

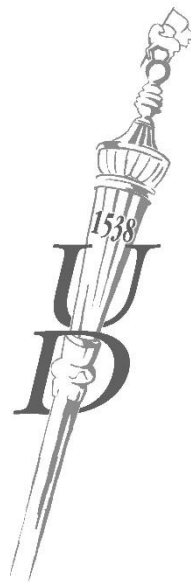
Egyetemi doktori (PhD) értekezés tézisei

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

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

Sonkoly Judit

Témavezető:
Dr. Török Péter
egyetemi docens



**DEBRECENI EGYETEM
Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola**

Debrecen, 2016

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 reprodukció jellegek a biodiverzitás fenntartásában betöltött szerepének vizsgálata. Doktori értekezésben ehhez a témakörhöz kapcsolódva végeztem vizsgálataimat és három esettanulmányon keresztül az egyes reprodukció jellegek növényi életciklusban, és ezáltal pedig a biodiverzitás fenntartásában betöltött szerepének tudományos igényű értékelését tűztem ki célul.

1. Különböző megporzástípusú orchideafajok termésképzése és magprodukciója

A növények szaporodásához a hím ivarszervekről a női ivarszervekre történő pollenátvitelre van szükség, ami gyakran állati megporzók (rovarok, denevérek vagy épp madarak) segítségével történik. A legtöbb növényfaj táplálék biztosításával, általában nektár 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 ismereteink szerint 32 zárvatermő növény családban fejlődött ki egymástól függetlenül, de különösen az orchideák családjának (Orchidaceae) körében vált gyakorivá, ahol a fajok több mint egyharmada (>6500 faj) megtévesztő megporzású (Girord et al. 2002). A megporzó rovarok gyorsan megtanulják felismerni és elkerülni a nektárt nem termelő virágokat így a megporzás sikeressége a megtévesztő fajok esetében jelentősen alacsonyabb, mint a nektártermelő fajoknál. Neiland & Wilcock (1998) szerint a megtévesztő fajok átlagos termésképzési aránya csupán 27,7%, ami jelentősen alacsonyabb a nektártermelő fajoknál mért mintegy 63,1%-os termésképzési aránynál.

Az alacsonyabb megporzási sikert hagyományosan alacsonyabb reprodukciós sikerként értelmezik, mivel a termésképzési arány az egyetlen és általánosan használt mérőszám az orchideák reprodukciós sikerének jellemzésére (Neiland & Wilcock 1998). Azonban az alacsony megporzási siker legalább háromféleképpen kompenzálható: (i) több virág, (ii) nagyobb magok vagy (iii) termésenként több mag termelésével. Ezt a kompenzációs hipotézist egész eddig nem vizsgálták az orchideák esetében, részben módszertani nehézségek miatt. Az orchideáknak ugyanis rendkívül könnyű és nagy számban termelődő, ún. pormagvaik vannak, és a magvak szokatlanul nagy száma és kis tömege egyaránt megnehezíti a magprodukció számszerűsítését (Arditti & Ghani 2000).

Vizsgálatunk során célunk a kompenzációs hipotézis tesztelése volt. A hipotézis szerint, ha a megtévesztő fajok valamilyen módon kompenzálják az alacsonyabb termésképzési arányukat, akkor ezeknek a fajoknak (i) több virága vagy (ii) nagyobb magjai vagy (iii) termésenként több magja fejlődik, mint a nektártermelő fajoknak.

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

A vízimadarak, különösképp a récefélék családjába (Anatidae) tartozó fajok (récék, ludak és hattyúk) 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. A megtalált növények nagy része gyakori, 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.

A magok hosszú távú életképessége rendkívül fontos a növényközösségek biodiverzitásának fenntartása szempontjából (Thompson 1997), mivel ez teszi lehetővé a növények számára a nem megfelelő környezeti körülmények átvészelését, különösen a stresszelt vagy zavart élőhelyeken (Thompson et al. 1998). A magvak hosszú távú életképessége különösen a rövidéletű növényfajok számára fontos, mivel a perzisztens magbank képes mérsékelni a megtelepedési sikerben és a magtermelésben tapasztalható évek közötti fluktuációkat, ezáltal elősegítve a genetikai változatosság fennmaradását térben és időben (Fenner & Thompson 2005). Habár a természettudományi gyűjteményekben a tárolási körülmények a magvak életképességének megőrzése szempontjából gyakran közel sem tekinthetők ideálisak, számos tanulmányban kimutatták, hogy herbáriumi magok igen hosszú ideig is életképesek maradhatnak (Godefroid et al. 2011). Ennek megfelelően a herbáriumok és maggyűjtemények alkalmasak lehetnek a veszélyeztetett vagy kipusztult fajok megőrzésére (Godefroid et al. 2011). Több okból is feltételezhető, hogy az *A. contortuplicatus* magjai is hosszan megőrzik életképességüket. Egyrészt a nehezen kiszámítható élőhelyi körülmények feltételezhetően perzisztens magbank meglétét teszik szükségessé, másrészt a kemény, vízhatlan maghéj megléte is erre utalhat. Emellett egy közelrokon fajnál (*A. neglectus*) 97 éves herbáriumi magokat csíráztattak ki (Bowles et al. 1993), ami szintén e faj magjainak hosszú távú túlélőképességét valószínűsíti.

A térbeli terjedés tekintetében azt vizsgáltuk, hogy a vízimadarak általi endozoochor terjedésre való alkalmatlanság lehet-e a magyarázata az *A. contortuplicatus* ritkaságának. Kérdéseink a következők voltak: (i) Képesek-e sértetlenül átjutni az *A. contortuplicatus* magvai a vízimadarak tápcsatornáján? (ii) Megváltoztatja-e a vízimadarak tápcsatornáján való

áthaladás a sértetlenül maradt magok csírákéességét? (iii) Szimulálható-e a tápcsatornán való áthaladás csírázásra kifejtett hatása mechanikai maghéjsebzéssel (szkarifikálással)? Az időbeli terjedés vizsgálatakor célunk az volt, hogy (iv) meghatározzuk az *A. contortuplicatus* magvainak csíráztatásához megfelelő magnyugalom-megtörő kezelést; valamint hogy (v) herbáriumi gyűjteményekből származó magokon megvizsgáljuk a faj magvainak hosszú távú túlélőképességét.

3. Cianobaktériumok hatása gyepi növényfajok csírázására és megtelepedésére

A közösségszerveződés és a biotikus interakciók, mint például a facilitáció és a kompetíció vizsgálata a növényökológia legjelentősebb kutatási irányai közé tartoznak (Martorell & Freckleton 2014). A szárazföldi növényközösségeket befolyásoló tényezők vizsgálatakor viszont nagyrészt csak a növény–növény, illetve a növény–állat interakciókat veszik figyelembe, így a növények és más fotoautotróf élőlények (például cianobaktériumok) közötti kölcsönhatásokra általában jóval kevesebb figyelmet fordítanak (van der Heijden et al. 2008). A cianobaktériumok más élőlényekre gyakorolt hatásait főleg vízi ökoszisztémákban vizsgálták, annak ellenére, hogy számos szárazföldi élőhelyen is fontos elsődleges termelők és nitrogén-megkötők lehetnek (Hrouzek et al. 2011).

Szárazföldi cianobaktériumok (főleg *Nostoc* fajok) majdnem minden szikes élőhelytípusban előfordulnak. A szikes élőhelyekre többnyire szemisztatikus vagy asztatikus vízháztartás jellemző, és az ennek okán létrejövő szabad talajfelszínnek lehetővé teszik, hogy különböző *Nostoc* fajok jelentős kiterjedésű telepeket hozzanak létre. 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. Általában az algaevő fajok elleni védekezést tartják a cianotoxinok legfontosabb funkciójának, de elképzelhető az is, hogy vízinövények elleni allelopatikumokként is működnek (Mitrovic et al. 2004). A cianotoxinok és cianobakteriális kivonatok káros hatását már számos élőlénycsoport, például zooplankton fajok, vízi és szárazföldi gerincesek és gerinctelenek példáján is igazolták, a növényekre gyakorolt hatásuk viszont kevésbé kutatott, még a vízi növényfajokra gyakorolt hatásuk sem kellőképpen ismert (Mitrovic et al. 2004).

