítása BG-11 mediumot (cianobaktériumokra optimalizált tápközeg, Stanier et al. 1971) tartalmazó agar táptalajon történt. A táptalajokat 25 ± 2 °C hőmérsékletre, $50 \mu\text{M}/\text{m}^2/\text{s}$ fényintenzitású megvilágítás alá helyeztük. Egy hét elteltével, az algafonalak végének sterilizált csipesszel történő levágása után a fonalakat ismét BG-11 médiumot tartalmazó agar táptalajra vittük fel, majd azonos körülmények közé helyeztük őket. Annak érdekében, hogy nagy mennyiségű algafonalat kapjunk, 250 ml-es lombikokba helyeztük át őket, amelyek 100 ml BG-11 médiumot tartalmaztak, majd egy hétig inkubáltuk őket. A 100 ml térfogatú *Nostoc*

kultúrákat 1 l BG-11 médiumot tartalmazó lombikokba helyeztük át, majd sterilizált levegővel levegőztettük és az izolációig azonos körülmények között inkubáltuk őket. A filamentumok begyűjtése 3 hét után, centrifuga segítségével történt (Beckman Avanti, 8000 g), a száraz tömeg meghatározását pedig liofilizáció után végeztük.

A *Nostoc* BGSD-2012 törzs sejtmentes kivonatát használtuk a csíráztatásos tesztekhez. A begyűjtött filamentumokat fagyasztva, -25 °C hőmérsékleten tároltuk. Kiolvasztás után a sejteket lizáltuk, amit fénymikroszkóp segítségével ellenőriztünk. A kísérletekhez a *Nostoc* törzs 20 g/L koncentrációjú vizes kivonatát használtuk.

A kivonat szénhidrát-összetételének és tartalmának meghatározása a Gyémánt & Nánási (2003) által közölt módszer alapján történt, a karotenoidok összetételének és koncentrációjának meghatározása pedig Deli et al. (2014) szerint. Az inhibitor metabolitok jelenlétének kimutatása és az IC_{50} érték (a maximális inhibíciós koncentráció 50 %-a, „half maximal inhibitory concentration”) meghatározása mustár (*Sinapis*) csíranövény tesztel történt (Vasas et al. 2002). A tisztított toxikus metabolitok tömegének meghatározását pedig Thermo Scientific™ Q Exactive™ Hybrid Quadrupole-Orbitrap Mass Spectrometer segítségével végeztük.

A csíráztatásos kísérlet

A szikes gyepek 7 jellemző fajtát választottuk ki (*Agrostis stolonifera*, *Aster tripolium* ssp. *pannonicus*, *Beckmannia eruciformis*, *Hordeum hystrix*, *Lepidium ruderales*, *Plantago schwarzenbergiana* és *Puccinellia limosa*), melyek reprezentálják az e közösségekre jellemző életformákat és a magtömeg-spektrum egy viszonylag széles skáláját. Emellett egy a szikes gyepeket az utóbbi időkben előzőnlő invazív fűfélélet (*Hordeum jubatum*) és egy könnyen csírázó évelő kétszikűt (*Trifolium repens*) is bevontunk a kísérletekbe. A magokat tiszántúli szikes gyepekben gyűjtöttük, majd tisztítás után szárazon tároltuk őket a csíráztatás kezdetéig. A tesztekhez minden faj magvaiból 6×100 darabot számoltunk le.

Célunk a *Nostoc* kivonat kémiai hatásainak vizsgálata volt. Ennek érdekében kétféle kezelést alkalmaztunk a magok csíráztatása során: (i) *Nostoc* kivonatot tartalmazó csapvízzel történő öntözés, (ii) csapvízzel történő öntözés (kontroll). A kétféle kezelést mind a 9 faj esetében 100 magon teszteltük háromszoros ismétléssel, ami összesen 54 cserepet jelentett. A cserepeket sterilizált virágfölddel töltöttük meg, és minden cserepbe 100 magot vetettünk (összesen 5400 mag). Az üvegházi és spontán bejutó magszennyezést steril földdel töltött kontroll cserepek elhelyezésével detektáltuk. A csíráztatás idejére a cserepeket természetes

fényen, random módon helyeztük el. Az öntözést heti öt napon, naponta kétszer végeztük. Kezeléstől függően 27 ml csapvízzel (kontroll) vagy azonos mennyiségű, *Nostoc* kivonatot tartalmazó csapvízzel öntöztük a cserepeket. A csíráztatás 2013. április 29-étől kezdődően 5 hétig tartott. A kísérlet végén a csíranövényeket megszámláltuk és eltávolítottuk. Cserepenként lemértük 20 darab, véletlenszerűen kiválasztott csíranövény hajtáshosszát, valamint nedves és száraz tömegét 0,001 g pontossággal. A csíranövények szárazanyagtartalmát is meghatároztuk (száraz tömeg/nedves tömeg \times 100).

Statisztikai elemzés

A kezelés és a faji identitás csírázásra és növekedésre gyakorolt hatását általánosított lineáris modellekkel (GLMs) teszteltük. Fix faktor volt a faji identitás ($df=8$), a kezelés ($df=1$) és a kettő közti interakció ($df=8$); a csírázási arány (%), a nedves- és száraz tömeg (mg), a szárazanyag tartalom (%) és a csíranövény hossz (mm) pedig a függő változók. Fajon belül a kezelésekek közötti szignifikáns különbségek ($p<0,05$) kimutatására t-tesztet alkalmaztunk (Zar 1999). Minden elemzést az SPSS 17.0 statisztikai program segítségével végeztünk.

Eredmények

Különböző megporzástípusú orchideafajok termésképzése és magprodukciója

Az egyes taxonok termésenkénti magszáma 910 és 19726 között változik (1. táblázat). A deceptív fajok átlagosan kétszer annyi magot termelnek, mint a nektártermelő fajok (4. ábra). Összesen 47 faj hajtásonkénti magszámát számoltuk ki, amelyekről rendelkezésünkre állt átlagos termésszám adat, ezek alapján a hajtásonkénti magszámok 4379 és 178 710 között mozognak (1. táblázat). A legnagyobb hajtásonkénti magszámot a deceptívek esetében tapasztaltuk, de a megporzástípusok között tapasztalható különbség nem volt olyan jelentős, mint a termésenkénti magszámok esetében (4. ábra).

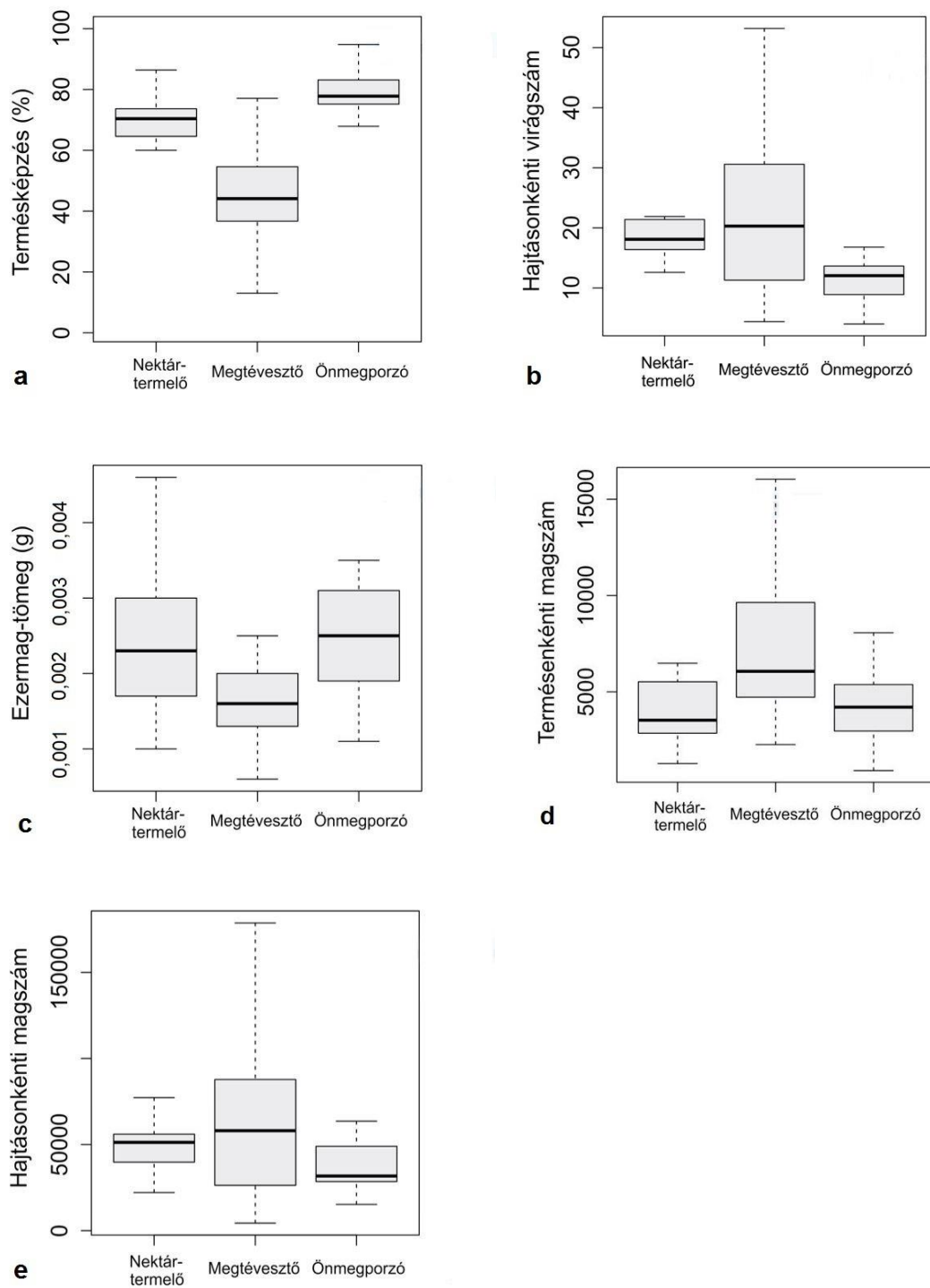
A megporzástípus szignifikáns hatást gyakorol a termésképzési arányra: a deceptív fajok termésképzési arányát szignifikánsan alacsonyabbnak találtuk, mint a nektártermelőkéét (4. ábra). A megporzástípus nincs hatással az ezermagtömegre, viszont termésenkénti magszámot befolyásolja, mivel a deceptív fajoknál szignifikánsan magasabb termésenkénti magszámot tapasztaltunk (4. táblázat). A virágszámot befolyásolja a megporzástípus: az

autogám fajok szignifikánsan kevesebb virággal rendelkeznek, mint a nektártermelők, viszont nincs különbség a nektártermelők és deceptívek virágszámában.

4. táblázat. Az MCMCglmm eredményei: A megporzástípus, az élőhely-preferencia és a növekedési típus hatása a termésképzési arányra, a virágszámra, az ezermagtömegre, valamint a termésenkénti és hajtásonkénti magszámra.

Termésképzési arány	Poszterior átlag	p-érték
(Intercept)	1,036	0,004 **
Megporzás - Deceptív	-1,436	<9e-04 ***
Megporzás - Autogám	0,321	0,477
Virágszám	Poszterior átlag	p-érték
(Intercept)	21,745	0,095 .
Megporzás - Deceptív	-1,037	0,805
Megporzás - Autogám	-7,230	0,037 *
Ezermagtömeg	Poszterior átlag	p-érték
(Intercept)	0,002	0,780
Megporzás - Deceptív	-0,000	0,939
Megporzás - Autogám	-0,001	0,903
Termésenkénti magszám	Poszterior átlag	p-érték
(Intercept)	12,293	<9e-04 ***
Megporzás - Deceptív	1,057	0,038 *
Megporzás - Autogám	0,175	0,745
Hajtásonkénti magszám	Poszterior átlag	p-érték
(Intercept)	10,694	<9e-04 ***
Megporzás - Deceptív	0,026	0,917
Megporzás - Autogám	-0,205	0,602

A megporzástípus hajtásonkénti magszámra gyakorolt hatását is elemeztük, de azt találtuk, hogy nincs szignifikáns különbség az egyes megporzástípusok teljes magszáma között. Az autogám fajok egyedül virágszám tekintetében különböznek szignifikánsan a nektártermelőktől (4. táblázat és 4. ábra). Az élőhely-preferencia és a növekedési típus nincs hatással egyik vizsgált változóra sem.



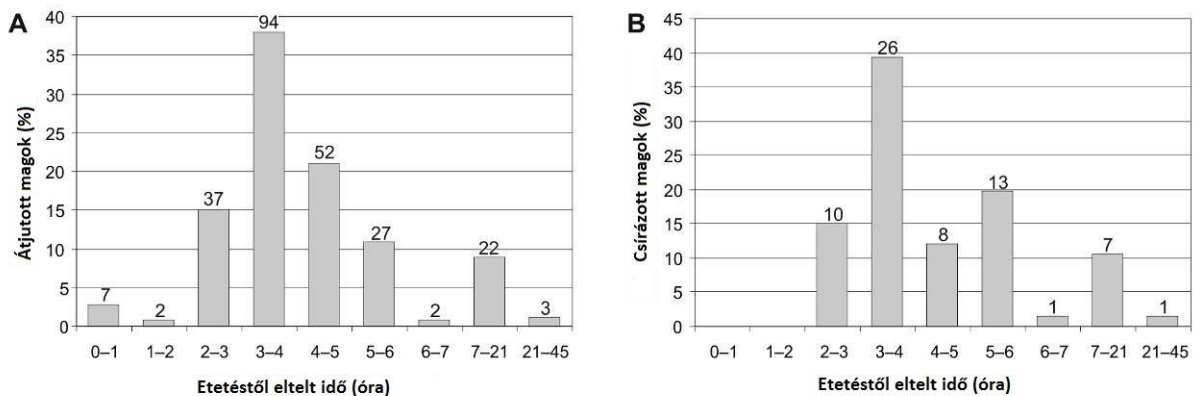
4. ábra. A különböző megporzástípusú fajok termésképzési aránya (%) **(a)**, virágszáma **(b)**, ezermagtömege **(c)**, valamint termésenkénti **(d)** és hajtásonkénti magyszáma **(e)**.

Az *Astragalus contortuplicatus* L. magvainak tér- és időbeli terjedése

Térbeli terjedés

Mind a 10 réce ürülékében megtalálhatóak voltak az *Astragalus contortuplicatus* magvai, de az épen átjutott magok száma nagy variabilitást mutatott az egyes példányok között (medián \pm SD=15,5 \pm 19,3; min=4; max=53). Az összes etetett mag 24,7 %-a jutott át látszólag érintetlenül (1000-ból 247). Az átjutott magok 89,9 %-a az etetéstől számított 7 órán belül átjutott a récék tápcsatornáján (5. ábra). Az első 7 órában minden példány ürülékében megtalálhatóak voltak az *A. contortuplicatus* ép magvai. Az etetés utáni 7. és 21. óra között hét, a 21. és 45. óra között pedig csak két példány ürülékében voltak ép magok (5. táblázat).

A 247 épségben átjutott mag közül 66 (26,7%) csírázott ki. Minden réce ürülékében volt legalább egy csíráképes mag, de a csíráképes magok száma is nagy variabilitást mutatott az egyes egyedek között (medián \pm SD = 5,0 \pm 5,7; min=1; max=20; 5. táblázat). A 3. és 4. óra között begyűjtött minták tartalmaztak a legnagyobb arányban csíráképes magokat (39,4%; 5. ábra), de a lineáris regresszió eredményei alapján nincs szignifikáns összefüggés az átjutási idő és a csírázási arány között ($r=0,1184$; $p=0,3645$).



5. ábra. a Az átjutott magok relatív gyakorisága az egyes időintervallumokban. **b** Az átjutás után kicsírázott magok relatív gyakorisága az egyes időintervallumokban. Az egyes időintervallumokban átjutott magok számát az oszlopok felett jelöltük.

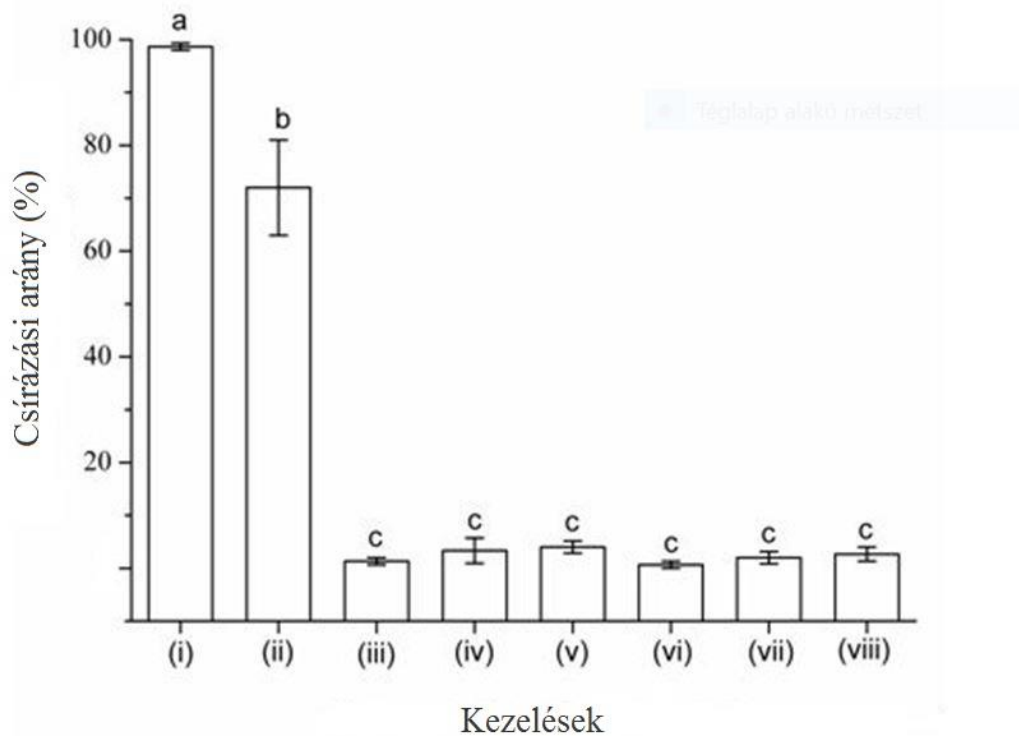
5. táblázat. A magvak átjutásának időbeli mintázata, valamint az átjutás és a csírázás egyedek közötti variabilitása.

