

XX. reál- és humántudományi Erdélyi Tudományos Diákköri Konferencia (ETDK)

Kolozsvár, 2017. május 18–21.

Milyen a jó szomszéd?

Mag-mag interakciók magméret és denzitás függvényében

Szerző:

Kelemen Kinga

Babeş-Bolyai Tudományegyetem, Kolozsvár, Biológia és Geológia Kar, Ökológia és környezetvédelem szak, alapképzés, III. év

Témavezető:

Fenesi Annamária PhD, egyetemi adjunktus,

Babeş-Bolyai Tudományegyetem, Biológia és Geológia Kar – Kolozsvár

Tartalomjegyzék

Bevezető	2
Anyagok és módszerek	6
Klímakamrás kísérlet	6
Statisztikai elemzés	7
Eredmények	8
Csírázási arány.....	8
Csírázási sebesség.....	13
Eredmények tárgyalása	17
Vízkezelés.....	18
Denzitás.....	18
Magkompetítor kiléte.....	19
Magméret.....	19
Következtetés	20
Felhasznált irodalom	20

Magvak csírázása és az azt befolyásoló tényezők

A növény életében a mag képviseli a mobilis életszakaszt, mely lehetőséget kínál az idő- és térbeli mozgásra, a genetikai változatosság fenntartására populáción és fajon belül. A mag egy csodálatos képlet, mely egy sor külső és belső tényező hatására optimalizálni tudja a csírázás helyét és idejét. A továbbiakban röviden áttekintem azokat a tényezőket, melyek a magnyugalmat és a csírázást befolyásolják.

Magnyugalomnak (dormanciának) nevezzük a mag kifejlődése és csírázása között eltelt időszakot. A dormancia megelőzi a magok kedvezőtlen körülmények között való csírázását (Ooi, Auld és Whelan 2007). Egyes, a mag környezetéből származó jelek (pl. a talaj hőmérséklete, nedvességtartalma) szoros összefüggésben állnak az évszakos változásokkal (időbeli ablak). Ezek a jelek enyhítik a dormancia mélységét, ezáltal a mag másodlagos jelek jelenlétére is érzékenyebbé válik (fény, nitrát tartalom, változó hőmérséklet). A másodlagos jelzések hatására a magnyugalom véget ér és megkezdődik a csírázás (térbeli ablak) (Footitt és mtsai. 2011). Hogyha a térbeli ablak körülményei nem megfelelőek a csírázásra, a mag a talaj magbankjában a következő évig nyugalmi állapotban marad (Batlla és Benech-Arnold 2010).

A nyugalmi állapot több formában is megvalósulhat.

(1) fizikai dormancia során a száraz, tömör terméshal nem engedi át a vizet az embrió felé;

(2) élettani nyugalmi állapotról beszélünk, amikor endogén hormonok gátolják meg a csírázást;

(3) morfológiai nyugalmat említünk, amikor a magképződéskor az embrió testfelépítési szempontból még fejletlen, ezért időre van szüksége a növekedéshez;

(4) morfo-fiziológiai nyugalom az előző kettő kombinációja, amikor a mag fejletlensége miatt a hormonok egyensúlyhiánya meggátolja a további fejlődést és csírázást;

(5) fizikai és élettani dormancia során fizikai akadály és fiziológiai hatások is gátolják a magvak csírázását (Finch-Savage és Leubner-Metzger 2006).

Az abszcizinsav (ABA) és a gibberellinsav (GA) aránya központi szerepet játszik a dormancia fenntartásában és a csírázás gátlásában (Finch-Savage és Leubner-Metzger 2006).

Az abszcizinsav kedvezőtlen életkörülmények között termelődik, gátolja a gyököcske megjelenését, míg a gibberellinsav serkenti azt.

A mag vízzel való telítődése az első lépés a csírázás felé. Az embriónak szüksége van nedvességre az imbibícióhoz, ezáltal a csírázáshoz; a fajoknak eltérő vízigényük van, mely különböző hőmérsékleteken segíti a csírázást (Rowse és Finch-Savage 2003). A vízfelvétel viszonylag gyors, passzív folyamat, mely során a mag térfogata megnövekszik. A fizikai vízfelvétel reverzibilis, nem növekedési folyamat. A legélénkebb vízfelvétel a csírapapu (mikropile) szintjén történik. A mag duzzadása során a maghéj felnyílik, a csíranövény gyököcskéje, majd a hipokotilja és rügyecskéje kilép a magból és feljut a talaj felszínére: kikel. A vízzel való telítődés előfeltétele az enzimek hidratációjának, a szállítódási folyamatok beindulásának. Ezáltal az embrió aktiválódik, serkentődik a tápanyagmobilizáció és elkezdődik az új szövetek képződése, az embriónövekedés.