Az öntözésre használt vizek jelentős mennyiségben tartalmazhatnak cianobaktériumokat és cianotoxinokat, ezért az öntözés során a termesztett növényekre gyakorolt hatásukat már számos esetben vizsgálták (Wiegand & Pflugmacher 2005). Azonban

amellett, hogy potenciálisan fontosak lehetnek öntözött mezőgazdasági területeken, a cianobaktériumok számottevő hatással lehetnek egy sor természetes állapotú teresztris élőhelyre is. A szárazföldi cianobaktérium telepek számos különböző hatást gyakorolhatnak az edényes növényfajok megtelepedési sikerére. Egyrészt stresszelt élőhelyeken, mint például szikes gyepekben mérsékelt mennyiségű avarhoz hasonló pozitív hatással lehetnek az edényes növényekre (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).

Kutatásunk célja volt, hogy megállapítsa, a cianobaktérium telepek jelenléte befolyásolja-e az edényes növények megtelepedési sikerét, ami hatással lehet 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.

Anyag és módszer

1. Különböző megporzástípusú orchideafajok termésképzése és magprodukcója

Összesen 48 hazai orchideafaj 1015 érett, de fel nem nyílt termését gyűjtöttük össze. A terepi mintavételezés 2009-ben és 2010-ben zajlott a Kárpát-medence számos pontján, emellett 20 faj herbáriumai példányairól is gyűjtöttünk terméseket a Debreceni Egyetem Növénytan Tanszékének herbáriumában. A rendkívül apró és nagy számban termelődő magok mennyiségének meghatározására egy új módszert alkalmaztunk melynek során a termésekben található összes magot ismert mennyiségű glicerinben kevertük el, majd a glicerinből kipipettázott cseppekben fénymikroszkóp segítségével határoztuk meg a magok számát. Az egy termésben található magok száma a cseppekben talált magok számából és a cseppek a glicerin teljes térfogatához viszonyított arányából adódik. A fajok termésképzési arányáról illetve magméretéről az irodalomból gyűjtöttünk adatokat, majd a fajokat megporzástípus szerint is kategorizáltuk. A vizsgált fajok filogenetikai kapcsolatainak reprezentálására törzsfát hoztunk létre, amelyhez részben a GenBank adatbázisból nyertünk

nrITS szekvenciákat, részben pedig terepen gyűjtött levélminták felhasználásával magunk generáltuk őket. Ezután filogenetikai összehasonlító módszerek (Bayes-i filogenetikai kevert modellek) segítségével elemeztük a különböző megporzástípusú fajok virágszámát, terméskezési arányát, magméretét, valamint termésenkénti és hajtásonkénti magszámát.

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

A tekert csüdfű (*Astragalus contortuplicatus* L.) egy veszélyeztetett efemer növényfaj, amely szórványosan fordul elő szikes réteken, folyópartokon és félsivatagokban. Diszjunkt elterjedési területtel rendelkezik Eurázsia kontinentális részén, Kínától Közép-Európáig (Roskov et al. 2005). A faj időben rendszertelen felbukkanása magvainak hosszú távú perzisztenciájával és a kemény maghéj által okozott fizikai dormanciával lehet összefüggésben.

Az endozoochor terjedés vizsgálatához modellszervezetnek a tőkés récét (*Anas platyrhynchos* L., Anatidae) választottuk, amely a legnagyobb termetű és leggyakoribb hazai récefaj. 10 felnőtt egyedet választottunk ki, melyek a vizsgálat alatt különálló ketrecekben voltak elhelyezve. Minden récével 100 db *A. contortuplicatus* magot etettünk meg. Etetés után az első hét órában az ürüléket óránként összegyűjtöttük, majd pedig 21 és 45 óra elteltével gyűjtöttük össze ismét. Az ürülmintákból fénymikroszkóp alatt válogattuk ki az épen maradt magokat, majd csíráztatásos teszttel határoztuk meg az életképességüket. Két kontroll csíráztatást is végeztünk, mely során kezeletlen és mesterségesen szkarifikált magok csírázását vizsgáltuk. 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 herbáriumi magok túlélésének vizsgálatára szintén csíráztatásos módszert alkalmaztunk. Elsőként hét különböző kezelést teszteltünk, hogy meghatározzuk melyik a legmegfelelőbb a faj magvainak csíráztatására, majd a legmegfelelőbbnek bizonyult kezelést alkalmaztuk a különböző korú herbáriumi minták csíráztatásához. Az előzetes teszteket terepen gyűjtött magokból nevelt növényekről frissen gyűjtött magokon végeztük. Herbáriumból származó magokat három herbárium összesen 18 lapjáról gyűjtöttünk, a növényeket 1835 és 2013 között gyűjtöttek. A hét kezelés és a kontroll csíráztatás során kapott csírázási arányokat egyszempontú ANOVA és Holm-Sidak teszt használatával

hasonlítottuk össze; a herbáriumi magok kora és a csírázási aránya közötti kapcsolatot lineáris regresszióval vizsgáltuk.

3. *Cianobaktériumok hatása gyepi növényfajok csírázására és megtelepedésére*

Az irodalmi keresést a Google Scholar keresőprogramban végeztük, a „cyanobacteria” AND „toxin” AND („plant growth” OR „germination”) keresési algoritmusok használatával. 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 és (iv) kezeletlen kontroll csíráztatással való összehasonlítás.

A csíráztatásos tesztekhez a Hortobágyi Nemzeti Park területén gyűjtöttünk *Nostoc* (cianobaktérium) telepeket, melyekből izolálás és tenyésztés után 20 g/L koncentrációjú vizes oldatot készítettünk. A tesztekhez szikes gyepök hét jellemző fajtát (*Agrostis stolonifera*, *Aster tripolium* ssp. *pannonicus*, *Beckmannia eruciformis*, *Hordeum hystrix*, *Lepidium ruderale*, *Plantago schwarzenbergiana* és *Puccinellia limosa*) választottuk ki, valamint egy szikes gyepökben inváziós adventív fűfajt (*Hordeum jubatum*) és egy könnyen csírázó évelő kétszikűt (*Trifolium repens*). Kétféle kezelést alkalmaztunk: (i) *Nostoc* kivonatot tartalmazó csapvízzel történő öntözés, (ii) csapvízzel történő öntözés (kontroll). A kísérlet végén (5. hét végén) feljegyeztük a csíranövények számát, majd meghatároztuk nedves- és száraz tömegüket, szárazanyag-tartalmukat és hajtáshosszukat. A kezelés és a faji identitás csírázásra és növekedésre gyakorolt hatását általánosított lineáris modellel (GLM) teszteltük. Fajon belül a kezelések közötti szignifikáns különbségek kimutatására t-tesztet alkalmaztunk.

Eredmények

1. Különböző megporzástípusú orchideafajok termésképzése és magprodukciója

Az egyes taxonok termésenkénti magszáma 910 és 19 726 szélső értékek között változott. A megtévesztő fajok átlagosan kétszer annyi magot termeltek, mint a nektártermelő fajok. A hajtásonkénti teljes magszám 4379 és 178 710 értékek között mozgott. A legnagyobb hajtásonkénti teljes magszámot a megtévesztő fajok esetében tapasztaltuk, de a megporzástípusok között tapasztalható különbség nem volt olyan jelentős, mint a termésenkénti magszámok esetében.

