

DOKTORI (PHD) ÉRTEKEZÉS

FRANCICS ILONA

**VESZPRÉMI EGYETEM
GEORGIKON MEZŐGAZDASÁGTUDOMÁNYI KAR
KESZTHELY
2002**

VESZPRÉMI EGYETEM
GEORGIKON MEZŐGAZDASÁGTUDOMÁNYI KAR
KESZTHELY

Növény- és Környezettudományi Intézet
Növényteni és Növényélettani Tanszék

NÖVÉNYTERMESZTÉSI ÉS KERTÉSZETI TUDOMÁNYOK DOKTORI ISKOLA

Vezető:
PROF. DR. HORVÁTH JÓZSEF
MTA rendes tagja

Tudományág: Növénytermesztési és Kertészeti Tudományok

Témavezető:
DR. habil. ALMÁDI LÁSZLÓ
egyetemi tanár

**POLIPLOID PÁFRÁNY POPULÁCIÓK MORFOLÓGIAI ÉS
ÖKOLÓGIAI JELLEMZÉSE, KÜLÖNÖS TEKINTETTEL A
LEVELEK KISZÁRADÁSTŰRŐ KÉPESSÉGÉRE**

DOKTORI (PhD) ÉRTEKEZÉS

Készítette:
FRANCICS ILONA

KESZTHELY
2002

**POLIPLOID PÁFRÁNY POPULÁCIÓK MORFOLÓGIAI ÉS
ÖKOLÓGIAI JELLEMZÉSE, KÜLÖNÖS TEKINTETTEL A
LEVELEK KISZÁRADÁSTŰRŐ KÉPESSÉGÉRE**

Értekezés doktori (PhD) fokozat elnyerése érdekében

Írta: Francsics Ilona

Készült a Veszprémi Egyetem Növénytermesztési és Kertészeti
Tudományok Doktori Iskolája keretében

Témavezető: Dr. Almádi László

Elfogadásra javaslom (igen/nem)

.....
Dr. Almádi László

A jelölt a doktori szigorlaton%-ot ért el.
Keszthely, 1999.06.17.

.....
Dr. Kismányoky Tamás
Szigorlati Bizottság elnöke

Az értekezést bírálóként elfogadásra javaslom:

Bíráló neve:..... igen/nem

.....

Bíráló neve: igen/nem

.....

A jelölt az értekezés nyilvános vitáján%-ot ért el.
Keszthely, 2002.

.....
Bírálóbizottság elnöke

A doktori (PhD) oklevél minősítése

.....
EDT elnöke

1. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉSEK.....	1
2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS.....	4
2.1. A poliploidia és a hibridizáció szerepe a páfránycsoportban	4
2.2. A <i>Polypodium vulgare</i> agg. rokonsági kapcsolatai	10
2.3. A <i>Polypodium vulgare</i> fajkomplex jellemzése.....	11
2.4. A növények szárazságtűrése, különös tekintettel a vízhiányt átvészelő képességükre	16
2.4.1. Alapfogalmak	16
2.4.1.1. A szárazságtűrés értelmezése	16
2.4.1.2. Vízegyensúly, vízháztartás, konstitúció típusok.....	19
2.4.1.3. „Próbálkozások” a xerofiton fogalom értelmezésére	22
2.4.2. Víztelítettségi hiány, relatív víztartalom jelentősége és alkalmazásuk a vízháztartás vizsgálatában.....	24
2.4.3. Levél paraméterhányadosok	26
2.4.4. A levél paraméterhányadosok értelmezése.....	27
2.4.5. A víztelítettségi hiány és a levél paraméterhányadosok vizsgálata Magyarországon	28
2.4.6. A vízhiány mértéke, változásai és a szárazságtűrés	29
2.4.6.1. A kiszáradástűrés és a víztelítettségi hiány kapcsolata páfrányfajokban, különös tekintettel a <i>Polypodium</i> nemzettség tagjaira	29
2.4.6.2. A virágos növények és a víztelítettségi hiány kapcsolata	32
3. ANYAG ÉS MÓDSZER	35
3.1. Morfológia	35
3.1.1. A vizsgált növények	35
3.1.2. A kiválasztott termőhelyek.....	36
3.1.2.1. A termőhelyek leírása	36
3.1.3. A meghatározás módszerei morfológiai bélyegekkel.....	38
3.1.3.1. A <i>Polypodium</i> taxonok morfológiai bélyegeinek statisztikai elemzése és a vizsgált levelek száma	42
3.1.4. A kromoszóma számok dokumentálása	43
3.2. Vízháztartás paraméterek	45
3.2.1. Levél paraméterhányadosok	47
3.2.2. A levelek aktuális telítettségi vízhiányának (WSD%) meghatározása	49
3.2.2.1. A vízzel telítés során a levelekben a szárazanyag változása	51

3.3. A levéllemez hosszúsága a száraz tömegének függvényében, valamint a levéllemez hosszúságának és száraz súlyának hányadosa	52
3.4. A sziklás termőhelyek vázталajának tulajdonságai	52
4. EREDMÉNYEK ÉS ÉRTÉKELESÜK.....	54
4.1. Morfológia és citotaxonómia.....	54
4.1.1. A parafízisek előfordulása és a kromoszómaszámok	54
4.1.2. A <i>Polypodium</i> populációk morfológiai változatossága	57
4.1.3. A <i>Polypodium</i> taxonok előfordulási adatai a vizsgált termőhelyeken	69
4.2. Az előfordulási adatok értelmezése egyes mintavételi helyek vázталajának tulajdonságai alapján	71
4.3. A levél paraméterhányadosok és az aktuális telítettség vízhiány... 73	73
4.3.1. A <i>Polypodium</i> populációk levél paraméterhányadosai	73
4.3.2. Az aktuális telítettség vízhiány (WSD%) adatok elemzése	81
4.4. A levéllemez hossza és száraz súlya közötti kapcsolat a vizsgált páfránypopulációk életstratégiájának megállapításában	86
4. 3. Az előfordulási adatok értelmezése egyes mintavételi helyek vázталajának tulajdonságai alapján	75.
4. 4. Az aktuális telítettség vízhiány és a levél paraméterhányadosok.. 79.	79.
5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK	88
5.1. A <i>Polypodium</i> taxonok morfológiai, citotaxonómiai és előfordulási adatainak megvitatása.....	88
5.2. Következtetések a <i>Polypodium</i> populációk és az <i>Asplenium ceterach</i> tetraploid egyedeinek vízháztartás és Életstratégia vizsgálatából	91
6. ÖSSZEFOGLALÁS	97
ABSTRACT	101
KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS.....	104
IRODALOMJEGYZÉK	105
MELLÉKLETEK.....	120

1. BEVEZETÉS

A páfrányok kezdetleges hajtásos növények, és ezért szerveződésük az alacsonyabb evolúciós állapot ellenére sok esetben megközelítik a magasabbrendű növényekét. A páfrányok ökofiziológiai jellemzőit, ezen belül a szárazságtűrő mechanizmusait még nem tanulmányozták olyan intenzíven, mint a magasabbrendű növényekét. A kutatásokban ezek összehasonlítási alapként szerepelnek és sajátos biológiai tulajdonságokat hordoznak, amelyek lehetnek egyediek, de ráirányíthatják a figyelmet más problémák felvetésére a fejlettebb növénycsoportokban is. A szárazságtűrő mechanizmusok feltehetően sokkal szélesebb körben elterjedtek a páfránynemzetségekben, mint azt általában feltételezik (PAGE 1979). Ennek tisztázására további kutatások szükségesek.

A vízháztartás típusát és a szárazságtűrés mértékét több mutató alapján jellemezhetjük. Ezek közül a növények víztartalmának és vízhiányának fontosságát számos szerző hangsúlyozza, mert lehetővé teszik a különböző termőhelyeken élő növények vízegyensúlyának az összehasonlítását, így plasztikus és érzékeny paraméterek lehetnek a vízháztartás jellemzésében.

A növénynemesítők szerint a telítettségi víztartalomra vonatkoztatott vízhiány, illetve víztartalom a levelekben szelekciós kritériumként használható a szárazságtűrésre, mivel több esetben azt találták, hogy ennek a mutatónak magas az öröklékenységi értéke és szignifikánsan eltér a vizsgált genotípusokban, míg a levél vízpoteenciál értékeinél ezt nem tapasztalták.

A levelek szerkezetének változásait is nyomon követhetjük a szárazság hatására olyan fajlagos értékekkel, melyek segítségével leírhatók a levelek vízleadás szempontjából fontos tulajdonságai, nevezetesen a fajlagos felület csökkenése, a szárazanyagtartalom alakulása és a vízfelvétel kapacitása. Ezek a hányadosok a levelek száraz tömege, friss súlya, víztartalma és felülete közötti viszonyszámok, azaz a levél paraméterhányadosok. Értékeik megadásával a fajok beilleszthetők a nemzetközi irodalomban már korábban meglévő adatok közé, és az eddigieken kívül az életforma és ökológiai besorolásokhoz, valamint a vízháztartási konstitúció típusok és a növekedés leírásához nyújtanak segítséget.

A fent említett kutatási területek Magyarországon nem terjedtek el széles körben, pedig a 20-as évektől kezdve O. STOCKER és H. WALTER kutatásai magyarországi fajokon ígéretes eredményeket hoztak. Ezen kívül a páfrányfajok szárazságtűrésének kutatását is elhanyagolták hazánkban. A levelek vízhiányának alakulásáról terepen, illetve a levél paraméterhányadosokról alig vannak adatok Magyarországról. Ebből a szempontból jelen dolgozat egy kezdeti, első lépésnek számító, néhány páfrányfaj jellemzőit próbálja megadni az előbbiektől értelmében kezdeményező szinten.

A vizsgálatok modellnövényei a közép-európai édesgyökerű páfrányok (*Polypodium vulgare* agg.) Magyarországon előforduló kisméretű fajtái, melyek poliploid sorozatot alkotnak. Régóta ismert a poliploidia és a hibridizáció szerepe a növények fajképződésében és a stressztűrő-képesség alakulásában – mind a kultúrnövények, mind a vadon termő növények körében – többek között ezért választottuk ezt a fajkomplexet a vizsgálatokhoz. Ugyanakkor azt is feltételezzük a poliploid sorozat névadó tagjáról (*Polypodium vulgare* L.), hogy képes szabályozni a víztartalmát (tehát homoiohidrikus), azonban hosszabb ideig tartó szárazság hatására az edződés során a poikilohidrikus fajokra jellemző tulajdonságokat is mutathat egy növekedési időszakon belül. Ezt az alkalmazkodási típust másodlagos poikilohidriának nevezik és ennek szélesebb körű előfordulását feltételezzük, akár a zárvatermő növények körében is.

A fentiek értelmében a következő feladatokat terveztük meg:

◆ Célunk a vízhiány maximumának megállapítása volt, ami terepen előfordulhat aszályos időszakban. Ezen kívül a vízhiány és a paraméterhányadosok alakulása a különböző termőhelyeken és értékeik összehasonlítása száraz és csapadékos időszakokban. A vizsgált *Polypodium* populációk mellett bevontuk a vízhiány vizsgálatokba a poikilohidrikus *Asplenium ceterach* tetraploid citotípusát is összehasonlításképpen. Így ellenőriztük azt, hogy van-e különbség a fajok között, illetve ugyanazon faj különböző termőhelyeken növekvő populációi között a fent említett paraméterekben.

◆ Arra is kerestük a választ, hogy az említett mutatókkal mennyire jellemezhető a levelek kiszáradástűrése, ha egymás függvényében is értékeljük ezeket az aktuális értékeik alapján, mert a szakirodalom az

átlagértékek elemzésére teszik a hangsúlyt, és a terepi vízhiány értékek függvényében is ritkán elemezték a levél paraméterhányadosokat.

◆ A dolgozat első részében pedig a *Polypodium vulgare* s. lat. kisleveles morfológiai összehasonlítását végeztük el több termőhelyi populációban, hogy nagy biztonsággal el lehessen különíteni a fajokat olyan esetekben is, ha nincs lehetőség a citológiai vizsgálatokra vagy a kromoszómaszám megállapítására. Erre azért is volt szükség, mert Magyarországon még nem teljesen feltárt a citotípusok elterjedése, lokális populációikról pedig alig vannak ismereteink. Ezen kívül a fajok azonosítása nehézségekbe ütközik, hiszen fajkomplexről, tehát hibrid és szülőfajokról van szó, ezért a fentebb említett morfológiai vizsgálatokhoz először szükséges volt a kromoszómaszámokat megállapítani több termőhelyről. Ezek alapján lehetett a morfológiai elemzéseket kiterjeszteni olyan termőhelyekre is, ahonnan nem mindegyik lokális populációról áll rendelkezésre citológiai adat. Ugyanakkor a morfológiai és előfordulás adatok alapján választottuk ki azt a néhány nagyobb méretű *Polypodium* sp. populációt, melyek ennél fogva alkalmasak voltak a kiszáradástűrési mértékének jellemzésére a fentebb említett gravimetriás módszerekkel. Az előfordulási adatok értelmezéséhez az élőhelyek vázlatjainak kémhatását, a CaCO_3 , a szerves anyagok, és az ásványi elemek mennyiségét is megmértük.

◆ Végül a levelek hosszúságának és szárazsúlyának kapcsolatát is elemeztük és felhasználtuk a populációk életstratégiájának meghatározásához a többi említett mutatóval és az előfordulási adatokkal együtt.

2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1. A poliploidia és a hibridizáció szerepe a páfrányokban

A poliploid növények testi sejtjeiben 2-nél több kromoszóma-szerelvény (genom) van a sejtmagban, a diploidokéban lévő kettő helyett. Ebből az következne, hogy a poliploid fajokat magas kromoszómaszámok jellemzik, ami igaz is az alacsonyabbrendű növényekre, így a páfrányokra. Köztudott, hogy a zárvatermő fajoknál általában alacsonyabb a kromoszómaszám átlaga ($n = 15,99$), mint az izospórák páfrányok esetén ($n = 55,27$) (in: MOHAY 1979). A kromoszómák száma a zárvatermők testi sejtjeiben gyakorlatilag 50-nél kevesebb (KNABEN 1961). Ettől függetlenül a zárvatermő növények körében is jelentős a poliploidia előfordulása. A poliploidia ugyanis nem feltétlenül eredményez magas kromoszómaszámot, mert ez a növénycsoport evolúciós értelemben sokkal fiatalabb a páfrányoknál. A harasztok és így a páfrányok ősiségét a magas kromoszómaszámok és a poliploidia nagy gyakorisága is alátámasztja. A legnagyobb eddig ismert kromoszómaszám az *Ophioglossum reticulatum*-ra ($2n = 1260$) jellemző (LÖVE és KAPOOR 1967).

Korábbi becslések szerint a virágos növények 30–35 %-a (STEBBINS 1950), illetve a zárvatermők 40 %-a (SOLBRIG 1971), a páfrányok és rokonaik pedig 44 %-a poliploid eredetű (VIDA 1976). Újabban már a zárvatermők 80 %-át és a páfrányok 95 %-át tartják poliploid eredetűnek (MASTERSON 1994 cit. LEITH és BENNETH 1997). Az említett szerzőpáros foglalta össze azokat az új molekuláris módszereket, amelyekkel nagyobb ploidia-szintet állapítottak meg több fajnál, mint a hagyományos módszerekkel.

A nagymértékű előfordulás is már önmagában alátámasztja a poliploidia jelentőségét a növényvilág evolúciójában, különösen az ún. allopoliploidia játszik nagy szerepet a növények fajképződésében. Az allopoliploidia a genetikailag különböző diploid fajok genomjainak kombinációja, mely genomok két vagy több különböző fajból vagy nemzetségből erednek. Ennek jelentősége a páfránycsoportban nagyarányú előfordulásából is látszik: az eddig vizsgált európai páfrányflóra közel 50 %-a allotetraploid (REICHSTEIN és KRAMER 1984). A mérsékelt égövi területek (Anglia, Magyarország, Észak-Amerika, Új-Zéland) páfrányflójában a poliploidia előfordulása közel azonos, 52–54

%-ig terjed (WALKER 1979), tehát ezek nagy része allotetraploid eredetű. A poliploidia jelentősége abban is megmutatkozik, hogy köztudottan a legtöbb fontos kultúrnövény poliploid eredetű és a nemesítésben kiterjedten alkalmazzák a poliploid vonalakat, származékokat.

FELFÖLDY (1948) szerint a poliploidiáról akkor beszélhetünk, ha rendszerint egy nemzetségbe tartozó, közel rokon fajok kromoszómaszámai egymásnak, illetve egy alapszámnak a többszörösei, de ezzel az értelmezéssel a poliploid sorozat fogalmát is meghatározta.

A poliploid-komplexek vizsgálata során különféle hipotéziseket állítottak fel a poliploidia és az elterjedés, a tengerszint feletti magasság, az ökológiai tűrőképesség, vagy az adott növényfajok biológiája, biokémiája stb. között. Egyes elméletek általánosíthatók az egész növényvilágra, míg mások csak bizonyos növénycsoportokon belül értelmezhetők. Továbbá, a poliploidia megoszlása változatos a nemzetségek és a családok között, valamint a különböző földrajzi területeken. A stressztűrő képesség javulása és a poliploidia között is számos esetben találtak összefüggést.

Kezdetben HAGERUP és TISCHLER (in: STEBBINS 1956, SIMON 1972) azzal próbálták magyarázni az előbbieket, hogy a poliploid fajok jobban elviselik az abiotikus stresszhatásokat, mint diploid rokonaik. LÖVE és LÖVE (1957) az arktikus területek, a tengerszint feletti magasság (LÖVE és LÖVE 1967) és a poliploid növények előfordulása között talált pozitív kapcsolatot elsősorban virágos növényeknél. Mások viszont ellentmondó eredményeket kaptak ezzel kapcsolatban, erről többen adnak összefoglalót (pl. FELFÖLDY 1948, 1956, 1971, KNABEN 1961, SIMON 1972, VIDA 1973, GOTTSCHALK 1976, WALKER 1979). Végül arra az eredményre jutottak, hogy a körülmények szélsőségesé válása nem biztos, hogy magával vonja az adott fajra jellemző kromoszóma készlet sokszorozódását. Ráadásul az északi területeken általános a vegetatív szaporodási forma, aminek jelentős szerepe van a poliploidia fenntartásában.

Mindezek ellenére FAVARGER (1967 cit. SIMON 1972) szerint a poliploidok elterjedése sokkal jelentősebb, mint a megfelelő diploidoké, azaz nagyobb expanzióval rendelkeznek. MANTON (1950) arra a következtetésre jutott – fajgazdag páfránynemzetségek tanulmányozása során –, hogy az újonnan keletkező poliploidok részlegesen kiszorítják az alacsonyabb kromoszómaszámú őseiket a vizsgált flórákban. STEBBINS (1956) poliploid fűfajok esetén mutatott ki hasonló jelenséget. Ezek

napjainkban is igazolható megállapítások. KOTT és BRITTON (1982) a *Polypodium virginianum* fajkomplex tagjai közül a legmagasabb ploidiaszintű taxon nagyarányú elterjedését tapasztalta Ontario területén. Általános tendenciát mégsem lehet megadni a poliploid fajok földrajzi elterjedésére a sok ellentmondó adat miatt. Egy fajkomplexen belül azonban már gyakran érvényesül a poliploid fajok fölénye a diploidokéval szemben, ahogy a fenti példák is mutatták. Összefoglalva, a poliploidia önmagában nem mindig biztosítja az így keletkezett új faj életképességét, ez az összekerülő genomok kölcsönhatásától is függ (VIDA 1973).

GOTTSCHALK (1976) több esetet említ azzal kapcsolatban, hogy egy fajkomplex poliploid tagjai jobban alkalmazkodtak a száraz körülményekhez. Az allopoloid eredetű taxonok különböző ökológiai igényű fajok genomjait tartalmazzák, ezért több esetben nagyobb az alkalmazkodóképességük (BELEA 1986). A poliploid fajok olyan élőhelyeket is meghódíthatnak, melyek a diploidok számára nem elérhetőek (SIMON 1972, GOTTSCHALK 1976). Az utóbbi megállapítás abból a felismerésből származik, többek között STEBBINS kutatásai alapján, hogy a poliploid fajok geológiailag újabb területeken fordulnak elő, mint diploid őseik. Ennek az lehet az oka, hogy a poliploidok kevésbé képesek alkalmazkodni a diploid szülők élőhelyeihez. SIMON (1982) a poliploid fajok gyorsabb terjeszkedőképességét mutatta ki a kultúrhatások miatt elpusztult vegetációjú területek újrafüvesedése esetén.

A fenti ismeretek összefoglalására, általánosítására a következő megállapításokat tehetjük. A fajon belüli poliploidia egy faj ökológiai plaszticitását szembetűnően bővíti (GOTTSCHALK 1976). SIMON (1972) összefoglalóan megállapítja, hogy a poliploidok bizonyos többlettel rendelkeznek, amelyet élettani tulajdonságaik, új területek meghódításának a képessége támasztanak alá. MASON és STOUT (1954) cit. SIMON (1972) is élettani szempontból vezették le általánosításukat. A poliploidia szerintük olyan genetikai mechanizmus, amely fiziológiai különbségeket indukál, ami lehetővé teszi, hogy az újonnan létrejött poliploid egyedek vagy populáció új környezetet, területet hódítson meg. Végül többen egyetértenek abban, hogy a poliploid fajok kiszélesedő ökológiai potenciálja tulajdonképpen azt jelenti, hogy a környezeti tényezők szélsőséesebb értékeit képesek elviselni ezek a taxonok. Ezt az összefüggést már korán sikerült kimutatni Magyarország területéről is (GYÖRFFY 1941, 1942, FELFÖLDY 1948). Majd SIMON (1972, 1982) több hazai társulás vizsgálatakor is erre az eredményre jutott.

Régebben úgy tartották, hogy a poliploid fajok csökkent kapacitással rendelkeznek új genotípusok létrehozására. A többszörös genom pufferozó hatása ugyanis letompítja a mutáció és a rekombináció hatékonyságát, hogy új adaptív komplexek alakuljanak ki a poliploid fajok populációiból a diploidokéhoz képest (STEBBINS 1971). Ez az elmélet azon a logikus feltételezésen alapult, hogy a diploid és poliploid genomokra kb. egyenlő mértékű mutációs ráta jellemző. Ehhez kapcsolódott a poliploidok feltételezett uniformitása, ami olyan szélsőséges állásponthoz is vezetett, hogy a poliploid fajok evolúciós zsákutcák (WAGNER 1970). STEBBINS (1980) abban látta a poliploid fajok további fejlődését az evolúció során, hogy hibridizációval tovább növelhetik kromoszóma állományukat a rokon diploid fajokból származó genetikai diverzitás megtartása mellett.

Az új, molekuláris módszerek alkalmazásával más megvilágításba került a poliploid fajok evolúciós potenciálja. SONG et al. (1995) RFLP (*Restriction Fragment Length Polymorphism*, restrikciós fragmenthosszúság polimorfizmus) analízissel mutatta ki szintetikus poliploid növényekben, hogy rövid idő alatt jelentős genetikai diverzitás alakulhat ki ezekben a vonalakban. A magas kromoszómaszámok kialakulásának okait is elemezték a páfránycsoportban. A gélelektroforétikus vizsgálatok során arra a következtetésre jutottak, hogy a magas kromoszómaszámok ismétlődő poliploidizálódással jöttek létre és ezt a folyamatot gének kikapcsolása, „elhallgatása” (*gene-silencing*) kísérte (in: NEUROTH 1996). Ebből viszont következik a további fajképződés lehetősége még poliploid szinten is. SOLTIS és SOLTIS (1995) közöl összefoglaló tanulmányt erről. A gének kikapcsolásának folyamata izoláló mechanizmust alakíthat ki egy allopoloid faj közösségeiben, ami elősegíti a divergens evolúciót az allopatrikus populációkban. Ez úgy történhet, hogy adott két populáció mindegyikében ugyanazon gén reciprok allélje hallgat el, így ezekből a populációkból új fajok alakulhatnak ki (BARRINGTON et al. 1989, WERTH és WINDHAM 1991). Ha két ilyen populáció egyedei kereszteződnek egymással, akkor csökkent fertilitású hibrid sporofiták jöhetnek létre, ami pedig abortív spórák termelődését vonhatja maga után (WERTH és WINDHAM 1991).

A defektes spórák termelődése egyébként két közel rokon faj kereszteződésekor létrejött utódnemzedék sterilitásának a következménye. A sterilitás azonban megszűnhet az ún. hirtelen fajképződés (*abrupt speciation*) során, amikor spontán megkettőződhet a kromoszómák száma, és így új faj keletkezhet. A kromoszómaszám megkettőződéssel a haploid

spóráképzéskor, a meiózis során mindegyik kromoszómának már van homológ párja, ezért fertilis, új faj jöhet létre. Ezt másodlagos speciációnak nevezik (GRANT 1981, HAUFLER 1997). Az említett folyamatot többen igazolták (lásd később). Tehát ismerünk steril és ugyanakkor fertilis hibrid eredetű alloplloid páfrányfajokat, utóbbinál a magasabb ploidia-szint ellenére sem szűkülnek le a további speciáció lehetőségei (pl.: gének elhallgatása), amire HAUFLER (1997) a harmadlagos speciáció elnevezést ajánlja.

Mi a jelentősége a fertilis alloplloid fajokon kívül azoknak a hibrid taxonoknak, amelyeknél nem játszódtott le a fertilitás kialakításához szükséges kromoszómaszám duplázódás? Ehhez először a hibrid fogalmát kell tisztázni. STEBBINS (1980) szerint eltérő alkalmazkodóképességű és többé-kevésbé elkülönült populációkhoz tartozó egyedek kereszteződéséből származó heterozigóta utód a hibrid. HAUFLER et al. (1995) általánosabban fogalmaz és gyakorlati szempontból még értelmezhetőbb a meghatározása: a hibridizáció azonnal homogenizál két szétvált és különböző vonalat, és egy harmadikat hoz létre. STACE (1975) szűkebb értelmezésében a hibrid két különböző faj vagy alfaj kereszteződésének F_1 generációja.

Az európai páfrány hibridek teljesen vagy majdnem sterilek, mindegyik *de novo* ott keletkezett, ahol tenyészik (REICHSTEIN 1981, BARRINGTON et al. 1989). A sterilitás abból ered, hogy a kereszteződéssel egyesített eltérő genomok nem képesek párosodni a meiózis során, és az utódsejtekben (végső soron a keletkező spórákban) a kromoszómák egyenlőtlenül oszlanak meg.

A hibrid taxonok újra és újra létrejöhetnek a divergens evolúcióval kialakult fajokkal ellentétben és így mesterségesen is előállíthatóak, függetlenül attól, hogy steril vagy fertilis (WAGNER 1969). Szerinte a hibridek legfontosabb szerepe az, hogy köztes alakok, így bizonyos „üres tereket” (*gap*) tölthetnek ki, új specializációk nem jelennek meg. A steril alakoknak „0 jövőt” jósol evolúciós értelemben. A tudományos névre azonban van létjogosultságuk, hiszen a steril hibridek ugyanolyan általánosak lehetnek a természetben, mint a fertilisek (WAGNER 1966). Továbbá, rendelkeznek azokkal a kritériumokkal, amelyek az evolúciós értelemben használt fajfogalomra jellemzőek: térbeli, időbeli entitások, sajátos evolúciós történeti háttérrel (BARRINGTON et al. 1989). Sőt, a szülőfajokat is kiszoríthatják azon az élőhelyen, ahol keletkeztek

(STEBBINS 1971), ezen kívül nagyon sok közülük függetlenül reprodukálódik a szülőfajoktól (BARRINGTON et al. 1989).

A hibrid állapot elsődlegesen a köztesség alapján állapítható meg (széles körű példák a páfrány fajokra: WAGNER 1963). Ahol két faj együtt fordul elő, és olyan egyedeket találunk, amelyeknél szabálytalan módon kombinálódnak a két faj bélyegei, nincs okunk elvetni a hibrid eredetet (WAGNER és CHEN 1965). Valójában sok esetben mégsem kifejezetten köztes típusúak, mivel a morfológiai bélyegek közül némelyik intermedier öröklésmenetű, mások kifejeződésén viszont valamelyik szülőfaj dominanciája érvényesül (BELEA 1989).

A steril hibrid növények érett spóratokjaikban gyakran tartalmaznak az abortív spórák halmaza mellett redukálatlan kromoszóma számú ún. diplospórákat, melyek keletkezése a restitúciós sejtmagképződés során megy végbe. A spórákból fertilis, dupla kromoszómaszámú sporofitonok fejlődhetnek. Ezt a jelenséget igazolta többek között LOVIS és REICHSTEIN (1968 a, b) a diploid steril *Asplenium*×*protoadulterinum* esetén. PINTÉR (1980) *Polystichum*×*bicknelli* triploid hibrid egyedekből steril, hexaploid növényeket nevelt fel a diplospórákból. A páfrányok fajképződési folyamatairól VIDA (1985) közölt összefoglaló tanulmányt, a magyarországi eredményeket is szervesen beépítve a saját és munkatársai kutatásai alapján. A virágos növények körében is megfigyelték ezt a jelenséget (DARLINGTON 1963, EHRENDORFER 1993). Az allotetraploid fajok keletkezése ezen a módon gyakori a növényvilágban (WAGNER 1966).

Az így létrejött fertilis hibrid visszakeresztezhető valamelyik szülővel, ahogyan rendes esetben önmagával. Ha egy helyen mindkét szülőfaj jelen van, akkor a sterilis és a fertilis hibrid taxonok képződésén túl, különböző citotípusok jöhetnek létre (WAGNER 1966). Általában a visszakeresztezéssel létrejött egyedek a kiindulási szülőfajokhoz állnak közel. Az effajta hálózatos (*reticulate*) evolúcióra több példát is találtak különböző páfránynemzetségekben (*Botrychium*, *Dryopteris*, *Polystichum*, *Polypodium* és mások). A steril hibrid fajoknál viszont csak néhány esetben sikerült igazolni új allopoloid faj keletkezését a spontán kromoszómaszám duplázódással (lásd fentebb). Általában a steril hibrid, mint genetikai gát szerepel, mivel a visszakeresztezések is sterilek, nem alakít ki génáramlást a két szülőfaj között, így faj átmenetekről nem beszélhetünk a szülőfajok között (VIDA 1963 a, BARRINGTON et al. 1989).

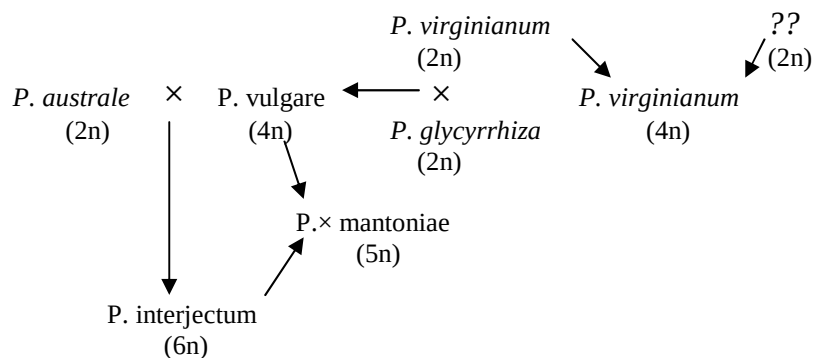
Ezt a rekurrens poliploidizáció oldhatja fel, azaz a fentebb elemzett fertilis hibrid képződés ad rá alkalmat (BARRINGTON et al. 1989).

2.2. A *Polypodium vulgare* agg. rokonsági kapcsolatai

A *P. vulgare* s. lat. fajkomplex, diploid és poliploid citotípusok csoportját foglalja magába, amelyek poliploid sorozatot alkotnak és a fentebb elemzett hálózatos evolúció során alakultak ki. MANTON (1951), MANTON és SHIVAS (1953) először közölt eredményeket az Észak-Amerikában elterjedt *Polypodium virginianum* agg. tagjairól. Majd további ploidia-szinteket fedeztek fel Európában és észak-amerikai populációkban, bár ezeket a ploidia-szinteket levélmorfológiai bélyegek alapján nehéz volt elkülöníteni. SHIVAS (1961 a, b) keresztezte a komplex elemeit egymással és citotaxonómiai módszerekkel derített fényt a rokonsági kapcsolatokra (1. ábra). Majd morfológiai bélyegeket próbált kapcsolni a különböző ploidia-szintekhez, így az európai *Polypodium* fajok morfológiai leírását is nagy biztonsággal végezte el.

LLOYD és LANG (1964), valamint KOTT és BRITTON (1982) az észak-amerikai citotípusok taxonómiáját kutatták, amelyek során kiderült, hogy két fő fajkomplex található Amerikában: a *P. virginianum* L. és a *P. glycyrrhiza* DC. EATON. A parafízisek jelenléte vagy hiánya bizonyult a komplexek legjobb elválasztó bélyegének. A parafízisek megtalálhatók a spóratokok között a *P. virginianum* csoportban, illetve ezek a képletek nem fordulnak elő a *P. glycyrrhiza* komplex tagjaiban. Európában nem az említett fajcsoportok fordulnak elő, hanem a *P. vulgare* poliploid sorozat három citotípusa, az $n=37$ haploid kromoszómaszámú diploid *P. australe* FÉE (*P. cambricum* L.), a tetraploid *P. vulgare* s. str. L. ($n=74$), valamint a hexaploid *P. interjectum* SHIVAS ($n=111$).

Molekuláris vizsgálati módszerekkel, elsősorban izoenzim mintázatok alapján is tanulmányozzák az édesgyökerű páfrányok citotípusait, mivel a hagyományos bioszisztematikai vizsgálatok önmagukban már nem elegendőek a komplex rokonsági kapcsolatainak mélyebb feltárásához. HAUFLER et al. (1995) izoenzim analízise szerint a *P. vulgare* szülőfaja a diploid *P. virginianum* helyett egy másik diploid taxon, a *P. sibiricum* SIPLIVINSKI. Ez a diploid citotípus egyúttal a tetraploid szintű *P. virginianum* egyik szülőfaja is. A *P. vulgare* s. str. populációiban feltárt gének kikapcsolása azt is jelezheti, hogy ennek a fajnak sokkal ősbibb az eredete, mint a komplex többi tagjának (HAUFLER et al. 1995).



1. ábra A *P. vulgare* komplex rokonsági kapcsolatai SHIVAS (1961 a) alapján. Az általunk vizsgált taxonok kivastagítva szerepelnek az ábrán.

A komplex az említett szerzők által megszerkesztett hálózatos-*reticulate* evolúciós modellje az 1. mellékletben látható.

2.3. A *Polypodium vulgare* fajkomplex jellemzése

MANTON (1950) mutatta ki, hogy a mérsékelt égövi édesgyökerű páfrányok poliploid sorozatába a fentebb említett három európai citotípus tartozik, di-, tetra-, és hexaploid szinten sajátos morfológiai és ökológiai jellemzőkkel. Elterjedésük súlypontja az északi félteke mérsékelt égöve, így Európa nagy részén mindhárom citotípus megtalálható. JALAS és SUOMINEN (1972) alapján foglaljuk össze a taxonok földrajzi elterjedését. A diploid faj (*P. australe*) Európában csak mediterrán és részben atlanti területeken él, a legdélebbi (mediterrán) elterjedésű a három taxon közül; míg a tetraploid *P. vulgare* Európa legészakibb részein (Svédország, Finnország) is elterjedt. A hexaploid *P. interjectum* a diploid fajhoz hasonlóan mediterrán elterjedésű, de Közép-Európa kontinentális részein is megtalálható (SHIVAS 1961 b, NEUROTH 1996). Magyarország területéről elterjedési adatokat VIDA G. közölt citológiai alapon, aki a fajkomplex bioszisztematikáját is feltárta. Hazánk területén a tetra- és a hexaploid citotípust, mint szülőfajokat, és a steril, pentaploid hibridet (*P. x mantoniae* ROTHMALER) mutatta ki VIDA (1965). A tetraploid *P. vulgare* s. str. az Alföld kivételével gyakori, a hexaploid *P. interjectum* jóval kevesebb helyről ismert (SIMON 1992). A diploid faj meglétét hazánkból eddig még nem közölték, mivel a három faj közül ez a legdélebbi elterjedésű.

A *P. vulgare* fajkomplex tagjainak elkülönítése kezdetben jelentős taxonómiai problémát okozott. Ez abból adódott, hogy a komplex tagjai között steril és fertilis allopoloid hibrideredetű fajokat is találunk. Kimutatták, hogy a *P. interjectum* kromoszómaszám duplázódással keletkezett a *P. vulgare* és a *P. australe* közötti steril, triploid hibridből (MANTON 1950). Érdekesség, hogy az említett steril hibrid termőhelyén még nem találtak az abból képződött *P. interjectum* egyedeket (NEUROTH 1996). Feltételezik, hogy a *P. interjectum* Európában a jégkorszak idején keletkezhetett – a kiindulási fajok populációinak szimpatrikussá válásával –, és valószínűleg többször létrejött (DOSTÁL 1984). A hazánk területén is megtalálható pentaploid $P. \times mantoniae$ esetén még nem bizonyították, hogy a természetben fertilis, megkettőződött kromoszóma számú, dekaploid utódnövények jöhetnek létre ebből a steril taxonból (NEUROTH 1996). Tehát a visszakereszteződések elvi lehetősége adott, és az említett hibridek köztes jellege is homályosítja a fajok morfológiai határait, ezért napjainkban is gondot okoz a citotípusok elkülönítése.

FUTÓ (1905) ismerte fel, hogy a spóratokok megvastagodott sejtjeinek száma (annulusz sejtszám) alapján jól elkülöníthető egymástól a *P. vulgare* és a *P. australe* (*P. vulgare* γ *serratum* WILLD.). MANTON (1950) hasonló eredményekre jutott és később is fontos határozó bélyegnek tartották ezt a sejtszámot (SHIVAS 1956, 1961 b) a *P. vulgare* komplex tagjainak elválasztására. Az elkülönítési nehézségek és így a komplex taxonjainak faji rangra emelése azonban már ekkor problémát okozott. MANTON (1950) és SHIVAS (1961 a) ezért citotaxonómiai módszereket ajánlott a taxonok elkülönítésére (lásd 1. 2. pont), többek között a spóraanyasejtek meiózisának vizsgálatát vagy a steril hibrideket jelző abortált spórák képződését. Ezt a technikát ma sem kerülhetjük ki, ezért a taxonómiai munkák általában a vizsgált populációk kromoszómaszámainak megállapítása után próbálják a morfológiai bélyegeket a különböző ploidia-szintekhez kapcsolni.

A másik fontos határozóbélyeg a spóratokok közötti parafízisek jelenléte vagy hiánya. WAGNER (1964) és OGURA (1972) alapján a parafízisek egyik csoportja a nem kifejlődött spóratokok maradványai. Többen hangsúlyozták ennek jelentőségét, például a fentebb már említett szerzők (LLOYD és LANG 1964, KOTT és BRITTON 1982). MANTON (1950) kimutatta, hogy az európai édesgyökerű páfrányok közül csak a diploid (*P. australe*) fajra és az észak-amerikai fajkomplexekre jellemző az említett képlet előfordulása. A parafízisek jelenlétét tovább vizsgálták és a kezdeti

eredmények ellenére ellentmondó adatok találhatók az irodalomban a *P. vulgare* agg. tagjaival kapcsolatban. Például DOSTÁL (1984) már a *P. vulgare* esetén parafízis jellegű soksejtű fonalakról ír, míg a hexaploid citotípus egyedeiben szerinte már található parafízis, ha nem is általánosan. NEUROTH (1996) mindkét említett szülőfaj és a steril *P. × mantoniae* általános jellemzőjének tartja a parafízisek előfordulását. Sőt, az elágazódások típusa szerint osztályozta a parafíziseket, az elágazódások hosszát is mérte, így elkülönítő bélyegként használta ezeket a képleteket. Korábban LENSKI (1962) nem tudott meghatározni egyes *Polypodium* egyedeket, mert akkor még nem volt ismert, hogy a parafízisek az említett taxonokban is előfordulnak. Valószínűleg a különböző területekről származó minták különbsége az oka ennek, tehát gyanítható, hogy a környezeti tényezőknek is szerepe lehet a képlet kialakulásában.

A spóratokok másik jellemző bélyegére, a vékony falú sejtek számára (alapi sejtszám) sokáig nem terelődött figyelem, ennek jelentőségét ROBERTS (1980) hangsúlyozta, annak ellenére, hogy LENSKI (1964) alkalmazta elsőként. A taxonómiai munkák jellegüktől fogva nagy területről begyűjtött mintákkal foglalkoztak, ezért is nehéz a határozás terepen, vagy lokális populációkban. A terepi határozás megkönnyítésére a kromoszómaszám megállapítások mellett olyan bélyegeket érdemes vizsgálni, amelyek jól korrelálnak a ploidia mértékével. Az annulusz sejtszámról kiderült, hogy nagy területről begyűjtött minták esetén sem különíthetők el nagy biztonsággal a citotípusok (ROBERTS 1970, ZENNER 1972, NEUROTH 1996), azonban az előbb említett alapi sejtszám már megfelelő az elválasztásra (NEUROTH 1996). ROBERTS (1980) észrevételeit az alapi sejtszámmal kapcsolatban nem tesztelték conspecifikus populációkban, vagy a különböző fajok helyi populációi szintjén. Tehát az eddig felvetett lehetőségeket, azaz a bélyegek alakulását érdemes tovább vizsgálni.

Az eddig említett szerzők és mások (LENSKI 1964, BENOIT 1966, ZENNER 1972) is azt találták, hogy a komplexben a ploidia mértékével a spórák és a sztómák hossza korrelál a legjobban a citotaxonómiai módszerek mellett. Ez már régóta ismert volt az irodalomban, a sejtnagyság és a ploidia fok közötti kapcsolatot LAWTON (1932 cit. BARRINGTON et al. 1986) figyelte meg a páfrányoknál. Azóta több páfrány nemzetségben megfigyelték ezt az összefüggést, magyarországi adatokat VIDA (1965, 1973) közöl erről. Természetesen zárvatermő növények körében is hasonló a helyzet, hazánk területéről már ÚJHELYI és FELFÖLDY

(1948) is a sztóma hossz méretet használta a ploidia fokának kimutatására *Sesleria sadleriana* alfajok esetén. Az említett összefüggésről citogenetikai kézikönyvek közölnek összefoglalót (pl. SUTKA 1980). Egyes páfrány fajkomplexeken belül BARRINGTON et al. (1986) vizsgálta részletesen a sejtméret és a ploidia mértéke közötti kapcsolatot. Az 1. táblázatban foglaltuk össze néhány fontosabb irodalom adatait a *P. vulgare* fajcsoport tagjainak spóra hosszáról, valamint a spóratokok annulusz és alapi sejtszámáról. A sztómaméret megnagyobbodását is többen kimutatták a kromoszómaszám növekedésével ebben a fajkomplexben (pl. LENSKI 1964, BENOIT 1966, ZENNER 1972, NEUROTH 1996).

A sztómák hossza pedig jól használható a steril hibridek esetén, mivel a szabálytalan alakú spóráik miatt még nem vizsgálták a spórák hosszát ezekben a taxonokban (BARRINGTON et al. 1986). A *P. × mantoniae* morfológiai jellemzőiről keveset tudunk. SHIVAS (1956) az annulusz és alapi sejtszámok alakulását vizsgálta mind a mesterségesen létrehozott mind a természetben megtalálható hibrid egyedeknél. ZENNER (1972) a sztómák hosszát is vizsgálta nagy területről származó átlagminta esetén, ugyanígy járt el NEUROTH (1996) is.

Az eddig elemzett túlnyomórészt reproduktív bélyegeken kívül más morfológiai ismérveket is próbáltak használni a komplex tagjai elkülönítésére. Ezek közül a rizóma pikkelyszőrök hosszát és alakját tanulmányozta SHIVAS (1962). Megállapította, hogy csak statisztikai vizsgálat segítségével lehet elválasztani ezek alapján a taxonokat, tehát ez a jellemző, mint megerősítő bélyeg szerepelhet.

Ugyanez mondható el a levél erezet másodlagos elágazódásainak számáról, bár FUTÓ (1905) nyomán a taxonok különböznek ebben a bélyegben. Ennél a jellemzőnél nem hagyható figyelmen kívül a környezeti tényezők hatása. A növények egyik morfológiai alkalmazkodása a szárazsággal szemben a levél erezet sűrűségének növekedése (LARCHER 1984). A levél méretei és alakja nem alkalmasak a komplex citotípusainak elkülönítésére (NEUROTH 1996), bár a levelek alakja jellemző a szülőfajokra, és ezt általában meg is említik. A levélalak állandóságát, a termőhelyi különbségek befolyásoló hatását azonban kevés alkalommal ellenőrizték, pl. fajon belüli populációkban. FERNANDES (1968) a *P. azoricum*, a *P. australe*, és a *P. vulgare* egyedek között talált különbséget a levél méretek alapján.

1. táblázat A *Polypodium vulgare* fajkomplex tagjainak spórahossza, a spóratokok annulusz és alapi sejtszáma az irodalomban közölt adatok alapján.

P. australe	P. vulgare	P. interjectum	Szerzők
A spórák hossza (µm)			
< 74 96 – 86.5 $62 \leq \bar{x} \leq 80$ - - -	< 70 54 – 66(74) ≤ 70 60 – 75 47-70 < 70	> 74 - ≥ 68 75 – 90 70-98 > 70	SHIVAS (1962) BOBROV (1964) ZENNER (1972) DOSTÁL (1984) CRANČARA (1988) ADLER ET AL. (1994) NEUROTH (1996)
(51)58 – 65(77)	(48)56 – 68(73)	(61)68 – 75(84)	
Annulusz sejtszám			
6 4 – 6 ($\bar{x} = 5$) 4 – 7 2-6 ≤ 10 7 – 10	10-14 11 – 13 ($\bar{x} = 12$) (7)10 – 14(17) - > 10 > 10 (7)11 – 14(18) 10 – 14(20) (9)10-14(18) (7)10-14(17) (8)11 – 15(17)	- 8 – 10 ($\bar{x} = 9$) (3)7 – 10(13) - ≤ 10 < 10 (49) – 10(13) (4)6 – 12(20) (4)6-9(11) (4)7-9(13) (5)7 – 12(14)	FUTÓ (1905) MANTON (1950) SHIVAS (1962) BOBROV (1964) ZENNER (1972) BADRE ÉS PRELLI (1978) ROBERTS (1980) DOSTÁL (1984) CRANČARA (1988) JERMY ÉS CAMUS (1993) ADLER ET AL. (1994)
Alapi sejtszám			
$\geq 2,5$ - - -	≤ 2 0 – 1 1 1 (3) (0) 1 (3)	$\geq 2,1$ 2 – 4 2 – 3 2-5 (2) 3 (4)	ZENNER (1972) ROBERTS (1980) DOSTÁL (1984) JERMY ÉS CAMUS (1993) ADLER ET AL. (1994) NEUROTH (1996)
(2) 3 (5)			

KOTT és BRITTON (1982) a *P. virginianum* fajkomplexben mutatott ki elkülönülést a levélhosszúság és szélesség arányában. BADRE ÉS PRELLI

(1978) ugyanezt Franciaország területén vizsgálta az európai *P. vulgare* fajcsoportban.