Réce sorszám (neme)	Átjutott magok száma				Kicsírázott magok száma				Csírázási arány
	1-7 ó	7-21 ó	21-45 ó	Össz.	1-7 ó	7-21 ó	21-45 ó	Össz.	
1. (♀)	7	4	1	12	3	1	0	4	33,3%
2. (♀)	4	0	0	4	1	0	0	1	25,0%
3. (♂)	14	2	0	16	3	3	0	6	37,5%
4. (♀)	47	6	0	53	6	2	0	8	15,1%
5. (♀)	42	1	0	43	12	0	0	12	27,9%
6. (♀)	35	3	0	38	20	0	0	20	52,6%
7. (♀)	44	5	2	51	6	0	1	7	13,7%
8. (♂)	6	1	0	7	2	1	0	3	42,9%
9. (♀)	15	0	0	15	3	0	0	3	20,0%
10. (♂)	8	0	0	8	2	0	0	2	25,0%
Átlag	22,2	2,2	0,3	24,7	5,8	0,7	0,1	6,6	29,3%
SD	17,6	2,2	0,7	19,3	6,2	1,1	0,3	5,7	12,4%

6. táblázat. A kontroll és a szkarifikált magok csírázási aránya.

	Magok száma	Kicsírázott magok száma	Csírázási arány
Kontroll 1	100	2	2%
Kontroll 2	100	0	0%
Kontroll 3	100	0	0%
Kontroll összesen	300	2	0,67%
Szkarifikált 1	50	48	96%
Szkarifikált 2	50	48	96%
Szkarifikált 3	50	50	100%
Szkarifikált összesen	150	146	97,3%

Az átjutott magok csírázási aránya (26,7%) szignifikánsan magasabb volt ($t=7,20$; $df=9,49$; $p<0,0001$), mint a kezeletlen kontroll magoké (0,5%), de szignifikánsan alacsonyabb ($t=-16,44$; $df=10,57$; $p<0,0001$), mint a mesterségesen szkarifikált magoké (96.0%) (6. táblázat). Jelentős különbségek mutatkoztak az egyes egyedek között mind az átjutott magok arányában, mind azok csírázási arányában. A récék neme nem befolyásolta az átjutási arányt ($t=-1,63$; $df=3$; $p=0,2017$). A hímek tápcsatornáján átjutott magok magasabb csírázási arányt mutattak, mint a tojók tápcsatornáján átjutók, de a különbség nem volt szignifikáns ($t=2,53$, $df=3$, $p=0,0855$). Meg kell azonban jegyezni, hogy a viszonylag alacsony mintaszám és a nemek egyenlőtlen eloszlása miatt a nemek közötti különbségekre vonatkozó tesztek nem feltétlenül tekinthetők megbízhatónak. A récék ürülékéből származó csíráképes magok egészséges felnőtt példányokká fejlődtek, amelyek gazdagon virágoztak és termést érleltek. A felnevelt példányokból bizonyító példányokat helyeztünk el a Debreceni Egyetem és a Magyar Természettudományi Múzeum herbáriumában.



6. ábra. Az *A. contortuplicatus* magvainak csírázási aránya különböző kezelések után. A szignifikáns különbségeket az oszlopok felett különböző betűkkel jelöltük (egyutas ANOVA és Holm-Sidak teszt, $P < 0,001$; $F_{7,23} = 131,608$).

Időbeli terjedés

A frissen gyűjtött *Astragalus contortuplicatus* magok esetében a legmagasabb csírázási arányt mechanikai szkarifikáció után fényen történő csíráztatás esetén tapasztaltuk (3. táblázat, 1. kezelés), minden egyéb kezelés esetében szignifikánsan alacsonyabb csírázási arányt kaptunk (6. ábra). Ennek megfelelően az 1. kezelést alkalmaztuk a különböző korú herbáriumi magok csíráztatására.

Az összesen 18 herbáriumi lap feléről származtak életképes magok. A legnagyobb csírázási arányt (56,3%) a legfiatalabb, 3 éves példány esetében tapasztaltuk, de meglepő módon hasonlóan magas (53,3%) csírázási arányt mutatott egy 103 éves minta is. A legidősebb csíráképes magok egy 131 éves példányról származtak (2. táblázat). A csíráképes magokból sikerült egészséges felnőtt növényeket nevelni (Függelék F2. ábra), amelyek dúsan virágoztak, és megporzóktól elzárva, tehát autogámia útján termést is érleltek. Az e példányokról származó magok szintén csíráképesnek bizonyultak, a felnevelt növényekből pedig számos herbáriumban (P, DE, HAL, PRC, SAMI, SAV és W) bizonyító példányokat helyeztünk el.

A lineáris regresszió alapján szignifikáns negatív korreláció van a magok kora és csírázási aránya között ($r = -0,643$; $P < 0,001$; $n = 18$). Az illesztett egyenes egyenlete alapján a magok elméleti maximum életképessége 309 évnek adódott.

Cianobaktériumok gyepi növényfajok csírázására és megtelepedésére gyakorolt hatása

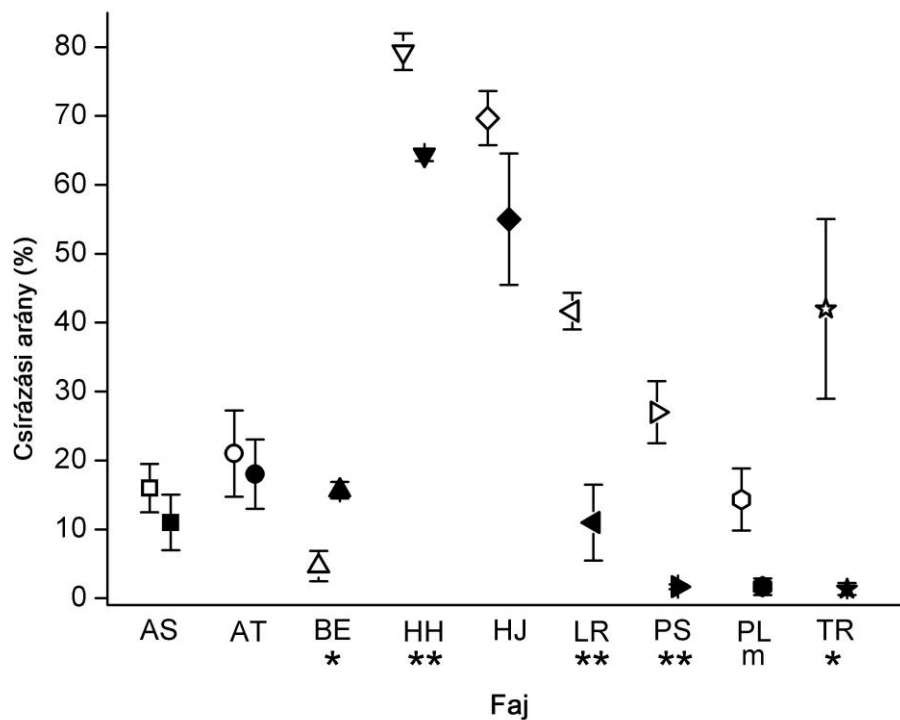
Az irodalmi keresés eredményei

Összesen 45 olyan tanulmányt találtunk, amely megfelelt az előzetesen megállapított kritériumoknak. E tanulmányok 8 növény család összesen 27 fajával foglalkoztak. (7. táblázat). A legtöbb vizsgálat eredménye azt mutatta, hogy a cianotoxinok és cianobaktérium kivonatok koncentrációfüggő negatív hatást gyakorolnak a vizsgált növények csírázására és/vagy növekedésére. Néhány esetben nem mutattak ki szignifikáns hatást (pl. Crush et al. 2008; Pereira et al. 2009); a gyökerek növekedésre (nedves- és száraz tömeg) pedig egyes fajoknál pozitívan hatást mutattak ki (*Lactuca sativa* és *Lolium perenne*, Crush et al. 2008;

Oryza sativa, Prieto et al. 2011; *L. sativa*, Freitas et al. 2015). Az összegyűjtött tanulmányok vonatkozó eredményei táblázatosan formában összegyűjtve a Függelékben olvashatóak (F2. táblázat).

A *Nostoc* kivonat karakterizálása

A kivonat teljes szénhidrát tartalma a mérések alapján 387 mg/g volt. A poliszacharid összetételt xilóz, arabinóz, mannóz és galaktóz dominálta. A teljes karotenoid tartalom 0,324 mg/g volt, melyben a korábbi eredményekhez hasonlóan echinenon (35%) és β -karotin (36%) voltak a fő összetevők. Két olyan metabolitot mutattunk ki a kivonatból, amelyek inhibitor hatással vannak a növényekre. A 852.330209 [M+H], illetve 772.370529 [M+H] tömegű gátló hatású metabolitokat tisztítás után mustár (*Sinapis*) csíranövény tesztel vizsgáltuk, mely alapján a kivonat IC₅₀ értéke (a maximális inhibíciós koncentráció 50 %-a, „half maximal inhibitory concentration”) 15 mg/ml.



7. ábra. A vizsgált fajok csírázási aránya (%). Az üres szimbólumok a kontrol magok csírázását, a telt szimbólumok pedig a *Nostoc* kivonattal kezelt magok csírázását mutatják. A szignifikáns különbségeket csillagokkal jelöltük: m – $p < 0.1$, * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$. Rövidítések: AS – *Agrostis stolonifera*; AT – *Aster tripolium* ssp. *pannonicus*; BE – *Beckmannia eruciformis*; HH – *Hordeum hystrix*; HJ – *Hordeum jubatum*; LR – *Lepidium ruderale*; PS – *Plantago schwarzenbergiana*; PL – *Puccinellia limosa*; TR – *Trifolium repens*.

7. táblázat. Teresztris növényfajok, amelyek esetében már vizsgálták különböző toxikus cianobaktériumok csírázásra és/vagy növekedésre gyakorolt hatását. A tanulmányok eredményei a Függelékben olvashatóak (F2. táblázat).

Faj	Család	Cikkek száma
<i>Allium cepa</i>	Alliaceae	1
<i>Brassica napus</i>	Brassicaceae	3
<i>Brassica narinosa</i>	Brassicaceae	1
<i>Brassica oleracea</i>	Brassicaceae	2
<i>Brassica rapa-chinensis</i>	Brassicaceae	1
<i>Eruca sativa</i>	Brassicaceae	1
<i>Festuca rubra</i>	Poaceae	1
<i>Lactuca sativa</i>	Asteraceae	8
<i>Lens esculenta</i>	Fabaceae	2
<i>Lepidium sativum</i>	Brassicaceae	1
<i>Lolium perenne</i>	Poaceae	3
<i>Lycopersicon esculentum</i>	Solanaceae	4
<i>Malus pumila</i>	Rosaceae	1
<i>Medicago sativa</i>	Fabaceae	3
<i>Nasturtium officinale</i>	Brassicaceae	1
<i>Oryza sativa</i>	Poaceae	9
<i>Phaseolus vulgaris</i>	Fabaceae	3
<i>Pisum sativum</i>	Fabaceae	3
<i>Sinapis alba</i>	Brassicaceae	7
<i>Solanum tuberosum</i>	Solanaceae	1
<i>Spinacia oleracea</i>	Chenopodiaceae	2
<i>Trifolium repens</i>	Fabaceae	1
<i>Triticum aestivum</i>	Poaceae	2
<i>Triticum durum</i>	Poaceae	2
<i>Vicia faba</i>	Fabaceae	3
<i>Vigna radiata</i>	Fabaceae	1
<i>Zea mays</i>	Poaceae	4

Az csíráztatásos kísérlet eredményei

8. táblázat. A faj, a kezelés (kontroll vagy kezelt) és ezek interakciójának hatása a csírázási arányra (%), csíranövényenkénti nedves- és száraz tömegre (mg), csíranövényenkénti szárazanyag tartalomra (%) és a csíranövények hajtáshosszára (mm). A szignifikáns hatások félkövérrel, a marginálisan szignifikáns hatások pedig dőltbetűvel kiemelve olvashatók.

	Faj		Kezelés		Faj×Kezelés	
	F	p	F	p	F	p
Csírázási arány	41,966	<0,001	39,853	<0,001	4,694	0,001
Nedves tömeg	34,094	<0,001	21,417	<0,001	2,317	0,042
Száraz tömeg	35,583	<0,001	3,398	0,074	1,671	0,142
Szárazanyag tartalom	1,756	0,121	10,947	0,002	2,192	0,053
Hajtáshossz	135,020	<0,001	22,650	<0,001	1,290	0,281

9. táblázat. A csíráztatási tesztek eredményei: a csíranövények nedves- és száraz tömege, szárazanyag tartalma, valamint hajtáshossza (átlag±SE). A szignifikáns különbségeket félkövérrel, a marginálisan szignifikáns különbségeket dőlt betűvel jelöltük (t-teszt, $p < 0,05$).

Faj	Kezelés	Nedves tömeg (mg)	Száraz tömeg (mg)	Szárazanyag tartalom (%)	Hajtáshossz (mm)
<i>Agrostis stolonifera</i>	Kontroll	1,72±0,23	0,28±0,04	16,03±0,66	49,70±3,25
	<i>Nostoc</i>	1,62±0,44	0,34±0,08	20,71±2,77	43,11±7,64
<i>Aster tripolium ssp. pannonicus</i>	Kontroll	19,65±3,73	1,38±0,21	7,03±0,25	28,54±2,43
	<i>Nostoc</i>	17,70±2,42	1,58±0,17	8,94±0,28	26,97±0,09
<i>Beckmannia eruciformis</i>	Kontroll	4,04±1,09	0,80±0,16	19,82±1,46	82,15±12,79
	<i>Nostoc</i>	3,19±0,47	0,74±0,14	23,23±1,81	66,90±7,74
<i>Hordeum hystrix</i>	Kontroll	28,18±0,64	3,66±0,14	12,98±0,28	167,20±0,48
	<i>Nostoc</i>	20,02±3,86	2,92±0,57	14,60±0,23	143,02±10,22
<i>Hordeum jubatum</i>	Kontroll	18,52±0,42	2,61±0,08	14,07±0,73	164,33±11,59
	<i>Nostoc</i>	8,63±0,65	1,52±0,06	17,60±1,67	131,12±1,11
<i>Lepidium ruderales</i>	Kontroll	10,07±2,34	0,85±0,15	8,44±0,42	30,75±3,46
	<i>Nostoc</i>	4,25±0,74	1,02±0,54	24,03±20,00	21,16±1,43
<i>Plantago schwarzenbergiana</i>	Kontroll	1,40±0,28	0,16±0,03	11,35±0,65	8,28±1,25
	<i>Nostoc</i>	0,67±0,23	0,15±0,08	22,50±3,54	4,33±0,83
<i>Puccinellia limosa</i>	Kontroll	2,35±0,17	0,43±0,02	18,48±0,80	52,56±4,71
	<i>Nostoc</i>	1,33±0,43	0,02±0,10	10,00±	29,25±12,25
<i>Trifolium repens</i>	Kontroll	13,71±4,76	1,18±0,29	14,60±0,98	41,62±6,95
	<i>Nostoc</i>	2,32±0,98	0,64±0,43	41,73±	15,89±12,17

A faji identitás a szárazanyag tartalom kivételével minden változóra szignifikáns hatással volt, a *Nostoc* kivonattal való kezelés pedig a száraz tömeg kivételével gyakorolt minden más változóra szignifikáns hatást (8. táblázat). A faji identitás és a kezelés interakciója csak a csírázási arányra és a nedves tömegre gyakorolt szignifikáns hatást (8. táblázat). A kivonattal kezelt magok csírázási aránya öt faj esetében volt szignifikánsan alacsonyabb, mint a kontroll magok csírázási aránya (7. ábra). A legtöbb fajnál nem találtunk szignifikáns különbséget a kezelt és kontroll növények nedves- és száraz tömege között, kivéve a *Hordeum jubatum*-ot, ahol mindkét változó tekintetében szignifikánsan alacsonyabb értékeket tapasztaltunk a *Nostoc* kivonattal kezelt növények esetében (9. táblázat). A csíranövények hajtáshosszában tapasztalható csökkenés is csak a *Hordeum jubatum* esetében bizonyult szignifikánsnak (9. táblázat). Szárazanyag-tartalom (%) tekintetében viszont négy fajnál (*Agrostis stolonifera*, *Hordeum hystris*, *H. jubatum* és *Trifolium repens*) szignifikáns növekedést tapasztaltunk (9. táblázat).

