

NAPI HŐMÉRSÉKLETINGADOZÁS HATÁSA ÖT, ELTÉRŐ INVÁZIÓS KÉPESSÉGŰ FŰFAJ CSÍRÁZÁSÁRA

MOJZES ANDREA és KALAPOŠ TIBOR

ELTE Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék, 1117 Budapest, Pázmány P. stny. 1/c.

Elfogadva: 2004. november 18.

Kulcsszavak: *Bothriochloa ischaemum*, *Calamagrostis epigeios*, *Chrysopogon gryllus*, csírázás, *Eleusine indica*, *Festuca vaginata*

Összefoglalás: Inváziós képességében eltérő öt pázsitfűfaj csírázását vizsgáltuk állandó, illetve napi ingadozó hőmérséklet hatására. Két C₃-as fotoszintézisű fűfaj (egyik tömegesen terjedő, másik nem terjedő), valamint három C₄-es fű (egy regionális léptékben tömegesen terjedő, egy bolygatásra lokálisan elszaporodó és egy tömegesen nem terjedő faj) csírázását hasonlítottuk össze 21±0,5°C-os állandó hőmérsékleten (kontroll) és hat napos hőmérsékletingadozás (8 óra 30±3°C, 16 óra 21±0,5°C) hatására. Ez a vizsgálat az első része kísérlet-sorozatunknak, amelyben azt a hipotézist tesszük, hogy a tömegesen terjedő (idegenhonos inváziós vagy őshonos) fajok csírázását jobban serkenti a hőmérséklet napi ingadozása, mint a tömegben nem terjedő rokonaiét. A hőingadozás a csupasz talajfoltokon fokozottabb mértékű egy zárt növényzettel borított talajfelszínhez viszonyítva, s ez szerepet játszhat sikeres megtelepedésükben. A hőkezelés 43%-kal magasabb csírázási százalékot eredményezett a tömegesen terjedő, C₃-as *Calamagrostis epigeios*-nál a kontrollhoz viszonyítva. A tömegesen nem terjedő, endemikus *Festuca vaginata* csírázását a hőkezelés nem serkentette, sőt trend jelleggel mérsékelte is. Az inváziós, C₄-es *Eleusine indica* csírázását a hőmérsékletingadozás csak mintegy három hetes előnedvesítést követően indította meg, szignifikánsan lerövidítve a csírázás kezdetéig eltelt lag periódus hosszát az állandó hőmérsékleten tartott magokéhoz viszonyítva. Hőkezelés hatására a tömegesen nem terjedő *Chrysopogon gryllus* háromszor, az *E. indica* pedig 49%-kal nagyobb csírázási százalékot ért el, mint a kontrollban, de a hőkezelt *E. indica* magok csírázási sebessége kb. 3,6-szerese volt a *C. gryllus*-énak. A bolygatásra lokálisan dominánssá váló *Bothriochloa ischaemum* csírázását a hőmérsékletingadozás nem befolyásolta egyértelműen. Eredményeink támogatni látszanak feltételezésünket, általánosabb következtetések levonásához azonban szükség van több faj bevonására, valamint a csírázás hőigényének, és más, fajra jellemző sajátosságainak (pl. utóérés) figyelembe vételére is.

Bevezetés

Természetes vagy ember által fenntartott gyepevegetációban a tömegesen terjedő fűfajok – legyének azok idegenhonos inváziós (pl. *Eleusine indica*) vagy őshonos fajok (pl. *Calamagrostis epigeios*) – megtelepedésére és uralkodóvá válására gyakran a nyílt talajfelszínnek teremtenek lehetőséget. Ilyenek például a gyepeben legeltetés és vele együtt járó talajerózió vagy más bolygatás hatására keletkezett hiányfoltok (ZÓLYOMI és FEKETE 1994, VIRÁGH 2002), egyes szántóföldi haszonnövények állományai (ERDŐS 1976, LÁNSZKI 1998), vagy a rövidre vágott kultúrgyepek (MOORE 2000, NISHIMOTO és MCCARTY 1997). Ezekben a területeken a hőmérséklet napi fluktuációja jelentősebb mértékű, mint egy zárt növényzettel borított talajfelszínen (THOMPSON et al. 1977, BENECH ARNOLD et al. 1988). Számos fajnál ismert az ún. „gap-sensing” vagy „gap-detecting” mechanizmus,

amelynek lényege, hogy a magok csírázását olyan külső környezeti tényezők (pl. hőmérsékletingadozás, a vörös/távoli vörös fény magas aránya, magas nitrát koncentráció) indukálják, amelyek megtelepedésre alkalmas nyílt talajfelszínt jeleznek a növény számára (pl. MARTINEZ-GHERSA et al. 1997, GRUBB 1988). Több inváziós gyomról és terjedő őshonos növényfajról bebizonyosodott, hogy csírázásukat a hőmérséklet napi ingadozása indítja meg, illetve serkenti (NISHIMOTO és MCCARTY 1997, BENECH ARNOLD et al. 1988, EKSTAM et al. 1999, MARTINEZ-GHERSA et al. 1997, THOMPSON et al. 1977). Vizsgálatunk első részében arra a kérdésre kerestük a választ, hogy a hőmérsékletingadozás vajon jobban serkenti-e a tömegesen terjedő fajok csírázását tömegesen nem terjedő rokonaikéhoz viszonyítva. Korábbi vizsgálatok arra is rámutattak, hogy a C₄-es fajok csírázása általában magasabb hőigényű, mint a C₃-asoké (pl. WHITE et al. 2001), s a hazai C₄-es füvek fenológiája mintegy két hónapos késéssel követi a C₃-asokét (KALAPOS 1991). Ezért kísérletünkben egyazon fotoszintézis típusba tartozó fajok csírázási jellemzőit hasonlítottuk össze. Feltételezéseink a következők voltak: 1) A tömegben terjedő fűfajok hőmérséklet ingadozás hatására gyorsabban csíráznak vagy jobb csírázóképeséget (magasabb csírázási százalékot) érnek el az állandó hőmérsékleten tartott kontrollhoz képest, míg tömegesen nem terjedő rokonaik csírázását a váltakozó hőmérséklet nem befolyásolja, vagy kevésbé serkenti. A hőmérséklet napi ingadozása mellett ezért – egy fotoszintézis típuson belül (C₃-as, illetve C₄-es) – a tömegesen terjedő fűfajok gyorsabban vagy nagyobb százalékban csíráznak, mint tömegesen nem terjedő rokonaik, s emiatt a nyílt talajfelszíneken megtelepedési előnnyel indulhatnak. 2) Állandó hőmérsékleten viszont a tömegesen terjedő fajok csírázása lassabb (esetleg meg sem indul), vagy kisebb mértékű, mint a tömegben nem terjedő fajoké, s ez egyik magyarázata lehet annak, hogy egyes fajok behatolási képessége a zártabb vegetációba – legalábbis magról történő terjedéssel – korlátozottabb mértékű.

