

Egyéves növényfajok inváziós sikerességét befolyásoló jellegek

FENESI ANNAMÁRIA

Doktori (Ph.D.) értekezés

EÖTVÖS LORÁND TUDOMÁNYEGYETEM

BIOLÓGIA DOKTORI ISKOLA

ÖKOLÓGIA, KONZERVÁCIÓBIOLÓGIA ÉS SZISZTEMATIKA PROGRAM

Doktori Iskola vezetője: **DR. ERDEI ANNA**

Programvezető: **DR. PODANI JÁNOS**

Témavezető: **DR. BOTTA-DUKÁT ZOLTÁN**

Tudományos tanácsadó, MTA Doktora

MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIA

ÖKOLÓGIAI ÉS BOTANIKAI KUTATÓINTÉZET

VÁCRÁTÓT

2012

„The interaction of fresh arrivals with the native fauna and flora leads to some consideration of ecological ideas and research about the balance within and between communities as a whole. In other words, the whole matter goes far wider than any technological discussion of pest control...”

„Az újjövevények és az őshonos fauna és flóra kapcsolata olyan ökológiai elméletek és kutatások felé terel, melyek a teljes közösség egyensúlyát kell szem előtt tartásuk.

Más szóval, az egész kérdéskör messze túlmutat egy gyomvédelmi módszerektől szóló eszmecsere...”

Charles Sutherland Elton

The ecology of invasions by animals and plants, 1958

(az első jövevényfajokról szóló ökológiai könyv, az invázióbiológia alapköve)

TARTALOMJEGYZÉK

1. BEVEZETÉS.....	5
1.1. <i>Motiváció.....</i>	5
1.2. <i>Előzetes ismeretek: a növényi invázióról általában</i>	6
1.3. <i>A növényi inváziók negatív hatásai.....</i>	8
1.4. <i>Az inváziós fajok jellegét kutató irányzatok.....</i>	9
1.5. <i>Az inváziós fajok tulajdonságai</i>	10
1.6. <i>Egyéves inváziós fajok.....</i>	12
1.7. <i>Témaválasztás: rés a pajzson.....</i>	13
1.8. <i>Célkitűzések és kérdések.....</i>	17
2. ANYAG ÉS MÓDSZEREK.....	19
2.1. <i>Sokfajos összehasonlító vizsgálat a rövid és hosszú életű fajok inváziót elősegítő tulajdonságainak elkülönítésére.....</i>	19
2.1.1. <i>A választott fajkészlet.....</i>	19
2.1.2. <i>Biológiai tulajdonságok.....</i>	20
2.1.3. <i>Statisztikai elemzés.....</i>	21
2.2. <i>Inváziós sikerességükben különböző egyéves növényfajok komplex ökológiai tulajdonságainak összehasonlítása.....</i>	23
2.2.1. <i>Vizsgált fajok, európai és amerikai elterjedés.....</i>	23
2.2.2. <i>A fenotípusos plasztikusság tesztelése.....</i>	24
2.2.3. <i>Intraspecifikus kompetíció tesztelése.....</i>	26
2.2.4. <i>Interspecifikus kompetíció és élőhely-preferencia tesztelése</i>	27
2.2.5. <i>A generalista – specialista jelleg tesztelése.....</i>	28
2.2.6. <i>Statisztikai elemzés.....</i>	28
2.3. <i>A kompetíciós környezet hatása egy egyéves inváziós növényfaj csírázására</i>	29
2.3.1. <i>A vizsgált faj.....</i>	29
2.3.2. <i>Magvakból és csíranövényekből álló kompetíciós környezet kialakítása ...</i>	30
2.3.3. <i>Felnőtt növényekből álló kompetíciós környezet kialakítása.....</i>	31
2.3.4. <i>A dormans magvak arányának tesztelése.....</i>	32
2.3.5. <i>A felnőtt kompetítorok allelopatikus hatásainak vizsgálata</i>	32
2.3.6. <i>Statisztikai elemzés.....</i>	33
2.4. <i>Egy egyéves inváziós faj fenotípusos jellegeinek változása terjedési útvonalá mentén.....</i>	34
2.4.1. <i>Az ürömlevelű parlagfű magyarországi megjelenéséről és terjedéséről.....</i>	34
2.4.2. <i>Maggyűjtés és közös tenyészkerti kísérlet</i>	34
2.4.3. <i>Statisztikai elemzés.....</i>	37
3. EREDMÉNYEK ÉS TÁRGYALÁS.....	38
3.1a. <i>Elkülöníthetők-e az egyéves és az évelő inváziós fajok sikerességet magyarázó morfológiai és ökológiai jellegeik alapján?.....</i>	38

3.1b. Milyen könnyen mérhető, általános morfológiai, ökológiai jellegek (soft traits) biztosítják az egyéves inváziós fajok sikerét?	40
3.2a. Melyek egy egyéves növényfaj inváziós sikerességét biztosító komplex ökológiai tulajdonságok (hard traits)?	43
3.2a.1. Fenotípusos plasztikusság	44
3.2a.2. Kompetíciós képesség	46
3.2a.3. Generalista – specialista jelleg	50
3.2b. Egy egyéves inváziós növényfaj sikeres fajnak számít az őshonos környezetben is?	52
3.3a. Befolyásolja-e az inváziós faj magvainak csírázási arányát a kompetitív környezet?	53
3.3b. Képes az inváziós faj magja időben módosítani csírázását változatos kompetíciós környezetben?	59
3.3c. Megbízható-e az alkalmazott csírázási stratégia?	61
3.4a. Változnak-e egy egyéves növényfaj biológiai tulajdonságai az invázió során? ...	65
3.4b. Milyen vegetatív tulajdonságokra hat a természetes szelekció az újonnan meghódított területeken?	70
ÖSSZEFOGLALÓ	72
SUMMARY	74
AZ ÉRTEKEZÉS ALAPJÁUL SZOLGÁLÓ PUBLIKÁCIÓK LISTÁJA	77
IDÉZETT SZAKIRODALOM	78
MELLÉKLET	95

1. BEVEZETÉS

1.1. Motiváció

Az inváziós növényfajok ökológiája több szempontból is megfelelő kutatási témának tűnt és bizonyult számomra: újszerű, dinamikus és izgalmas kutatási feladatokat jelent. Újszerűségét és népszerűségét az 1990-es évek óta exponenciálisan növekvő publikációk száma megfelelően bizonyítja (Kühn és mtsai. 2011). Az invázióökológia háttérben egy nagy és aktív kutatói közösség áll, téma-specifikus szaklapokkal és konferenciákkal: az egyik legszorgalmasabb ökológiai kutatási irányzatnak számít. Az invázió folyamatának teljes megértéséhez és kutatásához jó néhány tudományág alapos ismerete szükséges. Ezek közül kiemelkedik az evolúcióbiológia, a populációgenetika, biogeográfia, ökológia, de a természetvédelmi biológia és a közgazdaságtan is.

A növényi invázió egy dinamikus folyamat, gyorsan zajlik időben és térben, sokkal gyorsabban, mint más biológiai, ökológiai vagy biogeográfiai folyamatok. A „betolakodó faj új élőhelyen” helyzet egy gigantikus kísérletnek fogható fel, mely érdekes tudományos kérdéseket vet fel. Egy harcnak vagyunk szemtanúi, ahol féltjük az őshonos közösséget a betolakodóktól, de ugyanakkor csodáljuk a támadó arzenálját és háborús stratégiáit: az új allelopátiás fegyvereket, a kompetíciós képesség gyors evolúcióját, vagy éppen a beporzók elcsalogatásának módját.

A tudományos kihívás mellett a növényi inváziók jelensége komoly természetvédelmi probléma is egyben. Elhanyagolt vagy túlhasznált tájaink szemünk láttára özönlik el a tájidegen növény- és állatfajok. Hatásukra csökken az őshonos közösségek fajszáma, és sokszor visszafordíthatatlanul változik a teljes ökoszisztéma szerkezete és működése. Az invázióökológiai kutatások célja kell legyen, hogy időben rámutassanak a betelepülő fajok negatív hatásaira, és hogy hatékony védekezési módszereket dolgozzanak ki.

Nagy feladat naprakésznek lenni a naponta bővülő inváziós szakirodalom terén, pedig ez elengedhetetlen, ha saját kutatásaim révén új információkat szeretnék hozzátenni az egyre gyarapodó ismeretanyaghoz. Számomra járható útnak tűnik ötvözni az irodalomban fellelt „hiányosságokat” (kevésbé használt módszerek alkalmazása, korábban

nem tesztelt hipotézisek vizsgálata) a helyi sajtoóságokkal (társégünkben terjedő inváziós fajok, régióspecifikus kérdések, jellegek).

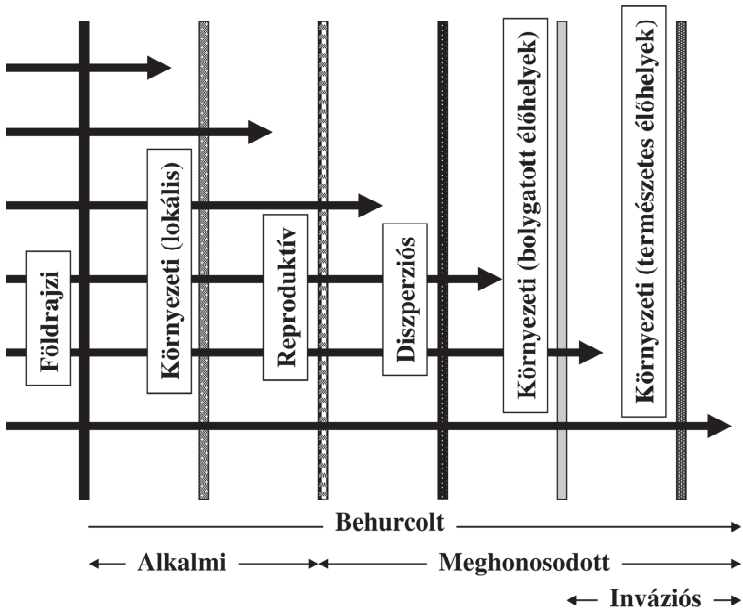
1.2. Előzetes ismeretek: a növényi invázióról általában

A globalizáció egyik legveszélyesebbnek tartott velejárója az idegenhonos fajok térhódítása (Vitousek és mtsai. 1996, 1997). Azon növényfajok száma, melyek akarattal vagy akaratlanul kerültek természetes határaikon kívülre, folyamatosan növekszik. Az idegenhonos fajok terjedésének sokféle kimenetele létezik: míg egyesek még meghonosodás előtt elpusztulnak, addig mások meghódítják, előzönlük az új területeket, ökológiai, természetvédelmi és gazdasági károkat okozva (Williamson és Fitter 1996, Kolar és Lodge 2001, Colautti és MacIsaac 2004).

Mivel az inváziós fajokkal kapcsolatos fogalmak és definíciók sokszor nem egyértelműek, egy rövid fogalommagyarázat mindenképpen idekívánkozik. Néhány alapfogalom felvillantásával párhuzamosan az inváziós folyamat legfontosabb szakaszait is felvázolom, Richardson és Pyšek (2006) definícióit követve. Egy új területre érkező propagulumoknak, és az azokból fejlődő növényegyedeknek változatos akadályokat kell leküzdeni, hogy az új élőhelyen meglepedjenek, terjedjenek és tömegessé váljanak (1.1. ábra). A földrajzi akadályok legyözése után, az adventív fajnak elsőként az új terület környezeti tényezőivel kell megbirkóznia (éghajlat, talajtípus stb.). A fajok többsége nem képes meglepedni és szaporodni az új élőhelyen, és populációik fennmaradása az ember gondoskodásának függvénye. Ezeket a fajokat *alkalmi jövevényfajoknak* (casual species) nevezzük. A klimatikus akadályokat legyözök akkor tekinthetők *meghonosodott fajoknak* (naturalized species), ha öfenntartó populációval rendelkeznek. A terjedő meghonosodott fajokat tekintjük *inváziós fajoknak, özönnövényeknek* (invasive species). Egyes szakirodalmakkal ellentétben, melyek a gazdasági, természetvédelmi vagy ember-egészségügyi kárt okozó fajokat jelölik az inváziós megnevezéssel, az ökológiai irodalomban a gyors terjedés az inváziós faj megkülönböztető bélyege (Pyšek és mtsai. 2004b). Jelen értekezésben Botta-Dukát és mtsai. (2004) megnevezéseit követem, melyek egységes és szép magyar megoldásokat kínálnak az angolszász irodalomban használt fogalmakra.

Az inváziókatutatók témái széles palettán mozognak, a leggyakrabban feltett kérdések a következők (Lake és Leishman 2004): Melyek a sikeres inváziós fajok tulajdonságai?

Miért csak néhány meghonosodott faj lesz inváziós? Mi teszi az élőhelyeket előzőnlhetővé? A zavarás típusa és erőssége befolyásolja-e a fajok inváziós sikerességét? A behurcolástól számított idő hogyan befolyásolja az inváziós sikerességét?



1.1. ábra. Akadályok, melyeket egy adventív növény le kell küzdjön ahhoz, hogy alkalmi, meghonosodott vagy inváziós fajjá váljon (Richardson és Pyšek 2006 nyomán).

Catford és mtsai. (2008) egy átfogó irodalom-pásztázással 29, az invázió jelenségét magyarázó hipotézist gyűjtöttek össze. Ezek a következő három nagy téma köré csoportosulnak: (1) a propagulum-nyomás (propagule pressure) köré tartoznak azok a hipotézisek, melyek a behurcolási eseményenkénti propagulumok számához, a behurcolások számához, vagy éppen a behurcolási események időbeli és térbeli eloszlásához kapcsolják az inváziós sikerességet. (2) Egy másik hipotézis-csoport az új élőhely abiotikus tényezőit tartja a legfontosabb magyarázóknak: a hozzáférhető források növekedése vagy fluktuációja, a környezet heterogenitása, a különféle természetes és

mesterséges zavarások külön-külön vagy együttesen lehetnek a jelenség elősegítői. (3) Még gyakrabban találkozunk olyan kutatásokkal, melyek biotikus tényezőkhöz kapcsolják a sikerességet, melyek vonatkozhatnak közvetlenül az inváziós fajra (ideális gyom hipotézis, a kompetíciós képesség gyors evolúciója), az inváziós fajok interspecifikus kapcsolataira (a parazitanyomás elmaradása, specialista kompetítor – generalista mutualista hipotézis) vagy a faj és a befogadó közösség kapcsolatára (biotikus rezisztencia, új fegyver hipotézis). Ez utóbbi hipotéziskör teszteli azt, hogy a közösség őshonos fajai fékezhetik-e és ha igen, milyen mechanizmusokon keresztül az idegenhonos fajok megtelepedését, terjedését (D'Antonio és mtsai. 2001, Levine és mtsai. 2004). Az őshonos közösség idegenhonos fajokkal szembeni védekezési képességét *biotikus rezisztenciának* nevezzük. Az esetek többségében a fajok közötti verseny fogja eldönteni, hogy a jelenlévő propagulumok közül melyek fognak csírázni, növekedni, termést hozni és terjedni (Tielbörger és Prasse 2009). A negatív interspecifikus kölcsönhatások közül az allelopátia hatása felerősödhet őshonos és behurcolt fajok között, hiszen egyik félnek sem volt lehetősége adaptálódni az új szomszéd allelopatikus hatású kémiai anyagaihoz (Prati és Bossdorf 2004).

Bár újabb és újabb hipotézisek és predikciók születnek az inváziós sikerességet magyarázandó, nehéz egységes keretet találni és általánosan magyarázni a növényi invázió jelenségét, főleg a behurcolt fajok és a meghódított élőhelyek, közösségek változatossága, és épp ezért az inváziós események egyedisége miatt. Azon tényezők és folyamatok feltárása és megértése, melyek segítenek megmagyarázni az idegenhonos fajok között a sikerességben megmutakozó nagyfokú változatosságot, jelenleg az invázióökológia és kapcsolódó tudományágak központi kérdése (Kolar és Lodge 2001), és nagy valószínűséggel az is marad a következő években.

1.3. A növényi inváziók negatív hatásai

A biológiai invázió a biodiverzitás csökkenésének egyik legfontosabb oka. Az inváziós növényfajok változatos módon befolyásolhatják az előzőnlőtt közösségek szerkezetét és összetételét, bár leggyakrabban kompetícióval szorítják ki az őshonos fajokat (Parker és mtsai. 1999). Ennek a folyamatnak része lehet az inváziós fajok által lecsökkentett fény-, tápanyag- vagy vízmennyiség, esetleg a nagyarányú területhasználat (Siemens és Blossey 2007, Werner és mtsai. 2010). Emellett, ahogy korábban már említettem, egyes

növényfajok allelopatisz anyagok kibocsátása révén hatnak negatívan a helyi közösség fajaira, befolyásolván azok csírázását, növekedését, szaporodását és túlélését (Ridenour és Callaway 2001, Callaway és mtsai. 2006).

Az inváziós fajok hatása más trófikus szinteken is érezhető. A talajlakó mikroorganizmusok abundanciája és diverzitása gyakran csökkenő tendenciát mutat az inváziós növényfajok terjedésével párhuzamosan, a megváltozott talajparaméterek következtében (Ernst és Cappuccino 2005). A megváltozott talajbiotának további következményei lehetnek, melyek a gerinctelen szervezeteken keresztül a kétéltű, hüllő, madár és emlős közösségeket is érinthetik (Gerber és mtsai. 2008). Bár előfordul, hogy az adventív növényfajok hozzájárulnak a pollinátor-populációk gyarapításához a forráskínálat növelésével (nektár vagy pollen), és ezáltal az őshonos fajok beporzási valószínűségét is növelik (Moragues és Traveset 2005), azonban gyakran elhódítják a beporzó rovarokat és csökkentik az őshonos fajok reprodukciós sikerét (Brown és mtsai. 2002).

Az adventív fajok behurcolásával és terjedésével az ökoszisztéma természetes folyamatai is megváltozhatnak. Gondoljunk itt a talaj kémiai összetételének és ciklusának megváltoztatására, melyet nagyon sok korábbi vizsgálat bizonyított (pl. Dassonville és mtsai. 2008, 2011, Scharfy és mtsai. 2010), a hidrológiai ciklusok megzavarására (Levine és mtsai. 2003) vagy éppen a természetes tüzek gyakoriságának megváltoztatására (D'Antonio és Vitousek 1992). Újabb kutatások azt vetítik előre, hogy a klímaváltozás hatására változhat az inváziós fajok terjedésének üteme és az invázió kimenetele. A magasabb átlaghőmérséklet, a megváltozott csapadékeloszlás, a CO₂ légköri koncentrációjának növekedése, illetve a talajok nitrogéndúsulása növelheti egyes inváziós fajok térhódítását, míg másokat ezek a tényezők korlátozni és akadályozni fognak (Vila és mtsai. 2006, Thuiller és mtsai. 2007). Az inváziós fajok folyamatos vizsgálata és monitorozása segíthet féken tartani terjedésüket egy gyorsan változó klímán.

1.4. Az inváziós fajok jellegeit kutató irányzatok

Sok invázióval kapcsolatos kérdés megválaszolására alkalmasak az ökológiai alapú kutatásokhoz hasonló módszerek, ugyanakkor az „idegen faj új élőhelyen” helyzet újszerű megközelítést igényel. Hosszú a terepi megfigyeléseken alapuló összehasonlító vizsgálatok sora, mellettük a kontrollált körülmények között zajló kísérletes

megközelítések, míg az utóbbi években a szisztematikus irodalmi elemzések és a meta-analízisek is hozzájárulnak a téma jobb megértéséhez. A tanulmányozott célcsoport tekintetében is változatos a kínálat, egyesek egy kiemelt célfajra vagy kisebb célcsoportra koncentrálnak, viszont egyre több a sokfajos összehasonlító (komparatív) vizsgálat is. Ezek prediktív ereje sokkal erősebb, általánosításra alkalmasabb eredményeket szolgáltatnak (van Kleunen és mtsai. 2010).

A „cél-área” megközelítés számít hagyományosnak az invázió kutatásban, így az esetek többségét képviseli: az inváziós fajokat újonnan meghódított területeiken vizsgálják, összehasonlítva őket őshonos vagy kevésbé sikeres idegenhonos fajokkal. Azonban, ez a megközelítés nem elegendő az invázióval kapcsolatban felmerülő valamennyi kérdés megválaszolására, és egyre nagyobb teret kapnak a biogeográfiai alapú kutatások (Hierro és mtsai. 2005, Muth és Pigliucci 2006), melyek nemcsak a meghódított területen, de eredeti élőhelyeiken is vagy csak ott vizsgálják meg a fajokat. A „forrás-área” megközelítés (source area approach, Prinzing és mtsai. 2002, Pyšek és mtsai. 2004a), ahogy neve is mutatja, az inváziós fajoknak az őshonos elterjedési területeiken történő vizsgálatát jelenti. Ennek alapja, hogy hasonló származású, ugyanolyan útvonalat és úthosszsúságot megtevő fajok csoportját választjuk ki, és így képesek leszünk az inváziót elősegítő tulajdonságokra koncentrálni (Pyšek és Richardson 2007). A földrajzi származás és az eredeti elterjedési terület mérete és jellege sok esetben magyarázza az inváziós sikerességet (Hamilton és mtsai. 2005). Természetvédelmi szempontból is fontos lehet ez a megközelítés, segítségével már a megtelepedés előtt ki lehet szűrni az inváziós jellegeket mutató fajokat (Kolar és Lodge 2001). Továbbá, ez a megközelítés arra is alkalmas, hogy az inváziót segítő tulajdonságokról eldöntsük, hogy azok már az őshonos területeken is megvoltak vagy az inváziós folyamat alatt alakultak ki (Schlaepfer és mtsai. 2009). E fontos érvek ellenére a forrás-área megközelítést ritkán alkalmazták eddig (van Kleunen és Johnson 2007).

1.5. Az inváziós fajok tulajdonságai

Az invázióökológia egyik legfontosabb kutatási területe az idegenhonos fajok sikerességéért felelős biológiai tulajdonságok feltárásával foglalkozik. Bár nagyon sok tanulmány keresi a sikeres fajokat a kevésbé sikeresektől elválasztó tulajdonságokat

(Rejmánék és Richardson 1996, Williamson és Fitter 1996, Radosevich és mtsai. 2003), általános érvényű jelleget nagyon nehéz találni (Hayes és Barry 2008).

Az inváziót elősegítő növényi tulajdonságok kutatásában Herbert Baker munkássága teremtette meg az alapot, bár Baker-t nem az inváziós faj, hanem az ideális gyom (ideal weed) általános tulajdonságai foglalkoztatták (Baker 1965). Gyomnak tartott minden olyan fajt, mely kizárólag vagy legnagyobb részt ember által zavart élőhelyeken fordul elő, mezőgazdasági kultúrákban, ruderalis közösségekben, építkezések és ipartelepek környékén, szeméttelpeken. Mindezek ellenére, valószínűleg azért számít alapvető inváziós irodalomnak Baker munkája, mert gyomfaj és nem-gyomfaj kategóriáit az *Eupatorium* és *Ageratum* nemzetségbe tartozó fajpárokkal példázta, ahol a gyomfaj idegenhonos, inváziós faj volt, míg a nem-gyomfaj őshonos faj (Pyšek és Richardson 2007). Azóta több ízben bizonyították, hogy a sikeres gyomfajok tulajdonságai sok esetben megegyeznek az ideális inváziós faj tulajdonságaival.

A Baker utáni inváziós kutatásokat egyfajta pesszimizmus jellemezte: az esettanulmányok nagyon változatos eredményeinek köszönhetően a kutatók kételkedni kezdtek az inváziót elősegítő általános tulajdonságok léteiben (Alpert és mtsai. 2000). A fordulatot Rejmánék 1996-ban megjelent munkája jelentette, melyben bizonyította, hogy ezen tulajdonságok felderítése elengedhetetlen összetevője az inváziós folyamatok magyarázatának. Az ezt követő kutatások egyre gyakrabban bizonyítják, hogy léteznek tulajdonságok, melyek kétség kívül hozzájárulnak a fajok inváziós sikerességéhez (van Kleunen és mtsai. 2010).

Őshonos – idegenhonos fajcsoportok vagy sikeres – nem sikeres idegenhonos fajok összehasonlításával, illetve az ilyen esettanulmányok összesítő elemzésével több tulajdonságról is bizonyították, hogy segíthetik a fajokat inváziós térhódításukban. Ilyen sikerességet „kódoló” tulajdonságnak számít például a nagy szármagasság, a gyors növekedés, a kiemelkedően nagy fenotípusos plasztikusság, a hatékony vegetatív és generatív szaporodás és az erős kompetíciós képesség (Pyšek és Richardson 2007).

Azonban, a teljes érvényű általánosítási próbálkozások több szempontból kudarcra vannak ítélve és használhatóságuk korlátozott: (1) könnyen mérhető és széles körben jellemző tulajdonságokat vizsgálnak, holott a sikerességet sok esetben speciális, egyedi jellegek biztosíthatják; (2) az invázió főbb stádiumaiban (megtelepedés, meghonosodás, terjedés) más és más jelleg kínálhat előnyt; (3) zavarás-, élőhely- és közösségfüggő az egyes tulajdonságok érvényesülése; (4) újabban egyre több bizonyítéka van annak, hogy a

megtelepedéstől számított időtartam (residence time) függvényében is változhat a biológiai tulajdonságok relatív fontossága az inváziós sikerességben.

1.6. Egyéves inváziós fajok

A növények élettartama mentén történő csoportosítás indokolt lehet az inváziókutatásban, hiszen egyéves és évelő fajok inváziós sikerességét különböző tényezők befolyásolhatják, mivel ezek életmenet-tulajdonságai és allokációs prioritásaik jelentősen eltérnek. A fajok életmenet-tulajdonságai és élethosszuk között csereviszony áll fenn, és ezen tulajdonságok alapján a fajokat egy kontinuum mentén lehet elhelyezni (Schippers és mtsai. 2001). Az egyik véglet az „egyéves stratégia”, mely általánosan fogalmazva magas reprodukciós rátát, sok, apró és jól terjedő utódot, valamint az anya és az utód korai elválását jelenti. E fajokat szemelparitás („semelparity”) jellemzi, azaz csak egyszer van alkalmuk teljes életük során utódokat létrehozni és terjeszteni. Jellemző ezekre a rövid életű fajokra, hogy a változásokra, zavarásokra sokkal gyorsabban reagálnak, mint a hosszabb életű fajok (Matthies és mtsai. 2004), egyrészt rövid generációs idejük, másrészt kiemelkedő plasztikusságuk révén. Ezzel magyarázható, hogy az egyéves fajok főleg a kompetíciómentes, zavart helyeket töltik be, így a szukcessziós sor kezdeti stádiumaiban dominálnak, vagy más tényezők által állandóan zavart helyeken (forrás-limitáció, a víz évszakos ingadozása, ember általi állandó/gyakori zavarás) fordulnak elő (Pianka 1970). A másik végletet az „évelő stratégia” képviseli, mely kompetitív, hosszú életű fajok köre, melyek kevés utódot hoznak világra. Az utódok létrehozása jelentős szülői befektetéssel jár, így azok túlélési esélyei jóval nagyobbak. Az egyedek többszöri utódlétrehozási eseménnyel rendelkezhetnek (iteroparitás). Általában a zavartalan élőhelyeken fordulnak elő, ahol kompetíciós képességüknek köszönhetően gyakoriak (Seabloom és mtsai. 2003). Tekintve e különbségeket a rövid és hosszú életű növényfajok között, várhatjuk, hogy ezek az eltérések inváziós térhódításuk során is megmutatkoznak. Az egyévesek szempontjából a szaporodás és a terjesztés biztosítása elsődleges fontosságú, hiszen ettől függ az egyed utódainak következő generációban való előfordulása, ezért az inváziós fajok esetén is ezek biztosíthatják a sikeres terjedést és széles térhódítást.

Az egyéves inváziós növényfajokról szóló átfogó szakirodalomról nincs tudomásom, bár e fajok listája igen hosszú. A legidézettebb egyéves növényfajhoz kapcsolódó inváziós esemény a fedélrozsok (*Bromus tectorum*) észak-amerikai terjedése

a kontinens nyugati részén. A korábban élő fajok által dominált növényközösségeket egyéves inváziós fajok özönlötték el az intenzív emberi zavarás hatására (D'Antonio és Vitousek 1992). Ennek következtében lecsökkent a biológiai diverzitás, és a legelő állatok által kedvelt növényfajok abundanciája (Davies és Johnson 2008). Megváltozott a természetes tüzek gyakorisága és erőssége (D'Antonio és Vitousek 1992), mely az inváziós fajok további térhódításához vezetett. Ugyancsak a fedélrozsok terjedésének következtében a víz, tápanyag és szervesanyag körforgás is módosult (Smith és mtsai. 1994).

Az inváziós növényfajok jegyzéke szerint, Magyarország lágyszárú inváziós fajainak 43%-a egyéves növényfaj (Balogh és mtsai. 2004). Talán a parlagfűről (*Ambrosia artemisiifolia*) esik a legtöbb szó és ezt kutatják legintenzívebben (pl. Béres és mtsai. 2005, Kiss és Béres 2006, Csontos és mtsai. 2010, Pinke és mtsai. 2011), bár más fajokkal is foglalkoztak már (pl. betyárkóró, *Erigeron canadensis*, Tamás 1999-2000, egynyári seprence, *Stachys annua*, Pinke és Pál 2009). Rövid generációs idejük miatt hálás feladat egyéves inváziós fajokkal dolgozni. E tulajdonságuk lehetővé teszi, hogy rövid idő leforgása alatt a növényegyedeket teljes életciklusuk alatt tanulmányozhassuk.