Diszkusszió

Különböző megporzástípusú orchideafajok termésképzése és magprodukciója

A korábbi eredményekkel egyezően (Neiland & Wilcock 1998; Tremblay et al. 2005; Molnár V. et al. 2015b) azt találtuk, hogy a deceptív orchidea fajok termésképzési aránya szignifikánsan alacsonyabb, mint a nektártermelőké. Az alacsonyabb termésképzési arányt gyakran a csökkent reprodukciós siker jelének tekintik (Neiland & Wilcock 1998; Tremblay et al. 2005), ami abból fakad, hogy a megporzók megtanulják elkerülni a nektárt nem termelő virágokat (Ferdy et al. 1998). Eredményeink azonban azt sugallják, hogy ez nem feltétlenül igaz: az alacsony termésképzési arány nem feltétlenül jelent alacsony reprodukciós sikert, mivel a termésenkénti nagyobb magszámmal a deceptív orchideafajok képesek hatékonyan kompenzálni a csökkent megporzási sikerüket. Ennek eredményeként a különböző megporzástípusok által elért hajtásonkénti magszámok között nem találtunk szignifikáns különbséget.

Trópusi orchideafajok esetében is hasonló jelenséget feltételeztünk a csökkent megporzási siker kompenzálására, Neiland & Wilcock (1998) ugyanis kimutatták, hogy a trópusi fajok reprodukciós sikere a termésképzési arányuk alapján csak mintegy egyharmada a mérsékeltövi fajokénak (13,6% illetve 38,2%). Hipotézisünkhöz hasonlóan ők is azt

feltételezték, hogy a trópusi fajok nagyobb termésenkénti magszámmal kompenzálhatnak, mivel megállapították, hogy az a kilenc trópusi faj, amire Arditti & Ghani (2000) magszám adatot közölt, átlagosan 150-szer több magot érlel egy termésben, mint a nyolc mérsékeltövi faj. Habár ez az eredmény viszonylag kisszámú megfigyelésen alapul, az e tanulmány és a mi eredményeink között meglévő párhuzam egyértelmű. Így ez a kompenzációs mechanizmus általános stratégia lehet az alacsony megporzási sikerrel és ezáltal csökkent termésképzési aránnyal jellemezhető orchideáknál.

Több virág képzése is hatékonyan ellensúlyozhatná a deceptív fajok alacsonyabb termésképzési arányát, habár energetikai szempontból pazarló lehet nagyszámú virágot termelni, ha azoknak csekély az esélye a beporzódásra. Több virág képzése helyett a deceptív fajok a sikeres megporzás nyomán kialakult termésekben képződő magok nagyobb számával kompenzálnak. A nagyobb magméret is lehetne kompenzáló hatású, mivel számos növényfaj esetében kimutatták a nagyobb magméret pozitív hatását (Sonkoly et al. 2014), például a csírázásra (például Eriksson 1999; Jakobsson & Eriksson 2000), a csíranövények megtelepedésére és teljesítményére (lásd például Moles et al. 2004; Baroloto et al. 2005), valamint a belőlük fejlődött növények további növekedésére és reprodukív teljesítményére is (Stanton 1985; Tremayne & Richards 2000). Azonban nem találtunk különbséget a különböző megporzástípusú fajok ezermagtömege között, úgy tűnik tehát, hogy a deceptív fajok nem kompenzálnak nagyobb magok termelésével.

A deceptív fajok hatékonyan kompenzálnak a termésekben képződött magok nagyobb számával, viszont ez hátrányokkal is járhat. Többek között például összefüggésben állhat a magok erősen csoportosult terjedésével, ami magas szintű intraspecifikus csíranövény-kompetícióhoz vezethet (Cheplick 1992), csökkent túlélési arányt eredményezve. A magok mérete és száma között feltételezhetően fennálló csereviszony miatt pedig (lásd például Ågren 1989; Méndez 1997; Eriksson 1999) a nagyobb magszám kisebb vagy kevesebb tápanyaggal rendelkező magok termelésével járhat együtt, habár eredményeink nem támogatják ezt a feltételezést. Emellett ha nagyjából azonos számú mag kevesebb termésben csoportosul, egy termés elvesztése (például herbivória miatt) a teljes magszámot tekintve nagyobb arányú veszteséget jelent a növény számára.

Emellett azonban egyéb faktorok (például a csírázási arány vagy a csíranövények megtelepedési sikere) is nagy szerepet játszhatnak a reprodukív siker kialakításában, és ezek is különbözőek lehetnek az egyes megporzástípusoknál, de e tényezők vizsgálata jelentősen túlmutat a jelen tanulmány célján, illetve lehetőségeinken is. Az orchideamagok életképességének becslése rendkívül bonyolult és időigényes, akár TTC festéssel akár *in vitro*

csíráztatással történik (Vujanovic et al. 2000; Hosomi et al. 2012; Lemay et al. 2015); ráadásul igen kevés információ áll rendelkezésre arról, hogy az *in vitro* és *in vivo* folyamatok hogyan viszonyulnak egymáshoz (de lásd például Rasmussen & Whigham 1993). Az orchideák csíranövényeinek *in situ* megtelepedéséről és túléléséről szintén nem áll rendelkezésünkre elég információ ahhoz, hogy általános következtetéseket vonhassunk le (de lásd például Batty et al. 2001, 2006; Scade et al. 2006). E tényezők miatt nem lehetünk biztosak benne, hogy a deceptív fajok nagyobb magszáma tökéletesen képes-e kompenzálni az alacsonyabb termésképzési arányukért – a fent említett tényezők vizsgálatára további tanulmányok szükségesek.

A deceptív megporzás ismert előnyei (i) a nektártermelés hiánya miatti alacsonyabb energiafelhasználás és (ii) az utódok (magok) nagyobb genetikai variabilitása, ami annak köszönhető, hogy csökken a geitonogámia (azonos egyed másik virága általi megporzás) valószínűsége, mivel a megporzók kevesebb virágot látogatnak meg a nektárt nem termelő növényeken (Jersáková et al. 2006). Jersáková et al. (2006) megjegyezték, hogy ezen előnyök ellenére meglepő a deceptív stratégia evolúciós stabilitása, mivel a nektártermelés irányába mutató mutációknak gyorsan el kellene terjedni az egész populációban, legalábbis amikor a megporzók ritkák. A fent említett előnyök az általunk kimutatott magprodukciónbeli különbségekkel együttesen megmagyarázhatják a deceptív stratégia rendkívüli elterjedtségét az orchideák körében. Ez arra is felhívja a figyelmet, hogy a reprodukció számos aspektusát figyelembe kell venni egy evolúciós stratégia sikerének megítéléséhez.

Eredményeink alapján kijelenthetjük, hogy a termésképzési arány önmagában nem elegendő az orchideák reprodukciós sikerének becslésére, és hogy a deceptív fajok reprodukciós sikere nem feltétlen alacsonyabb a nektártermelőknél. Ez megmagyarázhatja az olyan eredményeket, mint például hogy magasabb termésképzési arányuk ellenére a nektártermelő orchideákat nem veszélyezteti kevésbé a lokális kihalás és az elterjedési területük csökkenése, mint a deceptíveket (Jacquemyn et al. 2005). Ezek alapján úgy tűnik, hogy a hajtásonkénti magszám lehet jelenleg a legjobb és legkönnyebb módszer az orchideák reprodukciós sikerének becslésére. Az eredmények felhívják a figyelmet a fentebb vázolt kevésbé ismert tényezőkre, valamint ezek mag- és termésképzéssel való összefüggésének vizsgálatára is.

Tanulmányunk számos érdekes kérdést vet fel a növények alacsony megporzási sikerhez való adaptációjáról is. A termésenkénti magszámokban tapasztalt különbség evolúciós adaptáció vagy a fenotipikus plaszticitás eredménye? Ha az utóbbi, akkor egyedszinten is megvalósulhat a kompenzáció: az egyes növények a terméseikben képződött

magok számát a megporzási siker függvényében alakíthatják. Ez a feltételezés terepi kísérletekkel lenne igazolható a megporzó rovarok virágokhoz való hozzáféréseinek manipulálásával. Egy másik fontos kérdés ennek a magprodukciónak az eredetét és fennmaradását firtatja. Számos növényi populációt súlyosan érint a megporzók számának csökkenése miatti megporzási krízis (Biesmeijer et al. 2006), valamint a globális klímaváltozás hatására a növények és a megporzóik fenológiai ritmusa között kialakuló különbségek (Kudo & Ida 2013). A fenológiai eltolódás az orchideákat különösen súlyosan érintheti (Molnár V. et al. 2012; Robbirt et al. 2014). Ez esetleg azt jelentheti, hogy a nektártermelő és deceptív fajok között jelenleg tapasztalható különbségek egy része a klímaváltozás vagy a megporzási krízis által okozott új keletű jelenség, habár erre utaló bizonyítékot egyelőre nem találtak (lásd Molnár V. et al. 2015b). Továbbra is fontos kérdés marad azonban, hogy a megporzási rendszerek hogyan fognak alkalmazkodni egy változó világ kihívásaihoz.

Astragalus contortuplicatus L. magvainak tér- és időbeli terjedése

Térbeli terjedés

Eredményeink azt mutatják, hogy a ritka tekert csüdfű (*Astragalus contortuplicatus*) rendkívül alkalmas a récék általi terjedésre. A récék által elfogyasztott magok egynegyede épségben jutott át a madarak tápcsatornáján, melyek több mint negyede megőrizte csírákéességét is. Meg kell jegyezni, hogy a vizsgálatban nyugvó madarakat használtunk, mivel aktív madarak esetében csökken az emésztés hatékonysága. Emiatt aktív madarak esetén akár jelentősen több mag is épségben átjuthat a tápcsatornán (Kleyheeg et al. 2015). A magok egy része több mint 21 órán keresztül maradt a tápcsatornában. A tőkés réce maximális repülési sebessége körülbelül 78 km/h (Welham 1994), így a több mint 21 órán keresztül a tápcsatornában maradó magok potenciálisan akár 1600 km távolságra is szállíthatnak a vonuló récék szervezetében. Vizsgálatunkat 45 óra elteltével zártuk le, más növényfajokkal folytatott hasonló vizsgálatok azonban arra utalnak, hogy néhány mag akár 72 óráig vagy még tovább is a vízimadarak tápcsatornájában maradhat (García-Álvarez et al. 2015). Az európai pillangósvirágúak körében az endozoochoria tekinthető az egyik legelterjedtebb terjedési típusnak (Hintze et al. 2013). Többek között a *Trifolium campestre*, a *T. pratense*, a *Lotus uliginosus* (Olney 1963, 1964), a *Medicago sativa* (Sterbetz 1967) és a *M.*

lupulina récék általi fogyasztását is megfigyelték már. A récék a *Medicago polymorpha* magvait is terjesztik annak adventív elterjedési területén, Ausztráliában (Green et al. 2008).

Eredményeink alapján a vizes élőhelyekhez köthető növényfajok ritkasága nem szükségszerűen a limitált terjedési képességük jele. Az *A. contortuplicatus* magyarországi elterjedése (2b. ábra) értelmezhető annak bizonyítékeként is, hogy a faj erősen függ a víz általi terjesztéstől (hydrochoria), és a különböző vízgyűjtő területek közötti terjedési képessége limitált. Levegővel telt, felfújt hüvelytermései valóban lebegnek a víz felszínén. Eredményeink azonban arra utalnak, hogy a faj magvai alkalmasak a vízimadarak általi endozoochor terjedésre. Ez a faj számára hosszú távú terjedési potenciált jelent, ami az egyes vízgyűjtő területek közötti terjedésre is lehetőséget teremt, megmagyarázva szórványos elterjedését a különböző vízgyűjtő területeken. Ez megerősíti Ali (1977) elképzelését, miszerint a vonuló madarak általi terjesztés megmagyarázhatja az *A. contortuplicatus* szokatlan elterjedési mintázatát Pakisztánban.

A maghéj mechanikai szkarifikációja elősegíti a kemény maghéjjal rendelkező fajok, mint például a pillangósvirágúak csírázását (Patané & Gresta 2006; Ramamoorthy & Rai 1990; Santamaría et al. 2002; Lopez et al. 1999; Karaguzel et al. 2004). Hasonlóképpen, az *A. contortuplicatus* esetében a mesterségesen szkarifikált magvak magasabb csírázási arányt mutattak, mint a kezeletlenek. Az *A. contortuplicatus* mechanikailag szkarifikált magvai még 131 éves herbáriumi tárolás után is magas (24,2%) csírázási arányt mutattak (Molnár V. et al. 2015a). Eredményeink azt sugallják, hogy természetes körülmények között valószínűleg két dormanciát megtörő mechanizmus működik. A faj magvainak kemény maghéja megsérülhet egyrészt a folyóvízi hordalék surló hatása következtében, másrészt a magokat elfogyasztó vízimadarak tápcsatornájában az emésztőnedvek kémiai vagy a zúzókövek mechanikai hatása által.

A kísérletek során a récék az *A. contortuplicatus* magvain kívül nem kaptak egyéb táplálékot, ami esetleg befolyásolhatta a magvak átjutási idejét (Figuerola et al. 2005c). Kacsákon végzett hasonló kísérletek (Figuerola et al. 2005a; García-Álvarez et al. 2015) esetében a magvak átjutásában és csírázásban jelentős variabilitás volt megfigyelhető az egyes egyedek között. Olyan tényezők, mint például a zúzókövek mennyisége, mérete és minősége, az állat kondíciója vagy az előzőleg elfogyasztott táplálék mennyisége és minősége mind hozzájárulhatnak a magok átjutási és csírázási arányában megfigyelhető egyedek közötti variabilitás kialakulásához.

Vizsgálatunk kimutatta, hogy a vízimadarak nem csak széles elterjedési területű, gyakori növényfajokat (mint amelyeket Brochet et al. 2009 felsorolnak) terjeszthetnek, hanem

ritka, limitált elterjedési területű fajok, például az *Astragalus contortuplicatus* magvai is hatékonyan terjedhetnek általuk. A ritkaságért számos növényfaj esetében sokkal inkább a speciális élőhelyi igények tehetőek felelőssé, mint a limitált terjedőképesség. Az *A. contortuplicatus* speciális élőhelyigényére utal az a tény is, hogy a 20. század elején az Egyesült Államokba (Massachusetts) történő véletlen behurcolása óta (Fletcher 1912) egyáltalán nem növekedett az elterjedési területe Észak-Amerikában. A növényfajok terjedését vizsgáló európai kutatások (lásd például Ozinga et al. 2009) gyakran figyelmen kívül hagyják a nem frugivór madarak, például a récék szerepét, ezért további kutatások szükségesek az e madarak magterjesztésben betöltött szerepének vizsgálatára.

Időbeli terjedés

Időbeli terjedés

Több mint 100 éves, biológiai gyűjteményből származó magok életképességét már nyolc család 19 nemzetségben kimutatták (F3. táblázat). E 23 faj közül 12 pillangósvirágú, de többségük trópusi vagy szubtrópusi fa és cserje, így ez a legidősebb lágyszárú pillangós mag, amely kicsírázott, az összes fajt tekintve pedig a 9. legidősebb csíráképes mag. Eredményeink tehát megerősítik előzetes elképzelésünket, miszerint az *Astragalus contortuplicatus* magvai rendkívül hosszú ideig képesek megőrizni életképességüket, emellett pedig azt is kimutattuk, hogy a faj képes az önbeporzásra. A magok elméleti maximum életképessége 309 évnél adódott, ami arra utalhat, hogy akár még idősebb életképes magok is előkerülhetnek herbáriumokból.

A Debreceni Egyetem herbáriumából származó összes magminta legalább néhány százalékos csíráképeséget mutatott, még a legidősebb is. Ezzel szemben a Természettudományi Múzeum Növénytárából származó 13 minta közül csak öt tartalmazott csíráképes magvakat, és még a fiatalabb minták között is voltak nem csírázóképesek. E jelenség oka valószínűleg a két herbárium különböző tárolási körülményeiben keresendő. A hőmérséklet, a páratartalom és a kártevők irtására alkalmazott különféle vegyszerek mind jelentősen befolyásolhatják a tárolt magvak csíráképeségének megőrzését (Godefroid et al. 2011). Egy esetben két, azonos gyűjtésből származó lapról származó magokat csíráztattunk (2. táblázat, 12. és 13. minta). Meglepő módon az egyik lapról származó magok magas csírázási arányt mutattak, míg a másik lapról származók nem csíráztak. Valószínűsíthető, hogy ezt a két lapot korábban különböző herbáriumokban, különböző körülmények között tárolták, és ez okozza a

csírázásban tapasztalt különbségeket. Ezek az eredmények is kiemelik a tárolási körülmények fontosságát a herbáriumokban.

Eredményeink alapján az *A. contortuplicatus* esetében fizikai dormanciáról beszélhetünk (Baskin et al. 2000; Baskin & Baskin 2004), azaz a kemény, vízhatlan maghéj meggátolja a vízfelvételt és ezáltal a csírázást. Ilyen magok esetében általában valamilyen mechanikai vagy kémiai szkarifikáció vagy sztratifikáció szükséges a csírázás megindulásához (Spurný 1954; Finch-Savage & Leubner-Metzger 2006). A közelrokon *A. siliquosus* esetében például Eisvan et al. (2006) szerint a vízhatlan maghéj tehető felelőssé a dormancia 95%-áért. Baskin & Quarterman (1969) szerint az *A. tenesseensis* csak akkor képes csírázni, ha mind a kemény külső, mind a belső maghéj megsérül, ami a természetben feltehetően sztratifikáció vagy mikroorganizmusok tevékenysége nyomán történik meg.

