

EÖTVÖS LORÁND TUDOMÁNYEGYETEM
TERMÉSZETTUDOMÁNYI KAR, BIOLÓGIAI INTÉZET

A doktori értekezés tézisei

**A VEZIKULÁRIS-ARBUSZKULÁRIS MIKORRHIZA-KAPCSOLAT
ÖKOFIZIOLÓGIAI JELENTŐSÉGE ELTÉRŐ INVÁZIÓS
KÉPESSÉGŰ ÉVELŐ PÁZSITFŰFAJOKNÁL**

Endresz Gábor

Biológia Doktori Iskola (Vezető: Dr. Erdei Anna)
Ökológia, Konzervációbiológia, Szisztematika Doktori Program (Vezető: Dr. Podani János)

Témavezető: Dr. Kalapos Tibor



ELTE Növényrendszertani, Ökológiai és Elméleti Biológiai Tanszék

Budapest

2014

I. Irodalmi háttér és célkitűzés

A növényi inváziók jelentik az egyik legnagyobb veszélyt a biodiverzitásra. Ezért mind az ökológia, mind a természetvédelmi biológia egyik fontos feladata felderíteni az inváziós események hátterét, esetleges okait és ezek ismeretében lehetséges védekezési módokat kidolgozni. Az inváziós fajok jobb kompetíciós képességüknek köszönhetően képesek megtelepedni és tömegesen terjedni természetes életközösségekben, ezáltal megváltoztatva azok eredeti kölcsönhatásait és fokozatosan kiszorítva egyes őshonos fajokat. Ennek hátterében egyrészt életmenetbeli, másrészt fiziológiai tulajdonságaik állnak. A növényi inváziók során az inváziót elszorító, természetes életközösségben jelen lévő növények szempontjából a terjedő idegenhonos növényfaj miatt gyorsan változik a biotikus környezet. Az inváziós növény szempontjából pedig akár az abiotikus környezet is újdonság lehet, ha az eredeti élőhely termőhelyi adottságai nem teljesen egyeznek meg az új élőhelyével. Ezért mindkét esetben fontos lehet a növényeknek a környezet megváltozására adott rugalmas válasza. A növény élettani jellemzői, és a hozzájuk kapcsolódó morfológiai struktúrák fenotípusos rugalmassága elősegítheti, hogy egyes fajok sikeresen népesítsenek be térben heterogén vagy időben változékony élőhelyeket (pl. Fekete 1974, Bazzaz 1996, Mojzes *et al.* 2003).

A hazai évelő pászitfűfélék között honos vagy archeofiton meghonosodott fajok mutatnak inváziós jelenségeket (tömegesen nyomulnak be új élőhelyekre, ahol jelentősen csökkentik a honos fajok diverzitását és módosítják az ökoszisztéma működését), ezért ezeket a fajokat ún. honos inváziósnak tekintjük (Valéry *et al.* 2008, 2009). Az általam vizsgált fajok közül ilyen tulajdonságokat mutat az archeofiton csillagpázsit (*Cynodon dactylon*), amely Holm *et al.* (1977) szerint a világ egyik legagresszívabb gyomfaja, ill. a honos siskanád (*Calamagrostis epigeios*), amely új élőhelyekre képes betörni és ott tömeges elterjedésével az élőhely degradációját idézi elő. A tollas szálkaperje (*Brachypodium pinnatum*) és a fenyérfű (*Bothriochloa ischaemum*) a vizsgált természetközeli társulások elemei, bolygatásra azonban gyakran elszaporodnak, ezért ezeket a fajokat jelen dolgozatban az inváziós és a nem inváziós fajok közötti átmeneti státuszú, ún. „lokális térfoglaló” kategóriába sorolom.

Az arbuskuláris mikorrhiza (AM) gombák a növényi inváziókban közvetítő szerepet játszhatnak széles elterjedésük és az ökoszisztémákban betöltött kulcsfontosságú szerepük miatt. Valószínűsíthető, hogy sikeresebb a növény inváziója, ha nincs specifikus AM partnerre utalva (Pringle *et al.* 2009). Fakultatív szimbiózis esetén az új élőhely idegen AM fajkészletével nehezebb az új gombakapcsolat létesítése vagy az új gombapartnerrel kevésbé hatékony az együttműködés. Az AM gombapartner költsége – a növénytől elvont asszimilátumok mennyisége – magas lehet, így egy nem-mikorrhizás idegen faj mentesülve ez alól asszimilátumainak nagyobb

hányadát fordíthatja növekedésre és kompetíciós erélyének fokozására. Ez előnyt jelenthet olyan környezetben, ahol az őshonos fajok többsége mikorrhiza-kapcsolatot alakít ki. A vizsgálatok egy része megerősíti ezt az elképzelést: kisebb gyakorisággal észleltek AM kolonizációt egyes inváziós növényfajoknál, mint a nem inváziós őshonos növényeknél (Pringle *et al.* 2009).