A csírázást külső és belső tényezők egyaránt befolyásolják. Ilyen belső tényezők a genotípus, az embrió fejlettségi állapota, és életképessége (élettani érettsége), a mag egészségi állapota, a maghéj permeabilitása, az endospermium vegyi természete, csírázást gátló vegyi anyagok jelenléte és koncentrációja a maghéjban vagy a termésfalban. A külső tényezők közül alapvető fontosságú a megfelelő hőmérséklet, nedvesség- és oxigénmennyiség. Ugyancsak a víz és a hőmérséklet befolyásolja a biokémiai öregedési reakciókat a magokban (Ellis és Roberts 1981). Ezek befolyásolják a sejt szintű életfolyamatokat (citoszol viszkozitását, a membrán fluiditását és integritását, az antioxidánsok aktivitását és a transzkripció és transláció arányát) (Walters és mtsai. 2005a). A már említett tényezők mellett a fény is lehet csírázásserkentő vagy –gátló, az ún. fényérzékeny (fotoblasztikus) magvaknál. A negatív fotoblasztikus magvak csírázását a sötétség, a pozitív fotoblasztikusokét a fény jelenléte serkenti. Ezt a fitokróm segítségével a mag a maghéj szintjén érzékeli. A talajban 1 cm alatt már sötétség van. A túl mélyre került kisméretű magvaknak nincs elég tartaléka, hogy a csíranövény kijusson a talajból. Valamint más növények leveleinek árnyékában is kisebb eséllyel csírázik ki a mag, mint közvetlen napfényben.

Az abiotikus tényezők mellett a biotikus tényezők szerepe is fontos a magvak csírázása esetén. Az élőlények közötti interakció egy fontos szervező ereje a természetes élőközösségeknek (Tielbörger és Kadmon 2000). A növények érzékeny szervezetek, az egymásra gyakorolt hatás is információ értékű számukra (Gagliano és mtsai. 2012). Felismerik és megelőzik a rokon fajokkal való költséges kompetitív interakciókat (hasonló forrásokat igényelnek), ezáltal kedvezve az idegen fajoknak, a rokon fajokkal szemben

(Dudley és File 2007). A növények képesek figyelmeztetni egymást fertőzés esetén levegőben terjedő kémiai vegyületekkel (ilyen például a szalicilsav, illóolajok), valamint válaszolni is a szomszédos növények által kiadott jelzésekre (Pare és Tumlinson 1999; Karban és mtsai. 2000). Ökológiai megközelítésből a forrásokért való versengésnek (Connel 1983), az allelopatikus hatásnak (Rice 1984) és a facilitációnak (Callaway 1995) van közösség-szervező ereje (Callaway 1997).

Mag-mag interakciók

Nem csak a felnőtt növények, hanem más magvak is befolyásolhatják a magok csírázását. Az imbibíció és a csírázás során a mag különböző vegyületeket bocsát ki a közvetlen környezetébe, mely befolyásolja más, szomszédos magvak és mikroorganizmusok fejlődését (Long és mtsai. 2015). A kibocsátott kémiai anyagok, mint például a lepidiomidek (Yamada és mtsai. 1995) vagy az etilén (Linkies és Leubner-Metzger 2012) serkentően hatnak a szomszédos magvak csírázására, valószínűleg azért, hogy azok kiürüljenek a talaj magbankjából. Ezzel szemben a vanillin sav (Kushima és mtsai. 2008), a metil-jázmonát, az abszcizin-sav és bizonyos terpének (Krock és mtsai. 2002) allelopatikus exudátumok, gátolják a közeli magvak csírázását, elősegítve ezzel saját perzisztenciájukat (Long és mtsai. 2015).