Anyag és módszer

A kísérlet menete

Vizsgálatainkhoz a hazai C₃-as és C₄-es füvek (KALAPOS 1991) közül választottunk különböző terjedési potenciállal rendelkező fajokat (1. táblázat). A fajnevek megadásánál PRISZTER (1998) munkáját követtük. A szemterméseket 2002 szeptemberében (*C. epigeios*), 2003 júliusában (*F. vaginata*, *C. gryllus*) és szetemberében (*E. indica*, *B. ischaemum*) gyűjtöttük, és a vizsgálat megkezdéséig (2004. január) szárazon, hűtőszekrényben, 7 °C-on tartottuk. Vizsgálatunkban azonos módon csíráztatott, életképes fűmagvak hőmérsékleti válaszára voltunk kíváncsiak. A *C. epigeios*-nál azonban a gyűjtés során felfigyeltünk a léhának tűnő szemtermések magas részesedésére. Irodalmi adatok is alátámasztják, hogy ez a fűfaj minőségileg eltérő szemterméseket hoz, és ezek aránya egy populáción belül nagyon különböző lehet (REBELE és LEHMAN 2001). Az ebből adódó variancia csökkentésére a magokat a szemtermésekből kireparáltuk, és azokat vontuk be a vizsgálatba, amelyek duzzadt, egészséges magvaknak bizonyultak. Az összehasonlíthatóság miatt a többi fajnál is ugyanígy jártunk el. Ez feltehetően gyorsította a magok átnedvesedését és így a csírázást is, ezért az általunk kapott abszolút csírázási százalékok minden bizonnyal magasabbak a természetben jelentkezőnél. Ilyen irányú összehasonlításra azonban nem törekedtünk. A csíráztatás során minden fajnál kétféle hőmérsékleti kezelést alkalmaztunk: 1) kontroll: 21±0,5 °C-os konstans szobahőmérséklet; 2) hőkezelés: 6 napon át 8 órás 30±3 °C-os és 16 órás 21±0,5 °C-os váltakozó hőmérséklet, majd ezt követő 21±0,5 °C-os, állandó szobahőmérséklet. Mindkét kezelést 3 ismétlésben végeztük, ismétlésenként 50 db maggal. A magokat sterilizálás (50%-os etanollal 4 percig) után 9 cm átmérőjű Petri csészékben, 10 ml csapvízzel megnedvesített (10 rétegű) vattapapír tetjére helyeztük. A Petri csészéket a magok megduzzadásáig szobahőmérsékleten tartottuk. A hő-

1. táblázat
Table 1

A vizsgálatokban szereplő fajok, fotoszintézis típusuk és terjedési potenciáljuk szerint
The species studied according to their photosynthesis type and potential for expansion
(1) Photosynthesis type; (2) Potential for expansion; (3) Expanding at a regional scale;
(4) Expanding locally after disturbance; (5) Non-expanding

Fotoszintézis típus (1)	Terjedési potenciál (2)		
	Regionális léptékben tömegesen terjedő (3)	Bolygatás hatására lokálisan elszaporodó (4)	Tömegesen nem terjedő (5)
C ₄	<i>Eleusine indica</i>	<i>Bothriochloa ischaemum</i>	<i>Chrysopogon gryllus</i>
C ₃	<i>Calamagrostis epigeios</i>	–	<i>Festuca vaginata</i>

kezelés során, amely a C₄-es fajok esetében a másodiktól a hetedik, C₃-asoknál pedig az elsőtől a hatodik napig tartott, a Petri csészéket vízfürdő edény tetején helyeztük el két rétegben. A hőkezelés alatt a léghőmérséklet ingadozásának mérséklésére a Petri csészék felső rétegét hővisszaverő, átlátszó üveglappal borítottuk le. Az alsó és felső réteg között kialakuló (3–4°C-os) hőmérsékleti (és megvilágításbeli) különbség miatt a rétegeket a 8 órás magas hőmérsékletű periódus közepén megcseréltük. A hőkezelés ideje alatt a kontroll Petri csészéket is a hőkezeltekhez hasonló módon (két rétegben, a rétegeket váltogatva) rendeztük el. A csírázás fényszükségletének biztosabb eléréséhez a magokat, a napi 8 órás hőkezelés alatt, a természetes fény mellett mesterséges hideg, fehér fényel is megvilágítottuk. Így azokat a hőkezelés ideje alatt 650–1300 lux, azt követően pedig 1700–3100 lux fényerősségű megvilágítás érte. Ezek az értékek kielégítik például a fényigényes vetőmagokra megállapított csírázási fényszükségletet (750–1250 lux, BARTHODEISZKY 1980). Különösen a hőkezelés minták esetében, szükség volt a csírágyi időnkénti újranedvesítésére is. Minden Petri csészére naponta feljegyeztük a kicsírázott magok számát. Kicsírázottnak azokat a magokat tekintettük, amelyek gyököcskéje a vattapapírba befürödött, vagy ha látható volt, legalább 2 mm (a *C. epigeios* esetében 1 mm) hosszúságot ért el. Az *E. indica* és a *B. ischaemum* magjai a 6 napos váltakozó hőmérséklet hatására is csak alacsony százaléokban vagy egyáltalán nem csíráztak. E fajok már egyszer hőkezelésnek kitett magvaival a kb. 30/21°C-os hőkezelést a 23. naptól további 5 napon keresztül megismételtük. A kísérletet a 67. napon (a C₃-as fajoknál már a 28–35. napon) lezárultnak tekintettük, ekkor ugyanis már legalább 12 napja nem csírázott ki új mag egyik fajnál sem.

Az adatok feldolgozása

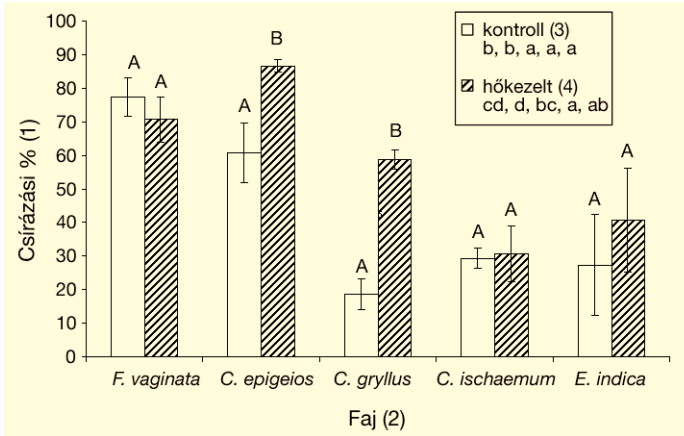
Csírázási adatok értékelésére számos módszert kidolgoztak (pl. csírázási indexek, a kumulatív csírázási görbe pontjaira illesztett különböző matematikai függvények), amelyek előnyeit és korlátait több áttekintő munka is bemutatja (pl. BROWN és MAYER 1988a, b, SCOTT et al. 1984). Többféle csírázási index is ismeretes, amely megpróbálja a csírázási esemény három legfontosabb, egymástól független jellemzőjét, a csírázás kezdetéig eltelt időt (lag periódus), a csírázás sebességét és végső mértékét egyetlen számértékbe „sűríteni”. Legfőbb hátrányuk azonban ezeknek az indexeknek, hogy gyakran egymástól igen különböző csírázási dinamikákra is ugyanazt a számértéket adják (BROWN és MAYER 1988a). A csírázást jellemző mutatók számíthatók a csírázási görbe pontjaira illesztett függvény segítségével is (BROWN és MAYER 1988b). Esetünkben azonban az egyes fajok egymástól eltérő alakú csírázási görbéje (4–8. ábra) más-más függvény illesztését tette volna szükségessé, ami viszont megnehezítette volna a fajok közötti összehasonlítást. A fentiek miatt az adatok értékeléséhez külön-külön használtuk fel a következő három, rendszeres megfigyeléssel becsült mutatót: 1) a lag periódus hossza (a magok csírágyba helyezésétől számítva azon napok száma, amelyeken még a csírázás nem indult meg); 2) a csírázás gyorsasága (a csírázás megindulásától számítva a kicsírázott magok 50%-ának csírázásához szükséges napok száma; ez a mutató, bár nem az abszolút sebességet, azaz az egy nap alatt kicsírázott magok számát méri, a végső csírázási képességtől független jellemző); 3) a végső csírázási százalék (a csírágyba helyezett magok hány százaléka csírázott ki). Az *E. indica* esetében az egyik kontroll Petri csészében a