A megporzástípus szignifikáns hatást gyakorolt a termésképzési arányra: a megtévesztő fajok termésképzési arányát szignifikánsan alacsonyabbnak találtuk, mint a nektártermelőkéét. A megporzástípus nem volt hatással az ezermagtömegre, viszont termésenkénti magszámot befolyásolta: a megtévesztő fajoknál szignifikánsan magasabb termésenkénti magszámot tapasztaltunk. A virágszámot befolyásolta a megporzástípus: az autogám fajok szignifikánsan kevesebb virággal rendelkeznek, mint a nektártermelők; viszont nincs különbség a nektártermelő és megtévesztő fajok virágszámában. A megporzástípus hajtásonkénti magszámra gyakorolt hatását is elemeztük, de azt találtuk, hogy nincs szignifikáns különbség a különböző megporzástípusú fajok teljes magszáma között. Az élőhely-preferencia és a növekedési típus nem volt hatással egyik vizsgált változóra sem.

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

Mind a 10 tőkés réce egyed ürülékében megtalálhatók voltak az *A. contortuplicatus* magvai, de az épen átjutott magok száma nagy variabilitást mutatott (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). 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). Az átjutott magok csírázási aránya (29,3%) szignifikánsan magasabb volt, mint a kezeletlen kontroll magoké (0,7%), de szignifikánsan alacsonyabb, mint a mesterségesen szkarifikált magoké (97,3%).

A frissen gyűjtött *A. contortuplicatus* magok esetében a legmagasabb csírázási arányt mechanikai szkarifikáció után fényen történő csíráztatás esetén tapasztaltuk, ennek

megfelelően ezt a 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. A lineáris regresszió alapján szignifikáns negatív korreláció volt a magok kora és csírázási aránya között ($r = -0,643$), az illesztett egyenes egyenlete alapján pedig a magok elméleti maximum életképessége 309 évnek adódott. A csíráképes magokból mindkét vizsgálatban sikerült egészséges felnőtt egyedeket nevelni, amelyek megporzóktól elzárva (tehát autogámia útján) termést is érleltek.

2. *Cianobaktériumok hatása gyepi növényfajok csírázására- és megtelepedésére*

A keresési kritériumoknak összesen 45 tanulmány felelt meg. Ezek a tanulmányok 8 növénycsalád összesen 27 fajával foglalkoztak. A legtöbb vizsgálat eredménye azt mutatta, hogy a cianotoxinok és cianobaktérium kivonatok koncentrációfüggő negatív hatást gyakorolnak a vizsgált növények csírázására és/vagy növekedésére, csak néhány esetben találtak pozitív, illetve nem szignifikáns hatást.

A faji hovatartozás a szárazanyag tartalom kivételével minden változóra szignifikáns hatással volt, a *Nostoc* kivonattal való kezelés pedig a száraz tömeg kivételével minden más változóra szignifikáns hatást gyakorolt. A faji hovatartozás és a kezelés interakciója csak a csírázási arányra és a nedves tömegre gyakorolt szignifikáns hatást. A kivonattal kezelt magok csírázási aránya öt faj esetében volt szignifikánsan alacsonyabb, mint a kontroll magok csírázási aránya. A legtöbb fajnál nem találtunk szignifikáns különbséget a kezelt és kontroll növények nedves- és száraz tömege, valamint hajtáshossza között, kivéve a *Hordeum jubatum*-ot, ahol mindhárom változó tekintetében szignifikánsan alacsonyabb értékeket tapasztaltunk a *Nostoc* kivonattal kezelt növények esetében.

Következtetések

1. Különböző megporzástípusú orchideafajok termésképzése és magprodukcója

A korábbi eredményekkel egyezően (Neiland & Wilcock 1998) azt találtuk, hogy a megtévesztő orchideafajok termésképzési aránya szignifikánsan alacsonyabb, mint a nektártermelőké. A különböző megporzástípusok által elért hajtásonkénti magszámok között azonban nem találtunk szignifikáns különbséget. Mindez arra utal, hogy az alacsonyabb termésképzési arány nem feltétlenül jelent csökkent reprodukciós sikert, mivel a termésenkénti nagyobb magszámmal a megtévesztő orchideafajok képesek hatékonyan kompenzálni a lecsökkent megporzási sikerüket.

A megtévesztő 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 megtévesztő 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 megtévesztő 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 (Sonkoly et al. 2016).

Fontos kérdés marad azonban e magprodukcións mintázat eredete és fennmaradása. 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). Ez esetleg azt jelentheti, hogy a nektártermelő és megtévesztő 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 e megporzási rendszerek hogyan fognak alkalmazkodni egy változó világ kihívásaihoz.

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

Eredményeink azt mutatják, hogy a ritka tekert csüdfű (*A. contortuplicatus*) magjait a récék hatékonyan terjeszthetik. A récék által elfogyasztott magok egynegyede épségben jutott át a madarak tápcsatornáján, melyek több mint negyede megőrizte csírákéességét is. A magok egy része több mint 21 órán keresztül maradt a tápcsatornában. A tőkés réce maximális repülési sebessége körülbelül 78 km/h, így a több mint 21 órán keresztül a tápcsatornában maradó magok akár 1600 km távolságra is szállíthatódnak a vonuló madarak segítségével.

Eredményeink alapján megállapítható, hogy a vizes élőhelyekhez köthető növényfajok ritkaságát nem szükségszerűen a korlátozott terjedési képességük okozza. Az *A. contortuplicatus* magyarországi elterjedése értelmezhető annak bizonyítékaként is, hogy a faj erősen függ a víz általi terjesztéstől, és a különböző vízgyűjtő területek közötti terjedési képessége limitált. Eredményeink azonban arra utalnak, hogy a faj magvai alkalmasak lehetnek a vízimadarak általi endozoochor terjedésre is. 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 rendszerek területén (Molnár V. et al. 2015a).

A mesterségesen szkarifikált magok magasabb csírázási arányt mutattak, mint a kezeletlenek. Eredményeink arra mutatnak rá, hogy természetes körülmények között valószínűleg két magnyugalmat megtörő mechanizmus egymással párhuzamosan működhet ennél a fajnál. A kemény maghéj megsérülhet egyrészt a folyóvízi hordalék surló hatása következtében, másrészt a magokat elfogyasztó vízimadarak tápcsatornájában az emésztőnedvek kémiai vagy a zúzókövek mechanikai hatása által. Vizsgálatunk kimutatta, hogy a vízimadarak nem csak széles elterjedési területű, gyakori növényfajokat terjeszthetnek, hanem ritka, limitált elterjedési területű fajok, például az *A. contortuplicatus* magvai is hatékonyan terjedhetnek általuk. A ritkaságért tehát számos növényfaj esetében sokkal inkább a speciális élőhelyi igények tehetőek felelőssé, mint a limitált terjedőképesség.

Több mint 100 éves gyűjtésből származó magok életképességét már nyolc család 19 nemzetségben kimutatták, összesen 23 fajnál. Ezek 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 (Molnár V. et al. 2015a). Eredményeink tehát megerősítették azon előfeltételezésünket, miszerint az *A.*

contortuplicatus magvai rendkívül hosszú ideig képesek megőrizni életképességüket, emellett pedig azt is kimutattuk, hogy a faj képes az önbeporzásra. A magok elméleti maximális életképessége 309 évnél adódott, ami arra utalhat, hogy akár még idősebb életképes magok is előkerülhetnek herbáriumokból.

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.

3. Cianobaktériumok hatása gyepi növényfajok csírázására és megtelepedésére

Szisztematikus irodalmi keresésünk szerint eddig 45 cikk foglalkozott toxikus cianobaktériumok szárazföldi növények csírázásra és/vagy növekedésére gyakorolt hatásával. Ezek a tanulmányok azonban csak haszonnövényekkel, illetve néhány esetben gazdasági szempontból jelentős gyepi növényfajokkal (*Festuca rubra*, *Lolium perenne* és *Trifolium repens*) foglalkoztak. Ezek a 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 arra utalnak, 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 kompetíciót is. Eredményeink arra is utalnak, hogy a *Nostoc* fajok biotikus filterként funkcionálhatnak, ami által fontos szerepük lehet annak meghatározásában, hogy a lokális fajkészlet mely fajai képesek megtelepedni és tartósan fennmaradni az adott közösségben (Díaz et al 1998). A csírázásra és növekedésre gyakorolt legerősebb negatív

hatást az adventív és invazív fűfaj, a *Hordeum jubatum* esetében tapasztaltuk. Ez alapján ez a faj valószínűleg nem adaptálódott a lokálisan előforduló *Nostoc* allelopatikus hatásához, ami megfékezheti a faj kolonizációját a magas *Nostoc* borítással rendelkező természetes szikes gyepekben.