A tárgyalt morfológiai bélyegekkel a következő flóraművekben is találkozunk: ADLER et al. (1994), ČRANČARA (1988), VALENTINE és MOORE (1993).

FUTÓ (1905), MANTON (1950) és SHIVAS (1961 a, b) alap kutatásai nyomán ma már elfogadott a három citotípus faji rangon való elkülönítése. A morfológiai és citotaxonomiai bélyegeket együtt alkalmazva elkülöníthetők a taxonok egymástól, eltérő az életciklusuk, különböző ökológiai igényeik és önálló földrajzi elterjedésük van. Ennek ellenére egyes szerzők még alfajoknak tekintik őket (ROTHMALER és SCHNEIDER 1962, LENSKI 1964, KOEDAM et al. 1992) a fentebb ismertetett taxonomiai problémák miatt.

2.4. *A növények szárazságtűrése, különös tekintettel a vízhiányt átvészelő képességükre*

2.4.1. Alapfogalmak

2.4.1.1. A szárazságtűrés értelmezése

A szárazságtűrés fogalmát sok szerző próbálta meghatározni, de ezek a meghatározások igen különbözőek és sokban ellentmondanak egymásnak. A szárazságtűrés vagy a szárazság-rezisztencia (*drought resistance*) a növénynek az a képessége, amikor a száraz időszakban is fenntartja az életműködéseit. A szárazságtűrés fogalmat a legtágabb értelemben használja (LARCHER 1984). Ez a felfogás közel áll a szárazságtűrés kutatásának korai szakaszában a HÖFLER et al. (1941) által képviselt állásponthez. A szárazságtűrés mindazon tulajdonságok összessége, amelyek képessé teszik a növényeket száraz termőhelyen fennmaradni, és a száraz időszakokat túlélni (HÖFLER et al. 1941). MEYER et al. (1960) a túlélés képességére teszi a hangsúlyt, így az ő meghatározása szerint a szárazsággal szemben ellenálló az a növény, amely a száraz időszakot jelentős szövetkárosodás nélkül éli túl. BANNISTER (1970) a nagymértékű vízhiányt átvészelő képességet emeli ki a szárazságtűrő növényeknél. Ez a nézet elterjedt az irodalomban, de nem veszi figyelembe az agronómiai megközelítést, amely a termés mennyisége és minősége alapján vizsgálja ezt a kérdést. GENKEL (1951) szerint a kétféle megközelítés nem zárja ki egymást, mert a legtöbb esetben mind a vadon termő mind a termesztett

növények alkalmazkodásának eredménye, hogy aszályos időszakban is fennmaradnak, azaz szaporodó és termőképességüket megőrzik. Tehát szárazságtűrő az a növény, amelynek teljesítményét a vízhiány nem, vagy csak kismértékben befolyásolja (HOFFMANN 2001). Bizonyos kultúrnövény változatok sokkal produktívabbak száraz területeken, mint ugyanezen faj más változatai. Példák erre a búza durum és emmer változatai (MEYER et al. 1960). FEKETE (1981) kiemeli, hogy a kultúrnövényeknél az alkalmazkodásnak nem a szélsőséges esetei valósulnak meg, hanem egy állandó teljesítőképességről van szó időszakos vízhiány során is.

Fajonként, termőhelyenként, akár fajon belüli populációk között is különböző lehet az, hogy a szárazságot a növények milyen mechanizmusokkal és mekkora eredményességgel vészelik át (GENKEL 1951, LÖSCH 2001). A növények szárazságtűrő képességük alapján **két alaptípusra** különíthetők (LEVITT 1980, LARCHER 1984, FAHN és CUTLER 1992, FREY és LÖSCH 1998): a **1) kiszáradás késleltetése** (*desiccation avoidance, dessication retarding*) és a **2) kiszáradás tűrése** (*desiccation tolerance, dessication endurance*).

Az **első csoportba** tartozó növények a víztartalom vagy a vízpotenciál értékek nagyobb mértékű változásait, csökkenését késleltetik. A kiszáradás késleltethető minden olyan mechanizmussal, ami képessé teszi a növényt megfelelő szöveti víztartalom megtartására a szárazság ellenére. Ez összekapcsolható a növény morfológiájával, életformájával és fiziológiájával (vízraktározás, intenzív gyökérrendszer, párologtatás szabályozása, gyökér/szár arányának változása, ozmoreguláció stb.). Az edényes (*Cormophyta*) növények többsége ebbe a csoportba tartozik. Önálló, a környezettől független vízháztartás jellemzi őket, különböző szabályozási mechanizmusokkal rendelkeznek. WALTER (1960) nevezéktana szerint ezek a növények **homoiohydrikus** vízháztartásúak.

A **második csoportba** tartozó növények jelentős (extrém) vízhiányt, illetve negatívabb vízpotenciál értékeket és ezek gyors változásait képesek tolerálni jelentősebb szövetkárosodások nélkül. Ez a citoplazma nagymértékű kiszáradás toleranciáját jelenti. Az említett tulajdonságok általában nem jellemzőek a homoiohydrikus fajokra, ezért a két csoport közötti átmeneti esetekhez sorolhatók azok a homoiohydrikus fajok, melyek jelentősebb kiszáradás toleranciával rendelkeznek. Például FLORINETH (1974) jelentős kiszáradástűrő képességet mutatott ki *Stipa*

ericaulis BORB., *Stipa capillata* L. és *Festuca vallesiaca* SCHLEICH. állományokban. KEIM és KRONSTAD (1981) a kiszáradás elviselését és késleltetését egy csoportba foglalja a homoiohydrikus növényeken belül, ahogy a kultúrnövényekkel foglalkozó kutatók általában teszik (lásd a későbbiekben), így értelemszerűen a kiszáradás tolerancia mértéke nem akkora, mint FLORINETH (1974) esetében vagy LARCHER (1984) felfogásában. A kiszáradástűrő szélsőséges esete a poikilohydrikus növények WALTER (1960) nevezéktana szerint. Ez az alacsonyabbrendű növényekben fordul elő nagy számban, a zárvatermők körében néhány családra korlátozódik. Nem rendelkeznek a vízháztartás szabályozásához szükséges tulajdonságokkal, ezért száraz időszakban teljesen kiszáradnak, protoplazmájuk anabiótikus állapotba megy át. Nedves körülmények között ismét felélednek, életfolyamataik rövid idő alatt regenerálódnak, tehát vízháztartásuk nagymértékben a környezettől függ, annak vízellátását követi.

A homoiohydrikus növények között a kiszáradás tolerancia ritkán fordul elő, ezért a fajok különböző szárazságtűrési mechanizmusai – elsősorban – a kiszáradás késleltetésén alapszanak (LARCHER 1984).

Az efemer pulviterofitonokat és a geofitonokat, melyeknek rövid növekedési periódusuk van, LARCHER (1984) nem tekinti valódi szárazságtoleráns növényeknek, mert elkerülik a száraz időszakot azzal, hogy kiszáradástűrő magvak és évelő szervek formájában élnek túl ezt a periódust (*drought escaping*).

ARNON (1972) hasonlóképpen csoportosít, de a hangsúlyt a termesztési szempontokra teszi, így nem különíti el a kiszáradás és annak tolerálásának fogalmát. Agronómiai szempontból viszont jól használható a besorolása, ezért érdemes röviden kitérni rá:

Szárazságtűrő mechanizmusok a növényekben:

- a száraz periódus kikerülése (efemer növények, illetve korai érés, gyors növekedés, rövid növekedési periódus, de alacsonyabb termés-potenciál).
- a belső vízegyensúly megfelelő szinten tartása, ezáltal késlelteti a növény a szárazság negatív hatásait (kiterjedt gyökérrendszer, csökkentett levélfelület, levél-szerkezet változásai, szukkulencia).

- hosszú, száraz periódus elviselése (az ozmotikus nyomás szerepe, a protoplazma vízvesztésének tűrése, edződés képessége, vízraktározás).

Az utóbbi két pontban főként a kiszáradás késleltető módokat sorolja fel, mert a termés-potenciál szempontjából csoportosít. KOZŁOWSKI et al. (1991) a fentiekhez hasonló osztályozást követ a fás szárú növények szárazságtűrő képességének jellemzésénél.

2.4.1.2. Vízegyensúly, vízháztartás, konstitúció-típusok

A növények vízháztartásával és szárazságtűrésével foglalkozó kutatásokban nagy kiterjedésüktől fogva, többféle szemlélet, különböző fogalmak és sokféle tipizálás terjedt el. ALMÁDI (1986 a) szorgalmazza ezért a fogalmak és jelölések pontos átvételét, LARCHER (1973, 1984) eredményes munkássága és szemléletének nemzetközi elfogadottsága alapján az ő felfogását javasolja. Így ALMÁDI (1986 a.) LARCHER *Wasserbilanz*-vízmérleg kifejezésére a magyar nyelvben a *vízegyensúly* fogalmat tartja megfelelőnek.

A növények **vízegyensúlyát** a vízfelvétel és a vízleadás kapcsolata határozza meg (LARCHER 1984). Ennek rövid távú (napi) és hosszabb távú (szezónális, évi) menete van. Ha a vízleadás mértéke nagyobb, mint a víz felvétele, akkor a növényben **vízhiány** alakul ki, de ez a negatív vízegyensúly kiegyenlítődhét az éjszaka folyamán. Ha ez nem lehetséges (pl.: hosszabb ideig tartó aszály hatására), a növényben a folyamatosan keletkező napi vízhiányok akkumulálódnak, így nagyobb mértékű vízhiány keletkezik (LARCHER 1984).

Az ekkor keletkező vízhiány mértéke, illetve a napi vagy szezónális alakulása a növény vízfelvételének, a víz szállításának és a víz leadásának szabályozási folyamataitól függ. A szabályozási folyamatok összessége a növény **vízháztartása**, azaz a vízegyensúly vizsgálatával a növény vízháztartásának a típusa is megadható. A szabályozás módjára és mértékére következtethetünk különböző vízháztartás-paraméterek (mutatók) napi, szezónális vagy évi dinamikájának a vizsgálatával. A vízegyensúly napi meneteinek összessége adja a vízháztartás szezónális alakulását (ALMÁDI 1986 b).

A növényeket vízháztartásuk alapján többféle csoportba lehet sorolni, és egyúttal tipizálási problémák is felmerülnek az átmeneti típusok miatt. LERCH (1980), LARCHER (1984), ALMÁDI (1986 b), LÖSCH (2001)

szemlélete és hivatkozásaik alapján a következő főbb típusokat különíthetjük el.

A növények vízháztartásuk alapján **két fő alaptípusba** sorolhatók: ezek az állandó (*homiohydrikus*) és a változó (*poikilohydrikus*) vízháztartású növények. Az állandó vízháztartású hajtásos növények természetesen különböző módon és mértékben szabályozzák a víz felvételét, szállítását és leadását. Ebből kiindulva vízgyensúlyuk alaptípusa lehet eurihidrikus vagy sztenohidrikus. WALTER (1931, 1960) a víztartalom és az ozmotikus potenciálértékek napi és szezonális változása alapján különítette el ezt a két típust.

Az eurihidrikus növényeknél a levelek víztartalom-, és ozmotikus potenciálértékeinek napi és szezonális dinamikája nem kiegyenlített, széles értéktartományba esik. A sztenohidrikus fajoknál az említett paraméterek értékeire kismértékű napi vagy szezonális változás a jellemző. STOCKER (1933) is felismerte az állandó vízháztartású növények vízgyensúlyában (és így vízháztartásukban) ezt a két alaptípust. Transpiráció vizsgálatai alapján labilis és stabilis típusoknak nevezte el.

BERGER és LANDEFELDT (1936 cit. ALMÁDI 1986 b) tovább folytatja és kiszélesíti STOCKER párologtatás vizsgálatait. Eredményeit WALTER felfogását figyelembe véve értékeli, tehát a tipizálásba bevonja a víztartalom és ozmotikus potenciál értékek napi meneteit is. Mindezek alapján izohidrikus ($\approx$ stabilis) és anizohidrikus ($\approx$ labilis) csoportról ír a már említett két alaptípusra vonatkozóan.

Felmerül a kérdés ezek után, hogy a fenti megjelölések egymással szinonimnak foghatók-e fel vagy külön értelemmel rendelkeznek. Ebben a szerzők között nincs egyezés, például LERCH (1980) az utóbbi mellett foglal állást. LERCH (1980) a labilis vízgyensúly típust a változó vízháztartású csoportra alkalmazza, tulajdonképpen a poikilohydrikus növényeket érti alatta. Azonban kétszíkú, lágyszárú növények között is vannak labilis vízgyensúlyúak STOCKER (1933, 1956) nyomán. STOCKER O. és WALTER H. kutatásait összefoglalva látható, hogy a labilis és stabilis típust az állandó vízháztartású csoporton belül alkalmazzák a mutatók értéktartománya és fluktuációja szerint.

A poikilohydrikus növények között is lehetnek azonban különbségek a vízháztartás paraméterek alakulásában. Különösen a zárvatermő poikilohydrikus fajok között mutathatók ki mérhető eltérések. Erre látunk

példát MARKOVSKA et al. (1994) munkájában. Ezen kívül átmenetek sora köti össze a két fő vízháztartási (homoio–poikilohydrikus) alaptípust és ebből következően a vízegyensúly alaptípusokat is. Ezért célszerűbb az adott faj vízháztartás-paramétereinek napi és szezonális változása és szabályozásuk mértéke alapján jellemzést adni, vagyis tágabb értelemben használni a labilis–stabilis stb. (vízegyensúly alaptípusok) megjelöléseket, és nemcsak az állandó vízháztartású típuson belül alkalmazni.

LEVITT (1972, 1980) a szárazságtűrés szempontjából csoportosít, a kiszáradással és a szárazsággal szembeni ellenállóságot **elkülöníti** egymástól, így elkerüli az előbb felvázolt értelmezési nehézségeket. Mindez a 2.4.1.1. pontban került előzetesen kifejtésre majd a 2.4.1.3. fejezetben elemeztük tovább, végül a 2. ábrán foglaltuk össze.

A növényeket csoportosíthatjuk az alapján is, hogy a vízegyensúlyuk napi meneteinek összessége hogyan alakul az életforma típusok szerint. Ezek a **vízháztartás konstitúció** típusok (STOCKER 1956, LARCHER 1984, ALMÁDI 1986 b), azaz fák, cserjék, lágyszárú kétszikűek, pázsitfűvek és sások stb. Az életformát a levél szerkezete is jellemzi, így csoportosíthatjuk a növényeket a szerint is, hogy a termőhelyek vízellátása hogyan befolyásolja a levelek szerkezetét a konstitúció típusokon belül. A tipizáláshoz és az átmeneti esetek számszerűsítéséhez STOCKER (1956) az ún. levél dimenzióhányadosok (paraméterhányadosok) alkalmazását javasolta. A teljesség igénye nélkül a *mezofiton*, a *malakofill* és a *xerofiton* csoportot emeljük ki az eligazodás végett. Átfogóan foglalja össze ezeknek a jellemzőit, illetve a konstitúció típusok csoportosítását WALTER (1960), WALTER és KREEB (1970), ALMÁDI (1986 b), FREY és LÖSCH (1998). A hazai tankönyvek közül a levelek szerkezetét GENCSI (1980) és FEKETE (1981) írja le szemléletesen, ami a mai napig is használatos.

A mezofitonok (vagy a mezofil növények) kiegyenlített vízellátású, üde, de időszakosan vízhiányos termőhelyeken fordulnak elő. Az alkalmazkodásuk során a víztartalmukat szabályozzák, szöveteik a túlzott mértékű vízhiányt nem viselik el. Ide tartoznak például mérsékelt égövi lombdöinc fajai. A malakofill növények közel állnak ehhez a csoporthoz, mezofil bélyegekkal rendelkeznek, de párologtatásukat száraz időszakban kevésbé szabályozzák, mint a mezofitonok, ezért nagymértékű vízhiányt is elviselnek. A malakofill fajok jellegzetessége, hogy leveleikben a vízhiány napi és szezonális fluktuációja nagy. Szárazanyag felhalmozásuk is változó, leveleik lágyak, erősen szőrözöttek.

Termőhelyeik vízellátása is változó, nem kiegyenlített. Különösen a *Boraginaceae*, *Scrophulariaceae*, *Lamiaceae* és *Asteraceae* családok fajai tartoznak a malakofill csoportba.

A xerofitonok (vagy a xerofil növények) a száraz termőhelyek növényei. Ennek részletes elemzését az alábbiakban adjuk meg.

2.4.1.3. „Próbálkozások” a xerofiton fogalom értelmezésére

A xerofiton görög szó, száraz élőhelyek növényeit jelenti (*xeros*: száraz; *phyton*: növény) (FAHN és CUTLER 1992). A szárazságtűrő növények a xerofitonok (LARCHER 1984). FAHN és CUTLER (1992) szerint xerofitonok azok a szárazföldi növények, melyek nem kiegyenlített vízellátású termőhelyekhez alkalmazkodtak, ahol kevés a csapadék és magas a hőmérséklet. Hozzáteszi még a szerves anyagban szegény és szikes talajokat is.

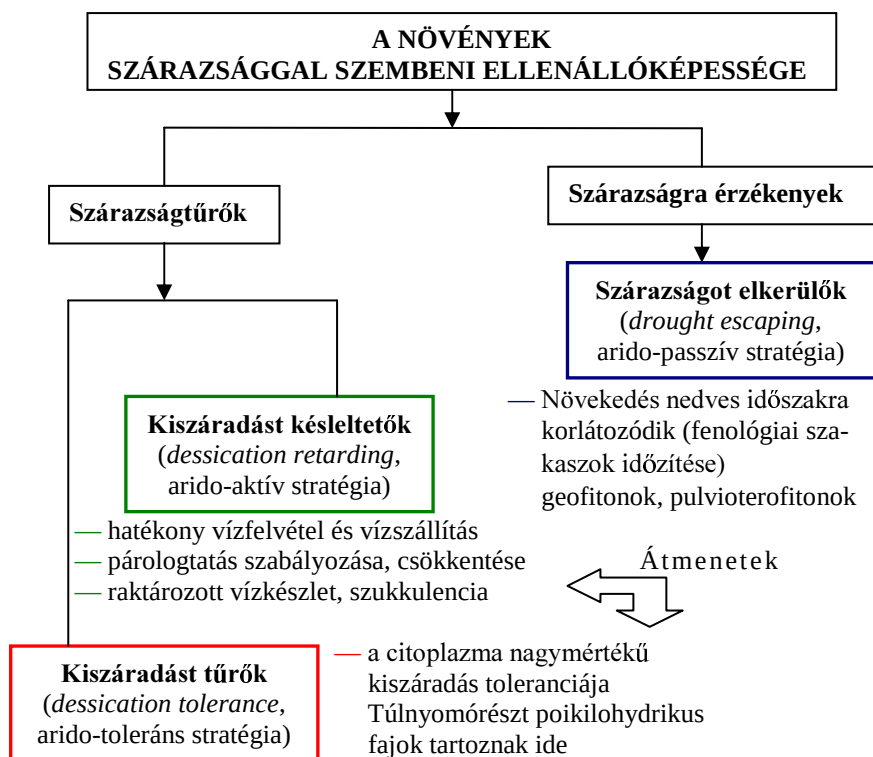
Régebben ezt a fogalmat **sokféleképpen értelmezték**, azóta sincs egységes álláspont. A különböző szerzők igen eltérő módon magyarázzák. FAHN és CUTLER fogalmához WIESNER (1889 in: FAHN és CUTLER 1992) értelmezése áll közel: tipikus xerofitonok azok a növények, amelyek a legszárazabb talajokon fordulnak elő, ahol jellemző a légszárazság és az erős napsugárzás.

SCHIMPER (1898 cit. SCHULZE 1982) jellegzetes morfológiai és anatómiai bélyegek szerint különíti el a xerofitonokat. Ezek a bélyegek, mint xeromorfózisok és xerofília kerültek be a köztudatba. SCHIMPER és követőik nem vették figyelembe a fogalom ökológiai tartalmát, a morfológiai és anatómiai bélyegekre összpontosítottak. Ez a fogalom helytelen értelmezését és konfúziók kialakulását eredményezte.

Régebben xerofitonoknak azokat a növényeket tartották, amelyek keveset párologtatnak, illetve életműködésükhez kis mennyiségű vizet igényelnek, továbbá a hervadással szemben nagymértékű ellenállást mutatnak. Majd kimutatták, hogy ezek a megközelítések nem mindig helytállóak, viszont a vízhiánnyal és a hervadással szembeni ellenálló képességet és a takarékos vízfelhasználást azóta is kiemelik (ARNON 1972, LARCHER 1984). A xeromorfózisokkal kapcsolatban pedig azt találták, hogy nemcsak a vízhiány, hanem a tápanyaghiány is okozhat ilyen változásokat a növényben (GREB 1957, WALTER 1960, BORHIDI 1969, SCHULZE 1982).

STOCKER (1954) a xerofiton fogalom létjogosultságát is kritizálta, amit elavultnak tartott, mert adott száraz élőhelyen előforduló növények sokféleképpen alkalmazkodhatnak, ami sokszor egy fajon belül is megmutatkozik, ezért gyakorlatilag ezt a fogalmat nehéz értelmezni. Ehhez a véleményhez csatlakozik GENKEL (1951), DAUBENMIRE (1962), WALTER (1960) is. GENKEL hozzáfűzi, hogy a xerofiton fogalom meghatározásakor nemcsak a termőhely körülményeit, hanem a növény szárazsággal szembeni alkalmazkodóképességét is hangsúlyozni kell. A hazai tankönyvekbe a következő értelmezés került be. Száraz termőhelyen vagy éghajlat alatt élő növények a xerofitonok, amelyek az aszály leküzdésére a legkülönbözőbb módon alkalmazkodtak (FEKETE 1981, BORHIDI 1969). DAUBENMIRE (1962) is hangsúlyozza az ökológiai megközelítés fontosságát és agronómiai szempontból is jól értelmezhető a meghatározása. Azokat a növényeket tekinti xerofitonoknak, amelyek olyan termőhelyen élnek, ahol a növény növekedéséhez szükséges talaj vízkészlet gyakran kimerül. WALTER (1960) is a száraz termőhelyek növényeit tartja xerofitonoknak, kivéve az efemer fajokat, amelyek a száraz időszakot leveleik lehullatásával szaporítóképleteik formájában vészelik át. WALTER (1960) tulajdonképpen a szárazságtűrő növényeket tekintette xerofitonoknak, végül LARCHER (1973, 1984) értelmezése terjedt el az irodalomban.

Ez viszont kiegészítésre szorul, ugyanis a kiszáradást késleltető növények között mezofiton fajok is vannak, és adott száraz termőhelyen együtt is előfordulhatnak a xerofiton fajokkal. Nincs éles határ a két ökológiai csoport között, átmenetek egész sora köti őket össze (ALMÁDI 1986 b, FAHN és CUTLER 1992). A szárazságtűrő növények csoportosítását ezért érdekesebb a **vízháztartás szabályozása szempontjából** megközelíteni a LEVITT-féle (1972, 1980) terminológia alapján, a levél szerkezete, az életforma vagy a vízegyensúly típusok alkalmazása mellett. LARCHER (1984), FAHN és CUTLER (1992), illetve mások csoportosítását is lehet finomítani azzal, ha figyelembe vesszük, hogy nem minden szárazságtűrő növény xerofiton és nem minden száraz termőhelyen élő faj xerofiton (2. ábra).



2. **ábra** A növények szárazsággal szembeni ellenálló képességének módjai, összefoglaló csoportosítása. (LARCHER 1973, ALMÁDI 1986 b, FAHN és CUTLER 1992, valamint LÖSCH 2001 nyomán)

2.4.2. A víztelítettségi hiány, a relatív víztartalom jelentősége és alkalmazásuk a vízháztartás vizsgálatában

A vízháztartás típusát és a szárazságtűrés mértékét a következő tulajdonságok alapján jellemezhetjük: az aktuális víztelítettségi hiány, a szubletális (kritikus) víztelítettségi hiány, a relatív víztartalom, a relatív vízpotenciál, a relatív vízvesztés, a protoplazma tulajdonságai, a prolin és abszcizinsav felhalmozódása, az ozmoreguláció és egyéb jellemzők (KOZŁOWSKI 1968, BANNISTER 1986, BLUM 1988, ALMÁDI 1993, LÖSCH 2001 és mások).

A dolgozat célkitűzésének megfelelően **két teljesen különböző megközelítést** érdemes kiemelni ezekből a vizsgálatokból (BANNISTER 1986, von WILLERT et al. 1995).

1) Általánosan alkalmazzák a gravimetriás módszert a növényben (vagy növényi szervben) fellépő vízhiány, illetve relatív víztartalom megállapítására. A vízhiány alakulását a levelek víztartalmának rendszeres mérésével állapíthatjuk meg, és a kapott víztartalom adatokból számítjuk ki az aktuális vízhiányt STOCKER (1929) alapján. A vízhiányt mindig egy standard mérési értékhez viszonyítjuk. Ez jelen esetben a levelek telítési víztartalma. A levelek telítési vízhiánya (*water saturated deficiency*, WSD%) azt jelzi, hogy mennyi víz hiányzik a szövetből, ha a teljes telítéshez viszonyítunk. A telítési vízhiány és a relatív víztartalom (*relative water content*, RWC%) értékei egymásba átszámíthatók a következő összefüggés alapján:

$$\text{WSD \%} = 100 - \text{RWC \%}$$

2.) A másik megoldás a víz energetikai állapotának leírása, azaz a sejt vagy a szövet ozmotikus és vízpotenciál értékeinek vizsgálata.

Gyakori vélemény, hogy a növények vagy a növényi szervek gravimetriás módszerrel meghatározott víztartalma, illetve vízhiánya nem alkalmazható önmagában a vízhiány stressz mérésére vagy a szárazságtűrés mértékének becslésére. Erre a vízpotenciál vizsgálatát tartják alkalmasnak (BARRS 1968, LARCHER 1984). Emiatt mellékesen kezelték és sokáig helytelenül értelmezték a gravimetriás módszerrel mért vízhiány terminológiát, amit végül HEWLETT és KRAMER (1963) tisztázott. BARRS (1968) leszögezi, hogy további kutatások szükségesek annak megállapítására, hogy a növény vízraktározó képessége (azaz víztartalma) vagy a víznek az energia állapota fontosabb a növény növekedésében. SLATYER (1960) munkájára hivatkozik ezzel kapcsolatban, aki szerint a relatív víztartalommal jobban becsülhető a növények vízállapota a vízpotenciál mérésekkel összehasonlítva. WALTER és KREEB (1970) viszont a gravimetriás módszert a vízháztartást jellemző kiegészítő módszerek sorába sorolja. Azonban BARRS (1968), WALTER és KREEB (1970) is elismeri, hogy a termőhely vízellátásának változásai a növények víztartalmában is kifejeződnek. Számos szerző hangsúlyozta ezeknek a méréseknek a fontosságát az ökológiai irodalomban, különösen abból a szempontból, hogy lehetővé teszi összehasonlítani a különböző termőhelyeken élő növények víz-egyensúlyát (STOCKER 1929, ČATSKY 1960, ABD EL-RAHMAN et al. 1974 és mások).

Többen felhívják a figyelmet arra is, hogy vizsgálataik során a víztartalom, illetve vízhiány jelentősen változik, ami fajtól, kezeléstől,

növekedési periódustól és napszaktól függ, ezért a víztartalom plaztikus és érzékeny paraméter lehet a vízháztartás jellemzésében (STODDARD 1935, RICHNOVSKA és ULEHLOVA 1965, ALMÁDI 1978, BENNERT és MOONEY 1979).

A levelek telítettségi vízhiánya, illetve víztartalma a szárazságtűrésre való nemesítés során szelekciós kritériumként használható. Ugyanis a levél vízpotenciálértékekkel szemben ennek a mutatónak az öröklékenységi értéke magas és a vizsgált genotípusokban szignifikánsan eltérést mutat (SCHONFELD et al. 1988, MATIN et al. 1989, SUTKA et al. 1994, és HOFFMANN 2001). Az ozmoreguláció jelensége, így az ozmotikus potenciál alakulása is nyomon követhető a relatív víztartalom értékekkel. EDWARDS és DIXON (1995) az *Eucalyptus* fajok szárazságtűrését ebből a szempontból is vizsgálta. Már a 30-as években tisztázták, hogy a két mutató között szoros, statisztikailag is kimutatható kapcsolat van (pl. STODDARD 1935). Tehát az ozmoreguláció leegyszerűsíthető a relatív víztartalom mérésére (MORGAN 1983, HOFFMANN 2001). A termőképesség és a relatív víztartalom értékek alakulása között is pozitív korrelációt mutattak ki (HOFFMANN 2001). YANG et al. (1991) szerint többek között a növény magassága, a virágzási idő és az érési idő mutatott szoros kapcsolatot a víztartalom értékekkel.

Összefoglalva, a víztartalom vagy vízhiány mértékéből, változásaiból következtethetünk a növények vízegyensúlyára, szárazságtűrésére. Ennek **további elemzését** és példákat a 2. 4. 6. pontban találhatunk.

2.4.3. Levél paraméterhányadosok

Nemcsak a vízhiány alakulását, hanem a **levelek szerkezeti változásait** is nyomon lehet követni a szárazság hatására. Száraz területeken élő növények levélszerkezete jellegzetes változásokon esik át az alkalmazkodás során. A változások egy része **számszerűsíthető** az ún. levél-paraméterhányadosokkal. A hányadosok a levéllemez felülete, víztartalma és száraz tömege közötti viszonyszámok. Az említett **fajlagos értékek** segítségével jól leírhatók a levelek vízleadás szempontjából fontos tulajdonságai (ALMÁDI 1986 a), nevezetesen a fajlagos felület csökkenése (*felületképzési hányados*), a szárazanyag tartalom alakulása (*keménylemezőségi hányados*), és a vízfelvétel kapacitása (*szukkulencia mértéke*). STOCKER már számos munkájában felhívta erre a figyelmet (STOCKER 1933, 1956, 1970 a b, 1974).

Ezek a mutatók még a növekedés-analízisben, az életforma besorolásoknál, valamint a növényfajok ökológiai csoportosításánál és szövettani tulajdonságaik számszerűsítéséhez használhatók fel (az eddig idézett ALMÁDI és STOCKER munkái, valamint LARCHER 1984, KÖRNER és MEUSEL 1986, FAHN és CUTLER 1992, ALMÁDI 1993, von WILLERT et al. 1995 és mások).

STOCKER (1974, 1976) a növekvő ariditással a paraméter hányadosok **nem véletlenszerű változását** mutatta ki. A változások a szárazság hatásával hozhatók összefüggésbe, azaz úgy értelmezhetők, mint az alkalmazkodás mutatói száraz időszakban. Erre egy szemléletes példa a Holt-tenger mellett növő sócserje a *Nitraria retusa* esete: a cserje levél-paraméterhányadosainak változása az esős időszaktól a száraz időszakig a következő: a szklerofill jelleg $0,94 \rightarrow 1,55 \text{ g} \cdot \text{dm}^{-2}$ -re nőtt, a szukkulencia mértéke több mint a kétszeresére emelkedett ($3,02 \rightarrow 6,90 \text{ g} \cdot \text{dm}^{-2}$) (SHMUELI 1948 cit. STOCKER 1974, valamint FAHN és CUTLER 1992). SIMONIS (1952), valamint FARKAS és RAJHÁTHY (1955) is azt tapasztalta, hogy az említett paraméterek alakulása a vízellátástól függ. STOCKER (1974) vizsgálatai szerint is a felületképzési hányados csökkenése, valamint a szukkulencia és a keménylemezű hányados növekedése az adott faj szárazságtűrését jelzi.

Újabban NIINEMETS és KULL (1994) 85 fafajról állapította meg a levelek egységnyi felületre jutó száraz tömegét, amit $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ mértékegységben közöltek, és a lokális vegetáció-struktúrára és dinamikára próbáltak következtetni ez alapján. HOLBROOK et al. (1995) mezofil és örökzöld fás szárú fajokat hasonlított össze a keménylemezűségi mutatóval. Von WILLERT et al. (1995) a szukkulencia hányados továbbfejlesztéséről, szélesebb körű alkalmazásáról közöl adatokat.

Összefoglalva, értékeik megadásával a fajok beilleszthetők a nemzetközi irodalom adatai közé (ALMÁDI 1993), így az életforma és ökológiai besorolásokhoz, valamint a vízháztartási konstitúció típusok (STOCKER 1974) és a növekedés leírásához nyújtanak segítséget.

2.4.4. A levél paraméterhányadosok értelmezése

A **keménylemezűségi** hányados értékei alapján a levelek szklerofill jellegére lehet következtetni. Jelentős lehet a szezonális ingadozása, és a szárazanyag produkció mértékét is mutatja a növekedési időszakban, ezért

a növekedés-analízis vizsgálatokban kapta meg a helyét. Az 1,0-nél nagyobb értékű levelek vastagok vagy szklerenchimát tartalmazó úgynevezett szklerofill levelek. Az alacsony indexű (0,4–0,5) fajok a lombhullató fák és cserjék. Ezek viszonylag kevés szárazanyagból igen nagy lombfelület felépítésére képesek. E kettő között vannak a malakofill fajok levelei (0,3–0,8), és szélesebb szezonális ingadozást mutathatnak. Lombozatuk kialakulásához azonos felületet feltételezve több szárazanyagot használnak fel, mint a fák és cserjék, de jelentősebben kevesebbet, mint a szklerofill lemezű fajok, ugyanakkor a fák és cserjéknél alacsonyabb értékek is jellemezhetik a malakofill növényeket (ALMÁDI 1993, STOCKER 1974). A keménylemezés mutató önmagában nem elégséges az adott faj besorolásához.

A **felületképzési hányados** alapján a legtöbb fás és lágyszárú mezofiton levelében 1 gramm friss súlyra 2–0,7 dm² felület jut, a malakofill fák és cserjéknél ez az érték 1,1–0,7 g/dm² között alakul (STOCKER 1976). Ennél alacsonyabb értékek a napos, kitett élőhelyek növényeit jellemzik. Az örökzöld fajokról 0,5–0,4 g/dm² értékek mérhetők, míg a szukkulens (példaként: *Sedum*) taxonok levelei 0,2–0,1 g/dm² értékek közé esnek (PISEK 1956).

A **szukkulencia hányados** a levelek vízraktározó képességét, illetve a vízfelszívó kapacitását számszerűsíti. STOCKER (1933) szerint a lágyszárú lomblevelű fajok aktuális víztartalomra számított szukkulencia hányadosának maximuma 0,9 átlagérték. Az 1,5-nél nagyobb víztartalmú leveleket szukkulensnek mondhatjuk, (míg ez alatt legfeljebb vastag lemeztől beszélhetünk) (ALMÁDI 1993). Maximális, felső értéke a telítési szukkulencia, ami meglehetősen állandó és jellemző érték (LARCHER 1984). Az aktuális víztartalomból számított hányados kifejezetten időszakokra jellemző, a termőhely vízellátását tükrözi és az időjárás ismeretében konkrétan értelmezhető (ALMÁDI 1986 a, 1993).

2.4.5. A víztelítettség hiánya és a levél paraméterhányadosok vizsgálata Magyarországon

A fent említett kutatási területek Magyarországon **nem terjedtek el széles körben**, pedig a 20-as évektől kezdve O. STOCKER és H. WALTER magyarországi fajokra ígéretes eredményeket kaptak (WALTER és WALTER 1929, 1930; STOCKER 1933). Az irodalomban széles körben hivatkoznak munkásságukra, tan-és kézikönyvek hivatkoznak

eredményeikre. Erre többek között ALMÁDI hívta fel a figyelmet (ALMÁDI 1986, 1993). Elsősorban a vízhiány és a levél-paraméterhányadosokkal kapcsolatos munkáikat idézik a következő összefoglaló művek: FRENÝÓ (1959), KOZŁOWSKI (1968), SLAVÍK (1974), BEWLEY és KROCHKO (1982), LARCHER (1984); BANNISTER (1986), FAHN és CUTLER (1992), von WILLERT et al. (1995), LÖSCH (2001) és mások. RICHNOVSKA és KVET (1965) is végzett vizsgálatokat magyarországi fajok vízhiányáról és leveleik kiszáradás menetéről. Hazánkban hosszú ideig csak MAGYAR (1930, 1936) foglalkozott ezzel a kutatási területtel. Majd RAPAICS (1942) közöl adatokat kiszáradástűrő páfrányfajokról. FELFÖLDI (1955) több gyomfaj levelének kiszáradás menetét vizsgálta és ennek kapcsolatát egyes élettani tulajdonságokkal. FARKAS és RAJHÁTHY (1952) a szelekció lehetőségeit kutatta a szárazságtűrésre és a levél-paraméterhányadosokkal is foglalkozott (FARKAS és RAJHÁTHY 1955). Később ALMÁDI alkalmazta és fejlesztette tovább a módszereket hazai fajokon a STOCKER, WALTER és MAGYAR által megkezdett kutatásokban, vizsgálatait gyomnövényeken és elsősorban középhegységi száraz termőhelyek fajain végezte (ALMÁDI 1976, 1978, 1985, és az eddig idézett munkái). SZABÓ (1983) a pázsitfűfajok vízhiány értékeit vizsgálta növekedési időszakuk során. ALMÁDI et al. (1986) xerofil fűfajok (pl. *Festuca vaginata* W. et K., *Koeleria glauca* (SCHKUHR) DC.) vízháztartását és vízfelvevő kapacitását, KALAPOŠ (1989) szárazgyepekben előforduló domináns fajok vízháztartásának szabályozását kutatta részben ezekkel a módszerekkel.

2.4.6. A vízhiány mértéke, változásai és a szárazságtűrés

2.4.6.1. A kiszáradástűrés és a víztelítettségi hiány kapcsolata páfrányfajokban, különös tekintettel a *Polypodium* nemzetség tagjaira

A páfrányok szárazságtűrő mechanizmusát nem kutatták olyan intenzíven, mint a magasabbrendű növényekét. Pedig a páfrányfajok szerveződése sok esetben legalább annyira komplex, mint sok magasabbrendű növényé az **alacsonyabb evolúciós állapot ellenére** (PARKER 1968). A kutatásokban ezek **összehasonlítási alapként** szerepelnek és sajátos biológiai tulajdonságokat hordoznak, amelyek lehetnek egyediek, de ráirányíthatják a figyelmet újabb kutatásokra, más problémák felvetésére a fejlettebb növénycsoportokban is.

PAGE (1979) véleménye szerint a szárazságtűrő mechanizmusok feltehetően sokkal **szélesebb körben elterjedtek** a páfrány nemzetségekben, mint azt általában feltételezik. Ennek tisztázására további kutatások szükségesek.

Hazánkban elhanyagolták a páfrányfajok szárazság rezisztenciájának a kutatását. A víztelítettségi hiány alakulásáról terepen, illetve a levél-paraméterhányadosokról Magyarországon alig vannak adatok. Ebből a szempontból jelen dolgozat egy kezdeti, első lépésnek számít, néhány páfrányfaj jellemzőit próbálja megadni az előbbiek értelmében kezdeményező szinten.

Az alacsonyabbrendű növények nemcsak morfológiai, hanem élettani szempontból – a vízháztartásuk szempontjából is evolúciósan **alacsonyabb szinten** maradtak. Ezek a poikilohydrikus fajok, melyek vízállapota teljes mértékben a környezet vízellátásától függ. A harasztok körében (*Pteridophyta*), különösen a páfrány taxonokban többféle alkalmazkodási típust figyelhetünk meg, a poikilohidriától a homoiohydrikus fajokig (WALTER 1960, ZIEGLER és WIEVIG 1970, KAPPEN 1964). Ehhez kapcsolódik KAMERLING (1914 cit. GENKEL 1951) észrevétele, hogy a *Polypodium* nemzetség tagjai, bár rendszertanilag közel állnak egymáshoz, igen különböző módon alkalmazkodtak a szárazsághoz. Fejlődési állapot szerint is különbség tehető az alkalmazkodás módjában. Az előtelepek (protalluszok) még poikilohydrikusak, a vegetatív hajtás (sporofiton) viszont – kevés kivételtől eltekintve, – tipikus homoiohydrikus tulajdonságokat mutat (WALTER 1960, LEVITT 1972). A komplex névadó tagjáról (*Polypodium vulgare* s. str.) feltételezik, hogy képes szabályozni a víztartalmát (tehát homoiohydrikus), azonban hosszabb ideig tartó szárazság hatására ugyanazon növekedési időszakon belül edződik, és a levelek vízhiányának mértéke, illetve kiszáradástűrő képessége a poikilohydrikus fajokéra jellemzően alakulhat. Tehát egy kimutatható, de nem teljesen feltárt, rövid **kiszáradástűrési szakasz** ismerhető fel (KAPPEN 1964). ZIEGLER és WIEVIG (1970) valamint LÖSCH (2001) is tárgyalja ezt a jelenséget szintén KAPPEN (1964) nyomán. WALTER és BRECKLE (1985) **másodlagos poikilohydriának** nevezi ezt az alkalmazkodási típust. Mi alapján vonható le ez a következtetés? A legegyszerűbb összehasonlítani a vízhiány mértékét és alakulását a változó és állandó vízháztartású fajokban.

LEVITT (1972) összefoglalóan megállapítja, ha számos fajt összehasonlítunk, a kiszáradástűrő fajok természetben előforduló vízhiánya **széles tartományt fed le és magasabb értékeket ér el**, mint a kiszáradást késleltető fajok ugyanolyan körülmények között. Ezen kívül felhívja a figyelmet arra, hogy léteznek olyan fajok, amelyek tulajdonképpen **átmenetet** képeznek a kiszáradást toleráló és késleltető növények között. Az ő csoportosítása alapján az említett *Polypodium* fajra a nem szabályozott párologtatás és az extrém magas vízhiány értékek jellemzők. Ezzel egybevág LEVITT (1972) egy másik megállapítása is, hogy a nem tökéletesen homoiohydrikus növények nem lennének képesek túlélni a vízhiány stresszt kiszáradástűrő tulajdonságok nélkül. Így érthetővé válnak KAPPEN (1964) adatai, aki kimutatta, hogy a *Polypodium vulgare* levelei időnként 70–80%-os telítettségi vízhiányt is elérnek, amit jelentős szövetkárosodás nélkül képesek túlélni. Ez a kiszáradás tűrő növényekre jellemző. Máskor azonban lényegesen alacsonyabb kiszáradás toleranciával rendelkeznek és stabilizálják a vízháztartásukat, mint a homoiohydrikus fajok. Lényeges eredménye még az, hogy **más páfrányfajokon is** kimutatta ezt a kettős viselkedést: az *Asplenium septentrionale* (L.) HOFFM., *A. ruta-muraria* L., *A. trichomanes* L., és a *Polystichum lobatum* esetén is. Azt is megállapítja KAPPEN (1964), hogy a száraz sziklás termőhelyen élő páfrányok közül a legnagyobb mértékű kiszáradástűréssel a *Polypodium vulgare*, az *A. septentrionale* és az *A. ruta-muraria* rendelkezik. WALTER hivatkozik a 30-as évekből származó munkáira, amikor észlelte a *P. vulgare* és az *A. ruta-muraria* leveleinek nagymértékű kiszáradás toleranciáját (WALTER 1960). GESSNER (1956) is rámutatott arra, hogy kiszáradástűrő bélyegek sajátosak homoiohydrikus fajokban. STARNECKER és WINKLER (1982) is ezt a jelenséget feltételezi braziliai epifita páfrányfajokban. BANNISTER (1970) főkomponens analízis segítségével állapította meg a kiszáradás tűrés, illetve a késleltetés mértékét néhány páfrány fajban.

Tehát a természetben megfigyelhető vízhiány értékek ebben a növény csoportban nagymértékben ingadoznak, és megközelítik a poikilohydrikus páfrányfajokét, de azt nem érik el.

Összehasonlításként megemlíjtük néhány valódi kiszáradás toleráns páfrányfaj vízhiány értékeit. ROUSCHAL (1936 cit. ZIEGLER és WIEVIG 1970) alapján, az *Asplenium ceterach* (*Ceterach officinarum*) levelei telítési víztartalmának 98%-át vesztheti el károsodás nélkül. BOYER (1964 cit. LEVITT 1972) által vizsgált *Platyserium* faj levelei víztartalmának 80–

95%-os elvesztését képes túlélni. ILJIN (1931 cit. ZIEGLER és WIEVIG 1970) adatai alapján a *Notholena maranthae* (L.) DESV. levelei 94%-os telítettségi vízhiányt viselnek el. Az erre vonatkozó irodalmat **széles körben dolgozza fel** még PARKER (1968), LEVITT (1972), BEWLEY és KROCHKO (1982), valamint LÖSCH (2001). WALTER és BRECKLE (1985) az eddig említett valódi kiszáradástűrő fajokat is másodlagosan tartja poikilohydrikusnak, akár alacsonyabb-, akár magasabbrendű növényekről van szó.

2.4.6.2. A virágos növények és a víztelítettségi hiány kapcsolata

A 2. 1. pontban már kitértünk arra LEVITT (1972) és LARCHER (1984) alapján, hogy a virágos növények között a kiszáradás tolerancia elég ritka, így a legtöbb faj szárazságtűrését a különféle kiszáradást késleltető módok jellemzik, ennek megfelelően alakul a vízhiány értéke is ebben a növénycsoportban. Mivel képesek szabályozni a víztartalmukat, ezért vízhiányuk természetes körülmények között **alacsony és viszonylag szűk tartományba esik** (LEVITT 1972). Száraz időszakban ez természetesen nagyobb lesz, de a vízvesztés mértéke mindenképpen mérsékelt szintű. Számszerűsítve, víztartalmuk 40–90%-os vízvesztése a legtöbb esetben letális hatású ezeknél a növényeknél (LEVITT 1972). Kultúrnövényeknél a hervadás általában 30–40%-os vízhiánynál következik be (DAUBENMIRE 1962).