csírázás még a 67. napon sem indult meg. A statisztikai értékelésnél ez esetben a lag periódus hosszának a 67 napot tekintettük, a csírázás gyorsaságához pedig, amely itt nem értelmezhető, csak a másik két párhuzamos kontroll adatait használtuk fel. Mivel ennél a fajnál az első hőkezelés hatására csak 1–1 mag csírázott ki két Petri csészében, a csírázás sebességét a második hőkezelés alapján számítottuk, viszont a lag szakasz hosszának becslésekor figyelembe vettük, hogy ebben a két esetben már az első hőkezelés hatására megindult a csírázás. A csírázási százalékot kéttényezős varianciaanalízissel (az egyik tényező a hőkezelés, illetve kontroll, a másik pedig a fajok voltak), majd ezt követő LSD teszttel hasonlítottuk össze (STATSOFT, INC. 1995). A csírázás sebessége és a lag szakasz hossza esetén a varianciák homogenitása sem a teljes adatsorra, sem egy kezeléson belül nem teljesült. Ezért ezekre a változókra, egy fajon belül a kezelések között kétféle t-próbát (a varianciák inhomogenitása esetén Welch korrekciós t-próbát), egy kezeléson belül a fajok összehasonlítására pedig Kruskal-Wallis tesztet, és ennek szignifikáns volta esetén, Dunn's tesztet végeztünk (GRAPHPAD SOFTWARE, INC. 2000). (A lag periódus hossza esetén – feltehetően a több esetben hiányzó varianciák miatt – a nem parametrikus tesztek ellentmondó eredményekhez vezettek, ezért ez esetben a fajok közötti összehasonlítások egytényezős varianciaanalízist használtunk a szignifikancia vizsgálatára.) Minden statisztikai próbánál az átlagok vagy mediánok közötti különbséget $p < 0,05$ valószínűségi szinten tekintettük szignifikánsnak. A *C. gryllus* esetében a kicsírázott magok felének csírázásához szükséges 12, illetve 18 naphoz képest a harmadik párhuzamosban kapott, kiugróan magas 43 nap kizárhatóságára vonatkozóan Dixon-próbát (SVÁB 1981) végeztünk.

Eredmények

A két C_3 -as fű közül a tömegesen terjedő *C. epigeios* szignifikánsan, 43%-kal magasabb csírázási százalékot ért el hőmérsékletingadozás hatására az állandó hőmérsékleten tartott kontrollhoz viszonyítva, míg a *F. vaginata*-nál – egyedül ennél a fajnál – a hőkezelés trend jelleggel alacsonyabb csírázóképeséget eredményezett (1. ábra). Mindkét faj magas (60,7–86,7%-os) csírázási százalékot ért el, amely konstans 21°C-on szignifikánsan felülmúlta a három C_4 -es fűt. A hőkezelt magok esetében ez a különbség kevésbé markáns. A hőkezelés a két faj között csak a trendeket változtatta meg: a kontrollban a *F. vaginata*, hőkezelés hatására pedig a *C. epigeios* mutatott tendenciózusan jobb csírázóképeséget. Kezeléstől függetlenül, mindkét faj hamar, már a kísérlet megkezdése utáni második napon csírázásnak indult (2., 4. és 5. ábra). Csírázásuk sebessége is hasonló, amelyet a hőkezelés nem gyorsított meg egyik fajnál sem (3. ábra). Sőt a hőkezelt *F. vaginata* magok csaknem kétszer annyi idő alatt csíráztak, mint a kontrollban, a belőlük kikelt csíranövények pedig gyengébbnek látszottak, gyököcskéjük barnásvörösré színeződött.

A C_4 -es fotoszintézis kategórián belül, a *C. gryllus* kb. háromszor, az *E. indica* pedig átlagosan 49%-kal nagyobb csírázási százalékot ért el hőingadozás hatására (1. ábra). Az utóbbi faj értékei azonban mind a kontroll, mind a hőkezelt mintában nagy szórást mutattak, így a különbség csak a *C. gryllus*-nál szignifikáns. A hőmérsékletingadozás a csírázás sebességét mindkét fajnál csak trend jelleggel fokozta. Ebben a tulajdonságban is a *C. gryllus*-nál tapasztaltuk a legnagyobb mértékű, kb. négyszeres különbséget, noha ez az állandó hőmérsékleten tartott magoknál tapasztalt magas szórás miatt nem szignifikáns (3. ábra). A nagy varianciát okozó, a másik két párhuzamoshoz (12, illetve 18 nap) viszonyítva kiugróan hosszú 43 napos csírázási félidő figyelmen kívül hagyása azonban, az extrém értékek kizárhatóságát ellenőrző statisztikai teszt (Dixon-próba) alapján, még 10%-os valószínűségi szinten sem indokolt ($r_{10}=0,806$, a kritikus r érték 0,886). A csírázás sebességének ez a heterogenitása valószínűleg a fűfaj sajátossága lehet. A hőingadozásnak kitett *C. gryllus* magok csírázása a hőkezelés utolsó napjaiban



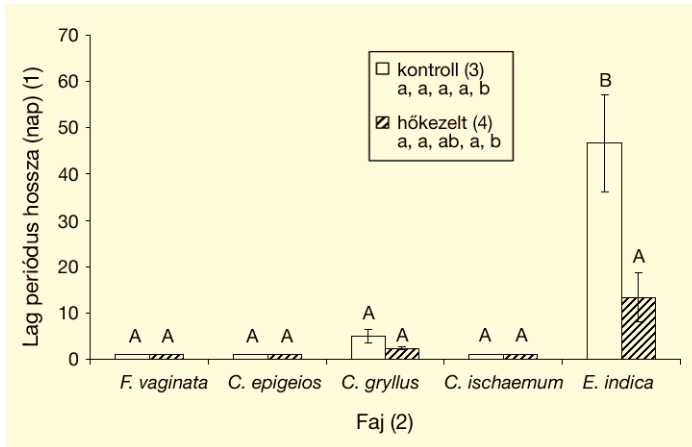
1. ábra. Csírázási százalék 21°C-os állandó hőmérsékleten (kontroll) és 30/21°C-os hőingadozás hatására (hőkezelt)

A kisbetűk egy kezelésen belül a fajok közötti, az oszlopok feletti nagybetűk pedig egy fajon belül a kezelések közötti statisztikai összehasonlítás eredményei. Az azonos betűk, mindkét esetben, szignifikánsan ($p < 0,05$) nem különböző értékeket jelentenek. A szórási pálcikák az átlag hibaszórását (\pm SE) mutatják.