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; 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.

Új tudományos eredmények

1. Egy újonnan bevezetett számlálási módszer alkalmazásával 48 hazai orchideafaj termésenkénti magszámát határoztuk meg, illetve összeállítottunk egy adatbázist e fajok termésképzési arányáról, virágszámáról, ezermag-tömegéről, valamint termésenkénti- és hajtásonkénti magszámáról.
2. Igazoltuk, hogy a termésképzési arány önmagában nem elegendő az orchideafajok reprodukciós sikerének becslésére, mivel a megtévesztő megporzású orchideafajok termésenkénti nagyobb magszámukkal hatékonyan kompenzálják alacsonyabb termésképzési arányukért.
3. Megállapítottuk, hogy a megtévesztő fajok termésenkénti nagyobb magszáma azt eredményezi, hogy a hajtásonkénti teljes magszámban nincs különbség a megporzástípusok között, ami megmagyarázhatja a megtévesztő stratégia sikerességét.
4. Kimutattuk, hogy a veszélyeztetett *Astragalus contortuplicatus* magjai képesek túlélni a récék tápcsatornáján való átjutást.
5. Megállapítottuk, hogy a récék tápcsatornáján való átjutás jelentősen megnöveli az *A. contortuplicatus* magjainak csírázási arányát a kezeletlen kontroll magokhoz képest, ami alapján a faj alkalmas a vízimadarak általi endozoochor terjedésre.
6. Meghatároztuk az *A. contortuplicatus* magjainak csíráztatásához legmegfelelőbb magnyugalom-megtörő kezelést
7. Igazoltuk, hogy az *A. contortuplicatus* magjai rendkívül hosszú ideig, akár 131 évig is megőrzik életképességüket a herbáriumokban, ami alapján a herbáriumok és maggyűjtemények alkalmasak lehetnek a veszélyeztetett vagy kipusztult fajok genetikai állományának megőrzésére.
8. Összegyűjtöttük és értékeltük a 100 évesnél idősebb, biológiai gyűjteményekből (herbáriumokból, maggyűjteményekből) származó csíráképes magok csírázásával kapcsolatos irodalmi adatokat.
9. Összegyűjtöttük és értékeltük a toxikus cianobaktériumok szárazföldi hajtásos növények csírázására és növekedésére gyakorolt hatásáról rendelkezésre álló tanulmányok eredményeit.
10. Kimutattuk, hogy a toxikus *Nostoc* kivonat szikes gyepek fajainak csírázási és megtelepedési sikerére fajspecifikus hatást gyakorol, így a *Nostoc* telepek jelenléte hatással lehet a szikes gyepek szerkezetére, fajösszetételére és diverzitására.

Introduction

Biodiversity – besides providing enormous direct economic benefits for humans – plays an essential role in regulating the function and stability of ecosystems. Biodiversity has attracted attention worldwide, partly because of the growing awareness of its importance, and partly due to its outstanding depletion.

The rapidly expanding human population resulted in increased resource exploitation and severe land use changes. This resulted in the fragmentation of habitats and ecosystems, which is considered to be the leading cause of biodiversity loss. Due to the widespread destruction of natural habitats rapid population declines and extinctions of species have been reported worldwide (Singh 2002). Besides biodiversity crisis, global climate change is also taking place at an unprecedented rate. Biological effects of this global change have been demonstrated in case of several organisms, as the alteration of climate often causes shifts in the phenology of species (e.g. Molnár V. et al. 2012). This phenomenon can lead to phenological mismatches between plants and their pollinators, which – along with the massive decline of pollinator populations – also contributes to the recent pollination crisis (Biesmeijer et al. 2006), which will presumably result in further biodiversity loss.

The exceeding loss of biodiversity have led to actions aiming to assess and conserve biodiversity, both at regional and global levels (Koh et al. 2004). Despite the growing volume of literature, concrete data, theories and methodologies are lacking in all aspects of biodiversity, and key processes and phenomena in this topic are not yet understood adequately. Among other things, the role plant reproductive traits play in the maintenance of biodiversity is not yet appropriately explored. Accordingly, in my dissertation I aim to explore the role of reproductive traits in plant life cycle and in the maintenance of biodiversity.

Case studies

1. Fruit- and seed production of orchids with different pollination types

Reproduction in plants requires transfer of pollen from male to female parts, which is often achieved by enlisting animal pollinators, such as insects, bats or birds. Most plants attract pollinators by supplying them with food, typically nectar and/or pollen. Some plants, however, do not provide any reward but rely on deception, e.g. by mimicking the flowers of

nectar-rewarding species or the females of insect pollinators. Floral deception evolved independently in at least 32 angiosperm plant families and is especially common in orchids, where more than one third of the species (>6500 species) is pollinated deceptively (Girord *et al.* 2002). Pollinators quickly learn to identify non-rewarding flowers. Thus, pollination success in deceptive orchids is substantially lower than in nectar-rewarding ones. According to Neiland & Wilcock (1998) the mean fruit-set (the proportion of flowers that develop into fruits) of non-rewarding species in Europe is 27.7%, which is significantly lower than the mean fruit-set of rewarding species, 63.1%.

Low pollination success is usually considered to equal low reproductive success, since fruit-set is generally used as the sole measure of reproductive success in orchids (Neiland & Wilcock 1998;). However, low pollination success might be compensated by at least three mechanisms: producing (i) more flowers, (ii) larger seeds or (iii) more seeds per fruit. This 'compensation hypothesis' has not been tested to date, partly because of methodological reasons: orchids have extremely light dust seeds produced in very high numbers and the unusually high number of minute and low-weight seeds causes difficulties in the estimation of seed production (Arditti & Ghani 2000).

Our aim was to test the 'compensation hypothesis', which predicts that, if compensation for reduced fruit-set occurs in deceptive orchids, these species should have (i) more flowers and/or (ii) larger seeds and/or (iii) more seeds per fruit than nectar-rewarding ones.

2. *The dispersal of the seeds of Astragalus contortuplicatus L. in space and time*

Waterbirds, particularly the members of the family Anatidae (ducks, geese and swans) play an especially important role in the dispersal of plants lacking a fleshy fruit (Green *et al.* 2002). In a recent review (Brochet *et al.* 2009) propagules of 223 plant species were recorded within the digestive tract and in the faeces of four dabbling duck species (*Anas* spp.) in Europe. The majority of these plant species are common with broad distributions covering a wide latitudinal range across migratory flyways. The potential for zoochory of plant species having a sporadic distribution remains largely unexplored, and it is unclear to what extent a limited distribution can indicate a poor capacity for endozoochory.

Long-term viability of seeds has crucial importance in maintaining biodiversity in plant communities (Thompson 1997), because it enables plants to survive unfavourable

abiotic and biotic conditions, especially in stressed or disturbed habitats (Thompson et al. 1998). Long-term seed viability is especially crucial for short-lived species, since persistent seed banks can buffer yearly fluctuations in establishment and seed production, and enable the preservation of high genetic diversity both in space and time (Fenner & Thompson 2005). Although dry seed storage conditions in natural history collections may be far from optimal, several studies have shown the long-term viability of seeds of herbarium specimens (e.g. Godefroid et al. 2011). Consequently, herbaria can be used as resources in the recovery of threatened or extinct plant species (Godefroid et al. 2011). There are several reasons to assume that the seeds of *A. contortuplicatus* can retain their viability for prolonged time periods. On the one hand, the highly variable, unpredictable habitat of the species presumably means that possessing a persistent seed bank is necessary for this species. On the other hand, it is also indicated by the hard, water-impermeable seed coat of its seeds. Moreover, Bowles et al. (1993) reported the viability of the seeds of a close relative (*A. neglectus*).