1.7. Témaválasztás: rés a pajzson

1. Ami a fajok inváziós sikerességét befolyásoló tulajdonságokat illeti, az áttekintésből kiderült, hogy a teljes érvényű általánosítási próbálkozások több szempontból kudarcra vannak ítélve és használhatóságuk korlátozott. Éppen ezért, járhatóbb útnak látszik az inváziós tulajdonságok szűkebb, jól definiált csoportokban való vizsgálata, ugyanakkor több szempont (a megtelepedéstől számított idő, a közösség összetétele, zavarás stb.) figyelembevételével, hogy pontosabb és használhatóbb eredményt kaphassunk. A növények élettartama alapján történő csoportosítás indokoltan tűnik ilyen szempontból. Láttuk, hogy az egyéves és élő fajok közötti eltérések miatt várható, hogy inváziós sikerességüket is más és más tényezők befolyásolják, mivel életmenet tulajdonságaik és allokációs prioritásaik jelentősen eltérnek. Ennek érdekében az első bemutatandó vizsgálatban egy sokfajos összehasonlító vizsgálatot végeztem, melyben a forrás-área megközelítést használva biológiai, ökológiai és elterjedési tulajdonságok alapján hasonlítottam össze két nagy csoportot: rövid életű (egyéves és kétéves) és hosszú életű (élő) fajokat. A vizsgálatba kizárólag lágyszárú fajokat vontam be és inváziós

sikerességük szerint is csoportosítottam őket, megtelepedett nem inváziós és megtelepedett inváziós fajokra. A választott fajok közötti heterogén rokonsági viszonyok tompítására filogenetikai korrekciót alkalmaztam. Összesen 116 rövid életű (ebből 34 inváziós faj) és 296 hosszú életű (81 inváziós), Európában őshonos és Amerikában idegenhonos fajt tartalmazott a kiválasztott fajlista. A fajok tulajdonságai adatbázisokból származtak és 5 csoportba sorolhatók: (1) kompetíciós képességgel összefüggő jellegek (ökológiai stratégia, dominancia mintázat, szármagasság), (2) szaporodásbiológiai tulajdonságok (virágzási idő, kompatibilitás, pollináció, magtömeg), (3) terjesztéssel kapcsolatos tulajdonságok (vegetatív terjedés, specializált magterjesztési módok), (4) őshonos elterjedési terület mérete és (5) emberi zavaráshoz való viszonyulás.

2. Mivel az előbbieken felvázolt sokfajos összehasonlító vizsgálat az adatbázisokban és szakirodalomban felelhető adatokra támaszkodik, a rendelkezésre álló jellegek könnyen mérhető tulajdonságok, melyek csak felületesen jellemzik a fajok viselkedését, stratégiáját. Komplexebb jellegek vizsgálata, még ha csak néhány fajra korlátozódhat is, fontos módszer az inváziós fajok jellegeinek, tulajdonságainak feltárásában. Három, Európából származó, Észak-Amerikában meghonosodott, különböző inváziós sikerességet mutató fajt vizsgáltam a forrás-ára megközelítést használva. Mindhárom faj gyakori Magyarországon és meghonosodott Észak-Amerikában, de míg a fedélrozsok (*Bromus tectorum*) veszélyes inváziós faj Észak-Amerikában és világszerte, addig a meddő rozsok (*Bromus sterilis*) kevésbé sikeres özőnnövény, a berzedt rozsokot (*Bromus squarrosus*) pedig nem tartják inváziós fajnak. A három fajt plasztikusságuk, kompetíciós képességük és generalista/specialista jellegük alapján hasonlítottam össze, melyhez kísérletek és terepi megfigyelések szolgáltattak adatot.

3. Bár a legtöbb kutatás a kicsírázott növénygyedek túlélésén és növekedésén keresztül vizsgálja azok sikerességét, a magok csírázását befolyásoló tényezők vizsgálata szintén fontos, hisz elsősorban ezek hatnak a megtelepedési sikerre. Ugyanakkor a csírázási körülmények az egyed egész életére és rátermettségére, de akár a populáció hosszú távú életben maradására is hathatnak (Tielbörger és Prasse 2009, Donohue és mtsai. 2010, Orrock és Christopher 2010, ten Brink és Bruun 2011). A magvak csírázását egy sor abiotikus tényező befolyásolhatja (hőmérséklet, a talaj nedvességtartalma, a fény minősége és intenzitása, tápanyagtartalom stb., Baskin és Baskin 1998). Ugyanakkor, a mag közvetlen közelében lévő növények szintén jelentősen hathatnak a magok csírázására,

direkt módon a kémiai környezet alakításával (közvetlen hatás allelopátián keresztül, Prati és Bossdorf 2004) vagy indirekt módon a mag fizikai környezetének átalakításával. Például, a mag szomszédságában lévő növények csökkentik a fény mennyiségét, minőségét és a hőmérsékletet, vagy növelik a talaj nedvességtartalmát árnyékoláson keresztül, de ugyanakkor forráselvonással csökkentik a talaj tápanyag- és vízkészletét. Ilyen módon, a mag környezetében lévő növények denzitása, életfázisa és kiléte jelentősen befolyásolja egy mag csírázását. A kompetíció típusa, intraspecifikus vagy interspecifikus volta szintén befolyásolhatja egy mag és a magból kikelő növényegyed jövőjét, hiszen korábbi vizsgálatok bizonyították e két típusú környezet eltérő hatását: más fajhoz tartozó egyedek csökkentik a csírázási időt, az intraspecifikus környezethez képest (Dyer és mtsai. 2000, de Tielbörger és Prasse 2009). A fentiek fényében nem meglepő, hogy a növények evolúciós fejlődésük során olyan mechanizmusokat fejlesztettek, melyek segítségével a magok érzékelik a csírázási környezet minőségét, és ennek függvényében változhat a csírázás ideje.

Erős kompetíciós helyzetben, legyen az intraspecifikus vagy interspecifikus verseny, a magok két antagonista stratégiával élhetnek, hogy a kompetícióból származó hátrányokat elkerüljék: (1) korábban csíráznak, így kompetíciós előnyhöz jutnak a vetélytársakkal szemben (Black és Wilkinson 1963, Verdú és Traveset 2005, Orrock és Christopher 2010), vagy (2) a csírázás a következő vegetációs periódusig toldódik (Turkington és mtsai. 2005). Ez utóbbi stratégia esetén szintén különválaszthatunk két, növényeknél megfigyelhető alkalmazkodást. Az első elmélet értelmében egy egyed magjainak csupán egy része fog csírázni a legmegfelelőbb körülmények között is, míg a másik része nyugalmi állapotban marad, mert így bár csökken az évi átlagos fitnesze, de annak varianciája hosszú távon csökken. Ilyen módon a növény „biztosra megy”, a kockázatot elosztja az évek között azáltal, hogy a magok egy része elfekszik a magbankban. Ilyen módon a „rossz években” nem a teljes magkészlet fog elpusztulni a csíranövények magas mortalitása miatt (diversifying bet-hedging, Childs és mtsai. 2010). Ez a csírázási technika akkor szolgál adaptív haszonnal, ha a dormans magvak aránya pozitív összefüggést mutat a környezet extrém, váratlan eseményei miatt okozott mortalitási kockázattal (Venable és Lawlor 1980). A második elmélet, ezzel szemben, azt feltételezi, hogy a csírázó magvak száma attól függ, hogy a mag mennyire képes környezetének számára fontos összetevőit érzékelni (Cohen 1967, Venable és Lawlor 1980, Baskin és Baskin 1998). Ebben az esetben a fitnesz úgy maximalizálható, ha a mag megbízható módon érzékeli a környezetéből érkező jelzéseket. Míg a kockázat-elosztó

csírázási stratégia egy determinisztikus válasz, mely a növény sztochasztikus környezethez való hosszú távú adaptációjának eredménye, addig ez a taktika egy plasztikus válasz a környezeti jelzések érzékelésének, értékelésének függvényében.

Kutatást terveztem ezen elméletek tesztelésére, vagyis (1) a vegetációs perióduson belüli gyorsított csírázás és / vagy (2) a vegetációs periódusok közötti elhalasztott csírázás kimutatására egy egyéves model-organizmus esetén, mely az Észak-Amerikából származó és Európában veszélyes inváziós fajként terjedő ürömlevelű parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia*) volt. Azért a parlagfűre esett a választás, mert egy hosszú életképességű magbankkal rendelkező egyéves faj (Fumanal és mtsai. 2008), és korábbi kutatások bizonyították, hogy az egyszr szaporodó fajok esetében előfordulhat a kockázat-elosztás a csírázó-dormans mag arány megfelelő megválasztásával (Evans és mtsai. 2007). Ezen kívül, a parlagfűről ismert, hogy széles hőmérséklet spektrumon képes csírázni (Brandes és Nitzsche 2006), így a magok csírázási idejét más környezeti tényezők befolyásolhatják. A parlagfű magok csírázását kontrollált körülmények között, a kompetíciós környezet manipulálásával vizsgáltam. A magokat csíráztattam kompetíciómentes környezetben és egyre erősödő kompetíciós közegben, ahol változtattam a szomszéd faj életfázisát, denzitását és a faj identitását is. A kísérlet fontos összetevője, hogy a talajban maradt, nem csírázó magvakat kiválogattam és teszteltem azok életképességét (Goméz-González és mtsai. 2009).

4. Egyre gyakrabban hivatkoznak a megtelepedéstől számított időre (residence time), mint az inváziót befolyásoló lényeges tényezőre. A megtelepedéstől számított idővel egyenesen arányos a fajok elterjedési területének mérete és lokális abundanciája, hiszen annál gyakoribb a faj, minél több időt tölt egy adott területen (Castro és mtsai. 2005, Williamson és mtsai. 2009). Ennek megfelelően, az idegenhonos fajok státusza is változik az eltelt idő függvényében (Pyšek és Jarosik 2005). Ha evolúciós szemszögből nézzük, ugyancsak fontos a megtelepedéstől számított idő, hiszen időben változhatnak az inváziót elősegítő mechanizmusok (Rejmánek 2000). Mindezek ellenére, a publikált irodalom töredékében találunk csak utalást a megtelepedés idejére, valószínűleg mert nehéz vagy lehetetlen felderíteni a fajok megtelepedésének pontos idejét vagy rekonstruálni terjedésük útvonalát (Castro és mtsai. 2005, Wu és mtsai. 2003). Pedig nagyon érdekes és tanulságos lenne mintavételezni az inváziós fajokat terjedési útvonaluk mentén, mert kimutathatnánk az esetleges gyors evolúciós változásokat: sikerességet elősegítő jellegek fejlődését, fogyasztók elleni védekezés csökkenését, lokális adaptációkat stb. (Lavergne és Molofsky

2007). Amennyiben ismerjük a faj terjedési útvonalt, ezeket a változásokat könnyedén kimutathatjuk, ha mintavételezzük a korábban, illetve újabban megtelepedett populációkat, az egyedeket közös tenyészkertben kineveljük és az egyedeken fitness-változókat mérünk (Richards és mtsai. 2006).

Mivel a már említett ürömlévelű parlagfű magyarországi terjedése jól dokumentált, úgy tudtam magokat gyűjteni 8 helyszínről, hogy ismerem a területeken a parlagfű megtelepedésének idejét. Ennek megfelelően csoportosítottam a területeket négy kategóriába: (1) terület több mint 60 éve megtelepedett parlagfű populációval, (2) 60-45 évvel ezelőtt megtelepedett populációval, (3) 45-30 évvel ezelőtt megtelepedett populációval, (4) kevesebb mint 30 éve megtelepedett populációval. Tenyészkerti kísérlet során teszteltem a négy területről származó egyedek vegetatív tulajdonságait. Mivel korábbi kutatások bizonyították, hogy a parlagfű esetén szoros összefüggés van a termet, a hím virágzatok tömege és a magtömegek között, ezek a vegetatív tulajdonságok is hűen használhatók az egyedek rátermettségének jellemzésére. Az anyai hatás hozzájárulását az utódok fejlődésére úgy teszteltem, hogy a magokat minden helyszínről 4 nagy termetű és 4 alacsony egyedről gyűjtöttem és az adatfeldolgozás során figyelembe vettem az anyanövénny méretét is.

1.8. Célkitűzések és kérdések

1. Biológiai és ökológiai jellegeik alapján indokoltnak látszik a rövid életű és hosszú életű fajokon külön-külön megvizsgálni az inváziót elősegítő tulajdonságokat. A forrás-área megközelítés alkalmazásával egy sokfajos összehasonlító vizsgálatot terveztem, hogy választ kapjak a következő kérdésekre:

1a. Elkülöníthetők-e az egyéves és évelő inváziós fajok a sikerességet magyarázó biológiai és ökológiai tulajdonságaik alapján?

1b. Milyen könnyen mérhető tulajdonságok (soft traits) biztosítják az egyéves inváziós fajok sikerét?

2. Mivel a sokfajos összehasonlító vizsgálatokba bevonható tulajdonságok listája nagyon szűk, ráadásul ezek általános és könnyen mérhető jellegekre korlátozódnak, érdemes alaposabb vizsgálatot igénylő, összetettebb jellegeket is figyelembe venni (hard traits), még ha ezek csak néhány fajra vonatkoznak is. Modell-organizmusnak három különböző

inváziós sikerességű rosznok fajt választottam. Konkrét kérdéseim e vizsgálat keretén belül a következők voltak:

- 2a. Melyek az egyéves fajok inváziós sikerességét biztosító komplex tulajdonságok (hard traits): a fenotípusos plasztikusság, a generalista jelleg vagy a kompetíciós képesség kódolja inkább egy egyéves inváziós faj sikerét?
- 2b. Egy egyéves inváziós növényfaj sikeres fajnak számít az őshonos környezetben is?

3. Bár a legtöbb tesztelt tulajdonság az inváziós fajok felnőttkori teljesítményére és reprodukciós sikerére vonatkozik, a csírázás hasonlóan fontos lehet az inváziós folyamat kimenetelében. Az egyéves fajok csírázását jelentősen befolyásolhatja az őshonos közösség összetétele, szerkezete.

- 3a. Befolyásolja-e a magok csírázási arányát az őshonos fajokból álló, egyre erősebb kompetitív környezet, vagy független attól?
- 3b. Képes-e az inváziós faj magja időben eltolni csírázását (előre hozni és/vagy legalább egy évig késleltetni) az őshonos fajokból álló kompetíciós környezet függvényében?
- 3c. Megbízható-e az alkalmazott csírázási stratégia: a csökkent csírázást eredményező kompetitív környezet a csíranövények teljesítményét is negatívan befolyásolja?

4. A megtelepedéstől számított idővel egyenesen arányos az idegenhonos fajok gyakorisága a meghódított területen. Várható, hogy az új környezet gyors evolúciós változásokat indukál, mely a fenotípusos jellegek megváltozásával járhat, melyek növelhetik a terjedő faj sikerességét.

- 4.a. Változnak-e az egyéves növényfajok biológiai tulajdonságai az invázió során?
- 4.b. Melyek azok a vegetatív jellegek melyek változnak a terjedési útvonal mentén?

2. ANYAG ÉS MÓDSZEREK

2.1. Sokfajos összehasonlító vizsgálat a rövid és hosszú életű fajok inváziót elősegítő tulajdonságainak elkülönítésére

2.1.1. A választott fajkészlet

Olyan lágyszárú zárvatermőket vontam be az elemzésbe, melyek (1) őshonosak Közép-Európában, és (2) megtelepedett adventív fajok Észak-Amerikában. A Közép-Európában (pontosabban Németországban) őshonos fajok kiválogatásánál a BIOLFLOR nevű adatbázist (Klotz és mtsai. 2002), míg az amerikai elterjedés esetén az USDA adatbázis „Az Egyesült Államok behurcolt növényfajainak listájá”-t (Introduced Plants of the US list) vettem alapul. Mivel ez utóbbi lista megkülönbözteti az alkalmi jövevényfajokat a már megtelepedett fajoktól, lehetőségem volt csak az utóbbiak kiválasztására (US Department of Agriculture (USDA) PLANTS Database, USDA 2001). Az így kiválasztott fajokat csoportosítottam inváziós sikerességük szerint. Ehhez a WeedUS (Swearingen 2006) adatbázis tűnt megfelelőnek, mely az Amerikai Egyesült Államok természetes vagy természetközeli területeinek inváziós fajait tartalmazza. Inváziós faj alatt gyors növekedésű és terjedésű fajokat ért a szerző, melyek szélesan elterjedtek és terjedésükkel veszélyt jelentenek a helyi flórára és faunára. Ilyen módon a fajlista két al-listára tagolódott: egyik az észak-amerikai kontinens természetes területeinek inváziós fajait tartalmazta, míg a másik a nem-inváziós meghonosodott fajokat. Korábbi kutatások már használták ezt az adatbázist hasonló célokra (Mitchell és Power 2003, Cappuccino és Carpenter 2005). Említést érdemel az a tény, hogy az ilyen típusú nyilvános adatbázisok nem teljesen megbízhatóak, leginkább a fogalom-magyarázatok hiánya miatt (Pyšek és mtsai. 2004b), ezért használatuk fokozott körültekintést igényel. A fajlistákat a fajok élettartama szerint is osztályoztam, rövid életű (egyéves és kétéves) és hosszú életű (évelő) fajokra. Az elemzésből kimaradtak azok a fajok, melyek mindkét kategóriába tartoztak (52 faj). A végső adatbázis 116 rövid életű (ebből 34 inváziós faj) és 296 hosszú életű (ebből 81 inváziós faj) fajból állt.

2.1.2. Biológiai tulajdonságok

A fajok biológiai tulajdonságait főleg két internetes tulajdonság (trait) adatbázisból kerestem ki. Az egyik a már említett BIOLFLOR (Klotz és mtsai. 2002), a másik a FloraWeb, mely a Német Szövetségi Természetvédelmi Ügynökség portálja (BfN; www.floraweb.de). A felhasznált biológiai tulajdonságok teljeskörű felsorolása az 1. mellékletben található. Fontos megjegyezni, hogy minden felhasznált információ a fajok európai elterjedési területéről származik. A következőkben röviden ismertetem azokat a tulajdonságokat, melyek figyelembe vételével összehasonlítottam a már ismertett csoportokat:

1. A fajok *kompetíciós képességét* az ökológiai stratégiájukkal (ruderális, stressz-toleráns, kompetítor), átlagos abundanciájukkal (alacsony abundanciájú fajoktól az állományalkotó fajokig) és szármagasságukkal jellemeztem.

2. A *szaporodásbiológiai tulajdonságok* közül a virágzás fenológiáját, a kompatibilitást, a pollen vektorok típusait, a beporzó vektorok számát és a magtömeget vettem figyelembe. A kompatibilitási kategóriák esetén 3 típusba soroltam a fajokat: önkompatibilis (önbeporzással hoz létre zigótát), inkompatibilis (nem képes önbeporzással életképes zigótát létrehozni) és vegyes kompatibilitású fajok (melyek mind saját, mind idegen pollentől beporzódnak). A beporzó vektorok esetén sok kategória nagyon alacsony fajszámmal rendelkezett, ezért két tulajdonságot vettem figyelembe: egyrészt a különböző speciális beporzó vektorok létezését igen/nem változóként kódoltam, másrészt a különböző típusú beporzási vektorok számát is figyelembe vettem összeg formájában (pl. ha egy faj rovarok és szél által is beporzódhat, akkor 2-es értéket kapott).

3. A *diszperziós tulajdonságok* esetén a vegetatív terjedési képességet, a magdiszperzió módjait és a diszperziós típusok számát vettem figyelembe. A vegetatív terjedési képesség esetén Klimeš és mtsai. (1997) által összeállított osztályozást használtam. Az említett szerzők nagyon aprólékos és sok kategóriát megkülönböztető osztályozási rendszerbe sorolják be a növényfajokat. Azonban, az egyes csoportok alacsony fajszáma miatt, kénytelen voltam bizonyos kategóriákat összevonni. Klonális terjedésre képesnek tekintetem azokat a fajokat, melyek vegetatív terjedés útján legalább 5-10 cm-t el tudnak távolodni az anyanövénytől. Ellenben azokat a fajokat, melyek a vegetatív növekedés szerveit inkább raktározásra használják vagy nagyon kis távolságra távolodnak el az anyanövénytől, nem soroltam a klonálisan terjedni tudó fajok közé. A magdiszperziót lérfő

változók esetén hasonlóan jártam el, mint a beporzást leíró tulajdonságok esetén (lásd fennebb).

4. Az *őshonos elterjedési terület mérete* esetén a florisztikai zónák számát vettem figyelembe. A florisztikai zónák az éghajlati tényezők által meghatározott nagyleptékű növényi közösségek csoportjai. A Bioflor adatbázis kilenc ilyen florisztikai zónát különít el: ausztrál-antarktikus, trópusi, szubtrópusi, meridionális (széleslevelű örökzöld és tűlevelű erdők, sztyepek, sivatagok), szubmeridionális (nyáron zöld száraz erdők és füves területek), déli- és északi-mérsékelt, boreális és sarkkőri.

5. Az *emberi zavaráshoz, tevékenységhez való viszonyulás* esetén a következő tulajdonságokat vizsgáltam: a faj zavart élőhelyen való előfordulása/hiánya, a zavarás tolerálásának mértéke, a településeken való jelenlét/hiány és az ember általi használat. A "zavarás tolerálásának mértéke" Prinzing és mtsai. (2002) hemeróbia-kategóriáihoz hasonlíthatók. Ez a tulajdonság segít a fajokat egy zavartalan/természetes – zavart/átalakított élőhelyi grádiens mentén elhelyezni. Ebben az esetben is sűrűn kellett az eredeti hét szintből álló csoportosítást három kategóriába: (1) "gyengén toleráns fajok" – a kevésbé zavart, emberi hatásoktól mentes élőhelyek, pl. a sziklagyepek, hegyi élőhelyek, tőzeglápok, természetes gyepek fajai, (2) "közepesen toleráns fajok" – olyan élőhelyek fajai, melyek mérsékelt zavarok, pl. időnkénti beszántással, fakivágással, műtrágyázással, (3) "nagyon toleráns fajok" – állandóan zavart vagy teljesen átalakított élőhelyek fajai. Mivel nagyon sok faj különböző módon zavart élőhelyekhez is képes alkalmazkodni, külön változóként került az adatbázisba az eredeti hét kategóriából álló rendszer alapján mutatott tolerancia (a zavarás tolerálásának amplitúdója). Ez a szám (a kategóriák száma, melyben a faj szerepel) megmutatja, hogy az illető faj mennyire képes vagy nem képes elviselni különböző intenzitással zavart élőhelyeket.

2.1.3. Statisztikai elemzés

Mivel a függő változó bináris (1 = természetes területek inváziós fajai, 0 = nem-inváziós fajok), az adatok elemzéséhez általánosított lineáris modelleket (GLM) használtunk, binomiális eloszlással és logit link függvényvel (Dobson 2001). Mivel a fajok tulajdonságai gyakran rokonsági fokuk szerint változnak, filogenetikai korrekciót alkalmaztunk az adatelemzés előtt, a BIOLFLOR adatbázis filogenetikai törzsfáját hívva segítségül. Mivel az ágak hosszúságáról nem találtunk információt, ezeket egységesnek tekintettük és a két faj közötti filogenetikai távolságot a fajok közötti nóduszok

(elágazások) számával jellemeztük. A filogenetikai távolságok mátrixát metrikus többdimenziós skálázás segítségével elemeztük.

Annak eldöntésére, hogy a tengelyek közül melyek nyújtanak érdemi információt a rokonsági viszonyokról, a sajátértékeket összehasonlítottuk a törött pálca modell alapján számolt random elvárással (Jackson 1993, Diniz-Filho és mtsai. 1998). Az így kiválasztott tengelyek közül a függő változó (inváziós faj vagy sem) varianciát legjobban magyarázó tengelyek halmazát az Akaike Információs Kritérium (AIC) alapján választottuk ki, majd ezeket a tengelyeket használtuk a soron következő elemzésekhez (Lososová és mtsai. 2006). Ennek a módszernek az eredményeként csak az első két ordinációs tengelyt vettük figyelembe a soron következő elemzésekben.

Az erős korrelációt mutató változók (kollinearitás) és a paraméterek nagy száma miatt, a többszörös regresszióban a paraméterbecslések varianciája nagyon nagy értékeket mutatott. Emiatt egyszerű és többszörös regresszió analízist is végeztünk, Küster és mtsai (2008) javaslatai szerint. Első körben minden tulajdonságot külön elemeztünk, úgy, hogy a modellben független változóként kezeltük az adott tulajdonságot, annak az élethosszal alkotott interakcióját, valamint a szignifikáns filogenetikai tengelyeket (kovariáns). Amennyiben az interakció szignifikáns eredményt mutatott, a regressziót újra elvégeztük külön a rövid, és külön a hosszú életű fajokra. Csak az egyszerű regressziók esetén szignifikáns eredményt mutató tulajdonságokat vettük be a többszörös regresszió-analízisbe. Ahhoz, hogy a paraméterbecslés és a szignifikancia-tesztek hitelességét növeljük, a nem-szignifikáns hatásokat modell-szelekcióval (lépésenkénti kihagyás, backward selection) eltávolítottuk a modellből, AIC alapján. A végső modellt nemcsak a teljes adatsoron, de az élethossz kategóriákon külön is lefuttattuk. Ennek a módszernek a segítségével kiszűrhetők azok a tulajdonságok, melyek a releváns és nem releváns tulajdonságok közötti multikollinearitás miatt bizonyultak szignifikánsnak az egyszerű regresszió esetén.

A tulajdonságok vagy interakciók hatását valószínűségényados próbával (likelihood ratio test) teszteltük minden esetben. Három esetben tettünk kivételt: ezek olyan tulajdonságok voltak, melyek esetén az élethosszal alkotott interakció értelmetlen lett volna. Ilyen tulajdonság az ökológiai stratégia: Grime (1974) a ruderális (R) stratégiát az egyéves fajokkal azonosította, míg az évelőket a kompetítor (C) és stressz-toleráns (S) stratégiákkal. Ezt a tényt a mi adatsorunk is tükrözi: a legtöbb egyéves (rövid életű) faj az R, RS és RC kategóriákba tartozott, míg a hosszú életű fajok főleg C, CS és CRS stratégiájúaknak bizonyultak. Hasonló módon a rövid életű fajok nem képesek vegetatív

terjedésre, és csupán egy inváziós, rövid életű fajt azonosítottunk, mely endozoochóriával terjeszti magjait. Ezt a három változót a többszörös regresszió végleges modelljébe illesztettük.

A kettőnél több kategóriával rendelkező tulajdonságok esetén a valószínűséghányados próba bár felfedte a tulajdonságon belüli szignifikáns különbségeket, de nem tájékoztat az egyes kategóriák közötti különbségekről. Ehhez, az általánosított lineáris modellek mellett post-hoc tesztekkel kellett használnunk (Westfall 1997, Bretz és mtsai. 2001), az R statisztikai környezet *multcomp* elnevezésű csomagja segítségével (Bretz és mtsai 2004, R Development Core Team 2008).

Abban az esetben, ha a modellek illeszkedése gyenge, a szignifikáns eredmények nem társulnak biológiai jelentőséggel. Ennek elkerülésére, pseudo- R^2 értékeket számoltunk, melyek a modell illeszkedéséről árulkodnak (Dobson 2001). A modell által magyarázott varianciát Desvevis és mtsai. (2003) útmutatása szerint három részre osztottuk: tulajdonságok által magyarázott variancia, rokonsági viszonyok által magyarázott variancia és együttes hatás. A módszer nem várt negatív értékeket eredményezhet, mely azt sugallja, hogy a tulajdonság és rokonság szinergisztikus kapcsolatban van, azaz a rokonsági viszonyok figyelembevételével nő a tulajdonság predikációs ereje. Az egyszerű regressziók paraméterbecslései alapján kiszámoltuk az inváziós fajok prediktált arányát (PPI-nek rövidítve a *predicted proportion of invasive species* kifejezésből). A Főkoordináta analízis PrCoord program segítségével történt (a CANOCO 4.5 része), a többi elemzést az R 2.7.1-es verziójával (R Development Core Team 2008) végeztük.

2.2. Inváziós sikerességükben különböző egyéves növényfajok komplex ökológiai tulajdonságainak összehasonlítása

2.2.1. Vizsgált fajok, európai és amerikai elterjedés

Három téli egyéves (kevással a magszórás után csíráznak, nyáron vagy kora ősszel), többnyire önbeporzó, szél és állatok által terjesztett szemterméssel rendelkező rosnok (*Bromus*) fajjal dolgoztam (Froud-Williams 1983). Bár fenológiájukban nagyon hasonlóak (Klotz és mtsai. 2002), morfológiai felépítésükben találunk néhány különbséget: a meddő

rozsok (*B. sterilis*) a legmagasabb közöttük, 30-60 cm, míg a fedélrozsok (*B. tectorum*) és a berzedt rozsok (*B. squarrosus*) alacsonyabb akár 20 cm-el is. A buga és a fűzérke mérete, valamint a szemtermés mérete szintén eltérő (Klotz és mtsai. 2002). Mindhárom faj Euráziában őshonos: a *B. tectorum* eredeti elterjedése a száraz, meleg klímájú területekre korlátozódott, így Dél-Európára, a Közel-Keletre és Ázsia mérsékelt és trópusi területeire (Kaczmarek 2000), bár már hosszú ideje megtelepedett Európa legnagyobb részén, így Közép-Európában archeofitonnak számít (Terpó és mtsai. 1999). A *B. sterilis* hasonló elterjedési mintázatot mutat, mint a *B. tectorum*, bár területét még mindig folyamatosan növeli Európa északi részei felé (Mortimer és mtsai. 1993). A *B. squarrosus* Svájcától délre őshonosnak számít Európában, ahogy Észak-Afrikában és Ázsia mérsékelt éghajlatú területein is (Clayton és mtsai. 2006). Magyarországon őshonos fajnak tartják (Terpó és mtsai. 1999). Mindhárom fajt behurcolták Észak-Amerikába. A *B. tectorum* észak-amerikai előfordulásáról 1790-ben számoltak be először. Feltételezik, hogy akaratlanul hurcolták be gabonamagvakkal, bár takarmánynövényként is próbálták termesztetni (Mack 1981). A *B. tectorum* az egyik legelterjedtebb idegenhonos faj Észak-Amerikában, az Amerikai Egyesült Államok 50 államában terjedt el, akárcsak Kanada legtöbb tartományában és Mexikóban is (USDA PLANTS Database). A *B. sterilis* Észak-Amerika nyugati és keleti részén fordul elő (Pavlick és Anderton 2007) és kevésbé szélesen elterjedt, mint az előzőleg bemutatott faj: 34 amerikai államból és két kanadai tartományból jelezték (USDA 2001). A *B. squarrosus* szűkebb elterjedésű: 32 amerikai államban és 4 kanadai tartományban tartják nyilván.

A három faj inváziós sikeressége jelentősen eltérő: a *B. tectorum* a legveszélyesebb inváziós fajok között van számon tartva, 1450 (a 3143-ból) megyében tartják természetes területek inváziós fajának az Amerikai Egyesült Államokban. Ezzel szemben a *B. sterilis* kevésbé elterjedt és veszélyes, csupán 231 megyében tartják természetes területek inváziós fajának, míg a *B. squarrosus* nem inváziós faj (Swearingen 2006).