Figure 1. Germination percentage at constant 21°C (control) and at 30/21°C alternating temperature (treatment).

Small letters in the legend box and capital letters above columns are used for comparing species within the same treatment as well as treatments within the same species, respectively. In both comparisons, significant differences ($p < 0.05$) are indicated by different letters. Vertical bars represent standard errors (\pm SE) of means. (1) Germination percentage; (2) Species; (3) Control; (4) Treatment

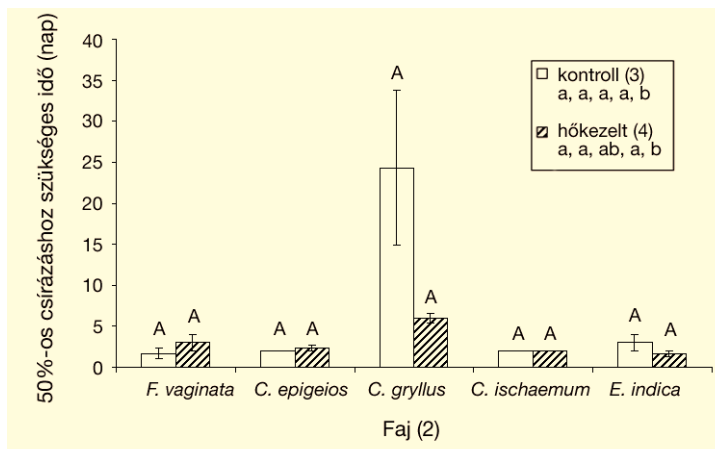
és az azt követő napon rohamosan megindult, majd a gyors felfutás után (a 9–15. napon) megállt (7. ábra). A kontroll magok csírázása ezzel szemben jóval hosszabb ideig elhúzódott: 50 nap eltelte után is kicsírázott 1–1 új mag. A két faj hőingadozásnak kitett magjait összehasonlítva viszont az *E. indica* szignifikánsan (3,6-szer) gyorsabban csírázott, mint a *C. gryllus* (3. ábra). A lag periódus hosszában a legmarkánsabb, szignifikáns különbség az inváziós *E. indica* esetében jelentkezett: konstans szobahőmérsékleten a csírázás a hőkezelt magokhoz képest 8–34 nappal később, vagy még a kísérlet 67 napja alatt sem indult meg (2. és 6. ábra). Az első hőkezelés hatására azonban, csupán 1–1 mag csírázott ki két mintában a kilencedik napon. Ez az eredmény megerősíti egy korábbi elővizsgálatunk tapasztalatait, amelyek szerint az aszályfű magvak csírázása csak akkor indult meg, amikor a 30 °C-os hőkezélést kb. kéthetes nedves állapotban tartás után, másodsorra alkalmaztuk. Mindezek alapján feltételeztük, hogy az *E. indica* magjainak csírázása a hőingadozást megelőzően egy hosszabb idejű előnedvesítést igényel. E feltételezést megerősíteni látszik, hogy a 23. naptól további 5 napon keresztül megismételt hőkezelés hatására, a hőkezelés harmadik napjától kezdődően a magok mindhárom Petri csészében csírázásnak indultak. A hőkezelés befejezése után azonban, a csírázás lelassult, majd 3 nap múlva, a három párhuzamosban egyszerre, megállt. A hőingadozás látványos hatása az *E. indica* lag periódusára a fajok összevetésekor is megmutatkozik. Állandó hőmérsékleten legalább 24 nappal később kezd csírázni, mint tömegesen nem terjedő rokona, a hőingadozásnak kitett magok esetében viszont ez a különbség kisebb, és nem szignifikáns (2., 6. és 7. ábra). A csírázási százalékban ugyanakkor sem a kontroll, sem a hőkezelt magoknál nem tapasztaltunk szignifikáns különbséget az inváziós és



2. ábra. A csírázás kezdetéig eltelt idő (lag periódus hossza) 21°C-os állandó hőmérsékleten (kontroll) és 30/21°C-os hőingadozás hatására (hőkezelt). A jelölések megegyeznek az 1. ábránál leírtakkal.

Figure 2. Lag period (number of days elapsed from imbibition until the start of germination) at constant 21°C (control) and at 30/21°C alternating temperature (treatment).

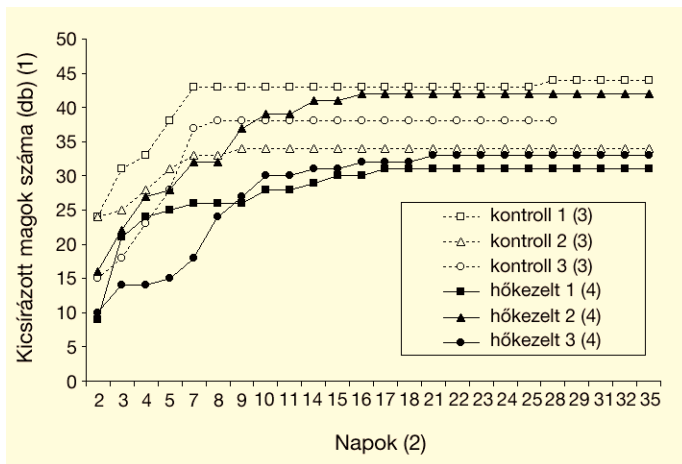
For letter symbols see Figure 1. (1) Lag period (days); (2) Species; (3) Control; (4) Treatment



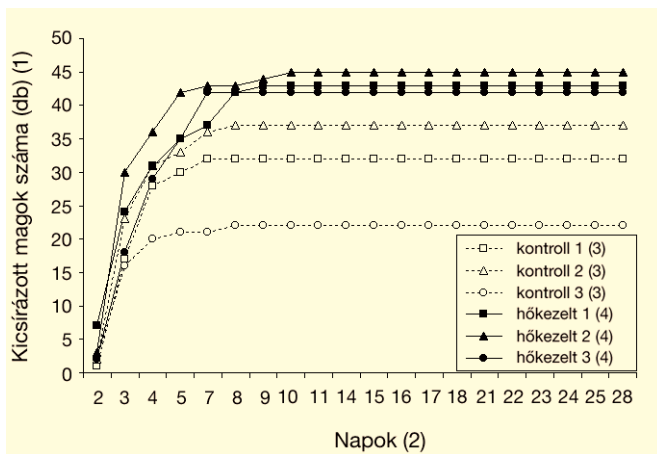
3. ábra. A csírázás sebessége (a kicsírázott magok 50%-ának csírázásához szükséges idő a csírázás kezdetétől számítva) 21°C-os állandó hőmérsékleten (kontroll) és 30/21°C-os hőingadozás hatására (hőkezelt). A jelölések megegyeznek az 1. ábránál leírtakkal.