In case of the study about dispersal in space we aimed to investigate whether limited capacity for endozoochorous dispersal by waterfowl could explain the sporadic distribution of this rare plant species. We asked (i) whether the seeds of *A. contortuplicatus* can survive passage through the guts of migratory birds, (ii) whether gut passage changes the germination response of intact seeds, and (iii) whether the effects of gut passage on germination can be simulated by mechanical scarification. In the study about dispersal in time our aim was (iv) to determine the best dormancy breaking method for *A. contortuplicatus*, and (v) to study how long the seeds can retain their viability in herbarium collections.

3. Effects of cyanobacteria on the germination and establishment of grassland plants

Community assembly and biotic interactions such as facilitation and competition are among the most important topics of plant ecology (Martorell & Freckleton 2014). However, when studying factors that affect terrestrial plant communities, mainly the effects of plant–plant or plant–animal interactions are considered; interactions with photoautotroph organisms other than vascular plants (e.g. cyanobacteria) are mostly overlooked (van der Heijden et al. 2008). While the effects of cyanobacteria on other organisms were mostly studied in aquatic ecosystems; they are important as primary producers and nitrogen-fixers in numerous terrestrial habitats as well (Hrouzek et al. 2011).

Terrestrial cyanobacteria (mostly *Nostoc* species) occur in almost every alkali habitat types. They are characterized with a fluctuating moisture regime, which causes the appearance of bare soil surfaces enabling *Nostoc* species to form colonies of considerable size. *Nostoc* species are filamentous cyanobacteria of both aquatic and terrestrial habitats, where they form microscopic or macroscopic colonies. Cyanobacteria produce a wide variety of toxins called cyanotoxins. Defence against planktivores is usually thought to be the main function of cyanotoxins, but it is also conceivable that they function as allelochemicals against aquatic plants (Mitrovic et al. 2004). Adverse effects of cyanotoxins and cyanobacterial extracts have been demonstrated in case of various organisms, such as aquatic and terrestrial vertebrates, invertebrates and zooplankton. However, their effects on plants have not been studied thoroughly, not even in the case of aquatic species (Mitrovic et al. 2004).

Reaction of terrestrial crop plants to cyanotoxins and cyanobacteria attained some interest among researchers, as the water bodies used for irrigation can contain a significant amount of cyanobacteria (Wiegand & Pflugmacher 2005). Besides being potentially important in irrigated croplands, cyanobacteria can have considerable impact on a number of natural terrestrial habitats. Colonies may have various effects on the establishment success of vascular plants. On the one hand, in stressed environments such as alkali grasslands they can facilitate vascular plants in a way somewhat similar to that of a moderate amount of litter (Butterfield 2009). On the other hand, via the production of a variety of allelopathic compounds (Codd 1995) they can also have negative effects on the species of natural terrestrial communities, which are presumably similar to the previously detected adverse effects of cyanobacteria on a number of terrestrial crops (Saqrane & Oudra 2009).

Our aim was to investigate whether the the presence of cyanobacterium colonies can alter community structure and diversity via decreasing the establishment success of vascular plants. Thus, we aimed (i) to gather the results of previous studies about the effects of cyanotoxins on the germination and growth of terrestrial plants, and (ii) to test the chemical effects (i.e. excluding potential physical effects) of a *Nostoc* extract on the germination and seedling growth of selected species occurring in alkali habitats.

Materials and methods

1. Studying the compensation of deceptive orchids for their low fruit-set

We collected altogether 1015 mature, but intact fruits of 48 orchid species. Field sampling took place during 2009 and 2010 in several locations across the Pannonian ecoregion. We also collected fruits from herbarium specimens in the herbarium of the Department of Botany, University of Debrecen. The huge amount in which the extremely small seeds are produced causes difficulties in the quantification of the seed production. We eliminated these difficulties by using a new method. We placed the whole amount of seeds found in a fruit into a known volume of glycerine, and after stirring it up we pipetted 10 drops onto object slides. After counting the seeds in each drop, the number of seeds in a fruit was assessed based on the counted seed numbers in the drops and the proportion of the drops to the whole volume. We obtained fruit-set and thousand-seed weight data for these species from the literature, then we categorised them based on pollination type.

In order to provide a phylogenetic framework for the studied species we generated a phylogenetic tree based on nrITS sequences which were obtained from the GenBank database or we generated them newly, using field-collected leaf samples. Then we compared species with different pollination types in terms of flower number, seed size (thousand-seed weight) and capsular seed number (number of seeds per fruit) using phylogenetic comparative methods (Bayesian Phylogenetic Mixed Models).

2. The dispersal of the seeds of *Astragalus contortuplicatus* L. in space and time

Astragalus contortuplicatus L. is an endangered, ephemeral plant species, occurring sporadically in salt meadows, river banks and semideserts. It has a disjunctive distribution range across continental Eurasia, from China to Central Europe (Roskov et al. 2005). The irregular temporal pattern of its emergence may be related to the long-term persistence of its seeds and to physical dormancy caused by the hard, water-impermeable seed coat (Molnár V. et al. 2015a).

For studying the endozoochorous dispersal of its seeds we used the mallard (*Anas platyrhynchos* L., Anatidae), which is the most common duck species in Hungary. Ten adult mallard individuals were used, which were housed in separate cages during the study. All ten

birds were force-fed with 100 seed of *A. contortuplicatus*, which we collected in September 2012, near Tiszaroff, Hungary. Droppings were collected from the foils underneath the cages every hour for the first seven hours, as well as 21 and 45 hours after feeding.

Intact seeds were selected from the faecal samples under a light microscope, then we tested their viability using the germination method. As control we also tested the germination of untreated and mechanically scarified seeds. Two-sample t-tests were used to compare the germination of retrieved seeds with the germination of control and scarified seeds. The relationship of retention time and germination rate was analysed using linear regression.

For studying the viability of seeds from herbaria we also used the germination method. To obtain the highest dormancy breaking and germination percentage we tested seven dormancy breaking methods on freshly harvested seeds, and the most proper method was selected. We used the selected treatment for testing the viability of seeds of variously aged herbarium specimens. We tested the dormancy-breaking methods on seeds extracted from fruits of cultivated plants raised from field-collected sees. We were able to collect seeds from altogether 18 herbarium sheets which were collected between 1835 and 2013. Germination percentages of the seven treatments and the control germination tests were compared using One Way ANOVA and Holm-Sidak tests. The relationship between age and viability of seeds obtained from the herbarium specimens were analysed with linear regression.

3. Effects of cyanobacteria on the germination and establishment of grassland plants

We conducted a systematic literature search in Google Scholar, using the search term „cyanobacteria” AND „toxin” AND („plant growth” OR „germination”). Inclusion criteria were the followings: (i) treatment with cyanotoxin or toxic cyanobacterial extract, (ii) dealing with terrestrial vascular plant(s), (iii) measurement of the effects on seedling growth and/or germination and (iv) comparison with untreated control.

For the germination tests we collected terrestrial *Nostoc* colonies in the Hortobágy National Park, Hungary. After the isolation and culturing of the *Nostoc* species we prepared a 20 g L⁻¹ water extract. Seven characteristic species of alkali grasslands (*Agrostis stolonifera*, *Aster tripolium* ssp. *pannonicus*, *Beckmannia eruciformis*, *Hordeum hystrix*, *Lepidium ruderale*, *Plantago schwarzenbergiana* and *Puccinellia limosa*) were selected for the tests. In addition, we also selected an invasive grass (*Hordeum jubatum*) recently invading alkali grasslands in the study region and an easily germinating perennial forb (*Trifolium repens*).

Two treatments were used: (i) watering with tap water containing *Nostoc* extract, and (ii) watering with only tap water (control treatment). At the end of the experiment (after 5 weeks) we counted and removed the seedlings, and measured their fresh- and dry weight, dry weight content and shoot length. We tested the effect of treatments and species identity on germination and seedling growth by Generalized Linear Models (GLMs). To indicate significant differences ($p < 0.05$) in dependent variables between treatments within a species t-tests were used.