Feltételezzük, hogy az *A. contortuplicatus* magvainak dormanciája a természetben többek között a folyóvízi hordalék súrló hatása vagy a vízimadarak tápcsatornájában az emésztőnedvek kémiai vagy a zúzókövek mechanikai hatása által törhet meg. A dormancia megtörése szempontjából fontos lehet a hőmérsékletingadozás és az alacsony téli hőmérséklet hatása is (Baskin & Baskin 2001), de mivel a hőkezelések nem bizonyultak hatékonyak, e faj esetében ezek valószínűleg elhanyagolható jelentőségűek. Az *A. contortuplicatus* habitat-preferenciája és szokatlan elterjedési mintázata alapján Ali (1977) is hasonló feltételezésre jutott a madarak e faj magvainak terjedésében játszott szerepét illetően.

Természetvédelmi szempontból a faj magvainak rendkívül hosszú életképessége azt jelenti, hogy a faj védelme hatékonyan segíthető lehet a természettudományi gyűjteményekben tárolt magok felhasználásával. Eredményeink alapján a herbáriumi példányokról származó magok sikeresen alkalmazhatók lehetnek a populációk megerősítését vagy visszatelepítését célzó *ex situ* fajmegőrzési programok során is. A herbáriumi magvakból kikelt növények visszatelepíthetők az adott herbáriumi példány gyűjtési helyére, hogy a visszatelepített populációk jól alkalmazkodottak legyenek az élőhely környezeti körülményeihez. Eredményeink továbbá arra is felhívják a figyelmet, hogy a herbáriumi gyűjtemények ilyen célú vizsgálata más fajok esetében is hasonló eredményeket hozhat, különösen a kemény magvú fajoknál.

Cianobaktériumok gyepi növényfajok csírázására és megtelepedésére gyakorolt hatása

Szisztematikus irodalmi keresésünk alapján eddig 45 cikk foglalkozott toxikus cianobaktériumok szárazföldi növények csírázásra és/vagy növekedésére gyakorolt hatásával (F2. táblázat). Ezek a tanulmányok azonban csak haszonnövényekkel, illetve néhány esetben gazdasági szempontból jelentős gyepi növényfajokkal (*Festuca rubra*, *Lolium perenne* és *Trifolium repens*) foglalkoztak. E vizsgálatok majdnem minden esetben olyan területekre és növényfajokra koncentráltak, amelyek cianobaktériumokat tartalmazó vízzel történő öntözés útján kerülhetnek kapcsolatba cianotoxinokkal (Wiegand & Pflugmacher 2005). Emiatt habár számos esetben vizsgálták a cianobaktériumok szárazföldi növényekre gyakorolt kémiai hatásait, a természetes flórára és növényközösségekre gyakorolt hatásuk ismeretlen maradt.

A csíráztatásos tesztek eredményei azt sugallják, hogy a *Nostoc* telepek jelenléte befolyásolhatja a gyepi növényfajok megtelepedési sikerét. A *Nostoc* kivonat hatása fajspecifikusnak bizonyult, ami arra utal, hogy a telepek jelenléte közvetve befolyásolhatja a gyepi növényfajok közötti interspecifikus kompetíciót is. Eredményeink arra is utalnak, hogy a *Nostoc* fajok biotikus filterként is funkcionálhatnak, ami által fontos szerepük lehet annak meghatározásában, hogy a lokális fajkészlet mely fajai képesek megtelepedni és tartósan fennmaradni az adott közösségben (Keddy 1992; Díaz et al 1998).

A faji identitás és a kezelés interakciója a csírázási arány és a nedves tömeg esetében bizonyult szignifikáns hatásúnak, azaz e két változó tekintetében a kivonat különbözően hatott az egyes fajokra. A *Beckmannia eruciformis* csírázási aránya például növekedett a kezelés hatására, míg a többi fajé csökkent. Ez alapján a *B. eruciformis* a csírázás folyamán képes tolerálni a *Nostoc* allelopatikus hatását, és úgy tűnik, még előnye is származhat a nitrogén-fixáló cianobaktériumok jelenlétéből. Ezzel szemben a csírázásra és növekedésre gyakorolt legerősebb negatív hatást az adventív és invazív fűfaj, a *Hordeum jubatum* esetében tapasztaltuk. Ez arra utal, hogy ez a faj valószínűleg nem adaptálódott a *Nostoc* allelopatikus hatásához, ami megfékezheti a faj kolonizációját a magas *Nostoc* borítással rendelkező természetes szikes gyepekben.

A kivonattal való kezelés rendszerint pozitív hatással volt a csíranövények szárazanyag tartalmára (száraz tömeg/nedves tömeg \times 100). Ez nagyrészt a csíranövények víztartalmának csökkenését jelenti, ami betudható lehet annak a ténynek, hogy a cianotoxinok gyakran okozzák a gyökérnövekedés csökkenését, illetve morfológiai változásokat is

okozhatnak a gyökéren, ami súlyosan érintheti a vízfelvételt (például a *Sinapis alba*, M-Hamvas et al. 2003; és a *Phragmites australis* esetében, Máthé et al. 2007). A *Trifolium repens* esetében kapott eredményeink összhangban vannak a korábbi eredményekkel, miszerint a cianobaktériumokkal való kezelés nincs hatással a *T. repens* hajtásainak és gyökérzetének száraz tömegére (Crush et al. 2008).

Vízi ökoszisztémákban egy sor tanulmány vizsgálta a cianobaktériumok természetes makrofiton közösségekre gyakorolt potenciális hatásait. Ezek egy része összehasonlítási alapként szolgálhat szárazföldi növényfajok vizsgálata esetén. Eredményeik alapján a cianotoxinok és cianobaktériumok koncentrációfüggő negatív hatást gyakorolnak számos makrofiton fajra (például *Chara* spp., *Nitella* spp. és *Myriophyllum variifolium*, Casanova et al. 1999; *Phragmites australis*, Máthé et al. 2007; *Spirodela oligorrhiza*, Kinnear et al. 2007; *Chara* spp. és *Nitella hyalina*, Rojo et al. 2013). Egyes szerzők szerint viszont a cianobaktériumok árnyékolása erősebb negatív hatással lehet a makrofitonokra, mint az általuk kibocsátott allelopatikus hatású anyagok (Casanova et al. 1999). E tanulmányokban legtöbbször arra a következtetésre jutottak, hogy a cianobaktériumok jelentősen befolyásolhatják a vízi makrofiton közösségek összetételét és szerkezetét.

Természetes gyepekben a nagy mennyiségben jelen lévő *Nostoc* telepek jelentős negatív hatást jelenthetnek a növények számára az előzőekben tárgyalt hatások és az avarborításhoz hasonló fizikai barrierként való működésük révén (Facelli & Pickett 1991). Amikor viszont kisebb mennyiségben, elszórtan jelentkeznek telepeik, hatásuk semleges vagy akár pozitív is lehet, a növény–növény interakciók esetében ismert sűrűségfüggő hatásokhoz hasonlóan (Callaway & Walker 1997). Pozitív hatásaik várhatóan erősebbek olyan környezetben, ahol a növények komoly abiotikus stressznek vannak kitéve (le Roux & McGeoch 2008; Butterfield 2009; Kelemen et al. 2015), és emiatt a talajviszonyok valamint a mikroklíma kedvező irányba történő módosítása rendkívül fontos a csírázás és a megtelepedés sikerességének növeléséhez (Hawkes 2004; Serpe et al. 2006). Emellett Belnap (2002) szerint a cianobaktériumok nitrogén-fixálásának mértéke nagyobb erősen fluktuáló vízháztartású élőhelyeken – ami többek között a szikes gyepekre is jellemző. Ez azt is jelentheti, hogy az ilyen élőhelyeken előforduló növények, amelyek képesek tolerálni a cianobaktériumok allelopatikus hatásait, a megnövekedett nitrogén-megkötés miatt még többet profitálhatnak a cianobaktériumok jelenlétéből.

Összefoglalásként elmondható, hogy a cianobaktérium telepek gyepi vegetációra gyakorolt hatása, illetve a vegetációdinamikában betöltött szerepük mindeddig elkerülte a kutatók figyelmét. Habár sok tényezőt figyelembe kell vennünk, amikor a cianobaktériumok hatását értékeljük; az eredményeink felhívják rá a figyelmet, hogy olyan szárazföldi ökoszisztémákban, ahol előfordulhatnak egyes elsősorban vízi élőlények, azok potenciális szerepét is figyelembe kell venni. A teresztris növények és a cianobaktériumok interakciója akár a növény–növény interakciók kimenetelét is megváltoztathatja, ami által a cianobaktériumok fontos szerepet játszhatnak egyes természetes növényközösségek diverzitásának, összetételének és szerkezetének kialakításában.

Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozom témavezetőmnek, Török Péternek, valamint Tóthmérész Bélának a munkám során nyújtott segítségükért és tanácsaikért. Köszönet illeti korábbi témavezetőmet, Molnár V. Attilát is nélkülözhetetlen segítségéért és támogatásáért. Köszönöm továbbá a társszerzők – Deák Balázs, Fekete Réka, Andy J. Green, Illyés Zoltán, Kelemen András, Lovas-Kiss Ádám, Miglécz Tamás, Radócz Szilvia, Riba Milán, Somlyay Lajos, Sramkó Gábor, Takács Attila, Tóth Katalin, Tökölyi Jácint, Valkó Orsolya, Vasas Gábor, Vincze Orsolya és Vojtkó Anna – munkáját és segítségét is.

A munkámat és az értekezés elkészítését támogatta az Eötvös Lóránd Hallgatói Ösztöndíj (TÁMOP-4.2.4.A/2-11/1-2012-0001), amely az Európai Unió támogatásával, az Európai Szociális Alap társfinanszírozásával valósult meg; valamint a Nemzeti Tehetség Program (NTP EFÖ-P-15), amely az Emberi Erőforrás Támogatáskezelő és az Emberi Erőforrások Minisztériumának támogatásával valósult meg.

Irodalom

- Ackerman, J.D. & Montalvo, A.M. 1990. Short- and long-term limitations to fruit production in a tropical orchid. *Ecology* 71: 263–272.
- Ågren, J. 1989. Seed size and number in *Rubus chamaemorus*: Between-habitat variation, and effects of defoliation and supplemental pollination. *Journal of Ecology* 77: 1080–1092.
- Ali S.I. 1977. Papilionaceae. In: Nasir, E., Ali, S.I. (szerk.) *Flora of West Pakistan*. University of Karachi, Karachi, Pakistan, pp. 1–389.
- Arditti, J. & Ghani, A.K.A. 2000. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. *New Phytologist* 145: 367–421.
- Atkinson, K.M. 1972. Birds as transporters of algae. *European Journal of Phycology* 7: 319–321.
- Aufhammer, G. & Simon, U. 1957. Die Samen landwirtschaftlicher Kulturpflanzen im Grundstein des ehemaligen Nürnberger Stadttheaters und ihre Keimfähigkeit. *Z. Acker Pflanzenbau* 103: 454–472.
- Álvarez, I. & Wendel, J.F. 2003. Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 29: 417–434.
- Azevedo, C.C., Azevedo, J., Osório, H., Vasconcelos, V. & Campos, A. 2014. Early physiological and biochemical responses of rice seedlings to low concentration of microcystin-LR. *Ecotoxicology* 23: 107–121.
- Bajpai, R., Sharma, N.K. & Rai, A.K. 2009. Hepatosplenomegaly and phytotoxicity of a planktonic cyanobacterium *Nostoc* sp. BHU001 isolated from agricultural pond. *World Journal of Microbiology and Biotechnology* 25: 1995–2003.
- Baldwin, B.G., Sanderson, M.J., Porter, J.M., Wojciechowski, M.F., Campbell, C.S. & Donoghue, M.J. 1995. The ITS region of nuclear ribosomal DNA: a valuable source of evidence on Angiosperm phylogeny. *Annals of Missouri Botanical Garden* 82: 247–277.
- Baroloto, C., Forget, P. & Goldberg, D.E. 2005. Seed mass, seedling size and neotropical tree seedling establishment. *Journal of Ecology* 93: 1156–1166.
- Barton, L.V. 1961. *Seed preservation and longevity*. Leonard Hill, London, UK
- Baskin, C.C. & Quarterman, E. 1969. Germination requirements of seeds of *Astragalus tennesseensis*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 96: 315–321.
- Baskin, J.M., Baskin, C.C. & Li, X. 2000. Taxonomy, anatomy and evolution of physical dormancy in seeds. *Plant Species Biology* 15: 139–152.
- Baskin, C.C. & Baskin, J.M. 2001. *Seeds. Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, San Diego, California.
- Baskin, J.M. & Baskin, C.C. 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research* 14: 1–16.

- Bateman, R.M., Hollingsworth, P.M., Preston, J., Yi-Bo, L., Pridgeon, A.M. & Chase, M.W. 2003: Molecular phylogenetics and evolution of Orchidinae and selected Habenariinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 142: 1–40.
- Bateman, R.M., Hollingsworth, P.M., Squirrell, J. & Hollingsworth, M.L. 2005. Tribe Neottieae. Phylogenetics. In: Pridgeon, A.M., Cribb, P.J., Chase, M.W., Rasmussen, F.N. (szerk.) *Genera Orchidacearum*. Volume 4. Epidendroideae. (Part One). Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 487–495.
- Bateman, R.M. 2009. Evolutionary classification of European orchids: the crucial importance of maximising explicit evidence and minimising authoritarian speculation. *Journal Europaischer Orchideen* 41: 243–318.
- Batty, A.L., Dixon, K.W., Brundrett, M. & Sivasithamparam, K. 2001. Constraints to symbiotic germination of terrestrial orchid seeds in a mediterranean bushland. *New Phytologist* 152: 511–520.
- Batty, A.L., Brundrett, M., Dixon, K.W. & Sivasithamparam, K. 2006. In situ symbiotic seed germination and propagation of terrestrial orchid seedlings for establishment at field sites. *Australian Journal of Botany* 54: 375–381.
- Bácsi, I., Surányi, Gy., Gonda, S., Gyémánt, Gy. & Vasas G. 2011. Observation of sward destruction caused by irrigation with toxic microcystis morphospecies containing water in Southern Hungary. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 86: 232–237.
- Becker, T. 2010. Explaining rarity of the dry grassland perennial *Astragalus exscapus*. *Folia Geobotanica* 45: 303–321.
- Becquerel, M.P. 1934. La longevité des graines macrobiotiques. *Comptes Rendus Academie des Sciences Paris*. 199: 1662–1664.
- Belnap, J. 2002. Nitrogen fixation in biological soil crusts from southeast Utah, USA. *Biology and Fertility of Soils* 35: 128–135.
- Bertness, M.D. & Hacker, S.D. 1994. Physical stress and positive associations among marsh plants. *The American Naturalist* 144: 363–372.
- Bibo, L., Yan, G., Bangding, X., Jiantong, L. & Yongding, L. 2008. A laboratory study on risk assessment of microcystin-RR in cropland. *Journal of Environmental Management* 86: 566–574.
- Biesmeijer, J.C., Roberts, S.P.M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A.P., Potts, S.G., Kleukers, R., Thomas, C.D., Settele, J. & Kunin, W.E. 2006. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science* 21: 351–354.
- Bittencourt-Oliveira, M.C., Hereman, T.C., Macedo-Silva, I., Cordeiro-Araújo, M.K. & Dias, C.T.S. 2015. Sensitivity of salad greens (*Lactuca sativa* L. and *Eruca sativa* Mill.) exposed to crude extracts of toxic and non-toxic cyanobacteria. *Journal of Brazilian Biology* 75: 273–278.
- Bowles, M.L., Betz, R.F. & DeMauro, M.M. 1993. Propagation of rare plants from historic seed collections: Implications for species restoration and herbarium management. *Restoration Ecology* 1: 101–106.

- Brochet, A.L., Guillemain, M., Fritz, H., Gauthier-Clerc, M. & Green, A.J. 2009. The role of migratory ducks in the long-distance dispersal of native plants and spread of exotic plants in Europe. *Ecography* 32: 919–928.
- Brochet, A.L., Gauthier-Clerc, M., Guillemain, M., Fritz, H., Waterkeyn, A., Baltanás, A. & Green, A.J. 2010a. Field evidence of dispersal of branchiopods, ostracods and bryozoans by teal (*Anas crecca*) in the Camargue (southern France). *Hydrobiologia* 637: 255–261.
- Brochet, A.L., Guillemain, M., Fritz, H., Gauthier-Clerc, M. & Green, A.J. 2010b. Plant dispersal by teal (*Anas crecca*) in the Camargue: duck guts are more important than their feet. *Freshwater Biology* 55: 1262–1273.
- Butterfield, B.J. 2009. Effects of facilitation on community stability and dynamics: synthesis and future directions. *Journal of Ecology* 97: 1192–1201.
- Callaway, R.M. & Walker, L.R. 1997. Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78: 1958–1965.
- Cameron, K.M., Chase, M.W., Whitten, W.M., Kores, P.J., Jarrel, D.C., Albert, V.A., Yukawa, T., Hills, H.G. & Goldman, D.H. 1999. A phylogenetic analysis of the Orchidaceae: Evidence from rbcL nucleotide sequences. *American Journal of Botany* 86: 208–224.
- Casanova, M.T., Burch, M.D., Brock, M.A. & Bond, P.M. 1999. Does toxic *Microcystis aeruginosa* affect aquatic plant establishment? *Environmental Toxicology* 14: 97–109.
- Chang, E.R., Zozaya, E.L., Kuijper, D.P.J. & Bakker, J.P. 2005. Seed dispersal by small herbivores and tidal water: are they important filters in the assembly of salt-marsh communities? *Functional Ecology* 19: 665–673.
- Charalambidou, I. & Santamaría, L. 2002. Waterbirds as endozoochorous dispersers of aquatic organisms: a review of experimental evidence. *Acta Oecologica* 23: 165–176.
- Chase, M.W., Cameron, K.M., Freudenstein, J.V., Pridgeon, A.M., Salazar, G., van den Berg, C. & Schuiteman, A. 2015. An updated classification of Orchidaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 177: 151–174.
- Chen, J., Song, L., Dai, J., Gan, N. & Liu, Z. 2004. Effects of microcystins on the growth and the activity of superoxide dismutase and peroxidase of rape (*Brassica napus* L.) and rice (*Oryza sativa* L.) *Toxicol* 43: 393–400.
- Chen, J., Dai, J., Zhang, H., Wang, C., Zhou, G., Han, Z. & Liu, Z. 2010. Bioaccumulation of microcystin and its oxidative stress in the apple (*Malus pumila*). *Ecotoxicology* 19: 796–803.
- Chen, J., Han, F.X., Wang, F., Zhang, H.Q. & Shi, Z.Q. 2012. Accumulation and phytotoxicity of microcystin-LR in rice (*Oryza sativa*). *Ecotoxicology and Environmental Safety* 76: 193–199.
- Chen, J., Zhang, H., Hud, L. & Shi, Z. 2013. Microcystin-LR-induced phytotoxicity in rice crown root is associated with the cross-talk between auxin and nitric oxide. *Chemosphere* 93: 283–293.
- Cheplick, G.P. 1992. Sibling competition in plants. *Journal of Ecology* 80: 567–575.
- Claessens, J. & Kleynen, J. 2011. The flower of the European orchid: form and function. *Jean Claessens & Jacques Kleynen*.