ALMÁDI (1978) a *Seseli osseum* CR. esetén 51,8%-os átlagértéket észlelt az aszályos nyár hatására a Keszthelyi-hegységben. Ez rekord értéknek számít. Később tisztázta, hogy ennek a fajnak a vízegyensúlya hidrolabilis a vízhiány értékeinek napi változása alapján (ALMÁDI 1982). A középhegységi száraz, sziklás termőhelyeken élő növényekről gyakran mérhetünk magas vízhiány értékeket, ahogy ezt ARVIDSSON (1951), illetve hazai területekről ALMÁDI több dolgozatában is bemutatta. Például *S. osseum* esetén 70,4%-os vízhiányt mért aszályos augusztusban (ALMÁDI 1993). GENKEL (1951) a *Veronica incana*-ról ír le hasonló rekord értéket. Az általában labilis vízegyensúlyú és így vízháztartású fészkesvirágzatú fajokról szintén közölnek magas értékeket: *Jurinea mollis* (L.) RCHB.: 61,5% (ALMÁDI 1986 b, 1993).

Nem minden esetben kapunk a fentiekhez hasonló magasabb vízhiány értékeket a száraz körülmények ellenére sem azokban a fajokban, melyekben a kiszáradást késleltető tulajdonságok dominálnak, és többé-

kevésbé a stabilis vízgyensúly jellemzi őket, természetesen a termőhelyi körülményekhez is viszonyítva. ABD EL RAHMAN et al. (1974) a sivatagi *Glycyrrhiza glabra* L.-ről 14,8%-tól 53,4%-ig közöl vízhiányértékeket. POOK et al. (1966 cit. ABD EL RAHMAN et al. 1974) *Eucalyptus* fajokról állapította meg, hogy átvészelik víztartalmuk hosszú ideig tartó lecsökkenését 40–45 %-ra. A szukkulens *Zygophyllum coccineum*-ról pedig a maximum érték 35% (20–35%) volt (ABD EL RAHMAN és BATANOUNY 1964). Ennek oka, hogy szabályozza a párologtatását és természetesen nagyobb mennyiségű vizet raktároz a leveleiben, mert szukkulens növény. ABD EL RAHMAN et al. (1965) sivatagi körülmények között fügefajokban az előzőeknél kevesebb, 29%-os maximum vízhiányt mért. Ezt a takarékos vízfelhasználásra vezeti vissza, amit xerofiton tulajdonságnak tart. SEN (1973) 45 indiai arid területen élő növényfaj vízhiány értékeit vizsgálta, összesítve: 5,8%-tól 34,9%-ig alakultak az átlagértékek.

MAGYAR (1930) a nem takarékos vízfelhasználású sivatagi növényekéhez hasonló értékeket talált *Artemisia monogyna* W. et K. (*A. santonicum* subsp. *monogyna* (W. et K.) GAMS.)-nál alföldi szikeseinken, míg a szukkulens *Limonium gmelini* (WILLD.) O. KUNTZE esetén jóval alacsonyabb értékeket. Ugyanígy SZABÓ (1983) pázsitfűfajokban kismértékű, 7–20%-os vízhiányt talált terepi vizsgálatai során, az utóbbi érték kiugróan magasnak számít, mert az általa vizsgált, közép-európai, vadon előforduló pázsitfűvekre a vízháztartás nagymértékű szabályozása jellemző (STOCKER 1967). HEWLETT és KRAMER (1963) mezofiton fajokról szintén alacsonyabb értékeket talált, ACKLEY (1954) körtefák leveleiben 8–14%-os vízhiányt mért. ZOHARY (1962 cit. ABD EL RAHMAN et al. 1974) összefoglalása alapján fás szárú fajok vízhiány értékei 10%-tól 43,5%-ig terjednek. STOCKER (1929) mezofiton fajokról hasonló értéktartományból közöl adatokat, mint az előbb említett irodalmak. Természetesen hosszan lehetne folytatni a sort, további hivatkozások az eddig idézett összefoglaló művek tartalmaznak.

Mindez a vízháztartási konstitúció típusok ismeretében válik még jobban értelmezhetővé. Ezeket a típusokat STOCKER (1956) és LARCHER (1973) alapján foglaljuk össze. A fás szárú életforma általában nem teszi lehetővé a súlyos vízhiány elviselését, ezért közöttük általános a stabilis vízgyensúly, ami természetesen nem zárja ki a labilisabb vízgyensúlyú fajok létét, pl.: a kőrisek (ALMÁDI 1986 b). A pázsitfűvek között előfordul mindkét alaptípus, például hazai vizsgálatok alapján (ALMÁDI

1986 b) a *Festuca pallens* HOST erősen szabályozza a párologtatását, mégis vízhiány értékeinek jelentős napi dinamikája van. A hidrostabil pázsitfűvek viszont érzékeny sztómazáródással rendelkeznek és vízhiány értékeik napi amplitúdója is közepes vagy kiegyenlített. MÉSZÁROS (1988) erdőszegélyben növő cserjefajoknál a száraz időszak ellenére is alacsony vízhiány értékeket mért, ami a fás szárú fajokra jellemző stabilis vízgyensúly típussal magyarázható.

Tehát a **vízhiány értékek mértéke függ** az életformától, a termőhely vízellátásától és a növény vízháztartás-konstitúció típusától és a levél szerkezetétől (mezofiton, xerofiton stb.). MAGYAR (1936) is felhívta a figyelmet arra, hogy a fajok vízhiánya változatosan is alakulhat, ezért nem lehet pontosan kimondani azt a tartományt, ahová adott klímaöv növényeinek vízhiány értékei tartozhatnak. Egy behatároltabb terület-régió szinten már következtetni lehet ezekre az értékekre, de ezt csak akkor tehetjük meg, ha figyelembe vesszük a fentebb említetteket (életforma stb.) és ezt az eddig idézett irodalmak is tükrözik. ALMÁDI (1986 b) közöl összefoglaló ismertetést a különböző életformacsoportok vízháztartásáról elsősorban a Keszthelyi-hegységben előforduló fajok alapján.

3. ANYAG ÉS MÓDSZER

3.1. Morfológia

3.1.1. A vizsgált növényfajok

Az édesgyökerű páfrány (*Polypodium vulgare* s. lat.) fajkomplex Magyarországon elterjedt kistípusainak morfológiai összehasonlítását végeztük el a 3.1.2. pontban megjelölt termőhelyeken. A vizsgált taxonok a tetraploid *P. vulgare* s. str. és a hexaploid *P. interjectum*, valamint a két szexuális szaporodású szülőfaj steril pentaploid (*P. × mantoniae*) hibridje.

A 2. mellékletben foglaltuk össze az európai *P. vulgare* alakkör tagjaira jellemző levél alakokat és a fajok közötti rokonsági kapcsolatokat. Félárnyékos sziklákon, kőfalakon érzik jól magukat, a nedves területek párás klímájában epifita fán lakókká válnak. A levélnyél rövidebb a levéllemezénél, mindkét oldalon 5–28 hosszúságú egyenes levélszelettel. A tetraploid *P. vulgare* levelei lándzsásak, a legalsó levélszeletek nem érik el az utánuk következők hosszát és a végükön lekerekítettek. A levéllemez az alaptól a felső harmadáig azonos szélességűnek mondható. A hexaploid *P. interjectum* levelei tojásdadok, alsó vagy középső részükön kiszélesedők, a levélszeletek vége kihegyezett (VIDA 1965, ADLER et al. 1994).

A sziklás termőhelyeken a *Polypodium* populációk klónjai pontszerűen terjedtek el rizómáik segítségével. Ekkor ugyanaz a genotípus fordulhat elő egy élőhelyen, ami viszont nem teljesen igaz a klonális variabilitás jelensége (SZABÓ 1995) miatt. Másrészt nemcsak egy, hanem többféle genotípus is elterjedhet vegetatív szaporodással egy populáción belül, mert időközönként ivaros szaporodás is történik az ilyen populációkban. A vegetatív szaporodásra képes növényeknél (klonális növények) a genetikai értelemben vett növényegység (a zigótából kialakuló, ún. genet) több fiziológiai (lásd OBORNY 1988 hivatkozásai), illetve morfológiai (SZABÓ 1995) egyedből (ramet) áll. Ezek alapján, a későbbiekben a populáció kifejezés rametek összességét jelenti a vizsgált fajok esetén. A genet–ramet összefüggés után a klón fogalmát abban az értelemben használtuk, hogy a klón egy sziklarepedésben megtelepült összefüggő rizóma-rendszerrel fejlődő egyedek összessége. Azonban nem tudjuk genetikai vizsgálatok nélkül megállapítani, hogy a rametek összessége egy élőhelyen hányféle genotípust (genet) takar. Lokális populációnak pedig

az adott terület (pl. hegy) egy termőhelyén található egyedek összességét tekintettük, ahol a fentiek értelmében az egyedek összessége: egy-, vagy többféle genet rameteit jelenti.

3.1.2. A kiválasztott termőhelyek

A mintavételi helyeket a vizsgált jellemzők szerint a 2. táblázatban foglaltuk össze. A legtöbb mintát (levelet) a Szent György-hegyről (Tapolcai-medence) és a Csóka-kőről (Keszthelyi-hegység) gyűjtöttük. Ezen kívül a Csobáncról (Balaton-felvidék), Badacsonyról (Balaton-felvidék), a Lázi-tetőről (Keszthelyi-hegység) és a Kőszegi-hegységből is szedtünk növényanyagot. A vizsgált termőhelyek nagy része bazalthegy, kivéve a Csóka-kőt (alapkőzet: dolomit), a Lázi-tetőt (szintén dolomit alapkőzet), és a Kőszegi-hegységet (alapkőzet: metamorf kőzetek, kristályos palák). A mintavételt kiterjesztettük még (elővizsgálat szintjén) a Ság-, és a Somló-hegyre (előfordulási adatok: MESTERHÁZY 2002), Sopron környékére és a Hargita-hegység (Erdély) néhány sziklakibúvásos termőhelyére.

3.1.2.1. A termőhelyek leírása

A terepvizsgálatok súlypontja a Keszthelyi-hegység és a Balaton-felvidék, ezért ezek jellemzésére térünk ki bővebben (3. melléklet). A Keszthelyi-hegység növényföldrajzi, florisztikai és természetföldrajzi tulajdonságait újonnan SZABÓ (1987, 1990) foglalta össze. Így ezek alapján adtuk meg az említett hegységnek a főbb jellemzőit, ugyanígy a Balaton-felvidék leírását SOÓ (1964) nyomán.

Növényföldrajzi szempontból a Keszthelyi-hegység a Dunántúli-középhegység legnyugatibb tagja. A hozzá közel eső bazalt hegyekkel és a Balaton-felvidékkel együtt a Balatonicum flórajárásához tartozik a Dunántúli-középhegység (Bakonyicum) flóraidékén belül. A Szent György-hegy a Tapolcai-medence közepén helyezkedik el, bazalt csúcsát centrális kitörésű, sztrató jellegű vulkáni működés építette fel. A 415 m-es magassági ponton, a Bazaltoszlopoktól DK-re helyezkedik el a Vércse-szirt nevű kiemelkedő sziklacsúcs. Alatta egy hatalmas suvadás 1757-ben szőlőt temetett el pincékkel együtt. E suvadás alakította ki a Vércse-szirtet a mai formájában. A Keszthelyi hegység fő alapkőzete a felső triászi dolomit, márgával és lekopott mészkővel (az erodált permi-karbonkori középi és alsó triászi

2. táblázat Az állandó és eseti mintavételi helyek feltüntetése a sorszámmal jelzett vizsgált jellemzők szerint. Sopron környékéről BÖRCSÖK ZOLTÁN és dr. KIRÁLY GERGŐ, Ság- és Somló hegyről MESTERHÁZY ATTILA, Erdély területéről KUI BÍBORKA gyűjtötte be a levélmintákat. Az állandó mintavételi helyeket dr. ALMÁDI LÁSZLÓ mutatta meg, ezek közül a Kőszegi-hegység termőhelyeit dr. KULCSÁR LÁSZLÓ.

Vizsgált jellemzők		Állandó mintavételi helyek				Eseti mintavételek
1.	a) spórák hosszmérete b) annulusz sejtszám c) alapi sejtszám	<u>Szt. György-hegy:</u> 1) Vércse-szirt 2) Bazaltoszlopok 3) Az oszlopok után 200 méterre, DNY-ra, kőgörgeteges részen 4) 3. termőhely felett 100 méterre, kőgörgeteges részen	<u>Keszthelyi- hegység:</u> 5) Csóka-kő 6) Csóka-kő- től nyugati irányban 200 méterre, a Csóka-kő patak partján 7) Lázi-tető	<u>Badacsony:</u> 8) Badacsonytör- demici rekultivációs bánya sziklafala és a 8. termőhely mellett haladó út mentén 9) <u>Csobánc:</u>	<u>Kőszegi- hegység:</u> 10) Madaras patak partján 11) Szép- kilátó felé vezető út mellett 12) Enikő forrás mellett	<u>Ság-hegy</u> <u>Somló-hegy</u> <u>Sopron környéke:</u> -Ágfalva, -Deák-kúti kőfejtő -Kő-hegy -Balfi-patak <u>Hargita:</u> -Zsögöd, -Tusnád, -Aszó patak <u>Erdély:</u> Gyalui havasok
2.	sztomák hossza és gyakorisága	1), 2), 3)	5)	8)	10), 11), 12) (eseti)	Sopron környéke
3.	levél méretek és a levél szélesség mértéke	1), 2)	5), 6)	8) (eseti)		Sopron környéke
4.	kromoszóma szám és a parafízisek	1), 2), 3)	5)	9)	11), 12) (eseti)	
5.	a) levél paraméter- hányadosok b) telítettségi vízhiány és víztartalom (sza.)	1), 2)	5)			
6.	levelek hossza és száraz súlya	1), 2)	5)			
7.	váztalajok kémiai tulajdonságai	1), 2), 3)	5), 6), 7)	8)		

rétegeken). Ez a Csóka-kő sziklatornyaira és a Lázi-tetőre jellemző a vizsgált termőhelyek közül. Bazalt alapkőzetet más helyen találunk a vizsgált területen, ez a Tátika–Kovácsi-hegy bazaltcsoport sajátossága. Pannon homokkő is jellemző a hegység néhány pontjára, pl. a Vári-völgy és Rezi kőfejtői vagy a nyugati hegységperem pannon üledékeiben. A Balaton-felvidék szigethegyeire, így a Szent György-hegyre is a bazalt alapkőzet az általánosan jellemző.

A sziklakibúvásos, köves, sziklás felszínekről szedtünk mintát az említett termőhelyeken. Ezeken a felszíneken sekélyrétegű vázталajok alakultak ki, a dolomit alapkőzeten rendzina, fekete rendzina; míg a bazalt alapkőzeteken erubáz vázталaj. A völgyek, lábzatok felé haladva a bazalt alapkőzeten lehetőség van erdőtalajok kialakulására is.

A Keszthelyi-hegységben a régebbi adatok szerint a csapadék átlagértéke 715 mm volt, 20–25%-a tavasszal, kb. 30–30%-a és 15%-a nyáron, ősszel és télen esett (BORHIDI 1961 in: SZABÓ 1990). A Tapolcai medence klímájára szintén a Balaton kiegyenlítő hatása volt jellemző, amit az évi átlagos hőmérséklet (10,5 °C) és átlagos csapadék (665 mm) értékek is mutattak. Ez a kiegyenlítő hatás napjainkban is érezhető. A globális klímaváltozás következtében azonban nőtt a hőségnapok és az aszályos időszakok száma nemcsak ezeken a területeken, hanem az ország nagy részén is (NYÍRI 1997).

A vizsgált termőhelyek a felületi különbségek következtében mozaikosak nagyon változatos mikroklímával. A változatos mikroklíma is elősegíti, hogy a Keszthelyi-hegységben több florisztikai terület hatása észlelhető (SZABÓ 1987). Kiemelendő az erős szubmediterrán befolyás. Ez a Balaton-felvidék szigethegyeinek, (így a Szent György-hegynek) is sajátossága. Összefoglalva, a Keszthelyi-hegység és a Balaton-felvidék florisztikailag és növényföldrajzi jellemzőkben sok közös vonást hordoz, így nem válnak el élesen egymástól ezek alapján.

3.1.3. A meghatározás módszerei morfológiai bélyegekkel

Azokat a morfológiai bélyegeket választottuk ki a begyűjtött minták elkülönítésére, amelyek a legnagyobb mértékben korreláltak a fajokra jellemző, különböző ploidia-szintekkel az irodalom alapján (MANTON 1950, SHIVAS 1961 a, ROTHMALER és SCHNEIDER 1962, LENSKI 1964, ZENNER 1972, REICHSTEIN és DOSTÁL 1984, ČRANČARA 1988, VALENTINE és MOORE 1993, ADLER et al. 1994):

- parafízisek jelenléte vagy hiánya
- spóra hossz méret (μm) (4. C melléklet)
- annulusz sejtszám (spóratokok megvastagodott falú sejtjeinek a száma (4. A melléklet)
- a spóratokok alapi sejtszáma (ezek nem megvastagodott falúak (4. A melléklet)
- sztóma hossz méret (μm) (4. B melléklet)
- sztóma-sűrűség (gázcsere nyílások száma egységnyi területen)
- a levéllemez hosszúsága, szélessége, és e kettő aránya, valamint a levelek területe

A felsorolt morfológiai bélyegeket kifejlett leveleken vizsgáltuk, melyeket **1996.–1999.** években gyűjtöttünk az állandó mintavételi helyekről. Később a mintavételt kiterjesztettük **2000.–2001.** években az eseti mintavételi helyekre (lásd 2. táblázat) is.

A parafízisek (nem rendszeresen kifejlődött spóratokok) kereséséhez egyaránt gyűjtöttünk kifejlett és még fejlődő leveleket, elsősorban az állandó mintavételi helyekről. A felsorolt morfológiai bélyegek vizsgálata és a kromoszómaszámok dokumentálása során a parafízisek előfordulását is ellenőriztük.

A **spórák hossz méretét** okulár és tárgymikrométer segítségével Nikon Alphaphot-2 YS2 fénymikroszkóppal határoztuk meg. BRAUNE et al. (1971) alapján számítottuk ki, hogy az okulár mikrométer egységei mennyi mikrométernek felelnek meg. $2,5 \mu\text{m}$ értéket kaptunk, ezzel beszoroztuk a spóra hosszát lefedő okulár mikrométer-beosztások számát. Az exosporium kétrétegű ezeknél a fajoknál, a perisporium általában vékony (TRYON és LUGARDON 1991) (4. C melléklet). A perisporiumot figyelmen kívül hagytuk, az exosporium külső oldaláig mértünk, mert a spórák felülete (perisporium) változatos, ami pontatlanná teszi az összehasonlítást a populációk között (4. C melléklet). Erre többek között BRAUNE et al. (1971) valamint KOTT és BRITTON (1982) is figyelmeztet. Minden esetben a spórák leghosszabb méretét adtuk meg. A hibrid egyedeknél sokszor nehéz vagy nem lehet elkülöníteni a exosporiumot a protoplasztól, mivel abortív spórái vannak, ezért a szülőfajok életképes spóráit megközelítő alakú, de plazma nélküli színtelen vagy kevés plazmát tartalmazó (halványsárga színű) defektes spórákat választottuk ki a hossz méréshez.

25 db spóra hosszát mértük meg minden levélről a szülőfajok esetén. SHIVAS (1961 b) min. 25 spóra mérését ajánlja, egyébként 50-(100) spóra mérését tartja megfelelőnek. Elővizsgálataink során megállapítottuk, hogy egy levélről 50 spóra hosszmeretének átlaga szinte megegyezik a 25 spóra hosszmeretének átlagával (5. melléklet). Más szerzők is 25 vagy ennél is kevesebb: 20 spóra hosszát mérték le egyedenként (KOTT és BRITTON 1982, NEUROTH 1996, VIANE 1993). A hibrid egyedekről a várhatóan nagyobb szórás miatt ennél több, 35 darab spóra hosszát állapítottuk meg.

A levéllemez középső részéről lándzsatűvel lekapartunk 4–5 nagyobb átmérőjű érett szóruszt (spóratokok összessége), és a tárgylemezen egy-két csepp 70 %-os tejsavat cseppentettünk rá. Majd lefedtük fedőlemezzel, amire szűrőpapírt helyeztünk. A lándzsatű tompa végével óvatosan ütögettük a fedőlemezt a szűrőpapíron keresztül, hogy a spóratokok felnyíljanak, illetve, hogy szétszlassuk a spórákat. Minderre általában a hibrid és néha a szülőfajok egyedeinél volt szükség, hogy a spóratokok felnyílását elősegítsük. VIDA G. szóbeli közlése alapján a hibrid egyedekre általában jellemző, hogy a spóratokok nehezen nyílnak fel és mi is ezt tapasztaltuk.

Legtöbbször a begyűjtött leveleket REICHSTEIN (1981) alapján külön papírzacskóba helyeztük és a hagyományos módon préseltük. A préselés során a spórák kihullottak a tokokból és a „zseb” alján összegyűltek, ahonnan benedvesített lándzsatűvel 70 %-os tejsavba helyeztük a tárgylemezen. Ha a papírzacskó alján nem gyűlt össze elegendő spóraminta, 4–5 szóruszt vizsgáltunk át, rendszerint a legnagyobb átmérőjűeket, mindig a levelek középső részéről.

Miután tejsavba helyeztük a spórákat vagy a spóratokokat, azonnal elvégeztük a mérést, nem készítettünk tartós preparátumokat. Erre azért volt szükség, mert VIANE (1993) kimutatta, hogy a tejsavas közeg megnöveli a spórák méretét, tehát meghamisítja az eredményeket, ha tartós (több hónapig eltartott) preparátumokkal dolgozunk.

A **spóratokok megvastagodott falú sejtjeinek a számát** (annulusz sejtszám) szintén 25 db spóratokról állapítottuk meg levelenként. Az **alapi sejteket** 10 spóratokról számoltuk meg levelenként. Minden levél középső részéről 4–5 nagyobb átmérőjű szóruszt kapartunk le a tárgylemezre (hasonlóan a spóra hosszmerésekhez). Majd 1–2 csepp desztillált vizet cseppentettünk rá. Az eljárás ezután ugyanúgy történik, mint a spóra hosszmeréseknél, ha nem nyílnak fel a spóratokok. Érdekes még óvatosan

megnyomni a szűrőpapíron keresztül a fedőlemezt, hogy a spóratokok lapítottak legyenek, így könnyebb és pontosabb a sejtszámolás. A víz felületi feszültségének csökkentésére, hogy ne egy helyre tömörüljenek a tokok, ami nehezíti a sejtszámolást, 1 dl desztillált vízbe 1 csepp felületaktív anyagot ajánlatos tenni (PINTÉR ISTVÁN szóbeli közlése).

Érett spóratokok szükségesek az annulusz, az alapi sejtszám és a spóraméret megállapításához, ezért júliustól szeptemberig szedtünk mintát. A *P. vulgare* egyedekről kifejlett tokokat (és így spórákat) már nyár közepén találtunk, a *P. interjectum* populációkban augusztusban és szeptember elején tudtunk megfelelő mintát gyűjteni. A hibrid egyedeken kicsit előbb, július közepétől, végétől értek a szóruszok.

A **sztómák hosszmeretének** megállapítása kifejlett, fertilis, de lepréselt levelekről történt. Minden egyedről (levélről) legalább 25, a legtöbb esetben 50 gázcserenyílás hosszát állapítottuk meg a levelek alsó harmadának levélszeleteiről. Az erek és a hidatódák környékét kihagytuk, mert ezeken a részeken torz formájúak az epidermisz sejtek és a sztómák, illetve kevesebb a gázcserenyílások száma (BRUGOVITZKY 1956, SÁRKÁNY és SZALAI 1957, KOTT és BRITTON 1982).

A levágott levélszelet darabokat forró vízbe helyezve 1–2 percig forraltuk petri-csészében, majd fél órára 96 %-os etil-alkoholba tettük. Majd sztereómikroszkóp alatt óvatosan végigvágtuk a bőrszövetet zsilippengével a levélszelet darabok két szélén és a főér mentén. Ezek után fogorvosi csipesszel könnyen el tudtuk választani a bőrszövetet a levél mezofillumától, majd toulidin-kék festékoldatban ½–1 órát állni hagytuk. A fölösleges festék eltávolítására, egy pillanatra híg sósav (HCL) oldatba merítettük. Ez után rögtön tárgylemezre helyeztük 1–2 csepp glicerinben, hogy ne száradjon ki, és egyenletesen kiterüljön a tárgylemezen, majd lefedtük fedőlemezzel. Hasonlóan a spóra hosszmerésekhez, ez esetben is BRAUNE et al. (1971) alapján okulár és tárgymikrométerrel határoztuk meg a hosszmeretet fénymikroszkóppal 40×-es nagyítás mellett. SÁRKÁNY és SZALAI (1957), BARRINGTON et al. (1986), valamint MALIK és BHARDWAJA (1992) előírásai szerint jártunk el a preparátum készítés során.

Az előzőeknek megfelelően készítettük elő a bőrszövetet a **gázcserenyílások számának** vizsgálatához. Legalább 25-ször, a legtöbb esetben 50-szer állapítottuk meg a sztómasűrűséget egy levélről szintén 40×-es nagyítás mellett fénymikroszkóppal ugyanazokról a levélszelet

darabokról, amelyekről a sztóma-hosszmérést is végeztük. A kapott átlagértékeket területegységre vonatkoztattuk. Először meghatároztuk 40×-es nagyítás mellett a látótér területét okulár-, és tárgymikrométer segítségével. A látótér területét kiszámíthatjuk a kör területéből ($d^2/4 \times \pi$). Ebből az átmérő (d) ismert az előbbiek alapján, így a látótér területe megadható (μm). Tehát a kapott sztómaszámok erre a területre vonatkoznak, ebből megadható az egységnyi (1 mm^2) levélterületre eső gázcserenyílások száma (BRUGOVITZKY 1956).

A **levéllemez alakját** KOTT és BRITTON (1982) alapján a szélesség és hosszúság hányadosával számszerűsítettük. Ehhez a legnagyobb szélességet vettük alapul, tehát nem a levéllemez alakját, hanem a levéllemez kiszélesedésének mértékét számszerűsítettük. A hányados egyrészt morfológiai bélyeg, másrészt a termőhelyek különböző vízellátása is hatással lehet a levél hosszára és szélességére, ezért a vízhiány és levél paraméterhányados vizsgálatokkal egyidőben, azok mintavételi helyein szedtünk mintát 2000. év aszályos nyarán. Ugyanakkor a vízháztartás paraméterek vizsgálatához felhasznált levelek hosszát és szélességét is lemértük. A több év során begyűjtött herbáriumi levelek méreteit is bevontunk az értékelésbe. Elsősorban arra voltunk kíváncsiak, hogy a fajon belüli populációk levéllemez alakjai eltérnek-e egymástól. A mintaszámot a megfelelő táblázatban közöltük a 4.1.2. pontban, mivel a többféle termőhelyről és a több év során begyűjtött minták adatai így jobban értelmezhetőek.

3.1.3.1. A *Polypodium* taxonok morfológiai bélyegeinek statisztikai elemzése és a vizsgált levelek száma

A *Polypodium* populációk spóra hosszúságát, a spóratokok annulusz és alapi sejtszámát szignifikancia vizsgálattal hasonlítottuk össze. Ez az átlagértékek alapján STUDENT-féle t-próbával és WELCH-próbával történt populációnként és citotípusonként (SVÁB 1973). A mintát az állandó mintavételi helyekről (2. táblázat) gyűjtöttük.

A begyűjtött anyagból 25 hexaploid egyed (levél) volt megfelelő a spórahosszúság megállapításához, 29 egyed az annulusz sejtszám, 28 pedig az alapi sejtszám megállapításához. A tetraploid faj esetén 18 egyedről tudtuk a spóra hosszúságot, 15–15 egyedről az annulusz és alapi sejtszámot megállapítani. Ezen kívül 11 pentaploid hibrid egyedről történt

a spórák hosszának megállapítása, és 17–17 levélről az annulusz és alapi sejtszámok meghatározása.

Minden egyedről 25–25 db spórát és spóratokot vizsgáltunk a spóra-hosszméret és az annulusz-sejtszám megállapításához, 10 db sporangiumot pedig az alapi sejtszám meghatározásához, ahogyan ezt a 3.3. pontban már ismertettük.

Táblázatokban közöltük a szignifikancia tesztek eredményeit, illetve a fajok morfológiai jellemzőinek átlagértékeit, az eloszlásukat pedig oszlopdiagramokkal ábrázoltuk.

Az alapi, az annulusz sejtszámok és a spóraméret alakulását tovább vizsgáltuk, azaz újabb mintákat gyűjtöttünk az évek során, elsősorban annak tisztázására, hogy a különböző termőhelyeken növvő hexaploid populációkban eddig kimutatott különbségeket elfedi-e a nagyobb mintaszám. Az egyes egyedek átlagértékeit a morfológiai bélyegekre grafikusán ábrázoltuk.

A sztómák hosszúságát a következő mintaszámokból kaptuk: $n=20$ levél (*P. vulgare*), $n=25$ levél (*P. interjectum*), $n=7$ levél (*P. × mantoniae*). A sztómák számát ugyanezekről a levelekről állapítottuk meg. A 3.3. pontban ismertettük, hogy levelenként mennyi sztómát vizsgáltunk és mely években szedtünk mintát. Ez esetben is t-próbával ellenőriztük a fajok és a fajon belüli populációk közötti különbségeket. (Az utóbbinak a sztóma sűrűségénél van jelentősége, azaz kimutathatóan megjelenik-e a szárazság hatása a sztómaszám értékeinek megváltozásával.) Táblázatokban közöltük a szignifikancia tesztek eredményeit, illetve a fajok sztómaszámának és hosszúságának átlagértékeit, valamint a sztóma hosszúság eloszlását oszlopdiagrammal ábrázoltuk.

3.1.4. A kromoszóma számok dokumentálása

A kromoszóma számok dokumentálásához a MANTON (1950)-féle szélesített preparátumot használtuk PINTÉR I. szakmai irányításával. Fiatal spóratokok alkalmasak erre a feladatra, amikor a spóraanyasejtek még meiótikusan osztódnak. A tapasztalataink szerint fiatal spóratokok néhány mm átmérőjű fehér vagy világossárga színű szóruszokban találhatók (más szerzők is ezt ajánlják, pl.: WAGNER 1966, KOTT és BRITTON 1982, NEUROTH 1996). Később is vizsgálhatók erre a célra a szóruszok, ha már a színük sárgás vagy enyhén narancssárga. Ekkor a fejlődő spórák között az osztódó sejtek már nehezen lapíthatók szét a preparátum készítés során,

hogy egy síkba kerüljenek, és jól láthatóvá váljanak a megfestett kromoszómák. A *P. interjectum* és a steril hibrid taxonok esetén júniustól július közepéig (1994. 1995. 1996. és 1998. évben) szedhettünk alkalmas mintát. Egy alkalommal december elején is találtunk fiatal, világoszöld színű szóruszos leveleket a vércse-szírti (Szent György-hegy) hexaploid populációban. A *P. vulgare* faj egyedeinél előbb értek a spóratokok, ezért július elején már kialakult fiatal spórákat és spóratokokat találtunk a mintákban. Ráadásul elterjedésük korlátozott a termőhelyeken (kivéve a Kőszegi-hegységet és a Hargita-hegységet), ahogy később morfológiai vizsgálatokkal kimutattuk, ezért nem került értékelhető minta a begyűjtött növényanyagba a meiózis vizsgálat szempontjából.

Néhány levélszelet darabot vágunk le a levelek középső részéről (11³⁰ és 12 óra között) a következő termőhelyeken: Csóka-kő, Szent György-hegy (Bazaltoszlopok, Vércse-szírt), Csobánc, és a Kőszegi-hegységben a Szépkilátó felé vezető út mentén található sziklák (2. táblázat). A levélszelet darabokat külön-külön rögzítő oldatot tartalmazó kisméretű üvegedényekbe helyeztük. A rögzítő oldat jégcet, azaz etil-alkohol és ecetsav 1:3 arányú oldata. Majd kb. egy hétig 4–5 °C-on hűtőszekrényben tároltuk a mintákat, amíg a levélszelet darabok kifehéredtek. Közben egyszer frissítettük a rögzítő oldatot, majd tárgylemezre kapartunk egy vagy néhány szóruszt ebben az oldatban. A rögzítő oldat gyorsan párolog, ezért rögtön egy-két csepp kármin-ecetsav oldatot cseppentettünk a tárgylemezre, majd fedőlemezrel lefedtük. A kármin-ecetsav a nukleinsavakat festi meg a sejten, a festékoldatot PINTÉR I. bocsátotta a rendelkezésünkre. Az annulusz sejtszám és a spóraméret megállapításánál leírtak szerint jártunk el a továbbiakban. A szűrőpapíron keresztül erősen megnyomtuk a preparátumokat, hogy ne csak a fejlődő spóratokok, hanem az osztódó spóraanyasejtek is kiterüljenek. A spóraanyasejtek meiózisa során képződnek a haploid kromoszómaszámú spórák. A vizsgált páfrányok izospóras fajok, a spóratokok kifejlett állapotban 64 spórát tartalmaznak. Ez azt jelenti, hogy egy fejlődő tokban 16 spóraanyasejt meiótikus osztódásával alakulnak ki a spórák ezeknél a fajoknál (VIDA 1965, LOVIS 1977). A meiózis középszakaszában (metafázis) történik a homológ kromoszómák párosodása. Ezt követi az anafázis, amelynek kezdeti stádiumában láthatók a legjobban a megfestődött kromoszómák. A kromoszómapárok (bivalensek) és/vagy univalensek (nincs megfelelő homológ párjuk) számából következtethetünk a fajokra, hiszen a kromoszómaszám állandó bélyeg, a fajra jellemző. Ha a spóraanyasejtek

meiózisa során egyöntetűen bivalensek keletkeznek, ez a két szülőfajt jelzi (*P. interjectum*, n=111; *P. vulgare*, n=74). Ha univalensek is előfordulnak a párosodott kromoszómák mellett, ez a hibrid citotípusra jellemző (*P. × mantoniae*, 74 bivalens, 37 univalens) (MANTON 1950, SHIVAS 1961 a).

Ha nem volt lehetőség mikrofotók készítésére, celofánba csavartuk a preparátumokat és mélyhűtőben tároltuk. Nem egészen egy hónapig eltarthatók így a minták. Mikrofotókat az ELTE Genetikai tanszékén PINTÉR ISTVÁNNAL készítettünk, aki a további munkákhoz egy Zeiss Amplitval rendszerű fotofénymikroszkópot is rendelkezésünkre bocsátott. A mikrofotókat 8×100 nagyítás mellett (immerziós olaj használatával) készítettük el, majd számítógépen dolgoztuk fel a Photoshop Adobe képfeldolgozó és Corel grafikai programmal.

3.2. Vízháztartás paraméterek

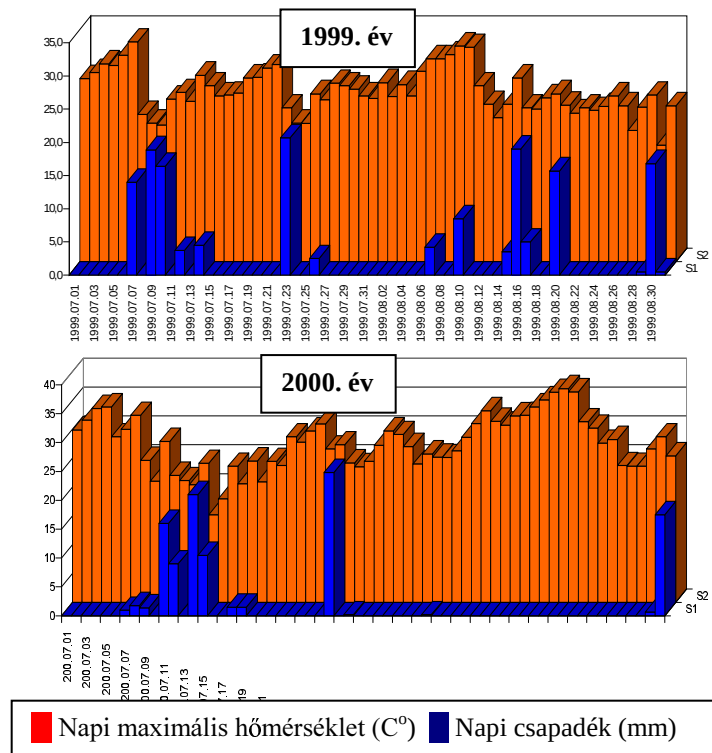
a) A vizsgált páfránypopulációk: a morfológia és citológia-fejezetben megjelölt édesgyökerű páfrány fajkomplex néhány populációja a Balaton környékén. Összehasonlításként a poikilohydrikus *Asplenium ceterach* s. lat. egyik tetraploid populációját is bevontuk a vizsgálatokba (elsősorban a vízhiány méréséhez), mert ezeknek a növényeknek a vízháztartása nem szabályozott, a környezettől függ. Az *A. ceterach* L. (*Ceterach officinarum* DC. in Lam. et DC.) nyugati pikkelypáfrány levelei szárnyasan osztottak, fonákuk pikkelyszőrökkel borított. A levelek alakja lándzsás, 3–15 (–20) cm hosszú és 1–2 cm széles (SIMON 2000). A Budai hegységben, Sümegen, a Balaton és Szombathely környékéről ismert. Sziklagyepekben és falakon gyakori, védett (SIMON 2000).

b) A vizsgált termőhelyek: a Balaton-felvidék szigethegyei közül: a bazalt alapkőzetű Szent György-hegy (Bazaltoszlopok, Vércse-szirt termőhelyek) és a dolomit alapkőzetű Csóka-kő (Keszthelyi-hegység) (2. táblázat, 3. melléklet).

c) A taxonok előfordulása a morfológiai vizsgálatok alapján: A legtöbb helyen a *P. interjectum* kiterjedt klónjai fordulnak elő (Vércse-szirt és Csóka-kő). A Bazaltoszlopoknál a pentaploid hibrid nagymértékű előfordulását állapítottuk meg, a szülőfajok egyedeit csak perifériális részekben találhattuk meg (Bazaltoszlopok). Az *A. ceterach* tetraploid citotípusának leveleit a déli fekvésű Vércse-szirt termőhelyhez közel szedtük. VIDA G. (1965) vizsgálta citológiai alapon a pikkelypáfrány

populációit a Szent György-hegyen. Ez alapján túlnyomórészt a tetraploid taxon található meg ezen a területen. A vizsgált populáció 7 egyedéről a fentiek alapján ellenőriztük a spórák hosszának középértékeit, melyek a következők voltak: 1) 50,5 μm ; 2) 41,5 μm ; 3) 40 μm ; 4) 44,9 μm ; 5) 45,2 μm ; 6) 47,8 μm ; 7) 49,7 μm . A kapott átlagok a tetraploid citotípusra megadott értéktartományba (36–45 μm , VIDA 1965; 41–48 μm , SIMON 2000) estek. A termőhelyekről és az ott előforduló fajokról készült fényképek a 14. és 15. mellékletben találhatóak. A fényképeket BÖRCSÖK ZOLTÁN készítette.

d) A mintavételek száma és ideje: A mintavételek többnyire hetente történtek 1999- és 2000-ben a nyári időszak során. 1999-ben egyenletes csapadékeloszlás, 2000-ben aszályos időjárás jellemezte a mintavételi időszakokat (3. ábra). Mindegyik termőhelyről a hetente történő mintavétel nem volt megoldható a nehéz megközelíthetőség miatt. Elővizsgálatokat 1997-ben végeztünk, ennek megfelelően rövidebb időszakban, ritkább mintavétellel, a nagyon száraz őszi periódusban. Minden alkalommal legalább 10–10 levelet szedtünk a *Polypodium* populációkból a fentebb említett termőhelyeken.



3. ábra A napi maximális hőmérséklet és a napi csapadék adatok az 1999. és a 2000. évi mintavételi időszakokban.

2
20
200
2000
2000
2000

A pikkelypáfrány védett és előfordulása korlátozott, ezért csak aszályos időszakokban, esetenként gyűjtöttünk mintát (7–10 levél alkalmanként) a kiválasztott populációból.

Mindegyik populációból klónonként 1–3 levelet gyűjtöttünk.

3.2.1. Levél paraméterhányadosok

A levél paraméterhányadosok (felületképzési hányados, szukkulencia mértéke, keménylemezőségi hányados) segítségével a levéllemez jellegére és a fajok vízháztartás konstitúció típusára lehet következtetni, ahogy ezt a 2.4.3. és 2.4.4. pontban részletesen ismertettük.

A hányadosok a következő módon adhatók meg. (STOCKER 1933 óta többen is használják ezeket a mutatókat: WEINBERGER 1973, FAHN és CUTLER 1992, ALMÁDI 1993, LARCHER 1984, von WILLERT et al. 1995).

$$\text{Keménylemezőségi h.} = \frac{\text{levél száraz tömege (g)}}{\text{levél felülete (dm}^2\text{)}} = \frac{\left(\frac{\text{száraz tömeg (g)}}{2 \times \text{terület (cm}^2\text{)}} \right)}$$

$$\text{Felületképzési h.} = \frac{\text{felület (dm}^2\text{)}}{\text{friss tömeg (g)}}$$

$$\text{Szukkulencia h.} = \frac{\text{víztartalom (g)}}{\text{felület (dm}^2\text{)}}$$

A hányadosok kiszámításához tehát négyféle alapadat szükséges: a levél felülete, friss tömege, száraz tömege és a víztartalma. A mutatók alkalmazásával a levelek termőhelyükön kialakult jellemzőit számszerűsíthetjük.

STOCKER (1933) vezette be ezeknek a hányadosoknak a használatát és megállapításuk módszerét, vizsgálatait Magyarországon előforduló fajokon kezdte el. Majd MAGYAR (1936) alkalmazta ezt a módszert hazai fás szárú fajoknál is. Végül ALMÁDI (1993) módosításai alapján jártunk el a minták begyűjtésénél és feldolgozásánál, mert vizsgálatait gyakran sziklás termőhelyek fajain végezte.

A leveleket levéllyéllel együtt 11–13 óra között szedtük és nedves kamraként szolgáló, jól lezárható üvegedényekbe („biológiai kémcső” ALMÁDI 1982) tettük. Előzetesen gyengén benedvesített szűrőpapírt helyeztünk a biológiai kémcsövekbe. Ez azért történt, hogy a levelek vízvesztését csökkentjük, ugyanakkor vízfelvételét elkerüljük, amíg a mintákkal a laborba érünk. (Szállítási idő általában 30 perc.)

A begyűjtött levelek friss tömegét azonnal lemértük 0,1 mg pontosságú torziós mérlegen a Növényteni és Növényélettani Tanszék (VE, Georgikon Kar, Keszthely) laboratóriumába érve. A mérések előtt a lemezek nyelét kb. 2 cm hosszúra vágtuk a vízfelvétel könnyítésére, ugyanis a friss tömeg megállapítása után nedves kamrába kerültek a levelek, ahol vízzel telítődtek. A 24 órán keresztüli telítést alkalmazzák általában (LARCHER 1984). Elővizsgálataink alapján 24–36 órán át telítettük a leveleket, amíg elérték a telítési súlyuknak legalább 96 %-át (4. ábra, részletesen lásd a 3.2.2. pontban). A zárwatermő, kiszáradást késleltető fajoknál ennél kevesebb, 18–19 óra elegendő a telítéshez. HEWLETT és KRAMER (1963) fás szárú fajoknál, SCHONFELD et al. (1988) kultúrnövényeknél tapasztalta ezt. A telítés után LICOR-3000 típusú területmérővel meghatároztuk a levelek területét (cm^2). A kapott értékek kétszerese a lemez felülete, amit dm^2 -ben adtunk meg, mert ez terjedt el a vízháztartás gravimetriás vizsgálatában (pl. STOCKER 1933, 1956). Így összehasonlíthatók más szerzők eredményeivel a kapott levél paraméterhányados adataink.

A növekedésanalízis vizsgálatokban a levél paraméterhányadosok közül a keménylemezűségi mutató, mint specifikus levéltömeg (*specific leaf weight*) szerepel, és a felület helyett területértékkel számolnak cm^2 -ben vagy m^2 -ben. Erre látunk példát BRACH et al. (1993) valamint BARTCH és LAWRENCE (1997) munkájában páfrányfajok esetén.

A telítést követően a leveleket egyenként megszámozott papírtálcákra szárítószekrénybe helyeztük, és 105°C -on súlyállandóságig szárítva kaptuk meg a száraz tömegüket. Az egyes mintavételi időpontokban kapott levél paraméterhányados átlagértékeket táblázatokban és pontdiagramokon ábrázoltuk az időpontokkal és a vízhiányértékekkel összefüggésben egyaránt. A *Polypodium* populációk közötti különbség mértékét az említett paraméterekben – hasonlóan a morfológiai vizsgálatokhoz – t-próbával teszteltük.

3.2.2. A levelek aktuális telítettségi vízhiányának (WSD%) meghatározása

A fent ismertetett eljárás során kapott értékekből a levelek aktuális telítettségi vízhiánya (WSD%) is kiszámítható STOCKER (1929) alapján:

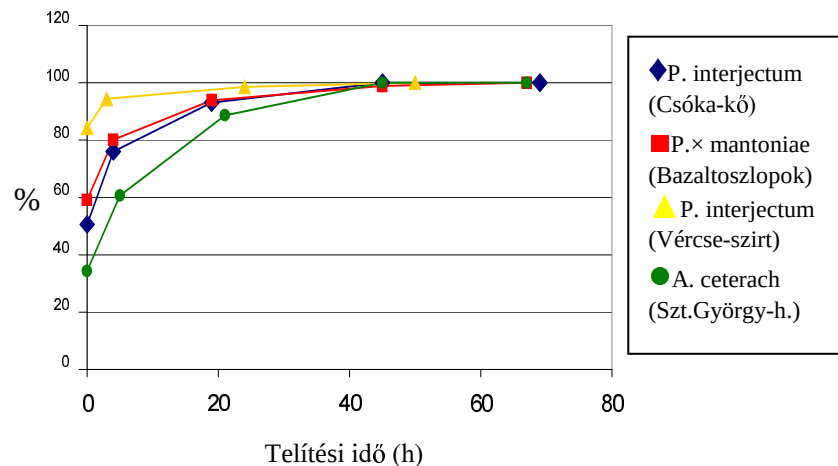
$$\text{WSD\%} = \frac{\text{telítési tömeg} - \text{friss tömeg}}{\text{telítési tömeg} - \text{száraz tömeg}} \times 100 (\%)$$

A vízhiányt mindig egy standard mérési értékhez viszonyítjuk. A levelek telítési vízhiánya azt jelzi, hogy mennyi víz hiányzik a szövetből, ha a maximális, azaz a telítési víztartalomhoz viszonyítunk. Más szavakkal a vízhiányt a frissen szedett levelek vízfelvétele jelzi a telítéskori víztartalom százalékában (HEWLETT és KRAMER 1963).