Results

1. Fruit- and seed production of orchids with different pollination types

Capsular seed numbers ranged from 910 to a maximum of 19,726. On average, deceptive species set about two times as many seeds in a capsule as nectar-rewarding ones. Seed numbers per shoot ranged from 4,379 to 178,710. The highest seed number per shoot was recorded for deceptive species, but the difference between the pollination types was not as pronounced as in the case of capsular seed numbers.

Pollination type had a significant effect on fruit-set: the fruit-set of deceptive species was found to be significantly lower than that of nectar-rewarding ones. Pollination type had no effect on and thousand-seed weight, but significantly affected capsular seed number, as capsular seed numbers of deceptive species were found to be significantly higher than that of nectar-rewarding ones. Flower number was affected by pollination type as autogamous species had significantly fewer flowers than nectar-rewarding ones, but there was no difference between the flower number of nectar-rewarding and deceptive species. We also analysed the effect of pollination type on seed number per shoot, but we found no difference between the seed number per shoot of different pollination types. Habitat preference and growth habit had no effect on any of the studied variables.

*2. The dispersal of the seeds of *Astragalus contortuplicatus* L. in space and time*

Seeds of *A. contortuplicatus* were found in the faeces of each of the 10 mallards, but the number of intact seeds retrieved varied highly among individuals (median \pm SD = 15.5 \pm 19.3, range: 4–53). In total, 24.7% of all seeds fed (247 out of 1000) were retrieved apparently

intact. From the total of 247 seeds retrieved, 66 (26.7%) germinated. Each mallard passed at least one germinable seed, but the number of germinable seeds varied highly among individuals (median \pm SD = 5.0 \pm 5.7, range: 1–20). The proportion of retrieved seeds that germinated (26.7%) was significantly higher ($p < 0.0001$) than that of untreated control seeds (0.5%), but was significantly lower ($p < 0.0001$) than that of artificially scarified seeds (96.0%). Seeds retrieved from the droppings of mallards germinated readily and developed into healthy mature plants, which flowered richly and developed fruits.

In the case of freshly harvested seeds the highest germination percentage was detected after scarification and light treatment during germination. Thus, we used this treatment for inducing the germination of the seeds from herbarium specimens. Viable seeds were found for the half of the 18 tested herbarium specimens during the tests. The highest viability (56.3%) was detected in the youngest, 3-year-old samples, but surprisingly similarly high viability (53.3%) was detected also for the 103-year-old sample. The oldest viable seeds were 131 years old. Linear regression showed a significant negative correlation between the age and the germination percentage of the samples ($R = -0.643$, $p < 0.001$). Based on the equation of linear regression the calculated maximum of viability of seeds was 309 years. Seeds originated from herbarium specimens also germinated readily and developed into healthy mature plants, which produced flowers and ripe fruits without any pollinators, i.e. autogamously.

3. Effects of cyanobacteria on the germination and establishment of grassland plants

We found 45 studies that met the inclusion criteria. Altogether, these studies dealt with 27 species from eight plant families. Most studies reported that cyanotoxins and extracts have concentration-dependent negative effects on the germination and/or growth of the studied plants. A few studies reported no significant effect or positive effects.

Species identity had a significant effect on each measured variable except the dry matter content, and *Nostoc* treatment on each variable except dry weight. Their interaction had a significant effect only on germination rate and the fresh weight of seedlings. Germination rate of five species was significantly lower in the *Nostoc* extract treatment compared to the control.). In most cases no significant differences were detected in seedling fresh and dry weight and shoot length between treated and control except for *Hordeum jubatum*, where for both three features significantly lower values were detected in the treated pots.

Conclusions

1. Fruit- and seed production of orchids of different pollination types

Consistent with previous studies (Neiland & Wilcock 1998), we found that deceptive orchids have significantly lower fruit-set than nectar-rewarding taxa. However, our findings suggest that this does not necessarily equal low reproductive success, since deceptive taxa can effectively compensate for their reduced pollination success by producing more seeds per fruit. As a result, total seed numbers per shoot recorded in this study did not differ between pollination types.

There are known benefits of deceptive pollination, such as (i) lower energy expenditure due to the lack of nectar production and (ii) higher genetic variability due to decreased probability of geitonogamous pollination (Jersáková et al. 2006). Jersáková et al. (2006) also admitted that despite these benefits, the evolutionary stability of this strategy is hard to explain, as, at least when pollinators are scarce, mutations for nectar production would easily spread through the whole population. The benefits mentioned above together with the seed production patterns we found in the present study can at least partly explain why deceptive strategies are so widespread in the orchid family. It also points out that multiple aspects of reproductive output need to be taken into account to fully evaluate the reproductive success of an evolutionary strategy (Sonkoly et al. 2016).

However, the origin and maintenance of these patterns of seed production remains an important question. Many plant populations can be severely affected by the observed pollinator declines (Biesmeijer et al. 2006) and a diverging phenology of plants and their pollinators due to climate change (Kudo & Ida 2013). Phenological mismatch may affect deceptive orchids especially strongly (Molnár V. et al. 2012). This could mean that some of the differences between nectar-rewarding and deceptive orchids that we observe today could be a recent phenomenon caused by climate change or pollinator decline, although evidence for such a link is lacking to date (see Molnár V. et al. 2015b). How these pollination systems will cope with the challenges of a changing world remains an important question.

2. The dispersal of the seeds of *Astragalus contortuplicatus* L. in space and time

Our study demonstrates that the rare milkvetch *A. contortuplicatus* has a high potential for endozoochory by Anatidae. A quarter of seeds ingested by ducks were retrieved intact, and of these more than a quarter retained their germinability. Some of the seeds were retained in the digestive system for more than 21 hours. The mallard has a maximum flight speed of around 78 km/h. Thus, seeds retained for more than 21 hours in their digestive system can potentially travel as far as 1,600 km inside the digestive tract of migrating birds.

According to our results, rarity of a wetland-associated plant species is not necessarily an indication of dispersal limitation. The distribution of *A. contortuplicatus* in Hungary could easily be interpreted as evidence that the species is strongly dependent on dispersal via water (hydrochory), with a poor ability to disperse between hydrological catchments. However, our results indicate that the species has a high potential for long-distance dispersal of seeds by waterfowl between catchments, which is likely to explain its sporadic presence in different catchments (Molnár V. et al. 2015).

Artificially scarified seeds had higher germination percent than untreated seeds. Our results suggest two physical dormancy-breaking mechanisms are likely to operate in nature. First, the hard seed coat of *A. contortuplicatus* may be degraded by abrasion caused by alluvial sediment during floods. Second, the seed coat may be damaged by the mechanical effect of grit and/or the chemical effect of digestive enzymes within the gizzard of waterfowl that ingest the seeds. This study demonstrates that waterfowl can disperse not only widely distributed, common plants (such as most of those listed by Brochet et al. 2009), but rare plants with a limited distribution, such as *A. contortuplicatus* also has a high potential to be dispersed by them. For many such plant species, specific habitat requirements are more likely to explain rarity than dispersal limitation.

Viability of more than 100 years old seeds stored in biological collections (herbaria and seed collections) have been recorded several times previously, for 23 species of 19 genera representing eight plant families. Of these 23 species 12 belong to the *Fabaceae*, but most of them are tropical or subtropical shrubs and trees. Thus, these are the oldest seeds of a herbaceous legume that germinated, and regarding all species this record is the 9th oldest from a biological collection. In addition, we showed that species has a high selfing ability. The theoretical viability of 309 years predicted by the linear regression indicates that even older viable seed may be in other herbaria.