- Codd, G.A. 1995. Cyanobacterial toxins: Occurrence, properties and biological significance. *Water Science Technology* 32: 149–156.
- Corbel, S., Mougin, C., Martin-Laurent, F., Crouzet, O., Bru, D., Néliu, S. & Bouaïcha, N. (2015) Evaluation of phytotoxicity and ecotoxicity potentials of cyanobacterial extract containing microcystins under realistic environmental concentrations and in a soil-plant system. *Chemosphere* 128: 332–340.
- Cornish-Bowden, A. 1985. Nomenclature for incompletely specified bases in nucleic acid sequences: recommendations 1984. *Nucleic Acids Research* 13: 3021.
- Coxson, D.S. & Kershaw, K.A. 1983. The pattern of in situ summer nitrogenase activity in terrestrial *Nostoc commune* from *Stipa-Bouteloa* grassland, southern Alberta. *Canadian Journal of Botany* 61: 2686–2693.
- Crush, J.R., Briggs, L.R., Sprosen, J.M. & Nichols, S.N. 2008. Effect of irrigation with lake water containing microcystins on microcystin content and growth of ryegrass, clover, rape, and lettuce. *Environmental Toxicology* 23: 246–252.
- Csontos, P. 1998. The applicability of a seed ecological database (SEED) in botanical research. *Seed Science Research* 8: 47–51.
- Csörgő, T., Karcza, Z., Halmos, G., Magyar, G., Gyurácz, J., Szép, T., Schmidt, A., Bankovics, A. & Schmidt, E. (szerk.) 2009 *Magyar Madárvonulási Atlasz*. Kossuth Kiadó, Budapest.
- Dao, T., Le, T., Pham, T., Do-Hong, L. & Nguyen, P. 2014. Influences of cyanobacterial toxins microcystins on the seedling of plants. *Journal of Environmental Protection* 5: 35–41.
- Darwin, C.R. 1859. *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London, UK
- Daws, M.I., Davies, J., Vaes, E., van Gelder, R. & Pritchard, H.W. 2007. Two-hundred-year seed survival of *Leucospermum* and two other woody species from the Cape Floristic region, South Africa. *Seed Science Research* 17: 73–79.
- de Jong, T.J., Waser, N.M. & Klinkhamer, P.G.L. 1993. Geitonogamy: The neglected side of selfing. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 321–325.
- Deák, B., Valkó, O., Török, P. & Tóthmérész, B. 2014a. Solonetz meadow vegetation (*Beckmannion eruciformis*) in East-Hungary – an alliance driven by moisture and salinity. *Tuexenia* 34: 187–203.
- Deák, B., Valkó, O., Alexander, C., Mücke, W., Kania, A., Tamás, J. & Heilmeyer, H. 2014b. Fine-scale vertical position as an indicator of vegetation in alkali grasslands - Case study based on remotely sensed data. *Flora* 209: 693–697.
- Deák, B., Valkó, O., Tóthmérész, B. & Török, P. 2014c: Alkali marshes of Central-Europe – Ecology, Management and Nature Conservation. In: Shao H-B (Ed.) *Salt Marshes: Ecosystem, Vegetation and Restoration Strategies*. Hauppauge: Nova Science Publishers, pp. 1–11.
- Deli, J., Gonda, S., Nagy, L.Z., Szabó, I., Gulyas-Fekete, G., Agócs, A., Marton, K. & Vasas, G. 2014. Carotenoid composition of three bloom-forming algae species. *Food Research International* 65: 215–223.

- Díaz, S., Cabido, M. & Casanoves, F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9: 113–122.
- Dodds, W.K. & Gudder, D.A. 1995. The ecology of *Nostoc*. *Journal of Phycology* 31: 2–18.
- Donath, T.W. & Eckstein R.L. 2010. Effects of bryophyte and grass litter on seedling emergence vary by vertical seed position and seed size. *Plant Ecology* 207: 257–268.
- Duan, Q.M., Liang, Z.S., Mu, X.Q. & Wang, W.L. 2005. Germination characteristics of *Astragalus membranaceus* seeds. *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica* 25: 1246.
- Eisvand, H.R., Arefi, H.M. & Tavakol-Afshari, R. 2006. Effects of various treatments on breaking seed dormancy of *Astragalus siliquosus*. *Seed Science Technology* 34: 747–752.
- El Khalloufi, F., Oufdou, K., Lahrouni, M., El Ghazali, I., Saqrane, S., Vasconcelos, V. & Oudra, B. 2011. Allelopathic effects of cyanobacteria extracts containing microcystins on *Medicago sativa*–*Rhizobia* symbiosis. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 74: 431–438.
- El Khalloufi, F., El Ghazali, I., Saqrane, S., Oufdou, K., Vasconcelos, V. & Oudra, B. 2012. Phytotoxic effects of a natural bloom extract containing microcystins on *Lycopersicon esculentum*. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 79: 199–205.
- El Khalloufi, F., Oufdou, K., Lahrouni, M., Faghire, M., Peix, A., Ramírez-Bahena, M.H., Vasconcelos, V. & Oudra, B. 2013. Physiological and antioxidant responses of *Medicago sativa*–*Rhizobia* symbiosis to cyanobacterial toxins (Microcystins) exposure. *Toxicon* 76: 167–177.
- El-Sheekh, M.M., Khairy, H.M. & El-Shenody, R. 2013. Effects of crude extract of *Microcystis aeruginosa* Kütz. on germination, growth and chlorophyll content of *Zea mays* L. *Bangladesh Journal of Botany* 42: 295–300.
- Eliáš, P., Sopotlieva, D., Dítě, D., Hájková, P., Apostolova, I., Senko, D., Melečková, Z. & Hájek, M. 2013. Vegetation diversity of salt-rich grasslands in Southeast Europe. *Applied Vegetation Science* 16: 521–537.
- Eriksson, O. 1999. Seed size variation and its effect on germination and seedling performance in the clonal herb *Convallaria majalis*. *Acta Oecologica* 20: 61–66.
- Ewart, A.J. 1908. On the longevity of seeds. *Proceedings of the Royal Society of Victoria* 21: 1–210.
- Facelli, J.M. & Pickett, S.T.A. 1991. Plant litter: Its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review* 57: 1–32.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783–791.
- Fenner, M. & Thompson, K. 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Ferdy, J., Gouyon, P., Moret, J. & Godelle, B. 1998. Pollinator behaviour and deceptive pollination: Learning process and floral evolution. *The American Naturalist* 152: 696–705.

- Figuerola, J., Charalambidou, I., Santamaría, L. & Green, A.J. 2005a. Internal dispersal of seeds by waterfowl: effect of seed size on gut passage time and germination patterns. *Naturwissenschaften* 97: 555–565.
- Figuerola, J., Green, A.J. & Michot, T.C. 2005b. Invertebrate eggs can fly: evidence of waterfowl-mediated gene flow in aquatic invertebrates. *The American Naturalist* 165: 274–280.
- Figuerola, J. & Green, A.J. 2005c. Effects of premigratory fasting on potential for long distance dispersal of seeds by waterfowl: an experiment with Marbled Teal. *Revue d'Ecologie, Terre et Vie* 60: 283–287.
- Finch-Savage, W.E. & Leubner-Metzger, G. 2006. Seed dormancy and the Kontroll of germination. *New Phytologist* 171: 501–523.
- Fintha, I. 1994. Az Észak-Alföld edényes flórája, TermészetBúvár Kiadó, Budapest. pp. 359
- Fletcher, E.F. 1912. *Astragalus contortuplicatus* on wool-waste. *Rhodora* 14: 56.
- Freitas, M., Azevedo, J., Pinto, E., Neves, J., Campos, A. & Vasconcelos, V. 2015. Effects of microcystin-LR, cylindrospermopsin and a microcystin-LR/ cylindrospermopsin mixture on growth, oxidative stress and mineral content in lettuce plants (*Lactuca sativa* L.) *Ecotoxicology and Environmental Safety* 116: 59–67.
- García-Álvarez, A., van Leeuwen, C.H.A., Luque, C.J., Hussner, A., Vélez-Martín, A., Pérez-Vázquez, A., Green, A.J. & Castelanos, E.M. 2015. Internal transport of alien and native plants by geese and ducks – an experimental study. *Freshwater Biology* 60: 1316–1329.
- Garcillán, P.P. & Ezcurra, E. 2011. Sampling procedures and species estimation: testing the effectiveness of herbarium data against vegetation sampling in an oceanic island. *Journal of Vegetation Science* 22: 273–280.
- Gehring, M.M., Kewada, V., Coates, N. & Downing, T.G. 2003. The use of *Lepidium sativum* in a plant bioassay system for the detection of microcystin-LR. *Toxicon* 41: 871–876.
- Gioria, M., Pyšek, P. & Moravcova, L. 2012. Soil seed banks in plant invasions: promoting species invasiveness and long-term impact on plant community dynamics. *Preslia* 84: 327–350.
- Girord, L.B.D., Macnair, M.R., Strietesky, M. & Smithson, A. 2002. The potential for floral mimicry in rewardless orchids: an experimental study. *Proceedings of the Royal Society London B* 269: 1389–1395.
- Godefroid, S., Van de Vyver A., Stoffelen P., Robbrecht E. & Vanderborcht T. (2011): Testing the viability of seeds from old herbarium specimens for conservation purposes. *Taxon* 60: 565–569.
- Górniak, M., Paun, O. & Chase, M.W. 2010. Phylogenetic relationships within Orchidaceae based on a low-copy nuclear coding gene, Xdh: Congruence with organellar and nuclear ribosomal DNS results. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56: 784–795.
- Green, A.J., Figuerola, J. & Sánchez, M.I. 2002. Implications of waterbird ecology for the dispersal of aquatic organisms. *Acta Oecologica* 23: 177–189.
- Green, A.J. & Figuerola, J. 2005. Recent advances in the study of long-distance dispersal of aquatic invertebrates via birds. *Diversity and Distributions* 11: 149–156.

- Green, A.J., Jenkins, K.M., Bell, D., Morris, P.J. & Kingsford, R.T. 2008. The potential role of waterbirds in dispersing invertebrates and plants in arid Australia. *Freshwater Biology* 53: 380–292.
- Gundel, P.E., Garibaldi, L.A., Martinez-Ghersa, M.A. & Ghersa, C.M. 2012. Trade-off between seed number and weight: Influence of a grass – endophtye symbiosis. *Basic and Applied Ecology* 13: 32–39.
- Gyémánt, G. & Nánási, P. 2003. Echinops fajok összehasonlítása poliszacharidjaik monoszacharid összetétele alapján. *Acta Pharmaceutica Hungarica* 73: 77–79.
- Hadfield, J. 2010. MCMC methods for multi-response generalized linear mixed models: the MCMCglmm R package. *Journal of Statistical Software* 33: 1–22
- Hall, T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41: 95–98.
- Harrison, X.A. 2014. Using observation-level random effects to model overdispersion in count data in ecology and evolution. *PeerJ* 2: e616
- Hawkes, C.V. 2004. Effects of biological soil crusts on seed germination of four endangered herbs in a xeric Florida shrubland during drought. *Plant Ecology* 170: 121–134.
- Hernandez, R.R. & Sandquist, D.R. 2011. Disturbance of biological soil crust increases emergence of exotic vascular plants in California sage scrub. *Plant Ecology* 212: 1709–1721.
- Hintze, C., Heydel, F., Hoppe, C., Cunze, S., König, A. & Tackenberg, O. 2013. D3: The dispersal and diaspore database–baseline data and statistics on seed dispersal. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 15: 180–192.
- Hosomi, S.T., Custódio, C.C., Seaton, P.T., Marks, T.R. & Machado-Neto, N.B. 2012. Improved assessment of viability and germination of *Cattleya* (Orchidaceae) seeds following storage. *In vitro Cellular and Developmental Biology – Plant* 48: 127–136.
- Howe, H.F. & Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201–228.
- Hroudová, Z., Zakravsky, P. & Cechurová, O. 2004. Germination of seed of *Alisma gramineum* and its distribution in the Czech Republic. *Preslia* 76: 97–118.
- Hrouzek, P., Tomek, P., Lukešova, A., Urban, J., Voloshko, L., Pushparaj, B., Ventura, S., Lukasořský, J., Štys, D. & Kopecký, J. 2011. Cytotoxicity and secondary metabolites production in terrestrial *Nostoc* strains, originating from different climatic/geographic regions and habitats: Is their cytotoxicity environmentally dependent? *Environmental Toxicology* 26: 345–358.
- Jacquemyn, H., Brys, R., Hermy, M. & Willems, J.H. 2005. Does nectar reward affect rarity and extinction probabilities of orchid species? An assessment using historical records from Belgium and the Netherlands. *Biological Conservation* 121: 257–263.
- Jakab, G., Röfler, J., Szabó, L. & Tóth, T. 2000. Florisztikai adatok a Körös-Maros Nemzeti Park Igazgatóság illetékességi területéről. *Crisicum* 3: 37–41.
- Jakab, G. & Tóth, T. 2003. Adatok a Dél-Tiszántúl flórájának ismeretéhez. *Kitaibelia* 8: 89–98.

- Jakobsson, A. & Eriksson, O. 2000. A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plant. *Oikos* 88: 494–502.
- Järvenpää, S., Lundberg-Niinistö, C., Spoof, L., Sjövall, O., Tyystjärvi, E. & Meriluoto, J. 2007. Effects of microcystins on broccoli and mustard, and analysis of accumulated toxin by liquid chromatography–mass spectrometry. *Toxicon* 49: 865–87.
- Jersáková, J., Johnson, S.D. & Kindlmann, P. 2006. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biological Reviews* 81: 219–235.
- Johnson, S.D. & Nilsson, L.A. 1999: Pollen carryover, geitonogamy, and the evolution of deceptive pollination systems in orchids. *Ecology* 80: 2607–2619.
- Johnson, S.D., Peter, C.I. & Ågren, J. 2004. The effects of nectar addition on pollen removal and geitonogamy in the non-rewarding orchid *Anacamptis morio*. *Proceedings of the Royal Society London B*. 271: 803–809.
- Karaguzel, O., Cakmakci, S., Ortacesme, V. & Aydinoglu, B. 2004. Influence of seed coat treatments on germination and early seedling growth of *Lupinus varius* L. *Pakistan Journal of Botany* 36: 65–74.
- Keddy, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157–164.
- Kelemen, A., Török, P., Valkó, O., Deák, B., Tóth, K. & Tóthmérész, B. 2015. Both facilitation and limiting similarity shape the species coexistence in dry alkali grasslands. *Ecological Complexity* 21: 34–38.
- Kinnear, S.H.W., Fabbro, L.D. & Duivenvoorden, L.J. 2007. Variable growth responses of water thyme (*Hydrilla verticillata*) to whole-cell extracts of *Cylindrospermopsis raciborskii*. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 54: 187–194.
- Király, G. (szerk.) 2007. Vörös Lista. A magyarországi edényes flóra veszélyeztetett fajai. Sopron.
- Király, G. 2009. Új magyar fűvészkönyv. Magyarország hajtásos növényei. Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság, Jósuaő, Hungary
- Kleyheeg, E., van Leeuwen, C.H.A., Morison, M.A., Nolet, B.A. & Soons, M.B. 2015. Bird-mediated seed dispersal: reduced digestive efficiency in active birds modulates the dispersal capacity of plant seeds. *Oikos* 124: 899–907.
- Koh, L.P., Dunn, R.R., Sodhi, N.S., Colwell, R.K., Proctor, H.C. & Smith, V.S. 2004. Species coextinctions and the biodiversity crisis. *Science* 10: 1632–1634.
- Komárek, J. 2013. Cyanoprokaryota 3rd part: Heterocystous Genera. In: Büdel B, Gärtner G, Krienitz L, Schagerl M, (eds) Süßwasserflora von Mitteleuropa. Springer Spektrum, pp. 1–1131.
- Koodkaew, I., Sunohara, Y., Matsuyama, S. & Matsumoto, H. 2012. Isolation of ambigine D isonitrile from *Hapalosiphon* sp. and characterization of its phytotoxic activity. *Plant Growth Regulation* 68: 141–150.
- Kós, P., Gorzó, Gy., Surányi, Gy. & Borbély, G. 1995. Simple and efficient method for isolation and measurement of cyanobacterial hepatotoxins by plant tests (*Sinapis alba* L.). *Analytical Biochemistry* 225: 49–53.