Az özönnövény térhódításával megváltozik a talaj AM gombaközössége is, sokszor az inváziós faj előnyére az eredeti közösséggel szemben (pl.: Callaway *et al.* 2008, Zhang *et al.* 2010). Egy életközösség invázióval szembeni ellenállását támogatja, ha talajának saját AM közössége jól fejlett és működése zavartalan. Az inváziós növények viszont megbontják, átalakítják ezt a mikrobiális közösséget, jelentősen nehezítve így az eredeti életközösség fennmaradását vagy regenerációját. A növénytakarót és a talajt érő bolygatások rendszerint az AM gombaközösség elszegényedését is eredményezik (pl. Reeves *et al.* 1979).

Három esettanulmány segítségével terepen és növényházi körülmények között vizsgáltam a korlátozó abiotikus környezet hatását egyes eltérő invázióképességű fűfajok fenológiájára, hajtásmorfológiájára, fotoszintézisére és mikorrhizáltságára, valamint terepen vizsgáltam, hogy tömegesen terjedő ún. lokális térfoglaló, illetve inváziós füvek dominánssá válása hogyan hat az őshonos, nem-inváziós füvek mikorrhizáltságára.

Dolgozatomban az alábbi kérdésekre kerestem a választ.

1. Milyen hatással van a melegebb, szárazabb, nagyobb besugárzással rendelkező élőhely az oda átültetett *Brachypodium pinnatum* fenológiájára, fotoszintetikus működésére és mikorrhizáltságára.
2. Elegendően nagy-e ahhoz a *B. pinnatum* fenotípusos plasztikussága, hogy elviselje a délies kitettségű lejtők mikroklímáját?
3. Eltérő-e az inváziós fűfajok gyökereinek mikorrhiza kolonizáltsága a nem-inváziós fajokhoz képest?
4. Különbözik-e az inváziós fajok által dominált élőhelyek őshonos, nem-inváziós fajainak mikorrhizáltsága a természetes, inváziómentes élőhelyekétől?
5. Befolyásolja-e a mikorrhiza hiánya a szárazságstresszre adott növényi választ a tömegesen terjedő inváziós és a nem inváziós növényfajoknál?

II. Anyag és módszer

Az első esettanulmányban azt vizsgáltam, hogy az Isaszeg közeli Szarkaberki-völgy É-ÉK-i kitettségű domboldaláról a D-DNy-i oldal löszgyepjébe átültetett *B. pinnatum* növényekre hogyan hat a melegebb, szárazabb mikroklíma. Talajmonololitban *B. pinnatum* növényeket ültettem át a D-DNy-i oldal xerotherm löszgyepjébe, azonos magasságban. Kontrollként az É-ÉK-i oldalon

helyben átültetett növényeket használtam. Az É-ÉK-i és a D-DNy-i lejtőn átültetett hajtások fenológiáját, morfológiáját követtem egy vegetációs perióduson keresztül (április-november), az átültetés után megjelölt hajtásokon. A fotoszintetikus teljesítmény jellemzésére helyszíni klorofill-a fluoreszcencia indukciós méréseket végeztem június elején (a nyár eleji csapadékmaximum idején) és július közepén (a nyár középi száraz periódus során). A mikorrhizáltság vizsgálatát a Szarkaberki-völgygel megegyező fekvésű kisebb völgyben hajtottam végre. Ez a Mezőföld északi részén, Bicske határában található (Bicske, Pócalja). Három vizsgálati időszakban (tavasz, nyár, ősz) 5 kontroll és 5 átültetett növény gyökeréből vettem mintát, a mikorrhiza stuktúrákat anilinkék festéssel tettem láthatóvá. A mikorrhizáltság gyakoriságát és intenzitását, az arbuszkulumok és vezikulumok gyakoriságát Trouveot *et al.* (1986) módszere alapján számítottam. Az Fv/Fm értékeket kéttényezős ismétléses variancia-analízissel hasonlítottam össze (Repeated measures ANOVA, rögzített hatás az égtáji kitettség, ismétléses hatás a két mérési időpont), a mikorrhizáltságra gyakorolt kétféle hatás szignifikanciáját (égtáji kitettség és évszak) szintén kéttényezős variancia-analízissel elemeztem, az átlagok összevetésére Sidak post tesztet használtam. A többi változót kétmintás t-próbával hasonlítottam össze a két égtáji kitettség között. Amennyiben a két összehasonlított adatsorban az adatok száma különbözött, ott Welch-korrektív t-próbát használtam. Az alkalmazott szignifikancia szint $p < 0,05$ volt.