2.2.2. A fenotípusos plasztikusság tesztelése

A *B. sterilis* és *B. tectorum* szemterméseit 2007. június 3.-án, míg a *B. squarrosus* szemterméseit június 24.-én gyűjtöttem fajonként 50 kifejlett és érett terméssel rendelkező egyedről, Vácrátóton. A terméseket (ezek után a mag terminust használom az egyszerűség kedvéért) tisztítottam, száraz állapotban, szobahőmérsékleten tároltam (20 ± 2 °C) a következő év januárjáig, mikor sztratifikációnak vettem alá, 8 hétig 4 ± 1 °C-on. A

magok életképességét előcsíráztatásos kísérlettel teszteltem, mely során 50 magot nedves itatós papíron csíráztattam március 1.-től kezdve. 12 nap elteltével a csírázási arány 85,28% volt a *B. tectorum*, 91,31% a *B. sterilis* és 88,27% a *B. squarrosus* esetén.

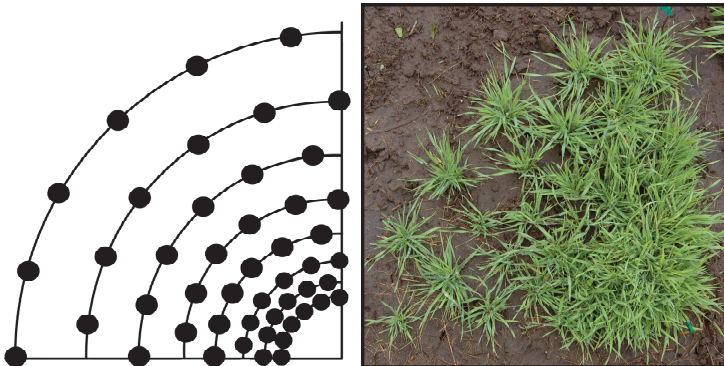
Közös tenyészkereti kísérlet keretén belül vizsgáltam a három *Bromus* faj fenotípusos plasztikusságát a Vácártóti Botanikus Kert kísérleti területén. A terület talaja homok, eredeti vegetációja nyílt homokpusztagyep (*Festucetum vaginatae*). 2008. március 23.-tól kezdődően víz- és hozzáadott nitrogén-kezelésnek vettem alá a három *Bromus* fajt, osztott parcellás (*split-plot*) elrendezést használva: a területen 4 blokkban, blokkonként 4-4 parcellát alakítottunk ki. Egy blokkban a nitrogén (2 szint) és a vízkezelés (2 szint) minden kombinációját egy-egy parcellában alkalmaztam. Az így létrehozott 16 parcellát 3 alegységre (*subplot*) osztottam a 3 *Bromus* fajnak megfelelően. Bár ezek a fajok természetes körülmények között nyár végén – ősz elején csíráznak, kísérleti szempontból hatékonyabb volt a tavaszi magszórás, mely módszer gyakran használatos hasonló jellegű kísérletekben (többek között Yoder és Caldwell 2002, Kao és mtsai. 2008). Ezt a döntést támogatta az is, hogy Meyer és mtsai. (2004) nem találtak különbséget a *B. tectorum* mag, illetve csíra fázisban mutatott vernalizációs válaszában. A kísérletet megelőzően a területet felástuk, majd a 48 alegység mindegyikébe, $25 \times 25 \text{ cm}^2$ -es területekre, a három rosnok faj 50-50 magja került. A csírázás után minden alegységben 13 random módon kiválasztott csíranövényt hagytam meg. A tápanyag kezelés esetén nitrogént (ammónium-nitrát) adagoltam oldott állapotban, először a csírázás megkezdése után egy héttel, majd további három alkalommal háromhetenként. A nitrogén-kezelésnek két szintje volt: 0 g N/m^2 és 15 g N/m^2 . A víz-kezelés esetén szintén két szintet használtam: locsolás nélkül és locsolás heti két alkalommal, hozzávetőlegesen 300 ml csapvíz hozzáadásával alegységként.

A kísérlet végén minden egyedet begyűjtöttem, a föld feletti biomasszáat 30 órán keresztül $72 \text{ }^\circ\text{C}$ -on szárítottam, majd egyedenként lemértem. A begyűjtés a szeneszcencia első jeleinél történt meg, mely közvetlenül a virágzást és terméshozást követően jelentkezik a *Bromus* fajoknál (Yoder és Caldwell 2002). Bár a *B. tectorum* és a *B. squarrosus* nem minden egyede kezdett virágzásba mikorra a *B. sterilis* már termést hozott és az öregedés jeleit mutatta, és így learatni kényszerültem mindhárom fajt. Ennek megfelelően, a *B. tectorum* és *B. squarrosus* esetén csupán a földfeletti biomassza adatokkal jellemezhettem az egyedek teljesítményét, ahogy ezt számos korábbi tanulmány is tette (Yoder és Caldwell 2002, Lowe és mtsai. 2003, Miller és mtsai. 2006, Adair és mtsai. 2008). Rice és Mack (1991a) bizonyította, hogy az egyedenkénti magok száma erősen korrelál a növény száraz tömegével a *B. tectorum* esetén, és ezt a terepi

megfigyeléseim is alátámasztották: mindhárom vizsgált *Bromus* faj rátermettsége (virágzatok száma) szorosan összefüggött a föld feletti biomasszával (lásd lejjebb).

2.2.3. Intraspecifikus kompetíció tesztelése

A *Bromus* fajok magjait 12 (3 faj \times 4 ismétlés) úgynevezett "legyező" elrendezésben helyeztem el (Antonovics és Fowler 1985, Dyer és Rice 1997) 2008. március 20.-án, ugyanazon a kísérleti területen, ahol a korábbi kísérletet is végeztem. A legyező alakú elrendezés lényege, hogy egy területi egységben belül vizsgálható a változó (növekvő) intraspecifikus denzitás hatása (2.1. kép). Minden területi egység („legyező”) nyolc sorral rendelkezett (negyed-körök), minden sorba 6 egyed magjait szórta, megfelelő távolságra: az első sorban az egyedek közötti távolság 2,5 cm, a második sorban $2,5 + 25\% \approx 3$ cm és a következő sorokban ugyanezt az elvet követve mindig 25%-al nőtt az egyedek és ugyanakkor a sorok közötti távolság. Így az utolsó sorban a távolság a 7. és 8. sor között, valamint a nyolcadik sorban lévő egyedek között is 12 cm volt. Ezzel a kísérleti elrendezéssel minden egyedet egy hatszög közepének lehet tekinteni, úgy, hogy a hatszög csúcsában egy-egy szomszédos egyed van és a távolságoknak megfelelően minden hatszögben kiszámolható az egyedek denzitása.



2.1. kép. Intraspecifikus kompetíció hatásának tesztelése a denzitás növelésével, legyező alakú kísérleti elrendezés segítségével (sematikus ábra Dyer és Rice (1997) alapján és a szerző saját felvétele).

Az első és az utolsó sor egyedeinek adatait, valamint a soronkénti szélső egyedeket nem vettem figyelembe az elemzés során a szegélyhatás miatt, így „legezőnként” 24 egyed adatait használtam fel. Az egyedeket július végén gyűjtöttem be és hasonlóan jártam el, mint a fenotípusos plasztikusság vizsgálata során.

2.2.4. Interspecifikus kompetíció és élőhely-preferencia tesztelése

Öt homokterületen végeztem terepi adatgyűjtést, hogy vizsgáljam a vegetáció összetételének és szerkezetének hatását a rosnok fajok rátermettségére. Ezért Fülöpháza, Orgovány, Soltvadkert, Tázlár és Vácrátót határában olyan területeket kerestem, ahol jelen volt legalább az egyik *Bromus* faj. A területek természetességét *a priori* módon, a vegetáció összetétele és szerkezete alapján, a MÉTA programban használt természetességi útmutató (Molnár és mtsai. 2007) szerint határoztam meg. A természetességi útmutatót át kellett alakítani úgy, hogy a rosnok fajok jelenlététől függetlenül állapíthassam meg a vegetáció-folt természetességét. Öt természetességi kategóriába soroltam a foltokat: (1) teljesen degradált, (2) erősen degradált, (3) közepesen degradált, (4) féltermészetes és (5) természetes állapot. Bár előzetes céloom 150 folt felmérése volt (= 3 faj \times 5 terület \times 5 természetességi kategória \times 2 ismétlés), mivel nem minden faj fordult elő minden természetességi kategóriában, így 100-ra csökkent a mintaterületek száma. Mind a 100 foltban 5 darab 1 m²-es kvadrátot mintáztam meg, melyek egymáshoz viszonyítva kereszt alakban helyezkedtek el. Egy központi kvadrát (ez kötelező módon tartalmazott legalább egy *Bromus* fajt) minden oldalától 1 m távolságra egy-egy újabb kvadrátot jelöltem ki. A kvadrátok minden esetben a négy fő égtáj felé mutattak. Ezen elrendezés segítségével biztosítani tudtam, hogy a *Bromus* fajok esetleges hiányát a kvadrátból nem a propagulum-limitáció okozza. Az adatgyűjtést 2007. május végétől július elejéig végeztem. A rosnok fajok sikerességének és rátermettségének mérésére a következő változókat használtam: (1) becsültem a *Bromus* fajok relatív borítását minden 1 \times 1 m²-es kvadrátban, (2) megszámláltam a virágzó száraz számát minden kvadrát egy 50 \times 50 cm²-es területén, (3) ugyanazon részterületről begyűjtöttem a rosnok egyedeket, 72 °C-on 30 órát szárítottam, majd megmértem az össztömegüket (g/0,25 m²). Továbbá, minden, a kvadrátban előforduló növényfajt azonosítottam és megbecsültem relatív borításukat.

2.2.5. A generalista – specialista jelleg tesztelése

2007 és 2008 nyári hónapjaiban a Kiskunság 16 tájrészletének összesen 400 km²-es területét 532 felvétellel mintázta meg egy botanikus-csapat, anélkül, hogy a rozsnok fajokra koncentrált volna. 20 méter × 20 méteres kvadrátokban minden faj nevét és relatív borítását jegyeztük fel. A felvételsorozat természetes és féltermészetes növényzetben (nyílt és zárt homokpusztagyepek, kaszálók, nyílt homoki tölgyes, nyaras-borókások, nyarasok), ültetvényekben (idegenhonos és őshonos faültetvények egyaránt) és felhagyott, regenerálódó szántókon történt. Ezeket az adatokat a közös előfordulásán alapuló niche-szélesség kiszámolásához használtam fel (lásd lejjebb).

2.2.6. Statisztikai elemzés

A víz- és tápanyagkezelés hatását a *Bromus* fajok biomasszájára kevert lineáris modellek használatával vizsgáltuk, ahol a random részt a területi egységek és alegységek egymásba ágyazott hierarchikus elrendezése jelentette. Zuur és mtsai. (2009) négylépéses protokollját alkalmaztuk: teljes modellel indítottunk, majd először a random részt egyszerűsítettük le a nem-szignifikáns tényezők kihagyásával (legnagyobb valószínűség-becslés alapján). Ezután, a leegyszerűsített random részt tartalmazó modellek esetén a magyarázó változókat F-próbával teszteltük. Végül, csak a szignifikáns magyarázó változókat tartalmazó modell esetén végeztük el a paraméterbecslést.

Az intraspecifikus kompetíció hatását szintén kevert lineáris modell segítségével teszteltük, melyben a faj kategorikus magyarázó tényezőként, a denzitás folytonos magyarázó tényezőként szerepelt, míg a blokk random faktorként. Az elemzések előtt a biomassa adatokat log-transzformáltuk, hogy a normalitás és linearitás feltételeknek megfeleljenek.

Az interspecifikus kompetíció és élőhely-preferencia esetén a terepi elővizsgálatok bizonyították, hogy ezeket az adatokat nem lehet hagyományos statisztikai tesztekkel elemezni a nagyon gyakori 0 értékek miatt (annak köszönhetően, hogy csak a középítő kvadrát tartalmazott kötelezően rozsnok egyedeket) és azt is, hogy inkább a teljesítmény-indikátorok maximumát, mintsem átlagát befolyásolták a vizsgált tényezők. Ezért kvantilis regressziót végeztünk (Cade és mtsai. 1999, Koenker 2005), úgy, hogy a függő változó az adatok felső kvartilisa volt (vagyis tau = 0,75). A magyarázó változók a vegetáció összborítása, a különböző funkcionális csoportok (egyévesek, évelő fűvek, évelő

lágyszárúak füveken kívül, fásszárúak) borítása és fajgazdagsága, és a természetességi kategóriák voltak.

A három faj niche-szélességét, vagyis specialista-generalista jellegét Whittaker-féle béta-diverzitással jellemeztük (Friedley 2007, Zeleny 2008). Ennek a módszernek az elméleti háttere azt feltételezi, hogy azok a fajok, melyek változatos élőhelyeken jelennek meg (generalisták), sokkal több fajjal fordulnak elő a mintavételezett kvadrátok szintjén, mint a kevésbé generalista fajok, melyek esetén a fajkicserélődési ráta sokkal alacsonyabb lesz a mintavételezett négyzetekben. A kvadrátok közötti különbséget, fajkicserélődési rátát Whittaker (1960) béta-diverzitásnak keresztelte el. Mivel a béta-diverzitás a felvételek számától függ, mindhárom *Bromus* faj esetén 50 random felvételt választottunk visszatevés nélkül 50 ismétléssel, hogy a standard hibát is becsüljünk. Az elemzéshez a Statistica 7 (StatSoft 2004) és az R 2.7.1 (R Development Core Team 2008) programcsomagokat használtuk.

2.3. A kompetíciós környezet hatása egy egyéves inváziós növényfaj csírázására

2.3.1. A vizsgált faj

Az ürömlevelű parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia*) egy szélbeporzású, egylaki, váltivarú, egyéves növényfaj Észak-Amerikából (Bassett és Crompton 1975). A parlagfű magját mezőgazdasági termékekkel hurcolták be Európába (Chauvel és mtsai. 2006, Kiss és Béres 2006) a 19. század második felében, és azóta nagy arányban meghódította a kontinent. Ember által zavart élőhelyeken gyakori gyomnak számít mind az őshonos, mind a meghódított területeken, így felhagyott szántókon, utak és vasutak mentén, ipari területeken, építkezéseken stb. fordul elő (Bassett és Crompton 1975, Bazzaz 1968). Európában veszélyes mezőgazdasági gyom, jelentősen csökkenti a termesztett növények termelését (Kiss és Béres 2006), ugyanakkor rendkívül allergén pollenje humánegészségügyi problémákat okoz (Makra és mtsai. 2004).

2.3.2. Magvakból és csíranövényekből álló kompetíciós környezet kialakítása

Összesen 144 l literes (kb. $10 \times 10 \times 10 \text{ cm}^3$) cserepet töltöttem meg kertészeti virágfölddel 2011. április 23.-án és helyeztem el őket egy szabadtéri kísérleti területen (Babes-Bolyai Tudományegyetem, Al. Borza Botanikus Kert, Kolozsvár, Románia). A cserepek fából készült keretekbe kerültek, melyek tetején átlátszó polietilén lapok biztosították a csapadék kizárását, de melynek szita oldala megfelelő ventilációt engedett meg. Minden földdel töltött cserép tetejére 20 parlagfű magot helyeztem. A parlagfű magok csírázásához kompetíciós környezetet alakítottam ki úgy, hogy a 20 parlagfű mag mellé a következőkben felsorolt fajok egyikének magjait szórtam. A választott három versenytárs az egynyári seprence (*Erigeron annuus*, egyéves), a vadmurok (*Daucus carota*, kétéves) és a négyélű fűzike (*Epilobium tetragonum*, élő) voltak. Hasonló kísérleti körülmények mellett az intraspecifikus kompetíció hatását is vizsgáltam úgy, hogy a már előkészített 20 parlagfű mag mellé további parlagfű magokat helyeztem (intraspecifikus kompetíciós környezet). A kompetítor fajok magjait három denzitásban szórtam a parlagfű magok mellé: (1) kontroll, ahol a parlagfű magok mellé nem kerültek más magok, (2) alacsony denzitás, ahol 20 *Ambrosia/Daucus* mag vagy 40 *Erigeron/Epilobium* mag került a 20 *Ambrosia* mag mellé (a számbeli különbséget a magok jelentősen eltérő méretei indokolták), (3) magas denzitás, ahol 40 *Ambrosia/Daucus* mag vagy 80 *Erigeron/Epilobium* mag került a 20 *Ambrosia* mag mellé. Minden kísérleti felállás 16 ismétléssel rendelkezett. A magvakat Kisbács falu (Kolozs megye, Románia) melletti parlagterületről gyűjtöttem 2010. októberében (*Ambrosia*, *Erigeron*) és 2011. januárjában (*Daucus*, *Epilobium*). Az ősz során gyűjtött magvak szobahőmérsékleten teleltek, majd mind a négy fajt sztratifikációnak vettem alá $4 \text{ }^\circ\text{C}$ -on, mely 10 hétig tartott, 2011. február elejétől kezdődően. Ahhoz, hogy a magvak csírázását szinkronizáljam, az *Erigeron* és *Epilobium* magvakat 5 nappal később szórtam ki, mint a másik két faj magjait (előzetes teszteknek megfelelően). E szinkronizáció nélkül nem tudtam volna *Epilobium* vagy *Erigeron* magvakból álló kompetíciós környezetet létrehozni, hiszen e két faj magjainak többsége már az első héten kicsírázott.

Annak tesztelésére, hogy a magvakból vagy csíranövényekből álló kompetíciós környezet különböző módon befolyásolja-e a parlagfű magok csírázását és a csíranövények fejlődését, a cserepek felénél (minden kísérleti felállás esetén 8 ismétlés) a kompetítor fajok csírát a csírázás legelső jelénél eltávolítottam (mag – mag kompetíció). A cserepek másik felénél a csíranövényeket nem távolítottam el (mag – csíranövény kompetíció).

Intraspecifikus kompetíció esetén 20 mag mellé vékony drótot helyeztem és csupán ezeket vettem figyelembe az elemzésekor (2.2. ábra).



2.2. ábra. Csíranövényekből és felnőtt egyedből (*Daucus carota*) álló kompetíciós környezetben fejlődő parlagfű csíranövények.

Minden kezelés esetén N-P-K műtrágyával gazdagítottam a talaj tápanyagtartalmát és rendszeresen öntöztem a cserpeket. A magvak csírázását kétnaponta ellenőriztem az aktív csírázási periódus egész időtartama alatt. A kísérletet 2011. június 25.-én fejeztem be (az utolsó parlagfű mag csírázása után két héttel), a csíranövények földfeletti biomaszájának levágásával, szárításával (85 °C-on 48 órán keresztül) és mérésével. A nem-csírázó magvakat visszanyertem a talajból egy, kb. 5 cm mélységbe helyezett géz segítségével, majd az ép magvak életképességét tetrazolium-klorid vizes oldatával teszteltem.

2.3.3. Felnőtt növényekből álló kompetíciós környezet kialakítása

Ehhez a kísérlethez hasonló méretű cserpeket használtam, mint az előzőben és ezeket ugyanolyan kísérleti körülmények között helyeztem el. A 20 parlagfű mag kiszórása előtt 1 (alacsony denzitás) vagy 3 (magas denzitás) *Ambrosia*, *Daucus*, *Epilobium* vagy *Erigeron* egyedet ültettem az 1 literes, kertészeti virágfölddel töltött cserpekekbe. Minden denzitás és faj esetén 8 ismétlést használtam. A növényeket ugyancsak a kisbácsi parlagterületről gyűjtöttem, finoman, de alaposan megmostam gyökereiket és egyenesen a kísérleti

cserepekbe ültettem őket. Az *Erigeron* és *Epilobium* 5 cm-es átmérőjű áttelelő tölevélrőzsáit, a *Daucus* esetén 5-8 cm-es csíranövényeket, míg az *Ambrosiá*-t két-leveles állapotban gyűjtöttem és ültettem át. Mire a parlagfű magok csírázni kezdtek, valamennyi faj lendületes növekedésnek indult, és jelentős szármagasságot ért el (2.2. ábra). A csírázó parlagfűveket nem távolítottam el és mindenben hasonlóan jártam el, mint a fentebb részletezett kísérletek esetén.

2.3.4. A dormans magvak arányának tesztelése

Egy harmadik típusú csíráztatásos kísérlet keretén belül azt teszteltem, hogy megfelelő, kompetíciómentes környezetben lévő magvak milyen arányban csíráznak, illetve milyen arányban maradnak dormansak. Ehhez 1 literes cserepek felszínére 20 parlagfű magot helyeztem és hasonló körülmények között tartottam őket, mint a korábbi kísérleti elrendezések esetén. A különbség az volt, hogy a magvakat a legelső csírázási jel esetén eltávolítottam, így biztosítva a lehető legkevesebb interakciót a magvak között. A csírázott magvak számát rögzítettem, a nem csírázott magvakat visszanyertem a talajból és megvizsgáltam életképességüket.

2.3.5 A felnőtt kompetítorok allelopatikus hatásainak vizsgálata

Az interspecifikus kompetícióban használt fajok allelopatikus hatásainak tesztelésére, ugyancsak 1 l-es cserepeket töltöttem meg kertészeti virágfölddel, majd a tél során a korábban bemutatott módon sztratifikált parlagfű magvakat a talaj tetején helyeztem el, 20 magot cserepenként. A kísérlet 2010. március 30.-án kezdődött kezelésként 6 ismétléssel. A cserepeket a három faj (*Daucus*, *Epilobium*, *Erigeron*) ázatával rendszeresen öntöttem. Az ázatot 50 g friss növényi anyag egy napig történő 1 l vízben való áztatásával nyertem. Az áztatást szobahőmérsékleten és sötétben végeztem (Nakano és mtsai. 2006). Az ázatot maximum két napig használtam, miközben 4 °C-on tároltam. A cserepeket hetente ellenőriztem, feljegyezvén a parlagfű magok csírázását és túlélését. A kísérlet végén (2010. június 30.) a földfeletti biomasszát a már leírt módon szárítottam, majd megmértem tömegét.

2.3.6. Statisztikai elemzés

A parlagfű magok csírázását két változóval jellemeztem: (1) a *csírázási arány*: a csírázó és a kiszórt magvak cserepenkénti hányadosa százalékban kifejezve, (2) a *csírázás átlagos ideje* (napok), a következő képletet alkalmazva:

$$\sum (i \times n_i) / \sum n_i,$$

ahol i a magszórástól számított napokat jelenti, míg n_i az i . napon számolt új csíranövények számát (Tielbörger és Prasse 2009). A csíranövények fejlettségét az átlagos biomasszával jellemeztem. Ezeket függő változóként használtam a statisztikai analízisek során.

Teljes faktoriális általános lineáris modellt (LM) építettem mindhárom függő változó esetén, hogy a három kezelési faktor (a kompetitorok identitása (4 faj), azok életszakasza (mag, csíranövény, felnőtt) és a denzitás (magas, alacsony)) hatását és a közöttük fellépő interakciókat teszteljem. Modellszelekciós eljárásként a lépésenkénti kihagyás módszerét alkalmaztam (Zuur és mtsai. 2009).

Bár fontos biológiai információt hordozhat a különböző kezelések szintjeinek a kontrollhoz való hasonlítása, erre nem volt lehetőségem a már említett LM keretén belül, mert abszolút kontrollt használtam (mindhárom kezelés kontrollja) a kísérlet során. Ezeket az összehasonlításokat egy-faktoros varianciaanalízisekkel (ANOVA) és páronkénti kontrasztok segítségével értékeltem ki. Ezeket az egy-faktoros ANOVA-kat külön végeztem az alacsony és magas denzitású kísérleti felállások esetén, míg a másik két kezelésből (faj és életfázis) egy összetett változót hoztam létre ennek a két faktornak a kombinálásával, mely fix faktorként szerepelt a modellekben. Ugyanazon függő változókat használtam, melyeket a korábbi elemzéseknél is.

A kezelések hatását a talajban maradt dormans magvak számára általánosított lineáris modell segítségével (negatív binomiális eloszlás) elemeztem, majd a *gllt* függvényt használtam a kezelési szintek közötti kontrasztok kiszámolására.

A három felnőtt versenytárs allelopatikus hatásának tesztelése egy-faktoros ANOVA segítségével történt, ahol a függő változók ugyancsak a korábban bemutatottak voltak. Az adatok elemzéséhez az R Statisztikai Környezetet (R Development Core Team 2009) használtam.

2.4. Egy egyéves inváziós faj fenotípusos jellegeinek változása terjedési útvonala mentén

2.4.1. Az ürömlévelű parlagfű magyarországi megjelenéséről és terjedéséről

A rendszeres pollentérképezések révén tudjuk, hogy Európában több inváziós központja is van a parlagfűnek, így a Kárpát-medencében (főleg Magyarország), Olaszország északi részén és Franciaország néhány régiójában (Laaidi és mtsai. 2003, Puc és Puc 2004). Nemcsak a pollentérképezésnek, de alapos botanikai felméréseknek köszönhetően is ismerjük a parlagfű elterjedését és terjedési útvonalait Franciaországban (Chauvel és mtsai. 2006, Genton és mtsai. 2005), Svájcban (Bohren és mtsai. 2006), Ausztriában (Essl és mtsai. 2009) és Magyarországon (Béres 2003, Béres és mtsai. 2005). Az első magyarországi észlelés az 1920-as évek elején az ország déli részéből származik, míg mára a teljes országban elterjedt (Béres 2003; Csontos és mtsai. 2010; 2.3. ábra). Magyarországot tartják a kelet-európai parlagfű-invázió központjának, ahonnan a környező országokba áterjedt, például Romániában 1990 óta észlelték gyors térhódítását nyugatról kelet felé haladva (Fárcásescu és Lauer 2007). A parlagfű inváziós sikerességét elsősorban a faj generalista jellegével és az utolsó két évtized tájhasználat-változásaival magyarázzák. A szántóföldek tömeges felhagyása a politikai hatalomváltást követő években nagyban segítette a parlagfű terjedését, így a Kárpát-medence leggyakoribb mezőgazdasági és kultúrgeomjává lépett elő (Kiss és Béres 2006).

2.4.2. Maggyűjtés és közös tenyészkerfi kísérlet

2007. október folyamán parlagfű-magvakat gyűjtöttem a faj magyarországi terjedési útvonala mentén, összesen hét helyszínről, valamint egy határközeli romániai populáció egyedeiről (2.3. ábra, 2.1. táblázat). A faj megtelepedésétől számított idő függvényében ezeket a helyszíneket négy csoportba soroltam: 1. megtelepedési kategória (1. m.k.): 30 évnél fiatalabb populációk, 2. m.k.: több mint 30 éve megtelepedett populációk, 3. m.k.: 40 évnél idősebb populációk és 4. m.k.: 60 évnél idősebb populációk. Mivel a parlagfű különböző típusú talajon fordul elő, ezért választottam populációkat homokos talajról és kötött talajokról egyaránt minden kategóriából, kivéve az 1. megtelepedési kategóriát (2.1.

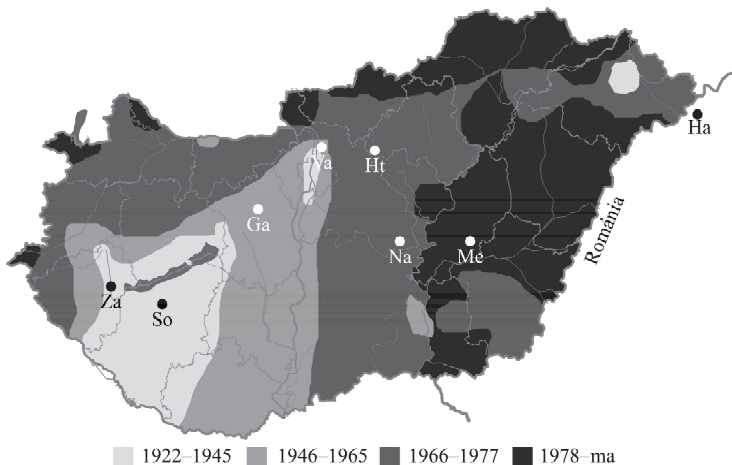
táblázat). Általában mezőgazdasági területek melletti gyomos, ruderális vegetáció tagjaként élő parlagfű egyedek magjait gyűjtöttem.

2.1. táblázat. A parlagfű magok gyűjtési helyszínei, azok földrajzi koordinátái, talajtípusai, a tenyészkerttől számított távolságok, a populáció megtelepedési ideje és a megtelepedési kategóriák.

Helyszín	Földrajzi szélesség	Földrajzi hosszúság	Talaj-típus	Helyszín – tenyészkert távolság	A populáció megtelepedési ideje	Megtelepedési kategória
Zalaapáti	46°43'35"	17°06'23"	Kötött	468 km	1945 előtt	4
Somogyvár	46°34'56"	17°38'45"	Homok	432 km	1945 előtt	4
Gárdony	47°11'50"	18°36'33"	Kötött	343 km	1945-1965	3
Vácrátót	47°42'39"	19°14'07"	Homok	284 km	1945-1965	3
Hatvan	47°40'50"	19°40'12"	Kötött	251 km	1966-1977	2
Nagykőrös	47°01'44"	19°46'52"	Homok	265 km	1966-1977	2
Mezőtúr	47°00'15"	20°37'05"	Kötött	210 km	1977 után	1
Halmiban (Ro)	47°58'50"	23°01'15"	Kötött	0 km	1990 után	1

Mind a 8 terület esetén 8 egyedről gyűjtöttem magvakat, így összesen 64 egyedet mintáztam meg. A választott egyedek közül 4 nagy termetű (a legmagasabb, legtermetesebb egyedek közül valók) és 4 kis termetű (a populáció kis méretű egyedei közül valók, de olyanok, melyek legalább 50 érett magot érleltek) volt, hogy lehetőségem legyen az anyai hatásra is kontrollálni. Mind a 64 anyanövény esetén 25 véletlenszerűen kiválasztott magot egyedileg lemértem. A magokat papírzacskóban, száraz állapotban, szobahőmérsékleten (20 ± 2 °C) tároltam a következő év januárjáig, mikor sztratifikációnak vettem alá három hétig 4 ± 1 °C-on (2008. január 10. – április 3.). Április 10.-én a magvak virágfölddel töltött cserepek tetejére kerültek, melyeket nem-fűtött üvegházban helyeztem el Halmiban (Románia).