- Kropac, Z. 1966. Estimation of weed seeds in arable soil. *Pedobiologia* 6: 105-128.
- Kudo, G. & Ida, T.Y. 2013. Early onset of spring increases the phenological mismatch between plants and pollinators. *Ecology* 94: 2311–2320.
- Kull, T. 2002. Population dynamics of north temperate orchids. In: Kull, T., Arditti, J. (szerk.) *Orchid Biology: Reviews and Perspectives, VIII*. Kluwer Scientific Publishers, Dordrecht, Hollandia, pp. 139–165.
- Kull, T. & Hutchings, M.J. 2006. A comparative analysis of decline in the distribution ranges of orchid species in Estonia and the United Kingdom. *Biological Conservation* 129: 31–39.
- Kurki-Helasmo, K. & Meriluoto, J. 1998. Microcystin uptake inhibits growth and protein phosphatase activity in mustard (*Sinapis alba* L.) seedlings. *Toxicon* 36: 1921–1926.
- Lahrouni, M., Oufdou, K., Faghire, M., Peix, A., El Khalloufi, F., Vasconcelos, V. & Oudra, B. 2012. Cyanobacterial extracts containing microcystins affect the growth, nodulation process and nitrogen uptake of faba bean (*Vicia faba* L., Fabaceae). *Ecotoxicology* 21: 681–687.
- Lahrouni, M., Oufdou, K., El Khalloufi, F., Baz, M., Lafuente, A., Dary, M., Pajuelo, E. & Oudra, B. 2013. Physiological and biochemical defense reactions of *Vicia faba* L.–*Rhizobium* symbiosis face to chronic exposure to cyanobacterial bloom extract containing microcystins. *Environmental Science and Pollution Research* 20: 5405–5415.
- Lahrouni, M., Oufdou, K., El Khalloufi, F., Pajuelo, E. & Oudra, B. 2015. Impact of cyanobacterial toxins (microcystins) on growth and root development of in vitro *Vicia faba* cultures. *International Journal of Innovation and Applied Studies* 12: 542–551.
- Laughinghouse, H.D., Prá, D., Silva-Stenico, M.E., Rieger, A., Dal-Souto Frescura, V., Fiore, M.F. & Tedesco, S.B. 2012. Biomonitoring genotoxicity and cytotoxicity of *Microcystis aeruginosa* (Chroococcales, Cyanobacteria) using the *Allium cepa* test. *Science of Total Environment* 432: 180–188.
- le Roux, P.C. & McGeoch, M.A. 2008. Spatial variation in plant interactions across a severity gradient in the sub-Antarctic. *Oecologia* 155: 831–844.
- le Roux, P.C., Shaw, J.D. & Chown, S.L. 2013. Ontogenetic shifts in plant interactions vary with environmental severity and affect population structure. *New Phytologist* 200: 241–250.
- Lefebvre, B.R. 2013. The accumulation of the cyanobacterial toxin, microcystin, in cherry tomato (*Solanum lycopersicum*) and bush bean (*Phaseolus vulgaris*) plants. *UNH Centre for Freshwater Biology Research* 15: 1–11.
- Lehtimäki, N., Shunmugam, S., Jokela, J., Wahlsten, M., Carmel, D., Keränen, M., Sivonen, K., Aro, E., Allahverdiyeva, Y. & Mulo, P. 2011. Nodularin uptake and induction of oxidative stress in spinach (*Spinachia oleracea*). *Journal of Plant Physiology* 168: 594–600.
- Leino, M.W. & Edqvist, J. 2010. Germination of 151-year old *Acacia* spp. seeds. *Genetic Resources and Crop Evolution* 57: 741–746.

- Leishman, M.R. 2001. Does the seed size/number trade-off model determine plant community structure? An assesment of the model mechanisms and their generality. *Oikos* 93: 294–302.
- Lemay, M., De Vriendt, L., Pellerin, S. & Poulin, M. 2015. Ex situ germination as a method for seed viability assessment in a peatland orchid, *Platanthera blephariglottis*. *American Journal of Botany* 102: 390–395.
- Levin, D.A. 1990. The seed bank as a source of genetic novelty in plants. *The American Naturalist* 135: 563–572.
- Li, X., Jia, X., Long, L. & Zerbe, S. 2005. Effects of biological soil crusts on seed bank, germination and establishment of two annual plant species in the Tengger Desert (N China). *Plant and Soil* 277: 375–385.
- Li, D. & Pritchard, H.W. 2009. The science and economics of ex situ plant conservation. *Trends in Plant Science* 14: 614–621.
- Liang, C. & Wang, W. 2015. Response and recovery of rice (*Oryza sativa*) seedlings to irrigation with microcystin contaminated water. *Environmental Earth Sciences* 73: 4573–4580.
- Liang, C., Wang, W. & Wang, Y. 2016. Effect of irrigation with microcystins-contaminated water on growth, yield and grain quality of rice (*Oryza sativa*). *Environmental Earth Sciences* 75: 505.
- Ljubka, T., Lovas-Kiss, Á., Takács, A. & Molnár V., A. 2014. *Epipactis albensis* (Orchidaceae) in Ukraine – New data on occurrence and ecology. *Acta Botanica Hungarica* 56: 399–408.
- Long, Y., Tan, D.Y., Baskin, C.C. & Baskin, J.M. 2012. Seed dormancy and germination characteristics of *Astragalus arpilobus* (Fabaceae, subfamily Papilionoideae), a central Asian desert annual ephemeral. *South African Journal of Botany* 83: 68–77.
- Lopez, J., Devesa, J.A., Ruiz, T. & Ortega-Olivencia, A. 1999. Seed germination in Genisteae (Fabaceae) from south-west Spain. *Phyton* 39: 107–130.
- Lovas-Kiss, A., Sonkoly, J., Vincze, O., Green, A.J., Takács, A. & Molnár V., A. 2015: Strong potential for endozoochory by waterfowl in a rare, ephemeral wetland plant species (*Astragalus contortuplicatus*, Fabaceae). *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 84: 321–326.
- M-Hamvas, M., Máthé, Cs., Molnár, E., Vasas, G., Grigorszky, I. & Borbély, G. 2003. Microcystin-LR alters the growth, anthocyanin content and single-stranded DNase enzyme activities in *Sinapis alba* L. seedlings. *Aquatic Toxicology* 62: 1–9.
- M-Hamvas, M., Máthé, Cs., Vasas, G., Jámbrik, K., Papp, M., Beyer, D., Mészáros, I. & Borbély, G. 2010. Cylindrospermopsin and microcystin-LR alter the growth, development and peroxidase enzyme activity of white mustard (*Sinapis alba* L.) seedlings, a comparative analysis. *Acta Biologica Hungarica* 61: 35–48.
- Martorell, C. & Freckleton, R.P. 2014. Testing the roles of competition, facilitation and stochasticity on community structure in a species-rich assemblage. *Journal of Ecology* 102: 74–85.

- Mattila, E. & Kuitunen, M.T. 2000. Nutrient versus pollination limitation in *Platanthera bifolia* and *Dactylorhiza incarnata* (Orchidaceae). *Oikos* 89: 360–366.
- Mazer, S.J. 1987. The quantitative genetics of life history and fitness components in *Raphanus raphanistrum* L. (Brassicaceae): Ecological and evolutionary consequences of seed-weight variation. *The American Naturalist* 130: 891–914.
- Máthé, Cs., M-Hamvas, M., Vasas, G., Surányi, Gy., Bácsi, I., Beyer, D., Tóth, Sz., Tímár, M. & Borbély, G. 2007. Microcystin-LR, a cyanobacterial toxin, induces growth inhibition and histological alterations in common reed (*Phragmites australis*) plants regenerated from embryogenic calli. *New Phytologist* 176: 824–835.
- McElhiney, J., Lawton, L.A. & Leifert, C. 2001. Investigations into the inhibitory effects of microcystins on plant growth, and the toxicity of plant tissues following exposure. *Toxicon* 39: 1411–1420.
- Méndez, M. 1997. Sources of variation in seed mass in *Arum italicum*. *International Journal in Plant Sciences* 158: 298–305.
- Milberg, P. 1994. Germination of up to 129-year old, dry-stored seeds of *Geranium bohemicum* (Geraniaceae). *Nordic Journal of Botany* 14: 27–29.
- Milberg, P., Andersson, L. & Thompson, K. 2000. Large seeded species are less dependent on light for germination than small-seeded ones. *Seed Science Research* 10: 99–104.
- Meyer, S.E., Quinney, D. & Weaver J. 2006. A stochastic population model for *Lepidium papilliferum* (Brassicaceae), a rare desert ephemeral with a persistent seed bank. *American Journal of Botany* 93: 891–902.
- Mitrovic, S.M., Pflugmacher, S., James, K.J. & Furey, A. 2004. Anatoxin-a elicits an increase in peroxidase and glutathione S-transferase activity in aquatic plants. *Aquatic Toxicology* 68: 185–192.
- Mitrovic, S.M., Allis, O., Furey, A. & James, K.J. 2005. Bioaccumulation and harmful effects of microcystin-LR in the aquatic plants *Lemna minor* and *Wolffia arrhiza* and the filamentous alga *Chladophora fracta*. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 61: 345–352.
- Moles, A.T., Warton, D.I., Stevens, R.D. & Westoby, M. 2004. Does a latitudinal gradient in seedling survival favour larger seeds in the tropics? *Ecology Letters* 7: 911–914.
- Moles, A.T., Ackerley, D.D., Webb, C.O., Tweddle, J.C., Dickie, J.B. & Westoby, M. 2005a. A brief history of seed size. *Science* 307: 576–580.
- Moles, A.T., Ackerley, D.D., Webb, C.O., Tweddle, J.C., Dickie, J.B., Pittman, A.J. & Westoby, M. 2005b. Factors that shape seed mass evolution. *PNAS* 102: 10540–10544.
- Molnár V., A. & Pfeiffer, N. 1999. Adatok hazai Nanocyperion-fajok ismeretéhez II. *Kitaibelia* 4: 391–421.
- Molnár V., A. 2011. Magyarország orchideáinak atlasza. Kossuth Kiadó, Budapest.
- Molnár V., A., Tökölyi, J., Végvári, Zs., Sramkó, G., Sulyok, J. & Barta, Z. 2012. Pollination mode predicts phenological response to climate change in terrestrial orchids: a case study from central Europe. *Journal of Ecology* 100: 1141–1152.

- Molnár V., A., Sonkoly, J., Lovas-Kiss, Á., Fekete, R., Takács, A., Somlyay, L. & Török, P. 2015a. Seeds of the threatened annual legume, *Astragalus contortuplicatus*, can survive over 130 years of dry storage. *Preslia* 87: 319–328.
- Molnár V., A., Löki, V., Takács, A., Schmidt, J., Tökölyi, J., Bódis, J. & Sramkó, G. 2015b. No evidence for historical declines in pollination success in Hungarian orchids. *Applied Ecology and Environmental Research* 13: 1097–1183.
- Nakagoshi, N. 1985. Buried viable seeds in temperate forests. In: White, J. (szerk.) *The population structure of vegetation*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Hollandia, pp. 551–570.
- Nazarov, V.V. 1998. Samenproduktivität europäischer Orchideen. I. Methoden zur Bestimmung der Samenzahl. *Journal Europäischer Orchideen* 30: 591–602.
- Neiland, M.R.M. & Wilcock, C.C. 1998. Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae. *American Journal of Botany* 85: 1657–1671.
- Nieto-Feliner, G. & Rosselló, J.A. 2007. Better the devil you know? Guidelines for insightful utilization of nrDNA ITS in species-level evolutionary studies in plants. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44: 911–919.
- Olney, P.J.S. 1963. The food and feeding habits of teal (*Anas crecca crecca* L.). *Proceedings of the Zoological Society London* 140: 169–210.
- Olney, P.J.S. 1964. The food of mallard *Anas platyrhynchos platyrhynchos* collected from coastal and estuarine areas. *Proceedings of the Zoological Society of London* 142: 397–418.
- Onipchenko, V.G., Blinnikov, M.S., Gerasimova, M.A., Volkova, E.V. & Cornelissen, J.H.C. 2009. Experimental comparison of competition and facilitation in alpine communities varying in productivity. *Journal of Vegetation Science* 20: 718–727.
- Ozinga, W.A., Römermann, C., Bekker, R.M., Prinzing, A., Tamis, W.L., Schaminée, J.H., Hennekens, S.M., Thompson, K., Poschlod, P., Kleyer, M., Bakker, J.P. & van Groenendael, J.M. 2009. Dispersal failure contributes to plant losses in NW Europe. *Ecology Letters* 12: 66–74.
- Papadopoulos, A.S., Powell, M.P., Pupulin, F., Warner, J., Hawkins, J.A., Salamin, N., Chittka, L., Williams, N.H., Whitten, W.M., Loader, D., Valente, L.M., Chase, M.W. & Savolainen, V. 2013. Convergent evolution of floral signals underlies the success of Neotropical orchids. *Proceedings of the Royal Society London B* 280: 1–8.
- Patané, C., Gresta, F. 2006. Germination of *Astragalus hamosus* and *Medicago orbicularis* as affected by seed-coat dormancy breaking techniques. *Journal of Arid Environments* 67: 165–173.
- Pedurand, P. & Reynaud, P.A. 1987. Do cyanobacteria enhance germination and growth of rice? *Plant and Soil* 101: 235–240.
- Pereira, S., Saker, M.L., Vale, M. & Vasconcelos, V.M. 2009. Comparison of sensitivity of grasses (*Lolium perenne* L. and *Festuca rubra* L.) and lettuce (*Lactuca sativa* L.) exposed to water contaminated with microcystins. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 83: 81–84.

- Pflugmacher, S. 2007. Reduction in germination rate and elevation of peroxidase activity in *Zea mays* seedlings due to exposure to different microcystin analogues and toxic cell free cyanobacterial crude extract. *Journal of Applied Botany and Food Quality* 81: 45–48.
- Pflugmacher, S., Codd, G.A. & Steinberg, C.E.W. 1999. Effects of the cyanobacterial toxin microcystin-LR on the detoxication enzymes in aquatic plants. *Environmental Toxicology* 14: 62–66.
- Pflugmacher, S., Wiegand, C., Beattie, K.A., Krause, E., Steinberg, C.E.W. & Codd, G.A. 2001. Uptake, effects, and metabolism of cyanobacterial toxins in the emergent reed plant *Phragmites australis* (cav.) trin. ex. Steud. *Environmental Toxicology and Chemistry* 20: 846–852.
- Pflugmacher, S., Jung, K., Lundvall, L., Neumann, S. & Peuthert, A. 2006. Effects of cyanobacterial toxins and cyanobacterial cell-free crude-extract on germination of alfalfa (*Medicago sativa*) and induction of oxidative stress. *Environmental Toxicology and Chemistry* 25: 2381–2387.
- Pflugmacher, S., Aulhorn, M. & Grimm, B. 2007. Influence of a cyanobacterial crude extract containing microcystin-LR on the physiology and antioxidative defence systems of different spinach variants. *New Phytologist* 175: 482–489.
- Pietrzak, B. & Slusarczyk, M. 2006. The fate of the ehippia-*Daphnia* dispersal in time and space. *Polish Journal of Ecology* 54: 709–714.
- Podlech, D. 2008. The genus *Astragalus* L. (Fabaceae) in Europe with exclusion of the former Soviet Union. *Feddes Repertorium* 119: 310–387.
- Prieto, A., Campos, A., Cameán, A. & Vasconcelos, V. 2011. Effects on growth and oxidative stress status of rice plants (*Oryza sativa*) exposed to two extracts of toxin-producing cyanobacteria (*Aphanizomenon ovalisporum* and *Microcystis aeruginosa*). *Ecotoxicology and Environmental Safety* 74: 1973–1980.
- Pritchard, H.W. 2004. Classification of seed storage types for *ex situ* conservation in relation to temperature and moisture. In: Guerrant, E.O., Havens, K., Maunder, M. (szerk.) *Ex Situ plant conservation: Supporting plant species survival in the wild*. pp. 139–161, Island Press., Washington, USA
- Proctor, V.W. 1959. Dispersal of fresh-water algae by migratory water birds. *Science* 130: 623–624.
- Proctor, H.C. & Harder, L.D. 1994. Pollen load, capsule weight, and seed production in three orchid species. *Canadian Journal of Botany* 72: 249–255.
- R Core Team 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>
- Ramamoorthy, K. & Rai, R.V. 1990. Scarification treatments to overcome hard seededness in hedge Lucerne. *East African Agricultural and Forestry Journal* 55: 179–182.
- Ramsbottom, J. 1942. Recent work on germination. *Nature* 149: 658.
- Rasmussen, H.N. & Whigham, D.F. 1993. Seed ecology of dust seeds in situ: A new study technique and its application in terrestrial orchids. *American Journal of Botany* 80: 1374–1378.