A második esettanulmányban azt vizsgáltam, hogy van-e különbség az inváziós és nem inváziós növények mikorrhizáltsága között, valamint hogy az inváziós növények dominánssá válása milyen hatással van az őshonos, nem-inváziós fajok mikorrhizáltságára. Az első hipotézis tesztelésére hat pázsitfűfaj gyökerének arbuszkuláris mikorrhiza-kolonizáltságát vizsgáltam az Isaszeg közelében lévő Szarkaberki-völgy löszgyepeiben. Minden faj esetében 5, véletlenszerűen kiválasztott növény gyökeréből vettem mintát 2005 júniusában. A növényfajokat fotoszintézis típusuk és invázióképességük alapján a következő kategóriákba soroltam: honos inváziós C₃-as (*Calamagrostis epigeios*), inváziós C₄-es (*Cynodon dactylon*), lokális térfoglaló C₃-as (*B. pinnatum*), lokális térfoglaló C₄-es (*Bothriochloa ischaemum*), nem-inváziós C₃-as (*Bromus inermis*) és nem-inváziós C₄-es (*Chrysopogon gryllus*). A *C. epigeios* és a *C. dactylon* dominánssá válásának hatását a Kiskunságon, Fülöpházához közeli homokpusztagyepekben vizsgáltam. Az őshonos, nem-inváziós fajokat az évelő homokpusztagyep (*Festucetum vaginatae*) jellemző gyepalkotó fűfajai, a homoki csenkesz (*Festuca vaginata*) és a homoki árvalányhaj (*Stipa borysthénica*) képviselték, míg az inváziós fajokat a siskanád (*C. epigeios*) és a csillagpázsit (*C. dactylon*). Három gyepállományt mintavételeztem: a) természetközeli évelő homokpusztagyepben, ahol inváziós növényfajok nem találhatók, b) *C. epigeios* uralta homoki

gyepállományban és c) *C. dactylon* uralta homoki gyepállományban. A gyökérmintákban a mikorrhiza-kolonizáltság mértékét Trouvelot et al. (1986) módszerével állapítottam meg. A mikorrhiza kolonizáltsági mutatók összehasonlítására egytényezős varianciaanalízist (ANOVA) használtam Tukey HSD post hoc teszttel, a heterogén varianciájú adatsorokat sandwich típusú kovariancia-mátrix becsléssel történő egytényezős varianciaanalízissel hasonlítottam össze.

A harmadik esettanulmányban két honos, ill. meghonosodott inváziós (*C. epigeios*, *C. dactylon*), egy lokális térfoglaló (*B. ischaemum*) és két nem-inváziós őshonos fűfaj (*Danthonia alpina*, *Ch. gryllus*) esetében vizsgáltam a kísérletes szárazságkezelésre adott növényi válaszokat termőhelyi intakt és sterilizált talajon növényházi környezetben. A magról nevelt növényeket az ELTE növénynevelőjében 1,5 l térfogatú műanyag cserepekbe ültettem a gyűjtési helyről származó, növényi maradványoktól megtisztított talaj és hősterilizált perlit 1:1 arányú keverékébe. A kísérlettel az arbuskuláris mikorrhiza és a vízhiány különböző invázióképességű növények növekedésére és fotoszintézisére kifejtett hatását vizsgáltam. A mikorrhiza hatásának tesztelésére a cserepek felébe terepről gyűjtött, átszitált talajt tettem, ami így tartalmazta az eredeti mikrobiótát a mikorrhiza-propagulumokkal együtt, míg a másik felébe a terepről begyűjtött talajt hősterilizáltam. A hősterilizálás (pasztörizálás) három egymást követő ciklusban történt. Egy ciklus során először a nedves talajt 6 órán keresztül 80 °C-on tartottam, majd 1 napig szobahőmérsékleten inkubáltam. Ezzel a módszerrel a mikorrhiza-spórábank kimerítésére törekedtem. A szárazságkezelés a csíranövények cserepekbe ültetésétől számított 42-45 nap elteltével kezdődött, a kísérlet a csíranövények cserepekbe ültetésétől számítva 132-140 napig tartott, melynek végén mértem a növények biomasszáját, növekedési ütemét, a levelek víztartalmát és durva szöveti szerkezetét, a gyökerek mikorrhizáltságát. A 103-107. nap között mértem a növények pillanatnyi gázcseréjét és klorofill fluoreszcencia mutatóit. A növények teljesítményének minden mutatóját kétszemponos varianciaanalízissel (ANOVA) vizsgáltam, ahol az egyik hatás a talajsterilizálás, a másik pedig a szárazságkezelés volt. Az átlagok összehasonlítására Sidak post tesztet alkalmaztam. Az jól öntözött és a szárazságkezelt növények mikorrhizáltságát kétmintás t-próbával hasonlítottam össze (heteroscedasztikus adatsorok esetében Welch korrekcióval). A szignifikancia szintje minden esetben $P < 0,05$ volt.