Három hét múlva, a kicsírázott magvak közül választottam ki megfelelő számú, azonos méretű csíranövényt, melyeket a későbbiekben tenyészkeri kísérletben használtam fel. A kísérlet megkezdése előtt a területet felszántották. A heterogén környezet hatásait csökkentendő randomizált blokk-elrendezést használtam, melynek értelmében nyolc darab latin négyzetet hoztam létre nyolc sorral és nyolc oszloppal. Minden négyzet a 64 anyai vonal (8 helyszín \times 8 egyed) egy-egy egyedét tartalmazta. A növényeket fél méternyire ültettem egymástól, hogy kizárjam az intraspecifikus kompetíció hatását. A szegélyhatás tompítása végett a kísérleti területet két sor parlagfű-egyeddel vettem körül, ezek adatait, értelemszerűen, nem használtam fel. A kísérlet május 15. és augusztus 18. között zajlott, mialatt a területet folyamatosan gyomtalanítottuk, szükség esetén öntöztük.



2.3. ábra. Az ürömlevelű parlagrafű magyarországi terjedési térképe Béres és mtsai. (2005) és Csontos és mtsai. (2010) nyomán. A különböző szürke árnyalatú területek a négy megtelepedési kategóriának felelnek meg. A jelen vizsgálatban megmintázott parlagrafű populációk helyszínei nyugatról keletre haladva: Za – Zalaapáti, So – Somogyvár, Ga – Gárdony, Va – Vácrátót, Ht – Hatvan, Na – Nagykörös, Me – Mezőtúr, Ha – Halmi.

A kísérlet végén 5 vegetatív változót rögzítettem minden kinevelt egyed esetén, ugyanis generatív változók rögzítése lehetetlen volt, hisz a fertőzésveszély miatt a kísérletet a parlagrafűek virágzása előtt be kellett bejezni. Feljegyeztem az egyedek magasságát és biomasszáját, hiszen bizonyított, hogy mindkettő szorosan korrelál a pollen- és mag-termeléssel a parlagrafű esetén (Fumanal és mtsai. 2007a), így jó fitness-paramétereknek számítanak. Tekintettel a nagyon nagy méretű és számú egyedre (több mint 500 egyed) nem volt lehetőségem szárított biomasszáját mérni, így a frissen levágott egyedeket 10 g-os pontosságú függő mérleg segítségével mértem le. Ehhez az egyedeket fűrésszel és pontosan a talajfelszín felett vágtuk le, száraz, napos időben. Az egyedek laterális fejlettségét két tényezővel jellemeztem: a leghosszabb oldalhajtás méretével és az oldalhajtások számával, míg a szárallokáció mértékét az alapi szárátmérővel.

2.4.3. Statisztikai elemzés

Ahhoz, hogy elkerüljem a korreláló függő változókkal való elemzést, Pearson korrelációkkal teszteltem ezek viszonyát (a részletes eredményeket nem mutatom be). Mivel ezek erősen korreláltak egymás között, főkomponens analízist (PCA) végeztem, hogy összegezzem ezen morfológiai változók varianciáját. Mind az öt mért jellemzőt bevontam az elemzésbe, azaz a szármagasságot, az oldalhajtságok számát, a leghosszabb oldalhajtság méretét, az alapi szárátmérőt és a biomasszát. Hogy a PCA feltételeinek (lineáris kapcsolatok) megfeleljenek, a biomasszát és az oldalhajtságok számát log-transzformáltam. Ezután kevert lineáris modelleket alkottam, ahol a függő változók a legjelentősebb komponensek (sajátérték > 1), míg a magyarázó változók az anyanövény mérete, a talaj típusa és a megtelepedési kategóriák voltak. Random faktorként az anyanövény és a blokk került be a modellbe. Az anyai hatás tesztelésére ugyancsak kevert lineáris modellt használtam, ahol a magtömeg volt a függő változó, a magyarázó tényezők a korábbi modellben már ismertetett változók, ám a random faktor esetén csak az anyanövény egyedű azonosítója került a modellbe. A modellszelektációs eljárások közül a lépésenkénti kihagyás módszerét alkalmaztam (Zuur és mtsai. 2009). Először a random részt próbáltam leegyszerűsíteni úgy, hogy az Akaike Információs Kritériumokat minimalizáljam. Ezután, a fix faktorok és azok interakcióit teszteltem legnagyobb valószínűség (ML) becsléssel, fokozatosan kihagyva a nem-szignifikáns részeket. Az adatok elemzéséhez az R Statisztikai Környezetet használtam (R Development Core Team 2009).

3. EREDMÉNYEK ÉS TÁRGYALÁS

3.1a. *Elkülöníthetők-e az egyéves és az évelő inváziós fajok sikerességét magyarázó morfológiai és ökológiai jellegeik alapján?*

Lágyszárú, európai eredetű, Észak-Amerikába behurcolt inváziós és nem-inváziós, illetve rövid életű és hosszú életű fajokat hasonlítottam össze morfológiai és ökológiai tulajdonságaik alapján. Az összesen 116 rövid életű (ebből 34 inváziós) faj egyéves és kétéves fajokat tartalmazott, ugyanis a kétévesek stratégiájukban általában közelebb állnak az egyévesekhez, mint az évelőkhöz. Megjegyzendő, hogy a kétéves fajok nagyon kis számban fordultak elő az adatsorban, összesen 10 inváziós faj és 9 nem-inváziós faj, így nyugodtan elmondható, hogy az adatsor főleg az egyéves fajok jellemzésére alkalmas, hiszen ezek képezték a rövid életű fajok 84%-át. Az egyéves fajok között a nagy fajszerű családok képviselői kerültek be a legnagyobb arányban a fajlistába, így a fészkesvirágúak családjának (Asteraceae, 20 faj), pászitfűfélék családjának (Poaceae, 16 faj) keresztesvirágúak családjának (Brassicaceae, 14 faj) és szegfűfélék családjának (Caryophyllaceae, 14 faj) képviselői. A legelterjedtebb és legveszélyesebbnek tartott inváziós fajok közül bekerült a *Sonchus asper*, *Lactuca serriola*, *Cirsium vulgare*, *Carduus crispus*, *Erodium cicutarium*, *Trifolium arvense*, *T. campestre*.

Bár a 25 vizsgált biológiai, ökológiai és elterjedési tulajdonságból 17 szignifikánsan megkülönböztette az inváziós fajokat a nem-inváziós fajoktól legalább az egyik élethossz kategóriában, ezek közül csak néhány maradt szignifikáns a többváltozós elemzés esetén is (3.1. táblázat). Csak egyetlen jelleg bizonyult fontosnak az inváziós és nem-inváziós fajok elkülönítésében az élethossztól függetlenül: a zavarástűrési mértéke. Az inváziós fajok aránya sokkal magasabb volt a közepesen toleráns kategóriában (PPI = 0,41), mint a magas vagy alacsony toleranciájú kategóriákban (PPI = 0,22 és 0,28). Ez azt jelenti, hogy az inváziós fajok eredeti élőhelyeiken a közepesen zavart élőhelyeken fordulnak inkább elő. Ezzel szemben, ha külön vizsgáltuk a rövid és hosszú életű lágyszárú fajokat, más-más jellegek befolyásolták inváziós sikerességüket. A hosszú életű lágyszárú fajok inváziós sikerességét a számos vizsgált tulajdonság közül csupán három befolyásolta (3.1. Táblázat): a vegetatív terjedés képessége (PPI = 0,37) és a víz útján való terjedés (PPI

= 0,51) segíti az évelő inváziós fajokat, és az emberi településekkel szembeni „indifferencia” szintén az inváziós fajok tulajdonsága (PPI = 0,62). A rövid életű fajokat befolyásoló tulajdonságokat a következő alfejezetben mutatom be.

3.1. táblázat. A logit-regresszió eredményei minden tanulmányozott jelleg esetén. A teljes fajlistát használva, a főhatás, és a tulajdonság és élettartam közötti interakció jelenik meg. Amennyiben ez az interakció szignifikáns, a rövid és hosszú életű csoportra végzett külön elemzések eredményei (csak a főhatás) is megjelennek. Az itt szignifikáns eredményeket mutató jellegeket egy többszörös regresszióba vontuk. Ha valamelyik tulajdonság a többszörös regresszióban nem mutatott szignifikáns eredményeket, zárójellel jelzem. Az üres cellák magyarázata a 2.1.3. részben kereshető.

Jelleg	Minden faj		Rövid életű fajok	Hosszú életű fajok
	Főhatás	Interakció	Főhatás	Főhatás
Kompetíciós képesség				
Ökológiai stratégia	–	–	0,060	(0,036)
Dominanciamentázat	(0,000)	(0,010)	(0,000)	(0,000)
Szármagasság	0,043	0,042	0,040	0,219
Reproduktív tulajdonságok				
A virágzási időszak kezdete	0,094	0,123	–	–
A virágzási időszak vége	0,150	0,101	–	–
A virágzási időszak hossza	(0,004)	0,941	–	–
Kompatibilitás	0,000	0,026	0,000	(0,010)
Szélbeporzás	0,423	0,141	–	–
Önbeporzás	0,677	0,122	–	–
Rovarbeporzás	0,712	0,099	–	–
A pollináció típusainak száma	0,654	0,457	–	–
Magtömeg	0,802	0,838	–	–
Diszperziós tulajdonságok				
Vegetatív terjedés	–	–	–	0,000
Szél általi terjesztés - anemochoria	0,456	0,074	–	–
Állatok általi terjesztés - endozoochoria	–	–	–	0,285
Állatok általi terjesztés - epizoochoria	0,454	(0,011)	(0,021)	0,515
Víz általi terjesztés - hidrochoria	0,100	0,020	0,396	0,008
Hangyák általi terjesztés - myrmecochoria	0,087	(0,022)	(0,033)	(0,617)
A diszperzió típusai	0,105	0,035	0,041	0,523
Őshonos elterjedési terület				
Az őshonos elterjedési terület nagysága	(0,000)	0,234	–	–
Az emberi tevékenységektől való függés				
Zavart közösségekben való előfordulás	(0,000)	0,244	–	–
A zavarástűrés mértéke	0,003	0,343	–	–
A zavarástűrés amplitúdója	(0,000)	0,367	–	–
Településeken való jelenlét / hiány	0,000	0,020	0,165	0,000
Emberi használat	(0,012)	0,332	–	–

Ilyen módon, összehasonlító vizsgálatom bebizonyította, hogy célravezetőbb kisebb, jól definiált csoportokon belül keresni az inváziót elősegítő tulajdonságokat és az

eredmények alátámasztják azt a feltételezést, miszerint különböző tulajdonságok segítik a meghonosodott rövid és hosszú életű fajokat inváziós térhódításukban.

3.1b. Milyen könnyen mérhető, általános morfológiai, ökológiai jellegek (soft traits) biztosítják az egyéves inváziós fajok sikerét?

A vizsgálandó jellegek kiválasztásánál két fontos szempontot követtem:

(1) Mivel a kiválasztott fajlista segítségével az Észak-Amerikában meghonosodott és a természetes, féltermészetes területek inváziós fajait tudtam összehasonlítani, a két csoport közötti jellegbeli különbségek épp a gyors és széleskörű terjedést és lokális populáció-növekedést magyarázzák. Az eredményeim arra az alapkérdésre felelnek, hogy milyen jellegek szükségesek ahhoz, hogy a meghonosodott fajokból inváziós fajok legyenek. Feltételezhetően azok a fajok lesznek meghonosodottakból inváziósak, melyek képesek felvenni a versenyt az őshonos fajokkal és képesek beépülni a helyi közösségekbe. Mivel a természetes növényközösségek egyik legfontosabb meghatározója a fajok közötti kompetíció (Aerts 1999), az egyik legfontosabb tulajdonság-kör amit teszteltem, az épp a kompetíciós képesség volt. Azért is indokolt ennek alapos vizsgálata, mert általában véve az élőlő fajokat jobb kompetítoroknak tartjuk zavartalan élőhelyeken (Seabloom és mtsai. 2003), míg a rövid életű fajok (főleg egyévesek) gyorsabb növekedésük és rövidebb életciklusuk miatt főleg zavart helyeken szerezhetnek kompetitív előnyöket (Garnier 1991). Vajon épp azok a rövid életű fajok lesznek sikeresek, melyek hatékony kolonizációs képességük mellett erős kompetítorok is?

(2) Ugyanakkor, növényi invázió kapcsán – az eddigi kutatási eredmények fényében – nem szabad figyelmen kívül hagynunk, hogy a természetes élőhelyek inváziós fajai is nagyon jó kolonizáló fajok kell legyenek (pl. Williamson 1996) ahhoz, hogy sikeres özönnövényekké váljanak. Ugyanis, az invázió kezdeti stádiumai leggyakrabban zavart, emberi tevékenységekhez kötött területeken zajlanak. E zavart élőhelyek meghódítása után következhetnek a természetes, féltermészetes élőhelyek (Kühn és mtsai. 2004). A már bemutatott eredmények alátámasztják e feltételezés helyességét, hiszen az egyetlen tulajdonság, mely mindkét csoport esetén fontosnak bizonyult az épp a zavarástűrési mértékére vonatkozott: az inváziós fajok őshonos területeiken, élethosszuktól függetlenül, a közepesen zavart élőhelyeken fordulnak elő, tehát zavart környezetből érkeznek. Ezek alapján feltételezhetünk egy bizonyos fokú zavarással szembeni előadaptációt, melyet új

élőhelyeiken is hasznosítani tudnak. Ezen eredmény igazolja az ú.n. „zavarás hipotézis” (Hierro és mtsai. 2005) vagy „emberi kommenzalizmus” elméletek (Inderjit és mtsai. 2005) helyességét, melyek épp ezt a preadaptációt emelik ki az invázióban fontos jellegek közül. Rövid életű fajok esetén az emberi zavarások tolerálása sokkal egyértelműbb (ruderalis stratégia), mint a hosszú életű fajok esetén.

3.2. táblázat. Modell által magyarázott variancia (pszeudo-R²) három komponense: a tulajdonságok által magyarázott variancia (Jelleg-hatás), a filogénia által magyarázott variancia (Filogénia-hatás), és a megosztott hatás. Csak azok a modellek vannak feltüntetve, ahol statisztikailag szignifikáns kapcsolat volt a jelleg és a faj inváziós sikeressége között. Amennyiben a jelleg és az élettartam között szignifikáns interakció állt fenn (lásd 3.1. Táblázat), külön modell-illesztés történt a rövid- és hosszúéletű fajcsoportra.

Jellegek	Jelleg-hatás	Filogénia-hatás	Megosztott hatás
<i>Minden faj</i>			
A virágzási időszak hossza	0,02	0,00	0,04
Az őshonos elterjedési terület nagysága	0,06	-0,01	0,05
Zavart közösségekben való előfordulás	0,03	0,00	0,03
A zavarástűrés mértéke	0,12	0,01	0,03
A zavarástűrés amplitúdója	0,14	0,01	0,03
Emberi használat	0,01	0,00	0,04
<i>Csak a rövid életű fajok</i>			
Dominancia mintázat	0,32	0,00	0,05
Szármagasság	0,45	-0,03	0,08
Kompatibilitás	0,17	-0,00	0,05
Epizoochoria	0,10	0,02	0,02
Myrmecochoria	0,10	0,02	0,02
A diszperzió típusai	0,09	0,03	0,01
<i>Csak a hosszú életű fajok</i>			
Ökológiai stratégia	0,08	0,01	0,03
Dominancia mintázat	0,23	0,01	0,02
Vegetatív terjedés	0,08	-0,00	0,05
Kompatibilitás	0,22	0,01	0,03
Hidrochoria	0,11	0,00	0,05
Településeken való jelenlét / hiány	0,15	0,01	0,03

Eredményeim alapján mind a kompetíció, mind a kolonizációt elősegítő tulajdonságok fontosak a természetes, féltermészetes élőhelyek meghódításában rövid életű fajok esetén. Az erős kompetíciós képességet jelző tulajdonságok közül a szármagasság bizonyult fontosnak a rövid életű fajok inváziós sikerességét tekintve (3.1. és 3.2 táblázat): $PPI = inverz\ logit(-2,72 + 0,02 \times \text{szármagasság cm-ben})$. Úgy tűnik, hogy a fénytért vagy akár a terjesztő vektorokért folyó verseny fontos meghatározója az inváziós sikerességnek.

A szármagasság és ezen keresztül a magok/termések elhelyezkedési magassága lényeges feltétel mind a szél, mind az állatok általi sikeres terjesztésben (Fischer és mtsai. 1996).

A sikeres kolonizáció feltétele a hatékony szaporodás és terjesztés. A szaporodásbiológiai tulajdonságok közül egy bizonyult fontosnak a rövid életű inváziós és nem-inváziós fajokat megkülönböztetendő: a vegyes kompatibilitás fokozta az inváziós sikerességet (PPI = 0,77), míg a diszperziós tulajdonságok esetén a diszperziós típusok nagy száma járult hozzá az egyéves fajok sikerességéhez: $PPI = \text{inverse logit}(-2,25 + 0,69 \times \text{a diszperziós típusok száma})$. A vegyes kompatibilitás garantálja a biztos szaporodást a meghódított élőhelyeken, ugyanis mind az önbeporzást, mind a keresztbeporzást lehetővé teszi. Korábbi vizsgálatok már bizonyították, hogy mindkét szaporodási mód előnyt jelenthet az inváziós térhódításban (Rejmánek és mtsai. 2005). Mivel az alapító populáció legtöbb esetben kis méretű, az önkompatibilitás alapfeltétele e populációk fennmaradásának. Ha alacsony az ugyanahhoz a fajhoz tartozó egyedek száma, vagy ha a növény specializált beporzáshoz adaptálódott, vagy a generalista beporzókért intenzív verseny folyik, akkor az önbeporzás elengedhetetlen tulajdonságnak számít a meghonosodási folyamatban (Baker 1955, Pannell és Barrett 1998, Sun és Ritland 1998). Ezzel szemben, a keresztbeporzás segítségével növekedhet a genetikai diverzitás, ami általában alacsony az inváziós populációkban (Frankham 2005), ezáltal növelhető a túlélés és a kis populációk alkalmazkodási lehetősége (Gray 1996).

A hatékony diszperziót elősegítő tulajdonságokat sokszor említik, mint a sikeres invázió kulcsát. Korábbi vizsgálatok kimutatták a hatékony, szél és állatok segítségével megvalósuló (Lake és Leishman 2004) vagy víz általi (Pyšek és Jarošík 2005) terjesztés előnyeit. A jelen eredmények szintén alátámasztják a hidrochoria fontosságát és a különböző terjesztési vektorokhoz való egyidejű adaptáció fontosságát is.

Összefoglalva, bizonyítást nyert, hogy az inváziós fajok sikerességét befolyásoló biológiai, ökológiai tulajdonságok lényegesen eltérnek a különböző élethosszúságú és stratégiájú fajok esetén. Érdemes a továbbiakban jól körülhatárolt csoportokban keresni az inváziót elősegítő tulajdonság-együtteseket, mintsem valamennyi fajra érvényes általános tulajdonságok után kutatni. Az inváziós folyamatok sokszínűsége jelentősen beszűkíti az általánosítási lehetőségeket, ezért a csoportosítások nagy körültekintést igényelnek. Bebizonyosodott, hogy a meghonosodott fajokkal szemben, a természetes élőhelyeket is meghódító inváziós fajok különleges tulajdonságegyüttessel rendelkeznek, melyek a rövid életű fajok esetén (de ugyanígy az évelők szintjén is) biztosítják a sikeres kolonizációt és a

kiemelkedő kompetíciós képességet. Ezek a tulajdonságok segítik az inváziós fajokat újabb térhódításukban és az őshonos közösségekbe való beilleszkedésben.

3.2a. Melyek egy egyéves növényfaj inváziós sikerességét biztosító komplex ökológiai tulajdonságok (hard traits)?

A korábban bemutatott sokfajos összehasonlító vizsgálat egyik hátránya, hogy az adatbázisok által kínált biológiai, ökológiai tulajdonságokra támaszkodik, mely részben beszűkíti a használható fajok körét (sok faj adathiányos ezekben az adatbázisokban), másrészt az adatbázisokban található könnyen mérhető, általános tulajdonságok nem feltétlenül tükrözik a növényfajokra jellemző bonyolult viselkedésmódokat. Például a kompetíciós képességet csak közvetett úton tudtam jellemezni a szármagasság, az átlagos abundancia vagy éppen a Grime-féle stratégiák figyelembevételével. Ezeket a könnyen mérhető tulajdonságokat, melyek sok fajról és területről állnak rendelkezésünkre és melyek nem feltétlenül kapcsolódnak a fajok specifikus működési mechanizmusaihoz, „puha” tulajdonságoknak nevezi az angolszász irodalom (soft traits, Hodgson és mtsai. 1999). A leggyakrabban használt „puha” tulajdonság az életforma, a levél jellemző tulajdonságai (méret, specifikus levélfelület index stb.), relatív növekedési ráta, szármagasság, magtömeg stb. Ezzel szemben, azokat a nehezen mérhető tulajdonságokat, melyek közvetlen módon jellemzik a faj viselkedését és funkciók szerepét, a „kemény” tulajdonság megnevezéssel illetik (hard traits, Hodgson és mtsai. 1999). Ez utóbbi tulajdonságok sokkal hűbben jellemzik az egyes fajok viselkedését, bár sokkal munka-igényesebbek is, ezért csak korlátozott fajsám esetén lehet őket megvizsgálni. Ezek közé a „kemény” tulajdonságok között vannak olyanok, amelyek rendkívül fontos szerepet játszanak az inváziós sikerességben: maghozam, csírázási körülmények, regenerációs képesség, kompetíciós képesség, fiziológiai jellemzők, a herbivórok és paraziták hatása a növény fejlődésére stb. (Pyšek és mtsai. 1995).

Az invázió kapcsán sokszor idézett komplex tulajdonságok közül hármat vizsgáltam sikeres és kevésbé sikeres rosznok fajok esetén: fenotípusos plasztikusságot, intra- és interspecifikus kompetíciós képességet és a fajok generalista-specialista jellegét, a forrás-área megközelítést használva.

3.2a.1. Fenotípusos plasztikusság

A fenotípusos plasztikusság a növényi invázió kapcsán az egyik gyakran felmerülő mechanizmus (Rice és Mack 1991a, Sexton és mtsai. 2002, Sultan 2004), mely egy genotípus azon tulajdonsága, hogy különböző környezetben különböző fenotípussal jelenjen meg (Scheiner 1993, Pigliucci 2001, 2005). A fenotípusos plasztikusság hozzájárulhat az inváziós sikerességhez és térhódításhoz azáltal, hogy növelheti a faj ökológiai niche-szélességét, mely által több típusú élőhelyen terjedhet sikeresen az illető organizmus (Sultan és mtsai. 1998, Donohue és mtsai. 2001, Richards és mtsai. 2005). Ugyanakkor, újabb kutatások több esetben bizonyították a plasztikusság gyors evolúciós változását, mint az új környezeti tényezőre adott választ (Agrawal 2001, Donohue és mtsai. 2001, 2005).

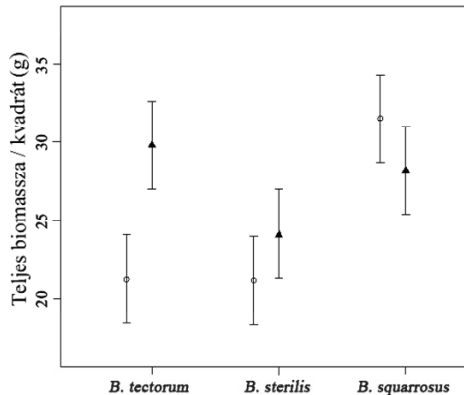
3.3. táblázat. A három vizsgált *Bromus* faj (*B. tectorum*, *B. sterilis*, *B. squarrosus*) biomasszájának változása a hozzáadott nitrogén és víz függvényében, valamint a magyarázó változók közötti interakciók (ANOVA).

	df _{num}	df _{den}	F	p
Nitrogén	1	6	2,10	0,19
Víz	1	3	0,48	0,53
Faj	2	24	5,37	0,01
Nitrogén × Faj	2	24	3,53	0,04
Víz × Faj	2	24	0,76	0,47
Nitrogén × Vízz	1	6	0,66	0,44
Nitrogén × Vízz × Faj	2	24	1,15	0,33

Épp ezért választottam a fenotípusos plasztikusságot, mint az egyik olyan tulajdonságot, mely megsűrűsíti az inváziós és nem-inváziós *Bromus* fajokat egymástól. Az ide vonatkozó feltételezésem volt, hogy a sikeres inváziós faj (*Bromus tectorum*) változatos körülmények között plasztikusabb választ képes adni, mint kevésbé sikeres rokonai (*B. sterilis*, *B. squarrosus*). Ehhez kísérletesen teszteltem, hogy a kiválasztott három *Bromus* faj hogyan reagál a kontrollhoz képest megemelt víz és nitrogén mennyiségre. Azért választottam ezt a két tényezőt, mert a *B. tectorum* hatékony víz és/vagy nitrogén felhasználását nevezték meg, mint az inváziót elősegítő fontos tényezőket (Beckstead és Augspurger 2004, Norton és mtsai. 2007). A *B. tectorum*-mal kapcsolatban sok korábbi kutatás jelezte, hogy a faj rendkívüli fenotípusos plasztikussággal rendelkezik (Mack és Pyke 1983, Anderson 1996). Egy üvegházi kísérletben például, a nitrogén-

kezelés öt növekvő szintjére egyre nagyobb biomasszával válaszolt a *B. tectorum*, míg egy élő kompetitor fűfaj (*Bouteloua gracilis*) távolról sem mutatkozott ennyire plasztikusnak (Lowe és mtsai. 2003). A jelen kísérlet esetén a három faj különböző módon reagált a nitrogén és víz-hozzáadásos kezelésre (3.3. táblázat). A vízhozzáadás hatását semlegesítette a természetes csapadékmennyiség, ugyanis a kísérlet évének tavaszi és nyári hónapjai rendkívül csapadékosak voltak. A fejlődés szempontjából kritikus június és július hónapok voltak különösen csapadékosak, majdnem minden második nap esett: a júniusi kumulatív csapadékmennyiség 114,9 mm (1971-2000 közötti átlagos csapadékmennyiség ugyanerre a hónapra 73,8 mm, Országos Meteorológiai Szolgálat), míg júliusban 142,7 mm (1971-2000: 64,1 mm) volt.

Ezzel szemben, a hozzáadott nitrogénnek szignifikáns és faj-specifikus hatása volt (3.3. táblázat, 3.1. ábra): csak a *B. tectorum* biomasszája reagált a megnövekedett nitrogén mennyiségre ($t = 2,72$, d.f. = 39, $p = 0,009$), a másik két fajé nem (*B. sterilis*: $t = 0,93$, d.f. = 39, $p = 0,35$, *B. squarrosus*: $t = 1,05$, d.f. = 39, $p = 0,29$). Tehát, ezek az eredmények szintén támogatják az irodalomban közölteket a *B. tectorum* plasztikusságáról: ez a faj volt az egyetlen a három rosznok faj közül, mely reagált a nitrogén-kezelésre, szignifikánsan nagyobb biomasszát produkálva magasabb nitrogénkoncentráció mellett.



3.1. ábra. Emelt nitrogén mennyiség hatása a három *Bromus* faj teljes biomasszájára (üres kör: kontroll, fekete háromszög: magas nitrogén). Az ábrán az átlag \pm átlag szórása van feltüntetve.

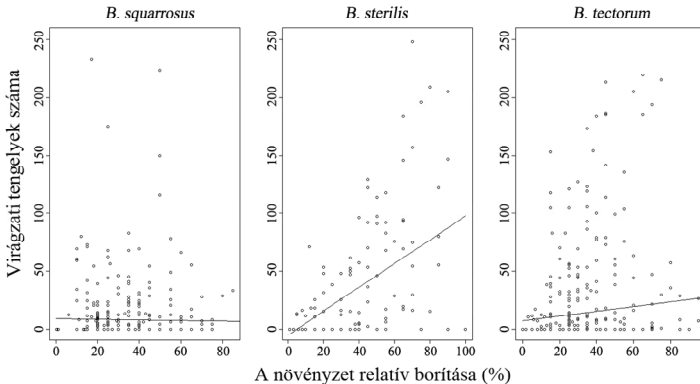
Ezáltal bizonyítást nyert első hipotézisem helyessége: valóban csak a sikeres inváziós faj mutatott kimagasló fenotípusos plaszticitást. Bár kísérletesen csak a hozzáadott víz és nitrogén hatását teszteltem, a fényviszonyokra adott válaszok szintén értékesek lennének, főleg a zárt növényzetben való megtelepedési képességük kapcsán. Terepi adataim, melyben a különböző zártságú növényzet (relatív borítás volt becsülve) hatását vizsgáltam a három *Bromus* faj teljesítményére, alkalmasak erre a feladatra. A *B. tectorum* kiegyenlített teljesítményt mutatott különböző növényzeti borítások mellett (3.2. ábra), tehát hasonló teljesítménnyel bír különböző fényintenzitású élőhelyeken. A különböző abiotikus tényezőkkel szemben mutatott fenotípusos plasztikusság fontos invázió elősegítő jelleg lehet, ahogy ezt ezen alfejezet esetén is bizonyítottam. Mivel egy meghonosodott faj terjedése annak függvénye, hogy mennyire képes különféle abiotikus tényezőket tolerálni, azok a fajok, melyek plasztikusságuk révén képesek változatos élőhelyeken megtelepedni és terjedni, nagy eséllyel lesznek sikeres inváziós fajok (Dybdahl és Kane 2005). Nem hiába merült fel több ízben, hogy a *B. tectorum* sikeres térhódítása a különböző élőhelytípusokban való gyors és hatékony megtelepedésével és terjedésével magyarázható (Rice és Mack 1991b).

3.2a.2. Kompetíciós képesség

Korábbi tanulmányok gyakran kiemelik a kompetíciós képesség fontosságát az inváziós folyamatban (Seabloom és mtsai. 2003, Bossdorf és mtsai. 2004, Callaway és Ridenour 2004), és én is bizonyítottam a korábban bemutatott munkámban (40 – 42. oldal), hogy az egyéves fajok fel vannak vértelve olyan tulajdonságokkal, melyek kompetíciós előnyhöz juttatják őket. Bár általánosságban véve a kompetíciós képességet geofiton vagy hemikriptofiton életformákhoz, évelő fajokhoz, vagy éppen a C-stratégista (kompetítor-stratégia) fajokhoz kapcsolják (Pyšek és mtsai. 1995), úgy tűnik, hogy ezek a jellegek nem kizárólagos módon definiálják a kompetíciós képességet. Épp ezért, második hipotézisem az inváziós faj kompetíciós képességére vonatkozott. Az intraspecifikus verseny hatását kísérletesen teszteltem, speciális legyező alakú kísérleti elrendezés segítségével, míg az interspecifikus kompetíciós képességet terepi megfigyelésekkel, különböző természetességű gyepekben, a növényzeti borítás és az egyes funkcionális csoportok fajszáma és borítása függvényében vizsgáltam.