STOCKER (1929) vizsgálati menetét módosítva alkalmaztuk, mert az általa előírt 2–3 napos telítési idők helyett 24–36 h telítést alkalmaztunk (4. ábra). A több napon át tartó telítéskor ugyanis változhat a szárazanyag mennyisége a fotoszintézis és a légzés intenzitásától függően. Von WILLERT et al. (1995) magas, 15 %-os szárazanyag veszteséget is említ példaként ilyen esetben. Más szerzők is felhívják erre a figyelmet, (ha nem is közölnek az előbbihez hasonló magas értékeket) pl.: BARRS (1968), KOZLOWSKI (1968), BANNISTER (1986), LÖSCH (2001). A zárvatermő fajokra közölt rövidebb telítési idők viszont az alacsonyabbrendű növények körében nem biztos, hogy alkalmazhatóak. A vizsgált páfrányfajok amfivazális szállítónyalábjakkal ugyanis lassabban veszik fel a vizet (OGURA 1972), mint a virágos növények, és a levágott levelekben az apoplazmatikus (sejtfalakon keresztüli) vízszállítás is előtérbe kerül. Ez a 4. ábráról is leolvasható, különösen a poikilohydrikus *A. ceterach* esetén kifejezett.

Azt is feltételezhetjük az ábra alapján, hogy a nagyobb vízhiányú levelekben lelassul a vízfelvétel sebessége, ez külön vizsgálatot is érdemel. Mindezek alapján egy kompromisszumos megoldást kerestünk. A súlyos vízhiányú, bepöndörödött leveleket 30 órán át telítettük vízzel a tapasztalt lassabb vízviisszatelítődés miatt a *Polypodium* populációk esetén. A 36 órás telítési időt sosem léptük túl a tömegveszteség csökkentése érdekében. Abban az esetben, ha a 24 órás telítés után

maximum 0,4–0,5 g-ot nőtt a levelek tömege, nem folytattuk tovább a telítést.



4. ábra A telített súly eléréséhez szükséges idő a páfránypopulációk leveleiben. (A *Polypodium* taxonokat jelző pontok négy ismételtes átlagértékei, a pikkelypáfrány esetén három ismételtes történt. Mindegyik időponthoz és ismételteshez 10-10 levél átlagértéke tartozik, majd ezeknek az értékeknek az átlagát ábrázoltuk.)

A nagy víztartalmú levelekben ugyanis a 24 órát meghaladó telítés során szárazanyag veszteség lépett fel az elővizsgálatok alapján. A poikilohydrikus *A. ceterach* esetén hasonlóképpen jártunk el, azzal a különbséggel, hogy a súlyos vízhiányú leveleket kb. 36 órán át telítettük a lassabb mértékű vízfelvevő és/vagy vízszállító képessége miatt (4. ábra).

A szárazanyag veszteség jelenségének, illetve a száraz tömeg változásának felismerése, a vízhiány meghatározására is hatott. Kezdetben sok kutató használta a szárazanyagot, mint vonatkoztatási alapot a vízhiány megállapításához, az 1910-es évektől kezdve a 60-as évekig. A száraz súly változások viszont gyakran nem arányosak a szövetek aktuális vízmennyiségének változásával, ezért a mutató nemcsak a víztartalom (vízhiány) alakulását tükrözheti, hanem a száraz súly, vagy a víztartalom és a szárazanyag tömegének együttes változását is (KOZŁOWSKI 1968). Ettől függetlenül napjainkban is használják ezt az alapot, mert rövid távú vizsgálatokra megfelelő (BARRS 1968).

Általában a telítési víztartalom az elfogadott vonatkoztatási alap a vízhiány megállapításakor (BARRS 1968, BANNISTER 1986, von WILLERT et al. 1995), ahogy azt STOCKER (1929) elsőként kidolgozta. Különösen

olyan növények esetén tartják alkalmazhatónak ezt, amikor a levelekben jóval kevesebb a víztartalom a telítéskorinál (PARKER 1956). Ez az elnevezésben is tükröződik (víztelítettségi hiány – *saturation water deficiency*), hogy el lehessen különíteni más vonatkoztatási alapot (felület, szárazanyag, friss tömeg) alkalmazó számítástól (BARRS 1968). HEWLETT és KRAMER (1963) azonban az általános jelentésű vízhiány (*water deficit*) elnevezést tartja megfelelőbbnek a telítési vízhiány helyett.

A víztelítettségi hiányt és a levél paraméterhányadosokat nemcsak az eddig tárgyalt ún. „egész levél” módszerrel, hanem levélkorongokkal is megállapíthatjuk. Nincs megállapodás a szerzők között, hogy melyik módszer az előnyösebb, erről megoszlanak a vélemények. Például HEWLETT és KRAMER (1963) fás szárú fajokra az egész levél módszert tartja alkalmasnak, BARRS (1968) viszont elveti ezt, és a levélkorongok használhatóságának előnyeit hangsúlyozza. A telítési idők lerövidíthetők a levélkorongok használatával, azonban gyakran fellép az infiltráció (túltelítődés) jelensége (HEWLETT és KRAMER 1963, RICHNOVSKA és KVET 1965, RICHNOVSKA és ULEHLOVA 1975, SZABÓ 1983, ALMÁDI szóbeli közlése), amit különböző korrekciókkal próbáltak kiküszöbölni (BARRS 1968).

3.2.2.1. A vízzel telítés során a levelekben a szárazanyag változása

Elővizsgálataink során összehasonlítottuk a vízzel telített levelek száraz tömegét a vízzel nem telített levelekével is két *Polypodium* populációban. A vízháztartás paraméter vizsgálatok mintavételével egyidőben szedtünk 10–10 levelet, amelyek száraz tömegét vízzel telítés nélkül állapítottuk meg az alábbi két termőhelyről. A vízzel telített levelek száraz tömege pedig az említett vizsgálatokban felhasznált minták adata:

	Vízzel telített levelek	Vízzel nem telített levelek
	a) száraz súlya b) magassága	a) száraz súlya b) magassága
	c) és hányadosuk:	c) és hányadosuk:
1. Csóka-kő	a) $\bar{x} = 0,307$ g; b) $\bar{x} = 16,8$ cm	a) $\bar{x} = 0,308$ g; b) $\bar{x} = 15,1$ cm
(<i>P. interjectum</i>)	c) $\bar{x} = 52,33$ g•cm⁻¹; n= 24	c) $\bar{x} = 55,19$ g•cm⁻¹; n= 22
2. Bazaltoszlopok	a) $\bar{x} = 0,290$ g; b) $\bar{x} = 15,1$ cm	a) $\bar{x} = 0,287$ g; b) $\bar{x} = 14,06$ cm
(<i>P. × mantoniae</i>)	c) $\bar{x} = 57,56$ g•cm⁻¹; n= 17	c) $\bar{x} = 51,92$ g•cm⁻¹; n= 13

A különbség mértéke a vízzel telített és vízzel nem telített levelek száraz súlya között az 1. sorban 0, 33%, a 2. sorban 1, 04% volt.

(Az értékelésbe nem számítottuk bele a fiatal, még fejlődő leveleket.)

Ez megerősítette azt a tapasztalatunkat, hogy a fentebb leírt telítési idők alkalmazásakor a szárazanyag változása elhanyagolható volt a levelekben.

Az 1997-ben végzett elővizsgálatok szerint, szárazanyag veszteség a magas víztartalmú levelekben következett be általában a 24 órás telítési idő túllépésekor, míg a nagyobb vízhiányú levelekben 36–40 órás telítési idő után, ami az előzőek és a 4. ábra alapján várható volt.

Összefoglalva, az eddigiek alapján belátható, hogy a kiválasztott páfrányfajokra az egész levél módszer az alkalmasabb, és a telítési idők beállításával elkerülhettük az infiltrációt, a regenerálódást és ugyanakkor jelentősen csökkentettük a szárazanyag veszteséget is.

3.3. A levéllemez hosszúsága a száraz tömegének függvényében, valamint a levéllemez hosszúságának és száraz súlyának hányadosa

Régóta használják a hosszúság és a szárazanyag tömegének hányadosát a szkleromorfia kifejezésére levelekben. BARTSCH és LAWRENCE (1997) páfrányfajok esetén a hányados értékei és a levelek hosszának és száraz tömegének összefüggése alapján következtettek a fajok GRIME (1988)-féle életstratégiájára. GRIME (1979) számos adatot közöl a növények szárazanyag termelésének menetéről a levelek hosszúságára vetítve, hiszen a levelek kora többé-kevésbé megfeleltethető a hosszúságukkal. Az említett szerzők vizsgálatainak egy részét a levéllemezeken alkalmaztuk a *Polypodium* taxonoknál és azok termőhelyein előforduló más páfrányfajoknál is. A mintákat a Bazaltoszlopoknál, a Vércse-szirten és a Csóka-kőn élő *Polypodium* populációkból szedtük 2000. év aszályos nyarán a vízháztartás paraméter vizsgálatok mintavételével egyidőben. Mindegyik termőhelyről 10–10 levelet gyűjtöttünk. Ezeket a mintákat a *Polypodium* populációk levéllemez alakjának számszerűsítésére is felhasználtuk, amit a 3.3. pontban ismertettünk. Az édesgyökerű páfrányfajokon kívül az *Asplenium trichomanes* s. lat. populációkból szedtünk 10–10 levelet az említett három termőhelyről és a poikilohydrikus *Asplenium ceterach* s. lat. a vízhiány vizsgálatokhoz kiválasztott populációjából is. A levéllemezek hosszúságának és száraz tömegének kapcsolatát pontdiagrammal, és e két paraméter hányadosát oszlopdiagrammal ábrázoltuk.

3.4. A sziklás termőhelyek váztalajának tulajdonságai

A 2. táblázatban összefoglalt mintavételi helyekről: 1), 2), 5), 6), 7), és 8) termőhelyekről gyűjtöttünk talajmintát. Mindegyik termőhelyen külön vettünk mintát a páfrány egyedekkel fedett sziklarepedésekből, külön a virágos növényekkel borított sziklarepedésekből és külön a nem sziklás részek erdőtalajából. A felsorolt helyeken kívül a vízhiány vizsgálatba vont *A. ceterach* populáció sziklás termőhelyéről és egyúttal az említett citotípus Vércse-szirten is megtalálható termőhelyéről is vettünk talajmintát.

Minden egyes mintavételkor átlagmintát gyűjtöttünk a következő módon. Az említett helyek (sziklás részek, nem sziklás részek stb. termőhelyenként) mindegyikének 4 pontjából gyűjtöttünk azonos mennyiségű talajmintát, ezeket összekevertük, és az így kapott talajmintát tekintettük átlagmintának. Az alapkőzetig történt a mintavétel, ez a sziklás részekben 5–10 cm volt. A sziklás részekben kívül ez 30–40 cm-t jelentett, azaz az esetek többségében a rizómás-, illetve ezalatti részig vettünk mintát.

Majd a Borbás Vince Ökológiai Laborban (VE, Keszthely) NÉMETH JÓZSEF laboráns végezte el a következő vizsgálatokat (BÚZÁS 1993) alapján:

– a kémhatás pH (H_2O és KCL); a kalcium karbonát ($CaCO_3$), a humusz és a C-tartalom %-os mennyisége; az összes nitrogén-, az oldható foszfor és P_2O_5 -tartalom, az oldható kálium és K_2O -tartalom mg/100g egységben; a kicserélhető hidrogén-, kalcium-, magnézium-, nátrium-, és vas-ionok mennyisége mg.e./100g mértékegységben.

4. EREDMÉNYEK ÉS ÉRTÉKELÉSÜK

4.1. Morfológia és citotaxonómia

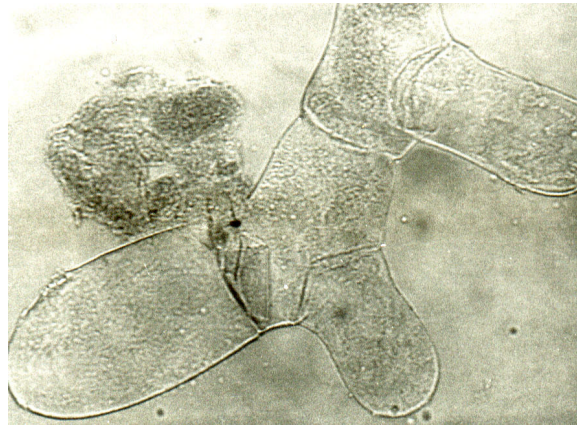
4.1.1. A parafízisek előfordulása és a kromoszómaszámok

A várakozás ellenére nem találtunk parafíziseket a spóratokok között, még fiatal korban sem, azonban egyszeresen elágazó, parafízisekhez hasonló képleteket figyeltünk meg, elsősorban a Bazaltoszlopoknál növvő hibrid egyedekben, és a csobánci hexaploid populációban (5. A. ábra). Az utóbbi a legészakibb kitettségű termőhely, ami nem a hexaploid faj jellemző termőhelye a taxon déli, szubmediterrán karaktere miatt. Kérdés, hogy az élőhely mikroklímája, a környezeti tényezők indukálják-e a parafízisek nagyobb mennyiségben való termelődését, ebben a megközelítésben még nem végeztek vizsgálatokat. DOSTÁL (1984) eredményeinkhez hasonlóan parafízis-jellegű képleteket említ a *P. vulgare* esetén (soksejtű fonalak), míg a *P. interjectum*-nál már parafíziseket, de ezek előfordulását nem tartja általánosnak.

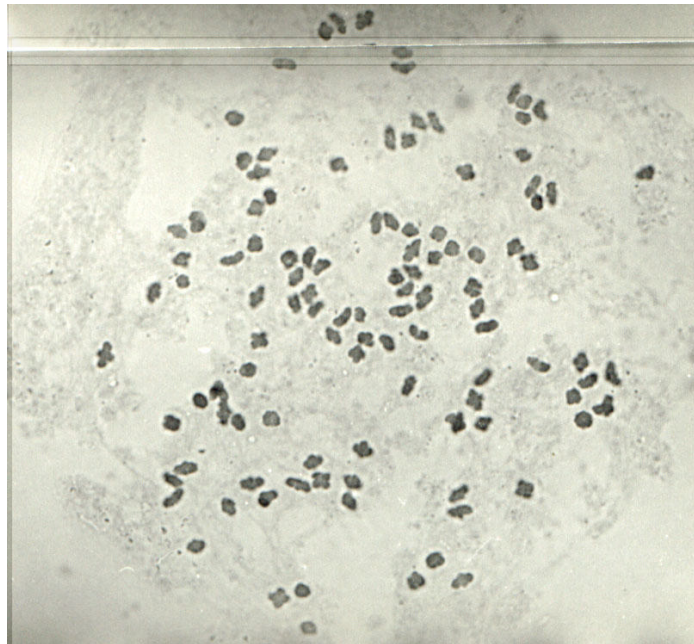
A kromoszóma szám (5. B. és 6. ábra) alapján a csóka-kői (Keszthelyi hegység), a vércse-szírti (Szent György-hegy) termőhelyen és Csobáncon a *P. interjectum*, azaz a hexaploid szülőfaj jelenlétére lehet következtetni, míg a Bazaltorgonáknál növvő klónok legtöbbje feltehetően a pentaploid hibrid (*P. × mantoniae*) fajhoz tartozik (7. ábra). A Kőszegi-hegység Szépkilátóhoz közeli sziklákról szedett egyedek meiózis alapján tetraploidok (*P. vulgare*) (6. ábra). Mikroszkópos megfigyelések alapján, (bár nem készült róluk fénykép), a vércse-szírti és a csóka-kői termőhelyről több alkalommal állapíthattuk meg a hexaploid fajra jellemző kromoszómaszámot. A Bazaltoszlopok után 200-300 méterre az út mentén található egyedekről pedig a tetraploid fajra jellemző kromoszómaszámot találtuk. A Bazaltoszlopoknál élő feltehetően hibrid populációból négy egyednél figyelhetjük meg az univalensek jelenlétét. A spóraanyasejtek meiózisát lefényképezve rögzíthető a bivalensek és univalensek száma. Ha a bivalensek száma $n = 111$, ez a hexaploid szülőfajt jelzi. Az $n = 74$ haploid kromoszóma szám (vagy a bivalensek száma a meiózisban) a tetraploid fajra jellemző. A hibrid egyedek esetén nem sikerült ellenőrizni a bi-, illetve univalensek számát, de az allopoliploid steril hibridekre mindig jellemző univalensek jelenlétét sikerült kimutatni (7. ábra). A spontán kromoszómaszám megkettőződés ez esetben feltehetően még nem

játszódott le a természetben, ilyen adatot nem közöl az irodalom (NEUROTH 1996).

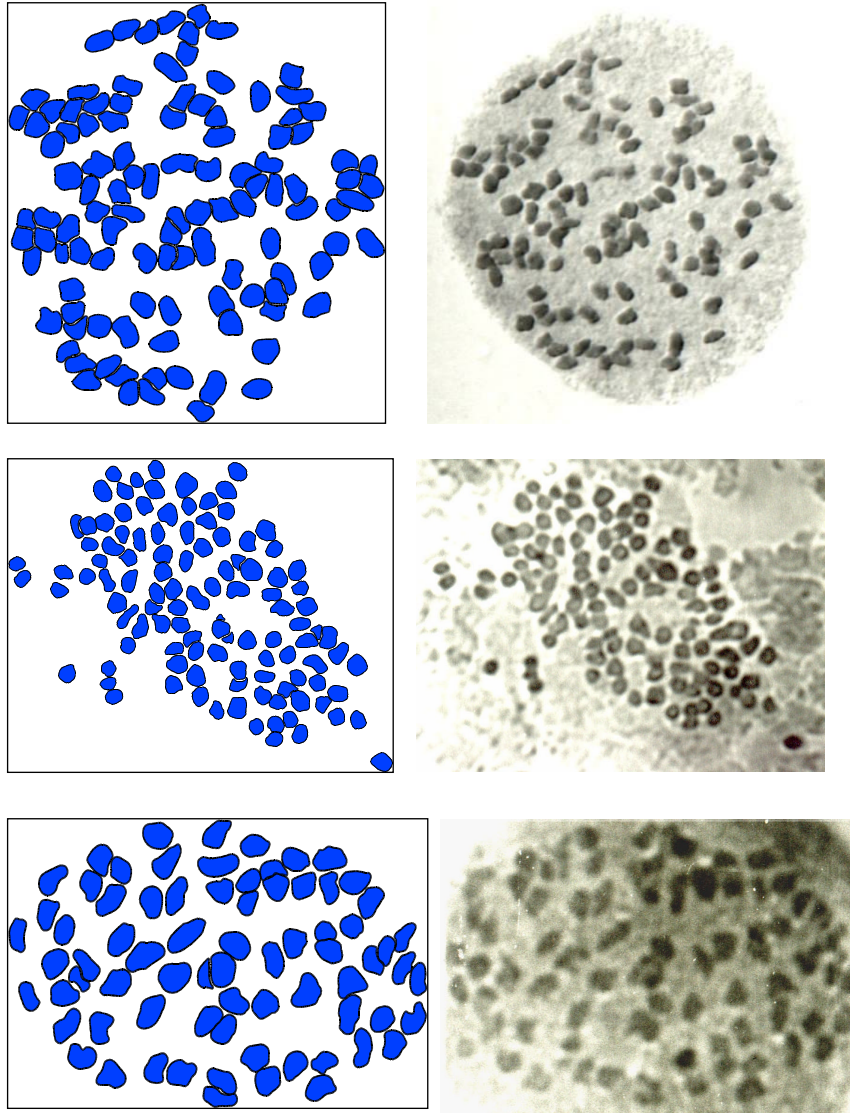
A.



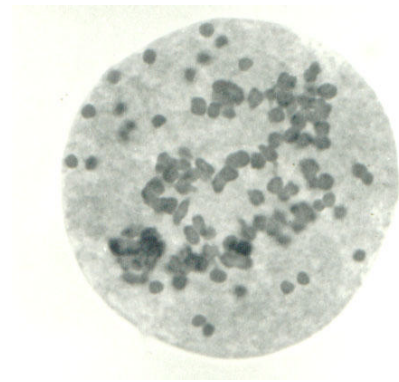
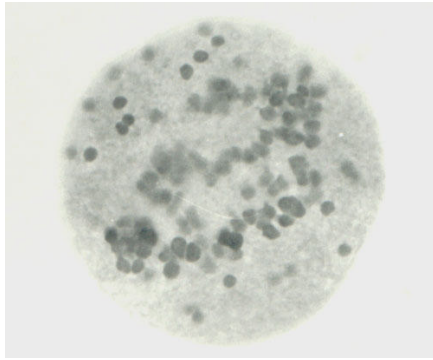
B.



5. ábra A: Parafízis jellegű képlet a *P. × mantoniae* populációból. **B:** n= 111 bivalens kromoszóma a spóraanyasejtek meiózisének metafázisában a csóka-kői *P. interjectum* populációból. A fotó az ELTE Genetika Tanszékén készült.



6. ábra Felső sorban: a vércse-szírti hexaploid populációban talált $n = 111$ bivalens kromoszóma a spóraanyasejtek meiózisa során (fázis kontraszt). A fotó az ELTE Genetika Tanszékén készült. Középső sorban: a csobánci populációban talált feltehetően $n = 111$ bivalens kromoszóma. Alsó sorban: a tetraploid fajra jellemző $n = 74$ bivalens a Kőszegi-hegységből.



7. ábra A *P. x mantoniae* egyedek spóraanyasejtjeiben talált uni- és bivalens kromoszómák a meiózis telofázisának első szakaszában. A bal oldali képen csak a felső síkban lévő kromoszómák élesek, így a két képet együtt értelmezve az uni- és bivalensek jobban kivehetők. A fotó az ELTE Genetika Tanszékén készült.

4.1.2. A *Polypodium* populációk morfológiai változatossága

a) A tetraploid (*P. vulgare*) és a hexaploid (*P. interjectum*) fajok között szignifikáns különbség van a 3. táblázatban feltüntetett morfológiai bélyegek alapján (11. sor). Ez a különbség a **spóra-hosszméret**nél a legnagyobb, a bélyeg a ploidia-fok szerint alakul a szülőfajokban, ami a 6. melléklet oszlopdiagramján került bemutatásra. A 8. ábra pontdiagramján a spóra hosszúság és az alapi sejtszám átlagait egyenként tüntettük fel a populációk részletesebb jellemzése végett. A 8. ábrán látható, hogy a csóka-kői *P. interjectum* populációban alacsonyabb spórahossz értékeket is mértünk. Ezek a 70 µm spóra hosszúságok a két szülőfaj közötti határértéket jelentik az irodalom szerint (pl.: ADLER et al. 1994). A tetraploid (*P. vulgare*) egyedek közül a Szent György-hegyen élőkről mértünk néhány esetben magasabb, az előbb említett határértéket megközelítő spóra hosszúságot. Ezek az egyedek a *P. x mantoniae* termőhelyétől távolabb, a 2. táblázatban feltüntetett 4) termőhelyen találhatóak az út mentén. A 8. ábrán az is látható, hogy néhány levél esetén átfednek a populációk spóra hosszúságai, ezért ezeknél a leveleknél problémás lehet a határozás. Emiatt érdemes a spórák hosszúsága mellett a ploidia mértékével korreláló más bélyeget is figyelembe venni a határozásnál.

A *P. x mantoniae* egyedek azon életképtelen spóráinak hosszúsága, amelyek alakja a legjobban megközelítik a szülőfajok fertilis spóráinak

alakját, a tetraploid fajéhoz áll közel, és annak felső értékhatárába esik ($\bar{x} = 59,85$) (4. táblázat).

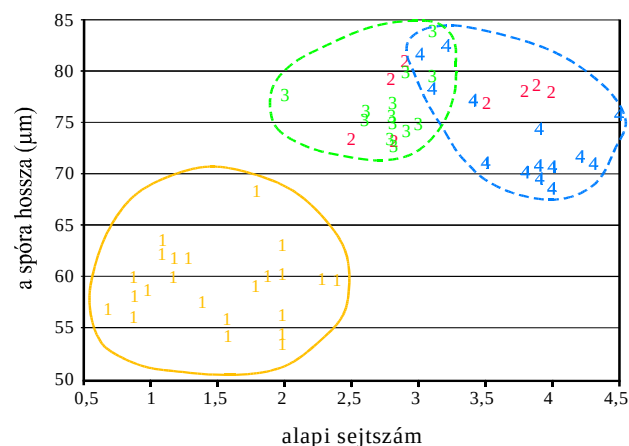
3. táblázat A *Polypodium* populációk spóra hosszúságának, valamint a spóratokok alapi és annulusz sejtszámának összehasonlítása t-próbával. n= a levelek száma

	Populációk, fajok megjelölése+	Spóratokok annulusz sejtszáma	Spóratokok alapi sejtszáma	Spórák hosszúsága
1.	1 - 2	t** = 6,87	t** = 7,14 n = 24	t** = 15,59; n = 27
2.	1 - 3	t = 0,47	t** = 4,77 n = 20	t** = 17,14; n = 24
3.	1 - 4	t** = 14,46; n = 23	t** = 10,14 n = 23	t** = 12,12; n = 22
4.	1 - 5	t = 0,45	t** = 6,97 n = 30	t = 1,06
5.	2 - 3	t** = 5,03; n = 17	t** = 2,27 n = 16	t = 0,007; n = 17
6.	2 - 4	t* = 3,06; n = 20	t = 1,53 n = 19	t = 1,37; n = 15
7.	2 - 5	t** = 5,11; n = 27	t* = 2,94 n = 26	t* = 16,55
8.	3 - 4	t** = 8,78; n = 15	t** = 4,63 n = 15	t = 1,10; n = 12
9.	3 - 5	t = 0,07; n = 22	t = 0,27 n = 22	t* = 13,85
10.	4 - 5	t** = 9,19	t** = 5,73 n = 25	t* = 9,25
11.	1 - 2 + 3 + 4	t** = 6,05	t** = 8,87 n = 41	t** = 20,98; n = 41
12.	5 - 2 + 3 + 4	t** = 4,56 n = 44	t* = 2,69 n = 43	t* = 4,33

*P≤0,05 **P≤0,01 ***P≤0,001

+: 1. *Polypodium vulgare* s. str. (Kőszegi-hegység, Csóka-kő, Badacsony, Szent György-hegy)
 2. *P. interjectum* (Bazaltorgonák; Badacsony, Csobánc)
 3. *P. interjectum* (Vércse-szirt)
 4. *P. interjectum* (Csóka-kő)
 5. *P. × mantoniae* (Bazaltorgonák)

A hibrid spóra hosszúsága szélesebb értéktartományt fed le, mint a tetraploid egyedeké (50–71 μm) (6. B melléklet). Átlagértékeik között azonban nincs szignifikáns különbség (3. táblázat, 4. sor). A bélyeg szórása a steril, hibrid citotípusban a legnagyobb – a várakozásoknak megfelelően (4. táblázat).



8. ábra Az alapi sejtszám (spóratokok) és a spóra hosszúság átlagai egyedenként a *P. interjectum* és a *P. vulgare* esetén. (Az 1. szám a *P. vulgare* egyedeket, a 2, 3, 4 számjegyek a *P. interjectum* egyedeket jelölik — részletesen lásd a 3. táblázatot és a 11. ábra jelmagyarázatát).

4. táblázat A spórák hosszúságának, a spóratokok annulusz- és alapi sejtszámának átlagértékei, megoszlása és szórása a vizsgált *Polypodium* populációkban az állandó mintavételi termőhelyeken.

Polypodium fajok	Spórák hossza (μm)			Spóratokok annulusz sejtszáma			Spóratokok alapi sejtszáma		
	$\bar{x}$	megoszlás	s	$\bar{x}$	megoszlás	s	$\bar{x}$	megoszlás	s
<i>P. vulgare</i> (tetraploid)	59,9	(53)56-65(77)	2,60	10,9	(7)9-12(15)	0,64	1,5	(0)1-2(3)	0,77
<i>P. interjectum</i> (hexaploid)	76,9	(62)74-86(95)	3,13	8,4	(4)5-10(17)	1,87	2,9	2-4(5)	0,89
<i>P. × mantoniae</i> (pentaploid)	59,8	(44)50-71(80)	8,78	10,5	(6)8-13(17)	1,59	2,5	2-3(4)	0,77

A hibrid egyedek spóra hosszúságának eloszlása nem a normál eloszlás görbét követi, gyakorlatilag egyik hosszúsághoz sem tartozik magas 20–25% gyakorisági érték, amelyek a szülőfajokra jellemzőek (6. B melléklet). Ehelyett a legmagasabb gyakorisági érték 14%, ez is legalább két hosszúság kategóriához tartozik (50, illetve 68 μm). WAGNER és CHEN (1965), PINTÉR (1980) steril, hibrid páfrányfajok spóra hosszúságát vizsgálta részletesen. Megállapították, hogy átlagméretet tulajdonképpen nem lehet kimutatni, mert a spórák mérete igen széles határok között változott, nagyon magas szórásértékekkel. A *P. × mantoniae* egyedekre

kapott spóraméret megoszlása több csúcsot mutatott és a szórásértékek is jóval alacsonyabbak voltak, mint a fent említett munkákban. Ez egyrészt abból adódott, hogy nem mértük le mindegyik abortív spóra típus hosszát, másrészt a hibrid egyedek visszakereszteződését is jelezheti a szülőfajokéval. Ezt csak a feltételezés szintjén említettük meg, mert a visszakereszteződés igen ritka esemény, ezzel kapcsolatban további vizsgálatok szükségesek.

WAGNER et al. (1986) a spóra abortálódás egyik okaként említi a normál fajok visszakereszteződését a steril, hibrid egyedekkel, amit többek között arról lehet felismerni, hogy az ép spórák mellett sok deviáns spóra is van. REICHSTEIN (1981) olyan defektes spórákat termelő egyedeket talált, amelyek mindegyikénél normális, ép spórákat figyelt meg és ezt a visszakereszteződésre vezeti vissza. A *P. × mantoniae* egyedeknél a lemért spórák valóban közel álltak az ép, szülőfajokra jellemző spórák alakjához és méretéhez.

Megállapítható, hogy gyűjtési időtől függetlenül rendszerint ugyanazokat az abortív spóratípusokat találtuk. A fiatal spórák, a félig kifejlődött szóruszok használatát viszont elkerültük a spóra hosszmeréseknél, mert WAGNER et al. (1986) is figyelmeztet, hogy az ilyen minta a defektes spórákkal keverhető.

WAGNER és CHEN (1965) a zavart spóráképzésű hibrid páfrányfajok spóraméret hisztogramját a következőképpen jellemezte: széles intervallum, a mediántól sok nagyobb és kisebb méretű spóra is előfordul. Ez a jellemzés is teljesül a feltételezett hibrid populáció spóraméret megoszlásában. Összefoglalva, a spóra hosszúság megoszlása megerősíti a Bazaltoszlopoknál élő *Polypodium* populáció steril hibrid eredetét.

A **hibrid egyedek** defektes **spórái** háromféle kategóriába estek: 1) a behorpadt, plazma nélküli, változatos alakú és méretű spórák – sokszor sötét perisporiummal; 2) gömb alakú, nagyméretű, ún. diplospórák; és a 3) szülőfajok életképes spóráit megközelítő alakú, de protoplaszt nélküli szintelen vagy kevés plazmát tartalmazó (halványsárga színű) spórák, melyek behorpadása nem annyira kifejezett, mint az első kategóriánál – és ide soroltuk még az 1–2%-ban előforduló, épnek látszó spórákat is).

A hibrid egyedek mindegyikénél találtunk diplospórákat tartalmazó tokokat, amit viszont a szülőfajok egyedeinél eddig még nem tapasztaltunk. Többen hangsúlyozzák, hogy a steril, hibrid páfrányfajokra

sok esetben jellemző, hogy redukálatlan kromoszómaszámú, ún. diplospórákat termelnek (WAGNER és CHEN 1965, LOVIS és REICHSTEIN 1968 a, b, BADRÉ és PRELLI 1978, PINTÉR 1980, WAGNER et al. 1986, NEUROTH 1996). Újabban NEUROTH (1996) közölt eredményeket a *P. × mantoniae* spóratípusairól, nagy területről begyűjtött átlagminta alapján. A Bazaltoszlopoknál növvő hibrid populációról kapott spóratípusok megegyeznek az említett irodalomban leírtakkal, azzal a különbséggel, hogy az abortív spóratípusokon belül nem különített el kategóriákat. Ez nem terjedt el az irodalomban, kivéve néhány esettanulmányt, például WAGNER és CHEN (1965) közöl összefoglaló tanulmányt hibrid *Dryopteris* taxonok defektes spóratípusairól. A redukálatlan diplospórák viszonylag gyakori előfordulását figyeltük meg, azaz majdnem mindegyik vizsgált egyedben általában két–(három) spóratok (3–5 szórusból) tartalmazott néhány ilyen spórát.

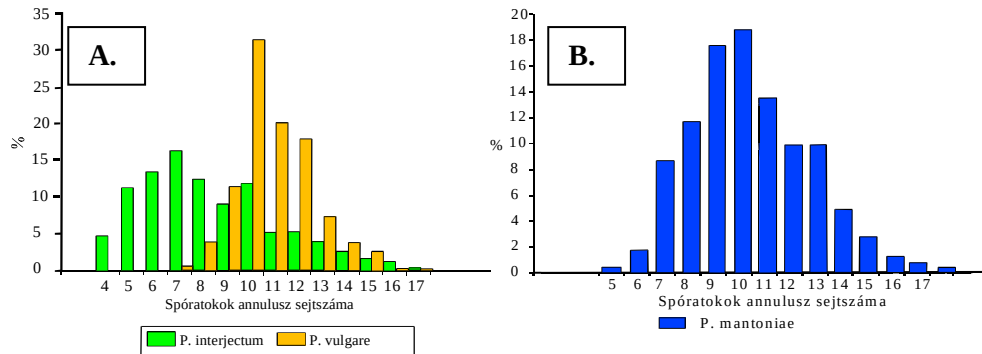
Megfigyelhető volt sötét színű cseppek lerakódása is a spóratokok falában, ami gyakran együtt jelentkezett behorpadt és masszív, sötét színű perisporiumú abortív spóráképzéssel. WAGNER et al. (1986) alapján ez is steril hibridre utal.

Az ivaros szaporodású szülőfajok is képezhetnek deformált spórákat, pl.: környezeti stressz hatására (pl. BARRINGTON et al. 1986, WAGNER et al. 1986). A vizsgált *P. interjectum* egyedek (a Vércse-szirten egy klón, a Csóka-kőn eddig két klón) által termelt abortív spórák aránya azonban messze elmaradt a hibridétől, vagyis az adott spóratokokban mindig találtunk megfelelő mennyiségű fertilis, normális alakú és méretű spórát, amelyek a spóra hosszmeret megállapításához elegendőek voltak. A defektes spórák nagy része az előzőekben leírt hármas abortív spóratípusba tartoztak.

BOBROV (1964) 10–30%-ot ad meg a deformált spórákra a *P. vulgare* esetén. Ezzel szemben a vizsgált tetraploid egyedek nagy része szinte csak ép spórákat termelt, még az előzőekben említett hármas abortív spóratípus sem volt rájuk jellemző, kivéve a Ság-hegyről szedett leveleket. WAGNER et al. (1986) általánosnak tartja a szülőfajok abortív spóráképzését a különböző fajkomplexekben és 10–20%-ra becsüli a defektes spórák arányát.

b) Az annulusz sejtszám alakulása nem egyértelmű, a citotípusok nem válnak el élesen egymástól a bélyeg alapján (9. ábra). A szórásértékek már jóval alacsonyabbak, mint a spórahossz esetén és szintén a hexaploid

populációkban volt a legnagyobb (4. táblázat). A *P. interjectum* annulusz sejtszáma szélesebb intervallumú a vártnál és az oszlopdiagram nem normál eloszlású (9. A ábra), ami már kis mintaszámnál ($n = \max. 8-10$ levél, fajonként vagy termőhelyenként) is kimutatható (7. melléklet). A 7. mellékleten látható, hogy az oszlopdiagram „szabálytalan” lefutásának oka a vércse-szírti hexaploid egyedek annulusz sejtszámainak változatos alakulása, amit nem fedett el a nagyobb mintaszám sem.

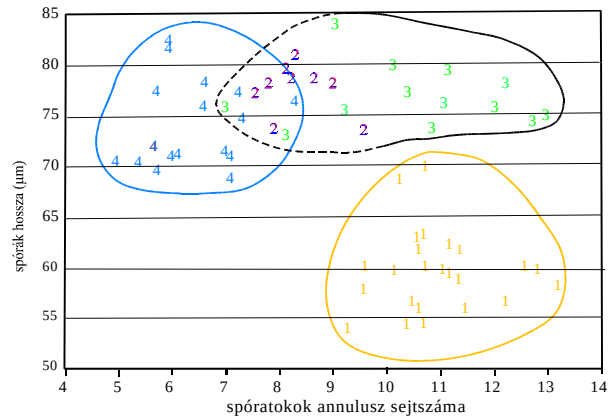


9. ábra A:= a *P. vulgare* ($n = 31$) és a *P. interjectum* ($n = 54$), valamint a B:= hibrid faj ($P. \times mantoniae$, $n = 21$) annulusz sejtszámának (spóratokok) megoszlása az állandó mintavételi helyeken. n = a levelek száma

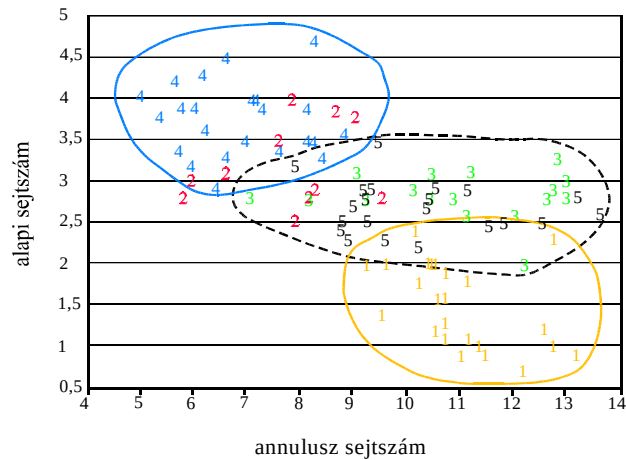
A hexaploid faj vizsgált egyedeit három csoportba osztottuk ezek alapján a 8. és 10–11. ábrákon, és külön-külön jelöltük meg őket a 3. táblázatban is. A vércse-szírti populáció annulusz sejtszáma jelentősen eltér a többi termőhelyről gyűjtött hexaploid egyedek sejtszámától és a tetraploid egyedekére jellemzően alakul (10. ábra), amit a szignifikancia elemzés is kimutatott (3. táblázat, 5. 6. 8. sor). A hexaploid faj heterogénnek bizonyult az annulusz sejtszámra a vizsgált területeken. Ennek egyik lehetséges magyarázatát adhatják a levél paraméterhányados és vízhiány vizsgálatok adatai (lásd 5. pontban).

A $P. \times mantoniae$ egyedek annulusz sejtszáma pedig átfed a két szülőfaj sejtszámával, különösen a tetraploid fajéval (9. B ábra, 4. táblázat). A gyakorisági értékek megoszlása bár különbözik a szülőkétől (9. B ábra), ezt azonban az átlagértékek már nem mutatják (4. táblázat). Mindez a 11. ábrán is jól látható.

A csóka-kői hexaploid egyedek annulusz-sejtszáma a legalacsonyabb, megközelíti a diploid faj (*P. australe*) értékét (11. ábra).



10. ábra Az annulusz sejtszám (spóratokok) és a spóra hossz méret átlagai egyedenként a *P. interjectum* és a *P. vulgare* esetén. (Az 1. szám a *P. vulgare* egyedeket, a 2, 3, 4 számjegyek a *P. interjectum* egyedeket jelölik — részletesen lásd a 3. táblázat és a 11. ábra jelmagyarázatát.)



- +: 1. *Polypodium vulgare* s. str. (Kőszegi-hegység, Csóka-kő, Badacsony, Szent György-hegy)
 2. *P. interjectum* (Bazaltorgonák; Badacsony, Csobánc)
 3. *P. interjectum* (Vércse-szirt)
 4. *P. interjectum* (Csóka-kő)
 5. *P. × mantoniae* (Bazaltorgonák)

41. ábra A spóratokok alapi- és annulusz sejtszáma egyedenként a vizsgált *Polypodium* populációkban.

Nemcsak a termőhelyek között, hanem termőhelyen belül is találtunk különbséget, ugyanis a Vércse-szirten növő hexaploid klónok annulusz

sejtszámai különböznek egymástól. A vízháztartás részben 1. klónnal jelölt rametek aktuális értékeinek többsége a tetraploid fajéra jellemzően alakul, míg az 1. klónon kívül a többi egyedre (ramet) ennél sokkal alacsonyabb annulusz sejtszám a jellemző (11. ábra). Ez az alacsonyabb sejtszám egyezik az irodalomban általában megadott értékekkel (1. táblázat).

A tetraploid egyedek többségénél a várt magasabb értékek helyett a hexaploid fajra jellemző, azaz alacsonyabb értékeket kaptunk (11. ábra, 4. táblázat). Ezt termőhelytől függetlenül tapasztaltuk. Valószínű, hogy ezért mutat átfedést nemcsak a vércse-szírti hexaploid populációval, hanem a pentaploid hibrid egyedekkel is. Továbbá, nemcsak a Balaton-felvidékről, hanem a Kőszegi-hegységről, a Ság-hegyről, valamint a Soproni-hegység és Erdély területéről szedett egyedeknél sem változott ez az alacsony érték a legtöbb esetben (8. melléklet). Valószínű, hogy nem helyi jellegű tulajdonságról van szó, ami csak a vizsgálat súlypontját képező Balaton-felvidékre korlátozódik. További vizsgálatok szükségesek más sziklás élőhelyekről (pl.: Északi Középhegység) és erdei területekről is. Ez azért lenne fontos, mert magas aktuális értékeket (14<, és így magasabb átlagértékeket) rendszerint a Szent György-hegy sziklás részein növe egyedekről kaptunk.

c) A spóratokok alapi sejtszáma alapján viszont jól láthatóan eltér egymástól a tetraploid és hexaploid faj a vizsgált termőhelyeken (9. melléklet), (*P. vulgare*: $\bar{x} = 1,5$; *P. interjectum*: $\bar{x} = 3,13$; 4. táblázat). A hibrid egyedek értékei viszont jelentősen átfednek a hexaploid fajjal (4. táblázat). Az alapi sejtszám szórásértékei alacsonyak voltak mindhárom fajnál, nemcsak a többi bélyegéhez képest, hanem statisztikai szempontból is (4. táblázat).

Nemcsak az annulusz-, hanem az **alapi sejtszám** esetén is szignifikánsan különbözik a hexaploid vércseszírti populáció a többi termőhelyről származó hexaploid egyedekétől (3. táblázat, 5. és 8. sor). Az utóbbiak között viszont nem volt kimutatható szignifikáns különbség (3. táblázat, 6. sor). Mindez az egyedenkénti átlagértékek pontdiagramja alapján is várható volt (8. ábra). A hexaploid egyedek középértékei 2–4,7 intervallumban találhatók, tehát kimutatható a heterogenitás ez esetben is, bár ez nem annyira jelentős, mint az annulusz sejtszámoknál. A csóka-kői hexaploid populációban mindig 2,5-nél nagyobb értékeket számolhattunk, míg a Vércse-szírtén élő *P. interjectum* egyedek adatai átfednek a hibrid és

a tetraploid taxonokéval (11. ábra). Ezt a szignifikancia vizsgálatok is alátámasztják (3. táblázat, 2. és 9. sor). A táblázatból az is látható, hogy a spóratokok alapi sejtszáma szignifikánsan különbözik a hibrid és a tetraploid egyedek között (3. táblázat, 10. 9. 7. sor), (11. ábra).

Összefoglalva, az alapi sejtszám a legtöbb esetben szignifikánsan különbözik a taxonok populációi között. Bár szignifikáns különbség mutatható ki a hexaploid populációk között is, ez a különbség nem érvényesül olyan mértékben, mint az annulusz sejtszámok esetén. Az alapi sejtszám viszonylag állandónak bizonyult, ami abból látható, hogy egy populáción belül a magasabb és alacsonyabb annulusz sejtszám értékekhez a ploidia-szintnek megfelelő alapi sejtszám tartozik a legtöbb esetben (8. 11. ábra). 5- maximum 10 db spóratok alapi sejtszáma elegendő a ploidia-fok meghatározásához.

d) Az 5. táblázatban (3. 7. 8. sor) jól látható, hogy a **sztómák hosszmérete**, csakúgy, mint a spórák hossza, a ploidia-szinttel korrelált. Ennek megfelelően a leghosszabb sztómákat a legnagyobb kromoszóma számú faj (*P. interjectum*) populációiban mértük ($\bar{x} = 61,68 \mu\text{m}$), míg a legalacsonyabb átlagértékeket a tetraploid faj egyedeinél találtuk ($\bar{x} = 51,57 \mu\text{m}$) (5. táblázat). A taxonok átlagmintáinak középértékei szignifikánsan különböznek egymástól (10. Melléklet).

A Bazaltoszlopoknál élő egyedekről (*P. × mantoniae*) kapott hosszméreteket a hibrid taxonokra gyakran jellemző köztes tulajdonságról árulkodnak ($\bar{x} = 57,82 \mu\text{m}$; 52–64 μm) és ez a 12. ábra oszlopdigramján is jól látható. Ugyanezt tapasztalta BENOIT (1966) is az említett hibrid citotípus esetén. Ellentétben a spóramérettel, a sztómahossz értékek eloszlása nem mutat több csúcsot és normális méretmegoszlású a hibrid egyedeknél (12. ábra). Ugyanezt találta LOVIS és REICHSTEIN (1968 b) *Asplenium × adulteriniforme* hibrid esetén is.