III. Tézisek

Abiotikus tényezők hatása a Brachypodium pinnatum fenológiájára, fotoszintézisére és mikorrhizáltságára

1. Július elejétől a D-DNy-i lejtőkre átültetett hajtások gyors ütemű száradásnak indultak. Az É-ÉK-i oldalon (kontroll), amelyet nem érint annyira a csapadékhiány, egészen a vegetációs periódus végéig a hajtások nagy része nem száradt el. Az É-ÉK-i lejtőn az összes levél átlagos élettartama hosszabb volt, mint a délies oldalakon növő hajtásoké, míg tavasszal még nem volt jelentős különbség a levelek fejlődésében.
2. Az év nagy részében a délies domboldalra átültetett hajtások alacsonyabbak voltak a kontroll hajtásoknál. Tavasz közepén a D-DNy-i lejtőre átültetett hajtások levélterülete nagyobbak bizonyult, majd nyár elejéig nagyjából egyenlő, innentől nyár végéig az É-ÉK-i hajtásoké nagyobb, míg ősszel megint egyenlő lett az átlagos területük, köszönhetően a délies kitettségben megjelent új hajtásoknak. A zöld levélterület aránya az összes levélterülethez képest nyár közepéig a két kitettségben egyenlő volt, majd júliusban a délies hajtások levelei száradásnak indultak, és ezzel összhangban csökkent a fotoszintetikusan aktív levélterület hányada.
3. A PSII maximális fotokémiai hatékonysága 2002 júliusában a D-DNy-i kitettségben 12 órakor jelentősen kisebb volt az É-ÉK-i lejtőn mértnél, ezenkívül a hajnali alacsony érték a tartós fénygátlásra utal. A D-DNy-i lejtőn jóval nagyobb volt a leveleket érő sugárzásterhelésből adódó napközbeni teljesítmény-csökkenés. A nem-fotokémiai kioltás mértéke 2002 júniusában és 2003 júliusában nem különbözött a két kitettségben. 2002 júliusban viszont kisebb volt a D-DNy-i kitettségben, ahol pedig a nagyobb besugárzás miatt inkább megnövekedett értéket vártam volna.
4. Az arbuszkulumok gyakorisága nyáron jelentősen csökkent, a délies oldalon ez markánsabban nyilvánult meg, mint a kontroll növényeknél. Ősszel a D-DNy-i oldalon a gyökerek arbuszkulum-tartalma meghaladta az É-ÉK-i oldal gyökereiben mért értéket. A nyári szárazság utáni csapadékosabb ősszel a naposabb déli oldalon új hajtások is megjelentek, a kedvező mikroklíma itt az arbuszkulum-tartalomra is hatással volt.

Lokális térfoglaló és inváziós fűfajok dominánssá válásának hatása nem-inváziós fűvek mikorrhizáltságára

1. A két inváziós fűfaj (*C. epigeios* és *C. dactylon*) mikorrhizáltságának intenzitása (M%) jelentősen eltért egymástól, és kolonizáltságuk csak fele, két-harmada volt a nem inváziós fűfajokénak (*B. inermis* és *Ch. gryllus*). A „lokális térfoglaló” kategóriába sorolt fajok

M%-a a C₄-es *B. ischaemum* esetében közbenső értékű volt, míg a C₃-as *B. pinnatum* a nem-inváziós *B. inermis*-hez hasonlított.