From a conservation point of view, the extremely long-term viability of its seed means that the conservation of *A. contortuplicatus* can be effectively supported by seeds stored in collections. Our results suggest that its seeds from herbarium specimens can be successfully used in *ex situ* conservation for subsequent reintroduction and population reinforcement. Plants originated from seeds of herbarium specimens can be reintroduced to the same localities where the given herbarium specimen was collected, as these can be localised relatively easily, this way ensure that reintroduced populations are well-adapted to local environmental conditions. Our results also suggest that herbarium collections should be analysed in this respect, especially for other hard-coated species.

3. Effects of cyanobacteria on the germination and establishment of grassland plants

According to our literature search, until now altogether 45 papers dealt with the effects of toxic cyanobacteria on the germination and growth of terrestrial plants. However, these studies dealt with crop plants and another few economically important grassland species (*Festuca rubra*, *Lolium perenne* and *Trifolium repens*). They were focused mostly on sites and species contaminated by cyanotoxins via spray irrigation with cyanobacteria-containing water (Wiegand & Pflugmacher 2005). Even though there are several papers examining the chemical effects of cyanobacteria on terrestrial plants, their effects on the natural flora and plant communities have remained unclear.

Our results suggest that the presence of *Nostoc* colonies may affect the establishment of grassland species. We found that the effect of the *Nostoc* extract was species-specific, which suggests that *Nostoc* species can be an indirect driver of the interspecific competition between grassland plants. Our results also suggest that *Nostoc* species can have an important role in biotic filtering and in determining which species of the local species pool can be assembled into the community (Díaz et al 1998). We observed the most severe adverse effects in the germination and establishment of the adventive, invasive grass *Hordeum jubatum*. This indicates that this species is probably not adapted to the allelopathic effects of the studied *Nostoc* species, which may restrain its colonization in natural grasslands with high amount of terrestrial *Nostoc* colonies.

The potential effects of cyanobacterium colonies on grassland vegetation and their role in vegetation dynamics has been largely overlooked so far. Although a lot of other factors must be kept in mind when assessing the effects of cyanobacteria, our results draw attention

to the fact that some primarily aquatic organisms like cyanobacteria should also be considered in evaluating plant establishment in terrestrial ecosystems where they occur. The interaction of terrestrial plants and cyanobacteria can even change the outcome of plant-plant interactions, through which it can play an important role in shaping diversity, species composition and structure of natural plant communities.

New scientific results

1. By using a new method we quantified seed production in 1015 fruits of 48 orchid taxa, and we compiled a database containing the fruit-set, flower number, thousand-seed weight, and seed number per fruit and per shoot of these species.
2. We demonstrated that fruit-set in itself is not sufficient to evaluate the reproductive success of orchids, as deceptive species can effectively compensate for their lower fruit-set by producing significantly more seeds per fruit.
3. We showed that due to the higher capsular seed number of deceptive orchids there is no difference in the seed number per shoot of different pollination types, which can explain why deceptive strategies are so widespread in this family.
4. We confirmed that the seeds of *Astragalus contortuplicatus* are able to survive passage through the guts of mallards.
5. We demonstrated that passage through the guts of mallards significantly improves the germination of *A. contortuplicatus* seeds compared to untreated control seeds, thus this species has a high potential for endozoochorous dispersal by waterbirds.
6. We determined the best dormancy-breaking method for the germination of *A. contortuplicatus* seeds.
7. We confirmed that *A. contortuplicatus* seeds can retain their viability for up to 131 years in herbaria, and that herbaria can be used as resources for saving endangered or extinct plant species.
8. We compiled and assessed the literature records of the germination of more than 100 years old seeds originating from biological collections.
9. We compiled and assessed existing knowledge about the effects of toxic cyanobacteria on the germination and seedling growth of terrestrial plants.
10. We demonstrated the species-specific effect of a *Nostoc* (Cyanobacteria) extract on the germination and seedling growth of species of alkali grasslands, through which the presence of *Nostoc* colonies can affect the structure, composition and diversity of alkali grasslands.

Irodalomjegyzék/References

- Arditti, J. & Ghani, A.K.A. 2000. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. *New Phytologist* 145: 367–421.
- 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.
- 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.
- Butterfield, B.J. 2009. Effects of facilitation on community stability and dynamics: synthesis and future directions. *Journal of Ecology* 97: 1192–1201.
- Codd, G.A. 1995. Cyanobacterial toxins: Occurrence, properties and biological significance. *Water Science Technology* 32: 149–156.
- Díaz, S., Cabido, M. & Casanoves, F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9: 113–122.
- Fenner, M. & Thompson, K. 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- 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. & Vanderborght T. (2011): Testing the viability of seeds from old herbarium specimens for conservation purposes. *Taxon* 60: 565–569.
- Green, A.J., Figuerola, J. & Sánchez, M.I. 2002. Implications of waterbird ecology for the dispersal of aquatic organisms. *Acta Oecologica* 23: 177–189.
- Hrouzek, P., Tomek, P., Lukešova, A., Urban, J., Voloshko, L., Pushparaj, B., Ventura, S., Lukavský, 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.
- Jersáková, J., Johnson, S.D. & Kindlmann, P. 2006. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biological Reviews* 81: 219–235.
- 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.
- Kudo, G. & Ida, T.Y. 2013. Early onset of spring increases the phenological mismatch between plants and pollinators. *Ecology* 94: 2311–2320.

- 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.
- 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.
- 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.
- Neiland, M.R.M. & Wilcock, C.C. 1998. Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae. *American Journal of Botany* 85: 1657–1671.
- 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/>
- Saqrane, S. & Oudra, B. 2009. CyanoHAB occurrence and water irrigation cyanotoxin contamination: Ecological impacts and potential health risks. *Toxins* 1: 11–122.
- Singh, J.S. 2002. The biodiversity crisis: A multifaceted review. *Current Science* 82: 638–647.
- Sonkoly, J., E. Vojtkó, A., Tökölyi, J., Török, P., Sramkó, G., Illyés, Z. & Molnár V., A. 2016. Higher seed set can compensate for lower fruit-set in deceptive orchids. *Journal of Ecology* 104: 343–351.
- 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.
- 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.
- Wiegand, C. & Pflugmacher, S. 2005. Ecotoxicological effects of selected cyanobacterial secondary metabolites a short review. *Toxicology and Applied Pharmacology* 203: 201–218.



Nyilvántartási szám: DEENK/227/2016.PL
Tárgy: PhD Publikációs Lista

Jelölt: Sonkoly Judit
Neptun kód: JU3WZS
Doktori Iskola: Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
MTMT azonosító: 10044512

A PhD értekezés alapjául szolgáló közlemények

Magyar nyelvű tudományos közlemények hazai folyóiratban (1)

1. **Sonkoly, J.**, Molnár, V. A., Török, P.: A növényi magtömeg-variabilitás ökológiai háttere és jelentősége.
Kitaibelia. 19, 295-330, 2014. ISSN: 1219-9672.

Idegen nyelvű tudományos közlemények külföldi folyóiratban (3)

2. **Sonkoly, J.**, E. Vojtkó, A., Tökölly, J., Török, P., Sramkó, G., Illyés, Z., Molnár, V. A.: Higher seed number compensates for lower fruit set in deceptive orchids.
J. Ecol. 104 (2), 343-351, 2016. ISSN: 0022-0477.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2745.12511>
IF: 6.18 (2015)
3. Molnár, V. A., **Sonkoly, J.**, Lovas-Kiss, Á., Fekete, R., Takács, A., Somlyay, L., Török, P.: Seed of the threatened annual legume, *Astragalus contortuplicatus*, can survive over 130 years of dry storage.
Preslia. 87 (3), 319-328, 2015. ISSN: 0032-7786.
IF: 2.711
4. Lovas-Kiss, Á., **Sonkoly, J.**, Vincze, O., Green, A. J., Takács, A., Molnár, V. A.: Strong potential for endozoochory by waterfowl in a rare, ephemeral wetland plant species, *Astragalus contortuplicatus* (Fabaceae).
Acta Soc. Bot. Pol. 84 (3), 321-326, 2015. ISSN: 0001-6977.
DOI: <http://dx.doi.org/10.5586/asbp.2015.030>
IF: 1.213





További közlemények

Magyar nyelvű közlemények hazai folyóiratban (2)

5. **Sonkoly, J.**: Adatok Miskolc és a Bükk hegység flórájának ismeretéhez.
Kitaibelia. 19, 267-274, 2014. ISSN: 1219-9672.
6. Radócz, S., **Sonkoly, J.**, Tóth, E., Kiss, R., Tóth, K.: Gyepesített területek fajgazdagságának növelése kolonizációs ablakok segítségével.
Gyepgazdálk. Közl. 12, 49-55, 2014. ISSN: 1785-2498.