A hexaploid faj sztóma hosszmérete különösen nagynak számít más, virágos fás szárú, illetve lágyszárú növényekkel összehasonlítva. Ehhez hasonló méretet páfrányoknál, néhány gabonafélénél és lágyszárú kétszikűnél találtak, különösen a félpazizsa fagyöngy (*Viscum album*) érte el ezt a magasabb kategóriát (PISEK et al. 1970).

Az egyedek sztómahosszáinak átlagai termőhelytől függetlenül a várt mérettartományba estek – meglepően alacsony szórásértékekkel a spóramérethez képest (5. táblázat). Tehát ez a bélyeg ugyanúgy állandó

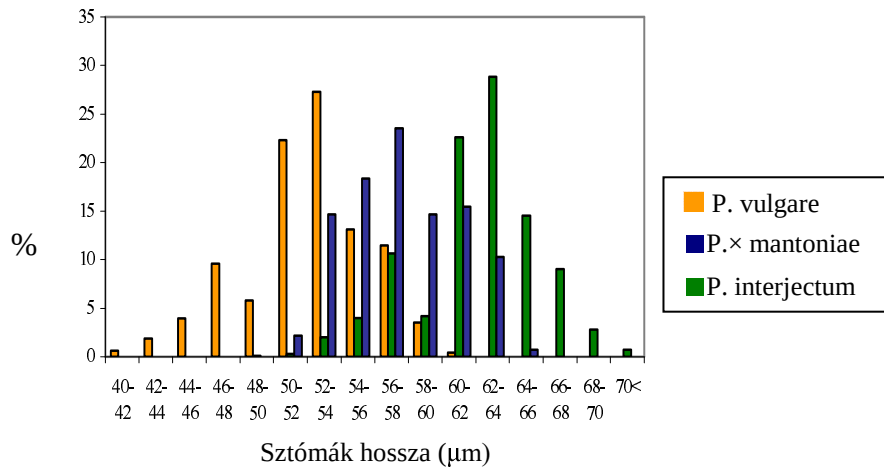
(genetikailag öröklődik) a vizsgált populációkban, illetve a különböző termőhelyeken, mint a spóra hossz mérete és a spóratokok alapi sejtszáma. Azonban nagyobb mértékű az átfedés a szülőfajok között, mint az előbb említett bélyegeknél (12. ábra).

5. **táblázat** A vizsgált *Polypodium* taxonok sztómáinak hossz mérete (μm) és gyakoriságuk egységnyi levélfelületen (mm^2) különböző termőhelyeken. (+: Sopron környéke: Ágfalva, Deák-kúti kőfejtő, Kő-hegy, Balfi-patak, lásd 2. táblázat) n= a levelek száma

Polypodium fajok	Sztómák száma (mm^2)	Sztómák hossza (μm)	Termőhelyek (2. táblázat alapján)
1. <i>P. interjectum</i>	$\bar{x} = 33,12$ n= 10 s= 7,73	$\bar{x} = 60,92$ n= 10 s= 2,57	Csóka-kő
2. <i>P. interjectum</i>	$\bar{x} = 36,80$ n= 11 s= 6,00	$\bar{x} = 62,74$ n= 11 s= 1,76	Vércse-szirt
3. Σ <i>P. interjectum</i>	$\bar{x} = 34,84$ n= 24 s= 6,48	$\bar{x} = 61,68$ n=25 s= 2,42	Fenti két termőhely és Badacsony
4. <i>P. vulgare</i>	$\bar{x} = 47,73$ n= 6 s= 8,77	$\bar{x} = 51,61$ n= 6 s= 0,98	Bazaltoszlopok
5. <i>P. vulgare</i>	$\bar{x} = 47,89$ n= 6 s= 7,39	$\bar{x} = 53,34$ n= 6 s= 1,73	Bazaltoszlopok utáni 3) termőhely
6. <i>P. vulgare</i>	$\bar{x} = 54,27$ n=5 s= 4,44	$\bar{x} = 49,15$ n= 5 s= 2,12	Kőszegi-hegység
7. Σ <i>P. vulgare</i>	$\bar{x} = 49,26$ n= 20 s= 7,69	$\bar{x} = 51,57$ n= 20 s= 2,51	Fenti termőhelyek és Sopron környéke ⁺
8. Σ <i>P. x mantoniae</i>	$\bar{x} = 43,28$ n=7 s= 7,64	$\bar{x} = 57,82$ n= 7 s= 2,41	Bazaltoszlopok

Az **egységnyi levélfelületre eső sztómaszám** értékeiben nem találtunk különbséget az egy fajhoz tartozó, de más-más termőhelyen élő populációk között (5. táblázat). Ezek a populációk nem mutatták a homoiohidrikus fajokra sok esetben jellemző sztómaszám növekedését szárazság hatására, illetve száraz élőhelyen (LARCHER 1984, WALTER 1986, FAHN és CUTLER 1992). A sztómák sűrűségét tehát nem a környezeti tényezők befolyásolták elsősorban, hanem a sztómák nagysága. A leghosszabb gázcsere nyílásokkal rendelkező *P. interjectum* egyedekre értelemszerűen a legalacsonyabb sztómaszám volt a jellemző. A sztómasűrűség azonban nagymértékben szórt az egyedek között egy adott

termőhelyen mindhárom taxon esetén, ami már a környezeti tényezők hatását jelzi, vagy a termőhely mozaikosságát (5. táblázat).



15. ábra A *Polypodium* taxonok sztóma hossz méretének (µm) eloszlása a 2. és 5. táblázatokban feltüntetett termőhelyekről.

e) A levéllemezek hosszúságát, szélességét és e kettő arányát a 6. táblázat foglalja össze. A *P. interjectum* és a *P. vulgare* egyedekről 1997–1999. évben több termőhelyről átlagmintát gyűjtöttünk és az erről kapott adatok a 6. táblázat utolsó két sorában található. A táblázat többi sorában a 2000. év aszályos időszakában gyűjtött levelek adatai szerepelnek.

A *P. interjectum* egyedekre jellemző a leghosszabb és a legszélesebb levéllemez, ezen belül is a vércse-szírti populáció (vagy rametek) levelei a legszélesebbek. A 11. mellékleten jól látható, hogy a vércse-szírti hexaploid egyedek levéllemez szélessége nagyobb mértékben változik, mint a hosszúsága a csóka-kői populációhoz képest. A *P. × mantoniae* és a tetraploid *P. vulgare* taxon levélméretei átfednek egymással. A hibrid egyedek levélszélessége változatosan alakul, mindkét szülőfajra jellemző értékeket mutathat. A tetraploid faj levélszélessége a legkisebb (11. melléklet, 6. táblázat).

A növények régóta ismert tulajdonsága, hogy a leveleik területe, illetve felülete lecsökken a száraz időszakokban. Ez a vércse-szírti hexaploid és a hibrid populációban volt mérhetően kimutatható (12. melléklet). A területcsökkenés mértéke az előzőnél 21,74%, az utóbbinál 29,26% volt.

6. táblázat A levéllemez hosszúságának, szélességének és a levélalak-index (hosszúság/szélesség) átlagértékei a *Polypodium* populációkban, különböző termőhelyekről. (Az átlagminta 1997-1999. évek nyári időszakában, az állandó mintavételi helyekről gyűjtött mintát jelent; +: a mintavétel 2000. év aszályos nyarán történt.)

Termőhely, taxon	Levelek hosszúsága (cm, $\bar{x}$)	Levelek szélessége (cm, $\bar{x}$)	Hosszúság szélesség ($\bar{x}$)
P. interjectum + (Csókakő) (n= 29)	17,48; s= 4,67	6,5; s= 1,61	2,69; s= 0,37
P. interjectum + (Vércse-szirt) (n= 14)	15,14; s= 2,78	7,05; s= 1,29	2,11; s= 0,15
P.× mantoniae + (Bazaltoszlopok) (n= 21)	15,01; s= 2,47	4,72; s= 1,05	3,24; s= 0,51
P. vulgare (átlagminta) (n= 14)	15,91; s= 2,68	4,74; s= 0,91	3,41; s= 0,62
P. interjectum (átlagminta) (n= 15)	18,84; s= 4,11	6,54; s= 1,47	2,92; s= 0,61

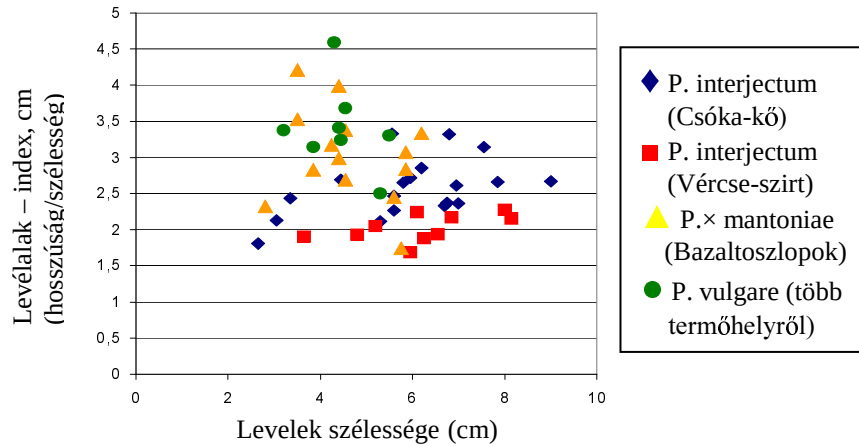
A **levelek hosszúságának és szélességének hányadosával** számszerűsíthető a levelek alakja. Ha ez az érték 1 és 2 közé esik, kerekded, illetve elliptikus alakú levélről van szó. Értelemszerűen a 2-nél nagyobb érték tojásdad vagy háromszög alakra utal, illetve a 3 és annál nagyobb számadat pedig a lándzsás és a hosszúkás alakú levelet jelöli. (2. Melléklet). Ha a legnagyobb szélességet vesszük alapul, a levél kiszélesedésének mértékét számszerűsítjük, függetlenül attól, hogy a levél az alsó, a középső vagy felső harmadában a legszélesebb.

Termőhelytől, illetve gyűjtési időtől függetlenül a hexaploid egyedek levél szélessége a legkifejezettebb, azaz a hányados értéke rendszerint 3-nál kevesebb (6. táblázat).

A levélalak hányadosa alapján jobban elkülönül a hibrid taxon a *P. interjectum*tól, mint a levélméretek értékei szerint várnánk (13. ábra). A hibrid populáció levél szélessége és így alakja a tetraploid fajra emlékeztet, azzal teljesen átfed, de elliptikus vagy tojásdad alakú egyedek is találhatók közöttük (13. ábra). Ez a tetraploid fajra nem jellemző az eddigiek alapján a vizsgált területeken (13. ábra).

Megállapítható, hogy a levéllemez alakja fajra jellemző, **termőhelytől, mintavételi időponttól függetlenül** alakult, tehát genetikailag kódolt.

Kimutatható volt azonban a *P. × mantoniae* hibrid eredete és így köztes jellege is. NEUROTH (1996) szerint nincs olyan makroszkopikus bélyeg, amely alapján a fajkomplex tagjai elkülöníthetők egymástól a hibrid eredetű taxonok jelenléte miatt (6. táblázat, 13. ábra).



13. ábra A levéllemez alakjának jellemzése a szélesség és a levélalak-index segítségével a *Polypodium* populációkban. (A pontok 2-2 érték átlagértékét jelentik és az ábrán összesítve szerepelnek a több évből és többféle termőhelyről származó adatok.)

4.1.3. A *Polypodium* taxonok előfordulási adatai a vizsgált termőhelyeken

A morfológiai elemzés tehát kimutatta a *P. vulgare*, a *P. interjectum* és a hibrid *P. × mantoniae* taxonok jelenlétét a vizsgált termőhelyeken. A fajok előfordulását az állandó és eseti mintavételi helyeken a 13. mellékletben foglaltuk össze. A **hexaploid faj** (*P. interjectum*) kiterjedt klónjait eddig Csóka-kőn (Keszthelyi-hegység) és a Vércse-szirten (Szent György-hegy) találtuk meg (13. 14. melléklet). Ezt a morfológiai és citológiai (kromoszóma-szám) adatok támasztják alá. A csobánci termőhelyen és a Lázi-tetőn (Keszthelyi-hegység) is a hexaploid egyedek élnek a begyűjtött minta morfológiai elemzése alapján (13. melléklet). A badacsonyi rekultivációs bánya sziklás területéről szintén a *P. interjectum* egyedek kerültek elő nagy számban. Azonban itt még nem tisztázott, hogy a vizsgált klónok mindegyike hexaploid-e, mert néhány klón egyedeiben defektes spórák halmazát észleltük, ami a hibrid faj jelenlétére utalhat. A csobánci populáció néhány egyedénél is ezt tapasztaltuk (13. melléklet).

A **hibrid taxon** (*P. × mantoniae*) a Szent György-hegyen a Bazaltorgonáknál kiterjedt klónokat képez és a szülőfajok csak a termőhely perifériális részén találhatók, azaz a Bazaltorgonáktól távolabb, az oda vezető lépcső mentén (13. 15. melléklet). Nem zárható ki a visszakereszteződéssel létrejött hibrid eredetű egyedek jelenléte sem a Bazaltoszlopok termőhelyén. A többi mintavételi helyről eddig még nem sikerült kimutatni egyetlen hibrid egyedet sem. A badacsonyi és a csobánci termőhely kérdéses még ebből a szempontból.

A **tetraploid fajt** (*P. vulgare*) nagy számban egyik termőhelyről sem sikerült kimutatni, vagyis kiterjedt klónokat nem képez a vizsgált területeken. Néhány kisebb klónját Csóka-kőn találtuk meg, a hexaploid fajjal sűrűn benőtt sziklák alatt a Csóka-kő patak partján (13. melléklet). A badacsonyi rekultivációs bánya sziklás területe mellett, a turistaút mentén csak egyetlen klón képviselte ezt a fajt. A Bazaltorgonákon növe nagyszámú hibrid klónok mellett a termőhely nyugati oldalán (szélén) egyetlen *P. vulgare* klónt találtunk (keves egyedszámmal) (15. melléklet). Ettől a termőhelytől távolabb, a 3) termőhelyen az út mentén, egy kőgörgeteges részen található úgyszintén egy kisebb méretű tetraploid klón (13. melléklet). Ugyanezt a lelőhelyet említi NEUROTH (1996) is ezzel a fajjal kapcsolatban. Tehát rendszerint a marginális részeken fordultak elő a tetraploid egyedek ezeken a termőhelyeken.

VIDA (1965) citológiai alapon a *P. interjectum* és a *P. × mantoniae* jelenlétét mutatta ki a Szent György-hegyen és a Badacsonyon. Ezen kívül a Mecsekről, Bakonyról közöl még kiterjedt hibrid klónokat (VIDA 1963 b).

A tetraploid fajt (*P. vulgare*) a Dunántúli Középhegységből és a Dunántúl más részeiről is közli VIDA (1963 b, 1965). Több hazai irodalom jelzi ennek a fajnak a nagyobb mértékű elterjedését a Balaton környékén (SOÓ 1930, 1931, 1964; SIMON 1992). Utóbbi két szerző a *P. interjectum* hexaploid taxon előfordulását is említi a Balaton vidéken VIDA (1963 b) citológiai felmérése nyomán. Azonban nem tisztázott a *P. interjectum* előfordulásának mértéke ezen a területen. DOSTÁL (1984), valamint ADLER et al. (1994) a hexaploid faj ritkább előfordulását állapítja meg közép-európai léptékben.

Felmérésünk során ezzel szemben a **tetraploid faj** nagyon **korlátozott** megjelenését, míg a hexaploid faj nagyarányú elterjedését tapasztaltuk. A tetraploid egyedek viszont a Kőszegi-hegységből nagy számban kerültek

elő, ahogy az irodalom alapján (BARTHA et al. 1993, BODONCZI 1994, KIRÁLY 1996 a b) vártuk. A hexaploid fajról egyetlen adat van a hegyről, de az utóbbi időben keresése ellenére sem találták meg ezt a fajt. KIRÁLY (1996 b) feltételezi, hogy nem pusztult ki a területről ez a citotípus, inkább gyakori rokonától való nehéz elkülönítésével magyarázható mindez. Az eseti mintavételi helyekről nagyobbbrészt szintén tetraploid egyedek kerültek elő, viszont a nagyobb számú előfordulás ezeken a helyeken sem volt jellemző, kivéve a Ság-hegyet és feltehetően a Kő-hegyet is (13. melléklet).

4.2. Az előfordulási adatok értelmezése egyes mintavételi helyek vázталajának tulajdonságai alapján

Ismert, hogy a *P. vulgare* faj általában a savas pH-jú és nem meszes talajokon fordul elő, ezzel szemben a *P. interjectum* a neutrofil, illetve a bazofrekvens fajokhoz sorolható. Az 1. táblázatban felsorolt szerzők munkáiban is ezt olvashatjuk, és Magyarország területéről is hasonló adatokat közölnek (SOÓ 1964, VIDA 1965).

A fentiek alapján néhány termőhelyről talajmintákat gyűjtöttünk és azok több paraméterét meghatároztuk: így a kémhatást, a CaCO_3 , a szerves anyagok, és az ásványi elemek mennyiségét, az előfordulási adatok értelmezéséhez (16. melléklet).

A legnagyobb gyakorisággal előforduló *P. interjectum* egyaránt megtalálható meszes és bazalt alapkőzeten, savas, illetve lúgos kémhatású vázталajokon. Az eredmények a dolomit és a bazalt alapkőzetű vázталajokra jellemzőket mutatják, ezek alapján nem találtunk összefüggést a hexaploid populációk előfordulási adatai és a talajjellemzők között (16. melléklet). Ugyanezt a megállapítást tehetjük a *P. vulgare* termőhelyeiről is, bár a tetraploid faj megjelenése nagyon korlátozott a vizsgált helyeken. Messzemenő következtetéseket nem tehetünk ezek alapján, mert nagyobb területet átvizsgálva már jelentkezhetnek az irodalomban említett különböző talaj preferenciák. Mindenesetre, a Balaton-felvidék és a Keszthelyi-hegységben kapott előfordulási adatokat a talajvizsgálatok eredményei nem magyarázzák.

A fentiek általánosabb érvényét alátámaszthatják az alábbiak is. SIMON (1971) a *P. vulgare* faj alapkőzettől független előfordulását állapította meg a Zempléni-hegységben és az újabb praktikumokban, flóraművekben is ezt olvashatjuk (ENGLONER et al. 2001, SIMON 2002). Újabban a fajkomplex

mindhárom tagjáról (*P. australe*, *P. vulgare*, *P. interjectum*) a talaj kémhatásával szembeni közömbösséget állapítottak meg Törökország területén (BENLIOĞLU et al. 1997). Hasonlóan az említett szerzők adataihoz, a talaj CaCO_3 -tartalma 1–2% volt a talajmintáink túlnyomó többségénél (16. melléklet). Mások véleménye viszont az, hogy a páfrányok előfordulását legnagyobb mértékben a talajtulajdonságok határozzák meg (KRUCKEBERG 1961, PETERSEN 1985). BÜSCHER és KOEDAM (1983), KOEDAM és BÜSCHER (1992), valamint KOEDAM et al. (1992) is a *Polypodium* fajok kifejezett talaj preferenciáját állapították meg főként a talaj kémhatása és CaCO_3 tartalma tekintetében. Ez azzal lehet kapcsolatban, hogy a szubmediterrán *P. interjectum* északi elterjedési határán vettek talajmintákat (Belgium), így adataik az elterjedési határon jelentkező élesebb ökológiai szétválást is jelezhetik a taxonok között. KARRER (1991) felhívja a figyelmet arra, hogy Ausztria déli részén, az ún. Thermenlinie (hőforrások) mentén terjedt el a szubmediterrán *P. interjectum* faj.

A talajtulajdonságokon kívül más tényezők is befolyásolják a *Polypodium* fajok elterjedését, ami a kapott előfordulási-, és talajvizsgálataink alapján is feltételezhető. Lehetséges, hogy a *P. interjectum* szubmediterrán karaktere határozza meg a nagymértékű előfordulását a Balaton vidéken.

4.3. A levél paraméterhányadosok és az aktuális telítettségi vízhiány

4.3.1. A *Polypodium* populációk levél paraméterhányadosai

A keménylemezőségi hányados a levél száraz tömege és a levél felülete közötti arányt fejezi ki ($\text{g} \cdot \text{dm}^{-2}$). A legtöbb száraz tömeget egységnyi levélfelületen a *P. × mantoniae* populációban mértük a Bazaltoszlopok termőhelyen a vizsgált időszakokban (7. táblázat). Ez különösen az 1999. évi csapadékos augusztusában jellemző, és egyik évben sem haladja meg a 0,4 átlagértéket (7. táblázat). Rendszerint a legalacsonyabb értékeket a csóka-kői *P. interjectum* egyedekről kaptuk. A vércse-szírti *P. interjectum* populáció adatai pedig a csóka-kői hexaploid populáció és a Bazaltoszlopokon élő hibrid egyedek értékei közé estek.

Csupán egy esetben, a vércse-szírti hexaploid populációban tapasztaltunk jelentősebb eltérést a klónok között csapadékos időszakban (1999. év). A vércse-szírti mintát két csoportba soroltuk, melyeket 1. és 2. klónnal jelöltünk (7. táblázat). A 2-es klón átlagértékei (0,23–0,27) szinte megegyezik a csókakői lokális populációéval (ezek a legalacsonyabb értékek), míg az 1-es klónról nagyobb átlagértékeket kaptunk 1999-ben (0,3–0,34; míg aktuális értékeinek több mint a fele a 0,3–0,5 értéktartományba esik). Az említett két klón egymástól kb. 5–8 méterre található. Ez a **termőhelyen belüli különbség eléri** a fentebb leírt populációk közötti különbséget. Ha az említett két klón átlagát összevetjük a 2000. évi vércse-szírti átlagminta értékeivel, jelentéktelen a különbség (7. táblázat).

Az alábbiakban elemezzük azt is, hogy a populációk keménylemezőségi mutatója változott-e a szárazság hatására. Az 1999. évi csapadékos és a 2000. évi aszályos periódus adatait hasonlítottuk össze ehhez. Ha összesítjük a vizsgált időszakon belül kapott összes értéket mindegyik populációnál és az ezekből számított átlagértékeket összehasonlítjuk, látható, hogy jelentéktelen a különbség a két év között adott populáció esetén:

A populációk keménylemezőségi mutatójának összesített átlagai két időszakban:

2000. Csóka-kő ↔ 1999. Csóka-kő	2000. Vércse-szírt ↔ 1999. Vércse-szírt (1.+2.klón)
$\bar{x} = 0,261$	$\bar{x} = 0,269$
2000. Bazalto. ↔ 1999. Bazalto.	
$\bar{x} = 0,322$	$\bar{x} = 0,358$

Az 1999. évi csapadékos időszakban pedig a populációk között több esetben szignifikánsan különbözött ez a mutató, különösen a Bazaltoszlopoknál élő hibrid egyedek átlagértéke vált el a többi populációtól (17. melléklet). A 2000. év aszályos nyarán viszont a legtöbb esetben elhanyagolható volt ez a különbség (7. táblázat), tehát a szárazság lecsökkentette a populációk közötti különbséget a keménylemezűségi mutatónál.

A rövid mintavételi időszakokat tekintve nem tapasztaltunk jelentősebb ingadozást a mutató értékeiben. Több ízben kimutatták, hogy a szárazanyag változásának jelentős napi és szezonális menete lehet, ezt nem tapasztaltuk, hosszabb periódus vizsgálata is szükséges lenne. Bár ACKLEY (1954) jelentős szárazanyag változást mutatott ki körtefák leveleiben viszonylag rövid idő alatt (júniustól–augusztusig). Ez faji sajátosság, jelentősen befolyásolja a szárazanyag változásának a mértékét a növény életformája és növekedési formája.

A hibrid egyedek levelei a mezofil, illetve a malakofill lombhullató fák és cserjékre jellemző szárazanyagot termeltek egységnyi levélfelületen, a csóka-kői és a vércse-szírti *P. interjectum* populációk a lágy lomblevelű malakofillokhoz sorolhatók ennél alacsonyabb értékeik miatt. Ezt a besorolást a többi paraméter hányados alapján is ellenőrizni kell. A felületképzési hányados értékei is a vékonylemező, mezofil fajokra jellemzőek (7. táblázat).

ALMÁDI (1985) vizsgálatai szerint a malakofill lomblevelű fafajok értékhatárai középhegységi sziklás termőhelyen magyarországi fajokra: keménylemezűségi mutató (0,25–0,5); felületképzési hányados (0,8–1,3) (vesd össze a 7. táblázat értékeivel).

A malakofill levelek keménylemezűségi hányadosa általában alacsony (0,2–0,4) (STOCKER 1956, 1976). Az ennél is kevesebb fajlagos száraz tömeg a kultúrnövények leveleire jellemző, a xerotherm élőhelyek növényeiben ez a mutató a kultúrában mért értékek maximumát általában meghaladja (ALMÁDI 1986 a). Már SIMONIS (1952) is hasonlóan alacsony értékeket mért a *Vicia faba* L., a *Rorippa nasturtium* és a *Trifolium incarnatum* L. esetén. FARKAS és RAJHÁTHY (1955) paradicsom növényekben a malakofill fajokra jellemző értékeket talált.

7. táblázat A keménylemezőségi-, a felületképzési-, és az aktuális szukkulencia hányados átlagértékei a *Polypodium* populációkban az 1997. évi őszi-, valamint az 1999. és a 2000. évi nyári időszakokban.

Vizsgált populációk 1997-ben	Keményle- mezőségi hányados $\text{g} \cdot \text{dm}^{-2}$	Felületkép- zési hányados $\text{dm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$	Aktuális szukku- lencia $\text{g} \cdot \text{dm}^{-2}$
<i>Polypodium interjectum</i> (Vércse-szirt, 1997.09.02.)	0,38	1,41	0,43
<i>P.interjectum</i> (1.klón, Vércse- szirt) (1997. 10. 30.)	0,35	2,09	0,14
<i>P. interjectum</i> (2.klón, Vércse- szirt) (1997. 10. 30.)	0,37	1,60	0,31
<i>P. interjectum</i> (Csóka-kő) (1997. 09. 19.)	0,25	1,03	0,71
<i>P. interjectum</i> (Csóka-kő) (1997. 10. 09.)	0,29	1,41	0,43
<i>P. × mantoniae</i> (Bazaltoszlopok, 1997. 09. 30.)	0,44	0,71	-
<i>P. × mantoniae</i> (Bazaltoszlopok, 1997.10. 30.)	0,44	1,34	0,38
Vizsgált populációk 1999-ben	Keményle- mezőségi hányados $\text{g} \cdot \text{dm}^{-2}$	Felületkép- zési hányados $\text{dm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$	Aktuális szukku- lencia $\text{g} \cdot \text{dm}^{-2}$
<i>P. interjectum</i> (1.klón, Vércse-szirt, 07. 29.)	0,334	0,909	0,776
<i>P. interjectum</i> (2.klón, Vércse-szirt, 07. 29.)	0,274	1,303	0,546
<i>P. interjectum</i> (1.klón, Vércse-szirt, 08. 04.)	0,299	1,107	0,639
<i>P. interjectum</i> (2.klón, Vércse-szirt, 08. 04.)	0,232	1,562	0,982
<i>P. interjectum</i> (1.klón, Vércse-szirt, 08. 19.)	0,332	0,950	0,738
<i>P. interjectum</i> (2.klón, Vércse-szirt, 08. 19.)	0,248	1,282	0,573
<i>P. × mantoniae</i> (Bazaltoszlopok, 07. 29.)	0,316	1,207	0,528
<i>P. × mantoniae</i> (Bazaltoszlopok, 08. 04.)	0,391	0,990	0,635
<i>P. × mantoniae</i> (Bazaltoszlopok, 08. 19.)	0,370	0,985	0,557

A 7. táblázat folytatása

Vizsgált populációk 1999-ben	Keményle- mezőségi hányados $\text{g} \cdot \text{dm}^{-2}$	Felületkép- zési hányados $\text{dm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$	Aktuális szukku- lencia $\text{g} \cdot \text{dm}^{-2}$
<i>P. interjectum</i> (Csóka-kő, 07. 28.)	0,219	1,303	0,570
<i>P. interjectum</i> (Csóka-kő, 08. 03.)	0,274	1,144	0,623
<i>P. interjectum</i> (Csóka-kő, 08. 15.)	0,251	1,156	0,689
Vizsgált populációk 2000-ben	Keményle- mezőségi hányados $\text{g} \cdot \text{dm}^{-2}$	Felületkép- zési hányados $\text{dm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$	Aktuális szukku- lencia $\text{g} \cdot \text{dm}^{-2}$
<i>Polypodium interjectum</i> (Vércse-szirt, 07. 25.)	0,248	0,817	0,978
<i>P. interjectum</i> (Vércse-szirt, 08. 25.)	0,282	2,144	0,198
<i>P. interjectum</i> (Csóka-kő, 07. 08.)	0,253	2,494	0,193
<i>P. interjectum</i> (Csóka-kő, 07. 18.)	0,252	0,933	0,853
<i>P. interjectum</i> (Csóka-kő, 08. 02.)	0,244	0,866	0,925
<i>P. interjectum</i> (Csóka-kő, 08. 06.)	0,266	0,838	0,936
<i>P. interjectum</i> (Csóka-kő, 08. 17.)	0,286	0,892	0,851
<i>P. × mantoniae</i> (Bazaltoszlopok, 07. 25.)	0,321	0,965	0,719
<i>P. × mantoniae</i> (Bazaltoszlopok, 08. 12.)	0,247	1,864	0,292
<i>P. × mantoniae</i> (Bazaltoszlopok, 08. 25.)	0,396	1,977	0,149

Végül a vizsgált *Asplenium ceterach* egyedeket hasonlítjuk össze a *Polypodium* populációkkal a levél paraméterhányadosok alapján (8. táblázat). A száraz tömeg és a telítési víztartalom maximumát levélfelületenként minden alkalommal a poikilohydrikus egyedekben mértük. Az aktuális szukkulencia értékei szintén változatosak, és a levéllemez felületképzése is hasonló mértékű, mint a *Polypodium*

populációké. Összességében a vizsgált *Asplenium* populáció vékony lemezű, mint a legtöbb lombhullató széleslevelű fafaj ezen kívül a malakofill levelek érték kategóriájába tartozik a keménylemezűségi és a szukkulencia hányados alapján. A xero-chamaefita csoportba is sorolható az említett mutatók szerint, azonban a malakofill növények is rendelkezhetnek magasabb keménylemezűségi hányados értékekkel (ALMÁDI 1993).

8. táblázat A keménylemezűségi-, a felületképzési-, az aktuális-, és a telítési szukkulencia hányados átlagértékei az *Asplenium ceterach* tetraploid populációjában (Szent György-hegy).

Mintavételek az <i>Asplenium ceterach</i> populációból	Száraz t. felület g·dm ⁻²	Felület fr. tömeg dm ² ·g ⁻¹	Aktuális szukk. g·dm ⁻²	Telítési szukk. g·dm ⁻²
1997. 09. 02.	0,58	1,29	0,24	1,82
1997. 10. 30.	0,61	1,39	0,22	1,55
1999. 10. 30.	0,50	1,08	0,71	1,32
2000. 07. 25.	0,67	0,80	0,66	1,14
2000. 08. 25.	0,65	1,53	0,07	1,14

A **telítési szukkulencia** a levél telítési víztartalmát a felületre vonatkoztatja, a levelek vízfelszívó, illetve vízraktározó kapacitását számszerűsíti. A keménylemezűségi mutatóval ellentétben a steril, hibrid rametek víztelítődési képessége volt a legkisebb és a vércse-szírti hexaploid egyedeké a legnagyobb a vizsgált időszakokban (14. és 15. ábra, 9. táblázat). A csóka-kői hexaploid populációban is rendszerint a *P. × mantoniae*-ra jellemző alacsonyabb telítési szukkulencia értékeket mértünk. 2000-ben viszont szignifikánsan nőtt ez a mutató a csóka-kői egyedekben az előző évihez képest. A telítési szukkulencia a többi populáción belül is szignifikánsan nőtt 2000-ben az 1999. évi csapadékos nyárhoz képest:

A populációk telítési szukkulenciájának különbsége a két vizsgált időszak között:

2000.↔1999. Vércse-szírt (1.+2. klón)
 $\bar{x} = 1,033 \leftrightarrow \bar{x} = 0,698$
 $t^* = 10,24$

2000.↔1999. Bazaltoszlopok
 $\bar{x} = 0,758 \leftrightarrow \bar{x} = 0,596$
 $t^* = 3,61$

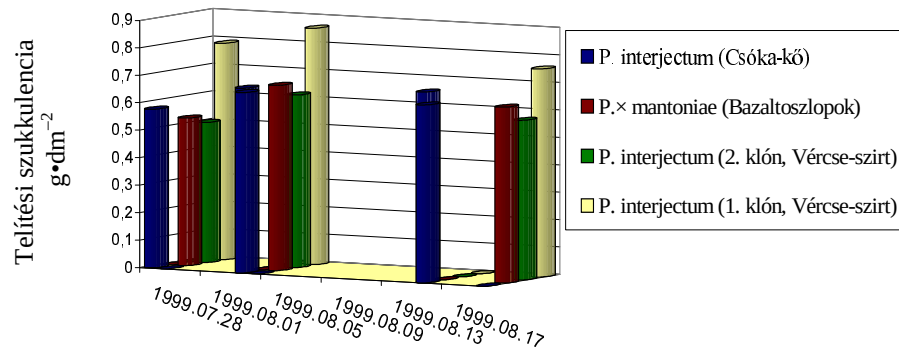
2000. ↔ 1999. Csóka-kő
 $\bar{x} = 0,915 \leftrightarrow \bar{x} = 0,651$
 $t^* = 8,93$

1999. 1. ↔ 2. klón (Vércse-szirt)
 $\bar{x} = 0,801 \leftrightarrow \bar{x} = 0,595$
 $t^* = 5,03$

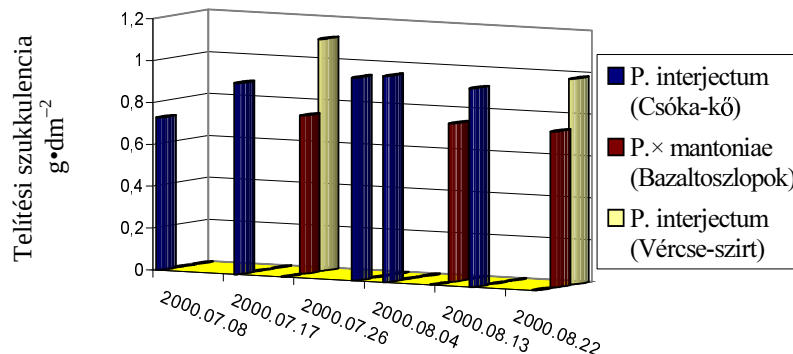
* $P \leq 0,05$ ** $P \leq 0,01$ *** $P \leq 0,001$

(A középértékek ugyanazon populáción belül az adott évi mintavételek összesített átlagát jelentik.)

A különböző populációk közötti eltérés is a legtöbb esetben szignifikáns volt 2000-ben (18. melléklet), ha populációnként az adott évben kapott adatokat összesítve értékeljük. Továbbá, az egyes mintavételi időpontokban is szignifikánsan különböztek egymástól a populációk (19. melléklet). A csapadékos 1999. évi nyáron ez az eltérés a legtöbb esetben nem volt szignifikáns (19. melléklet).



14. ábra A telítési szukkulencia átlagértékeinek alakulása a *Polypodium* populációkban az 1999. évi csapadékos nyári időszakban.



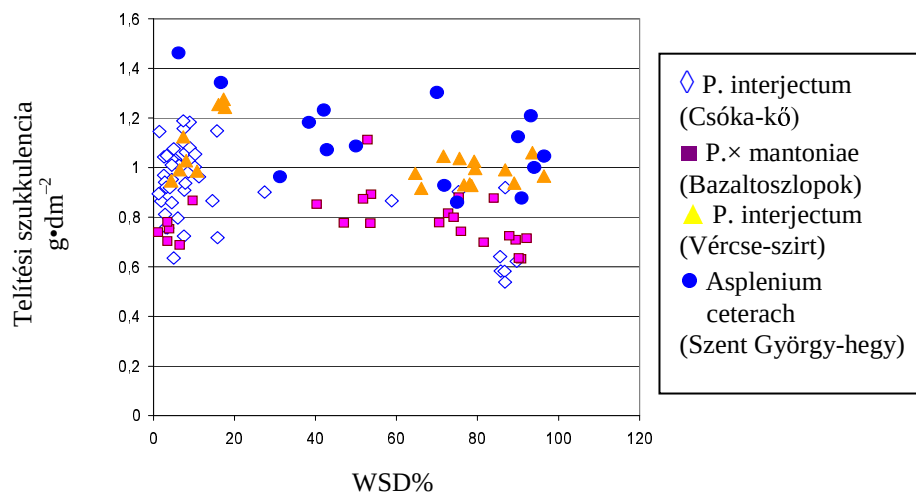
65. ábra A telítési szukkulencia átlagértékeinek alakulása a *Polypodium* populációkban a 2000. évi aszályos nyári időszakban.

9. táblázat A *Polypodium* populációk telítési szukkulenciájának átlagértékei 1997-ben.

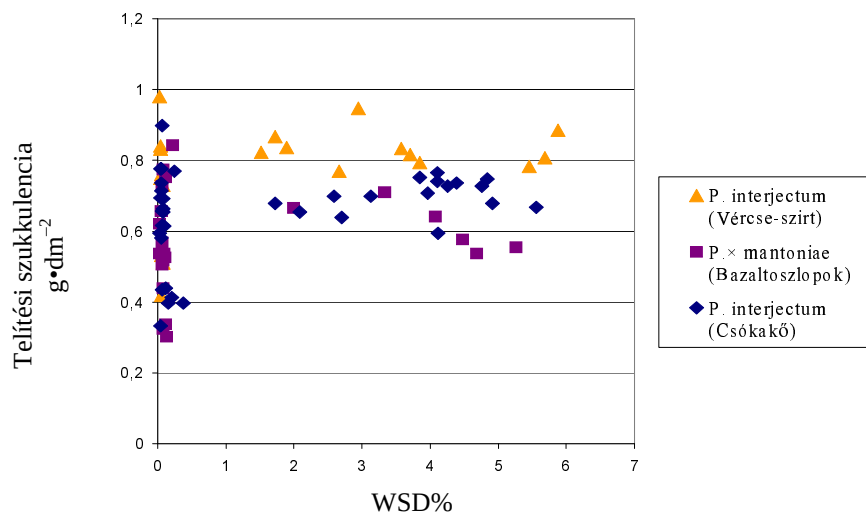
<i>Polypodium</i> populációk (1997. évi mintavételek)	Telítési szukkulencia (g·dm⁻²)
<i>Polypodium interjectum</i> (Vércse-szirt, 1997.09.02.)	0,95
<i>P.interjectum</i> 1.klón,Vércse- -szirt) (1997. 10. 30.)	0,96
<i>P. interjectum</i> (2.klón,Vércse- szirt) (1997. 10. 30.)	0,97
<i>P. interjectum</i> (Csóka-kő) (1997. 09. 19.)	0,75
<i>P. interjectum</i> (Csóka-kő) (1997. 10. 09.)	0,77
<i>P. × mantoniae</i> (Bazaltoszlopok, 1997. 09. 30.)	0,94
<i>P. × mantoniae</i> (Bazaltoszlopok, 1997.10. 30.)	0,87

Majd a vízhiány függvényében is értékeltük ezt a hányadost a 2000. évi adatok alapján, ugyanis ebben az időszakban széles tartományban szórtak a populációk vízhiány értékei. A 16. ábrán látható, hogy a levelek szállítónyalábjai, szövetei felvették azt a vízmennyiséget, ami a telítési súly eléréséhez szükséges, még akkor is, ha nagymértékű volt a levelekben a vízhiány. Csupán a csóka-kői *P. interjectum* levelekben csökkent kimutathatóan a telítési szukkulencia értéke a magasabb vízhiány (80%<) hatására (20. melléklet).

A csapadékos időszakban (1999. év) viszont nagy gyakoriságokkal fordultak elő 1 % vízhiány alatti levelek, melyek telítési szukkulenciája szemmel láthatóan elütött az 1 %, illetve a 6 % feletti vízhiányú levelek értékeitől (17. ábra), ezért t-próbával is ellenőriztük a különbség mértékét. Ez a vércse-szirti és a csóka-kői populáció esetében szignifikáns volt (21. melléklet).



16. ábra A telítési szukkulencia alakulása az aktuális telítettségi vízhiány (WSD%) függvényében a *Polypodium* populációkban különböző termőhelyeken és az *Asplenium ceterach* szentgyörgy-hegyi tetraploid populációjában a 2000. évi aszályos időszakban.



17. ábra A telítési szukkulencia alakulása az aktuális vízhiány (WSD%) függvényében 1999. év csapadékos nyarán a *Polypodium* populációkban.

Az 1999. évi mintavételkor szembejött, hogy a legalacsonyabb vízhiányú egyedek telítési szukkulenciája változatosan alakult, viszonylag alacsony értékek is előfordultak (0,3–0,5), (17. ábra). Az alacsony értékeket nagyrészt a csóka-kői hexaploid, illetve a Bazaltoszlopokon

növő hibrid egyedekben mértük, ami az eddigiek alapján várható volt. Érdekes, hogy az alacsony vízhiányú levelekben ez a tendencia nem figyelhető meg a keménylemezűségi hányados esetén az 1999. év vizsgált időszakában (22. melléklet).

Látható a 17. ábrán az is, hogy az alacsonyabb telítési szukkulencia értékek csak a legnagyobb víztartalmú (0,1–0,3%-os vízhiányú) egyedekre jellemzőek. Az 1%-nál nagyobb vízhiányú egyedeknél rendszerint már magasabb értékeket kaptunk, amelyek lefutása nem mutatott összefüggést a vízhiánnyal (17. ábra), csakúgy, mint a 2000. évi mintavételi időszakban (16. ábra).

Az **aktuális szukkulenciával** a levelek aktuális víztartalma fejezhető ki egységnyi levélfelületre, így a levelek vízraktározóképességét mutatja. A hányados átlagértékei széles értéktartományba estek a 2000. évben a vizsgált populációkban (7. táblázat), ami viszont az előző évben nem volt jellemző.

Az 1999. évi csapadékos nyáron az aktuális szukkulencia értékei minden esetben megközelítik a telítési szukkulencia átlagát a vizsgált populációkban, mert számottevő vízhiány ekkor nem alakult ki a levelekben (vesd össze 7. táblázat és 14. ábra).

A 2000-ben kapott vízhiány adatok széles intervallumában vizsgálva a mutató alakulását, kimutatható volt az egyenes arányosság a mutató és a vízhiány között (23. melléklet). MÉSZÁROS (1988) erdőben és erdőszegélyben élő cserjefajoknál mutatott ki hasonló kapcsolatot, bár vizsgálatai alapján az aktuális szukkulencia a specifikus levéltömeggel mutatott nagyobb korrelációt.

A populációk vízraktározó képességében mindezek ellenére különbségek mutathatók ki. A legmagasabb aktuális szukkulencia értékek a vércse-szírti hexaploid klónokat jellemzik, a legalacsonyabb értékek pedig a hibrid populációt (7. táblázat, 23. melléklet). (Ugyanez a tendencia jellemző a telítési szukkulenciára is.)

4.3.2. Az aktuális telítettségi vízhiány (WSD%) adatok elemzése

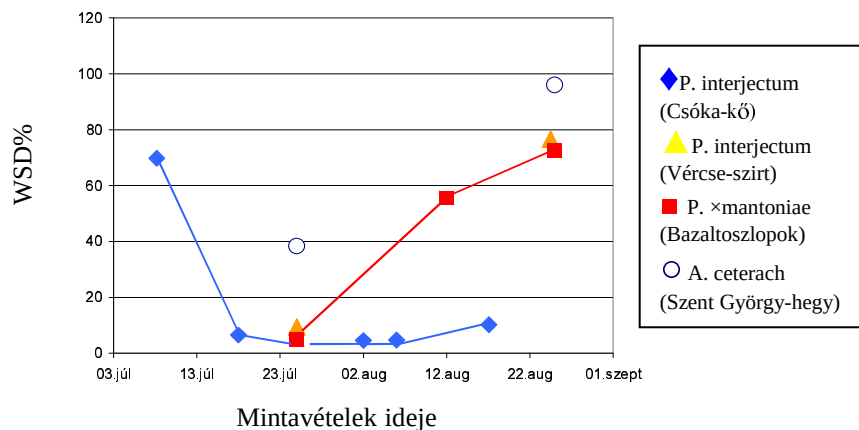
A *P. interjectum* vércse-szírti populációjának vízhiánya a magas átlagértékeket is eléri, megközelíti a poikilohydrikus *A. ceterach* egyedekét aszályos időszakokban 1997-ben és 2000-ben (9. táblázat, 18. ábra). A legmagasabb aktuális értékeket a vércse-szírti hexaploid (70–

96,35%) és a *P. × mantoniae* populációban (70–92,14%) mértük az említett évek során. Az *A. ceterach* vízhiányának maximumát (96,52 %) 2000. év aszályos nyarán mértük (18. ábra). KAPPEN (1964) kiemelte, hogy vizsgálatai szerint a *P. vulgare* egyedek vízhiánya télen közelítették meg a poikilohydrikus *A. ceterach* magas értékeit. Eredményeink alapján ez nyáron és ősszel is fellelhető, mind a hexaploid faj, mind a hibrid *P. × mantoniae* esetén.