2. Az arbuszkulum-tartalom a nem-inváziós és a lokális térfoglaló fajok gyökereiben többszörösen meghaladta az inváziós fajok gyökereinek arbuszkulum-tartalmát.
3. A *F. vaginata* gyökérmintákban a mikorrhizáltság intenzitása (M%) jóval alacsonyabb volt ($\leq 50\%$) az előzőnlött állományokban a természetközeli gyephez képest. A *F. vaginata* arbuszkulum-tartalmában hasonló trend figyelhető meg, mint a mikorrhizáltság intenzitása esetében. A két előzőnlött állományban a *F. vaginata* gyökerek kevesebb arbuszkulumot tartalmaztak a természetközeli állományhoz képest.
4. A *S. borysthenica* esetében mind a mikorrhizáltság gyakoriságában (F%), mind az intenzitásában (M%) megfigyelhető, hogy az inváziós állományban a mikorrhizáltság mértéke csökkent.
5. A *C. dactylon* által előzőnlött állományban a *S. borysthenica* kevesebb vezikulummal rendelkezett, mint akár a természetközeli, akár a *C. epigeios* dominálta állományban.

Talajszárazodásra adott növényi válaszok mikorrhiza-kapcsolattal és anélkül inváziós, lokális térfoglaló és nem inváziós füveknél

1. A nem inváziós fajoknál a levélzet, a szár és a teljes növénytömeg hasonlóan (*D. alpina*), ill. nagyobb mértékben (*Ch. gryllus*) csökkent a talaj sterilizálására, mint a szárazságkezelésre. A szárazságkezelés hatására a nem inváziós fajok gyökereinek tömege is mérséklődött, de a talaj sterilizálásának a nem inváziós fajok közül csak a *Ch. gryllus* gyökerére volt hatása, 39%-al csökkentve azt.
2. Az inváziós fajok biomasszája és annak összetevői a szárazságkezelés hatására csökkentek, de a sterilizálásra a legtöbb változó nem reagált (*C. epigeios*), néhány értéke pedig nőtt is. A két hatás együttesének alkalmazása során a biomassza-allokáció nem volt kisebb az eredeti talajon növényeken megfigyeltnél.
3. Az inváziós és a nem inváziós fajok között átmeneti státuszú lokális térfoglaló *B. ischaemum* kevert választ mutatott a két kezelésre. Az eredeti talajon nevelt növények a szárazságkezelésre nem reagáltak. A sterilizálás hatására gyökerének tömege jelentősen nőtt, így teljes biomasszája is nagyobb volt a sterilizált talajú cserepekben. A két kezelés együttes alkalmazása során a gyökereibe történő biomassza-allokáció kisebb volt, mint az eredeti talajban lévő gyökerek szárazságkezelése esetében.
4. A nem inváziós *D. alpina* és *Ch. gryllus* relatív növekedési üteme fokozódó mértékben esett vissza a szárazság, a steril talaj és a kettő együttesének hatására a kontrollhoz képest.

A két inváziós fű esetében a sterilizált talaj önmagában nem csökkentette a növekedési ütemet (a *C. dactylon* esetében még növelte is), míg a nem inváziós *D. alpina* és *Ch. gryllus* növekedési ütemét a sterilizálás mind az öntözött, mind a szárazságkezelte cserepekben mérsékelte. A *B. ischaemum* relatív növekedési üteme mindkét hatás tekintetében a *C. dactylon*-éhoz hasonlított: a kontrollhoz képest a sterilizálás hatására nőtt, azonban a szárazságkezelés csak sterilizált talajon fejtette ki a hatását, az eredeti talajú cserepekben nem.