- Renner, S.S. 2006. Rewardless flowers in the angiosperms and the role of insect cognition in their evolution. In: Waser, N.M., Olerton, J. (szerk.) Plant-Pollinator interactions: From specialization to generalization. University of Chicago Press, Chicago, USA, pp. 123–144.
- Robbirt, K.M., Roberts, D.L., Hutchings, M.J. & Davy, A.J. 2014. Potential disruption of pollination in a sexually deceptive orchid by climatic change. *Current Biology* 24: 2845–2849.
- Rojo, C., Segura, M., Cortés, F. & Rodrigo, M.A. 2013. Allelopathic effects of microcystin-LR on the germination, growth and metabolism of five charophyte species and a submerged angiosperm. *Aquatic Toxicology* 144-145: 1–10.
- Rolston, M.P. 1978. Water impermeable seed dormancy. *The Botanical Review* 44: 365–396.
- Roskov, Y.R., Bisby, F.A., Zarucchi, J.L., Schrire, B.D. & Heald J. 2005. ILDIS International Legume Database and Information Service <http://www.ildis.org/>
- Sallon, S., Solowey, E., Cohen, Y., Korchinsky, R., Egli, M., Woodhatch, I., Simchoni, O. & Kislev, M. 2008. Germination, genetics, and growth of an ancient date seed. *Science* 320: 1464–1464.
- Sanderson, M.J. 2003. r8s: inferring absolute rates of molecular evolution and divergence times in the absence of a molecular clock. *Bioinformatics* 19: 301–302.
- Santamaría, L., Charalambidou, I., Figuerola, J. & Green, A.J. 2002. Effect of passage through duck gut on germination of fennel pondweed seeds. *Archiv fur Hydrobiologie* 156: 11–22.
- Sanz, M., Andreote, A.P.D., Fiore, M.F., Dörr, F.A. & Pinto, E. 2015. Structural characterization of new peptide variants produced by cyanobacteria from the Brazilian Atlantic coastal forest using liquid chromatography coupled to quadrupole time-of-flight tandem mass spectrometry. *Marine Drugs* 13: 3892–3919.
- Saqrane, S., El Ghazali, I., Oudra, B., Bouarab, L. & Vasconcelos, V. 2008. Effects of cyanobacteria producing microcystins on seed germination and seedling growth of several agricultural plants. *Journal of Environmental Sciences and Health B* 43: 443–451.
- Saqrane, S. & Oudra, B. 2009. CyanoHAB occurrence and water irrigation cyanotoxin contamination: Ecological impacts and potential health risks. *Toxins* 1: 11–122.
- Saqrane, S., Ouahid, Y., El Ghazali, I., Oudra, B., Bouarab, L. & del Campo, F.F. 2009. Physiological changes in *Triticum durum*, *Zea mays*, *Pisum sativum* and *Lens esculenta* cultivars, caused by irrigation with water contaminated with microcystins: A laboratory experimental approach. *Toxicon* 53: 786–796.
- Scade, A., Brundrett, M.C., Batty, A.L., Dixon, K.W. & Sivasithamparam, K. 2006. Survival of transplanted terrestrial orchid seedlings in urban bushland habitats with high or low weed cover. *Australian Journal of Botany* 54: 383–389.
- Šefferová-Stanová, V; Janák, M. & Ripka, J. 2008. Management of Natura 2000 habitats. 1530 Pannonic salt steppes and salt marshes. Brussels, European Commission.
- Sengar, R.M.S., Bhadauria, S. & Sharma, P. 2010. The effect of cyanobacterial toxin on seed germination. *Indian Journal of Scientific Research* 1: 41–45.

- Serpe, M.D., Orm, J.M., Barkes, T. & Rosentreter, R. 2006. Germination and seed water status of four grasses on moss-dominated biological soil crusts from arid lands. *Plant Ecology* 185: 163–178.
- Shunmugam, S., Jokela, J., Wahlstein, M., Battchikova, N., Rehman, A.U., Vass, I., Karonen, M., Sinkkonen, J., Permi, P., (...) & Allahverdiyeva, Y. 2014. Secondary metabolite from *Nostoc* XPORK14A inhibits photosynthesis and growth of *Synechocystis* PCC 6803. *Plant, Cell and Environment* 37: 371–1381.
- Silva, P. & Vasconcelos, V. 2010. Allelopathic effect of *Cylindrospermopsis raciborskii* extracts on the germination and growth of several plant species. *Chemistry and Ecology* 26: 263–271.
- Singh, J.S. 2002. The biodiversity crisis: A multifaceted review. *Current Science* 82: 638–647.
- Somlyay, L. & Bauer, N. 2013. Adatok a *Vicia biennis* L. elterjedéséhez a Pannonicum-ban. *Kitaibelia* 18: 125–128.
- Sonkoly, J., Molnár V., A. & Török, P. 2014. A növényi magtömeg-variabilitás ökológiai háttere és jelentősége. *Kitaibelia* 19: 295–330.
- Southwick, E.E. 1984. Photosynthate allocation to floral nectar: a neglected energy investment. *Ecology* 65: 1775–1779.
- Spasojevic, M.J. & Suding, K.N. 2012. Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: the importance of multiple assembly processes. *Journal of Ecology* 100: 652–661.
- Sramkó, G., Molnár V., A., Hawkins, J.A. & Bateman, R.M. 2014. Molecular phylogeny and evolutionary history of the Eurasian orchid genus *Himantoglossum* s.l. (Orchidaceae). *Annals of Botany* 114: 1609–1626.
- Stanier, R.Y., Kunisawa, R., Mandel, M. & Cohen-Bazire, G. 1971. Purification and properties of unicellular blue green algae (order Chroococcales). *Bacteriological Reviews* 35: 171–205.
- Sterbetz, I. 1967. Economic and nature-conservation problems in feeding habits of Hungarian mallard. *Aquila* 73-74: 133–145
- Spurny, M. 1954. Water permeability of the pea seed coat (*Pisum sativum* L.). *Preslia* 26: 239–262.
- Stanton, M.L. 1985. Seed size and emergence time within a stand of wild radish (*Raphanus raphanistrum* L.): the establishment of a fitness hierarchy. *Oecologia* 67: 524–531.
- Steiner, A.M., & Ruckenbauer, P. 1995. Germination of 110-year old cereal and weed seeds, the Vienna sample of 1877. Verification of effective ultra-dry storage at ambient temperature. *Seed Science Research* 5: 195–199.
- Stpiczyńska, M. 2003. Photosynthate allocation to floral nectar: A neglected energy investment. *Annals of Botany* 92: 1–7.
- Swofford, D.L. 2003. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA

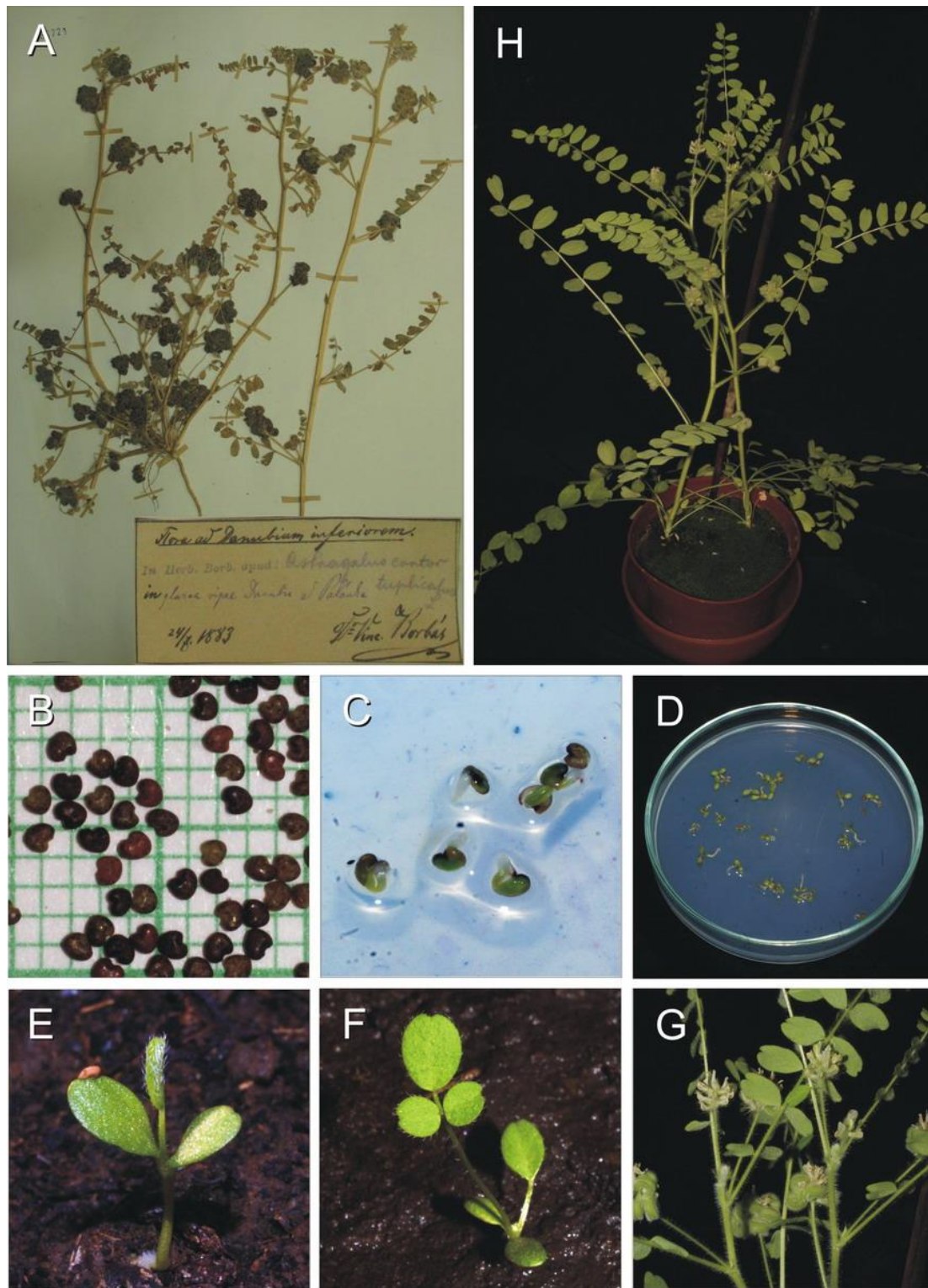
- Takács, A., Schmotzer, A., Jakab, G., Deli, T., Mesterházy, A., Király, G., Lukács, B.A., Balázs, B., Perić, R., Eliáš, P., Sramkó, G., Tökölyi, J. & Molnár V., A. 2013. Key environmental variables affecting the distribution of *Elatine hungarica* in the Pannonian Basin. *Preslia* 85: 193–207.
- Tamássy, G. 1931. Florisztikai közlemények II. *Botanikai Közlemények* 28: 87–88.
- Thompson, K. 1997. The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity. Vol. 1. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Thompson, K., Bakker, J.P., Bekker, R.M. & Hodgson, J.G. 1998. Ecological correlates of seed persistence in the soil. *Journal of Ecology* 86: 163–169.
- Thompson, K. 2000. Seeds: The functional ecology of soil seed banks. In: Fenner, M. (szerk.), *The ecology of regenerations of plant communities*, pp. 215–235, CAB International, Wallingford, UK
- Timár, L. 1948. Egy szolnoki zátonysziget benépesedése. *Alföldi Tudományos Gyűjtemény (Alföldi Tudományos Intézet Évkönyve) Annales Biologicae Universitatis Szegediensis* 2: 165–170.
- Timár L. 1950a. A Tiszameder növényzete Szolnok és Szeged között. *Annales Biologicae Universitatis Debreceniensis* 1: 72–145.
- Timár, L. 1950b. A Marosmeder növényzete. *Annales Biologicae Universitatis Szegediensis* 1: 117–136.
- Tóth, T. 2003. Újabb adatok a Dél-Tiszántúl flórájának ismeretéhez. *A Puszta* 20: 135–169.
- Török, P., Miglécz, T., Valkó, O., Kelemen, A., Deák, B., Lengyel, Sz. & Tóthmérész B. 2012. Recovery of native grass biodiversity by sowing on former croplands: Is weed suppression a feasible goal for grassland restoration? *Journal of Nature Conservation* 20: 41–48.
- Török, P., Miglécz, T., Valkó, O., Tóth, K., Kelemen, A., Albert, Á., et al. 2013. New thousand-seed weight records of the Pannonian flora and their application in analysing Social Behaviour Types. *Acta Botanica Hungarica* 55: 429–472.
- Townsend, C.E. & McGinnies, W.J. 1972. Mechanical scarification of cicer milkvetch (*Astragalus cicer* L.) seed. *Crop Science* 12: 392–394.
- Tremayne, M.A. & Richards, A.J. 2000. Seed weight and seed number affect subsequent fitness in outcrossing and selfing *Primula* species. *New Phytologist* 148: 127–142.
- Tremblay, R.L., Ackerman, J.D., Zimmerman, J.K. & Calvo, R.N. 2005: Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. *Biological Journal of the Linnean Society* 84: 1–54.
- Valkó, O., Tóthmérész, B., Kelemen, A., Simon, E., Miglécz, T., Lukács, B.A. & Török, P. 2014. Environmental factors driving seed bank diversity in alkali grasslands. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 182: 80–87.
- van der Heijden, M.G.A., Bardgett, R.D. & Straalen, N.M. 2008. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11: 296–310.

- van der Pijl, L. 1982. Principles of dispersal in higher plants. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, US
- Vasas, G., Gáspár, A., Surányi, G., Batta, G., Gyémánt, G., M-Hamvas, M., Máthé, C., Grigorszky, I., Molnár, E. & Borbély, G. 2002. Capillary electrophoretic assay and purification of cylindrospermopsin, a cyanobacterial toxin from *Aphanizomenon ovalisporum*, by plant test (blue–green *Sinapis* test). *Analytical Biochemistry* 302: 95–103.
- Vujanovic, V., St-Arnaud, M., Barabé, D. & Thibeault, G. 2000. Viability testing of orchid seed and the promotion of colouration and germination. *Annals of Botany* 86: 79–86.
- Wang, Z., Xiao, B., Song, L., Wu, Z., Zhang, J. & Wang, C. 2011. Effects of microcystin-LR, linear alkylbenzene sulfonate and their mixture on lettuce (*Lactuca sativa* L.) seeds and seedlings. *Ecotoxicology* 20: 803–814.
- Welham, C.V.J. 1994. Flight speeds of migrating birds: a test of maximum range speed predictions from the aerodynamic equations. *Behavioural Ecology* 5: 1–8.
- Wiegand, C. & Pflugmacher, S. 2005. Ecotoxicological effects of selected cyanobacterial secondary metabolites a short review. *Toxicology and Applied Pharmacology* 203: 201–218.
- Xiong, S. & Nilsson, C. 1999. The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology* 87: 984–994.
- Youngman, B.J. 1951. Germination of old seeds. *Kew Bulletin* 6: 423–426.
- Zaady, E., Gutterman, Y. & Boeken, B. 1997. The germination of mucilaginous seeds of *Plantago coronopus*, *Reboudia pinnata* and *Carrichtera annua* on cyanobacterial soil crust from the Negev Desert. *Plant and Soil* 190: 247–252.
- Zar, J.H. 1999. Biostatistical analysis. Upper Saddle River, NJ, Prentice & Hall
- Zhang, Y. & Belnap, J. 2015. Growth responses of five desert plants as influenced by biological soil crusts from a temperate desert, China. *Ecological Research* 30: 1037–1045.

Függelék



F1. ábra. Szikes gyep *Nostoc* telepekkel. Fotó: Deák Balázs



F2. ábra. (A) Az *A. contortuplicatus* 1883-ban Borbás Vince által a ma Szerbiához tartozó Palánkán (Bačka Palanka) gyűjtött herbáriumi példánya, illetve a példány leszármazottai: (B) magok, (C–D) Petri csészében csírázó magok, (E–F) átültetett csíranövények; (G) egy virágzó és termést érlelő példány részlete, (H) virágzó példányok. Fotók: Molnár V. Attila

F1. táblázat. Az *Astragalus contortuplicatus* ismert előfordulásai Magyarországon.

Gyűjtő/Szerző	Település	KEF kvadrát	Év	Herbárium	Hivatkozás
Sadler J.	Tiszabő	8688.4	-1849	SAMU	-
Koren I.	Tiszaroff	8688.2	1864	BP	-
Koren I.	Szarvas	9189.1	1874	BP	-
Simonkai L.	Szolnok	8887.3, 8887.2	1874	BP	-
Simonkai L.	Tokaj	7994.2	1874	BP	-
Koren I.	Szarvas?	9189.1	1875	BP, W	-
Borbás V. & Koren I.	Szarvas	9189.1	1889	W	-
Karkovány Á.	Domaháza	7886.2	1892	BP	-
Budai J.	Mezőtúr	8989.4	1895	BP	-
Wagner J.	Tiszaalpár	9186.3	1900	BP, SZ	-
Moesz G.?	Szeged	9786.4	1902	SAS	-
Szabó I.	Szeged	9786.4	1903	B, W	-
Szabó I.	Szeged	9786.4	1904	CL	-
Szabó I.	Szeged	9786.4	1907	SZ	-
Lányi B.	Szeged	9786.4	1908	B, BP	-
Lengyel G.	Algyő	9687.3	1911	BP	-
Lányi B.	Szeged	9786.4	1912	BP	-
Tamássy G.	Kunszentmárton	9187.4	1927	BP	Tamássy 1931
Pénzes A.	Lakitelek	9186.1	1930	BP	-
Boros Á.	Tiszaug	9186.1	1930	BP	-
Soó R.	Tiszaroff	8688.2	1938	BPU	-
Sadler J.	Tiszabő	8688.4	-1849	BP	-
Boros Á.	Ecsefalva	9090.3	1943	BP	-
Timár L.	Szeged	9786.4	1943	BP	-
Timár L.	Tápé	9787.1	1943	-	Timár 1950a
Timár L.	Tápé	9787.1	1943	SZ	-
Timár L.	Szeged	9786.4	1944	BP	-
Timár L.	Tószeg	8887.3	1946	DE, SZ	Timár 1950a

F1. táblázat folyt.