Idegen nyelvű közlemények hazai folyóiratban (2)

7. Török, P., Tóth, E., Tóth, K., Valkó, O., Deák, B., Kelbert, B., Bálint, P., Radócz, S., Kelemen, A., **Sonkoly, J.**, Miglécz, T., Matus, G., Takács, A., Molnár, V. A., Süveges, K., Papp, L., Papp, L. Jr., Tóth, Z., Baktay, B., Málnási Csizmadia, G., Oláh, I., Peti, E., Schellenberger, J., Szalkovszki, O., Kiss, R., Tóthmérész, B.: New measurements of thousand-seed weights of species in the Pannonian flora.
Acta Bot. Hung. 58 (1-2), 187-198, 2016. ISSN: 0236-6495.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1556/034.58.2016.1-2.10>
8. E. Vojtkó, A., **Sonkoly, J.**, Lukács, B. A., Molnár, V. A.: Factors affecting reproductive success in three entomophilous orchid species in Hungary.
Acta Biol. Hung. 66 (2), 231-241, 2015. ISSN: 0236-5383.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1556/018.66.2015.2.9>
IF: 0.605

Idegen nyelvű közlemények külföldi folyóiratban (2)

9. Valkó, O., Deák, B., Török, P., Kirmer, A., Tischew, S., Kelemen, A., Tóth, K., Miglécz, T., Radócz, S., **Sonkoly, J.**, Tóth, E., Kiss, R., Kapocsi, I., Tóthmérész, B.: High-diversity sowing in establishment gaps: a promising new tool for enhancing grassland biodiversity.
Tuexenia. 36, 359-378, 2016. ISSN: 0722-494X.
IF: 0.795 (2015)





Registry number: DEENK/227/2016.PL
Subject: PhD Publikációs Lista

Candidate: Judit Sonkoly
Neptun ID: JU3WZS
Doctoral School: Pál Juhász-Nagy Doctoral School of Biology and Environmental Sciences
MTMT ID: 10044512

List of publications related to the dissertation

Hungarian scientific articles in Hungarian journals (1)

1. **Sonkoly, J.**, Molnár, V. A., Török, P.: A növényi magtömeg-variabilitás ökológiai háttere és jelentősége.
Kitaibelia. 19, 295-330, 2014. ISSN: 1219-9672.

Foreign language scientific articles in international journals (3)

2. **Sonkoly, J.**, E. Vojtkó, A., Tökölyi, J., Török, P., Sramkó, G., Illyés, Z., Molnár, V. A.: Higher seed number compensates for lower fruit set in deceptive orchids.
J. Ecol. 104 (2), 343-351, 2016. ISSN: 0022-0477.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2745.12511>
IF: 6.18 (2015)
3. Molnár, V. A., **Sonkoly, J.**, Lovas-Kiss, Á., Fekete, R., Takács, A., Somlyay, L., Török, P.: Seed of the threatened annual legume, *Astragalus contortuplicatus*, can survive over 130 years of dry storage.
Preslia. 87 (3), 319-328, 2015. ISSN: 0032-7786.
IF: 2.711
4. Lovas-Kiss, Á., **Sonkoly, J.**, Vincze, O., Green, A. J., Takács, A., Molnár, V. A.: Strong potential for endozoochory by waterfowl in a rare, ephemeral wetland plant species, *Astragalus contortuplicatus* (Fabaceae).
Acta Soc. Bot. Pol. 84 (3), 321-326, 2015. ISSN: 0001-6977.
DOI: <http://dx.doi.org/10.5586/asbp.2015.030>
IF: 1.213





10. Molnár, V. A., Takács, A., Horváth, O., E. Vojtkó, A., Király, G., **Sonkoly, J.**, Sulyok, J., Sramkó, G.: Herbarium database of hungarian orchids I.: Methodology, dataset, historical aspects and taxa.
Biologia. 67 (1), 79-86, 2012. ISSN: 0006-3088.
DOI: <http://dx.doi.org/10.2478/s11756-011-0144-9>
IF: 0.506

A közlő folyóiratok összesített impakt faktora: 12,01

A közlő folyóiratok összesített impakt faktora (az értekezés alapjául szolgáló közleményekre): 10,104

A DEENK a Jelölt által az iDEa Tudóstérbe feltöltött adatok bibliográfiai és tudományometriai ellenőrzését a tudományos adatbázisok és a Journal Citation Reports Impact Factor lista alapján elvégezte.

Debrecen, 2016.09.09.





List of other publications

Hungarian scientific articles in Hungarian journals (2)

5. **Sonkoly, J.**: Adatok Miskolc és a Bükk hegység flórájának ismeretéhez.
Kitaibelia. 19, 267-274, 2014. ISSN: 1219-9672.
6. Radócz, S., **Sonkoly, J.**, Tóth, E., Kiss, R., Tóth, K.: Gyepesített területek fajgazdagságának növelése kolonizációs ablakok segítségével.
Gyepgazdálk. Közl. 12, 49-55, 2014. ISSN: 1785-2498.

Foreign language scientific articles in Hungarian journals (2)

7. Török, P., Tóth, E., Tóth, K., Valkó, O., Deák, B., Kelbert, B., Bálint, P., Radócz, S., Kelemen, A., **Sonkoly, J.**, Miglécz, T., Matus, G., Takács, A., Molnár, V. A., Süveges, K., Papp, L., Papp, L. Jr., Tóth, Z., Baktay, B., Málnási Csizmadia, G., Oláh, I., Peti, E., Schellenberger, J., Szalkovszki, O., Kiss, R., Tóthmérész, B.: New measurements of thousand-seed weights of species in the Pannonian flora.
Acta Bot. Hung. 58 (1-2), 187-198, 2016. ISSN: 0236-6495.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1556/034.58.2016.1-2.10>
8. E. Vojtkó, A., **Sonkoly, J.**, Lukács, B. A., Molnár, V. A.: Factors affecting reproductive success in three entomophilous orchid species in Hungary.
Acta Biol. Hung. 66 (2), 231-241, 2015. ISSN: 0236-5383.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1556/018.66.2015.2.9>
IF: 0.605

Foreign language scientific articles in international journals (2)

9. Valkó, O., Deák, B., Török, P., Kirmer, A., Tischew, S., Kelemen, A., Tóth, K., Miglécz, T., Radócz, S., **Sonkoly, J.**, Tóth, E., Kiss, R., Kapocsi, I., Tóthmérész, B.: High-diversity sowing in establishment gaps: a promising new tool for enhancing grassland biodiversity.
Tuexenia. 36, 359-378, 2016. ISSN: 0722-494X.
IF: 0.795 (2015)





10. Molnár, V. A., Takács, A., Horváth, O., E. Vojtkó, A., Király, G., **Sonkoly, J.**, Sulyok, J., Sramkó, G.: Herbarium database of hungarian orchids I.: Methodology, dataset, historical aspects and taxa.
Biologia. 67 (1), 79-86, 2012. ISSN: 0006-3088.
DOI: <http://dx.doi.org/10.2478/s11756-011-0144-9>
IF: 0.506

Total IF of journals (all publications): 12,01

Total IF of journals (publications related to the dissertation): 10,104

The Candidate's publication data submitted to the iDEa Tudóstér have been validated by DEENK on the basis of Web of Science, Scopus and Journal Citation Report (Impact Factor) databases.

09 September, 2016