5. A különböző növényi részek közötti biomassa-allokáció arányait tekintve a kezeléseknek kisebb hatásuk volt. Sterilizált talajban a *D. alpina* és a *C. dactylon* az öntözés mértékétől függetlenül nagyobb arányban allokált a gyökereibe és kisebb arányban a szárba és a levelekbe. A *Ch. gryllus* hajtásának tömegaránya a talajsterilizálás hatására a gyökérhez képest szignifikánsan csökkent az öntözött cserepekben. Ez a gyökérallokáció kismértékű, de nem szignifikáns növekedésének és ezzel párhuzamosan a levél és a szár tömegaránya kismértékű, de nem szignifikáns csökkenésének tudható be. A *C. epigeios* gyökérzetének tömegaránya a szárazságkezelés hatására a sterilizált talajban nőtt, leveleinek tömegaránya pedig mind az eredeti, mind a sterilizált talajban szárazságkezelés hatására csökkent.
6. A nem inváziós *D. alpina* és *Ch. gryllus* teljes levélterülete sterilizált talajon a kontrollhoz képest nagyobb mértékben csökkent, mint a két inváziós fajé, és ez leginkább a két kezelés együttes alkalmazásakor mutatkozott. Az inváziós *C. epigeios* és *C. dactylon* esetében a szárazságkezelte növények levélzetének területe hasonló volt, függetlenül a talaj minőségétől (eredeti vagy sterilizált).
7. A lokális térfoglaló *B. ischaemum* gyökérzetének tömegaránya a két kezelés együttes alkalmazása során csökkent, hajtásának tömegaránya nőtt, a két kezelés külön-külön nem volt hatással a biomassa-allokációra. A levelek tömegaránya egyik kezelés hatására sem változott a kontrollhoz képest.
8. A levelek relatív víztartalma a szárazságkezelés hatására a két nem inváziós faj esetében csökkent szignifikánsan mindkét talajtípusnál, az inváziós fajok leveleinek relatív víztartalmára a szárazságkezelésnek nem volt hatása. A szárazságkezelés hatására a *D. alpina* nettó fotoszintézisének üteme és sztómás vízpáravezetése is csökkent – mind az eredeti, mind a sterilizált talajban növő növényeknél.
9. A *D. alpina* maximális és aktuális fotokémiai hatékonysága steril talajban és a kombinált (szárazság + steril talaj) kezelés esetében csökkent. A *D. alpina* fotokémiai kioltása sterilizált talajban szintén csökkent, míg a *Ch. gryllus* antenna hatékonysága a

szárazságkezelés, ill. a talajsterilizálás hatására a kontrollhoz képest csökkent. Az inváziós növényeknél egyik kezelés sem eredményezett mérhető változást a fotoszintetikus aktivitásban.

IV. Következtetések

Az abiotikus környezetnek valószínűleg fontos szerepe van a *B. pinnatum* elterjedésének megakadályozásában a magyarországi erdőssztyepp zóna délies kitettségű domboldalain annak ellenére, hogy a közeli északi és keleti kitettségű lejtőkön tömegesen jelenik meg. A D-DNy-i fekvésű löszlejtők forró, száraz mikroklímája erősen gátolja mind a növekedését, mind fotoszintetikus hatékonyságát ennek a széleslevelű fűfajnak, legalábbis az átlagosnál szárazabb években. A hajtások hamarabb indultak fejlődésnek a délies kitettségű domboldal az északi oldalhoz képest, valószínűleg a melegebb mikroklíma hatására. Ugyanakkor a fotoszintetikusan aktív levélfelület nagyobb mértékben és hamarabb kezdett csökkenni a déli oldalon, valamint a hajtások magassága is elmaradt az északi oldalon növekedéséhez képest. A klorofill-fluoreszcencia indukciós mérések szerint átlagos időjárási viszonyok között a levelek védettnek bizonyultak a besugárzással szemben, azonban a 2002 júliusában bekövetkező extrém szárazság és magas besugárzás együttese a levelek fénykárosodásához vezetett, amit a fotokémiai reakciók és a nem-fotokémiai kioltás együttes csökkenése valószínűsít. A *B. pinnatum*-ra általában nagymértékű mikorrhiza-kolonizáltság volt jellemző, kitettségtől és évszaktól függően 50-80%-os. Az átlagnál nagyobb szárazság hatására csökkent az arbuszkulumok mennyisége mindkét kitettségben, de a csökkenés mértéke a déli oldalon nagyobb mértékű volt. Az arbuszkulumok megritkulása a foszforfelvétel mellett a vízfelvételt is csökkenthette, hiszen a mikorrhiza-kapcsolat képes mérsékelni a közepes mértékű szárazságstressz hatását.