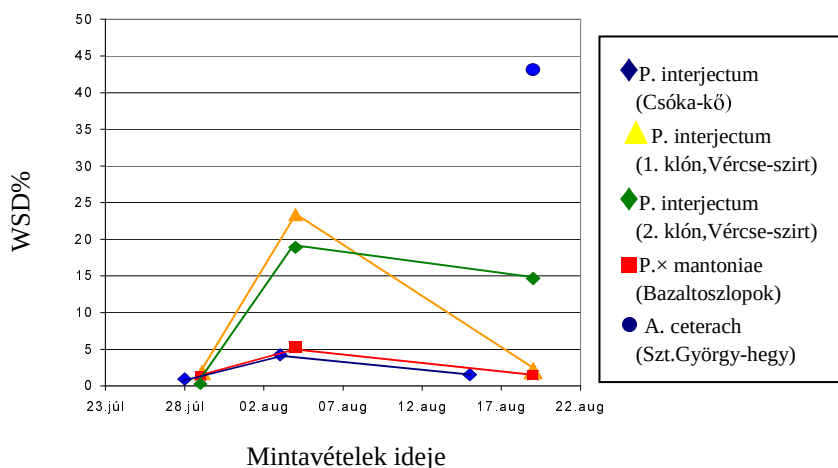
Az 1999-es csapadékos nyáron számottevő vízhiány nem jelentkezett (19. ábra). A *Polypodium* populációk közül a legmagasabb átlagértéket (23,34%) szintén a vércse-szirti populációban augusztus elején mértük, míg a többi vizsgált termőhelyről kapott átlagértékek egyik időpontban sem érték el a 20%-ot (19. ábra). A poikilohydrikus páfrány levelekben ennél jóval magasabb átlagértéket (43,09%) mértünk (19. ábra).

9. táblázat Az 1997. évi aktuális telítettségi vízhiány (WSD%) átlagértékek a *Polypodium* populációkban, illetve az *Asplenium ceterach* szentgyörgy-hegyi populációjában.

1997. évi mintavételek	WSD%
<i>Polypodium interjectum</i> (Vércse-szirt, 1997.09.02.)	54,67
<i>P. interjectum</i> 1.klón, Vércse-szirt) (1997. 10. 30.)	84,81
<i>P. interjectum</i> (2.klón, Vércse-szirt) (1997. 10. 30.)	68,72
<i>P. interjectum</i> (Csóka-kő) (1997. 09. 19.)	4,50
<i>P. interjectum</i> (Csóka-kő) (1997. 10. 09.)	44,00
<i>P. × mantoniae</i> (Bazaltoszlopok, 1997. 09. 30.)	71,80
<i>P. × mantoniae</i> (Bazaltoszlopok, 1997.10. 30.)	57,57
<i>Asplenium ceterach</i> (Szent György-hegy, 1997.09.02.)	86,61
<i>A. ceterach</i> (Szent György-hegy, 1997.10.30.)	88,33



78. ábra Az aktuális telítettségi vízhiány (WSD%) átlagértékeinek alakulása a *Polypodium* populációkban és az *Asplenium ceterach* szentgyörgy-hegyi populációjában 2000. év aszályos nyarán.

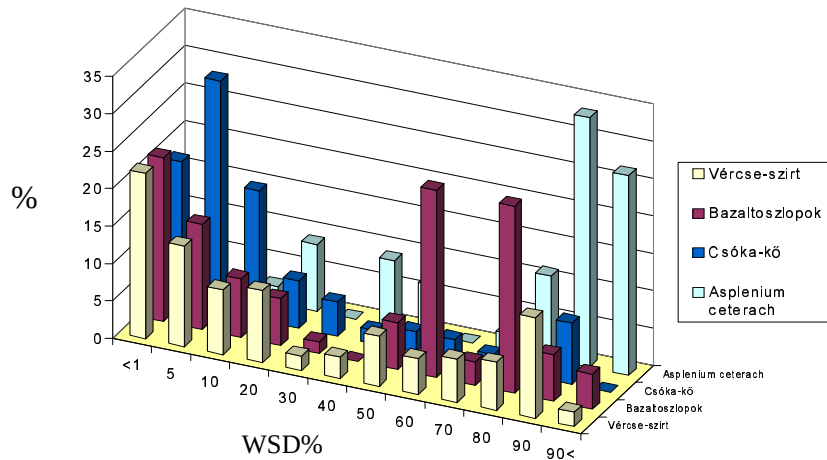


19. ábra Az aktuális vízhiány (WSD%) átlagértékeinek alakulása a *Polypodium* populációkban és az *Asplenium ceterach* szentgyörgy-hegyi populációjában 1999. év csapadékos nyarán.

A csóka-kői termőhelyen növe *P. interjectum* klónok leveleiben nem tapasztaltunk a többi populációban fellépő nagymértékű vízhiányt, sem a 2000.-, sem az 1999. évi mintavételi időszakban (18. 19. ábra). Bár ebben a populációban is regisztráltunk magasabb értékeket, ha a 2000. év aszályos időszakában a 70 %-os vízhiány átlagértéket tekintjük. Azonban, egy alkalommal esett az eső, és ezután drasztikusan lecsökkent a levelek

vízhiánya, míg ugyanezen faj vércse-szirti populációját és a hibrid klónokat extrém magas értékek jellemezték.

Összefoglalva, mindhárom vizsgált időszakban hasonló tendenciát sikerült kimutatni a populációk vízhiányában, azaz minden esetben a vércse-szirti hexaploid egyedekben mérhettük a legnagyobb értékeket, míg ugyanezen faj csóka-kői képviselőiben a legalacsonyabbakat. Ez tükröződik a 20. ábrán is, ahol mindhárom vizsgált időszakban mért vízhiány értékek gyakorisági eloszlását összesítve ábrázoltuk populációnként, tehát az összesítés sem fedte el a termőhelyek–populációk között állandóan jelentkező különbségeket.

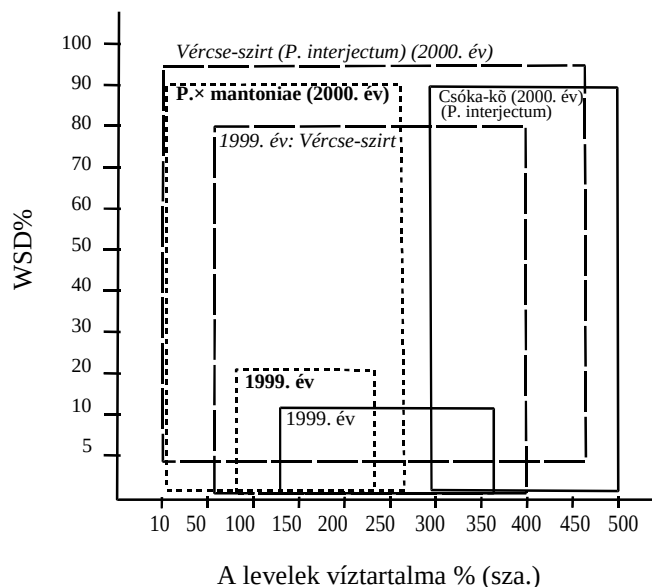


80. ábra A három mintavételi év során összesen kapott aktuális vízhiány (WSD%) értékek megoszlása populációnként. (Vércse-szirt: *Polypodium interjectum*; Bazaltoszlópok: *P. × mantoniae*; Csóka-kő: *P. interjectum*)

A különböző termőhelyen növény populációk vízhiány és víztartalom értékeinek szezonális spektrumai a vízháztartás szabályozására utalnak (MÉSZÁROS 1988), ha a szárazanyagra vonatkoztatott víztartalmát (víztart.% szá.) és aktuális vízhiányát együttesen elemezzük. A diagram vízszintes tengelyét a víztartalom értékek adják meg a legkisebbtől a legnagyobbig rendezve, a függőleges tengelyét a vízhiány értékek az említett szerző alapján (21. ábra).

A vércse-szirti termőhelyen a hexaploid egyedek széles tartományban szórnak (21. ábra), ami a populáció heterogenitását jelzi a vizsgált vízháztartás paraméterekre. A poikilohidrikus *A. ceterach* hasonlóan

viselkedik (víztart.% (sza.): 333→ 5,12; WSD%: 6,25→ 96,52). Figyelemre méltó, hogy a vércse-szírti hexaploid populáció értékeinek halmaza a poikilohidrikus pikkelypáfrányét fedik le függetlenül attól, hogy csapadékos vagy száraz időszakból származó mintát vizsgáltunk (21. ábra). Mindez nem jellemző a csóka-kői *P. interjectum* és a Bazaltoszlopoknál növény hibrid egyedekre. Mindkét évben leszűkül a víztartalmuk tartománya a vércse-szírti hexaploid populációhoz képest (21. ábra). A vízhiány értékeik tulajdonképpen tükrözik a mintavételi időszakok csapadékviszonyait. Ezek alapján több tekintetben hasonlóan alakulnak a hibrid és a csóka-kői hexaploid populáció víztartalom és vízhiány spektrumai. A csapadékos időszakhoz képest 2000. évben elválnak egymástól a hibrid és a csóka-kői hexaploid populáció diagramjai (21. ábra). Tehát e két termőhelyre vonatkozóan a taxonok közötti különbségek száraz időszakban manifesztálódnak, illetve fokozódnak.



21. ábra A levelek szárazanyag százalékában megadott víztartalom (% (sza.)), és aktuális vízhiány (WSD%) spektrumai a Csóka-kőn és Vércse-szírti növény *P. interjectum* és a Bazaltoszlopoknál élő hibrid (*P. x mantoniae*) egyedeknél az 1999. év csapadékos és a 2000. év aszályos nyarán.

Ha a víztartalom (sza.) értékeit önmagukban vizsgáljuk (21. ábra alapján), megállapítható BENNERT és MOONEY (1979) elemzése után, hogy a széles intervallumok miatt nehéz besorolni a vizsgált populációkat a mezofiton, xerofiton stb. kategóriákba. Ez is a labilis, átmeneti állapotú

vízháztartást jelzi. Például a hibrid populáció a tipikus xerofitonokhoz sorolható víztartalom átlaga és egyedeinek nagyobb értékei alapján, azonban ennél jóval alacsonyabb értékeket is mértünk a levelekben (10–50%). A csóka-kői hexaploid egyedekre 150–500% a jellemző a csapadékviszonyoktól függően. Ez a populáció a lágyszárú mezofiton kategóriába sorolható, mert a magasabb víztartalom értékek nagyobb gyakorisággal fordultak elő. A vércse-szírti hexaploid egyedeket összehasonlítva a BRUNS-STRENGE és LANGE (1991) valamint KAPPEN és REDON (1987) által a zuzmó fajokra kapott víztartalom (sza.) értékekkel, szintén nagy hasonlóságot láthatunk, bár a teljes összehasonlítás nem lehetséges a zuzmó fajok jellegzetes szerveződési típusa miatt. BRUNS-STRENGE és LANGE (1991) 7-től 500 %-ig terjedő értékeket kapott, ami ennek az alacsonyabb szerveződési típusnak a poikilohidrikus jellegéből következik (széles értéktartomány, extrém alacsony értékek). Hasonlóan alakulnak a vércse-szírti egyedek víztartalom értékei is (10–450%).

4.4. A levéllemez hossza és száraz súlya közötti kapcsolat a vizsgált páfránypopulációk életstratégiájának megállapításában

A 24. mellékletben foglaltuk össze a vizsgált *Polypodium* populációk mellett, azok termőhelyein növő *Asplenium trichomanes* s. lat. egyedek leveleinek növekedési görbáját a hosszúság és a szárazanyag adatokból. Ezen az ábrán a vízhiány vizsgálatokban is szereplő *Asplenium ceterach* populáció leveleinek említett jellemzőit is feltüntettük. A 25. mellékletben pedig az előbbieken felsorolt taxonok, populációk leveleinek hosszúság és száraz tömeg arányát ábrázoltuk.

Hasonlóan BARTSCH és LAWRENCE (1997) eredményeihez, a növekedés korai szakaszában nagyobb mértékben fejlesztik a levelek hosszúságát a szárazanyaghoz képest a *Polypodium* populációk. 15 cm elérése után nő meg a szárazanyag produkció mértéke, ami jól látható a csóka-kői *P. interjectum* és a Bazaltoszlopoknál élő *P. × mantoniae* populáció esetén (24. melléklet). A vércse-szírti *P. interjectum* egyedek görbéje jobban ellaposodik az előző kettőhöz képest, nagyobb mértékű szárazanyag termelést jelezve. Mindez a levelek mezofil jellegét és kompetíciós képességét mutatja. A levelek hosszúsága ugyanis kihat az újonnan növekedő levelekre, ezért lehetséges, hogy az árnyékoló hatás következtében fordulnak elő szórványosan az *A. trichomanes* s. lat. egyedek a *Polypodium* populációk termőhelyein.

Az *A. trichomanes* s. lat. egyedek sokkal nagyobb mértékben fejlesztik a levelek hosszúságát a száraz tömeghez képest a többi fajhoz viszonyítva a levél növekedési görbék alapján (24. melléklet). Ezt mutatja a levelek hosszúságának és száraz súlyának aránya is (25. melléklet). Mindez és a kis számú előfordulás a mintavételi helyeken stressz toleráns stratégiára enged következtetni GRIME (1988) alapján. A poikilohidrikus pikkelypáfrány (*A. ceterach* s. lat.) egyedekre jellemző a legnagyobb szárazanyag produkció a levél növekedési görbék szerint (24. melléklet) és ezt a keménylemezőségi hányados értékek is mutatják (8. táblázat). A *Polypodium* populációkban nincs jelentősebb szárazanyag produkció és nagyarányú szilárdító szövet sem a keménylemezőségi mutató adatai szerint, mégis a levélhosszúság és száraz tömeg arányából ezt kellene feltételeznünk (25. melléklet). RICHNOVSKA és ULEHLOVÁ (1975) *Stipa* fajokra megadott hányados értékeinél is kisebbek a *Polypodium* populációkra kapott adatok. Az *A. ceterach* populáció esetén sem tükrözik a hányados értékei a keménylemezőségi mutató, valamint a levél növekedési görbék alapján kapott eredményeket (24. 25. melléklet).

A levelek hosszúságának és száraz tömegének aránya nem alkalmazható a vizsgált páfránypopulációk életstratégiájának jellemzésére ellentétben BARTSCH és LAWRENCE (1997) más páfrányfajokra kapott eredményeivel.

5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

5.1. A *Polypodium* taxonok morfológiai, citotaxonómiai és előfordulási adatainak megvitatása

5.1.1. A kapott eredményeink alapján a spórák hosszát és a spóratokok alapi sejtszámát együttesen alkalmazva egyed-szintű határozás lehetséges a vizsgált *Polypodium* taxonok lokális populációiban is. A spórák hosszának, valamint a spóratokok annulusz és alapi sejtszámának átlagértékei jól egyeznek az irodalomban megadottakkal a *P. interjectum* esetén. A vizsgált tetraploid (*P. vulgare*) egyedek spóra hossza, annulusz sejtszáma, de a sztómák hossza is alacsonyabb volt az irodalomban közlőknél. Például BENOIT (1966) 43-tól 58 μm -ig adta meg a tetraploid faj sztómahosszát; NEUROTH (1996) 56,31 μm átlagértéket állapított meg; ADLER et al. (1994) szerint legfeljebb 57 μm lehet a sztóma hossz középértéke. LENSKI (1964) és ZENNER (1972) értékei NEUROTH (1996) adataival egyeznek. Az említett szerzők a sztómák hosszát jó elkülönítő bélyegnek tartják főleg a szülőfajok esetén, azonban a tapasztalt nagyobb mértékű átfedés miatt lokális populációkban kevésbé alkalmazható.

5.1.2. Az annulusz sejtszám alapján statisztikai vizsgálattal sem lehetséges a különböző ploidia szintek elkülönítése, annak ellenére, hogy sokáig fontos határozó bélyegnek tartották (MANTON 1950, SHIVAS 1961a), majd kiderült, hogy nagy területről begyűjtött minták esetén nem különíthetők el nagy biztonsággal a citotípusok (ROBERTS 1970, ZENNER 1972, NEUROTH 1996). Az egymáshoz közeli lokális *Polypodium* populációkat sem lehet elkülöníteni az említett bélyeggel eredményeink alapján. A hexaploid populációk között olyan mértékű volt az eltérés, mintha különböző ploidia szinteket hasonlítottunk volna össze. A taxonómiai megközelítésű munkák, a nagyobb területekről származó átlagminta miatt, nem mutathattak ki ekkora heterogenitást a hexaploid fajban. A tetraploid *P. vulgare* egyedekre kapott alacsonyabb sejtszámok tovább homályosítják a citotípusok közti különbségeket. Mindez azt jelezheti, hogy a környezeti tényezők nagymértékben alakíthatják az annulusz sejtszám értékeit.

5.1.3. Az irodalomban a levéllemez alakját is fajra jellemző bélyegnek tartják, ami kisebb területen, lokális populációkban szintén érvényesül az eredményeink alapján. A szülőfajok elválaszthatók adott esetben, de

nagyon kicsi ez esélye, hogy az átmeneti jellegű hibrid citotípusok ne keveredjenek a mintába, és a visszakereszteződés lehetőségét is számításba kell vennünk. Összehasonlításként érdemes felhívni a figyelmet MORTON (1983) eredményeire, amelyek szerint a *Solidago gigantea* komplex, bár különböző ploidia-szintű citotípusokból áll – ez még nem jelenik meg a levelek alakjában és más morfológiai bélyegben sem, tehát ez esetben még nem állhatnak genetikailag annyira távol a komplex tagjai, mint a *P. vulgare* s. lat. kisfajai esetén.

5.1.4. A steril pentaploid hibrid morfológiai jellemzőivel kevesen foglalkoztak, de a rendelkezésre álló adatok közé jól beilleszthetők eredményeink, mivel a szülői tulajdonságok kombinálódásának szép példáját mutatja. A vizsgált *P. × mantoniae* populáció annulusz és alapi sejtszám átlagai megegyeznek SHIVAS (1956), ZENNER (1972) és NEUROTH (1996) által közölt értékekkel. A sztómák hossza is hasonlóan alakult az irodalomban található adatokhoz (BENOIT 1966, NEUROTH 1996). NEUROTH (1996) izoenzim vizsgálatai alapján a *P. × mantoniae* a **hexaploid** *P. interjectum*mal alkot egy csoportot és nem a tetraploid fajjal. Eredményeink alapján a vizsgált hibrid populáció alapi sejtszáma is a hexaploid szülőfajjal fed át. Ennek ellenére ezzel a bélyeggel kiváltható a statisztikai és kromoszómaszám vizsgálat, ha figyelembe vesszük, hogy a hibrid faj defektes spórákat termel. A spóra hosszmérete még nem éri el a hexaploid faj érték kategóriáját és az annulusz sejtszámban és a levélalakban is az alacsonyabb ploidia-szintű szülőre hasonlít, tehát a szülői tulajdonságok kombinálódásának szép példáját mutatja. A sztómák hossza pedig a két szülőfaj értékei közé esik, ami a fajkomplex steril, hibrid tagjai közül csak a *P. × mantoniae*-ra jellemző NEUROTH (1996) szerint. Az univalensek jelenléte és a kromoszómák egyenlőtlen eloszlása is a hibrid eredetet feltételezi a Bazaltoszlopoknál növény *Polypodium* egyedekről. Nem zárható ki a visszakereszteződött egyedek belekeveredése a mintába a spóra hosszméret megoszlása és szórása, valamint a defektes spóratípusok alapján. Ezzel kapcsolatban érdemes volna további vizsgálatokat is végezni.

5.1.5. A hexaploid faj mutatta a legnagyobb változatosságot, ami a morfológiai bélyegek nagyobb szórásértékeiben is megnyilvánult. A legnagyobb mértékben elterjedt faj a vizsgált termőhelyeken, ez is oka morfológiai változatosságának. Mindez a poliploid komplex legmagasabb kromoszómaszámú fajának **terjeszkedő képességére** és hibrid eredetére utal (allopoliploid fajképződés, spontán kromoszómaszám

megkettőződéssel). Egy fajkomplex legmagasabb ploidia-szintű fajának ezt a terjeszkedő képességét általános és jellemző tulajdonságnak tartják.

Az elterjedési adatok azt is mutatják, hogy ahol a pentaploid hibrid nagymértékű előfordulását állapítottuk meg, ott csak a termőhely perifériális részén található meg a szülőfajok néhány kisebb klónja. A hexaploid faj populációira is jellemző lehet ez a képesség, mert a Szt.György-hegyen és a Csóka-kőn a tetraploid egyedek kis számban fordulnak elő a hexaploid populációk termőhelyének marginális részein. A hibrid faj ilyen terjeszkedőképessége ismert Magyarországon, azonban a hexaploid szülőfajról még nem mutatták ki a lokális populációk pontos ismeretének hiányában.

5.1.5.1. A termőhely mozaikosságából és a pontszerű elterjedésből adódóan, a vércse-szirti hexaploid populációban a klónok között jelentős különbségeket regisztráltunk, mind a morfológiai, mind a vízháztartás paraméterekben. A mozaikos élőhely azt eredményezheti, hogy a genetikailag hasonló vagy azonos egyedek együtt fordulnak elő, például klónokban és ezek a klónok szétszórtnak jelennek meg ezeken az élőhelyeken. A klónok genetikailag különbözhetnek egymástól, azaz egy adott populáció alpopulációkra különülhet, ha populáció genetikai szempontból vizsgálódunk. Ezeket mutatta ki SOLTIS et al. (1989) *Chelianthes gracillima* sziklakibúvásos, száraz termőhelyen élő populációjában, sőt, azt is megállapították izoenzim mintázatok alapján, hogy a populáción belüli génáramlás csökkent mértékű. SOLTIS et al. (1989) arra is felhívja a figyelmet, hogy mezofil élőhelyeken növekvő páfrányfajoknál nem mutattak ki alpopulációs genetikai szerkezetet, ezért a *Chelianthes gracillima* populációjáról kapott eredményeket a **sziklás, száraz élőhely lehetséges hatásának** tulajdonítja.

Érdemes volna a fajok, illetve a fajon belüli populációk közötti morfológiai különbségek és a vízháztartás paraméterek alapján populáció genetikai vizsgálatokat végezni. Ha különbség mutatható ki adott populáció klónjai között, akkor többféle genet előfordulására következtethetünk. A fajon belüli populációk közötti különbségekből pedig a fajképződés különböző állapotait feltételezhetjük.

5.2. Következtetések a *Polypodium* populációk és az *Asplenium ceterach* tetraploid egyedeinek vízháztartás és életstratégia vizsgálatából

5.2.1. Ismert, hogy a **levél paraméterhányadosokkal** kimutatható biológiai tulajdonságok fajra jellemzőek, így a *Polypodium* populációk közötti különbségek mindhárom évben jelentkeztek, függetlenül attól, hogy csapadékos vagy nedves időszakokban szedtünk mintát. A *Polypodium* populációk szukkulencia és keménylemezőségi hányadosa leginkább a STOCKER xero-chamaefita csoportjára jellemzőek, de a felületképzési mutatójuk magasabb, ami már a lombhullató mezofil fajokéra jellemző. A mezofil típuson belül pedig a malakofill fajokhoz sorolhatók ezek a populációk a gyakran előforduló alacsonyabb keménylemezőségi hányados értékeik, és a nagyobb mértékű vízfelvevő kapacitással társuló, változatosan alakuló vízhiány értékeik miatt. Összefoglalva, a *Polypodium* populációk átmeneti alakoknak tekinthetők a xero-chamaefita és a lombhullató mezofil fajok között.

Az *A. ceterach* populáció vékony lemezű, mint a legtöbb lombhullató széleslevelű fafaj, ezen kívül a malakofill levelek érték kategóriájába tartozik a keménylemezőségi és a szukkulencia hányados alapján.

5.2.2. A szárazság vagy a csapadék hatására a mutatók értéktartományai **nem véletlenszerűen változtak meg** a populációkban a jellemző alaptulajdonságok megtartása mellett. Ha ezeket a változásokat együtt értékeljük a terepen kialakult vízhiány mértékével, következtethetünk a vizsgált populációk szárazságtűrésének jellegére, illetve a termőhely vízellátására. Továbbá, a két vizsgált *P. interjectum* populáció mindhárom évben jelentősen különbözött mind a paraméterhányadosok, mind a vízhiány és víztartalom adatok alapján. Tehát nemcsak a fajok között, hanem fajokon belül is állandóan jelentkező eltérések vannak, ami szintén nem véletlenszerű változást jelez.

5.2.3. A **telítési szukkulencia** értékei aszályos időszakokban mérhetően növekedtek az 1999. évi csapadékos nyarához képest az összes populációban. A levelek vízfelszívó kapacitásának és így vízraktározó képességének javulása edződésre enged következtetni a szárazság hatására. Ez az edződés a poikilohidrikus pikkelypáfrány és a vércse-szirti *P. interjectum* klónok esetén volt a legkifejezettebb. Ez abból látható, hogy a telítési és aktuális szukkulencia minden esetben az említett populációkban volt a legnagyobb. Hasonló következtetéshez jutunk, ha a vízhiány függvényében egyedenként értékeljük ezeket a hányadosokat.

5.2.3.1. Ha a telítési szukkulenciát a **vízhiány függvényében** ábrázoljuk, ez megmutatja, hogy az extrém magas vízhiányú levelekben a víztelítődési képesség nem csökkent jelentősen a vizsgált populációkban. Ez viszont a levelek kismértékű szövetkárosodására utal a súlyos vízhiány ellenére is, ami végső soron a kiszáradás tűrés előtérbe kerülését jelenti a nagyobb vízhiányú levelekben.

A kiszáradástűrő képesség a pikkelypáfrány és a vércse-szírti *P. interjectum* egyedekben volt a legnagyobb a telítési szukkulencia alakulása alapján. A hibrid *P. × mantoniae* esetén pedig a legkisebb, ugyanis a víztelítődési képesség értékei a hibrid populációban voltak a legalacsonyabbak. Azonban a többi mutató figyelembevételével nem teljesen erre a következtetésre juthatunk.

5.2.3.2. Az irodalmi adatokkal ellentétben nem lépett fel **túltelítődés** a *Polypodium* populációk magas víztartalmú leveleiben a telítési szukkulencia megállapítása során. Ezt különösen az 1999. évi csapadékos időszakában tapasztaltuk, ráadásul az extrém magas víztartalmú levelek (0, 3–1 %-os! vízhiány) víztelítődési képessége jóval alacsonyabb volt az ennél nagyobb vízhiányú levelekéhez képest. Ez a tendencia nem volt kimutatható a keménylemezőségi hányados esetén. A nagy víztartalmú levelekben még nem fejlődött ki a vízfelszívó kapacitás nagyobb mértéke. Mindez és a populációk száraz időszakban mért nagyobb átlagai alapján a telítési szukkulencia értékeit nemcsak a faj életformája, hanem a termőhelyi körülmények és így a vízhiány stressz mértéke és az edződés képessége egyaránt befolyásolja. Összefoglalva, a telítési szukkulencia felhasználható a kiszáradástűrés előtérbe kerülésének kimutatására. Ezzel kapcsolatban érdemes volna további vizsgálatokat végezni. A levelek víztelítődési képességét ilyen vonatkozásban nem vizsgálták, mert a szubletális vízhiány mértékéből következtetnek a vízháztartás igénybevételére és a szabályozó folyamatok mértékére a gravimetriás módszerek közül.

5.2.4. Az aktuális szukkulencia alapján a fajok leveleikben nem raktározzák a vizet, nem szukkulensek, elsősorban ez a mutató a levelek vízhiányának mértékéről ad felvilágosítást. A konstitúció típusok megállapításakor nem vontuk be az értékelésbe ezt a hányadost – értékeinek túl változatos alakulása miatt – és csak, mint megerősítő bélyeg szerepelhet esetünkben. Az aktuális szukkulencia maximum átlagértéke a lágymagú lomblevelű fajokéra jellemző a *Polypodium* populációkban. Az

előzőek ellenére a populációk megtartották erre a mutatóra is alaptulajdonságaikat, tehát száraz időszakban is megmaradtak a populációk közötti különbségek a vízraktározó képességben.

A telítési szukkulencia értékelése nélkül önmagában nem alkalmas az aktuális szukkulencia a vízháztartás igénybevételének becslésére. Az aktuális szukkulencia csökkenése ugyanis nem biztos, hogy szövethárosodásra vagy a vízháztartás zavarára utal az eddigiek alapján a várakozással ellentétben.

5.2.5. A vízhiány aktuális és átlagértékeiből, valamint gyakorisági megoszlásából is levonható az a következtetés, hogy a vizsgált *Polypodium* populációk közül a vércse-szirtire a kiszáradástűrési másodlagos kialakulása jellemző vízhiány stressz hatására, ha saját eredményeinket WALTER (1960) és KAPPEN (1964) adataival vetjük össze. A csóka-kői hexaploid egyedekre viszont ez nem volt jellemző. Mindkét populáció a hexaploid *P. interjectum* fajhoz tartozik és ez a fajon belüli elkülönülés mindhárom évben kimutatható volt (a paraméter hányadosok alapján is), tehát nem véletlenszerű változásról van szó. A hibrid *P. × mantoniae* populáció a vércse-szirti klónokat közelíti meg, mert szárazság hatására szintén magas vízhiány értékeket mértünk a levelekben. Azonban megkülönbözteti tőle alacsonyabb víztelítődési képessége és az extrém magas vízhiány értékek (80-90%) kevesebb aránya és egyúttal a 60-70%-os vízhiány értékek nagyarányú előfordulása. Mindez szintén a levelek kiszáradás tűrésére utalhat a termőhelyi hatásokon túl. A *P. × mantoniae* egyedekben a tolerancia nem olyan kifejezett, mint a vércse-szirti hexaploid populációé, közelítő állapotot jelez a másodlagos poikilohydrikus tulajdonság felé.

A három vizsgálati évben a populációk vízhiánya közötti állandóan jelentkező különbségek ugyanakkor a termőhelyek eltérő vízellátását is jelzik. A nyári hónapok csapadékjárását érzékenyen mutatják a populációk vízhiány értékei, ami a környezettől kevésbé független, labilis vízháztartásra enged következtetni.

5.2.5.1. A víztartalom és a vízhiány értékek spektrumai a következőkkel egészítik ki a fentieket. Szárazság hatására a populációk közötti különbségek jelentősen felerősödhetnek, ami már a víztartalom különböző mértékű szabályozását feltételezi. A csóka-kői hexaploid és a hibrid *P. × mantoniae* populációk feltételezhetően nagyobb mértékben szabályozzák a víztartalmukat, de közöttük is manifesztálódnak szárazság

hatására a különbségek. Mindemellett ezekben a populációkban is feltételezhető a kiszáradástűrési lehetősége, hiszen a víztelítődési képesség szignifikáns csökkenése a csóka-kői populációban is a poikilohidrikus fajokra jellemző magas vízhiány értékeknél lépett fel. A vércse-szirti *P. interjectum* populáció víztartalom és vízhiány spektruma a poikilohidrikus pikkelypáfrányét fedi le, függetlenül attól, hogy csapadékos vagy száraz időszakból származó mintát vizsgáltunk. Az említett spektrumok alakulása is a vércse-szirti populáció másodlagos kiszáradástűrő képességét erősíti meg. A telítési szukkulencia alakulása szintén alátámasztja mindezt.

Már a régebbi, klasszikus kutatások során is feltételezték a vízháztartási típusok közötti átmenetek lehetőségét. OPPENHEIMER (1932 cit. PARKER 1956) az *Olea europaea* fafaj levelei kiszáradástűrésének mértékét néhány zuzmó és mohafajéhoz tartotta hasonlatosnak. A BEWLEY és KROCHKO (1982) által poikilohidrikusnak tekintett zárvatermő fajokat is a másodlagosan poikilohidrikus növények közé sorolja WALTER és BRECKLE (1986) a *Polypodium vulgare* fajhoz hasonlóan. Az újabb kutatások szerint a zárvatermő *Haberlea rodhopensis* és *Ramonda serbica* is, bár szabályozza a víztartalmát, egyúttal rendelkezik a poikilohidrikus fajokra jellemző kiszáradástűrővel (MARKOVSKA et al. 1994). Azóta sem ellenőrizték ezt a véleményt a *Polypodium* fajokkal kapcsolatban, ezidáig kevés terepi adat állt rendelkezésre, s a szerzők az előbbi irodalmakra, illetve más kutatók szóbeli közlésére hivatkoznak (pl. ZIEGLER és WIEVIG 1970, LARCHER 1973, LÖSCH 2001).

5.2.6. A hexaploid populációk tehát változatos termőhelyeken fordulhatnak elő, de nemcsak a vízellátás, hanem a termőhely **váztalajának kémiai tulajdonságai** alapján is. Nem sikerült kimutatni a vizsgált *Polypodium* fajok különböző termőhelyei között tendenciózus különbségeket sem, csak a dolomit és bazalt alapkőzet hatását a fölötté képződő vékony talajrétegre. Mindez a hexaploid (magas kromoszómaszámú) faj plasztikusságát és a levelek alkalmazkodóképességét jelzi a változatos termőhelyi körülményekhez. Ez megfelel a poliploid fajokról alkotott képpel.

5.2.6.1. A hexaploid faj széles ökológiai amplitúdója a vizsgált területen, amit a fentiek igazolnak, aztán a nagy levélfelület, a víztartalom szabályozása és a tetraploid faj feltételezett kiszorítása, a hexaploid populációk kompetíciós képességét jelzi GRIME (1988) alapján. A poikilohidrikus növényekét megközelítő kiszáradástűrő képesség

ugyanakkor stressztoleráns stratégiára utal. Az egyenletes levélfelület kialakítása a növekedés korai szakaszában és az ehhez tartozó viszonylag alacsony szárazanyag értékek a kompetitív és stressztoleráns növények közötti átmeneti esetet mutatják a levélnövekedési görbék szerint. A **GRIME – féle növénystratégiák közül** a vizsgált területen előforduló hexaploid faj a kompetitív–stressztoleráns növényekhez sorolható.

5.2.6.2. A levéllemezek hosszúságának és száraz súlyának a hányadosa nem alkalmazható a vizsgált páfránypopulációk életstratégiájának jellemzésére. A levéllemezek ugyanis széleslevelűek, nagyobb felületet is kialakítanak a nagyobb hosszúság mellett, ami az árnyéknövényekre egyébként is jellemző (CRAWLEY 1997). Többek között ezért kerülhettek előtérbe a kiszáradástűrő tulajdonságok a morfológiai alkalmazkodás helyett. Más mutatókat is figyelembe kell venni a fajok életstratégia besorolásához, mert a vizsgált hányados értékei BARTSCH és LAWRENCE (1997) felfogásában önmagában nem elegendő, sőt téves értékeléshez vezethet. A levél növekedési görbék, azaz a hosszúság alakulása a száraz tömeg függvényében jól használható a levelek szerkezetének, életstratégiájának és a szárazanyag produkció menetének becslésére a keménylemezségi mutatóval együtt értékelve.

5.2.7. A **sztómaszámok** és a *Polypodium* populációk szárazságtűrése között sem találtunk összefüggést. A Vércse-szirten élő és a csóka-kői *P. interjectum* populációk sztómaszáma és sztómamérete között nem találtunk különbséget, pedig víztartalmuk szabályozásában, illetve a termőhelyek vízellátásában nagy eltéréseket mutattunk ki. Mindez arra is utalhat, hogy a levelek növekedésének megindulásakor, a vegetációs időszak elején megfelelő mennyiségű nedvességhez jutottak a levelek. A sztóma hosszúság termőhelytől függetlenül jellemző a különböző ploidiaszintekre, a sztómák száma pedig a termőhelyek mozaikosságát is jelezhetik nagyobb szórásértékeikkel, csakúgy, mint az annulusz sejtszám és a levél paraméter hányadosok alakulása. A levél paraméterhányadosok alapján az ún. xeromorfózisok nem jellemzőek a levelekre, mint ahogy a sztómasűrűség sem csökkent a szárazság hatására. Levélmorfológiai tulajdonságok közül a levelek területe és feltehetően az annulusz sejtszámok változtak a szárazság hatására.

5.2.7.1. Az **annulusz sejtszám változatos alakulásának lehetséges okai** a következők. A legmagasabb vízhiány értékeket mutató populációkra jellemzőek a magasabb annulusz sejtszámok (vércse-szirti

hexaploid populáció, a sziklás termőhelyen növény tetraploid egyedek). Az alacsonyabb vízhiány értékeket mutató Csóka-kőn élő hexaploid klónokról szignifikánsan kevesebb sejtszámokat kaptunk a vércse-szírti egyedekhez viszonyítva. A Csóka-kő patak partján található tetraploid tövekről is kevesebb sejtszámot tudtunk megállapítani a szentgyörgy-hegyi sziklás részekben élő egyedekhez képest. Feltételezhető, hogy ez a bélyeg a környezeti tényezőkkel, ezen belül is a termőhely vízellátásával lehet kapcsolatban, ezért nem minden esetben korrelál a ploidia fokával.

5.2.8. A morfológiai alkalmazkodás hiánya és a levelek víztelítődési képességének megmaradása, illetve növekedése száraz időszakban azt jelzi, hogy biokémiai tulajdonságokban keresendő a vizsgált populációk kiszáradástűrésének okai, hasonlóan a poikilohidrikus növényekhez. Különösen a levelek sejtszerkezete, membránjai és a jelátvivő reakciók érdekesek ebből a szempontból, mert a rizómák vízraktározó képességének kimerülésével a levelek a vízvesztés során lankadnak, összepöndörödnek, számottevő szövetkárosodást ennek ellenére sem tudtunk kimutatni, és a telítési szukkulencia értékek sem csökkentek nagyobb mértékben. Az a tapasztalat is alátámaszthatja mindezt, hogy a poikilohidrikus növények általában pionír xerofitonok, mégsem rendelkeznek sok esetben a klasszikus értelemben vett xeromorf bélyegekkel (TYREE és JARVIS 1982).

5.2.9. Az előző pontok alapján megállapítható, hogy az elemzett mutatók segítségével megadható a vízháztartás konstitúció típusok, a levelek szerkezete, a kiszáradástűrés mértéke és a termőhelyi különbségek. A mutatókat egymás függvényében vizsgálva a szezonális menetük mellett, a víztartalom szabályozásának mértékéről részletesebb információkat kaphatunk, amelyet az átlagértékek önmagukban nem mutatnának meg. A kiszáradástűrő képesség előtérbe kerülése is megbecsülhető segítségükkel. Ezek a mutatók, bár kutatásuk elhanyagolt terület hazánkban, alkalmasak lennének arra, hogy elővizsgálatként, mint szűrő módszer szerepeljenek a szárazságtűrés fiziológiai vagy genetikai vizsgálatának megtervezésénél.

6. ÖSSZEFOGLALÁS

A dolgozat első részében a *Polypodium vulgare* s. lat. kisleveles morfológiai változatosságát és előfordulását mértük fel több termőhelyi populációban, hogy nagy biztonsággal el lehessen különíteni a fajokat olyan esetekben is, ha nincs lehetőség a citológiai vizsgálatokra vagy a kromoszóma szám megállapítására. A szakirodalomban megoszlanak a vélemények arról, hogy mely morfológiai bélyegek alkalmasak a fajkomplex tagjainak elkülönítésére, így ellenőriztük az általában használatos bélyegek alkalmazhatóságát a lokális populációkban. Előzetesen a kromoszómaszámot és a parafízisek előfordulását ellenőriztük a kiválasztott populációkban.

A morfológiai és előfordulás adatok alapján választottunk ki néhány nagyobb méretű *Polypodium* populációt, melyek ennél fogva alkalmasak voltak a levelek kiszáradástűrésének jellemzésére gravimetriás módszerrel. A levelek vízhiányának, víztartalmának és paraméterhányadosainak alakulását vizsgáltuk száraz és csapadékos időszakokban. Arra is kerestük a választ, hogy az említett mutatókkal mennyire jellemezhető a levelek kiszáradástűrése, ha azokat aktuális értékeik alapján egymás függvényében is értékeljük. A szakirodalomban ugyanis az átlagértékek elemzésére teszik a hangsúlyt, és a terepi vízhiány értékek függvényében is ritkán elemzik a levél paraméterhányadosokat.

A kutatási eredmények összefoglalása

6.1. A parafízisek előfordulásáról megoszlanak a vélemények a *P. vulgare* fajkomplexben. Eredményeink DOSTÁL (1984) észrevételeit közelítik meg a legjobban, azzal a különbséggel, hogy az általa említett soksejtes fonalakat nem a *P. vulgare* esetén, hanem a hexaploid szülőfaj és a pentaploid hibrid egyedeiben figyelhettük meg. Az egymásnak ellentmondó adatok a szakirodalomban és a saját eredmények felvetik azt a kérdést, hogy az élőhely mikroklímája, a környezeti tényezők indukálják-e a parafízisek nagyobb mennyiségben termelődését.

6.2. A kromoszómaszám vizsgálataink alapján a csóka-kői (Keszthelyi-hegység), a vércse-szírti (Szent György-hegy) termőhelyen és Csobáncon a *P. interjectum*, azaz a hexaploid szülőfaj található, míg a Bazaltorgonánál növekvő klónok leggyakrabban a pentaploid hibrid ($P. \times$

mantoniae) fajhoz tartozik. A Kőszegi-hegységből szedett egyedek tetraploidok (*P. vulgare*). A kromoszómaszám adatok megerősítik az eddigi citológiai vizsgálatok eredményeit (VIDA 1965).

Ezek után lehetővé vált a morfológiai bélyegek eloszlását és az előfordulási adatokat lokális populációk szintjén, akár egy termőhelyen belül klónok szintjén is megadni, mert ilyen felbontásban még nem vizsgálták a fajok előfordulását a kiválasztott területeken.

6.3. A várakozással ellentétben a tetraploid faj nagyon korlátozott megjelenését, míg a hexaploid faj nagyarányú előfordulását tapasztaltuk a Balaton-felvidéken és a Keszthelyi-hegység termőhelyein. A *P. × mantoniae* általunk is tapasztalt terjeszkedőképessége a hexaploid faj populációira is jellemző lehet az előfordulási adatok alapján. Magyarországon a *P. interjectum* szülőfaj ilyen terjeszkedőképességét még nem mutatták ki a lokális populációk pontos ismeretének hiányában. A termőhelyek sziklás vázतालájának kémiai tulajdonságai az előfordulási adatokat nem magyarázzák.

6.4. Eredményeink alapján a spórák hosszát és az alapi sejtszámot együttesen alkalmazva egyed-szintű határozás lehetséges a vizsgált *Polypodium* fajok lokális populációiban is. Az annulusz sejtszám alapján viszont a hexaploid populációk között olyan mértékű volt az eltérés, mintha különböző ploidia szinteket hasonlítottunk volna össze. A *P. vulgare* egyedekre kapott alacsonyabb sejtszámok tovább homályosítják a taxonok közti különbségeket. Mindez azt jelezheti, hogy a környezeti tényezők nagymértékben alakíthatják az annulusz sejtszám értékeit. A sztómák hossza és a levelek alakja a ploidia-szinttel korrelált, hasonlóan a taxonómiai megközelítésű munkák eredményeihez. Ezek a bélyegek azonban nem alkalmazhatók lokális populációkban a citotípusok között tapasztalt átfedések miatt a vizsgált területen.

6.4.1. A pentaploid hibrid citotípus morfológiai jellemzőivel kevesen foglalkoztak. A rendelkezésre álló adatok közé jól beilleszthetők eredményeink, mivel a vizsgált hibrid populáció a szülői tulajdonságok kombinálódásának szép példáját mutatja. A hibrid egyedek spóra hosszának alakulása és a defektes spóratípusok alapján feltételezhető a visszakereszteződés előfordulása a szülőfajokkal. Ennek tisztázása további vizsgálatokat igényel, valamint a spóraméret és a spóratípusok alkalmazhatósága is mindebben.

6.5. A *Polypodium* populációk és a vizsgált *A. ceterach* populáció a levél paraméterhányadosok alapján besorolható a mezofil, malakofill, illetve xero-chaemefita levélszerkezet kategóriába. Az ide vonatkozó irodalmak általában zárvatermő fajokkal foglalkoztak, az alacsonyabbrendű növényekről nagyon kevés az adat. A *Polypodium* fajok levél szerkezetét eddig még nem vizsgálták gravimetriás módszerrel.

6.6. A *Polypodium* populációk vízhiányának aktuális és átlagértékei, valamint gyakorisági megoszlása alapján megállapítottuk, hogy a szárazság hatására a Vércse-szirten élő hexaploid populáció kiszáradástűrése a poikilohidrikus növényekét megközelítette. A víztartalom és vízhiány értékek spektrumai is alátámasztották az előbbieket.

6.6.1. A másodlagos poikilohydria nyáron és ősszel is felléphet, mind a hexaploid faj, mind a hibrid *P. × mantoniae* populációkban, bár az utóbbi esetén nem olyan kifejezetten. A vizsgált *Polypodium* fajokról mindezt eddig még nem mutatták ki.

6.7. A vízháztartás paraméterek alakulása a *Polypodium* populációkban nemcsak a termőhelyek eltérő vízellátását jelzi, hanem a víztartalom különböző mértékű szabályozását is. A csóka-kői hexaploid és a hibrid *P. × mantoniae* populációk feltételezhetően nagyobb mértékben szabályozzák a víztartalmukat, de közöttük is manifesztálódnak szárazság hatására a különbségek. Mindemellett feltételezhető ezekben a populációkban is a kiszáradástűrés lehetősége, a víztelítődési képesség (telítési szukkulencia) alakulása alapján.

6.8. A telítési szukkulencia felhasználható a kiszáradástűrés előtérbe kerülésének kimutatására a nagyobb vízhiányú levelekben. A levelek víztelítődési képességét ilyen vonatkozásban nem vizsgálták, mert a szubletális vízhiány mértékéből következtetnek a vízháztartás igénybevételére és a szabályozó folyamatok mértékére a gravimetriás módszerek közül. Ezzel kapcsolatban érdemes volna további vizsgálatokat végezni.

6.9. A *P. interjectum* egyedek, populációk előfordulási adatai, a termőhelyek eltérő vízellátása és talajtani adatai, a morfológiai változatosság, a vízhiány és víztartalom alakulása és a levélnövekedési görbék a **GRIME-féle növénystratégiák közül** a kompetitív és stressztoleráns növények közötti átmeneti esetet mutatják. Ellentétben

BARTSCH és LAWRENCE (1997) megállapításaival, a levéllemezek hosszúságának és száraz súlyának a hányadosa nem alkalmazható a vizsgált páfránypopulációk életstratégiájának jellemzésére. A levelek ugyanis széleslevelűek, nagyobb felületet is kialakítanak a nagyobb hosszúság mellett, ami az árnyéknövényekre egyébként is jellemző. Többek között ezért kerülhettek előtérbe a kiszáradás tűrő tulajdonságok a **morfológiai alkalmazkodás** helyett.