Az eredmények alapján az intraspecifikus verseny szignifikánsan hatott mindhárom fajra: a legalacsonyabb denzitás mellett fejlesztették a legnagyobb földfeletti biomasszát,

és ez az érték folyamatosan csökkent a magasabb denzitások felé haladva. A fajok egymáshoz viszonyítva nem mutattak különbséget válaszaikat tekintve ($F_{2,276} = 1,6725$, $p = 0,189$). Az intraspecifikus kompetíció a niche-elmélet alapján az egyik legfontosabb tényező lehet, mely az inváziós fajok populációdinamikáját alakítja. Ennek a magyarázata az, hogy ugyanahhoz a fajhoz tartozó egyedek forrásfelhasználása sokkal hasonlóbb, mint különböző fajokhoz tartozó egyedek között, ezért a forrásokért folyó harc intraspecifikus helyzetben sokkal erősebb lesz, mint heterospecifikus környezetben (MacArthur és Levins 1967, Tilman 1977, Goldberg és Barton 1992). Jelen kísérlet nem alkalmas arra, hogy az intra- és interspecifikus kompetíció hatása között különbséget tegyen, de egyértelműen bizonyítja, hogy a *Bromus* fajok esetén az intraspecifikus verseny csökkentheti az egyedek teljesítményét, bár az invázió szempontjából nem valószínű, hogy fékezőleg hat.



3.2. ábra. Az 50 cm × 50 cm nagyságú kvadrátonkénti virágzati tengelyek számának változása a növényzet relatív borításának függvényében a három *Bromus* faj esetén (kvantilis regresszió, tau=0.5)

A rozsnok fajok interspecifikus kompetíciós képességének értékeléséhez három fontos teljesítményváltozót rögzítettem terepi megfigyeléseim alkalmával: a relatív borítást, a virágzati tengelyek számát és a teljes földfeletti biomasszát. Mivel ez a három változó szoros korrelációt mutatott ($r_s > 0,81$, $p < 0,001$ minden faj és minden összehasonlítás esetén), csak a virágzati tengelyek számával dolgoztam a későbbiekben. A növényzet változó relatív borítása, vagyis az interspecifikus kompetíció változó mértéke, különböző módon befolyásolta a három tanulmányozott fajt: a *B. tectorum* és *B.*

squarrosus teljesítménye nem változott a vegetáció növekvő borításával, míg a *B. sterilis* növelte teljesítményét sűrűbb növényzeti borítás esetén (3.2. ábra).

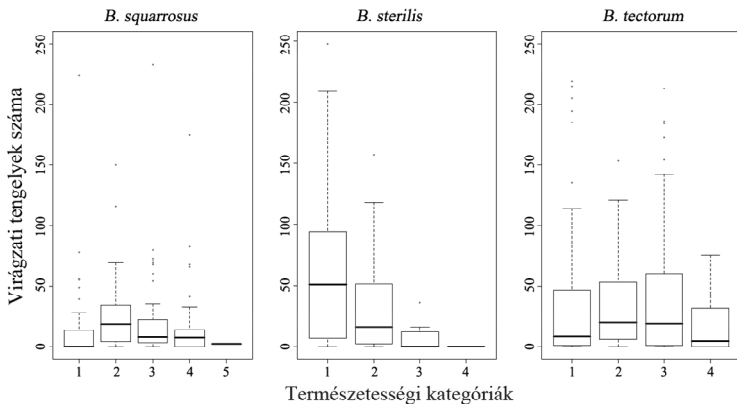
3.4. táblázat. Különböző funkcionális csoportok relatív borításának és fajgazdagságának hatása a három *Bromus* faj virágzati tengelyeinek számára.

Tulajdonság	Virágzati tengelyek száma		
	Merekség	Átlag szórása	p
Egyéves fajok borítása			
<i>B. squarrosus</i>	-0,30	0,28	<0,05
<i>B. sterilis</i>	2,01	1,36	0,89
<i>B. tectorum</i>	0,70	0,73	0,28
Évelő füvek borítása			
<i>B. squarrosus</i>	-0,05	0,10	0,09
<i>B. sterilis</i>	-0,58	0,36	<0,001
<i>B. tectorum</i>	-0,58	0,34	<0,01
Évelő lágyszárú fajok borítása			
<i>B. squarrosus</i>	-0,26	0,13	<0,05
<i>B. sterilis</i>	3,26	1,81	0,57
<i>B. tectorum</i>	-0,35	0,59	0,21
Fájszárú fajok borítása			
<i>B. squarrosus</i>	0,05	0,07	0,06
<i>B. sterilis</i>	0,53	0,34	<0,01
<i>B. tectorum</i>	0,01	0,30	0,06
Egyéves fajok száma			
<i>B. squarrosus</i>	5,49	2,57	<0,01
<i>B. sterilis</i>	-7,39	5,60	0,72
<i>B. tectorum</i>	3,36	2,61	0,17
Évelő füvek száma			
<i>B. squarrosus</i>	-2,61	1,34	0,12
<i>B. sterilis</i>	-6,82	4,96	0,78
<i>B. tectorum</i>	-1,14	3,12	0,07
Évelő lágyszárú fajok száma			
<i>B. squarrosus</i>	1,89	1,89	0,09
<i>B. sterilis</i>	-4,54	7,63	0,55
<i>B. tectorum</i>	6,69	3,66	0,17

A kvadrátonként feljegyzett fajokat funkcionális csoportokba soroltam és megvizsgáltam, hogy ezek fajszáma és borítása hogyan befolyásolta a *Bromus* fajok teljesítményét. Ilyen módon meg tudtam állapítani, hogy mely funkcionális csoport befolyásolta pozitívan és mely negatívan a célfajok teljesítményét. Ebben az esetben is csak a virágzati tengelyek számával dolgoztam, mert az szignifikánsan összefüggött a másik két mért változóval. A virágzati tengelyek számát negatívan befolyásolta az egyéves és évelő lágyszárú fajok növekvő borítása a *B. squarrosus* esetén, de pozitívan hatott rá az egyévesek fajsámának növekedése (3.4. táblázat). A *B. tectorum* csak az évelő füvek relatív borítására reagált

negatívan, akárcsak a *B. sterilis*. A *B. sterilis* ugyanakkor pozitívan reagált a növekvő fűszárú borításra (3.4. táblázat).

A növényzet természetessége mindhárom faj teljesítményét befolyásolta (3.3. ábra). A *B. tectorum* az öt lehetséges természetességi kategóriából négyben fordult elő. A természetesebb élőhelyeken kevésbé volt sikeres. A *B. squarrosus* teljesítménye a legkiegyenlítettebb a három faj közül, mind az öt természetességi kategóriában előfordult, bár mindenhol csak alacsony abundanciával. A *B. sterilis* főleg az akácültetvények faja, így főleg alacsony természetességi élőhelyeken fordult elő.



3.3. ábra A virágzati tengelyek száma a természetességi kategóriák függvényében a három *Bromus* faj esetén (természetességi kategóriák: 1 = teljesen degradált állapot, 2 = jelentősen degradált állapot, 3 = közepesen degradált állapot, 4 = fél-természetes állapot, 5 = természetes állapot). Az ábrán a medián, az interkvartilis távolság, valamint a minimum és maximum értékek vannak feltüntetve.

Az eredményeket összefoglalva, a *B. tectorum* teljesítményét csak az élőlő füvek növekvő borítása befolyásolta, méghozzá negatívan. Egyéves, ruderális stratégiájú fajként, valószínűleg az élőlő füvek árnyékolása és forráselvonása egyaránt hozzájárult ehhez az eredményhez. Továbbá, ahogy korábbi tanulmányok szintén jeleztek, a *B. tectorum* érzékenyen reagált saját fajtársainak növekvő jelenlétére, bár nagyon kevésbé valószínű, hogy a negatív denzitás-függés gátolná a fedélrozsok invázióját (Palmbiad 1968). Akárcsak a többi rövid életű inváziós faj (a már bemutatott összehasonlító tanulmány

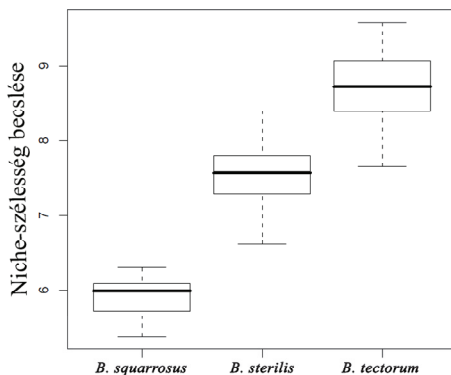
eredménye, 3.1b. rész) a közepesen zavart helyeken fordul elő, a természetes vegetációnak nem tagja. Ahogy korábban már említettem, a zavart élőhelyekhez való preadaptáció hasznosítható jellemzőnek bizonyulhat az invázió során, hisz az invázió kezdeti szakasza a legtöbb esetben szintén zavart helyekhez kötődik. Bár a fedélrozsнок átlagos relatív abundanciája nem volt magas, de sokkal nagyobb volt, mint a *B. squarrosus*-é, mely szintén egyenletes előfordulást mutatott a különböző természetességű növényközösségekben. Ugyancsak elválasztja a *B. squarrosus*-tól az a tény, hogy üres talajfelszíneken, az évelő füvek hiányában a *B. tectorum* képes nagy abundanciában megjelenni, akár monodomináns foltokat is képezni. Ezzel szemben, a *B. squarrosus* nagyon gyenge kompetitornak bizonyult, teljesítményét mind az egyéves, mind az évelő fajok növekvő abundanciája negatívan befolyásolta.

A *B. sterilis* pozitívan reagált a növényzet záródására, főleg az akácültetvények gyepszintjében, ahol gyakran domináns vagy monodomináns állományokat képez. Bár feltételezhető lenne, hogy az akác nitrogénkötő képessége vagy lombjának árnyéka miatt kínál az akácok kedvező élőhelyet a *B. sterilis*-nek, eredményeim mindkét feltételezést cáfolják. Ugyanis, a meddő rozsнок nem kimondottan árnyékkedvelő faj, hisz a tenyészkerti kísérletben magas fényintenzitású közegben jelentős biomasszát és termést produkált. Ugyanakkor, a megemelt nitrogén-mennyiségre semlegesén reagált, így az is kizárható, hogy az akácok magas nitrogén-tartalma vonzaná. Egy lehetséges magyarázat erre az együttélésre az, hogy nagyon kevés faj képes elviselni az akác erős hatású allelopatikus anyagait, közöttük például a robetrint (Nasir és mtsai. 2005), és kimondottan agresszív vegetatív szaporodási képességét (Call és Nilsen 2003). Ilyen módon a *B. sterilis* egy más fajok által „üresen hagyott” niche-t tölt be.

3.2a.3. Generalista – specialista jelleg

Baker (1965) feltételezése szerint sok kolonizáló vagy inváziós faj annak köszönheti sikerességét, hogy változatos élőhelyeken tud sikeresen fejlődni. Baker óta több ízben bizonyították, hogy a generalista jelleg a sikeres inváziós faj indikátora (Marvier és mtsai. 2004). Az élőhely-generalista fajok általában sikeresebben telepednek meg, terjednek és válnak tömegessé. Épp ezért, az utolsó hipotézisemben a fajok generalista-specialista jellegére tértem ki és azt feltételeztem, hogy az inváziós faj sokkal generalistább a kevésbé sikeres fajoknál.

Az eredmények igazolták ezt a hipotézist is: az együttes előfordulások alapján számolt niche-szélesség eredményei szerint a *B. tectorum* a leginkább generalista faj a három rosnok faj közül. Sok élőhelytípusban előfordul, a megmintázott négyzetek esetén magas fajkicserélődési rátát mutattunk ki, ezeket a kvadrátokat, melyekben a faj előfordult a legnagyobb béta-diverzitás jellemezte. A másik végletet a *B. squarrosus* jelentette, kimondottan specialista stratégia jellemezte, mert a kvadrátok között, melyekben előfordult, a legalacsonyabb béta-diverzitás tudtuk kimutatni (3.4. ábra).



3.4. ábra A három *Bromus* faj niche-szélességének becslése az együttes előfordulások alapján. Az ábrán a medián, az interkvartilis távolság, valamint a minimum és maximum értékek vannak feltüntetve.

A *B. tectorum*-ról ismert, ahogy már korábban is jeleztem, hogy változatos élőhelyek sikeres faja, ilyen módon élőhely-generalistának tekinthető (Chong és mtsai. 2006, Crall és mtsai. 2006). Emellett bizonyítottam, hogy sokkal generalistább, mint a másik két vizsgált faj az együttes előforduláson alapuló niche-szélesség alapján. Bár Magyarországon archeofiton, mégis szerves része a helyi flórának, széles élőhely-spektrummal, zavart helyektől a féltermészetes élőhelyekig, ezáltal nagyon sok faj mellett fordul elő. Teljesítménye nagyobb az egyévesek által dominált zavart vagy degradált élőhelyeken, mert természetes gyepekben az évelő fajok kiszoríthatják. A *B. sterilis* erősen degradált élőhelyeken gyakori, tehát kevésbé volt képes alkalmazkodni a természetes növényzethez, mint a *B. tectorum*. Leggyakrabban mezőgazdasági területek mellett, utak és vasutak

mentén, zavart helyeken fordul elő (Stace 1997, Peters és mtsai. 2000). A *B. squarrosus* specialista fajnak tekinthető, mely főleg a zavartalan, természetes növényzet tagja, állandó alacsony borítással.

3.2b. Egy egyéves inváziós növényfaj sikeres fajnak számít az őshonos környezetben is?

Kísérlet- és megfigyelés-sorozatomból következtetéseként rangsorolhatom a három tanulmányozott rosnok-fajt: a *B. tectorum* az inváziós térhódításhoz szükséges tulajdonságok alapján a legfelvertebbnek tekinthető: nagy fenotípusos plasztikusság jellemzi, csupán az élőlények befolyásolják negatívan teljesítményét, és kimondottan élőhely-generalista. Ezzel szemben a másik két faj korántsem ilyen „felkészült”: a *B. sterilis* nem mutatott plasztikusságot a nitrogén-adagolással szemben és nem is különösen generalista, csupán zavart, degradált élőhelyeken fordult elő. Egyetlen jelentős előnye, hogy képes tolerálni az akác allelopatikus anyagait és agresszív szaporodásbiológiai tulajdonságait. Ez a tulajdonság fontos lehet amerikai inváziója során, hisz az akác Észak-Amerikában őshonos és gyakori fajának számít, bár nem feltétlenül biztosít majd számára rendkívül széles elterjedési lehetőséget. A *B. squarrosus* jelenlétét negatívan befolyásolták nem csak élőlények, hanem a légyszárú fajok, de egyéves versenytársak is. A generalista-specialista kontinuumon mindenképpen a specialista végén helyezkedik el a másik két fajhoz viszonyítva. A fajok ilyen irányú besorolása magyarázza a fajok inváziós sikerességét az amerikai kontinensen, de nem Európában, ahol egyik faj sem mondható kimondottan sikeresnek vagy gyakorinak. Norton és mtsai. (2007) szerint a két kontinens közötti legfontosabb különbség, ami a *B. tectorum* és más egyéves fűfajok sikerességét tekinti, a talajban található tápanyagmennyiség. Míg az európai területeket az ember évszázadok óta kiaknázza, addig jelentős zavarás és tápanyagtartalom-változtató tevékenység csak az utóbbi időben jellemző Észak-Amerika száraz és félszáraz területein, megőrizvén a talaj magas tápanyagtartalmát.

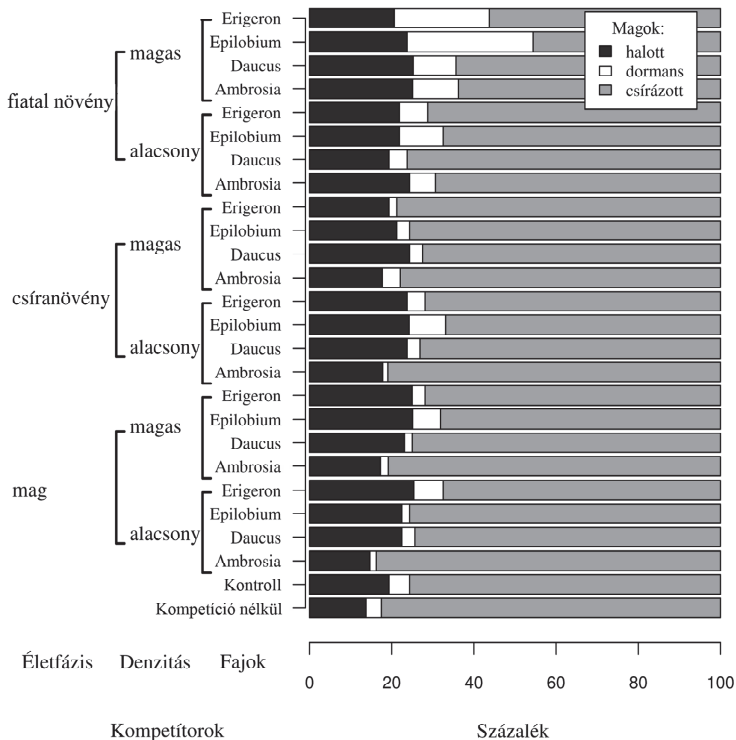
Ha ez valóban igaz, főleg az amerikaiaknak érdemes nagy figyelmet fordítani az Európában archeofitonnak számító fajokra, hiszen ezek sikeresen túléltek egy behurcolási és terjedési eseményt a történelmi Európa területén, a korai mezőgazdasági tevékenységek következtében (La Sorte és Pyšek 2009). Továbbá, az archeofitonok elterjedési területe jelentősen megnőtt a másodlagos területekkel, ezáltal az esély is, hogy újabb és újabb

helyekre behurcolják őket (Goodwin és mtsai. 1999). La Sorte és Pyšek (2009) is egyetért azzal, hogy hosszabb inváziós múltjuk miatt nagy eséllyel válnak veszélyes invázióssá új élőhelyeken az európai archeofiton fajok. Sikerességükhöz az is hozzájárulhat, hogy főleg zavart élőhelyeket népesítenek be, ezáltal nagyobb esélyük van az ember által közvetített terjesztésre és a hasonló minőségű élőhelyek meghódítására (Hiero és mtsai. 2005).

3.3a. Befolyásolja-e az inváziós faj magvainak csírázási arányát a kompetitív környezet?

Kérdésem annak kapcsán merült fel, hogy a korábbi vizsgálataim, továbbá megannyi publikált vizsgálat, a felnőttkori teljesítmény függvényében értékeli az inváziós sikerességet. Azonban, a megtelepedés, de ugyanakkor az inváziós térhódítás alapvető feltétele nemcsak a sikeres felnőttkori kiemelkedő kompetíciós képesség, fenotípusos plasztikusság és a nagymértékű reprodukció, hanem a sikeres csírázás is. A csírázással kapcsolatos információk szintén nehezen mérhető tulajdonságoknak (hard trait) tekinthetők. Kérdésem tehát arra vonatkozott, hogy létezik-e az egyéves inváziós fajokra jellemző speciális csírázási taktika, és ezáltal tekinthető-e a csírázás az inváziós stratégia részének? Ennek megválaszolására, egy kísérletsorozatot végeztem, ahol a parlagfű magvak csírázását vizsgáltam növekvő erősségű kompetíciós környezetben, azáltal, hogy változtattam a versenytársak denzitását (magas, alacsony), életfázisát (mag, csíranövény, felnőtt növény) és kilétét (intraspecifikus kompetíció: *Ambrosia artemisiifolia*, interspecifikus kompetíció: *Erigeron annuus*, *Daucus carota*, *Epilobium tetragonum*).

A megfelelő környezeti tényezőknek csírázást indító hatása lehet, de ha ezek a tényezők nem tartósak, a csíranövény halálához vagy csökkent reprodukciós sikerhez vezethetnek. Ennek megfelelően, a változatos, kiszámíthatatlan környezet két csírázási stratégia szelekcióját segíti/segítette elő: (1) a magok egy bizonyos aránya a legjobb körülmények között is dormans marad (kockázat-elosztó csírázási stratégia) vagy (2) azáltal, hogy a mag képes a környezet jelzéseit pontosan érzékelni, „prediktálhatja” a csíranövény fejlődési feltételeit és ennek megfelelően csírázik, vagy újra dormans állapotba lép (plasztikus csírázási stratégia, Petrú és Tielbörger 2008). Valószínűleg a két stratégia együttese biztosít sikeres hosszú távú csírázást és perzisztenciát egy változó környezetben (Donohue és mtsai. 2010).



3.5. ábra A halott, a dormans és a csírázó parlagfű magvak százalékos aránya a kísérlet során különböző kompetitív környezetben, ahol a versenytársak életfázisa, denzitása és a fajok kiléte változott.

Eredményeim értelmében a kockázat-elosztó csírázási stratégia, ha létezik is, csak másodlagos stratégia lehet a parlagfű esetében, hiszen a magok zöme már az első évben csírázott megfelelő, kompetíciómentes környezetben és csupán egy nagyon kis százalékuk maradt dormans állapotban ($3,75 \pm 5,82\%$, 3.5. ábra). Egy korábbi, átfogó vizsgálat, mely kilenc populációban értékelte a magbankban található parlagfű magvak állapotát csírázás előtt, hasonló eredményre jutott: a magvak nagyon kis aránya volt csak dormans a talaj felső rétegeiben, ahonnan a magvak csíráznak természetes körülmények között ($2,8 \pm 3,14\%$). A kockázat-elosztó csírázási stratégiát (bet-hedging germination) sivatagi

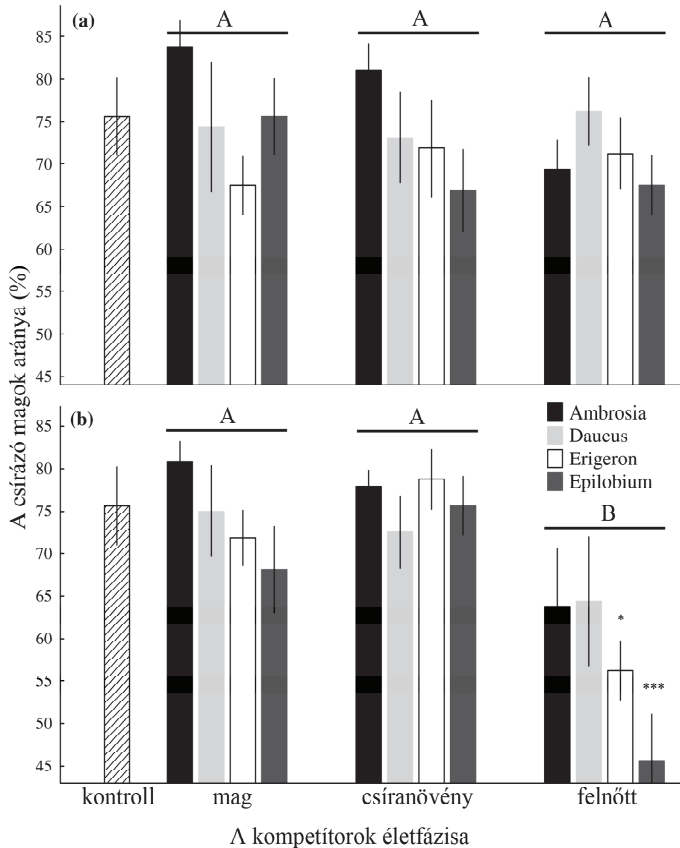
növényeknél mutatták ki több kísérletben, és azoknál a dormans magvak aránya sokkal nagyobb volt, mint a jelen vizsgálatban tapasztaltak (Venable 2007). Bár ez a 2-3%-os arány nagyon kevésnek tűnik ahhoz, hogy a parlagfű erre alapozza hosszú távú sikerességét, figyelembe véve a faj rendkívül nagy szaporodási képességét (Fumanal és mtsai. 2007a), ez az arány is jelentős elfekvő magkészletet jelenthet, mely néhány éven belül jelentős magbank kialakulásához vezethet. Bár ez a kísérlet nem megfelelő arra, hogy bizonyítsa azt, hogy ez a néhány dormans mag egy hosszú távú adaptációs folyamat eredménye, mégis jó kiindulópontnak számít további kutatások tervezéséhez (Hiero és mtsai. 2009).

3.5. táblázat. A kompetíciós környezet jellemzőinek (faj, denzitás, életfázis) hatása a parlagfű magok csírázási arányára, csírázási sebességére és a csíranövények biomasszájára (minimum adekvát modellek eredményei, F-statisztikák és p-értékek feltüntetésével), valamint a dormans magvak számára (legegyszerűbb általánosított lineáris modell, negatív binomiális eloszlás, χ^2 és p-értékek feltüntetésével). A faj \times denzitás interakció egyetlen esetben sem volt része a legegyszerűbb adekvát modelleknek.

Prediktorok	Csírázási arány		Csírázási idő		Átlagos biomassza		Dormans magvak száma	
	F	p	F	p	F	p	χ^2	p
Fajok (F)	4,66	0,003	9,77	<0,001	4,38	0,005	332,72	0,03
Denzitás (D)	4,44	0,036	24,25	<0,001	12,37	<0,001	309,73	<0,001
Életfázis (Éf)	13,38	<0,001	346,13	<0,001	28,94	<0,001	238,55	<0,001
F \times Éf			4,83	<0,001	4,54	<0,001	214,14	<0,001
D \times Éf	6,90	0,001	19,66	<0,001	20,34	<0,001		
F \times D \times Éf					3,31	0,004	198,11	0,03

Az előbbiekkal szemben, a jelen kísérletsorozat eredményei bizonyítják, hogy a parlagfű magvak érzékelik környezetük állapotát és a várható kompetíciós nyomást, és ennek megfelelő csírázási választ adnak, azaz plasztikus csírázási stratégiával rendelkeznek. Ugyanis, a magvak csírázási arányát szignifikánsan befolyásolta a szomszédos növények életfázisa, denzitása és a kompetítor identitása is (3.5 táblázat, 3.5. ábra). A felnőtt kompetítorok szignifikánsan csökkentették a parlagfű magok csírázási arányát a mag vagy csíranövény kompetítorokkal szemben (Tukey post-hoc teszt, mag – csíranövény: $p = 0,99$, mag – felnőtt: $p < 0,001$, magonc – felnőtt: $p < 0,001$). Ugyanígy, a magas denzitás szintén csökkentette a parlagfű magvak csírázási arányát. A szintén szignifikáns életfázis \times denzitás interakció eredményei kiemelik, hogy a magas denzitású

felőtt kompetítorok hatása volt kiemelkedő a magok csírázási arányának csökkenésére nézve (3.5. táblázat, 3.6. ábra), minden más kezeléshez viszonyítva.



3.6. ábra. A parlagfű magvak csírázási aránya (átlag ± átlag szórása) a kontroll esetén és különböző kompetíciós környezetben, a kompetítorok alacsony (a) és magas (b) denzitása mellett. Míg a csillagok a kontrollhoz viszonyított páronkénti összehasonlítás eredményét mutatják ('***' p < 0.001, '*' p < 0.05), addig a nagy betűk a denzitás × életfázis interakció szignifikáns eredményeit tüntetik fel, vagyis a betű-jelzések mindkét ábra esetén és az ábrák között is érvényesek.

A csírázási arány csökkenése valóban azt jelentette, hogy a magok másodlagos dormancia állapotába kerültek, amit a nem-csírázott magvak kísérlet utáni visszanyerésével és életképesség-vizsgálatával bizonyítottam. A talajból visszanyert és életképesnek mutatkozott magvak, vagyis a kompetitív környezet hatására dormanciába lépő magvak aránya szintén mind a három faktortól szignifikánsan függött (3.5. táblázat). Ugyancsak a felnőtt versenytársak hatottak, bár ezúttal pozitívan, a dormans magvak arányára, a mag és csíranövényekkel szemben (Tukey post-hoc teszt, mag – csíranövény: $p = 0,55$, mag – felnőtt: $p = 0,08$, csíranövény – felnőtt: $p = 0,46$), és a magas denzitás ezúttal is szignifikánsan befolyásolta ezt a változót.

Korábbi vizsgálatok leginkább a környezet abiotikus adottságait vizsgálták, mint a csírázási arányt befolyásoló fontos tényezőket (például Vigdis és Vibekke 2003, ellenben Dyer és mtsai. 2000, Tielbörger és Prasse 2009). Bár a kompetítorok jelenléte részben a környezet abiotikus tényezőinek változását is jelenti (fény spektrum változása, a tápanyagok és víz dinamikus fluktuációja), ennél egy sokkal összetettebb jelzésrendszert alkotnak komplex anyagcseretermékek kibocsátása révén (Aphalo és Ballare 1995, Aphalo és mtsai. 1999). Továbbá, a növények nemcsak kibocsátanak különböző jelzésértékű szerves anyagokat, de képesek hasonló metabolitok érzékelésére is (Karban 2008), és ezeknek függvényében válaszolnak az egyedfejlődés legkorábbi szakaszától kezdve.

Eredményeim azt mutatják, hogy a csírázó magvak száma jelentősen függött a kompetítorok életfázisától, hiszen a nagy denzitású felnőtt versenytársak mellett jelentős csírázáscsökkenést tapasztaltam. Korábbi kísérletek eredményeként tudjuk, hogy a parlagfű magvak megfelelő hőmérséklet mellett, de fény hiányában másodlagos dormancia állapotba kerülnek, és ugyancsak ez történik, ha a késő tavaszi hőmérséklet meghaladja a 20 °C-ot (Baskin és Baskin 1980). A fény függvényében történő csírázás egy nagy magvú fajnál az üres talajfelszín detektálását jelentheti zárt növényzet esetén (Rice 1985, Olf és mtsai. 1994, Kotorová és Lepš 1999), vagyis a kompetíció-mentes mikrokörnyezetet. Ezzel a stratégiával a magvak elkerülik azt, hogy olyan helyen csírázzanak, ahol a csíranövényeknek kis esélyük van a túlélésre a megtelepedett szomszédos növények forráselvonása miatt. Ilyen módon a parlagfű magvak kompetíció elkerülő stratégiát alkalmaznak nem megfelelő mikrokörnyezetben, ahol jelentős kompetíciós túlerőre számíthatnak. Ez az eredmény magyarázza azt is, hogy miért tűnik el nagyon hamar a parlagfű a felhagyott szántókon a szukcesszió kezdeti stádiumai után: valószínűleg az évelő növények előretörésével egyre árnyékoltabb lesz a talajfelszín, ahol ezek a magvak csírázhatnak.