A két vizsgált inváziós faj gyökereinek vezikuláris-arbuskuláris mikorrhiza-kolonizáltsága alacsonyabb volt, mint a nem inváziós őshonos fajoké. Ez e fajok esetében azt a feltételezést látszik megerősíteni, hogy az inváziós fajok nagyobb valószínűséggel kerülnek ki a mikorrhiza-kapcsolatot nem képező, illetve erre a kapcsolatra kevésbé ráutalt, ún. fakultatívan mikorrhizált növények közül. Továbbá az eredmények a vizsgált fűfajoknál azt a hipotézist támasztják alá, mely szerint az inváziós fajok tömegessé válása csökkenti nem inváziós fajok mikorrhizáltságát. Mikorrhiza-kolonizáltságuk mértéke mindkét vizsgált nem inváziós fűfajnál a természetközeli állományokban volt a legnagyobb, a *C. dactylon* uralta állományokban a legkisebb, míg a *C. epigeios* dominálta gyepekben közbenső értéket mutatott. Az arbuszkulum-tartalom a *F. vaginata* esetében ehhez hasonlóan adódott, míg a *S. borysthenica* esetében a vezikulum-tartalom volt jelentősen alacsonyabb a *C. dactylon* dominálta gyepekben a természetközelihez képest.

A növénynevelőben végzett növekedési vizsgálat alátámasztotta azt a hipotézist, miszerint a termőhelyi vezikuláris-arbuskuláris mikorrhiza nem enyhíti az inváziós növények esetében a szárazságstresszt, míg a nem inváziós növények esetében igen. A szárazságkezelés hatása alatt a nem inváziós *D. alpina* és *Ch. gryllus* nagyobb biomasszát ért el a mikorrhizákat tartalmazó természetes talajjal feltöltött cserepekben, kivéve a *D. alpina* gyökérzetét. Ezzel szemben az inváziós *C. epigeios* és *C. dactylon* esetében az eredeti, ill. sterilizált talajban növő növények növekedési üteme és biomassza-allokációja nem különbözött a szárazságkezelés hatására. Továbbá, amikor a növények jól öntözött, de mikorrhiza-mentes sterilizált talajban nőttek, mind a *D. alpina*, mind a *Ch. gryllus* növekedése kisebb mértékű volt, mint mikorrhizákat tartalmazó, jól öntözött talajon, ellenben sem a *C. epigeios*, sem a *C. dactylon* esetében nem tapasztaltam csökkenést.

A növényi invázió során a talaj AM gomba-közösségében beálló változások nagyon sokfélék lehetnek. Nincs egyetlen általános mechanizmus, hanem a folyamatban résztvevő növény- és gombaközösség, az élőhely sajátossága és további tényezők határozzák meg egy-egy konkrét esetben az interakció jellegét és hatását a közösség szerkezetére és az ökoszisztéma működésére. Az viszont megállapítható, hogy az özönnövény térhódításával megváltozik a talaj AM gombaközössége is, sokszor az inváziós faj előnyére az eredeti közösséggel szemben. Az inváziós növények megbontják, átalakítják a talaj mikrobiális közösségét, jelentősen nehezítve így az eredeti életközösség fennmaradását vagy regenerációját. Ezért minden olyan természetvédelmi beavatkozás, ami a honos AM gombaközösséget támogatja, egyben az életközösség inváziós fajokkal szembeni védelmét is segíti.

Hivatkozott irodalom

- Bazzaz F.A. (1996). *Plants in changing environments. Linking physiological, population, and community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 173-205.
- Brundrett M. (1991). Mycorrhizas in natural ecosystems. *Advances in Ecological Research* **21**: 171-313.
- Callaway R. M., Cippolini D., Barto K., Thelen G. C., Hallett S. G., Prati D., Stinson K. & Klironomos J. N. (2008). Novel weapons: invasive plant suppresses fungal mutualists in America but not in its native Europe. *Ecology* **89**: 1043-1055.
- Fekete G. (1974). Átültetési kísérletek *Polygonatum odoratum* ökotípusokkal különböző fénykörnyezetekben. I. A fény-fotoszintézis görbék módosulása. *Botanikai Közlemények* **61**: 199-204.
- Holm L.G., Plucknett D.L., Pancho J.V. & Herberger J.P. (1977). *The World's Worst Weeds. Distribution and Biology*. The University Press of Hawaii, Honolulu, pp. 25-61.
- Mojzes A., Kalapos T. & Virágh K. (2003). Plasticity of leaf and shoot morphology and leaf photochemistry for *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. growing in contrasting microenvironments in a semiarid loess forest-steppe vegetation mosaic. *Flora* **198**: 304-320.
- Pringle A., Bever J.D., Gardes M., Parrent J. L., Rillig M. C. & Klironomos J. N. (2009). Mycorrhizal symbioses and plant invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics* **40**: 699-715.
- Reeves F. B., Wagner D., Moorman T. & Kiel J. (1979). The role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi-arid west. I. A comparison of incidence of mycorrhizae in severely disturbed vs. natural environments. *American Journal of Botany* **66**: 6-13.