6.9.1. A levél paraméterhányadosok alapján nem alakultak ki ún. xeromorfózisok a levelekben, mint ahogy a sztómaszám sem csökkent a szárazság hatására a *Polypodium* populációkban. A levélmorfológiai tulajdonságok közül a levelek területe és feltehetően az annulusz sejtszámok változtak a szárazság hatására. Az annulusz sejtszámok alakulása a termőhely vízellátásával és a vizsgált egyedek víztartalmával lehet kapcsolatban, ezért nem korrelál sok esetben a ploidia-fokával.

6.10. Az elemzett mutatók segítségével következtethetünk a levelek kiszáradástűrésének mértékére és a termőhelyi különbségekre. A mutatókat egymás függvényében vizsgálva, a víztartalom szabályozásának mértékéről részletesebb információkat kaphatunk, amelyet az átlagértékek önmagukban nem mutatnának meg. Ezek a mutatók alkalmasak lennének arra, hogy elővizsgálatként, mint szűrő módszer szerepeljenek a szárazságtűrés fiziológiai vagy genetikai vizsgálatának megtervezésénél.

SUMMARY

The morphological variability and occurrence of the species making up the *Polypodium vulgare* s. lat. complex were surveyed in local populations at several locations, in an effort to distinguish reliably between the species even when it is not possible to carry out cytological analysis or chromosome number counts.

Then gravimetric studies were made on the development of leaf water deficiency and on the water saturation capacity in populations of polypody fern species (*Polypodium vulgare* s. lat.). For purposes of comparison the water deficiency of the poikilohydric *Asplenium ceterach* tetraploid cytotype was also measured.

The results showed that determination at the plant level was possible in the local populations of the *Polypodium* cytotypes by a joint examination of the spore length and basal cell number.

The diversity in the annulus cell number in the various hexaploid (*P. interjectum*) populations was as great as if different ploidy levels had been compared. The lower cell numbers obtained for tetraploid *P. vulgare* further blurred the difference between the cytotypes. It thus seems that the annulus cell number is greatly influenced by environmental factors.

The stoma length and the leaf shape were correlated with the ploidy level, in agreement with the results reported in taxonomic surveys. These traits cannot be used in the case of local populations, however, due to the overlapping between the cytotypes in the experimental area. Little work has been published on the morphological traits of the pentaploid cytotype. The present results are in good agreement with the data available, since they present a fine example of the combination of parental traits.

Contrary to expectations the tetraploid species was found in very limited numbers, while the hexaploid species was widespread on growing sites in the Balaton Uplands and the Keszthely Hills. The aggressive expansion exhibited by the hybrid cytotype appears to be also characteristic of the hexaploid species populations on the experimental area. This has not previously been demonstrated in Hungary, due to the sparsity of knowledge available on local populations.

Saturation succulence is available for the demonstration of tissue damage and desiccation tolerance.

On the basis of the actual and mean values of water deficiency in the populations and of the frequency distribution, the desiccation tolerance of a hexaploid population growing on the Vércse-szirt hill was found to approach that of poikilohydric plants as the result of drought. This was confirmed by the ranges of the water content and water deficiency values. The development of water management parameters is indicative not only of the differing water supplies at various growing sites, but also of different degrees of water content regulation in the populations tested. Nevertheless, the possibility of desiccation tolerance cannot be ruled out even in clones growing on Csóka-kő hill where the water deficiency is not generally as great. Secondary poikilohydry may develop in summer and autumn both in the hexaploid species and in hybrid *P. × mantoniae* populations, though it is not as pronounced in the latter. This phenomenon has not yet been reported for these cytotypes.

If the tested parameters are analysed as a function of each other, a more detailed picture of the extent of water content regulation can be obtained than from mean values alone. These parameters could be used for preliminary screening in physiological or genetic studies on drought stress.

7. Új tudományos eredmények

1. A parafízisek (nem rendesen kifejlődött spóratokok) a hexaploid (*P. interjectum*) szülőfaj és a steril *P. × mantoniae* egyedeiben fordultak elő a várakozással ellentétben.

1.1. A spórák hosszúsága mellett az alapi sejtszámmal is egyedszintű határozás lehetséges a *Polypodium vulgare* s. lat. taxonok lokális populációiban. Az annulusz sejtszám alapján a hexaploid populációk között olyan mértékű volt az eltérés, mintha különböző ploidia-szinteket hasonlítottunk volna össze. A tetraploid (*P. vulgare*) egyedekre kapott alacsonyabb sejtszámok tovább homályosítják a taxonok közti különbségeket. Az annulusz sejtszámok alakulása a termőhely vízellátásával és a vizsgált egyedek víztartalmával lehet kapcsolatban, ezért nem korrelál sok esetben a ploidia fokával. A tetraploid egyedeknél nemcsak az annulusz sejtszám, hanem a spórák és a sztómák hosszúsága is alacsonyabb volt az irodalomban közöltekénél. A sztómák hosszúságát egyébként jó elkülönítő bélyegnek tartják, főleg a szülőfajok esetén, azonban a tapasztalt nagyobb mértékű átfedés miatt lokális populációkban kevésbé alkalmazható.

1.2. A várakozással ellentétben a tetraploid faj nagyon korlátozott megjelenését, míg a hexaploid faj nagyarányú előfordulását tapasztaltuk a Balaton-felvidéken és a Keszthelyi-hegység termőhelyein. A *P. × mantoniae* általunk is tapasztalt terjeszkedőképessége a hexaploid faj populációira is jellemző lehet az előfordulási adatok alapján. A termőhelyek sziklás vázlatájának kémiai tulajdonságai az előfordulási adatokat nem magyarázzák.

2. A *Polypodium* populációk és a vizsgált *A. ceterach* populáció a levél paraméterhányadosok alapján besorolható a mezofil, malakofill, illetve xero-chaemefita levélszerkezet kategóriába. A vizsgált páfránypopulációk átmeneti alakoknak tekinthetők a xero-chamaefita és a lombhullató mezofil fajok között.

3. A levelek vízhiánya, víztartalma, és a víztelítődési képessége alapján a kiszáradástűrési másodlagos kialakulása jellemző a szentgyörgy-hegyi *P. interjectum* populációban. A kiszáradás tolerancia mértéke a *P. × mantoniae* populációban nem ennyire kifejezett. Az általában alacsony vízhiányú csóka-kői *P. interjectum* egyedeknél mindez nem jelentkezett

terepi körülmények között. Azonban a levelek víztelítődési képessége alapján ebben a populációban is feltételezhető a kiszáradástűrési lehetősége. A másodlagos poikilohydria nyáron és ősszel is kialakulhat az edződés során.

3.1. A *Polypodium* populációk között a vízhiány és víztartalom értékekben állandóan jelentkező különbségek vannak, amelyek jelentősen felerősödnek szárazság hatására. Mindez nemcsak a termőhelyek eltérő vízellátására, hanem a víztartalom különböző mértékű szabályozására is utalhat a populációkban.

4. Szárazság hatására a levelek víztelítődési képessége növekedett az összes *Polypodium* populációban, ami edződésre enged következtetni. A vízhiány hatására a telítési szukkulencia értékei nem csökkentek jelentősen a vizsgált populációkban, ami a levelek kismértékű szövetkárosodására utal a súlyos vízhiány ellenére is. Összefoglalva, a telítési szukkulencia felhasználható a kiszáradástűrési előtérbe kerülésének kimutatására.

4.1. A telítési szukkulencia értékelése nélkül önmagában nem alkalmas az aktuális szukkulencia, így a vízhiány mértéke a vízháztartás igénybevitelének becslésére. Az aktuális szukkulencia csökkenése, illetve a vízhiány növekedése nem biztos, hogy szövetkárosodásra vagy a vízháztartás zavarára utal a várakozással ellentétben.

5. A *P. interjectum* egyedek, populációk előfordulási adatai, a termőhelyek eltérő vízellátása és talajtani adatai, a morfológiai változatosság, a vízhiány és víztartalom alakulása és a levélnövekedési görbék a GRIME-féle növénystratégiák közül a kompetitív és stressztoleráns növények közötti átmeneti esetet mutatják. Ellentétben BARTSCH és LAWRENCE (1997) megállapításaival, a levéllemezek hosszúságának és száraz súlyának a hányadosa nem alkalmazható a vizsgált páfránypopulációk életstratégiájának jellemzésére.

6. Az előző pontok alapján megállapítható, hogy az elemzett mutatók segítségével megadható a vízháztartás konstitúció típusok, a levelek szerkezete, a kiszáradástűrési mértéke és a termőhelyi különbségek. A mutatókat egymás függvényében vizsgálva a szezonális menetük mellett, a víztartalom szabályozásának mértékéről részletesebb információkat kaphatunk, amelyet az átlagértékek önmagukban nem mutatnának meg. A kiszáradástűrési képesség előtérbe kerülése is megbecsülhető segítségükkel.

Ezek a mutatók, bár kutatásuk elhanyagolt terület hazánkban, alkalmasak lennének arra, hogy elővizsgálatként, mint szűrő módszer szerepeljenek a szárazságtűrés fiziológiai vagy genetikai vizsgálatának megtervezésénél.

8. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Nagyon sok köszönettel tartozom témavezetőmnek, DR. ALMÁDI LÁSZLÓ professzornak, DR. PINTÉR ISTVÁN tudományos főmunkatársnak a terepi munkákban és a mikrofotózásban nyújtott nélkülözhetetlen segítségükért, valamint lehetővé tették számomra ismereteim elmélyítését szakmai tanulmányutak és konferenciákon való részvétel támogatásával, és végig figyelemmel kísérték a munkámat. Szeretnék köszönetet mondani DR. VIDA GÁBOR professzornak, hogy átadta tapasztalatait a *Polypodium* fajok elkülönítésének nehézségeivel kapcsolatban és az értékes szakirodalmat.

Köszönettel tartozom DR. SZABÓ ISTVÁN professzornak a rendkívül hasznos szakmai és szerkesztési tanácsaiért, melyek emelték a dolgozat színvonalát. Köszönettel tartozom a VE GMK Növényteni és Növényélettani Tanszék munkatársainak.

Szeretném megköszönni DR. HOFFMANN BORBÁLA egyetemi docensnek, hogy felhívta figyelmem az agronómiai és növénynevelési megközelítésre a szárazságtűréssel kapcsolatban és a fogalmak értelmezési problémáira is. Külön köszönöm BOTTA-DUKÁT ZOLTÁN tudományos munkatársnak irányítását az adatfeldolgozásban. Köszönettel tartozom NÉMETH JÓZSEF vegyésztechnikusnak a talajminták széleskörű vizsgálatáért. Köszönöm HÓBÁR GABRIELLA segítségét a levélfelület mérésekben a Herbológiai Tanszéken, ami a tanszékvezető DR. BÉRES IMRE professzor engedélye nélkül nem jött volna létre.

Ezúton köszönöm DR. RUMPF JÁNOS professzornak (NyME, Sopron), hogy a dolgozat többszöri, lelkiismeretes átnézésével több szerkesztési és értelmezési problémára hívta fel a figyelmem. Köszönetemet fejezem ki BÖRCSÖK ZOLTÁN egyetemi tanársegédnek, DR. KIRÁLY GERGŐ egyetemi docensnek, KUI BÍBORKA PhD hallgatónak a növények begyűjtésében adott segítségükért. Szeretném megköszönni az Erdőmérnöki Kar hallgatóinak, BORICS GYÖRGY, GRÓF MÁRTA és BEM JUDIT segítségét a mikroszkópi munkákban.

9. IRODALOMJEGYZÉK

- ABD EL RAHMAN, A. A., BATANOUNY, K. H. 1964: Transpiration of desert plants under natural conditions in Wadi Hoff. J. Bot. U. A. R., 7: 37–59.
- ABD EL RAHMAN, A. A., SHALABY, A. F., BALEGH, M. S. 1965: Studies on the water balance and output of fig under desert conditions. J. Bot. U. A. R., 8: 27–42.
- ABD EL RAHMAN, A. A., BATANOUNY, K.H., ZAYED, K. M. 1974: Water relations of *Glycyrrhiza glabra* L. under desert conditions. Flora, 163: 143–155.
- ACKLEY, W. M. B. 1954: Seasonal and diurnal changes in the water contents and water deficits of *Bartlett* pear leaves. Plant Physiol., 29: 445–448.
- ADLER, W., OSWALD, K., FISCHER, R. 1994: Exkursionsflora von Österreich. Ulmer, Stuttgart-Wien, pp. 254–255.
- ALMÁDI L. 1976: Adatok az *Ambrosia elatior* vízháztartásához. Bot. Közlem., 63: 199–204.
- ALMÁDI L. 1978: Wasserhaushalt und Austrocknungsresistenz von *Seseli leucospermum* und *S. osseum* in Plattensee-Oberland. Acta Bot. Hung., 24: 1–13.
- ALMÁDI L. 1982: Vízháztartási vizsgálatok I. Bot. Közlem., 69: 85–93.
- ALMÁDI L. 1985: Vízháztartási vizsgálatok II. Bot. Közlem., 72: 43–62.
- ALMÁDI L. 1986a: Vízháztartási vizsgálatok IV. Bot. Közlem., 73: 1–18.
- ALMÁDI L. 1986b: Xerotherm növényfajok vízháztartási konstitúciótípusai. VEAB Felolvasó ülések, Veszprém, 13: 1–43.
- ALMÁDI L. 1993: A vízháztartás paramétereinek kapcsolata a szárazságtűréssel néhány xerotherm növényfajnál. PATE Georg. Mezőg. Tud. Kar Közl. XXXIV. 2: 49, Keszthely.
- ALMÁDI, L., KOVÁCS-LÁNG, E., MÉSZÁROS-DRASKOVITS, R., KALAPOS, T. 1986: The relationship between the transpiration and photosynthesis of xerophytic grasses. Abstracta Botanica, 10: 1–16.
- ARNON, I. 1972: Crop Production in Dry Regions. I. Background & Principles. Cox, Wyman.
- ARVIDSSON, I. 1951: Austrocknungs- und Dürre-resistenzverhältnisse einiger Pepräsentaten öländischer Pflanzenvereine nebst Bemerkungen über Wasserabsorption durch oberirdische Organe. Oikos Suppl., 1: 1–181.

- BADRÉ, F., PRELLI, R. 1978: Les espèces du groupe *Polypodium vulgare* du Massif armoricain. *Candollea*, 33: 89–106.
- BANNISTER, P. 1970: The annual course of drought and heat resistance in heath plants from an oceanic environment. *Flora*, 159: 105–123.
- BANNISTER, P. 1986: Water Relation and Stress. In: P. D. MOORE, S. B. CHAPMAN (Eds.), *Methods in Plant Ecology* 2nd ed. Blackwell Scientific Publications.
- BARRINGTON, D. S., PARIS, C. A., RANKER, T. A. 1986: Systematic inferences from spore and stomate size in the ferns. *Am. Fern J.*, 76: 149–159.
- BARRINGTON, D. S., HAUFLE, C. H., WERTH, C. R. 1989: Hybridization, reticulation, and species concepts in the ferns. *Am. Fern J.*, 79: 55–64.
- BARRS, H. D. 1968: Determination of Water Deficits in Plant Tissues. In: T. T. KOZLOWSKI (Ed.), 1968: *Water Deficits and Plant Growth*, pp. 235–368., Academic Press, New York and London.
- BARTHA D., BODONCZY L., MARKOVICS T. 1993: Változások a Kőszegi-hegység edényes virágtalan flórájában. *Bot. Közlem.*, 80: 31–40.
- BARTSCH, J., LAWRENCE, J. 1997: Leaf size and biomass allocation in *Thelypteris dentata*, *Woodwardia virginica*, and *Osmunda regalis* in Central Florida. *Am. Fern J.*, 87: 71–76.
- BELEA, A. 1986: Faj és nemzetség-keresztezések a növényvilágban. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest.
- BENLIOĞLU, O., KAYNAK, G., TARIMCILAR, G. 1997: Ferns of the Black Sea region of Turkey: chorological and ecological studies. *Fern Gaz.*, 15: 169–192.
- BENNERT, W. H., MOONEY, H. A. 1979: The water relations of some desert plants in Death Valley, California. *Flora*, 168: 405–427.
- BENOIT, P. M. 1966: Some recent work in Wales on the *Polypodium vulgare* aggregate. *Brit. Fern Gaz.*, 9: 277–283.
- BEWLEY, J. D., KROCHKO, J. E. 1982: Dessication-tolerance. In: D. L. LANGE, P. S. NOBEL, C. B. OSMOND, H. ZIEGLER (Eds.), *Encyclopedia of Plant Physiology*, Vol. 12B: *Physiological Plant Ecology III*, pp. 325–378.
- BLUM, A. 1988: Drought resistance. In: A. BLUM (Ed.), *Plant Breeding for Stress Environments*, pp. 43–69. CRC, Florida.
- BOBROV, A. E. 1964: A comparative morphological and taxonomical study of the species of *Polypodium* L. of the flora of the U. S. S. R. (in russian). *Botaniceszkij Zsurnál*, 49: 534–548.

- BODONCZI L. 1994: A Kőszegi-hegység harasztflórája. In: D. BARTHA (Szerk.) 1994: A Kőszegi-hegység vegetációja. Saját kiadás, Kőszeg-Sopron, pp. 42–53.
- BORHIDI A. 1969: A növény és környezete. In: Z. KÁRPÁTI (Szerk.): A növények világa I., Budapest.
- BRACH, A. R., MCNAUGHTON, S. J., RAYNAL, D. J. 1993: Photosynthetic adaptability of two fern species of a northern hardwood forest. *Am. Fern J.* 83: 47–53.
- BRAUNE, W. et al. 1971: Pflanzenanatomisches Praktikum. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- BRUGOVITZKY, E. 1956: Növényélettani vizsgálatok. I. Mezőgazd. és Erd. Állami Könyvkiadó, Bukarest.
- BRUNS-STRENGE, St., LANGE, O. L. 1991: Photosynthetische Primärproduktion der Flechte *Cladonia portentosa* an einem Dünenstandort auf der Nordseeinsel Baltrum. 1. Freilandmessungen von Mikroklima, Wassergehalt und CO₂-Gaswechsel. *Flora*, 185: 73–97.
- BÚZÁS I. (Szerk.) 1993: Talaj és agrokémiai vizsgálati módszerkönyv. Inda 4231, Budapest, Felelős kiadó: Dr. BÚZÁS ISTVÁN.
- BÜSCHER, P., KOEDAM, N. 1983: Soil preference of populations of genotypes of *Asplenium trichomanes* L. and *Polypodium vulgare* L. in Belgium as related to cation exchange capacity. *Plant Soil*, 72: 275–282.
- ČATSKY, J. 1960: Determination of water deficit in discs cut out from leaf blades. *Biol. Plant.* 2: 76–78.
- ČRANČARA, A. 1988: *Polypodiaceae*. In: S. HEJNY, B. SLAVIK (Eds), Květena 1., Academia, Praha, pp. 280–282.
- CRAWLEY, M. J. 1997: *Plant Ecology*. 2nd Ed., Blackwell Science.
- DARLINGTON, C. D. 1963: *Chromosome Botany and the Origins of Cultivated Plants*. George Allen , Unwin, London.
- DAUBENMIRE, R. F. 1962: *Plants and environment. A textbook of plant autoecology*. Wiley & Sons, Inc., USA.
- DOSTÁL, J. 1984: *Polypodiaceae*. In: HEGI, G. 1984: *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. Paul Parey, Berlin, Hamburg, pp. 278–285.
- EDWARDS, D. R., DIXON, M. A. 1995: Mechanisms of drought response in *Thuja occidentalis* L. I. Water stress conditioning and osmotic adjustment. *Tree Physiol.*, 15: 121–127.
- EHRENDORFER, F. 1993: Systematic und Evolution. In: STRASBURGER (Ed.), 1993: *Lehrbuch der Botanik*, Fischer Verlag, Jena.

- ENGLONER, A., PENKSZA, K., SZERDAHELYI, T. 2001: A hajtásos növények ismerete. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.
- FAHN, A., CUTLER, D. F. 1992: Xerophytes. Encyclopedia of Plant Anatomy, Band XIII, Teil 3. Gebrüder Borntraeger, Berlin-Stuttgart.
- FARKAS G., RAJHÁTHY T. 1952: Szárazsággellenálló fajták nemesítésének módszertani kutatásai. Növénytermelés, 1: 5–26.
- FARKAS, G. L., RAJHÁTHY, T. 1955: Untersuchungen über die xeromorphischen Gradienten einiger Kulturpflanzen. Planta, 45: 535–548.
- FEKETE G. 1981: A víz. In: T. HORTOBÁGYI, T. SIMON (Szerk.), 1981: Növényföldrajz, társulástan, ökológia, Tankönyvkiadó, Budapest. pp. 317–335.
- FELFÖLDY L. 1948: A cytogeográfia eredményei és problémái. Acta Agrobot. Hung., 2: 1–28.
- FELFÖLDY L. 1955: A letépett lomblevél kiszáradásmenetének élettani vizsgálata. Ann. Inst. Biol. Hung. Acad. Sci., 23: 111–154., Tihany.
- FERNANDES, R. S. 1968: Sobre a ocorrência do complexo *Polypodium vulgare* nos açores. Boletim da Sociedade Broteriana, XLII, pp. 241–253.
- FLORINETH, F. 1974: Wasserhaushalt von *Stipa pennata* ssp. *eriocaulis*, *S. capillata* und *Festuca valesiaca* im Steppengebiet des Oberen Vinschgaus. Oecol. Plant., 9: 295–314.
- FRANCSICS I. 1997: A *Polypodium vulgare* s. l. poliploid komplex citotípusainak taxonómiai felülvizsgálata Magyarországon előforduló lokális populációkban. III. Ifjúsági Tud. Fórum, pp. 80–88.
- FRENYÓ V. 1959: Növényélettan I. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest.
- FREY, W., LÖSCH, R. 1998: Lehrbuch der Geobotanik. Fischer Verlag, Stuttgart.
- FUTÓ M. 1905: *Polypodium vulgare* L. és *P. vulgare serratum* Willd. Növénytani Közlem., 4: 22–26.
- GENCSI L. 1980: Erdészeti növénytan I. Növénytársaság, Budapest.
- GENKEL, P. A. 1951: A növények szárazságtűrése. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- GESSNER, F. 1956: Der Wasserhaushalt der Epiphyten und Lianen. In: W. RUHLAND (Ed.), 1956: Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. III., Pflanze und Wasser. Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg, pp. 915–950

- GOTTSCHALK, W. 1976: Die Bedeutung der Polyploidie für die Evolution der Pflanzen. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- GRANT, V. 1981: Plant speciation. Columbia Univ. Press, New York.
- GREB, H. 1957: Der Einfluss tiefer Temperatur auf die Wasser und Stickstoffaufnahme der Pflanzen und ihre Bedeutung für das "Xeromorphieproblem". *Planta*, 48: 523–563.
- GRIME, J. P. 1979: Plant strategies and vegetation processes. Wiley and Sons, Chichester.
- GRIME, J. P., HODGSON, J. G., HUNT, R. 1988: Comparative Plant Ecology: a functional Approach to common British Species. Unwin, Hyman, London.
- GYÖRFFY, B. 1941: The physical and chemical conditions in polyploid plant. *Arb. Ung. Biol. Forsch. Inst.*, 13, p. 362.
- GYÖRFFY, B. 1942: Untersuchungen über den osmotischen Wert polyploider Pflanzen. *Planta*, 32: 15–37.
- HAUFLER, C. H. 1997: Modes and Mechanisms of Speciation in *Pteridophytes*. In: K. IWATSUKI, P. H. RAVEN (Eds.), 1997: Evolution and Diversification of Land Plants, Springer, Tokyo-Berlin-Heidelberg-New York, pp. 291–307
- HAUFLER, C. H., WINDHAM, D. M., RABE, E. W. 1995: Reticulate Evolution in the *Polypodium vulgare* Complex. *Syst. Bot.*, 20: 89–109.
- HEWLETT, J. D., KRAMER, P. J. 1963: The measurement of water deficits in broadleaf plants. *Protoplasma*, 57: 381–391.
- HOFFMANN, B. 2001. A tápanyaghiány és a vízhiány hatásának vizsgálatára (Secale cereale L.) növényeken. PhD. tézisek. VE, Keszthely.
- HOLBROOK, N. M., WHITBECK, J. L., MOONEY, H. A. 1995: Drought responses of neotropical dry forest trees. In: S.H. BULLOCK, H. A. MOONEY, E. MEDINA (Eds.), 1995: Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, pp. 243–276
- HÖFLER, K., MIGSCH, W., ROTTENBURG, W. 1941: Über die Austrocknungsresistenz landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. *Forschungsdienst*, 12: 50–61.
- JALAS, J., SUOMINEN, J. 1972: Atlas Florae Europaeae *Pteridophyta* (*Psilotaceae* to *Azollaceae*). I: 113–115. Akateeminen, Kirjakauppa, Helsinki.
- JERMY, C., CAMUS, J. 1993: The Illustrated Field Guide to Fens and Allied Plants of the British Isles. HMSO, London.
- KALAPOS T. 1989: Drought adaptive plant strategies in a semiarid sandy grassland. *Abstracta Botanica*, 13: 1–15.

- KAPPEN, L. 1964: Untersuchungen über den Jahreslauf der Frost-, Hitze-, und Austrocknungsresistenz von Sporophyten einheimischer *Polypodiaceen* (*Filicinae*). *Flora*, 155: 123–166.
- KAPPEN, L., REDON, J. 1987: Photosynthesis and water relations of three maritime Antarctic lichen species. *Flora*, 179: 215–229.
- KARRER, G. 1991: Bemerkenswerte Funde von Farnpflanzen (*Pteridophyta*) in Niederösterreich. *Verh. Zool. Bot. Ges.*, 128: 107–115.
- KEIM, D. L., KRONSTAD, W. E. 1981: Drought response of winter cultivars grown under field stress conditions. *Crop Sci.*, 21: 11–15.
- KIRÁLY G. 1996a: A Kőszegi-hegység flórája. *Tilia*, III. EFE, Növénytani Tanszék, Sopron.
- KIRÁLY G. 1996b: A növényvilág változásai az elmúlt 150 évben a Kőszegi-hegység területén. *Diplomaterv*, EFE, Sopron.
- KNABEN, G. 1961: Cyto-ecologic problems in norwegian flora groups. *Hereditas*, 47: 451–450.
- KOEDAM, N., BÜSCHER, P. 1992: Short ecotypic characterization of *Polypodium vulgare*-subspecies. *Am. Fern J.*, 82: 87–88.
- KOEDAM, N., BÜSCHER, P., VAN SPEYBROECK, D. 1992: Acidophily in *Pteridophytes* assessment of the role of root cation-exchange properties. *J. Plant Nutr.*, 15: 2605–2619.
- KOTT, L. S., BRITTON, D. M. 1982: A comparative study of sporophyte morphology of the three cytotypes of *Polypodium virginianum* in Ontario. *Can. J. Bot.*, 60: 1360–1370.
- KOZLOWSKI, T. T. 1968: *Water Deficits and Plant Growth*. Vol. I. Development, Control, and Measurement. Academic Press, New York-London.
- KOZLOWSKI, T. T., KRAMER, J., PALLARDY, S. G. 1991: *The Physiological Ecology of Woody Plants*. Academic Press, San Diego.
- KÖRNER, Ch., MEUSEL, H. 1986: Zur ökophysiologischen und ökogeographischen Differenzierung nach verwandter *Carlina*-Arten. *Flora*, 178: 209–232.
- KRUCKEBERG, A. R. 1964: Fern associated with ultramafic rocks in the Pacific Northwest. *Am. Fern J.*, 54: 113–126.
- LARCHER, W. 1973: *Ökologie der Pflanzen*. UTB, Ulmer, Stuttgart
- LARCHER, W. 1984: *Ökologie der Pflanzen auf phisiologischer Grundlage*. Ulmer, Stuttgart.
- LEITH, I. J., BENNETT, M. N. 1997: The dynamic nature of polyploid genomes. *Trends Plant Sci.*, 2: 470–476.

- LENSKI, I. 1962: Nachweis von paraphysenträgenden *Polypodien* in Deutschland. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 75: 189–192.
- LENSKI, I. 1964: Merkmalsprüfungen an den Europäischen Zytotypen von *Polypodium vulgare* s. lat. Flora, 154: 245–266.
- LERCH, G. 1980: Pflanzenökologie. Akademie Verlag, Berlin.
- LEVITT, J. 1972, 1980: Responses of Plants to Environmental Stresses. Academic Press, New York-London.
- LLOYD, R. M., LANG, F. A. 1964: The *Polypodium vulgare* complex in North America. Brit. Fern Gaz., 9: 168–177.
- LOVIS, J. D. 1977: Evolutionary Patterns and Processes in Ferns. In: R. D. PRESTON, H. W. WOODHOUSE (Eds.), 1977: Advance in Botanical Research, 4: 229–415., Academic Press, London.
- LOVIS, J. D., REICHSTEIN, T. 1968a: Über das spontane Entstehen von *Asplenium adulterinum* aus einem natürlichen Bastard. Naturwissenschaften, 55: 117–120.
- LOVIS, J. D., REICHSTEIN, T. 1968b: Die zwei diploiden *Asplenium trichomanes* x *viride*-Bastarde und ihre Fähigkeit zur spontanen Chromosomenverdoppelung. Bauhinia, 4: 53–63.
- LÖSCH, R. 2001: Wasserhaushalt der Pflanzen. UTB, Quelle , Meyer, Wiebelsheim.
- LÖVE, Á., LÖVE, D. 1957: Arctic polyploidy. Proc. Gen. Soc. Canada, 2: 22–27.
- LÖVE, Á., LÖVE, D. 1967: Polyploidy and altitude. Biol. Zentralblatt, 86: 307–312.
- LÖVE, Á., KAPOOR, B. M. 1967: The highest plant chromosome number in Europe. Svensk Botanisk Tidskrift, 61: 29–32.
- MAGYAR P. 1930: Növényökológiai vizsgálatok szikes talajon. Erdészeti Kísérletek, 23: 75–118.
- MAGYAR P. 1936: Növényökológiai vizsgálatok alföldi homokon. Erdészeti Kísérletek, 38: 115–233.
- MALIK, S. K., BHARDWAJA, T. N. 1992: Structure and histochemistry of stomata and epidermal cells in the three species of genus *Athyrium*. Phytomorphology, 42: 35–42.
- MANTON, I. 1950: Problems of cytology and evolution in the *Pteridophyta*. Cambridge, Univ. Press.
- MANTON, I. 1951: Cytology of *Polypodium* in America. Nature, 167: 37.
- MANTON, I., SHIVAS, M. 1953: Two Cytological Forms of *Polypodium virginianum* in Eastern North America. Nature, 172: 410–411.

- MARKOVSKA, Y. K., TSONEV, T. D., KIMENOV, G. P., TUTKOVA, A. A. 1994: Physiological changes in higher poikilohydric plants *Haberlea rhodopensis* FRIV. and *Ramonda serbica* PANC. during drought and rewatering at different light regimes. J. Plant Phys., 144: 100–108.
- MATIN, M. A., BROWN, J. H. , FERGUSON, H. 1989: Leaf water potential, relative water content, and diffusive resistance as screening techniques for drought resistance in barley. Agron. J., 81: 100–105.
- MESTERHÁZY A. 2002. A kisalföldi bazaltvulkánok vegetációváltozásának értékelése. Szakdolgozat, NYME, Sopron.
- MÉSZÁROS I. 1988: Struktúrális és ökofiziológiai jellemzők másodlagos erdőszegélyekben. Kandidátusi értekezés, KLTE, Növénytani Tanszék, Debrecen.
- MEYER, B. S., ANDERSON, D. B., BÖHNING, R. H. 1960: Introduction to Plant Physiology. D. Van Nostrand Company, Toronto-Princeton-New Jersey-London-New York.
- MOHAY J. 1979: Cytofotometriás DNS-tartalom vizsgálatok a *Cystopteris* genusban. Egyetemi doktori értekezés, ELTE, Genetika Tanszék, Budapest.
- MORGAN, J. M. 1983: Osmoregulation as a selection criterion for drought tolerance in wheat. Aust. J. Agr. Res., 34: 607–614.
- MORTON, G. H. 1983: A practical treatment of the *Solidago gigantea* complex. Can. J. Bot. 62: 1279–1282.
- NEUROTH, R. 1996: Biosystematik und Evolution des *Polypodium vulgare*-Komplexes (*Polypodiaceae*; *Pteridophyta*). Gebr. Borntr. Verlagsb., Berlin-Stuttgart.
- NIINEMETS, Ü., KULL, K. 1994: Leaf weight per area and leaf size of 85 Estonian woody species in relation to shade tolerance and light availability. For. Ecol. and Managm. 70: 1–10.
- NYÍRI L. 1997: Az aszálykárok mérséklése. Szántóföldi növénytermesztés. Mezőgazda Kiadó, Budapest.
- OBORNY B., BARTHA S. 1998: Formakincs és közösségszerveződés a növénytársulásokban: a klonális növények szerepe. In: G. FEKETE (Szerk.), A közösségi ökológia frontvonalai, Scientia, Budapest, pp. 59–86.
- OGURA, Y. 1972: Comparative anatomy of vegetative organs of the *Pteridophytes*. Handb. der Pflanzenanat. VII/3., Berlin, Stuttgart.
- PAGE, C. N. 1979: Experimental Aspects of Fern Ecology. In: F. A. Dyer (Ed.), 1979: The experimental Biology of ferns, Academic Press, London, pp. 87–132

- PARKER, J. 1956: Drought resistance in woody plants. Bot. Rev., 22: 241–289.
- PARKER, J. 1968: Drought resistance mechanisms.-In: T. T. Kozłowski (ed.), Water Deficits and Plant Growth. Vol. I. Development, Control, and Measurement. Academic Press, New York-London, pp. 195–234.
- PETERSEN, R. L. 1985: Towards an appreciation of fern edaphic niche requirements. Proc. of the Royal Soc. of Edinburgh, 86, B. 93–103.
- PINTÉR I. 1980: A *Polystichum* × *bicknelli* (CHRIST) HAHNE evolúciós szerepének tanulmányozása. Egyetemi doktori értekezés. ELTE, Genetika Tanszék, Budapest.
- PISEK, A. 1956: Der Wasserhaushalt der Meso- und Hygrophyten. In: W. RUHLAND (Ed.), 1956: Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. III., Pflanze und Wasser. Springer-Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg, pp. 825–853
- PISEK, A. KNAPP, H., DITTERSTORFER, J. 1970: Maximale Öffnungsweite und Bau der Stomata, mit Angaben über ihre Größe und Zahl. Maximal Opening Width and Morphology of Stomata, with Dates of their Size and Number. Flora, 159: 459–479.
- RAPAICS R. 1942: Kiszáradó növények. Természettudományi Közlöny, 74: 209–212.
- REICHSTEIN, T. 1981: Hybrids in European *Aspleniaceae* (*Pteridophyta*). Bot. Helv. 91: 89–139.
- REICHSTEIN, T., DOSTÁL, J. 1984: *Pteridophyta* Leitbündel-Kryptogamen, Gefäß-Kryptogamen. In: HEGI, G. 1984: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Paul Parey, Berlin, Hamburg, pp. 11–15.
- ROBERTS, R. H. 1970: A revision of some of the taxonomic characters of *Polypodium australe* Fée. Watsonia, 8: 121–134.
- ROBERTS, R. H. 1980: *Polypodium macaronesicum* and *P. australe*: A morphological comparison. Fern Gaz., 12: 69–75.
- ROTHMALER, W., SCHNEIDER, U. 1962: Die Gattung *Polypodium* in Europa. Kulturpfl. 3: 234–248.
- RYCHNOVSKÁ, M., KVET, J. 1965: Contribution to the ecology of the steppe vegetation of the Tihany Peninsula. III. Estimation of drought resistance based on the saturation of water deficit. Annal. Biol. Tihany, 32: 289–296.
- RYCHNOVSKÁ, M., ULEHLOVÁ, B. 1975: Autökologische Studie der tschechoslowakischen *Stipa*-Arten. Academia, Praha.

- SÁRKÁNY S., SZALAI I. 1957: Növénytársasági gyakorlatok. Tankönyvkiadó, Budapest.
- SCHONFELD, M. A., JOHNSON, R. C., CARVER, B. F., MORNHINWEG, D. W. 1988: Water relations in winter wheat as drought resistance indicators. *Crop Sci.*, 28: 526–531.
- SCHULZE, E. D. 1982: Plant Life Forms and Their Carbon, Water and Nutrient Relations. In: L. LANGE, P. NOBEL, OSMOND (Eds.), *Encyclopedia of Plant Physiology*, Vol. 12B: Physiological Plant Ecology III, pp. 615–675
- SEN, D. N. (1973): Ecology of Indian desert. III. Survival adaptations of vegetation in dry environment. *Vegetatio*, 27: 201–265.
- SHIVAS, M. G. 1956: Some problems in cytology and taxonomy of species of *Polypodium* and *Asplenium*. PhD thesis. University of Leeds.
- SHIVAS, M. G. 1961a,b: Contributions to the cytology and taxonomy of species of *Polypodium* in Europa and America. I. Cytology, II. Taxonomy. *J.–Linn. Soc. (Bot.)*, 58, 370, I. pp. 13–25; II. pp. 27–38.
- SHIVAS, M. G. 1962: The *Polypodium vulgare* complex. *Brit. Fern Gaz.*, 9: 65–70.
- SHWANITZ, F. 1971: Die Entstellung der Kulturpflanzen als Modell für die Evolution der gesamten Pflanzenwelt. Die Evolution der Organismen. Band: 2/2, Fischer, Stuttgart.
- SIMON T. 1971: Mohagazdag szilikátszikla-gyepek a Zempléni-hegységben. *Bot. Közlem.*, 58: 33–45.
- SIMON T. 1972: Citoökológiai vizsgálatok cönológiai-ökológiai egységeken. *MTA Biol. Oszt. Közl.* 15: 109–135.
- SIMON T. 1982: A Zempléni-hegységi növénytársulások ploidia viszonyai és szekunder jellege közötti összefüggések. *Abstracta Botanica*, 7: 75–84.
- SIMON T. 1992: A magyarországi edényes flóra határozója. Tankönyvkiadó, Budapest.
- SIMON T. 2000: A magyarországi edényes flóra határozója. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.
- SIMONIS, W. 1952: Untersuchungen zum Dürreeffekt. I. Mitteilung. Morphologische Struktur, Wasserhaushalt, Atmung und Photosynthese feucht und trocken gezogener Pflanzen. *Planta*, 40: 313–332.
- SLAVIK, B. 1974: Methods of Studying Plant Water Relations. Academia, Prague, pp. 136–156.
- SOLTIS, E. D., SOLTIS, S. P. 1995: The dynamic nature of polyploid genomes. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 92: 8099–8091.

- SOLTIS, P. S., SOLTIS, D. E., WOLF, P. G., RILEY, J. M. 1989a: Electrophoretic evidence for interspecific hybridization in *Polystichum*. *Am. Fern J.*, 79: 7–13.
- SOLTIS, P. S., SOLTIS, D. E., NESS, B. D. 1989b: Population genetic structure in *Cheilanthes gracillima*. *Am. J. Bot.* 76: 1114–1118.
- SONG, K, LU, P., TANG, K., OSBORN, T. C. 1995: Rapid genome change in synthetic polyploids of *Brassica* and its implications for polyploid evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 92: 7719–7723.
- SOÓ R. 1930: Adatok a Balatonvidék flórájának és vegetációjának ismeretéhez. II. Magyar Biológiai Intézet Munkái, 3: 168–185.
- SOÓ R. 1931: Adatok a Balatonvidék vegetációjának ismeretéhez. III. Magyar Biológiai Intézet Munkái, 4: 293–319.
- SOÓ R. 1964: A magyar flóra és vegetáció növényrendszertani, növényföldrajzi kézikönyve I. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- STACE, C. A. 1975: Hybridization and the Flora of the British Isles. Academic Press, London.
- STARNECKER, G., WINKLER, S. 1982: Zur Ökologie epiphytischer Farne in Südbrasilien. II. Anatomische und physiologische Anpassungen. *Flora*, 172: 57–68.
- STEBBINS, G. L. 1956: Cytogenetics and evolution of the grass family. *Am. J. Bot.*, 43: 890–905.
- STEBBINS, G. L. 1971: Chromosomal Evolution in Higher Plants. Arnold, London.
- STEBBINS, G. L. 1980: Evolutionsprozesse. Fischer Verlag, Stuttgart-New York.
- STOCKER, O. 1929: Vizsgálatok különböző termőhelyen nőtt növények vízhiányának nagyságáról. *Erdészeti Kísérletek*, 31: 63–76.
- STOCKER, O. 1933: Transpiration und Wasserhaushalt in verschiedenen Klimazonen. II. Untersuchungen in der ungarischen Alkalisteppe. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 78: 751–856.
- STOCKER, O. 1954: Die Trockenresistenz der Pflanzen. VIII. Cong. Int. Bot., Sect. 11,12. pp. 223–232.
- STOCKER, O. 1956: Die Dürresistenz. In: W. RUHLAND (Ed.), 1956: Pflanze und Wasser Bd. III., Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. III., Pflanze und Wasser. Springer-Verlag, Berlin, Göttingen-Heidelberg, pp. 696–741
- STOCKER, O. 1967: Der Wasser und Photosynthese-Haushalt mitteleuropäischer Gräser, ein Beitrag zum allgemeinen Konstitutionsproblem des Grastypus. *Flora*, 157: 56–96.

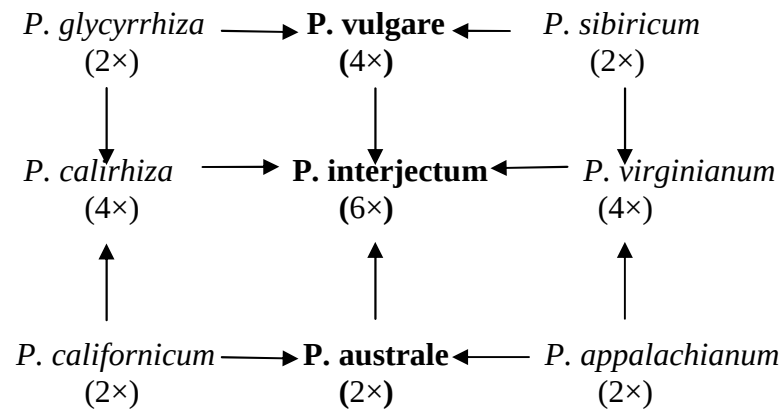
- STOCKER, O. 1970a: Der Wasser und Photosynthese-Haushalt von Wüstenpflanzen der Mauretanischen Sahara. I. Regengrüne und immergrüne Bäume. *Flora*, 159: 539–572.
- STOCKER, O. 1970b: Transpiration und Wasserhaushalt in verschiedenen Klimazonen. IV. Untersuchungen an Sandpflanzen der Ostseeküste. *Flora*, 159: 367–409.
- STOCKER, O. 1974: Der Wasser- und Photosynthese-Haushalt von Wüstenpflanzen der süd-algerischen Sahara. III. Jahresgang und Konstitutionstypen. *Flora*, 163: 480–529.
- STOCKER, O. 1976: The Water-Photosynthesis Syndrome and the Geographical Plant Distribution in the Sahara Deserts. In: O.L. LANGE, L. KAPPEN, E. D. SCHULZE (Eds.), *Ecological Studies. Analysis and Synthesis*. Vol. 19, Water and Plant Life. Springer, Berlin, pp. 506–521.
- STODDART, L. A. 1935: Osmotic pressure and water content of prairie plants. *Plant Physiol.* 10: 661–680.
- SUTKA J. 1980: *Citogenetika*. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest.
- SUTKA, J., FARSHADFAR, E., KŐSZEGI, B., FRIEBE, B., GILL, B. S. 1995: Drought tolerance of disomic chromosome additions of *Agropyron elongatum* to *Triticum aestivum*. *Cereal Res. Commun.*, 23: 351–357.
- SVÁB J. 1973: *Biometriai módszerek a kutatásban*. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest.
- SZABÓ I. 1983: A víztelítettség hiány vizsgálata négy pázsitfűfaj leveleiben. *Növénytermelés*, 32: 521–529.
- SZABÓ I. 1987: A Keszthelyi-hegység növényvilágának kutatása. *Bakonyi Természettud. Múzeum Közlem.* 6: 77–91.
- SZABÓ I. 1990. Investigations on the flora and vegetation of Keszthely Hills (Hungary) with special regard to their southern elements. *Illyrische Einstrahlungen im ostalpin-dinarischen Raum Symposium in Keszthely 25-29 Juni 1990*.
- SZABÓ I. 1995: *Növényökológia*. In: G. TURCSÁNYI (Szerk.), 1995: *Mezőgazdasági növénytan*. Mezőgazda Kiadó, Budapest.
- TRYON, A. F., LUGARDON, B. 1991: *Spores of the Pteridophyta*. Springer-Verlag, New York
- TYREE, M. T., JARVIS, P. G. 1982: Water in Tissues and Cells. In: D. L. LANGE, P. S. NOBEL, C. B. OSMOND, H. ZIEGLER (Eds.), *Encyclopedia of Plant Physiology*, Vol. 12B: *Physiological Plant Ecology III*, pp. 35–77.