Figure 3. Germination rate (time elapsed from the start of germination until the germination of 50% of germinated seeds) at constant 21°C (control) and at 30/21°C alternating temperature (treatment).

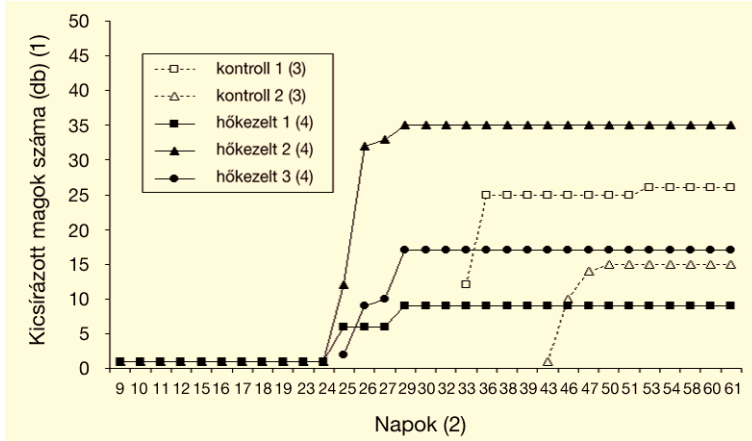
For letter symbols see Figure 1. (1) Time of 50% germination; (2) Species; (3) Control; (4) Treatment



4. ábra. A *Festuca vaginata* kicsírázott magjainak száma (db) az eltelt napok függvényében 21°C-os állandó hőmérsékleten (kontroll) és 30/21°C-os hőingadozás (hőkezelés) hatására
 Figure 4. Cumulative number of germinated seeds of *Festuca vaginata* as a function of elapsed days at constant 21°C (control) and at 30/21°C alternating temperature (treatment).
 (1) Number of germinated seeds; (2) Days; (3) Control; (4) Treatment



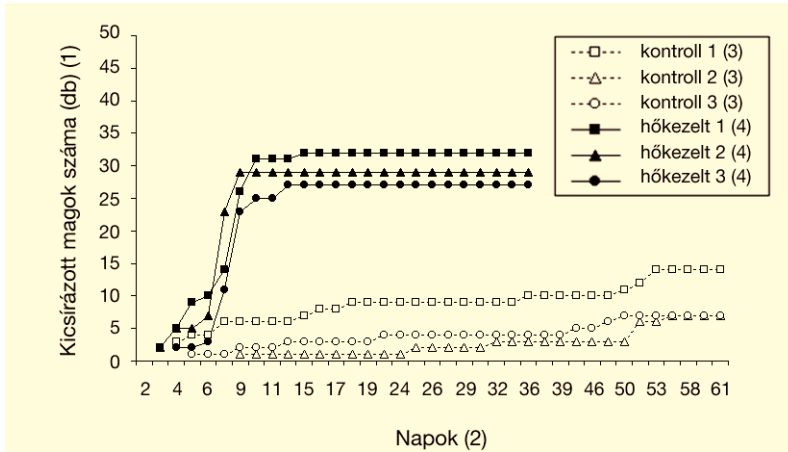
5. ábra. A *Calamagrostis epigeios* kicsírázott magjainak száma (db) az eltelt napok függvényében 21°C-os állandó hőmérsékleten (kontroll) és 30/21°C-os hőingadozás (hőkezelés) hatására
 Figure 5. Cumulative number of germinated seeds of *Calamagrostis epigeios* as a function of elapsed days at constant 21°C (control) and at 30/21°C alternating temperature (treatment).
 (1) Number of germinated seeds; (2) Days; (3) Control; (4) Treatment



6. ábra. Az *Eleusine indica* kicsírázott magjainak száma (db) az eltelt napok függvényében 21°C-os állandó hőmérsékleten (kontroll) és 30/21°C-os hőingadozás (hőkezelés) hatására

Figure 6. Cumulative number of germinated seeds of *Eleusine indica* as a function of elapsed days at constant 21°C (control) and at 30/21°C alternating temperature (treatment).

(1) Number of germinated seeds; (2) Days; (3) Control; (4) Treatment

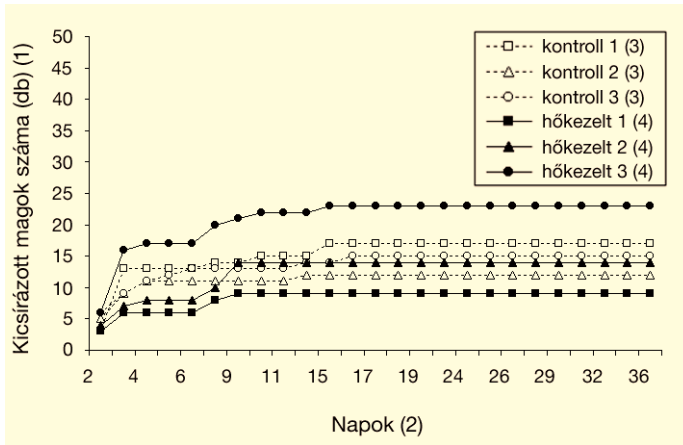


7. ábra. A *Chrysopogon gryllus* kicsírázott magjainak száma (db) az eltelt napok függvényében 21°C-os állandó hőmérsékleten (kontroll) és 30/21°C-os hőingadozás (hőkezelés) hatására

Figure 7. Cumulative number of germinated seeds of *Chrysopogon gryllus* as a function of elapsed days at constant 21°C (control) and at 30/21°C alternating temperature (treatment).

(1) Number of germinated seeds; (2) Days; (3) Control; (4) Treatment

a tömegesen nem terjedő kategóriák C_4 -es képviselői között (1. ábra). A *B. ischaemum* esetében a hőingadozás a csírázás egyik általunk vizsgált jellemzőjére sem volt egyértelmű hatással. Kezeléstől függetlenül, már a második napon – a C_4 -esek közül a leg hamarabb – csírázásnak indult (2. és 8. ábra). Átlagosan kb. 30%-os csírázási százalékot ért el – a hőkezelt mintában nagyobb szórással – amely a megismételt hőkezelés hatására sem növekedett tovább, és szignifikánsan alulmaradt a tömegesen nem terjedő *C. gryllus*-énak (1. ábra).