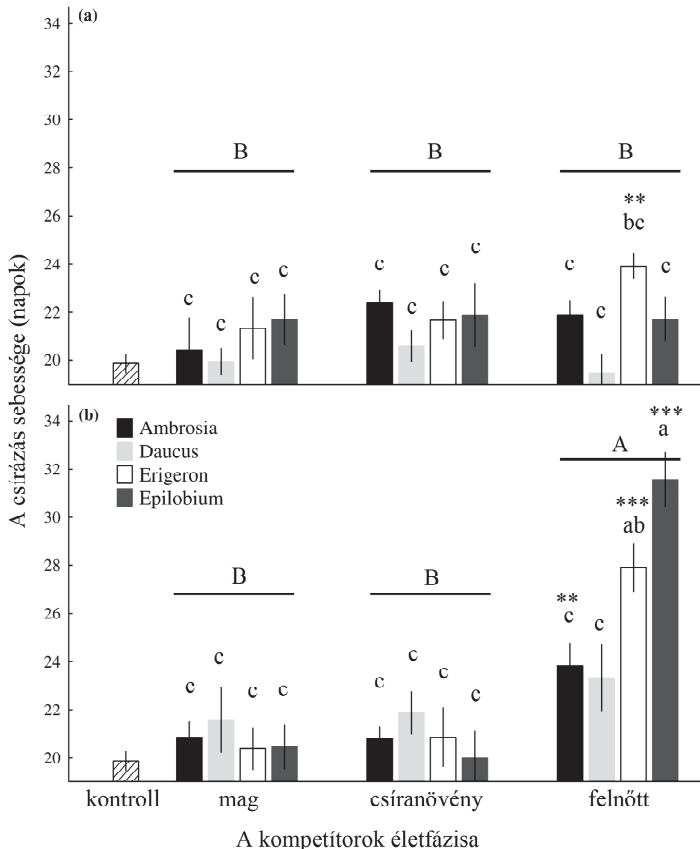
Ezzel szemben, a magvakból és csíranövényekből álló kompetíciós környezet nem befolyásolta a magvak csírázási arányát. Mivel a parlagfű csíranövényekről tudjuk, hogy sikeresen elnyomják a velük egykorú és hasonló méretű növények fejlődését, viszont rá ezek a szomszédok nem hatnak negatívan (Miller és Werner 1987), a parlagfű magvak valószínűleg biztonságosnak érzékelik más magvak vagy csíranövények „társaságát” és maximalizálják csírázási arányukat. A megtelepedett növényekkel szemben, ahol a legjobb stratégia a kompetíció elkerülése volt, ebben az esetben a parlagfű a kompetitív konfrontációs stratégiát (Novoplansky 2009) választja. A mag – mag kompetíciós interakcióval csupán az utóbbi időben foglalkoznak a növényökológusok úgy, hogy elválasztják a mag és a csírázó magvak hatását egymástól. Ilyen jellegű vizsgálatok bizonyították, hogy a magvak érzékelik egymás jelenlétét és befolyásolhatják egymás csírázását (Tielbörger és Prasse 2009). Ennek ellenére, a parlagfű magvak csírázását nem befolyásolták sem a szomszédos magvak, sem a szomszédos csíranövények, sem alacsony, sem magas denzitás esetén.

A kompetítorok életfázisa és denzitása mellett a versenytárs kiléte szintén befolyásolta a parlagfű magvak csírázási arányát. Az *Epilobium* jelenléte szignifikánsan, míg az *Erigeron* jelenléte közel szignifikánsan csökkentette a parlagfű magok csírázási arányát az intraspecifikus környezethez képest, mely a legmagasabb csírázási arányt tette lehetővé (Tukey post-hoc teszt, *Ambrosia – Daucus*: $p = 0,56$, *Ambrosia – Epilobium*: $p = 0,002$, *Ambrosia – Erigeron*: $p = 0,07$, *Daucus – Epilobium*: $p = 0,11$, *Daucus – Erigeron*: $p = 0,67$, *Epilobium – Erigeron*: $p = 0,67$, 3.6. ábra). Ebben az esetben is igazoltam, hogy a nem-csírázó magvak másodlagos dormanciába estek, hiszen a dormans magvak aránya szintén e két faj szomszédságában volt a legmagasabb, a másik két kompetítorhoz képest (Tukey post-hoc teszt, *Ambrosia – Daucus*: $p = 0,99$, *Ambrosia – Epilobium*: $p = 0,03$, *Ambrosia – Erigeron*: $p = 0,01$, *Daucus – Epilobium*: $p = 0,05$, *Daucus – Erigeron*: $p = 0,01$, *Epilobium – Erigeron*: $p = 0,96$). A faj \times életfázis interakció eredményei a felnőtt *Epilobium* és *Erigeron* hatását emelik ki a interakcióhoz képest.

3.3b. Képes az inváziós faj magja időben módosítani csírázását változatos kompetíciós környezetben?

A parlagfű csírázási viszonyait vizsgálva, Miller (1987) azt találta, hogy csupán három nappal későbbi csírázás 97%-os végső biomassza-csökkenést eredményezett természetes körülmények között. Így érthető, ha az evolúció „segíti” olyan finom-léptékű képesség fejlődését, mely segítségével a csírázás előtt álló mag nemcsak, hogy érzékeli környezetét, de módosíthatja csírázásának idejét. Kompetitív környezetben a korai csírázás járhat jelentős előnnyel (Verdú és Traveset 2005, Orrock és Christopher 2010). Ennek ellenére, eredményeim alapján ez nem érvényes a parlagfű magvak esetén: a versenytársak jelenléte nem sietette a magvak csírázását egyetlen kísérleti felállásban sem.

Minden vizsgált tényező jelentősen befolyásolta a parlagfű magvak csírázásának sebességét (3.5. táblázat, 3.7. ábra). A magvak és csíranövényekből álló kompetíciós környezetben nem változott a parlagfű magvak csírázási sebessége a kontroll felálláshoz képest (egyetlen kivétel akadt az intraspecifikus kompetíció esetén, lásd később). Ezzel szemben a felnőtt egyedek szomszédságában jelentősen lassabb csírázást tapasztaltam (Tukey post-hoc teszt; mag – csíranövény: $p = 0,66$, mag – felnőtt: $p < 0,001$, csíranövény – felnőtt: $p < 0,001$), és ugyanez volt az eredmény a magas denzitás esetén is (3.5. táblázat). A denzitás \times életfázis interakció kiemelte, hogy a magas denzitású felnőtt egyedek tolták ki jelentősen a csírázás idejét, míg az alacsony denzitásnak és más életfázisoknak nem volt hatása (3.7. ábra). Ezt az eredményt úgy értelmezem, hogy a parlagfű magvak esetén hiányzik a korai csírázást elősegítő szelekciós nyomás, vagy a szelekció más irányba hat. Erősen kompetitív környezetben élő és alacsony másodlagos dormanciával rendelkező évelő fajok esetén várható, hogy erős szelekciós nyomás hatására korábban csírázzanak a magvak és ezáltal lefoglalják a fejlődéshez szükséges forrásokat a versenytársak elől (Miller 1987, Dyer és mtsai. 2000). Mivel a szelekció nem hathat párhuzamosan két ellentétes irányú folyamatra (korai csírázás és késleltetett csírázás), a parlagfű esetén az éles környezeti érzékelés fejlődését és a dormancia mechanizmusának tökéletesedését segíti elő, de ezáltal képtelen más irányban is hatni. Ennek a csereviszonynak a kiváló bizonyítéka, hogy a dormans magvak aránya épp azon kezelések esetén volt a legmagasabb, ahol a legkésőbb csíráztak a magvak.



3.7. ábra. A parlagfű magvak csírázási sebessége (átlag ± átlag szórása) kompetíciós környezet nélkül (kontroll) és különböző kompetíciós környezetben, a kompetítorok alacsony (a) és magas (b) denzitása mellett. Míg a csillagok a kontrollhoz viszonyított páronkénti összehasonlítás eredményét mutatják (‘‘***’’ $p < 0.001$, ‘‘**’’ $p < 0.01$), addig a nagy betűk a denzitás × életfázis interakció szignifikáns eredményeit tüntetik fel. A kis betűk a hármas interakció (faj × denzitás × életfázis) eredményeit jelzik. A betű-jelzések mindkét ábra esetén és az ábrák között is érvényesek.

Az *Erigeron* és *Epilobium* fajoknak jelentős késleltető hatása volt a *Daucus*-szal szemben (*Ambrosia* – *Daucus*: $p = 0,73$, *Ambrosia* – *Epilobium*: $p = 0,14$, *Ambrosia* –

Erigeron: $p = 0,30$, *Daucus* – *Epilobium*: $p = 0,01$, *Daucus* – *Erigeron*: $p = 0,03$, *Epilobium* – *Erigeron*: $p = 0,98$). Egyébként, a *Daucus* egyetlen kísérleti felállás esetén sem változtatta a csírázási sebességet a kontrollhoz képest (3.7. ábra). A faj \times életfázis interakció, de méginkább a három faktor hármas interakciójából derül ki, hogy csak a nagy denzitású felnőtt kompetítorok hatottak negatívan a parlagfű magvak csírázási sebességére, késleltetve azt 12 (*Epilobium*) vagy 7 nappal (*Erigeron*, 3.7. ábra).

3.3c. Megbízható-e az alkalmazott csírázási stratégia?

Azért választottam a csíranövények biomasszáját, mint a növényi teljesítmény kifejezőjét, mert közvetlen módon méri a csíranövények sikerességét és általában szoros összefüggésben áll más teljesítmény-változókkal (Orrock és Christopher 2010). Bár a csíranövények biomasszája nem független a csírázási időtől (Miller 1987), mégis használható arra, hogy felmérjem a magvak “döntésének” helyességét, ami a magvak csírázási környezetének megválasztását illeti, hiszen láttuk, a legtöbb kezelés nem befolyásolta a csírázás sebességét.

A parlagfű csíranövények kísérlet végén mért biomasszáját mindhárom faktor szignifikánsan befolyásolta (3.5. táblázat). A felnőtt egyedek ebben az esetben is negatívan befolyásolták a parlagfű teljesítményét, jelentősen lecsökkentve a csíranövények földfeletti biomasszáját a mag- és csíranövény-kompetítorokkal szemben (Tukey post-hoc teszt, mag – felnőtt: $p < 0,001$, csíranövény – felnőtt: $p < 0,001$), míg e két utóbbi kompetíciós környezetnek nem volt a biomasszára hatása (mag – csíranövény: $p = 0,11$). A korábban tárgyalt változókhoz képest, jelen esetben nemcsak a magas denzitású felnőtt kompetítorok, de az alacsony denzitásúak is szignifikánsan befolyásolták a függő változót, ahogy a denzitás \times életfázis interakcióból kiderült. Ezek az eredmények igazolják, hogy a magvak jól érzékelték és prediktálták a várható környezet kompetíciós erősségét interspecifikus verseny esetén, de nem saját fajtársaik mellett. A továbbiakban a választott kompetítorok szerint igazolom az előbbi kijelentés helyességét.

Az *Epilobium tetragonum* bizonyult a legnegatívabb hatású kompetítornak: jelentős csírázás-késleltetést okozott a parlagfű magvaknak és szignifikáns biomassza-csökkenést a magokból kicsírázott növényegyedeknek. A magas denzitású felnőtt *Epilobium* átlagosan 12 nappal toltta el a magvak csírázását a kontrollhoz képest, ezáltal a legnagyobb késleltetést idézve elő az összes kísérleti felállás közül (3.7. ábra). A csíranövények

biomasszáját tekintve a felnőtt *Epilobium* egyedek jelentősen lecsökkentették a biomasszáját, de csupán egy kompetítorral szemben (Tukey post-hoc teszt, *Ambrosia – Epilobium*: $p = 0,75$, *Daucus – Epilobium*: $p < 0,001$, *Epilobium - Erigeron*: $p = 0,78$, 3.8.ábra), de a kontrollhoz képest jelentősen (3.8. ábra). Ezeket az eredményeket figyelembe véve indokoltnak látszik, hogy a parlagfű magvak épp a magas denzitású, felnőtt *Epilobium* egyedek mellett csíráztak a legalacsonyabb arányban (lásd korábban), ugyanis, valamennyi kísérleti elrendezést figyelembe véve, a felnőtt *Epilobium* nagy denzitású szomszédságában tapasztaltam a legalacsonyabb csírázási arányt (45%). Az *Epilobium* egyedek csírázás-gátló hatását nem a faj allelopatikus anyagai idézték elő, hiszen az allelopatikus-kísérlet bizonyította, hogy a növény részeitől készített ázat nem befolyásolta a parlagfű magvak csírázási arányát a kontrollhoz képest egyik interspecifikus kompetitor esetén sem ($F = 0,69$, $p = 0,56$). Tehát a fizikai környezetet változtatta meg úgy a felnőtt *Epilobium* egyedek jelenléte, hogy az részben késleltette a csírázást, részben indukálta a másodlagos dormancia beálltát. A semleges hatású *Daucus* kompetítorral szemben, az *Epilobium* gyors növekedési rátája és a levelek jelentős árnyékolása okozhatta a magvakra kifejtett negatív hatást.

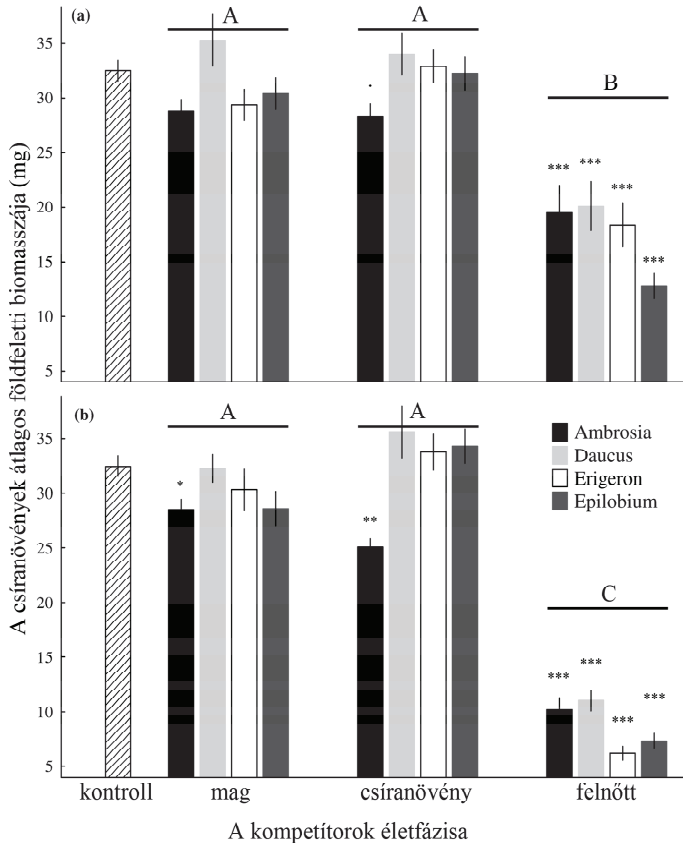
Az *Erigeron annuus* lényegében hasonlóan viselkedett, mint a már bemutatott *Epilobium* a parlagfű magvak csírázását illetően. Azt már láttuk, hogy késleltette a csírázást felnőtt életfázisban és magas denzitás esetén, de ugyanezt a negatív hatást tapasztaltam a csíranövények biomasszáját tekintve is, hiszen jelentősen alacsonyabb volt ezek biomasszája, mint a *Daucus* (*Daucus – Erigeron*: $p = 0,005$) vagy a kontroll esetén tapasztalt (3.8. ábra). Ennek megfelelően, a magvak valóban csökkent csírázási arányt mutattak a nagy denzitású felnőtt *Erigeron* egyedek mellett, újra bizonyítván, hogy jól mérték fel a csíranövényekre váró erős kompetitív környezetet. Ebben az esetben sem a faj allelopatikus anyagai okozták ezt az eredményt, ahogy az *Epilobium* esetén sem. Az *Erigeron annuus* Észak-Amerikából származó téli-egyéves, és a parlagfű „régis ismerőse”, hiszen gyakran fordulnak elő egyévesek által dominált közösségekben eredeti élőhelyeiken (Raynal és Bazzaz 1975). Korábbi vizsgálatok bizonyították, hogy az *Erigeron* képes visszazorítani a parlagfűvet természetes körülmények között, és ugyanezt kísérletesen is bizonyították (Raynal és Bazzaz 1975).

Az általában kétéves vadmuromok (*Daucus carota*) bizonyult a leggyengébb kompetitornak a négy faj közül, hisz a parlagfű csíranövények mellette érték el a legnagyobb biomasszáját, ugyanakkor csírázás-késleltetést sem okoztak. A parlagfű magvak

és vadmurom kapcsolata mégsem nevezhető facilitációs interakciónak, hisz a kontrollhoz képest nem növelte meg a parlagfű teljesítményét.

Mivel a parlagfű egyedek nagy mennyiségű magot termelnek, és nincs speciális terjesztési mechanizmusuk, a magvak jelentős százalékáa az anyanövény közvetlen közelébe kerül. Ennek megfelelően, az intraspecifikus kompetíció várhatóan jelentős hatású lesz a magbanknak és a nagyszámú csíranövénynek köszönhetően (Fumal és mtsai. 2008). Eredményeink alapján úgy tűnik, hogy a parlagfű magvak nem csökkentik egymás csírázási esélyeit, hiszen intraspecifikus verseny esetén csíráztak a legnagyobb arányban. Azonban ez a magas csírázási arány nem feltétlenül jelent magas fitnesszt, ugyanis a mag-csíranövény kompetíció esetén, más fajokhoz képest, a parlagfű csíranövények csökkentik egymás teljesítményét (biomasszáját) (Tukey post-hoc teszt, mag – csíranövény kompetíció: *Ambrosia – Daucus*: 0,001, *Ambrosia – Erigeron*: 0,02, *Ambrosia – Epilobium*: 0,02). Ez az eredmény támogatja azokat a kutatásokat, melyek bizonyították, hogy az intraspecifikus kompetíció esetén várhatjuk az alacsonyabb teljesítményt a interspecifikus versennyel szemben, hiszen a niche-elméletek szerint az ugyanahhoz a fajhoz tartozó egyedek sokkal hasonlóbb forrásokért küzdenek, mint a más fajhoz tartozó egyedek (MacArthur és Levins 1967, Tilman 1977, Goldberg és Barton 1992). Úgy tűnik, hogy az intraspecifikus kompetíció a domináns erő, mely a populáció méretét és az egyedek teljesítményét formálja üres talajfelszínnek esetén, ahogy korábban más inváziós vizsgálatok is kimutatták (Blank 2010, Mangla és mtsai. 2011).

Következtetésként elmondható, hogy a parlagfű csírázása esetén nagyfokú plasztikusságot figyelhettem meg a csírázási környezet körülményeinek függvényében. Amennyiben a környezet évelő fajokból áll, amelyek kora tavasszal áttelelő képleteikkel hamar fejlődésnek indulnak, a parlagfű magvak nem megfelelő környezetnek érzékelik azt, csírázásukat késleltetik és nagy arányban másodlagos dormanciába esnek, hogy a kompetíciót elkerüljék. Más a helyzet kevésbé kompetitív környezet esetén, például üres talajfelszíneken, ahol mag és más csíranövényekkel kell felvennie a parlagfűnek a versenyt: ilyenkor a kompetitív konfrontáció stratégiáját alkalmazza és maximalizálja csírázási arányát. Ezt azért teheti meg, mert hasonló termetű csíranövényekkel szemben kompetíciós előnyt élvez.



3.8. ábra. A parlagfű csíranövények átlagos földfeletti biomaszája (átlag ± átlag szórása) a kontroll esetén és különböző kompetíciós környezetben, a kompetitorok alacsony (a) és magas (b) denzitása mellett. Míg a csillagok a kontrollhoz viszonyított páronkénti összehasonlítás eredményét mutatják (‘***’ $p < 0.001$, ‘**’ $p < 0.01$, ‘*’ $p < 0.05$), addig a nagy betűk a denzitás × életfázis interakció szignifikáns eredményeit tüntetik fel. A betű-jelzések mindkét ábra esetén és az ábrák között is érvényesek.

Mivel a parlagfű magvakról bebizonyították, hogy többszörös másodlagos dormancia esetén sem veszítik el életképességüket (Fumana és mtsai. 2007b), ez a stratégia segítheti a faj hosszú távú perzisztenciáját a populációban mutatkozó fluktuációk ellenére. Korábbi

vizsgálatok már megállapították, hogy kapcsolat van a hosszú távon életképes magbank és az inváziós sikeresség között (Moravcová és mtsai. 2007 és az ott idézett irodalmak). Ilyen módon, a plasztikus csírázási stratégiát hozzáírhatjuk ahhoz az egyre hosszabb listához, mely a parlagfű inváziót elősegítő tulajdonságait tartalmazza és mely hosszú távú inváziós sikerességet kölcsönöz a fajnak.

3.4a. Változnak-e egy egyéves növényfaj biológiai tulajdonságai az invázió során?

Sokszorosan bizonyított, hogy az inváziós növényfajok magasabbra nőnek és nagyobb rátermettséggel rendelkeznek, nagyobb fenotípusos plasztikusságot mutatnak másodlagos élőhelyeiken, mint őshonos környezetben (Goodwin és mtsai. 1999; Lavergne és Molofsky 2007). Azonban azt, hogy ezek az életmenet tulajdonságok hogyan alakulnak az inváziós faj terjedési útvonala mentén, a hiányos terjedési adatok miatt ritkán tesztelték (Castro és mtsai. 2005). Mivel a parlagfű terjedési útvonala alaposan ismert Magyarország területén, kiválóan alkalmas hasonló jellegű kérdések megválaszolására. Ezért, a parlagfű magyarországi terjedési útvonala mentén, 4 megtelepedési kategóriába csoportosítható 8 populációból gyűjtöttem magvakat, majd a magvakból kicsírázó egyedeket egy közös tenyészertben neveltem, ilyen módon lehetőséget biztosítva, hogy a populációk közötti különbségeket kimutassam. Etikai okok miatt az egyedeket a virágzás megkezdése előtt learattam, így csak vegetatív változókkal jellemezhettem az egyedek teljesítményét. Az öt vegetatív változóra számolt standardizált főkomponens analízis (PCA) csak egy olyan főkomponens eredményezett (PC1), melynek a sajátértéke nagyobb volt mint 1, és ez a vegetatív tulajdonságok varianciájának jelentős százalékát (60,94%) magyarázta. Mind az öt változó jelentősen hozzájárult ehhez a főkomponenshez, mivel a hozzájuk tartozó sajátvektor értékek minden esetben magasabbak voltak a legnagyobb sajátvektor érték 70%-ánál (Mardia és mtsai. 1979) (3.6. táblázat).

A behurcolástól számított időnek szignifikáns hatása volt a PC1-re ($ML-\chi^2 = 7,99$, $p = 0,04$): minél hosszabb a megtelepedéstől számított idő, annál nagyobb értékeket mutattak az egyedeken mért vegetatív tulajdonságok (3.9 ábra, 3.6 táblázat). Post-hoc teszttel az első és utolsó megtelepedési kategória között sikerült kimutatnom szignifikáns különbséget (Tukey post-hoc teszt, $p < 0,001$), a többi kategória között nem volt szignifikáns eltérés.

3.6. táblázat: Öt vegetatív jelleg főkomponens analízisének eredménye. A kiemelt sajátvektorok jelentősen hozzájárultak az adott főkomponensek alkotásához.

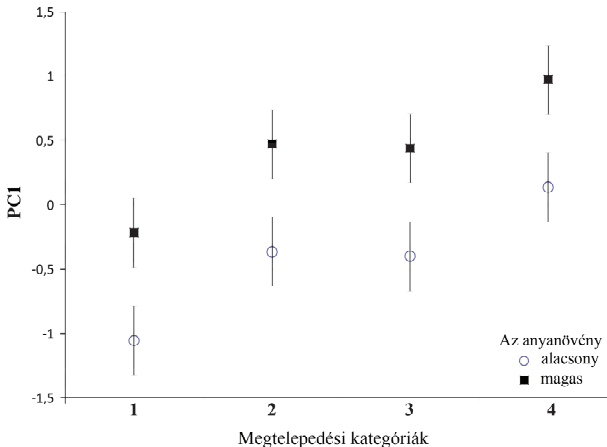
Jelleg	PC1	PC2
Sajátvektorok		
Szármagasság	0,512	-0,059
A leghosszabb elágazás mérete	0,509	-0,010
Az elágazások száma (log)	0,360	0,751
Alapi szárátmérő	0,457	0,031
Földfeletti biomassa (log)	0,377	-0,657
Sajátérték	3,046	0,776
A magyarázott variancia	60,94%	15,52%

Bár a parlagfű terjedési térképe (2.3. ábra), valamint eredményeim (3.7. táblázat) egyirányú terjedést sugallnak az ország délnyugati része felől a keleti részek felé, ez nem bizonyító erejű egy alapos genetikai vizsgálat hiányában. A négy megtelepedési kategóriát nem tekinthetjük izolált egységeknek, és abban sem lehetünk biztosak, hogy a lehetséges fenotípusos különbségek egyirányúan az idősebb populációktól a fiatalabbak felé haladva fejlődtek. Annak fényében kell eredményeimet értelmezni, hogy ezek a populációk ha nem is folyamatos, de gyakori genetikai kapcsolatban lehetnek, tekintve a fajra jellemző nagy mennyiségű pollen- és magtermelést (Fumanal és mtsai. 2007a). Ami biztosra vehető, az épp a populációk megtelepedéstől számított kora. A parlagfű populációk hosszú távú perzisztenciájához nem fér kétség, tekintve a faj kimondottan nagy reprodukcióját (Ziska és mtsai. 2007), a magok rendkívül magas életképességét, hosszú távú és perzisztens magbank-képző tulajdonságát (Fumanal és mtsai. 2008), valamint azt, hogy a magvak jelentősen nagy méretűek és nem rendelkeznek speciális terjesztési vektorral, így nagy eséllyel az anyanövény közvetlen közelében csíráznak.

3.7. táblázat: Öt vegetatív jelleg átlaga \pm szórás a négy megtelepedési kategóriában: 1. megtelepedési kategória (1. m.k.): kevesebb mint 30 éve megtelepedett populáció, 2. m.k.: több mint 30 éve megtelepedett populáció, 3. m.k.: több mint 40 éve megtelepedett populáció, és 4. m.k.: több mint 60 éve megtelepedett populáció.

Mért tulajdonság	Megtelepedési kategóriák			
	1.	2.	3.	4.
Növény magassága	78,19 \pm 17,33	81,35 \pm 14,65	83,18 \pm 15,80	88,87 \pm 14,23
Elágazások száma	18,87 \pm 4,88	19,64 \pm 3,35	20,43 \pm 3,60	20,37 \pm 3,56
A leghosszabb elágazás	57,64 \pm 17,72	62,83 \pm 14,24	61,97 \pm 15,12	68,50 \pm 14,10
Alapi átmérő	12,67 \pm 3,20	14,80 \pm 3,28	14,21 \pm 2,99	15,34 \pm 3,36
Földfeletti biomassa	0,67 \pm 0,25	0,73 \pm 0,23	0,77 \pm 0,30	0,78 \pm 0,42

Figyelembe véve az előzőekben leírtakat, azt várhatjuk, hogy az idősebb populációkban a génáramlási események gyakoribbak voltak, mint a fiatalabb populációkban. Ha ez így van, akkor feltételezhető, hogy kompetíció által vezérelt természetes szelekció nagyobb valószínűséggel járult hozzá egy sikeresebb morfológia kialakulásához (pl. nagy szármagasság, biomassa stb.) azon régebb óta megtelepedett populációkban, ahol több génáramlási esemény játszódott le. A fiatalabb populációkban talán ugyanez a jelenség folyamatban van. E magyarázat azonban nem kizáró jellegű és a továbbiakban szeretnék bemutatni még három tényezőt, mely ezt az eredményt alakíthatta, részben vagy teljes egészében. A kísérlet eredményei ezek között nem tudnak különbségeket tenni, ezért további kutatások szükségesek a jelenség jobb megértéséhez. A három tényező, mely a populációk eltérő fenotípusát magyarázhatja, a következő: az anyai hatás, lokális adaptáció, és véletlen evolúciós események.



3.9. ábra: Megtelepedési kategóriák hatása a PC1-re (átlag ± standard hiba), az anyanövénny mérete szerint csoportosítva (1: kevesebb mint 30 éve megtelepedett populáció, 2: több, mint 30 éve megtelepedett populáció, 3: 40 évnél idősebb populáció, 4: 60 évnél régebb megtelepedett populáció).

(1) Mivel az anyai hatás jelentősen befolyásolhatja a tenyészkerti vizsgálatok eredményeit, figyelmet fordítottam erre a jelenségre is. A nyolc populációból magas és alacsony egyedekről gyűjtöttem magvakat és az anyanövénny méretét az elemzésben

mindvégig figyelembe vettem. Jelentős anyai hatást sikerült így kimutatni, hiszen minden paraméterre szignifikánsan hatott az, hogy milyen termetű szülőről származott az egyed. Az anyanövény mérete jelentősen befolyásolta a magok átlagos tömegét ($ML-\chi^2 = 9,15$, $p = 0,002$): alacsonyabb növényegyedeknek nagyobb tömegű magjai voltak ($57,63 \pm 16,49$ mg), mint a magasabb termetű egyedeknek ($48,29 \pm 30,54$ mg). Ezzel szemben, az anyanövény élőhelyét jellemző talajtípus (kötött vagy homokos) nem befolyásolta ezt a változót ($ML-\chi^2 = 0,002$, $p = 0,92$). Emellett, az anyanövény mérete jelentősen befolyásolta az utódok vegetatív tulajdonságait ($ML-\chi^2 = 16,27$, $p < 0,001$), míg a talajtípusnak nem volt ilyen irányú hatása ($ML-\chi^2 = 1,51$, $p = 0,21$). A kis méretű anyanövények utódai kisebbek voltak a nagy anyanövények utódaihoz viszonyítva ($79,58 \pm 0,90$ cm vs. $86,18 \pm 1,04$ cm), rövidebb oldalhajtásai voltak ($59,56 \pm 14,93$ cm vs. $65,88 \pm 16,04$ cm), kisebb alapi szárátmérőjük ($13,50 \pm 0,17$ mm vs. $15,01 \pm 0,22$ mm), kevesebb elágazásuk ($19,49 \pm 3,63$ vs. $20,16 \pm 4,20$), és kisebb földfeletti biomasszájuk ($0,67 \pm 0,01$ kg vs. $0,81 \pm 0,02$ kg). Az anyai hatás jelentősen hozzájárulhat ezen morfológiai paraméterek evolúciós változásához a természetes szelekció által. Az eredmények azt bizonyítják, hogy nemcsak a mag tulajdonságaiban, de az utódok minőségében is megnyilvánulhat az anyai hatás. Ez már csak azért is fontos eredmény, mert a növényökológiai kutatások zöme elhanyagolja az anyai hatás fontosságát (Chun és mtsai. 2010, 2011). Kísérletem értelmében a nagy termetű parlagfű egyedek nagy termetű utódokkal rendelkeznek. Ugyanakkor, a jól fejlett egyedek több magot érlelnek (Fumanal és mtsai. 2007b), így a magasabb, jól fejlett genotípusok dominálhatják a populációt néhány generáción belül. Korábbi vizsgálatok bizonyították, hogy az anyai hatásnak jelentős hatása lehet az evolúciós változásokra, és ezek a változások rövid idő alatt, ökológiai időskálán jelentkezhetnek (Räsänen és Kruuk 2007 és az általuk idézett irodalmak). Az általam alkalmazott kísérleti elrendezés nem engedi meg, hogy elkülönítsem a genetikai anyai hatást a környezeti anyai hatástól. A legegyszerűbb magyarázat a genetikai különbségek fontosságát hangsúlyozza, vagyis azt, hogy a kis és nagytermetű egyedek közötti genetikai különbségek vezettek az eltérő magmérethez és termethez. Ugyanakkor, mivel az egyedek közötti különbség a mikrokönyezet közötti különbségeknek, a csírázási időpontnak, illetve sorrendnek is köszönhető, a környezeti anyai hatás hozzájárulása sem kizárható.