- ÚJHELYI, J., FELFÖLDY, L. 1948: Cyto-taxonomical studies of *Sesleria Sadleriana* Janka and *S. varia* (JACQ.) WETTST. *Archiva Biologica Hungarica*, 18: 52–58., Tihany
- VALENTINE, D. H., MOORE, D. M. 1993: *Polypodiaceae*. In: TUTIN et al. (Eds), 1993: *Flora Europaea*, Cambridge, University Press, pp. 15–15.
- VIANE, R. 1993: A multivariate morphological-anatomical analysis of the perispore in *Aspleniaceae*. PhD thesis. Universiteit Genf, Faculteit Von De Wetenschappen.
- VIDA, G. 1963a: A *Dryopteris* nemzetség (sensu lato) szisztematikája. *Bot. Közlem.* 3: 125–133.
- VIDA, G. 1963b: The biosystematics of the Hungarian *Polypodium vulgare* s. l. *Acta Biol. Acad. Sci. Hung.*, 5: 26–27.
- VIDA, G. 1965: A magyarországi páfrányok citotaxonómiája. Kandidátusi értekezés. MTA, Genetikai Intézet.
- VIDA, G. 1973: A polyploidias evolúció vizsgálata *Filicidae* fajokon. Akadémiai doktori disszertáció. MTA, Budapest.
- VIDA, G. 1976: The Role of Polyploidy in Evolution. In: V. J. A. NOVÁK, B. PALCTOVA (Eds.), 1976: *Evolutionary Biology*, Czechoslovakian Acad., Praha, pp. 267–294.
- VIDA, G. 1985: A speciáció genetikája. Akadémiai székfoglaló. 1985. 12. 10., Akadémiai Kiadó, Budapest.
- VON WILLERT, D. J., MATYSSEK, R., HERPPICH, W. (1995): *Experimentelle Pflanzenökologie*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart-New York.
- WAGNER, W. H. 1963: Hybridization, taxonomy, and evolution. In: V. H. HEYWOOD (Ed.), 1963: *Modern Methods in Plant Taxonomy*, Academic Press, London-New York.
- WAGNER, W. H. 1964: Paraphyses: *Filicineae*. *Taxon*, 13: 56–64.
- WAGNER, W. H. 1966: Evolution in the ferns. D. Fairchild Lecture in Botany, pp. 4–22.
- WAGNER, W. H. Jr. 1969: The role and taxonomic treatment of hybrids. *BioScience*. 19: 785–789.
- WAGNER, W. H. Jr. 1970: Biosystematics and evolutionary noise. *Taxon*, 19: 146–151.
- WAGNER, W. H. Jr., CHEN, K. L. 1965: Abortion of spores and sporangia as a tool in the detection of *Dryopteris* hybrids. *Am. Fern J.*, 55: 9–29.
- WAGNER, W. H. Jr., WAGNER, F. S., TAYLOR, W. C. 1986: Detecting abortive spores in herbarium specimens of sterile hybrids. *Am. Fern J.* 76: 129–140.

- WALKER, T. G. 1979: The Cytogenetics of Ferns. In: F.A. Dyer (Ed.), 1979: The experimental Biology of ferns, Academic Press, London, pp. 87–132
- WALTER, H. 1931: Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung. Fischer Verlag, Jena, p. 174.
- WALTER, H. 1960: Einführung in die Phytologie. I. Standortslehre. Ulmer, Stuttgart.
- WALTER, H. 1986: Allgemeine Geobotanik. Verlag Eugen, Ulmer-Stuttgart.
- WALTER, H., WALTER, E. 1929: Ökologische Untersuchungen des osmotischen Wertes bei Pflanzen aus der Umgebung des Balatons in Ungarn während der Dürrezeit 1928. *Planta*, 8: 571–624.
- WALTER, H., WALTER, E. 1930: Beiträge zur Ökologie des Wasserhaushaltes der Pflanzen. *Magyar Biológiai Intézet Munkái*, 3: 52–59.
- WALTER, H., KREEB, K. 1970: Die Hydratation und Hydratur des Protoplasmas der Pflanzen und ihre ökophysiologische Bedeutung. *Protoplasmatologia II,C,6*, Springer, Wien-New York.
- WALTER, H., BRECKLE, S. W. 1985: Ecological Systems of the Geobiosphere 1. Ecological Principles in Global Perspective. Springer, Berlin-Heidelberg-New York-Tokyo.
- WEINBERGER, P., ROMERO, M. , OLIVA, M. 1973: Untersuchungen über die Dürresistenz patagonischer immergrüner Gehölze. *Vegetatio*, 28: 75–98.
- WERTH, C. R., WINDHAM, M. D. 1991: A model for divergent, allopatric speciation of polyploid pteridophytes resulting from silencing of duplicate-gene expression. *American Naturalist*, 137: 515–526.
- ZENNER, G. 1972: Beitrag zur Unterscheidung der Arten von *Polypodium vulgare* L. s. l. in Europa. *Gött. Flor. Rundbr.*, 6: 21–64.
- ZIEGLER, H., WIEVIG, G. H. 1970: Poikilohydre *Pteridophyta* (Farngewächse). In: H. WALTER, K. KREEB (Eds.), 1970: Die Hydratation und Hydratur des Protoplasmas der Pflanzen und ihre ökophysiologische Bedeutung, *Protoplasmatologia, II,C,6*, Springer, Wien-New York.
- YANG, R. C., JANA, S., CLARKE, J. M. 1991: Phenotypic diversity and associations of some potentially drought-responsive characters in durum wheat. *Crop Sci.*, 31: 1484–1491.

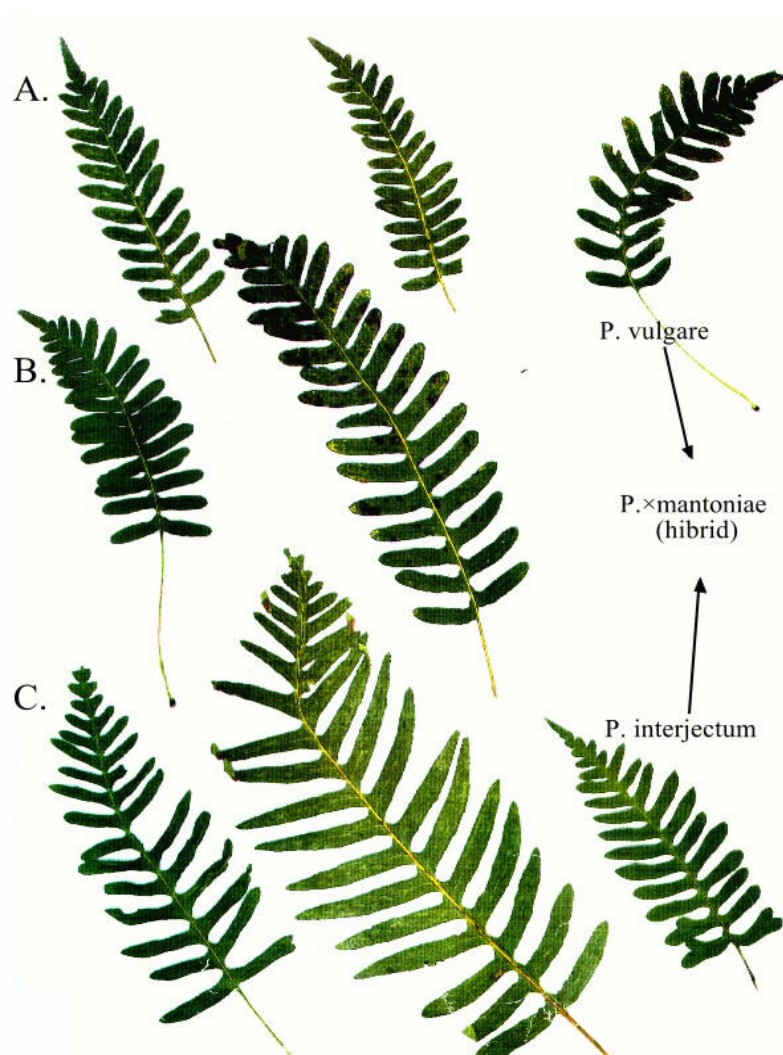
MELLÉKLETEK

1. melléklet



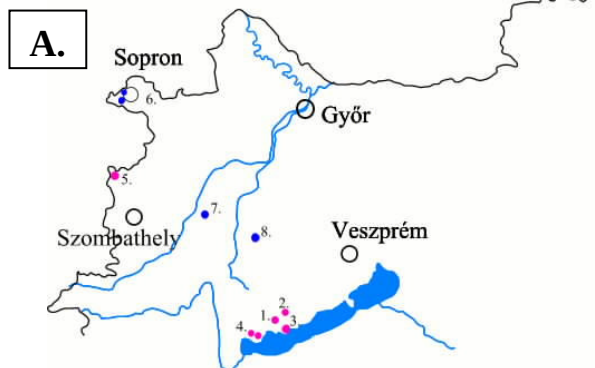
A *Polypodium vulgare* komplex rokonsági kapcsolatai az újabb kutatások alapján HAUFLE et al. (1995) izoenzim analízise nyomán.

2. melléklet

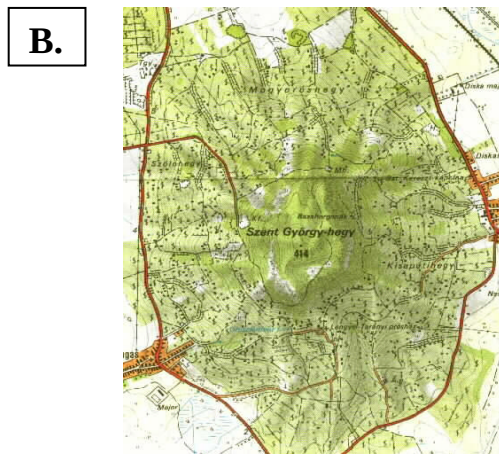


A vizsgált *Polypodium* fajok jellemző levél alakjai és rokonsági kapcsolatai. A tetraploid *P. vulgare* leveleket a Kőszegi-hegységből és a Csóka-kőről (Keszthelyi-hegység) gyűjtöttük, a *P. interjectum* egyedeket a Vércse-szirtről és a badacsonyi termőhelyről, a hibrid egyedeket a Bazaltorgonákról (Szent György-hegy) szedtük.

3. melléklet



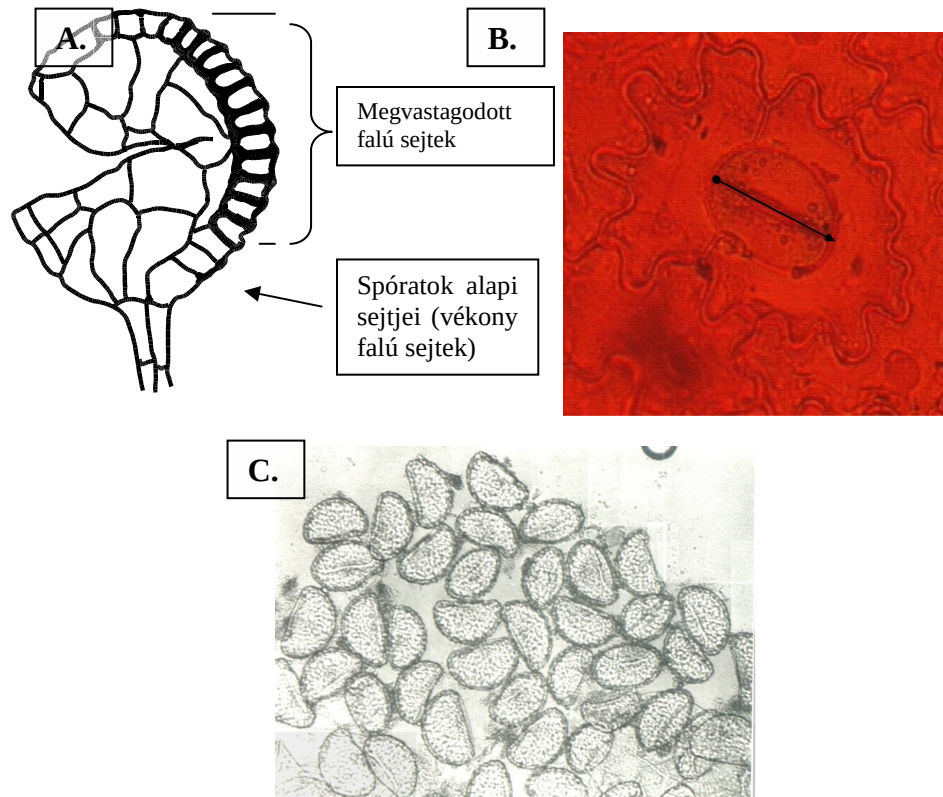
1. Szt.György-hegy 2. Csobánc 3. Badacsony 4. Lázi-tető és Csóka-kő
(Keszthelyi-hegység) 5. Kőszegi-hegység (Madaras patak, Szép-kilátó, Enikő forrás)
6. Soproni-hegység (Deák-kúti kőfőjtő, Kő-hegy) és Sopron környéke
(Ágfalva, Balfi-patak) 7. Ság-hegy 8. Somló-hegy



A: Az állandó és eseti mintavételi helyek összefoglaló, átnézeti térképe.

B: A mintavételi helyek részletes térképe a Szent György-hegyen – a számjegyek a 2. táblázatban megjelölt termőhelyeket jelzik.

4. melléklet



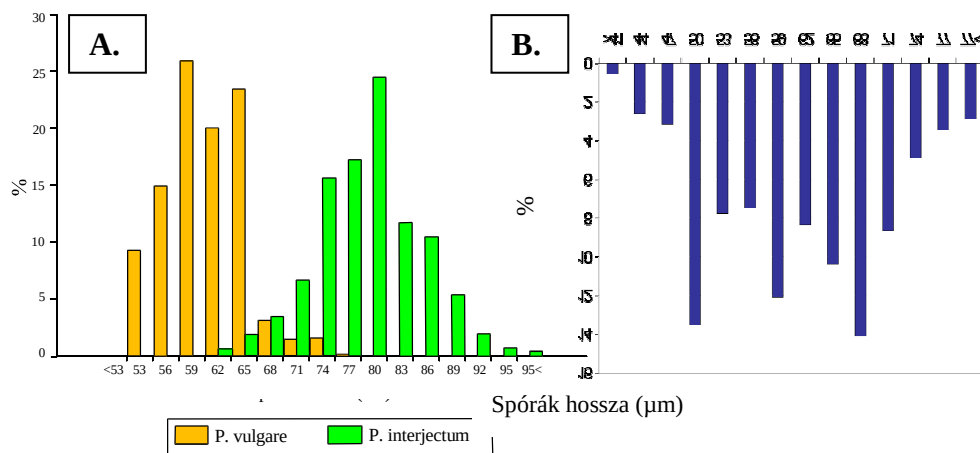
A: *Polypodium* taxonok sporangiuma (spóratok) és részei. (FUTÓ 1905 nyomán) **B:** *Polypodium* egyed diacitikus sztómája és hosszmérete. **C:** A fertilis szülőfajok vese alakú spóráinak fénymikroszkópos képe.

5. melléklet

A *Polypodium vulgare* és a *P. interjectum* öt egyedéről mért 25 és 50 darab spóra hosszának átlagértékei és a közöttük lévő különbség mértéke (%).

	<i>Polypodium interjectum</i>		<i>Polypodium vulgare</i>	
	Átlagok	Különbség	Átlagok	Különbség
1.	$\bar{x}_{50} = 79,80$ $\bar{x}_{25} = 80,40$	0,75%	$\bar{x}_{50} = 61,96$ $\bar{x}_{25} = 61,83$	0,21%
2.	$\bar{x}_{50} = 76,90$ $\bar{x}_{25} = 77,10$	0,26%	$\bar{x}_{50} = 60,35$ $\bar{x}_{25} = 60,25$	0,17%
3.	$\bar{x}_{50} = 75,05$ $\bar{x}_{25} = 73,90$	2,20%	$\bar{x}_{50} = 60,95$ $\bar{x}_{25} = 62,5$	2,54%
4.	$\bar{x}_{50} = 73,55$ $\bar{x}_{25} = 73,40$	0,21%	$\bar{x}_{50} = 59,8$ $\bar{x}_{25} = 59,2$	1,01%
5.	$\bar{x}_{50} = 80,10$ $\bar{x}_{25} = 78,5$	2,00%	$\bar{x}_{50} = 62,95$ $\bar{x}_{25} = 61,15$	2,86%
Σ	$\bar{x}_{50} = 77,08$ $\bar{x}_{25} = 76,66$	0,55%	$\bar{x}_{50} = 61,20$ $\bar{x}_{25} = 60,98$	0,36%

6. melléklet



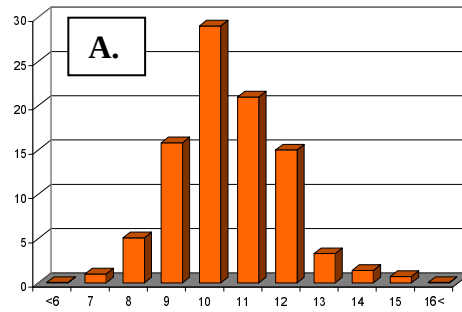
A: A *P. vulgare* (n = 30) és a *P. interjectum* (n = 44) spóra-hosszméretének (μm) megoszlása az állandó mintavételi helyeken. **B:** A *P. x mantoniae* (n = 11) spóra-hosszméretének (μm) megoszlása. (n = levelek száma)

7. melléklet

Polypodium vulgare

$\bar{x} = 10,56$; $s = 1,22$

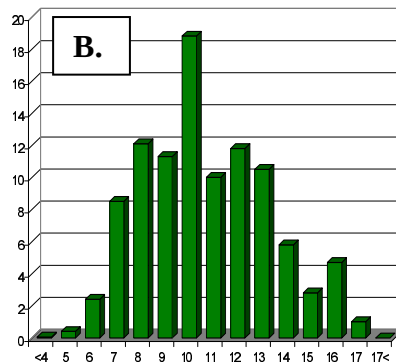
(Kőszegi-hegység, Csóka-kő, Badacsony,
Szt.György-hegy)



Polypodium interjectum

$\bar{x} = 10,67$; $s = 2,35$

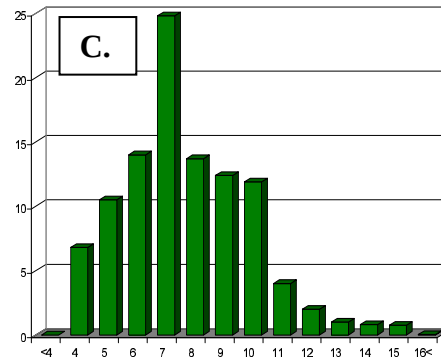
(Vércse-szirt)



P. interjectum

$\bar{x} = 7,68$; $s = 1,83$

(Bazaltorgonák, Badacsony,
Csóka-kő, Csobánc)



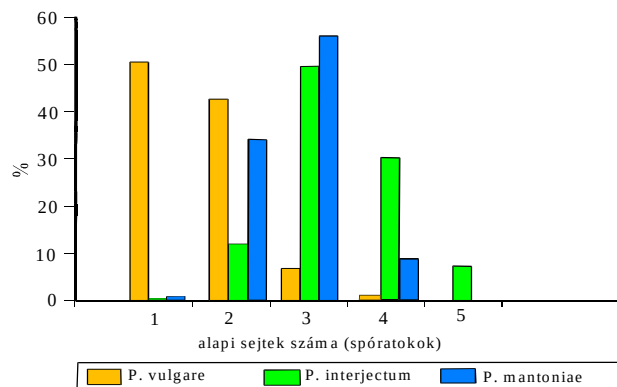
A *Polypodium vulgare* (A.), a vércse-szírti *P. interjectum* populáció (B.) és az állandó mintavételi helyekről gyűjtött *P. interjectum* egyedek (C.) annulusz sejtszámainak gyakorisági eloszlása elővizsgálat jellegű kis mintaszámon FRANCICS (1997) alapján. $n = 8-10$ levél

8. melléklet

Az eseti mintavételi helyekről gyűjtött *Polypodium vulgare* egyedek annulusz és alapi sejtszáma.

Sor- szám, átlag- érték	P. vulgare		P. interjectum	
	Annulusz sejtszám $\bar{x}$	Alapi sejtszám $\bar{x}$	Annulusz sejtszám $\bar{x}$	Alapi sejtszám $\bar{x}$
	<u>Ság-hegy</u>		<u>Somló-hegy</u>	
1.	10,62	1,33	9,3	3
2.	10,83	1,4	8,57	4
3.	11,85	1,12	9,5	4
4.	10,71	1,66	8	3,8
5.			8,8	4,2
$\bar{x}$ =	11,00	1,37	8,83	3,8
	<u>Sopron környéke:</u>			
	Kő-hegy		Kő-hegy	
1.	9,52	1,8	6	3,75
2.	10,71	1,5	7,7	2,72
3.			10,63	3,41
$\bar{x}$ =	10,11	1,65	8,11	3,29
	Ágfalva			
	10,4	1		
	Balfi-patak			
	11,74	2		
	<u>Hargita:</u> Zsögöd			
1.	12,1	0,83		
2.	12	1		
$\bar{x}$ =	12,05	0,915		
	<u>Erdély:</u> Gyalui havasok			
1.	12	1		
2.	9,63	1,57		
3.	12,2	1,57		
4.	11,77	1,7		
5.	11,69	1,7		
$\bar{x}$ =	11,46	1,51		

9. melléklet



A *P. vulgare* (n= 30), a *P. interjectum* (n= 50) és a *P. × mantoniae* (n=20) alapí sejszámának (spóratokok) megoszlása, n= levelek száma.

10. melléklet

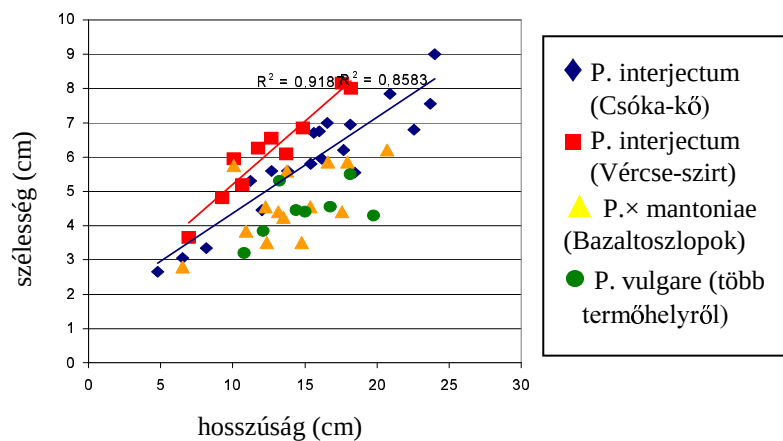
<i>Polypodium interjectum</i>	<i>P. interjectum</i> ↔ <i>P. vulgare</i>
Csóka-kő ↔ Vércse-szirt	
t = 1,86	t* = 12,86

<i>P. interjectum</i> ↔ <i>P. × mantoniae</i>	<i>P. vulgare</i> ↔ <i>P. × mantoniae</i>
t* = 3,50	t* = 5,25

*P≤0,05 **P≤0,01 ***P≤0,001

A *Polypodium* taxonok sztóma hosszúságának összehasonlítása t-próbával az 5. táblázatban közölt adatok alapján.

11. melléklet



A levéllemezek hosszúsága és szélessége közötti kapcsolat a hexaploid (*P. interjectum*), a tetraploid (*P. vulgare*) és a hibrid (*P. x mantoniae*) taxonokban. (A pontok 2-2 érték átlagát jelentik és az ábrán összesítve szerepelnek a több évből és többféle termőhelyről származó adatok.)

12. melléklet

A levéllemezek területének (átlagértékek, cm²) változása 2000. év aszályos időszakában az 1999. év csapadékos nyarához képest. Az adatok a felületmérésekből származnak.

Termőhely, faj	Levelek területe (cm ² , $\bar{x}$) (1999. év csapadékos nyara)	Levelek területe (cm ² , $\bar{x}$) (2000. év aszályos időszak)
P. interjectum (Csókakő)	51,45 cm ² (n= 60, s= 17,81)	48,1 cm ² (n= 47, s= 17,75)
P. interjectum (Vércse-szirt)	49 cm ² (n= 40, s= 22,49)	38,35 cm ² (n= 25, s= 22,15)
P. x mantoniae (Bazaltoszlopok)	48,4 cm ² (n= 26, s= 14,67)	34,25 cm ² (n= 24, s= 15,34)

13. melléklet

A *Polypodium* fajok előfordulási adatainak összefoglaló táblázata a saját eredmények alapján (+ = max. 50 levél; ++ = 50–100 levél; +++ = 100–500 levél; ++++ = 500–1000 levél; × = a termőhelyen nem tisztázott a fajok előfordulási aránya)

Állandó mintavételi helyek (2. táblázat alapján)	<i>P. interjectum</i>	<i>P. vulgare</i>	<i>P.× mantoniae</i>
<u>Szent György-hegy:</u>			
1)	+		
2)	+	+	+
3)		+	
4)	+		
<u>Keszthelyi-hegység:</u>			
5)	+		
6)		+	
7)	+		
<u>Badacsony:</u>			
8)	+	+	?
<u>Csobánc:</u>			
9)	+		?
<u>Kőszegi-hegység:</u>			
10)		+	
11) és 12)		+	
<u>Eseti mintavételi helyek:</u>			
<u>Sopron környéke:</u>			
Kő-hegy (++++)	×	×	
Deák-kúti kőfejtő		+	
Ágfalva		+	
Balfi-patak		+	
<u>Hargita:</u>			
Zsögöd		+	
Tusnád		+	
Aszó-patak		+	
<u>Erdély:</u>			
Gyalui havasok		+	

14. melléklet



A: A *Polypodium interjectum* a Csóka-kőn (Keszthelyi-hegység). **B:** A Csóka-kő termőhely. **C:** *P. interjectum*, 1. klón-Vércse-szirt (Szent György-hegy). **D:** *P. interjectum*, 2. klón-Vércse-szirt. **E:** A Bazaltoszlopok termőhely (Szent György-hegy). Börcsök Zoltán felvételei.

15. melléklet



A Bazaltoszlopoknál (Szent György-hegy) található *Polypodium* klónok.
Felső sorban: *P. interjectum*. Középső sorban: *P. × mantoniae*. Alsó sorban: *P. vulgare*. Börcsök Zoltán felvételei.

16. melléklet

Több állandó mintavételi hely vázталajának jellemzése a kémhatás, a CaCO_3 tartalom, a szerves anyagok és az ásványi elemek mennyisége alapján.

Mintavételi helyek		pH		CaCO_3 %	Humusz %	C %	Össz. N mg 100g	Old. P mg 100g	Old. P_2O_5 mg 100g
		H ₂ O	KCL						
1.	Badacsony (sziklákról)	6,96	6,17	1,32	11,58	6,71	674,9	17,61	40,35
2.	Badacsony (sziklákról)	6,61	6,25	1,31	9,22	5,35	639,6	16,91	38,75
3.	Badacsony (sziklák mellett, út mentén)	7,02	6,94	1,94	7,66	4,44	657,3	8,66	19,84
4.	Badacsony (szurdok-alja)	7,01	7,1	2,11	10,45	6,06	692,5	11,09	25,41
5.	Lázi-tető felé (sziklákról)	6,77	6,8	5,81	34,86	20,22	2869,8	9,47	21,7
6.	Vállus vízmosás (sziklákról)	6,78	6,8	7	54,74	31,75	3439,1	13,31	30,5
7.	Csóka-kői patakparttól távolabb	7,11	6,92	9,09	46,24	26,82	2065,8	5,64	12,92
8.	Csóka-kői patakparton (P. vulgare klónoknál)	5,87	5,58	2,25	38,17	22,14	1420,2	4,28	9,81
9.	Csóka-kő (sziklák alatt)	7,04	6,98	10,49	26,65	15,46	1390,9	46,5	106,55
10.	Csóka-kő (sziklák és a patak közötti lejtőn)	6,97	6,89	11,11	29,68	17,21	1954,3	48	110
11.	Csóka-kő (sziklákról)	6,78	6,89	8,59	57,19	33,17	3509,5	20,33	46,58
12.	Csóka-kő (sziklákról)	6,08	5,81	2,66	61,95	35,93	2910,9	4,86	11,14

13.	Szt.György-hegy (Vércse-szirt előtt, Asp. ceterach sbsp.)	5,88	5,44	1,2	21,06	12,21	1226,6	16,36	37,49
14.	Szt.György-hegy (Bazaltorgonák alatt)	5,4	4,76	1,23	22,76	13,2	1361,5	22,79	52,22
15.	Szt.György-hegy (Bazaltorgonák alatt)	5,3	4,8	1,18	20,46	11,87	1297	4,56	10,45
16.	Szt.György-hegy (Bazaltorgonák)	5,27	4,78	1,31	16,19	9,39	1062,2	3,41	7,81
17.	Szt.György-hegy (Vércse-szirt, 1. klón)	4,85	4,67	1,29	22,76	13,2	1590,4	4	9,16
18.	Szt.György-hegy (Vércse-szirt, sziklák- virágos növények)	5,12	4,86	1,43	29,68	17,21	1790	4,06	9,3
19.	Szt.György-hegy (Vércse-szirt, alsó sziklák, Asp. ceterach sbsp.)	5,01	4,57	1,16	19,91	11,55	1138,5	4,86	11,14
20.	Szt.György-hegy (Vércse-szirt, 2. klón)	5,15	4,99	1,99	41,2	23,9	2640,9	13,31	30,5
Mintavé- teli helyek		old. K <u>mg</u> 100g		old. K ₂ O <u>mg</u> 100g	Kicse r. H ⁺ <u>mg.e.</u> <u>é.</u> 100g	Kicser. Ca ⁺⁺ <u>mg.e.é.</u> 1 00g	Kicser. Mg ⁺ <u>mg.e.é.</u> 10 0g	Kicser. Na ⁺ <u>mg.e.é.</u> 1 00g	Kicser. Fe ⁺⁺ <u>mg.e.é.</u> 10 0g
1.	Badacsony (szikláról)	76,76		92,46	0,038	21,79	3,32	0,433	0,109
2.	Badacsony (szikláról)	58,85		70,89	0,037	21,91	3,14	0,324	0,082
3.	Badacsony (sziklák mellett, út mentén)	81,65		98,35	0,028	33,31	2,99	0,327	0,189
4.	Badacsony (szurdok- alja)	132,23		159,28	0,033	41,67	2,68	0,249	0,068
5.	Lázi-tető felé (szikláról)	32,02		38,57	0,097	62,9	10,35	0,02	0,082
6.	Vállus vízmosás (szikláról)	37,25		44,87	0,109	65,72	11,64	0,008	0,242
7.	Csóka-kői patakparttól távolabb	18,79		22,63	0,081	59,91	9,7	0,046	0,109

8.	Csóka-kői patakparton (P. vulgare klónoknál)	16,46	19,83	0,073	34,29	7,83	0,054	0,136
9.	Csóka-kő (sziklák alatt)	19,11	23,02	0,052	35,63	7,03	0,042	0,109
10.	Csóka-kő (sziklák és a patak közötti lejtőn)	22,83	27,5	0,041	58,13	6,96	0,02	0,163
11.	Csóka-kő (sziklákról)	44,01	53,01	0,118	71,18	11,52	0,178	0,189
12.	Csóka-kő (sziklákról)	53,81	64,82	0,095	53,84	6,31	0,042	0,055
13.	Szt.György-hegy (Vércse-szirt előtt, Asp. ceterach sbsp.)	68,89	82,98	0,049	30,72	3,02	0,012	0,055
14.	Szt.György-hegy (Bazaltorgonák alatt)	37,44	45,1	0,117	25,49	3,84	0,111	0,242
15.	Szt.György-hegy (Bazaltorgonák alatt)	45,93	55,33	0,079	24,33	4,38	0,086	0,082
16.	Szt.György-hegy (Bazaltorgonák)	47,26	56,93	0,098	24,65	5,06	0,123	0,109
17.	Szt.György-hegy (Vércse-szirt, 1. klón)	34,53	41,59	0,161	32,06	3,25	0,052	0,268
18.	Szt.György-hegy (Vércse-szirt, sziklák- virágos növények)	29,02	34,96	0,128	29,39	2,99	0,123	0,216
19.	Szt.György-hegy (Vércse-szirt, alsó sziklák, Asp. ceterach sbsp.)	28,24	34,02	0,105	23,68	2,51	0,143	0,242
20.	Szt.György-hegy (Vércse-szirt, 2. klón)	51,76	62,35	0,239	43,31	3,78	0,122	0,292

17. Melléklet

1999. éven belül a *különböző populációk* keménylemezéségi hányadosa közötti eltérés mértéke (t próba) az **egyes mintavételi időpontokra levetítve:**

1. Csóka-kő – Vércse-szirt (1.klón)	Bazaltoszl. – Csóka-kő	Bazaltoszl.– Vércse-szirt (1.klón)
2. 07.28. 07.29.	08.04. 08.03.	08.04. 08.04.
3. t*= 7,62	t*= 4,45	t= 2,30

1. Bazaltoszl. – Vércse-szirt (2.klón)	Bazaltoszl. – Csóka-kő	Vércse-szirt – Vércse-szirt (1.klón) (2.klón)
2. 08.04. 08.04.	08.04 08.15.	08.19. 08.19.
3. t*= 5,67	t***= 5,01	t*= 6,21

1. Bazaltoszl. – Vércse-szirt (2.klón)	Bazaltoszl. – Csóka-kő	Vércse-szirt – Csóka-kő (1.klón)
2. 08.09. 08.19.	08.19. 08.15.	08.19. 08.15.
3. t*= 6,11	t*= 5,85	t*= 5,98

1. Termőhelyek: Bazaltoszl(opok): *Polypodium× mantoniae*; Vércse-szirt: *P. interjectum*
Csóka-kő: *P. interjectum*

2. Mintavételi időpontok

3. t-próba eredménye

*P≤0,05 **P≤0,01 ***P≤0,001

A **különböző populációk közötti** eltérés mértéke a keménylemezéségi hányados értékeiben az egyes **időpontokra levetítve 1999.** éven belül. A t-próbával azt ellenőriztük, hogy a csapadékos időjárás során hogyan változik a populációk között az egyes időpontokban kapott keménylemezéségi hányados értékei a 2000. évhez viszonyítva a 7. táblázat adatai alapján.

18. melléklet

A **különböző populációk** közötti eltérés mértéke a telítési szukkulencia értékekben a mintavételi időszakon belül (1999. és 2000. évben). Az adott évben kapott adatokat összesítve értékeltük mindegyik populációra és az így kapott átlagértékeket hasonlítottuk össze az említett mutatóra.

Populációk	Telítési szukkulencia a különböző termőhelyekről 2000-ben		Telítési szukkulencia a különböző termőhelyekről 1999-ben	
	Vércse-szirt $\bar{X}_{20} = 1,03$	Csóka-kő $\bar{X}_{47} = 0,91$	Vércse-szirt $\bar{X}_{55} = 0,69$	Csóka-kő $\bar{X}_{60} = 0,65$
<i>P. interjectum</i> populációk	$t^* = 3,549$		$t = 1,62$	
<i>P. interjectum</i> és <i>P. × mantoniae</i>	Vércse-szirt $\bar{X}_{20} = 1,03$	Bazaltoszlopok $\bar{X}_{24} = 0,75$	Vércse-szirt $\bar{X}_{55} = 0,69$	Bazaltoszlopok $\bar{X}_{26} = 0,59$
	$t^* = 6,73$		$t^* = 2,51$	
<i>P. interjectum</i> és <i>P. × mantoniae</i>	Csóka-kő $\bar{X}_{47} = 0,91$	Bazaltoszlopok $\bar{X}_{24} = 0,75$	Csóka-kő $\bar{X}_{60} = 0,65$	Bazaltoszlopok $\bar{X}_{26} = 0,59$
	$t^* = 3,71$		$t = 1,77$	

* $P \leq 0,05$ ** $P \leq 0,01$ *** $P \leq 0,001$

19. számú Melléklet

2000. éven belül a *különböző populációk* telítési szukkulenciája közötti eltérés mértéke (t próba) az **egyes mintavételi időpontokra levetítve:**

1. Bazaltoszl. – Vércse-szirt		Bazaltoszl. – Vércse-szirt		Bazaltoszl. – Csóka-kő	
2. 07.25.	07.25.	08.12.	08.25.	07.25.	07.18.
3.	t*= 6,49		t*= 3,12		t= 2,27
1. Bazaltoszl. – Csóka-kő		Bazaltoszl. – Csóka-kő		Bazaltoszl. – Csóka-kő	
2. 07.25.	08.02.	08.12.	08.06.	08.12.	08.17.
3.	t*= 4,36		t*= 4,24		t*= 3,32
1. Bazaltoszl. – Csóka-kő		Vércse-szirt – Csóka-kő		Vércse-szirt – Csóka-kő	
2. 08.25.	08.17.	08.25.	08.17.	07.25.	07.18.
3.	t*= 3,01		t= 0,74		t= 2,39
1. Vércse-szirt – Csóka-kő					
2. 07.25.		08.02.			
4.		t= 2,17			

1. Termőhelyek: Bazaltoszl(opok): *Polypodium* × *mantoniae*; Vércse-szirt: *P. interjectum*
Csóka-kő: *P. interjectum*

2. Mintavételi időpontok

3. t-próba eredménye

* $P \leq 0,05$ ** $P \leq 0,01$ *** $P \leq 0,001$

A **különböző populációk közötti** eltérés mértéke a telítési szukkulencia értékeiben az egyes **időpontokra levetítve** a **2000.** éven belül. A t próbával azt ellenőriztük, hogy a szárazság hatására a populációk telítési szukkulenciája között nő-e a különbség az egyes időpontokban az 1999. évhez viszonyítva a 15. ábra adatai alapján.

19. melléklet folytatása

1999. éven belül a *különböző populációk* telítési szukkulenciája közötti eltérés mértéke (t próba) az **egyes mintavételi időpontokra levetítve**:

1. Vércse-szirt – Bazaltoszl. (1.klón)	Vércse-szirt – Bazaltoszl. (1.klón)	Vércse-szirt – Bazaltoszl. (1.klón)
2. 08.29. 08.29.	08.04. 08.04.	08.19. 08.19.
3. t*= 4,54	 t*= 2,94	 t*= 2,81
1. Vércse-szirt – Bazaltoszl. (2. klón)	Vércse-szirt – Bazaltoszl. (2. klón)	Vércse-szirt – Bazaltoszl. (2. klón)
2. 07.29. 07.29.	08.04. 08.04.	08.19. 08.19.
3. t= 0,45	 t= 0,53	 t= 0,90
1. Csóka-kő – Vércse-szirt (1.klón)	Csóka-kő – Vércse-szirt (1.klón)	Csóka-kő – Vércse-szirt (1.klón)
2. 07.28. 07.29.	08.03. 08.04.	08.19. 08.19.
3. t*= 3,69	 t*= 3,65	 t= 1,87
1. Csóka-kő – Bazaltoszl.	Csóka-kő – Bazaltoszl.	Csóka-kő – Bazaltoszl.
2. 07.28. 07.29.	08.03. 08.04.	08.15. 08.19.
3. t*= 4,56	 t= 0,03	 t**= 2,06

1. Csóka-kő – Vércse-szirt (2.klón)

2. 08.15. 08. 19.

3. t= 0,55

1. Termőhelyek: Bazaltoszl(opok): *Polypodium*× *mantoniae*; Vércse-szirt: *P. interjectum*
Csóka-kő: *P. interjectum*

2. Mintavételi időpontok

3. t-próba eredménye

*P≤0,05 **P≤0,01 ***P≤0,001

A **különböző populációk közötti** eltérés mértéke a telítési szukkulencia értékeiben az egyes **időpontokra levetítve** az **1999.** éven belül. A t próbával azt ellenőriztük, hogy a szárazság hatására a populációk telítési szukkulenciája között nő-e a különbség az egyes időpontokban a 2000. évhez viszonyítva a 14. ábra adatai alapján.

20. melléklet

A t-próba eredménye a legnagyobb vízhiányú levelek víztelítődési képességének csökkenéséről – az alacsonyabb vízhiány kategóriához tartozó levelek telítési szukkulenciájához képest az egyes populációkban 2000. nyarán.

2000 nyarán mintavételi helyek, populációk:	Aktuális vízhiány (%) ($\bar{x}$)	Telítési szukku – lencia ($\bar{x}$)	Aktuális vízhiány (%) ($\bar{x}$)	Telítési szukku – lencia ($\bar{x}$)
Vércse-szirt P. interjectum	$\bar{x}_8=26,38$	$\bar{x}_8=1,07$	$\bar{x}_{12}=83,32$	$\bar{x}_{12}=0,98$
	t= 2,16			
Bazaltoszlopok P.× mantoniae	$\bar{x}_{11}=27,29$	$\bar{x}_{11}=0,82$	$\bar{x}_{11}=82,05$	$\bar{x}_{11}=0,75$
	t= 1,66			
Csóka-kő P. interjectum	$\bar{x}_{37}=8,21$	$\bar{x}_{37}=0,96$	$\bar{x}_7=85,22$	$\bar{x}_7=0,68$
	t*= 4,89			

*P≤0,05

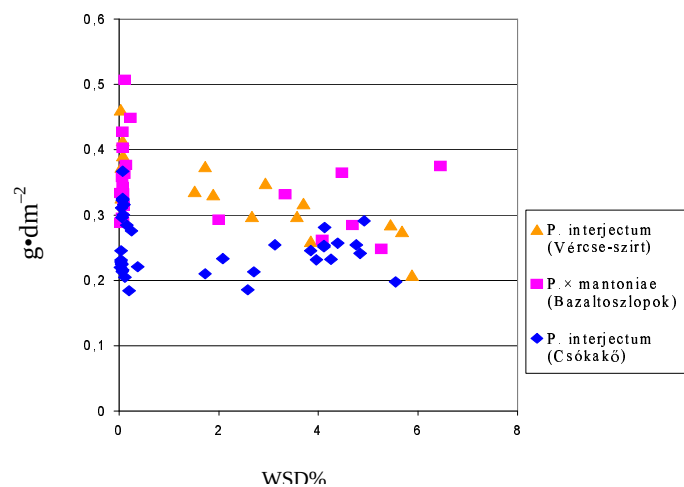
21. melléklet

1999. éven belül populációnként az 1 % alatti és a feletti vízhiányú levelek telítési szukkulenciájának szignifikancia tesztje.

1999 nyarán mintavételi helyek, populációk:	1% >	1 – 6%	6% <
	vízhiányú levelek telítési szukkulenciája ($\bar{x}$)		
Vércse-szirt (1.+2. klón) P. interjectum	$\bar{x}_{23} = 0,54$	$\bar{x}_{17} = 0,81$	$\bar{x} = 0,83$
	t* = 6,64		
Bazaltoszlopok P.× mantoniae	$\bar{x}_{15} = 0,56$	$\bar{x}_{10} = 0,66$	–
	t* = 2,17		
Csóka-kő P. interjectum	$\bar{x}_{18} = 0,60$	$\bar{x}_{15} = 0,70$	$\bar{x} = 0,66$
	t* = 2,57		

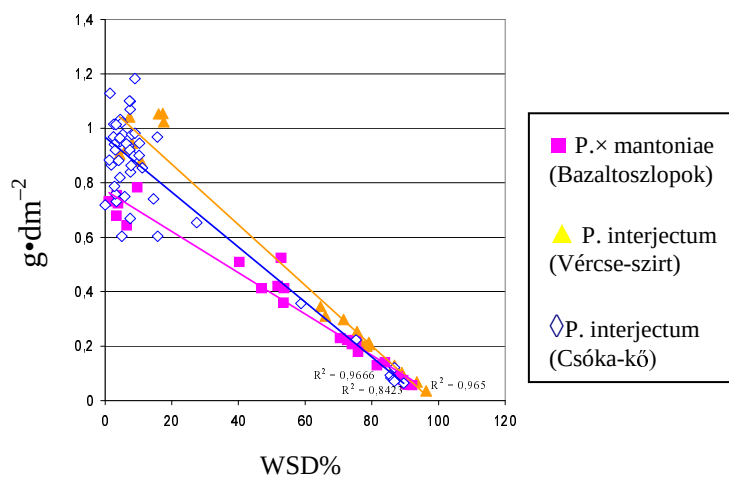
*P≤0,05

22. melléklet



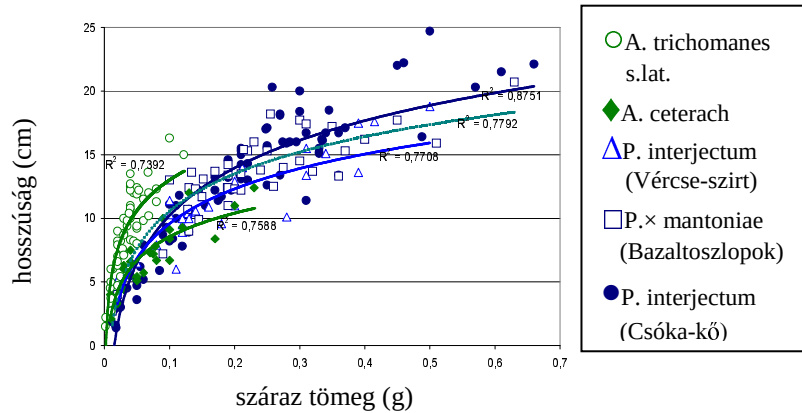
A keménylemezűségi hányados alakulása az aktuális telítettségi vízhiány (WSD%) függvényében a *Polypodium* populációkban az 1999. évi csapadékos időszakban.

23. melléklet



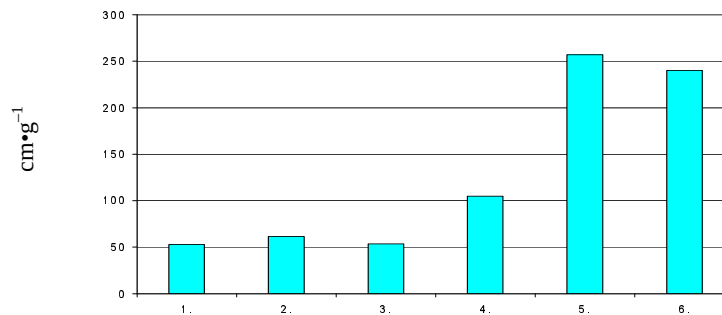
Az aktuális szukkulencia alakulása a víztelítettségi hiány (WSD%) függvényében a *Polypodium* populációkban a 2000. év aszályos nyarán.

24. melléklet



A levéllemezek növekedése a hosszúságuk és száraz tömegük kapcsolata alapján a *Polypodium* populációkban és azok termőhelyén élő *Asplenium trichomanes* s.lat. egyedek – valamint a vízhiány vizsgálatba bevont vércse-szirti *A. ceterach* tetraploid citotípus esetén.

25. melléklet



1. P. interjectum (Vércse-szirt) n= 30	2. P. interjectum (Csóka-kő) n= 80	3. P. $\times$ mantoniae (Bazaltoszlopok) n= 40	4. A. ceterach (Szt.György-hegy) n= 30
	5. A. trichomanes s.l. (Csóka-kő) n= 30	6. A. trichomanes s.lat. (Vércse-szirt) n= 30	

A levéllemezek hossza és száraz tömegének hányadosa ($\bar{x}$) a *Polypodium* populációkban és az ezek termőhelyén élő *Asplenium trichomanes* s. lat. egyedek – valamint a vízhiány vizsgálatba bevont vércse-szirti *A. ceterach* tetraploid citotípus esetén. (A fiatal, még fejlődő leveleket nem vettük be az értékelésbe.) n= a levelek száma