8. ábra. A *Bothriochloa ischaemum* kicsírázott magjainak száma (db) az eltelt napok függvényében 21°C-os állandó hőmérsékleten (kontroll) és 30/21°C-os hőingadozás (hőkezelés) hatására
 Figure 8. Cumulative number of germinated seeds of *Bothriochloa ischaemum* as a function of elapsed days at constant 21°C (control) and at 30/21°C alternating temperature (treatment).
 (1) Number of germinated seeds; (2) Days; (3) Control; (4) Treatment

Megvitatás

Az öt vizsgált fűfajra igen eltérő lefutású csírázási görbéket kaptunk egy kezeléssel is (kontroll, illetve hőkezelt). Ebben szerepe lehetett a taxonómiai varianciának a pázsitfűvek családján belül: a választott fajok ugyanis három különböző alcsaládba tartoznak (*F. vaginata* és *C. epigeios*: *Pooideae*, *E. indica*: *Chloridoideae*, *B. ischaemum* és *C. gryllus*: *Panicoidae*; WATSON és DALLWITZ 1992).

A C₃-as fűfajok szignifikánsan magasabb csírázási százaléka 21°C-os állandó hőmérsékleten, illetve e különbség mérséklődése a hőkezelt magok esetében támogatja azt a korábbi megállapítást, miszerint a C₄-es fajok csírázási hőigénye a C₃-asokhoz viszonyítva magasabb (WHITE et al. 2001).

A hőkezelés nem serkentette, sőt mintha kicsit vissza is vetette volna a tömegesen nem terjedő, pannóniai szubendemikus *F. vaginata* csírázását (1. és 3. ábra). Ebben szerepe lehet annak, hogy a fűfaj areájának belsejében valószínűleg a téli csapadékmaximum (vagyis a hűvösebb évszak) idején kedvezőek a feltételek a csírázásához. Nálunk ősszel csírázik (KÁRPÁTI és KÁRPÁTI 1955), illetve tavaszi csírázását is megfigyelték (MATUS GÁBOR szóbeli közlés). Ehhez a kísérletben alkalmazott 30 °C körüli hőmérséklet valószínűleg kissé magas lehetett. Nem zárható ki azonban, hogy egy alacsonyabb hőmérséklet tartományon belül a hőmérséklet ingadozása serkentőleg hat e faj csírázására. Angliai legelőkön gyakran dominánssá váló fűfajok (pl. *Festuca rubra*, *Poa annua*, *P. trivialis*, *Deschampsia caespitosa*) például 20/10 °C-os hőmérsékletingadozás hatására jóval magasabb százalékban csíráztak, mint 20 °C-os állandó hőmérsékleten (WILLIAMS 1983).

A hőmérsékletingadozásnak a tömegesen terjedő őshonos *C. epigeios* csírázóképeségét fokozó hatása (1. ábra) összhangban áll a fűfaj élőhelyi, társulásbeli szerepével. Társulásközömbös módon, megjelenése szinte minden olyan élőhelytípusban (pl. száraz

és mezofil vágásnövényzet, leégetett gyepek, homoki sztyepprétek degradált foltjai) jellemző, ahol a domináns gyepp- vagy erdőalkotó faj eltűnt (CSONTOS 1996, TAMÁS 2001, BORHIDI 2003). Különösen Közép-Európában, ahol a faj eredeti, természetes élőhelyei már csak nyomokban maradtak fenn, a siskanádtippán gyakran válik tömegessé emberi tevékenység nyomát őrző élőhelyeken (REBELE és LEHMANN 2001, SÜB et al. 2004). Az ilyen termőhelyeken rendelkezésre állhatnak csupasz talajfelszínek, amelyeken a fűfaj sikeres megtelepedéséhez, más növényi tulajdonságok mellett, hozzájárulhat magról való jó kolonizációs képessége. REBELE és LEHMANN (2001) a fűfaj egy populáción belüli igen variábilis csírázási hajlandóságáról, sőt e tulajdonság évszakos függéséről is említést tesz. Összhangban áll ezzel, hogy kísérletünkben jelentősen eltérő csírázási százalékat kaptunk a három párhuzamos kontroll mintában (5. ábra).

Két mag kivételével, a hőmérsékletingadozás önmagában nem volt elégséges az *E. indica* magok csírázásának megindulásához. Ez csak háromhetes nedves állapotban tartás utáni (újabb) hőingadozási ciklus hatására következett be. NISHIMOTO és MCCARTY (1997), kísérletükben ugyancsak azt találták, hogy az előnedvesített *E. indica* magvak érzékenyebbek voltak a váltakozó hőmérsékletre, mint a friss (24 órás nedvesítésben részesült) magvak. Bár a szerzők 4 napig tartó hőmérsékletingadozás (35 °C, 8 óra/20 °C, 16 óra) hatására mintegy 20%-os csírázást mutattak ki a fűfaj magjainál, ugyanezt a kezelést 18, illetve 37 napos nedves inkubáció után alkalmazva több mint 90%-os csírázásról számolnak be. Ezek az eredmények arra utalnak, hogy a fűfaj magjai egy hosszabb idejű (2–3 hetes) „utóérést” igényelnek, amelynek során nedves állapotban a csírázás megindulásához szükséges anyagcsere folyamatok végbemehetnek. Ez azt is jelenti, hogy a faj csak olyan élőhelyek benépesítésére képes, ahol nemcsak a talajfelszíni hőmérséklet napi ingadozása, hanem egy ezt megelőző bővebb csapadékos időszak is biztosított. Ez a tulajdonság hátrányt jelenthet más, csírázásukhoz hasonló „utóérést” nem igénylő fajokkal szemben, amelyek ez idő alatt kicsírázva kompetíciós előnyre tehetnek szert. Ennek valószínűleg szerepe lehet abban, hogy az *E. indica* behatolása a fajgazdag, természetes gyepekbe nem jellemző (és valószínűleg nem is fenyegeti azokat tömeges elszaporodásával). Ugyanakkor viszont, ha a csírázás már megindult, az *E. indica* tömegesen nem terjedő rokonáét szignifikánsan meghaladó csírázási rátája (3. ábra) hozzájárulhat ahhoz, hogy a nyílt talajfelszíneket, mint amilyen jelenlegi élőhelye is (utak széle, városi aszfaltutak repedései), gyorsabban elfoglalja. Az ugyancsak inváziós *Sorghum halepense*-nél is bebizonyosodott, hogy magjai utóérést igényelnek, amelynek során, a tél folyamán fokozatosan elveszítik dormanciájukat, és egyre érzékenyebbé válnak a tavaszi hőmérsékletingadozás csírázást indukáló hatására (rövidebb idejű, kisebb amplitúdójú hőingadozás is elegendő, BENECH ARNOLD et al. 1988).