(2) Annak érdekében, hogy teszteljem, a kapott eredmények kimutathatók-e természetes populációkban is, 2010-ben a maggyűjtési helyszínnek közül újra felkerestem hatot. Minden helyszínen két populációt választottam ki és egy-egy transzekt mentén 50

egyed magasságát mértem le. Bár ezek az adatok távolról sem vehetők össze a tenyészkerti eredményekkel, mégis segíthetnek az eredmények helyes értelmezésében. Nem találtam magasságbeli különbséget az eltérő megtelepedési kategóriák populációi között (a részletes adatokat nem mutatom be). Ez azt sugallja, hogy a kísérlet során mért fenotípusbeli különbségek talán a lokális adaptációból erednek, hisz a növény rátermettsége nemcsak a kompetíció, hanem a környezet abiotikus elemeihez való alkalmazkodás függvénye is, pl. klíma, talajtípus stb. Korábbi vizsgálatok bizonyították, hogy inváziós fajok szélességi fokok szerint változó teljesítményt mutatnak, mely a biomasszára, szármagasságra, elágazások számára, reprodukációs sikerre vonatkozott (Keller és Taylor 2008). Az Országos Meteorológiai Szolgálat adatai alapján a sokéves nyári (június-augusztus) átlaghőmérséklet a két legtávolabbi megtelepedési kategória esetén nagyon hasonló (19,5 °C és 19,7 °C), míg a középső kettő (2. és 3. kategória) kissé melegebb (20,0 °C és 20,3 °C). Az éves csapadékmennyiség szintén megkülönbözteti a helyszíneket: a negyedik megtelepedési kategória, valamint a tenyészkerti kísérlet helyszíne a legcsapadékosabb (600–650 mm/év), míg a többi terület szárazabb (500–550 mm/év). Ezt figyelembe véve, részben magyarázható, hogy miért a negyedik megtelepedési kategóriából származó egyedek teljesítménye volt a legkiemelkedőbb, de azt nem magyarázza, hogy a legfiatalabb populáció egyedeinek miért volt olyan alacsony a teljesítménye.

(3) Nem zárhatjuk ki annak a lehetőségét sem, hogy a kapott mintázatot véletlen események okozták, hiszen a sztochasztikus folyamatok szerepe az invázióban kiemelkedő (Keller és Taylor 2008). Az ismételt behurcolások, a megtelepedés utáni sztochasztikus demográfiai hatások, a kiszámíthatatlan pollen és magterjesztési útvonalak szintén okozhatnak populációk közötti különbségeket. Korábbi kutatások bizonyították, hogy a parlagfű magas genetikai diverzitással rendelkezik Kelet-Európában (többek között 3 magyarországi és egy romániai populáció adatai alapján), melynek eredete vagy többszöri behurcolás vagy kimagaslóan diverz forrás lehetett (Gladieux és mtsai. 2011). A magas genetikai diverzitás eredményezheti fenotípusokban eltérő populációk kialakulását szelekciós és adaptációs események eredményeként. Ezzel a megközelítéssel élve a négy megtelepedési kategória egyedei csupán véletlen események következményeként mutatnak eltérő morfológiai értékeket, és nem lineáris terjedésük eredményeképpen, tehát különböző vonalak egymástól független fejlődésének lehetünk tanúi. Ahhoz, hogy ezt a kérdéskört tisztázzuk, genetikai vizsgálatok segítségével meg kellene állapítanunk a

populációk rokonsági viszonyait, illetve meg kellene szerkesztenünk leszármazási fáikat (Keller és Taylor 2008).

Összefoglalva, eredményeim bizonyítják, hogy fenotípusosan elkülönülő parlagfű populációk találhatóak a magyarországi terjedési útvonal mentén. Az, hogy ez a megtelepedéstől számított idő függvénye (nagy valószínűséggel), valamint a lokális adaptáció eredménye, vagy éppen a véletlen műve nem eldönthetőek a jelenlegi információk birtokában. Bármelyik forgatókönyv azt sugallja, hogy a parlagfű képes gyors adaptációs változásokra, mely biztosítja számára nemcsak a jelenlegi térhódítást, de ez lehet kulcsa a jövőbeli sikerességének is.

3.4b. Milyen vegetatív tulajdonságokra hat a természetes szelekció az újonnan meghódított területeken?

Láttuk, hogy a megtelepedési idő jelentősen befolyásolta az egyedek fenotípusos jellegait: a mért vegetatív változók fokozatos csökkenést mutattak a legrégebb megtelepedett populációk felől a fiatalabb populációk felé. Minden mért vegetatív tulajdonság szorosan összefüggött és jelentős változást mutatott a megtelepedési kategóriák szerint (3.7. táblázat).

Korábbi vizsgálatokból tudjuk, hogy a parlagfű szármagassága és biomasszája szorosan összefügg a rátermettséggel (Fumal és mtsai. 2007b). A nagy szármagasság fontosságára az első és második vizsgálat esetén is kitértem, és korábbi vizsgálatok szintén gyakran tesztelték a tulajdonság inváziós sikerességben való szerepét. Ennek két alapvető oka van: (1) az egyik legkönnyebben mérhető növényi tulajdonság, és ugyanakkor (2) az egyik legplasztikusabb növényi jelleg, melyre mind a környezeti tényezők, mind a kompetíció, mind pedig a természetes szelekció hat. Korábbi vizsgálatok bizonyították, hogy általában véve az idegenhonos fajok magasabb termetűek, mint az őshonos fajok (Williamson és Fitter 1996, Crawley és mtsai. 1996). Bár azt nem sikerült egyértelműen bizonyítani, hogy a sikeresebb fajok magasabbak a behurcolt területeken, mint odahaza (Thebaud és Simberloff 2001), számos kutatás szolgáltatott bizonyítékot azzal kapcsolatban, hogy a szármagasság szorosan korrelál a növényfajok inváziós sikerességével (Goodwin és mtsai. 1999), és akár abundanciájukkal is (Pyšek és mtsai. 1995). Ezzel szemben, természetesen akad olyan irodalom is, mely nem mutatott ki szignifikáns összefüggést magasság és inváziós sikeresség között (Hamilton és mtsai.

2005, Lloret és mtsai. 2005, Cadotte és mtsai. 2006). A nagy szármagasság hozzájárulhat a fényért való sikeres versenyhez vagy épp biztosabb terjedést nyújthat az egyednek, hisz mind a rovarok, mind a széllel való terjesztés szempontjából előnyösebb kiemelkedni a versenytársakból álló növényzetből.

Az, hogy az újabb populációk átlagmagassága sokkal alacsonyabb értékeket mutatott, mint a régebb óta megtelepedett populációk az eddig említettektől eltérő módon is magyarázható: talán a szelekció nem a magas termetet, hanem más tulajdonság fejlődését részesíti előnyben a csereviszony (trade-off) elve alapján. Például párhuzamosan a szármagasság csökkenésével, előretolódhat a virágzási periódus, hiszen szoros csereviszony áll fenn a virágzáskori/terméshozáskori méret és a virágzás/terméshozás ideje között (Barrett és mtsai. 2008). A virágzás fenológiájához kapcsolódó evolúciós változásnak fontos szerepe lehet az inváziós sikerességben (Griffith and Watson 2006). Ennek a feltételezésnek a tesztelése újabb vizsgálatot igényel, de szépen példázza az evolúciós változások kapcsán felmerülő sokszínű lehetőségeket, melyek az inváziós növényfajok sikeres terjedését segítik.

ÖSSZEFOGLALÓ

Bár számtalan tanulmány foglalkozott az inváziót elősegítő növényi tulajdonságok azonosításával, csupán néhány jellegről bizonyosodott be, hogy általánosan hozzájárulnak az adventív fajok sikerességéhez. A teljes érvényű általánosítási próbálkozások több szempontból kudarcra vannak ítélve és használhatóságuk korlátozott, ezért a további kutatások jól körülhatárolt csoportok vizsgálatával kellene foglalkozzanak. Mivel az egyéves és évelő fajok jelentősen különböznek alapvető ökológiai stratégiájukban, ezért várható, hogy az inváziót elősegítő tulajdonságaik is jelentősen eltérnek. Ezért döntöttem úgy, hogy kutatásom során csak az egyéves inváziós fajokra koncentrálok és esetükben próbálok megfelelni a következő kérdésekre: (1) Valóban eltérnek az egyéves és évelő fajok inváziót elősegítő morfológiai és ökológiai tulajdonságai? (2) Milyen tulajdonságok segítik elő az egyéves inváziós fajok terjedését? (3) Bár a legtöbb vizsgálat a felnőtt növényfajok tulajdonságait vizsgálja, létezik-e olyan csírázási stratégia, mely hozzájárul az inváziós sikerességhez? (4) Változnak-e az egyéves fajok inváziót elősegítő tulajdonságai a terjedési útvonal mentén?

Sokfajos összehasonlító vizsgálattal, kontrollált körülmények között végzett kísérletekkel, valamint terepi megfigyelésekkel próbáltam a feltett kérdéseket megválaszolni úgy, hogy mind a forrás-, mind a cél-área megközelítést felhasználtam. A vizsgálatokat Magyarországon és Romániában végeztem, modell organizmusaim az ürömlevelű parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia*) és a fedélrozsok (*Bromus tectorum*) voltak.

(1) Az eredmények igazolják, hogy valóban különböző biológiai, ökológiai tulajdonságok segítik a rövid és hosszú életű növényfajok inváziós sikerességét.

(2) Az inváziós egyéves fajok különleges tulajdonság-együttessel rendelkeznek, mely biztosítja sikerességüket. Egy sokfajos összehasonlító vizsgálat értelmében az egyéves inváziós fajok erősebb kompetíciós képességgel jellemezhetők, hiszen magasabbak a nem sikeres adventív fajoknál, ezáltal sikeresen versenyezhetnek fényért vagy magterjesztő vektorokért. Ugyanakkor, az egyéves inváziós fajok biztos és hatékony szaporodással és terjesztéssel bírnak, (vegyes kompatibilitási rendszer, diszperziós vektorok sokféle típusa). E tulajdonságok a sikeres kolonizációhoz járulnak hozzá. Három, különböző inváziós sikerességgel rendelkező rozsok faj őshonos területen történő összehasonlításával

bizonyítottam, hogy ezek a fajok különböző módon vannak felvértezve az inváziót elősegítő komplex ökológiai jellegekkel. Ezen tulajdonságok tekintetében a legkiemelkedőbb épp a legsikeresebb inváziós faj, a fedélrozsok (*Bromus tectorum*) volt. A másik két *Bromus* fajhoz képest kiemelkedő fenotípusos plasztikussága van és kimondottan élőhely-generalistának bizonyult, hiszen változatos élőhelyeken fordult elő és a legszélesebb niche-szélessége van. Ezek a tulajdonságok jelentősen hozzájárulhatnak az amerikai kontinensen mutatott rendkívüli térhódításához.

(3) A megfelelő csírázási stratégia biztosíthatja egy egyéves faj hosszú távú perzisztenciáját és ezáltal a csírázás egy sikeres inváziós stratégia részének tekinthető. Vizsgálván egy egyéves inváziós faj, az ürömlevelű parlagnyír csírázási választását különböző erősségű kompetíciós környezetben, azt találtam, hogy a csírázás előtt álló magvak képesek felmérni környezetük biotikus viszonyait és ennek megfelelően változtatják csírázási arányukat, bár csírázási idejüket nem. Magas denzitású felnőtt növények szomszédságában a magvak jelentős százaléka, a kompetíció-elkerülő stratégia részeként, másodlagos dormanciába esik. Ezzel szemben, üres talajfelszíneken, más magvak vagy csíranövények környezetében maximálisához közeli csírázási arányt tapasztaltam.

(4) Az inváziót elősegítő tulajdonságok változhatnak időben és térben. Ezt a parlagnyír magyarországi terjedési útvonalán mentén található populációk összehasonlításával bizonyítottam egy tenyészkerti kísérlet során: a régebb óta megtelepedett populációk természetesebbnek bizonyultak (nagyobb szármagasság, több és hosszabb elágazás, szélesebb alapi átmérő és nagyobb biomassza), mint a nemrég alapított populációk. Ezek az eredmények a populációk inváziós történetét tükrözik: minél hosszabb a megtelepedéstől számított idő, annál nagyobb az esély arra, hogy az inváziót elősegítő tulajdonságok fejlődjenek.

SUMMARY

In spite of the several studies trying to identify the biological traits that are generally associated with the success of alien plant species, only a few traits are consistently shown to be important. One way to improve our ability to distinguish such traits is to divide the species into meaningful sub-categories. I have chosen life span as a “key feature” in distinguishing invasive species groups, because basic ecological differences between short- and long-lived species predict different biological traits associated with their invasiveness. Therefore, I asked (1) whether there are differences between annual and perennial herbaceous invasive species regarding their traits; (2) which soft and hard traits can confer pre-adaptation for annual species to become invasive elsewhere; (3) whether there are special germination features that help the annual species to become successful; and (4) whether traits of invasive annual species are changing along their historical spreading route in the invaded territories. I used both the source-area and target-area approaches to answer these questions by performing a comparative study and several experimental and field studies in Hungary and Romania. The chosen invasive model organisms were *Bromus tectorum* (source-area approach) and *Ambrosia artemisiifolia* (target-area approach).

(1) The results verify that the set of traits that confer invasiveness differs between groups of short-lived and long-lived herbaceous species. (2) The comparative study revealed that invasive annual species have both greater competitive ability (taller stem) and better colonization strategy (reproduction by self and cross-pollination as well, and many dispersal vectors) than non-invasive annuals. By comparing three Eurasian *Bromus* species with different invasion success in North America, I proved that *B. tectorum*, the most invasive species possesses several traits that confer invasiveness: it has uniquely high phenotypic plasticity and it is a habitat generalist, thriving in a wide range of habitats. (3) By studying the germination pattern of *A. artemisiifolia*, a widespread invasive annual species, I proved that its seeds have keen abilities to perceive cues which might predict future competitive conditions and respond to it by modifying germination rate, but not by accelerating emergence. Therefore, the adequate germination strategy might also contribute to the invasiveness of annual species. (4) Finally, I found that several vegetative traits of *A. artemisiifolia* gradually decreased from populations with the longest residence

time towards the most recently established populations when growing together in a common garden. These differences might reflect the invasion history of the populations: the longer the residence time, the higher the chance to develop relevant traits beneficial in invasion process.

KÖSZÖNETNYÍLVÁNÍTÁS

Szakmai segítségét, biztató hozzáállását köszönöm témavezetőmnek, Dr. Botta-Dukát Zoltánnak. Hozzáértő felügyeletével, kutatási közösség és helyszín biztosításával, konferenciákon és találkozókön való megjelenési lehetőségekkel segítette szakmai fejlődésemet. A közös munkáink magas szintű statisztikai elemzésével lehetővé tette eredményeink helyes értelmezését és publikálhatóságát. Hálás köszönet mindenért!

Sokszoros köszönettel tartozom Ruprecht Eszternek, aki jelen volt az első témamegbeszélésen, mindvégig támogatót és segített építő kritikáival, jelenleg pedig munkatársként segíti munkámat. Igazi szakmai jóbarát!

Nagyon köszönöm Dr. Prof. Podani Jánosnak és Dr. Kalapos Tibornak az értekezéshez fűzött hasznos megjegyzéseit, javaslatait.

A rozsnok fajok niche-szélesség vizsgálatához használt kiskunsági felvételek készítésének csupán töredékén vettem részt személyesen, az adatokat ezúton köszönöm Rédei Tamásnak és a projektben résztvevő többi kollégának.

Őszinte köszönet illeti Vágási Csongort és kedves szüleimet, Fenesi Katalint és Lajost, akik szeretettel, megértéssel egy biztos háttérrel biztosítottak munkámhoz. Köszönök szépen mindent!

Az Oktatási és Kulturális Minisztérium „Balassi-ösztöndíj”-ának anyagi támogatását élveztem PhD képzésem alatt. Ezúton is köszönöm szépen a támogatást!

AZ ÉRTEKEZÉS ALAPJÁUL SZOLGÁLÓ PUBLIKÁCIÓK LISTÁJA

Fenesi A, Botta-Dukát Z (2010): Do short-lived and long-lived plant species differ regarding the traits associated with their invasiveness? *Biological Invasions* 12:611-623 [IF 3.47].

Fenesi A, Rédei T, Botta-Dukát Z (2011): Hard traits of three *Bromus* species in their source area explain their current invasive success. *Acta Oecologica* 37:441-448 [IF 1.46].

Fenesi A, Botta-Dukát Z (2012): Phenotypic divergences induced by different residence time in invasive common ragweed. *Journal of Plant Ecology* 5:174-181 [IF 1.54].

Fenesi A, Albert Á-J, Ruprecht E: Fine-tuned ability to predict future competitive environment in common ragweed seeds (bírálat alatt, *Biological Invasions*).

IDÉZETT SZAKIRODALOM

- Adair EC, Burke IC, Lauenroth WK (2008) Contrasting effects of resource availability and plant mortality on plant community invasion by *Bromus tectorum* L. *Plant and Soil* 304:103–115.
- Aerts R (1999) Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *Journal of Experimental Botany* 50:39–37.
- Agrawal AA (2001) Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science* 294:321–326.
- Alpert P, Bone E, Holzapfel C (2000) Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 3:52–66.
- Anderson RL (1996) Downy brome (*Bromus tectorum*) emergence variability in a semiarid region. *Weed Technology* 10:750–753.
- Antonovics J, Fowler NL (1985) Analysis of frequency and density effects on growth in mixtures of *Salvia splendens* and *Linum grandiflorum* using hexagonal fan designs. *Journal of Ecology* 73:219–234.
- Aphalo PJ, Ballare CL (1995) On the importance of information-acquiring systems in plant–plant interactions. *Functional Ecology* 9:5–14.
- Aphalo PJ, Ballare CL, Scopel AL (1999) Plant–plant signaling, the shade avoidance response and competition. *Journal of Experimental Botany* 50:1629–1634.
- Baker HG (1955) Self-compatibility and establishment after long-distance dispersal. *Evolution* 9:347–349.
- Baker HG (1965) Characteristics and modes in the origin of weeds. In: Baker, H.G., Stebbins, G.L. (szerk.), *The Genetics of Colonizing Species*. Academic Press, New York, 147–168 oldal.
- Balogh L, Dancza I, Király G (2004) A magyarországi neofitonok időszerű jegyzéke és besorolásuk inváziós szempontból. Mihály B, Botta-Dukát Z (szerk.): *Biológiai inváziók Magyarországon – Özönnövények, TermészetBÚVÁR Alapítvány Kiadó, Budapest, 61–92 oldal.*

- Barrett SCH, Colautti RI, Eckert CG (2008) Plant reproductive systems and evolution during biological invasion. *Molecular Ecology* 17:373–383.
- Baskin JM, Baskin CC (1980) Ecophysiology of secondary dormancy in seeds of *Ambrosia artemisiifolia*. *Ecology* 61:475–480.
- Baskin JM, Baskin CC (1998) Seeds: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. Academic Press, San Diego.
- Bassett IJ, Crompton CW (1975) The biology of Canadian weeds. 11. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psilostachya* DC. *Canadian Journal of Plant Science* 55:463–476.
- Bazzaz FA (1968) Succession on abandoned fields in the Shawnee Hills, southern Illinois. *Ecology* 49:924–936.
- Beckstead J, Augspurger CK (2004) An experimental test of resistance to cheatgrass invasion: limiting resources at different life stages. *Biological Invasions* 6:417–432.
- Béres I (2003) Az ürömlevelű parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia* L.) elterjedése, jelentősége és biológiája. *Növényvédelem* 39:293–302.
- Béres I, Novák R, Hoffmanné Pathy Z, Kazinczi G (2005) Az ürömlevelű parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia*) elterjedése, morfológiája, biológiája, jelentősége és a védekezés lehetőségei. *Gyomnövények, gyomirtás* 4:1–47.
- Black JN, Wilkinson GN (1963) The role of time to emergence in determining the growth of individual plants in swards of sub terreanean clover (*Trifolium subterraneum* L.). *Australian Journal of Agricultural Research* 14:628–638.
- Blank RR (2010) Intraspecific and interspecific pair-wise seedling competition between exotic annual grasses and native perennials: plant–soil relationship. *Plant and Soil* 326:331–343.
- Bohren C, Merillod G, Delabays N (2006) Common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) in Switzerland: development of a nationwide concerted action. *Journal of Plant Disease and Protection* 20:497–503.
- Bossdorf O, Prati D, Auge H, Schmid B (2004) Reduced competitive ability in an invasive plant. *Ecology Letters* 7:346–353.
- Botta-Dukát Z, Balogh L, Szigetvári C, Bagi I, Dancza I, Udvardy L (2004) A növényi invázióhoz kapcsolódó fogalmak áttekintése, egyben javaslat a jövőben használandó fogalmakra és definíciókra. Mihály B, Botta-Dukát Z (szerk.) *Biológiai inváziók Magyarországon – Özönnövények, Természetbúvár Alapítvány Kiadó, Budapest, 35–59 oldal.*

- Brandes D, Nitzsche J (2006) Biology, introduction, dispersal, and distribution of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) with special regard to Germany. *Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutzd.* 58:286–291.
- Bretz F, Genz A, Hothorn LA (2001) On the numerical availability of multiple comparison procedures. *Biometrical Journal* 43:645–656.
- Bretz F, Hothorn T, Westfall P (2004) multcomp: Multiple Tests and Simultaneous Confidence Intervals. R package version 0.4–8.
- Brown BJ, Mitchell RJ, Graham SA (2002) Competition for pollination between an invasive species (purple loosestrife) and a native congener. *Ecology* 83:2328–2336.
- Cade BS, Terrell JW, Schroeder RL (1999) Estimating effects of limiting factors with regression quantiles. *Ecology* 80:311–323.
- Cadotte MW, Murray BR, Lovett-Doust J (2006) Ecological patterns and biological invasions: using regional species inventories in macroecology. *Biological Invasions* 8:809–821.
- Call LJ, Nilson ET (2003) Analysis of spatial patterns and spatial association between the invasive tree-of-heaven (*Ailanthus altissima*) and the native black locust (*Robinia pseudoacacia*). *American Midland Naturalist* 150:1–14.
- Callaway RM, Ridenour WM (2004) Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and Environment* 2:436–443.
- Callaway RM, Kim J, Mahall BE (2006) Defoliation of *Centaurea solstitialis* stimulates compensatory growth and intensifies negative effects on neighbours. *Biological Invasion* 8:1389–1397.
- Cappuccino N, Carpenter D (2005) Invasive exotic plants suffer less herbivory than non-invasive exotic plants. *Biological Letters* 1:435–438.
- Castro SA, Figueroa JA, Muñoz-Schick M (2005) Minimum residence time, biogeographical origin, and life cycle as determinants of the geographical extent of naturalized plants in continental Chile. *Diversity and Distributions* 11:183–191.
- Catford JA, Jansson R, Nilsson C (2008) Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions* 15:22–40.
- Chauvel B, Dessaint F, Cardinal-Legrand C, és mtsai. (2006) The historical spread of *Ambrosia artemisiifolia* L. in France from herbarium records. *Journal of Biogeography* 33:665–673.

- Childs DZ, Metcalf CJE, Rees M (2010) Evolutionary bet-hedging in the real world: empirical evidence and challenges revealed by plants. *Proceedings of the Royal Society of London, Biology* 277:3055–3064.
- Chong GW, Otsuki Y, Stohlgren TJ, Guenther D, Evangelista P, Villa C, Waters A (2006) Evaluating plant invasions from both habitat and species perspectives. *Western North American Naturalist* 66:92–105.
- Chun YJ, Fumanal B, Laitung B (2010) Gene flow and population admixture as the primary post-invasion processes in common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) populations in France. *New Phytologist* 185:1100–1107.
- Chun YJ, Le Corre V, Bretagnolle F (2011) Adaptive divergence for a fitness-related trait among invasive *Ambrosia artemisiifolia* populations in France. *Molecular Ecology* 20:1378–1388.
- Clayton WD, Harman KT, Williamson H (2006) GrassBase – The Online World Grass Flora. <http://www.kew.org/data/grasses-db.html>.
- Cohen, D (1967) Optimizing reproduction in a randomly varying environment when a correlation may exist between the conditions at the time a choice has to be made and the subsequent outcome. *Journal of Theoretical Biology* 12:119–129.
- Colautti RI, MacIsaac HJ (2004) A neutral terminology to define ‘invasive’ species. *Diversity and Distributions* 10:135–141.
- Crall AW, Newman GJ, Stohlgren TJ, Jarnevich CS, Evangelista P, Guenther D (2006) Evaluating dominance as a component of non-native species invasions. *Diversity and Distributions* 12:195–204.
- Crawley MJ, Harvey PH, Purvis A (1996) Comparative ecology of the native and alien floras of the British Isles. *Philosophical Transactions of Royal Society of London* 351:1251–1259.
- Csontos P, Vitalos M, Barina Z, Kiss L (2010) Early distribution and spread of *Ambrosia artemisiifolia* in Central and Eastern Europe. *Botanica Helvetica* 120:75–78.
- D’Antonio CM, Vitousek PM (1992) Biological invasions by exotic grasses, the grass fire cycle, and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23:63–87.
- D’Antonio CM, Levine J, Thomsen M (2001) Ecosystem resistance to invasion and the role of propagule supply: a California perspective. *Journal of Mediterranean Ecology* 2:233–245.
- Dassonville N, Guillaumaud N, Piola F, Meerts P, Poly F (2011) The niche construction by the invasive Asian knotweeds (species complex *Fallopia japonica*): impact on

- activity, abundance and community structure of denitrifiers and nitrifiers. *Biological Invasions* 13:1115–1133.
- Dassonville N, Vanderhoeven S, Domken S, Meerts P, Chapuis-Lardy L (2008) Impacts of alien invasive plants on soil and ecosystem processes in Belgium: Lessons from Multiple Approach. In: Wilcox CP, Turpin RD (szerk.) *Invasive Species: Detection, Impact and Control*. Nova publishers, New-York, 117–132 oldal.
- Davies KW, Johnson DD (2008). Managing medusahead in the Intermountain West is at a critical threshold. *Rangelands* 30:13–15.
- Desclèves Y, Legendre P, Azouzi L, Morand S (2003) Quantifying phylogenetically structured environmental variation. *Evolution* 57:2647–2652.
- Diniz-Filho JAF, De Sant'ana CER, Bini LM (1998) An eigenvector method for estimating phylogenetic inertia. *Evolution* 52:1247–1262.
- Dobson AJ (2001) *An introduction to Generalized Linear Models* (2nd edition). Chapman and Hall/CRC, London and Boca Raton.
- Donohue K, de Casas RR, Burghardt L, Kovach K, Willis CG (2010): Germination, postgermination adaptation, and species ecological ranges. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 41:293–319.
- Donohue K, Dorn L, Griffith C, Kim E, Aguilera A, Polisetty CR, Schmitt J (2005) Environmental and genetic influences on the germination of *Arabidopsis thaliana* in the field. *Evolution* 59:740–757.
- Donohue K, Pyle EH, Messiga D, Heschel MS, Schmitt J (2001) Adaptive divergence in plasticity in natural populations of *Impatiens capensis* and its consequences for performance in novel habitats. *Evolution* 55:692–702.
- Dybdahl MF, Kane SL (2005) Adaptation vs. phenotypic plasticity in the success of a clonal invader. *Ecology* 86:1592–1601.
- Dyer AR, Fenech A, Rice KJ (2000) Accelerated seedling emergence in interspecific competitive neighbourhoods. *Ecology Letters* 3:523–529.
- Dyer AR, Rice KJ (1997) Intraspecific and diffuse competition: the response of *Nassella pulchra* in a California grassland. *Ecological Applications* 7:484–492.
- Ernst CM, Cappuccino N (2005) The effect of an invasive alien vine, *Vincetoxicum rossicum* (Asclepiadaceae), on arthropod population in Ontario old fields. *Biological Invasions* 7:417–425.