- Trouvelot A., Kough J. L. & Gianinazzi-Pearson V. (1986). Mesure du taux de mycorrhization VA d'un système racinaire. Recherche de méthodes d'estimation ayant une signification fonctionnelle. In: Gianinazzi-Pearson V, Gianinazzi S, eds. *Physiological and genetical aspects of mycorrhizae*. Paris: INRA Press, 217–221.
- Valéry L., Fritz H., Lefeuvre J-C. & Simberloff D. (2008). In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biological Invasions* **10**: 1345-1351.
- Valéry L., Fritz H., Lefeuvre J-C., Simberloff D. (2009). Ecosystem-level consequences of invasions by native species as a way to investigate relationships between evenness and ecosystem function. *Biological Invasions* **11**: 609-617.
- Zhang Q., Yang R., Tang J., Yang H., Hu S. & Chen X. (2010). Positive feedback between mycorrhizal fungi and plants influences plant invasion success and resistance to invasion. *PLoS ONE* **5**: e12380.

V. Az értekezés témaköréhez kapcsolódó tudományos közlemények

Referált tudományos folyóiratban megjelent közlemények

- Endresz G.**, Zöld-Balogh Á. & Kalapos T. (2005). Local distribution pattern of *Brachypodium pinnatum* (Poaceae) - Field experiments in xeric loess grassland in N. Hungary. *Phyton-Annales Rei Botanicae* **45**:249-265.
- Endresz G.** & Kalapos T. (2013). A talaj arbuskuláris mikorrhiza gomba közösségének szerepe a növényi invázióban. *Természetvédelmi Közlemények* **19**: 1–14.
- Endresz G.**, Somodi I. & Kalapos T. (2013). Arbuscular mycorrhizal colonisation of roots of grass species differing in invasiveness. *Community Ecology* **14**: 67–76.
- Zoltán L., Kalapos T. & **Endresz G.** (2014). Négy adventív lágyszárú növényfaj mikorrhizáltsága bolygatott élőhelyeken. *Botanikai Közlemények* (közlésre elfogadva)

Fejezet tudományos könyvben

- Endresz G.** & Kalapos T. (2006). Inváziós és nem inváziós füvek mikorrhizáltsága. In: Mihalik E (szerk.): *XII. Magyar Növényanatómiai Szimpózium Sárkány Sándor Emlékére*. Szeged, JATEPress. pp. 184-188.

Konferencia előadások és poszterek

- Endresz G.**, Kalapos T. & Zöld-Balogh Á. (2003). A tollas szálkaperje fenológiai és fotokémiai sajátosságai kontrasztos égtáji kitétségekben In: Dombos Miklós, Lakner Gábor(szerk.) *6. Magyar Ökológus Kongresszus: Előadások és poszterek összefoglalói*. Bessenyei Könyvkiadó, Budapest. pp. 80.
- Kalapos T., Mojzes A., **Endresz G.** & Virágh K. (2003). A hazai lőszvegetáció dinamikájában kulcsszerepű *Brachypodium pinnatum* egyes ökofiziológiai toleranciasajátosságai kontrasztos mikroélőhelyeken In: Dombos Miklós, Lakner Gábor(szerk.) *6. Magyar Ökológus Kongresszus: Előadások és poszterek összefoglalói*. Bessenyei Könyvkiadó, Budapest, pp. 132.
- Endresz G.**, Somodi I. & Kalapos T. (2012). A gyökér vezikuláris-arbuskuláris mikorrhiza gomba kapcsolata inváziós és nem inváziós füveknél. „A Magyar Tudomány Ünnepe”, MTA, Budapest, 2012. 11. 16.
- Endresz G.**, Somodi I. & Kalapos T. (2014). Invasive grasses reduce arbuscular mycorrhizal colonization of roots of resident species In: Andraž Čarni, Nina Juvan, Daniela Ribeiro (eds.) *23rd International Workshop of the European Vegetation Survey*. Book of Abstracts, pp. 214.