A lag periódus hosszához képest a csírázási százalékban kisebb különbséget kaptunk a hőingadozásnak kitett és a kontroll *E. indica* magok között (1. és 2. ábra). Ennek részben a magok – egy kezeléson belül is – jelentősen eltérő csírázóképesége az oka. A jelenség egyik magyarázata lehet, hogy a magok egy részének csírázása hosszabb, vagy nagyobb amplitúdójú hőingadozási ciklust igényel, míg más részük rövidebb idejű vagy kisebb mértékű hőingadozásra is kicsírázik. NISHIMOTO és MCCARTY (1997) eredményei szerint a több napig tartó hőmérsékletingadozás magasabb csírázási százalékat eredményezett a fűfaj magjainál. A *Phragmites australis*-nál hasonló hatású volt a hőmérsékletingadozás amplitúdójának növekedése is (EKSTAM et al. 1999). A magok feltételezett különböző hő- vagy hőingadozás igénye fontos része lehet a faj túlélési stratégiájá-

nak (kockázat megosztása, „risk-spreading” stratégia, GRUBB 1988, CSONTOS 2001), amelynek révén a növény egyfajta „utódtartalékok” biztosít arra az esetre, ha a korábban kikelt utódok elpusztulnának, de a körülmények később újra kedvezővé válnak a csírázásra. Ilyen „utódbiztosító” dormanciát figyeltek meg például a túllegeletetés hatására uralkodóvá váló, egyéves *Tragus berteronianus* magjainál, a félszáraz klímájú afrikai szavannákon (ERNST és TOLSMA 1988).

Meglepő, hogy a hőingadozás az inváziós *E. indica* mellett a tömegesen nem terjedő *C. gryllus* esetében is – legalábbis tendenciájában – hasonló csírázási választ eredményezett. Ez utóbbi fajnál a hőkezelés elsősorban a csírázóképeséget és a csírázási sebességet fokozta (1., 3. és 7. ábra). Elképzelhető azonban, hogy a dél-, és dél-közép-európai elterjedésű *C. gryllus*-nál (HEYWOOD és JURY 2001), amelynek természetes élőhelyét hazánkban elsősorban hegy- és dombvidékek meleg, déli sziklafüves lejtői és sziklagyep társulásai, valamint homoki és löszsytyeprétek képezik (BORHIDI 2003), a csírázást nem a hőmérséklet fluktuációja serkenti, hanem pusztán a magas hőmérséklet. A *T. berteronianus*-nál például, magas csírázási hőigényre utal, hogy a magok csírázása gyorsabban megindult, ha a hőingadozás ugyanolyan (5 °C-os) amplitúdóval, de magasabb hőmérsékleti tartományban következett be (ERNST és TOLSMA 1988). A 21 °C-os állandó hőmérsékleten tapasztalt, időben elhúzódó csírázásról (7. ábra), illetve ennek jelentőségéről más fajok esetében még kevés ismerettel rendelkezünk, de lehet egyfajta „risk spreading” viselkedés.

A két faj közös abban is, hogy a hőkezelt magok csírázásának megindulása és megállása időben szorosan követte a hőingadozási ciklust, s az *E. indica* esetében ráadásul a három párhuzamos Petri csészében egyszerre következett be (6 és 7. ábra). MARTINEZ-GHERSA és mtsai (1997) az *E. indicá*-hoz hasonlóan gyom jellegű, C₄-es, nyári egyéves kétszikű *Amaranthus retroflexus*-nál tapasztalták a magok csírázásának a dormancia megtörésével szimultán megindulását. NISHIMOTO és MCCARTY (1997) kísérletében a hőingadozás megszüntetése ugyancsak a csírázás megállását eredményezte az *E. indicá*-nál. Úgy tűnik, hogy ez a növény a hőmérséklet napi ingadozásán, mint külső tényezőt keresztül képes „pontosan” érzékelni, hogy a megtelepedéshez és a csíranövények növekedéséhez szükséges nyílt talajfelszín mettől meddig áll rendelkezésre (pl. a gyp záródása mérsékli a hőingadozás mértékét).

A bolygatás hatására lokálisan elszaporodó *B. ischaemum*-ra ezzel szemben a hőmérsékletingadozás nem volt hatással (1., 2. és 3. ábra). Ennél a fajnál az alacsony csírázási százalék nem magyarázható a magoknak az *E. indicá*-nál tapasztalt, hosszabb idejű előnedvedési igényével. Lokális tömegessé válásra való hajlamához valószínűleg elsősorban más (pl. vegetatív szaporodásbeli, ökofiziológiai) sajátosságok és nem a hőmérsékletfluktuáció csírázást serkentő hatása járulnak hozzá.

Összefoglalva tehát, a kapott eredmények részben megerősítik feltételezéseinket, miszerint a tömegesen terjedő idegenhonos, vagy őshonos fűfajok csírázásának sebességét vagy mértékét a hőmérsékletingadozás jobban serkenti, mint a tömegesen nem terjedő rokonaiékat, s ez hozzájárulhat kolonizációs sikerességükhöz. A feltevéseinkkel ellenkező eredmények egyik oka lehet, hogy minden terjedési, illetve fotoszintézis kategóriát csak egy-egy, a pázsitfűvek családján belül esetenként egymással csak távolabbi rokonságban álló faj képviselt, s az eredményekben tükröződnek csírázásuk fajra, vagy nemzetségre jellemző sajátosságai is (pl. az *E. indica* nedves állapotban zajló utóérési igénye, a *F. vaginata* csírázásának esetleges alacsonyabb hőmérsékleti optimuma), másik oka

pedig az lehet, hogy ebben a kísérletben a magas hőmérséklet és a hőmérsékletingadozás csírázásra gyakorolt hatása egyaránt megjelenik. Általánosabb következtetések levonásához e két tényező különválasztására, valamint több faj bevonására van szükség.

Köszönetnyilvánítás

Köszönjük Dr. CSONTOS PÉTERnek a kísérlet megtervezésében nyújtott hasznos tanácsait és a kézirat gondos átolvasását. Értékes megjegyzéseikért és kiegészítéseikért köszönet illeti a kézirat alapos lektorait, Dr. MATUS GÁBORT és DANCZA ISTVÁNT. Munkánkat az OTKA T038028 pályázat támogatásával végeztük.