- Essl F, Dullinger S, Kleinbauer I (2009) Changes in the spatio-temporal patterns and habitat preferences of *Ambrosia artemisiifolia* during its invasion of Austria. *Preslia* 81:119–133.
- Evans MEK, Ferriere R, Kane MJ, Venable DL (2007) Bet hedging via seed banking in desert evening primroses (*Oenothera*, Onagraceae): demographic evidence from natural populations. *American Naturalist* 169:184–194.
- Fărcășescu AM, Lauer KF (2007) *Ambrosia artemisiifolia* L. a segetal species with a tendency to expansion in the Timis county. *Scientifical Papers Faculty of Agriculture Timișoara* 477–482.
- Fischer SF, Poschold P and Beinlich B (1996) Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. *Journal of Applied Ecology* 33:1206–1222.
- Frankham R (2005) Resolving the genetic paradox in invasive species. *Heredity* 94:385.
- Fridley JD, Vandermaast DB, Kuppinger DM, Manthey M, Peet RK (2007) Co-occurrence based assessment of habitat generalists and specialists: a new approach for the measurement of niche width. *Journal of Ecology* 95:707–722.
- Froud-Williams RJ (1983) The influence of straw disposal and cultivation regime on the population dynamics of *Bromus sterilis*. *Journal of Applied Ecology* 103:139–148.
- Fumanal B, Chauvel B, Bretagnolle F (2007a) Estimation of pollen and seed production of common ragweed in France. *Annals of Agricultural and Environmental Medicine* 14:233–236.
- Fumanal B, Chauvel B, Sabatier A, Bretagnolle F (2007b) Variability and cryptic heteromorphism of *Ambrosia artemisiifolia* seeds: what consequences for its invasion in France? *Annals of Botany* 100:305–313.
- Fumanal B, Gaudot I, Bretagnolle F (2008) Seed-bank dynamics in the invasive plant, *Ambrosia artemisiifolia* L. *Seed Science Research* 18:101–114.
- Garnier E (1991) Resource capture, biomass allocation and growth in herbaceous plants. *Trends in Ecology and Evolution* 6:126–131.
- Genton BJ, Kotanen PM, Cheptou P-O (2005) Enemy release but no evolutionary loss of defence in a plant invasion: an inter-continental reciprocal transplant experiment. *Oecologia* 146:404–414.
- Gerber E, Krebs C, Murrell C, Moretti M, Rocklin R, Schaffner U (2008) Exotic invasive knotweeds (*Fallopia* spp.) negatively affect native plant and invertebrate assemblages in European riparian habitats. *Biological Conservation* 141:646–654.

- Gladieux P, Giraud T, Kiss L (2011) Distinct invasion sources of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) in Eastern and Western Europe. *Biological Invasions* 13:933–944.
- Goldberg DE, Barton AM (1992) Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities: a review of field experiments with plants. *The American Naturalist* 139:771–801.
- Gómez-González S, Cavieres LA, Torres P, Torres-Díaz C (2009) Competitive effects of the alien invasive *Centaurea solstitialis* L. on two Chilean *Baccharis* species at different life-cycle stages. *Gayana Botanica* 66:71–83.
- Goodwin BJ, McAllister AJ and Fahrig L (1999) Predicting invasiveness of plant species based on biological information. *Conservation Biology* 13:422–426.
- Gray A (1996) Genetic diversity and its conservation in natural populations of plants. *Biodiversity Letters* 3:71–80.
- Griffith TM, Watson MA (2006) Is evolution necessary for range expansion? Manipulating reproductive timing of a weedy annual transplanted beyond its range. *The American Naturalist* 167:153–164.
- Grime JP (1974) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111:1169–1194.
- Hamilton MA, Murray BR, Cadotte MW, Hose GC, Baker, AC, Harris, CJ, Licari, D (2005) Life-history correlates of plant invasiveness at regional and continental scales. *Ecology Letters* 8:1066–1074.
- Hayes KR, Barry SC (2008) Are there any consistent predictors of invasion success? *Biological Invasions* 10:483–506.
- Hierro JL, Maron JL and Callaway RM (2005) A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology* 93:5–15.
- Hierro JL, Özkan E, Khetsuriani L, Diaconu A, Török K, Montesinos D, Andonian K, Kikodze D, Janoian L, Villarreal D, Estanga-Mollica ME, Callaway RM (2009) Germination responses of an invasive species in native and non-native ranges. *Oikos* 118:529–538.
- Hodgson JG, Wilson PJ, Hunt R, Grime JP, Thompson K (1999) Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos* 85:282–294.

- Inderjit, Cadotte MW and Colautti RI (2005) The ecology of biological invasions: past, present and future. In: Inderjit (szerk.) Invasive plants: ecological and agricultural aspects, Birkhäuser, Basel, 19–43 oldal.
- Jackson DA (1993) Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology* 74:2204–2214.
- Kaczmarek J (2000) Restoration implications of *Bromus tectorum*-infested grassland of the Great Basin. *Restoration Reclamation Review* 6:1–14.
- Kao RH, Brown CS, Hufbauer RA (2008) High phenotypic and molecular variation in downy brome (*Bromus tectorum*). *Invasive Plant Science and Management* 1:216–225.
- Karban R (2008) Plant behavior and communication. *Ecology Letters* 11:727–739.
- Keller SR, Taylor DR (2008) History, chance and adaptation during biological invasion: separating stochastic phenotypic evolution from response to selection. *Ecology Letters* 11:852–866.
- Kiss L, Béres I (2006) Anthropogenic factors behind the recent population expansion of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) in Eastern Europe: is there a correlation with political transitions? *Journal of Biogeography* 33:2154–2157.
- Kleyer M, Bekker RM, Knevel IC, Bakker JP, Thompson K, Sonnenschein M, Poschold P, van Groenendael JM, Klimes L, Klimesová J, Klotz S, Rusch GM, Hermy M, Adriaens D, Boedeltje G, Bossuyt B, Endels P, Götzenberger L, Hodgson JG, Jackel A-K, Dannemann A, Kühn I, Kunzmann D, Ozinga WA, Römermann C, Stadler M, Schlegelmilch J, Steendam HJ, Tackenberg O, Wilman B, Cornelissen JHC, Eriksson O, Garnier E, Fitter A, Peco B (2008) The LEDA Traitbase: A database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology* 96:1266–1274.
- Klimeš L, Klimešová J, Hendriks R and van Groenendael J (1997) Clonal plant architectures: a comparative analysis of form and function. In: H. de Kroon and J. van Groenendael (szerk.) *The ecology and evolution of clonal plants*, Backhuys Publishers, Leiden, 1–29 oldal. <http://www.butbn.cas.cz/klimes/clopla1.html>.
- Klotz S, Kühn I and Durka W (2002) BIOLFLOR – Eine Datenbank zu biologisch-ökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland. *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 38:1–334. <http://www.ufz.de/biolflor/index.jsp>.
- Koenker R (2005) *Quantile Regression*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Kolar CS, Lodge DM (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution* 16:199–204.
- Kotorová I, Lepš J (1999) Comparative ecology of seedling recruitment in an oligotrophic wet meadow. *Journal of Vegetation Science* 10:175–186.
- Kühn I, Brandengurg M and Klotz S (2004) Why do alien species that reproduce in natural habitats occur more frequently? *Diversity and Distribution* 10:417–425.
- Kühn I, Kowarik I, Kollmann J, Starfinger U, Bacher S, Blackburn T, Bustamante R és mtsai. (2011) Open minded and open access:introducing NeoBiota, a new peer-reviewed journal of biological invasions. *Neobiota* 9:1–12.
- Küster EC, Kühn I, Bruelheide H, Klotz S (2008) Trait interactions help explain plant invasion success in the German flora. *Journal of Ecology* 96:860–868.
- La Sorte FA, Pyšek P (2009) Extra-regional residence time as a correlate of plant invasiveness: European archaeophytes in North America. *Ecology* 90:2589–2597.
- Laaidi M, Laaidi K, Besancenot JP (2003) Ragweed in France: an invasive plant and its allergenic pollen. *Annals of Allergy, Asthma and Immunology* 91:195–201.
- Lake JC and Leishman MR (2004) Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biological Conservation* 117:215–226.
- Lavergne S, Molofsky J (2007) Increased genetic variation and evolutionary potential drive the success of an invasive grass. *Proceedings of National Academy of Science USA* 104:3883–3888.
- Levine JM, Vila M, D'Antonio CM, Dukes JS, Grigulis K, Lavorel S (2003) Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270:775–781.
- Levine JM, Adler PB, Yelenik SG (2004) A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* 7:975–989.
- Lloret F, Medail F, Brundu G, Camarda I, Moragues E, Rita J, Lambdon P, Hulme PE (2005) Species attributes and invasion success by alien plants on Mediterranean islands. *Journal of Ecology* 93:512–520.
- Lososová Z, Chytrý M, Kühn I, Hájek O, Horáková V, Pyšek P, Tichý L (2006) Patterns of plant traits in annual vegetation of man-made habitats in Central Europe. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8:69–81.
- Lowe PN, Lauenroth WK, Burke IC (2003) Effects of nitrogen availability on competition between *Bromus tectorum* and *Bouteloua gracilis*. *Plant Ecology* 167:247–254.

- MacArthur RH, Levins R (1967) The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101:377–385.
- Mack RN (1981) Invasion of *Bromus tectorum* L. into western North America: an ecological chronicle. *Agro-Ecosystems* 7:145–165.
- Mack RN, Pyke DA (1983) The demography of *Bromus tectorum*: variation in time and space. *Journal of Ecology* 71:69–93.
- Makra L, Juhász M, Béczi R, Borsos E (2004) The history and impacts of airborne *Ambrosia* (Asteraceae) pollen in Hungary. *Grana* 44:57–64.
- Mangla S, Sheley RL, James JJ, Radosevich SR (2011) Intra and interspecific competition among invasive and native species during early stages of plant growth. *Plant Ecology* 212:531–542.
- Mardia KV, Kent JT, Bibby JM (1979) *Multivariate analysis*. Academic Press, London.
- Marvier M, Kareiva P, Neubert MG (2004) Habitat destruction, fragmentation, and disturbance promote invasion by habitat generalists in a multispecies metapopulation. *Risk Analysis* 24:869–878.
- Matthies D, Brauer I, Maibom W and Tschardt T (2004) Population size and the risk of local extinction: empirical evidence from rare plants. *Oikos* 105:481–488.
- Meyer SE, Nelson DL, Carlson SL (2004) Ecological genetics of vernalization response in *Bromus tectorum* L. (Poaceae). *Annals of Botany* 93:653–663.
- Miller TE (1987) Effects of emergence time on survival and growth in an early old-field plant community. *Oecologia* 72:272–278.
- Miller TE, Werner PA (1987) Competitive effects and responses between plant species in a first-year old-field community. *Ecology* 68:1201–1210.
- Miller ME, Belnap J, Beatty SW, Reynolds RL (2006) Performance of *Bromus tectorum* L. in relation to soil properties, water additions, and chemical amendments in calcareous soils of southeastern Utah, USA. *Plant and Soil* 288:1–18.
- Mitchell CE, Power AG (2003) Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature* 421:625–627.
- Molnár Z, Bartha S, Seregélyes T, Illyés E, Botta-Dukát Z, Tímár G, Horváth F, Révész A, Kun A, Bölöni J, Biró M, Bodonci L, Deák JÁ, Fogarasi P, Horváth A, Isépy I, Karas L, Kecskés F, Molnár C, Ortmann-Ajkai A, Rév S (2007) A grid-based, satellite-image supported, multi-attributed vegetation mapping method (MÉTA). *Folia Geobotanica* 42:225–247.

- Moragues E, Traveset A (2005) Effect of *Carpobrotus* spp. on the pollination success of native plant species of the Balearic Islands. *Biological Conservation* 122:611–619.
- Moravcová L, Pyšek P, Krinke L, Pergl J, Perglová I, Thompson K (2007) Seed germination, dispersal and seed bank in *Heracleum mantegazzianum*. In: Pyšek P, Cock MJW, Nentwig W, Ravn HP (szerk.) *Ecology and Management of Giant Hogweed (Heracleum mantegazzianum)*, CAB International, 74–91 oldal.
- Mortimer AM, Putwain PD, Howard CL (1993) The abundance of brome grasses in arable agriculture – comparative population studies of four species. *Brighton Crop Protection Conference* 1993:505–514.
- Muth NZ, Pigliucci M (2006) Traits of invasives reconsidered: phenotypic comparisons of introduced invasive and introduced noninvasive plant species within two closely related clades. *American Journal of Botany* 93:188–196.
- Nakano H, Morita S, Shigemori H, Hasegawa K (2006) Plant growth inhibitory compounds from aqueous leachate of wheat straw. *Plant Growth Regulation* 48:215–219.
- Nasir H, Iqbal Z, Hiradate S, Fujii Y (2005) Allelopathic potential of *Robinia pseudoacacia* L. *Journal of Chemical Ecology* 31:2179–2192.
- Norton JB, Monaco TA, Norton U (2007) Mediterranean annual grasses in western North America: kids in a candy store. *Plant and Soil* 298:1–5.
- Novoplansky A (2009) Picking battles wisely: plant behaviour under competition. *Plant, Cell and Environment* 32:726–741.
- Olf H, Pegtel DM, van Groenendael JM, Bakker JP (1994) Germination strategies during grassland succession. *Journal of Ecology* 82:69–77.
- Orrock JL, Christopher CC (2010) Density of intraspecific competitors determines the occurrence and benefits of accelerated germination. *American Journal of Botany* 97:694–699.
- Palmblad IG (1968) Competition in experimental studies on populations of weeds with emphasis on the regulation of population size. *Ecology* 49:26–34.
- Pannell JR, Barrett SCH (1998) Baker's law revisited: reproductive assurance in a metapopulation. *Evolution* 52:657–668.
- Parker IM, Simberloff D, Lonsdale WM, Goodell K, Wonham M, Kareiva PM, Williamson MH, Von Holle B, Moyle PB, Byers JE, Goldwasser L (1999) Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions* 1:3–19.

- Pavlick LE, Anderton LK (2007) *Bromus* L. In: Barkworth ME, Capels KM, Long S, Anderton LK, Piep MB (szerk.), Flora of North America. Oxford University Press, New York, 193–237 oldal.
- Peters NCB, Atkins HA, Brain P (2000) Evidence of differences in seed dormancy among populations of *Bromus sterilis*. *Weed Research* 40:467–478.
- Petrů M, Tielbörger K (2008) Germination behaviour of annual plants under changing climatic conditions: separating local and regional environmental effects. *Oecologia* 155:717–728.
- Pianka ER (1970) On r- and k-selection. *American Naturalist* 104:592–597.
- Pigliucci M (2001) Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. John Hopkins University Press, Baltimore.
- Pigliucci M (2005) Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology and Evolution* 20:481–486.
- Pinke G, Pál R (2009) Floristic composition and conservation value of the stubble-field weed community, dominated by *Stachys annua* in western Hungary. *Biologia* 64: 279–291.
- Pinke G, Karáncsony P, Czúcz B, Botta-Dukát Z (2011) Environmental and land-use variables determining the abundance of *Ambrosia artemisiifolia* in arable fields in Hungary. *Preslia* 83:219–235.
- Prati D, Bossdorf O (2004) Allelopathic inhibition of germination by *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 91:285–288.
- Prinzinger A, Durka W, Klotz S and Brandl R (2002) Which species become aliens? *Evolutionary Ecology Research* 4:385–405.
- Puc M, Puc MI (2004) Allergenic airborne grass pollen in Szczecin, Poland. *Annals of Agricultural and Environmental Medicine* 11:237–244.
- Pyšek P, Jarošík V (2005) Residence time determines the distribution of alien plants. In: Inderjit (szerk.): *Invasive plants: ecological and agricultural aspects*, Birkhäuser, Basel, 77–96 oldal.
- Pyšek P, Richardson DM (2007) Traits associated with invasiveness in alien plants: Where do we stand? In: Nentwig W. (szerk.) *Biological invasions*, *Ecological Studies* 193, Springer-Verlag, Berlin and Heidelberg, 97–126 oldal.
- Pyšek P, Prach K, Smilauer P (1995) Relating invasion success to plant traits: an analysis of the Czech alien flora. In Pyšek P, Prach K, Rejmanek M, Wade M (szerk.): *Plant*

- Invasions—General Aspects and Special Problems. Amsterdam, The Netherlands: SPB Academic, 39–60 oldal.
- Pyšek P, Richardson DM, Williamson M (2004a) Predicting and explaining plant invasions through analysis of source area floras: some critical considerations. *Diversity and Distribution* 10:179–187.
- Pyšek P, Richardson DM, Rejmánek M, Webster G, Williamson M, Kirschner J (2004b) Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon* 53:131–143.
- R Development Core Team (2008, 2009, 2010). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- Radosevich SR, Stubbs MM and Ghersa CM (2003) Plant invasion – process and patterns. *Weed Science* 51: 254–259.
- Räsänen K, Kruuk LEB (2007) Maternal effects and evolution on ecological time scales. *Functional Ecology* 21:408–421.
- Raynal DJ, Bazzaz FA (1975) Interference of winter annuals with *Ambrosia artemisiifolia* in early successional fields. *Ecology* 56:35–49.
- Rejmánek M (1996) A theory of seed plant invasiveness: the first sketch. *Biological Conservation* 78:171–181.
- Rejmánek M (2000) Invasive plants: approaches and predictions. *Austral Ecology* 25:497–506.
- Rejmánek M, Richardson DM (1996) What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77:1655–1661.
- Rejmánek M, Richardson DM and Pyšek P (2005) Plant invasions and invasibility of plant communities. In: E. van der Maarel (szerk.) *Vegetation ecology*, Blackwell Publishing Ltd, Oxford, 332–355 oldal.
- Rice KJ (1985) Responses of *Erodium* to varying microsites: the role of germination cueing. *Ecology* 66:1651–1657.
- Rice KJ, Mack RN (1991a) Ecological genetics of *Bromus tectorum* II. Intraspecific variation in phenotypic plasticity. *Oecologia* 88:84–91.
- Rice KJ, Mack RN (1991b) Ecological genetics of *Bromus tectorum* III. The demography of reciprocally sown populations. *Oecologia* 88:91–101.

- Richards CL, Bossdorf O, Muth NZ, Gurevitch J, Pigliucci M (2006) Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters* 9:981–993.
- Richards CL, Pennings SC, Donovan LA (2005). Habitat range and phenotypic variation in salt marsh plants. *Plant Ecology* 176:263–273.
- Richardson DM, Pyšek P (2006): Plant invasions: Merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography* 30:409–431.
- Ridenour WM, Callaway RM (2001) The relative importance of allelopathy in interference: the effects of an invasive weed on a native bunchgrass. *Oecologia* 126:444–450.
- Scharfy D, Güsewell S, Gessner MO, Venterink H (2010) Invasion of *Solidago gigantea* in contrasting experimental plant communities: effects on soil microbes, nutrients and plant-soil feedbacks. *Journal of Ecology* 98:1379–1388.
- Scheiner SM (1993). Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 24:35–68.
- Schippers P, van Groenendael JM, Vleeshouwers LM and Hunt R. (2001) Herbaceous plant strategies in disturbed habitats. *Oikos* 95:198–210.
- Schlaepfer DR, Grättli M, Fischer M, van Kleunen M (2009) A multi-species experiment in their native range indicates pre-adaptation of invasive alien plant species. *New Phytologist* 185:1087–1099.
- Seabloom EW, Harpole WS, Reichman OJ, Tilman, D (2003) Invasion, competitive dominance, and resource use by exotic and native California grassland species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100:13384–13389.
- Sexton JP, McKay JK, Sala A (2002) Plasticity and genetic diversity may allow saltcedar to invade cold climates in North America. *Ecological Applications* 12:1652–1660.
- Siemens TJ, Blossey B (2007) An evaluation of mechanisms preventing growth and survival of two native species in invasive Bohemian knotweed (*Fallopia x bohemica*, Polygonaceae). *American Journal of Botany* 4:776–783.
- Smith JL, Halvorson JJ, Bolton, HJ (1994) Spatial relationships of soil microbial biomass and C and N mineralization in a semiarid shrub–steppe ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry* 26:1151–1159.
- Stace C (1997) *New Flora of the British Isles* (2nd edition). Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- StatSoft Inc. (2004) Statistica, version 7. Tulsa, USA.
- Sultan SE (2004) Promising directions in plant phenotypic plasticity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:227–233.
- Sultan SE, Wilczek AM, Hann SD, Brosi BJ (1998). Contrasting ecological breadth of co-occurring annual *Polygonum* species. *Journal of Ecology* 86:363–383.
- Sun M, Ritland K (1998) Mating system of yellow starthistle (*Centaurea solstitialis*), a successful colonizer in North America. *Heredity* 80:225–232.
- Swearingen J (2006) WeedUS: Database of plants invading natural areas in the United States. <http://www.nps.gov/plants/alien/list/WeedUS.xls>.
- Tamás J (1999–2000): Az invazív fajok terjedésének törvényszerűségei egy magyarországi esettanulmány kapcsán – a betyárkóró. *Botanikai Közlemények* 86–87:169–181.
- ten Brink D-J, Bruun HH (2011) Seedling stage strategies as a means of habitat specialization in herbaceous plants. *PLoS ONE* 6:e23006. doi:10.1371/journal.pone.0023006.
- Terpó A, Zajác M, Zajác A (1999) Provisional list of Hungarian archeophytes. *Thaiszia – Journal of Botany (Kosice)* 9:41–47.
- Thébaud C, Simberloff D (2001) Are plants really larger in their introduced ranges? *The American Naturalist* 157:231–236.
- Thuiller W, Richardson DM, Midgley GF (2007) Will climate change promote alien plant invasion? In: Nentwig N (szerk.) *Biological invasions, Ecological Studies*, Vol. 193. Springer-Verlag, Berlin, 197–211 oldal.
- Tielbörger K, Prasse R (2009) Do seeds sense each other? Testing for density-dependent germination in desert perennial plants. *Oikos* 118:792–800.
- Tilman D (1977) Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach. *Ecology* 58:338–348.
- Turkington R, Goldberg DE, Olsvig-Whittaker L, Dyer AR (2005): Effects of density on timing of emergence and its consequences for survival and growth in two communities of annual plants. *Journal of Arid Environments* 61:377–396.
- United States Department of Agriculture (USDA), Natural Resource Conservation Service (2001) The PLANTS Database, National Plant Data Center, Baton Rouge, Louisiana. <http://plants.usda.gov/>.
- van Kleunen M and Johnson SD (2007) Effects of self-compatibility on the distribution range of invasive european plants in North America. *Conservation Biology* 21: 1537–1544.

- van Kleunen M, Weber E, Fischer M (2010) A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive species. *Ecology Letters* 13:235–245.
- Venable DL (2007) Bet hedging in a guild of desert annuals. *Ecology* 88:1086–1090.
- Venable DL, Lawlor L (1980) Delayed germination and dispersal in desert annuals: escape in space and time. *Oecologia* 46:272–282.
- Verdú M, Traveset A (2005) Early emergence enhances plant fitness: a phylogenetically controlled meta-analysis. *Ecology* 86:1385–1394.
- Vigdis V, Vibekke V (2003) Germination ecology of the clonal herb *Knautia arvensis*: Regeneration strategy and geographic variation. *Journal of Vegetation Science* 14: 591–600.
- Vila K, Corbin JD, Dukes JS, Pino J, Smith Sd (2006) Linking plant invasion to environmental change. In: Candell J, Pataki D, Pitelka L (szerk.) *Terrestrial ecosystems in a changing world*. Springer, Berlin, pp 115–124.
- Vitousek PM, D’Antonio CM, Loope LL, Rejmánek M, Westbrooks R (1997) Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21:1–16.
- Vitousek PM, D’Antonio CM, Loope LL, Westbrooks R (1996) Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* 84:468–478.
- Werner C, Zunkier U, Beyschlag W, Máguas C (2010) High competitiveness of a resource demanding invasive acacia under low resource supply. *Plant Ecology* 206:83–96.
- Westfall P (1997) Multiple testing of general contrasts using logical constraints and correlations. *Journal of the American Statistical Association* 92:299–306.
- Whittaker RH (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30:279–338.
- Williamson M (1996) *Biological Invasions*. (1st ed.), Chapman and Hall, London.
- Williamson M, Dehnen-Schmutz K, Kühn I (2009) The distribution of range sizes of native and alien plants in four European countries and the effects of residence time. *Diversity and Distribution* 15:158–66.
- Williamson MH and Fitter A (1996) The characters of successful invaders. *Biological Conservation* 78:163–170.
- Wu SH, Chaw SM, Rejmánek M (2003) Naturalized Fabaceae (Leguminosae) species in Taiwan: the first approximation. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 44:59–66.
- Yoder C, Caldwell M (2002) Effects of perennial neighbors and nitrogen pulses on growth and nitrogen uptake by *Bromus tectorum*. *Plant Ecology* 158:77–84.

- Zeleny D (2008) Co-occurrence based assessment of species habitat specialization is affected by the size of species pool: reply to Fridley et al. (2007). *Journal of Ecology* 97:10–17.
- Ziska LH, George K, Frenz DA (2007) Establishment and persistence of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) in disturbed soil as a function of an urban-rural macro-environment. *Global Change Biology* 13:266–274.
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ (2009) *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer, New York, USA.

MELLÉKLET

1. melléklet. A vizsgált változók listája, az egyes kategóriákba tartozó rövid- és hosszú életű inváziós és nem-inváziós fajok száma és a felhasznált források megjelölése (BF – BIOLFLOR, FW – FloraWeb adatbázis, a – Klimeš és mtsai. 1997, LEDA – Kleyer és mtsai. 2008).

*Kategorikus és bináris adatok esetén a fajok 3%-ánál kevesebb fajt tartalmazó kategóriákat eltávolítottuk (ez ≤ 3 faj volt a rövid-életű fajoknál, ≤ 8 a hosszú életű fajoknál).

Tulajdonságok és azok szintjei (adat típusa)	Rövid életű idegenhonos fajok		Hosszú életű idegenhonos fajok		Forrás	
	Inváziós	Nem-inváziós	Inváziós	Nem-inváziós		
Kompetíciós képesség						
Ökológiai stratégia (kategorikus)						
- kompetítor (C)	4	5	26	48	BF	
- ruderális (R)	6	25	-	-		
- stressz-toleráns (S)	0	3*	0	8*		
- CR	10	13	2	2*		
- CS	1	1*	14	76		
- SR	6	29	1	0*		
- CSR	5	5	34	79		
Dominancia (kategorikus)						
- szálanként előforduló fajok	0	20	3	13	FW	
- kisebb csoportokban előforduló fajok	12	30	5	41		
- közepes méretű csoportokat képező fajok	11	15	13	68		
- nagy csoportokat képező fajok	5	2	41	47		
- állományalkotó fajok	-	-	5	9		
Növény magassága (folytonos)						
- átlagos növény magasság \pm szórás	42,55 \pm 26,87	25,79 \pm 19,71	52,39 \pm 33,24	47,82 \pm 29,92	LEDA	
- fajok száma	34	79	79	210		
Szaporodásbiológiai tulajdonságok						
Virágzási fenológia						
Virágzási periódus kezdete (kategorikus)						
- koratavas (február, március, április)	4	17	7	19	BF	
- tavasz (május, június)	20	44	64	138		
- nyár (július, augusztus, szeptember)	10	21	10	58		
Virágzási periódus vége (kategorikus)						
- tavasz (április, május, június)	2	22	12	37		
- nyár (július, augusztus, szeptember)	25	46	60	158		
- ősz (október, november)	7	14	9	20		
Virágzás hossza (folytonos, hónapok száma)						
- hónapok számának átlaga \pm szórás (1-10 hónap)	3,73 \pm 1,56	3,25 \pm 1,22	3,33 \pm 1,10	3,00 \pm 1,03		
- fajok száma	34	82	81	215		
Kompatibilitás (kategorikus)						
- önkompatibilis	27	59	27	98	BF	

- inkompatibilis	0	6	12	36	
- vegyes kompatibilitású	5	2	30	28	
Pollinációs vektorok (van/nincs)					FW
Szélbeporzás					
- van	4	14	19	43	
- nincs	29	60	60	140	
Önbeporzás					
- van	22	45	28	74	
- nincs	11	29	50	109	
Rovar-beporzás					
- van	29	60	59	140	
- nincs	4	14	20	43	
Beporzási típusok száma (folytonos)					FW
- a beporzási típusok számának átlaga \pm szórás (1-3)	1,66 \pm 0,47	1,62 \pm 0,51	1,70 \pm 0,65	1,39 \pm 0,50	
- fajok száma	33	74	48	183	
Magtömeg (folytonos)					LEDA
- magtömeg átlaga \pm szórás (0,01-73,45 mg)	2,24 \pm 3,55	2,19 \pm 5,59	2,05 \pm 5,84	3,36 \pm 7,51	
- fajok száma	27	62	73	176	
Diszperziós tulajdonságok					
Vegetatív terjedés (van/nincs)					a
- van	4	1	50	82	
- nincs	28	75	21	118	
Diszperziós vektorok (van/nincs)					FW
Szélterjesztés (anemochoria)					
- van	30	58	53	136	
- nincs	3	15	23	47	
Emberi terjesztés (antropochoria)					
- van	0	3*	1	6*	
- nincs	33	70	75	177	
Állati terjesztés (endozoochoria)					
- van	0	1*	4	19	
- nincs	33	72	72	164	
Állati terjesztés (epizoochoria)					
- van	24	29	39	98	
- nincs	9	44	37	85	
Víz általi terjesztés (hidrochoria)					
- van	3	13	13	17	
- nincs	30	60	63	166	
Hangyaterjesztés (myrmekochoria)					
- van	12	8	16	34	
- nincs	21	65	60	149	
Diszperziós vektorok típusának száma (folytonos)					FW
- diszperziós típusok számának átlaga \pm szórás (1-4)	2,21 \pm 0,78	1,72 \pm 0,69	1,94 \pm 0,78	1,95 \pm 0,87	
- fajok száma	33	73	76	183	
Őshonos elterjedés					
Őshonos elterjedési terület mérete (folytonos)					BF
- Florisztikai zónák számának átlaga \pm szórás (1-7)	3,38 \pm 0,92	3,06 \pm 0,89	3,34 \pm 1,09	2,81 \pm 0,76	
- fajok száma	34	82	81	214	
Emberi tevékenységektől való függés					
Zavart élőhelyeken való jelenlét (ruderália, szeptetália, mezőgazdasági területek) (igen/nem)					BF
- igen	25	50	34	37	
- nem	9	32	47	178	

Zavarástűrési mértéke (kategorikus)					BF
- gyengén zavarástűrő fajok	9	25	42	145	
- közepesen zavarástűrő fajok	15	27	24	24	
- kimondottan zavarástűrő fajok	8	22	8	12	
Zavarástűrési amplitúdója (folytonos)					BF
- a kategóriák száma ± szórás (1-5)	2,59 ± 0,79	2,32 ± 0,76	2,69 ± 0,82	2,26 ± 0,69	
- fajok száma	32	74	73	180	
Lakott területeken való előfordulás (kategorikus)					BF
- városon kívül előforduló fajok	12	45	14	114	
- főleg városon kívül élő fajok	9	23	38	77	
- indifferens fajok	8	13	23	13	
- leginkább városban élő fajok	4	1	2	5	
- kizárólag városban élő fajok	-	-	0	2 *	
Emberek általi használat (haszonnövény: étel, gyógynövény, takarmány stb.) (igen/nem)					FW
- igen	4	3	26	48	
- nem	30	79	55	167	