Gyűjtő/Szerző	Település	KEF kvadrát	Év	Herbárium	Hivatkozás
Timár L.	Hódmezővásárhely	9687.1	1947	-	Timár 1950a
Timár L.	Szeged	9786.4	1947	BP	-
Timár L.	Szeged	9786.4	1947	BP	-
Timár L.	Szolnok	8887.1	1947	BP, SZ	
Timár L.	Szeged	9786.4	1948	BP	-
Timár L.	Szeged	9786.4	1949	SZ	-
Timár L.	Szeged	9786.2	1949	SZ	-
Timár L.	Marosmeder	9787.3, 9787.4, 9788.3	1940-es évek	-	Timár 1950b
Timár L.	Szolnok	8887.3	1940-es évek	-	Timár 1948
Bayer J. N.	Szeged	9786.4	1856	W, BRA	-
Timár L.	Algyő	9687.3	1950	SZ	-
Timár L.	Hódmezővásárhely	9687.1	1950	SZ	-
Timár L.	Szeged	9787.1	1950	DE	-
Timár L.	Tápé	9787.1	1950	SZ	-
Csapody V.	Mindszent	9487.3	1952	BP	-
Csapody V.	Mindszent	9487.3	1952	BP	-
Csapody V.	Szolnok	8887.3	1952	BP	-
Fintha I.	Csenger	8102.3	1985	-	Fintha 1994
Fintha I.	Tarpa	7901.1	1985	-	Fintha 1994
Lőrincz I.	Tiszakürt	9186.2	1980s	-	Lőrincz I. (pers. comm.)
Molvár V. A. & Pfeiffer N.	Fegyvernek	8789.1	1999	-	Molvár V. & Pfeiffer 1999
Molvár V. A. & Pfeiffer N.	Mártély	9587.1	1999	-	Molvár V. & Pfeiffer 1999
Jakab G. & Tóth T.	Szentes	9387.3	2001	-	Jakab & Tóth 2003
Tóth T.	Kunszentmárton	9187.2	2003	-	Tóth 2003

F1. táblázat folyt.

Gyűjtő/Szerző	Település	KEF kvadrát	Év	Herbárium	Hivatkozás
Gulyás G. et al.	Nagykőrű	8788.2	2011	DE	-
Lovas-Kiss Á. - Sramkó G.	Tiszaroff	8688.2	2011	DE	-
Somlyay L. & Bauer N.	Lakitelek	9186.1	2012	-	Somlyay & Bauer 2013
Somlyay L. & Bauer N.	Lakitelek	9186.1	2012	-	Somlyay & Bauer 2013
Molnár V. A. et al.	Lakitelek	9186.1	2013	DE	-
Gulyás G.	Szentes	9387.3	2014	DE	-
Bodnár B.	Hódmezővásárhely	9587.3	NA	BP	-
Szabó L.	Kunszentmárton	9187.4	NA	-	Jakab et al. 2000
Borbás V.	Szarvas	9189.1	NA	W	-
Borbás V.	Szarvas	9189.1	NA	W	-
Borbás V.	Szarvas	9189.1	NA	B	-
Koren I.	Szarvas	9189.1	NA	DE	-

F2. táblázat. Korábbi vizsgálatok eredményei a cianobaktériumok szárazföldi edényes növények csírázására és növekedésére gyakorolt hatásáról. Rövidítések: DW – száraz tömeg (dry weight); FW – nedves tömeg (fresh weight); + – pozitív hatás; - – negatív hatás; 0 – nincs hatás.

Faj	Mért változó	Hatás	Megjegyzés	Hivatkozás
<i>Allium cepa</i>	gyökérnövekedés	-		Laughinghouse et al. 2012
<i>Brassica napus</i>	gyökér- és hajtásnövekedés	-	csak magasabb koncentrációk esetén	Chen et al. 2004
<i>Brassica napus</i>	gyökér DW	0		Crush et al. 2008
<i>Brassica napus</i>	hajtás DW	-		Crush et al. 2008
<i>Brassica napus</i>	FW, levélhossz	-	csak magasabb koncentrációk esetén	Bibo et al. 2008
<i>Brassica narinosa</i>	FW, gyökér- és hajtáshossz	-		Dao et al. 2014
<i>Brassica oleracea</i> var. <i>capitata</i>	FW, levélhossz	-	csak magasabb koncentrációk esetén	Bibo et al. 2008
<i>Brassica oleracea</i> var. <i>italica</i>	hajtásnövekedés	-	csak enyhe hatás	Järvenpää et al. 2007
<i>Brassica rapa-chinensis</i>	FW, gyökér- és hajtásnövekedés	-		Dao et al. 2014
<i>Eruca sativa</i>	csírázás, gyökérhossz	0		Bittencourt-Oliveira et al. 2015
<i>Eruca sativa</i>	hajtáshossz	-		Bittencourt-Oliveira et al. 2015
<i>Festuca rubra</i>	csírázás, gyökérnövekedés	0		Pereira et al. 2009
<i>Lactuca sativa</i>	gyökér DW	+		Crush et al. 2008
<i>Lactuca sativa</i>	hajtás DW	-		Crush et al. 2008

F2. táblázat folyt.

Faj	Mért változó	Hatás	Megjegyzés	Hivatkozás
<i>Lactuca sativa</i>	csírázás, gyökérhossz	-		Pereira et al. 2009
<i>Lactuca sativa</i>	csírázás	0		Silva & Vasconcelos 2010
<i>Lactuca sativa</i>	gyökér- és hajtásnövekedés	+		Silva & Vasconcelos 2010
<i>Lactuca sativa</i>	gyökérnövekedés	0		Wang et al. 2011
<i>Lactuca sativa</i>	csírázás, hajtásnövekedés	-	csak magasabb koncentrációk esetén	Wang et al. 2011
<i>Lactuca sativa</i>	gyökér- és hajtásnövekedés	-		Koodkaew et al. 2012
<i>Lactuca sativa</i>	csírázás, gyökérhossz	-		Bittencourt-Oliveira et al. 2015
<i>Lactuca sativa</i>	csírázás	0		Corbel et al. 2015
<i>Lactuca sativa</i>	gyökérhossz	-	csak magasabb koncentrációk esetén	Corbel et al. 2015
<i>Lactuca sativa</i>	gyökér FW	+		Freitas et al. 2015
<i>Lactuca sativa</i>	levél FW	-		Freitas et al. 2015
<i>Lens esculenta</i>	levél FW	-	9 nap után	Saqrane et al. 2008
<i>Lens esculenta</i>	magasság, levélszám	0		Saqrane et al. 2009
<i>Lens esculenta</i>	FW	-		Saqrane et al. 2009
<i>Lepidium sativum</i>	gyökérhossz, levélhossz, FW	-		Gehring et al. 2003
<i>Lolium perenne</i>	gyökér DW	+		Crush et al. 2008
<i>Lolium perenne</i>	hajtás DW	-		Crush et al. 2008
<i>Lolium perenne</i>	csírázás, gyökérnövekedés	0		Pereira et al. 2009

F2. táblázat folyt.

Faj	Mért változó	Hatás	Megjegyzés	Hivatkozás
<i>Lolium perenne</i> (gyep)	FW	-	terepi vizsgálat	Bácsi et al. 2011
<i>Lycopersicon esculentum</i>	csírázás, gyökér- és hajtásnövekedés	-		Silva & Vasconcelos 2010
<i>Lycopersicon esculentum</i>	csírázás, hajtásnövekedés	-		El Khalloufi et al. 2012
<i>Lycopersicon esculentum</i>	hajtáshossz	0		Lefebvre 2013
<i>Lycopersicon esculentum</i>	csírázás	0		Corbel et al. 2015
<i>Lycopersicon esculentum</i>	gyökérhossz	-	csak magasabb koncentrációk esetén	Corbel et al. 2015
<i>Malus pumila</i>	csírázás	-		Chen et al. 2010
<i>Medicago sativa</i>	csírázás, gyökérnövekedés	-		Pflugmacher et al. 2006
<i>Medicago sativa</i>	csírázás, gyökér- és hajtásnövekedés	-		El Khalloufi et al. 2011
<i>Medicago sativa</i>	gyökér és hajtás DW	-		El Khalloufi et al. 2013
<i>Nasturtium officinale</i>	FW, gyökér- és hajtáshossz	-		Dao et al. 2015
<i>Oryza sativa</i>	csírázás, növekedés	-/+/0	133 különböző cianobakteriális törzset teszteltek	Pedurand & Reynaud 1987
<i>Oryza sativa</i>	gyökér- és hajtásnövekedés	-	csak magasabb koncentrációk esetén	Chen et al. 2004

F2. táblázat folyt.

Faj	Mért változó	Hatás	Megjegyzés	Hivatkozás
<i>Oryza sativa</i>	csírázás	0		Bajpai et al. 2009
<i>Oryza sativa</i>	gyökér- és hajtásnövekedés	-		Bajpai et al. 2009
<i>Oryza sativa</i>	gyökér FW	+	48 óra után	Prieto et al. 2011
<i>Oryza sativa</i>	gyökér growth	-		Chen et al. 2012
<i>Oryza sativa</i>	gyökér growth	-		Chen et al. 2013
<i>Oryza sativa</i>	gyökér and shoot FW and DW	0	csak alacsony koncentrációkat teszteltek	Azevedo et al. 2014
<i>Oryza sativa</i>	gyökér és hajtás DW	-	csak magasabb koncentrációk esetén	Liang & Wang 2015
<i>Oryza sativa</i>	gyökér és hajtás DW	-	csak magasabb koncentrációk esetén	Liang et al. 2016
<i>Phaseolus vulgaris</i>	hajtásnövekedés	0		McElhiney et al. 2001
<i>Phaseolus vulgaris</i>	gyökérnövekedés	-		McElhiney et al. 2001
<i>Phaseolus vulgaris</i>	csírázás, hajtásnövekedés	0		Silva & Vasconcelos 2010
<i>Phaseolus vulgaris</i>	gyökérnövekedés	+		Silva & Vasconcelos 2010
<i>Phaseolus vulgaris</i>	hajtáshossz	+		Lefebvre 2013
<i>Pisum sativum</i>	csírázás, gyökér- és hajtásnövekedés	-		Saqrane et al. 2008
<i>Pisum sativum</i>	FW, magasság, levélszám	-		Saqrane et al. 2009

F2. táblázat folyt.

Faj	Mért változó	Hatás	Megjegyzés	Hivatkozás
<i>Pisum sativum</i>	csírázás	0		Silva & Vasconcelos 2010
<i>Pisum sativum</i>	gyökérnövekedés	-		Silva & Vasconcelos 2010
<i>Pisum sativum</i>	hajtásnövekedés	+		Silva & Vasconcelos 2010
<i>Sinapis alba</i>	hajtáshossz	-		Kós et al. 1995
<i>Sinapis alba</i>	hajtáshossz	-		Kurki-Helasma & Meriluoto 1998
<i>Sinapis alba</i>	FW, hajtáshossz	-		McElhiney et al. 2001
<i>Sinapis alba</i>	FW, hajtáshossz	-		M-Hamvas et al. 2003
<i>Sinapis alba</i>	hajtásnövekedés	0		Järvenpää et al. 2007
<i>Sinapis alba</i>	FW, gyökérhossz, sziklevelek hossza	-		M-Hamvas et al. 2010
<i>Solanum tuberosum</i>	FW, hajtáshossz	-		McElhiney et al. 2001
<i>Spinacia oleracea</i>	növekedés	-		Pflugmacher et al. 2006
<i>Spinacia oleracea</i>	csírázás	0		Lehtimäki et al. 2011
<i>Spinacia oleracea</i>	növekedés	-		Lehtimäki et al. 2011
<i>Trifolium repens</i>	hajtás és gyökér DW	0		Crush et al. 2008
<i>Triticum aestivum</i>	csírázás, gyökér- és hajtáshossz	-		Pflugmacher et al. 2007
<i>Triticum aestivum</i>	csírázás	-		Corbel et al. 2015
<i>Triticum aestivum</i>	gyökérhossz	+	csak alacsony koncentrációk esetén	Corbel et al. 2015

F2. táblázat folyt.

Faj	Mért változó	Hatás	Megjegyzés	Hivatkozás
<i>Triticum durum</i>	csírázás, gyökér- és hajtásnövekedés	-		Saqrane et al. 2008
<i>Triticum durum</i>	FW, magasság, levélszám	-		Saqrane et al. 2009
<i>Vicia faba</i>	csírázás, csíranövény DW	-		Lahrouni et al. 2012
<i>Vicia faba</i>	DW, nóduszok száma	-		Lahrouni et al. 2013
<i>Vicia faba</i>	növekedés	-		Lahrouni et al. 2015
<i>Vigna radiata</i>	csírázás, hajtáshossz	-		Sengar et al. 2010
<i>Zea mays</i>	csírázás, gyökér- és hajtáshossz	-		Pflugmacher 2007
<i>Zea mays</i>	csírázás, gyökér- és hajtásnövekedés	-		Saqrane et al. 2008
<i>Zea mays</i>	FW magasság, levélszám	-		Saqrane et al. 2009
<i>Zea mays</i>	gyökér- és hajtáshossz, FW, DW, levélfelület	-		El-Sheekh et al. 2013

F3. táblázat. Legalább 100 éves, természettudományi gyűjteményekből (herbáriumokból és maggyűjteményekből) származó életképes magvak irodalmi adatai. Rövidítések: NA – nincs adat; Ph – fanerofiton; H – hemikriptofiton; Th – terofiton; TH – hemiterofiton; Hy – hidrofiton.

Faj	Család	Raunkiaer-féle életforma	Kor (év)	Csíráképes magok száma (tesztelt magok száma)	Hivatkozás
<i>Nelumbo</i> sp.	<i>Nelumbonaceae</i>	Hy	215–237	1 (1)	Ramsbottom 1942, Barton 1961
<i>Acacia</i> sp.	<i>Fabaceae</i>	Ph	≥203	1 (2)	Daws et al. 2007
<i>Liparia</i> sp.	<i>Fabaceae</i>	Ph	≥203	16 (25)	Daws et al. 2007
<i>Leucospermum</i> sp.	<i>Proteaceae</i>	Ph	≥203	1 (8)	Daws et al. 2007
<i>Acacia melanoxydon</i> R. Br. ex Ait. f.	<i>Fabaceae</i>	Ph	151	1 (20)	Leino & Edqvist 2010
<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	<i>Fabaceae</i>	Ph	151	2 (37)	Leino & Edqvist 2010
<i>Albizia julibrissin</i> Durazz.	<i>Fabaceae</i>	Ph	147	számos (n.d.)	Ramsbottom 1942
<i>Bupleurum tenuissimum</i> L.	<i>Apiaceae</i>	Th	144	1 (50)	Godefroid et al. 2011
<i>Astragalus contortuplicatus</i> L.	<i>Fabaceae</i>	Th	131	29 (120)	Jelen tanulmány
<i>Geranium bohemicum</i> L.	<i>Geraniaceae</i>	Th	129	3 (10)	Milberg 1994
<i>Bupleurum tenuissimum</i> L.	<i>Apiaceae</i>	Th	125	2 (33)	Godefroid et al. 2011
<i>Hordeum vulgare</i> L.	<i>Poaceae</i>	Th	125	n. d.	Aufhammer & Simon 1957
<i>Avena sativa</i> L.	<i>Poaceae</i>	Th	125	n. d.	Aufhammer & Simon 1957
<i>Senna bicapsularis</i> (L.) Roxb.	<i>Fabaceae</i>	Ph	115	4 (10)	Becquerel 1934
<i>Astragalus contortuplicatus</i> L.	<i>Fabaceae</i>	Th	114	1 (71)	Jelen tanulmány
<i>Vaccaria hispanica</i> (P. Mill.) Rauschert	<i>Caryophyllaceae</i>	Th	110	9 (11)	Steiner & Ruckebauer 1995

F3. táblázat folyt.

Faj	Család	Raunkiaer-féle életforma	Kor (év)	Csíráképes magok száma (tesztelt magok száma)	Hivatkozás
<i>Sinapis arvensis</i> L.	<i>Brassicaceae</i>	Th	110	11 (34)	Steiner & Ruckebauer 1995
<i>Sinapis alba</i> L.	<i>Brassicaceae</i>	Th	110	1 (3)	Steiner and Ruckebauer 1995
<i>Lolium temulentum</i> L.	<i>Poaceae</i>	Th–TH	110	2 (2)	Steiner & Ruckebauer 1995
<i>Hordeum vulgare</i> L.	<i>Poaceae</i>	Th	110	47 (52)	Steiner & Ruckebauer 1995
<i>Avena sativa</i> L.	<i>Poaceae</i>	Th	110	321 (400)	Steiner & Ruckebauer 1995
<i>Agrostemma githago</i> L.	<i>Caryophyllaceae</i>	Th	110	1 (5)	Steiner & Ruckebauer 1995
<i>Hovea heterophylla</i> A. Cunn. ex Hook.f.	<i>Fabaceae</i>	Ph	105	2 (12)	Ewart 1908
<i>Goodia latifolia</i> Salisb.	<i>Fabaceae</i>	Ph	105	2 (26)	Ewart 1908
<i>Astragalus contortuplicatus</i> L.	<i>Fabaceae</i>	Th	103	16 (30)	Jelen tanulmány
<i>Bupleurum tenuissimum</i> L.	<i>Apiaceae</i>	Th	101	5 (50)	Godefroid et al. 2011
<i>Lotus uliginosus</i> Schkuhr	<i>Fabaceae</i>	H	100	4 (600)	Youngman 1951
<i>Trifolium pratense</i> L.	<i>Fabaceae</i>	H	100	4 (600)	Youngman 1951