IRODALOM – REFERENCES

- BARTHODEISZKY A. 1980: A vetőmag biológiai értékének meghatározása. Csírázóképeségi feltételek. In: *A magbiológia alapjai* (Szerk.: SZABÓ LÁSZLÓ GY.). Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 259–264.
- BENECH ARNOLD R. L., GHERSA C. M., SANCHEZ A., GARCIA FERNANDEZ A. E. 1988: The role of fluctuating temperatures in the germination and establishment of *Sorghum halepense* (L.) Pers. Regulation of germination under leaf canopies. *Funct. Ecol.*, 2: 311–318.
- BORHIDI A. 2003: *Magyarország növény társulásai*. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 238–281; 363–368.
- BROWN R. F., MAYER D. G. 1988a: Representing cumulative germination 1. A critical analysis of single-value germination indices. *Ann. Bot.*, 61: 117–125.
- BROWN R. F. és MAYER D. G. 1988b: Representing cumulative germination 2. The use of the Weibull function and other empirically derived curves. *Ann. Bot.*, 61: 127–138.
- CSONTOS P. 1996: *Az aljnövényzet változásai cseres-tölgyes erdők regenerációs szukcessziójában*. Synbiologia Hungarica 2(2), Scientia Kiadó, Budapest, 122 pp.
- CSONTOS P. 2001: *A természetes magbank kutatásának módszerei*. Synbiologia Hungarica 4, Scientia Kiadó, Budapest, 155 pp.
- EKSTAM B., JOHANNESSON R., MILBERG P. 1999: The effect of light and number of diurnal temperature fluctuations on germination of *Phragmites australis*. *Seed Sci. Res.*, 9: 165–170.
- ERDŐS P. 1976: A fenyércirok (*Sorghum halepense* Mnch.) hazai elterjedése. *Bot. Közlem.*, 63(1): 23–28.
- ERNST W. H. O., TOLMSMA D. J. 1988: Dormancy and germination of semi-arid annual plant species, *Tragus berteronianus* and *Tribulus terrestris*. *Flora*, 181: 243–251.
- GRAPHPAD SOFTWARE, INC. 2000: GraphPad InStat Version 3.05 for Win 95/NT. GraphPad Software, Inc., San Diego, USA.
- GRUBB P. J. 1988: The uncoupling of disturbance and recruitment, two kinds of seed bank, and persistence of plant populations at the regional and local scales. *Ann. Zool. Fennici.*, 25: 23–36.
- HEYWOOD V. H., JURY S. L. 2001: *Flora Europea* on CD-Rom. Cambridge University Press, Jorna Assoc. Electronic Files, Software.
- KALAPOS T. 1991: C₃ and C₄ grasses of Hungary: their environmental requirements, phenology and role in the vegetation. *Abstracta Botanica*, 15: 83–88.
- KÁRPÁTI I., KÁRPÁTI V. 1955: The aspects of the calciphilous turf (*Festucetum vaginatae danubiale*) in the environs of Vác-rátót in 1952. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.*, 1: 129–157.
- LÁNSZKI I. 1998: Közönséges kakaslábű (*Echinochloa crus-galli*). In: *Veszélyes-24, a leggyakoribb gyomnövények és az ellenük való védekezés*. (Szerk. CSIBOR I. HARTMANN F., PRICZINGER G., RADVÁNYI B.) Mezőföldi Agrofórum Kft., Szekszárd, pp. 120–124.
- MARTINEZ-GHERSA M. A., SATORRE E. H., GHERSA C. M. 1997: Effect of soil water content and temperature on dormancy breaking and germination of three weeds. *Weed Sci.*, 45: 791–797.
- MOORE P. D. 2000: Alien invaders. *Nature*, 403: 492–493.
- NISHIMOTO R. K., MCCARTY L. B. 1997: Fluctuating temperature and light influence seed germination of goosegrass (*Eleusine indica*). *Weed Sci.*, 45: 426–429.
- PRISZTER SZ. 1998: *Növényneveink*. Mezőgazda Kiadó, Budapest, 547 pp.
- REBELE F., LEHMANN C. 2001: Biological flora of Central Europe: *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. *Flora*, 196: 325–344.
- SCOTT S. J., JONES R. A., WILLIAMS W. A. 1984: Review of data analysis methods for seed germination. *Crop Sci.*, 24: 1192–1199.

- STATSOFT, INC. 1995: Statistica for Windows 4.5 programcsomag. StatSoft, Inc., Tulsa, USA.
- SÜB K., STORM C., ZEHEM A., SCHWABE A. 2004: Succession in inland sand ecosystems: which factors determine the occurrence of the tall grass species *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth and *Stipa capillata* L.? *Plant Biol.*, 6: 465–476.
- SVÁB J. 1981: *Biometriai módszerek a kutatásban*. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest, 3. kiadás, pp. 69–70.
- TAMÁS J. 2001: Tűz utáni szukcesszió vizsgálata feketefenyvesekben. Doktori értekezés, kézirat. ELTE, Budapest, 140 pp.
- THOMPSON K., GRIME J. P., MASON G. 1977: Seed germination in response to diurnal fluctuations of temperature. *Nature*, 267: 147–149.
- VIRÁGH K. 2002: A *Bothriochloa ischaemum* (fenyérfű) szerepe a löszgyepek degradációjában és regenerációjában. In: *A Magyar Tudományos Akadémia Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete 50 éve 1952–2002*. (Szerk.: FEKETE G.). MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete, Vácrátót, pp. 79–81.
- WATSON L., DALLWITZ M. J. 1992: Classification. In: *The grass genera of the world*. C.A.B International, Wallingford, Oxon, pp. 45–54.
- WHITE T. A., CAMPBELL B. D., KEMP P. D. 2001: Laboratory screening of the juvenile responses of grassland species to warm temperature pulses and water deficits to predict invasiveness. *Funct. Ecol.*, 15: 103–112.
- WILLIAMS E. D. 1983: Effects of temperature, light, nitrate and pre-chilling on seed germination of grassland plants. *Ann. Appl. Biol.*, 103: 161–172.
- ZÓLYOMI B., FEKETE G. 1994: The Pannonian loess steppe: differentiation in space and time. *Abstracta Botanica*, 18(1): 29–41.

INFLUENCE OF DIURNAL TEMPERATURE FLUCTUATION ON THE GERMINATION
OF FIVE GRASS SPECIES DIFFERING IN INVASION POTENTIAL

A. Mojzes, T. Kalapos

Department of Plant Taxonomy and Ecology, Eötvös Loránd University,
Pázmány P. stny. 1/c, H-1117 Budapest, Hungary

Accepted: 18 November 2004

Keywords: *Bothriochloa ischaemum*, *Calamagrostis epigeios*, *Chrysopogon gryllus*, *Eleusine indica*, *Festuca vaginata*, germination

Seed germination of an expanding and a non-expanding C₃ grass and that of three C₄ grasses (an alien invader, a native species that becomes locally abundant after disturbance and a non-expanding species) was investigated in a laboratory experiment under constant 21±0.5 °C (control) and to alternating temperature (30 ±3 °C, 8 h and 21±0.5 °C, 16 h) for 6 days, followed by constant 21±0.5 °C. We tested the hypothesis that diurnal temperature fluctuation enhances the germination of grasses with a capacity for mass expansion – either alien invasive or native species – at a greater extent than that of non-expanding ones. This trait may provide an advantage in emergence and establishment on bare soils. The expanding native C₃ grass, *Calamagrostis epigeios* achieved 43% higher final germination percentage under fluctuating temperature than at constant 21 °C. In contrast, germination of the non-expanding, endemic species, *Festuca vaginata* was not stimulated, even appeared to be retarded by the heat treatment. A three-week-long wet incubation prior to the exposure to the fluctuating temperature regime was required for the invasive C₄ grass *Eleusine indica* to initiate germination, resulting in a significantly shorter lag period relative to the control. Final germination percentage was three times greater for the non-expanding *Chrysopogon gryllus* and 49% higher for *E. indica* in response to temperature fluctuation than at constant temperature. When comparing heat treated seeds, however, *E. indica* attained 3.6-times higher germination rate than *C. gryllus*. Temperature fluctuation had no significant effect on germination of the C₄, native *Bothriochloa ischaemum*, which has an ability to dominate locally after disturbance. Although these results are consistent with our hypothesis, for a more general conclusion a greater number of species should be studied, as well as temperature optimum for germination and other species-specific traits (e.g. after-ripening) should be taken into account.