A növényközösségek összetételének fő mozgatóereje az egyedek közötti kompetíció. A növényekre minden életstádiumukban (mag, juvenilis és felnőtt egyed) hatnak a közvetlen szomszédságukban előforduló növényenyedek és azok denzitása (Goldberg és mtsai. 2001). A magvak reagálhatnak a környezetükből érkező kompetíciós nyomásra, akár más magvak jelenlétére is, mégpedig két módon (1) siettetik a csírázásukat, hisz a szomszéd növényekhez viszonyított csírázási idő hosszútávon befolyásolja a növény életének sikerességét (Verdú és Traveset 2005), vagy (2) másodlagos magnyugalom állapotába esnek, és egy következő vegetációs periódusban csíráznak. A korai csírázás meghatározó fontosságú a növény életében. Akár néhány órás előny is eredményezheti az úgynevezett elsőbbségi effektus megvalósulását, mely sok, hosszú távú előnyt biztosít a növényegyednek: a fény, a nedvesség, tápanyagok gyors felhasználása a később csírázó növények rovására, ezáltal közösségbeli dominanciát, fokozódott növekedést és produkciót eredményez (Fowler 1984). Ez az elsőbbségi effektus főként száraz környezetben lehet fontos, ahol a csíranövénynek rövid idő alatt gyorsan kell fejlődnie, hogy túlélje a nyári szárazságot, írja Tielbörger és Prasse (2009). Kutatásuk alapján arra következtettek, hogy természetes növényközösségekben az elsőbbségi hatás független a szomszédos magvak kilététől és a társulást alkotó növényektől. A korán

csírázott magvaknak viszont magas a mortalitási valószínűsége (patogének, predátorok, kiszáradás stb. veszélyeztetési) (Rice 1990).

A csírázási sebesség gyakran összefüggésben van a mag tömegével (Kalisz 1989, Seiwa 2000). Westoby és mtsai. (2002) kutatásukban feltételezték, hogy a nagyméretű magvak fő stratégiája a csíranövények túlélési esélyeinek maximalizálása, míg a kis magvú fajok stratégiája a sok mag termelése. A nagy magvú növények valóban hamarabb kicsíráznak, gyorsan nőnek, de a végső túlélési és szaporodási rátájuk hasonló a kis magvú fajokéhoz (Verdú és Traveset 2005). A rokonsági kapcsolatok is szignifikáns arányban magyarázzák a csírázási idő variációját (Figuroa és Armesto 2001).

A kompetíció mellett növények facilitáló hatását is megfigyelhetjük. A kompetíció és a facilitáció egyensúlya függ az interakcióba lépő fajok aktuális életszakaszától (Walker és Vitousek 1991), fiziológiai állapotától (Callaway és mtsai 1996), szomszédjaikkal való közvetett interakciótól (Miller 1994), és a kapcsolatban résztvevő fajokat érő abiotikus stressz intenzitásától (Bertness és Callaway 1994).

Tielbörger és Prasse (2009) a magvak fajon belüli és fajok közötti interakcióit vizsgálta a denzitás függvényében. Négy növényfaj csírázási arányát és csírázási sebességét vizsgálták négy, sivatagi növényfaj esetén. A szomszédos magvak és pár napos csíranövények jelenléte siettette a magvak csírázását, denzitástól függetlenül. Ezzel szemben a szomszédos magvak magas denzitása csökkentette a célfajok magjainak csírázási arányát. Vizsgálatukban azt is bizonyították, hogy nem csak a csíranövények, hanem már az imbibálódó magvak is hatást fejtenek ki szomszédjaikra, és módosíthatják azok csírázási arányát. Tielbörger és Prasse (2009) cikke nagyon érdekes kérdések sorát nyitja meg a mag-mag interakciókkal kapcsolatban, hiszen a tesztelt tényezőkön túl, egyéb tényezők szintén befolyásolhatják a mag-mag interakciót. Ilyen tényezők például a magméret, a rokonsági viszonyok, a mag kora, maghéj vastagsága stb. Épp ezért, kísérletet terveztünk, hogy további tényezők hatását is megvizsgáljuk a mag-mag interakció kimenetelére. A denzitás, a magméret és a rokonsági viszonyok hatását teszteltük. Továbbá, arra is kíváncsiak voltunk, hogy hogyan módosul az interakcióban lévő fajok viszonya optimális és forráshiányos körülmények között, és hogy ez miben befolyásolja csírázásuk sikerét.

Hipotéziseink a következők voltak: (1) szomszédos magvak jelenléte negatívan befolyásolja a célfajok magjainak csírázását, azaz a fajok magjai között kompetíció érvényesül (2) denzitásnövekedés és szárazság együttes hatására a magvak közti kompetíció

erősebb lesz; (3) a kompetitor fajok eltérő hatást generálnak, családtól és magmérettől függően.

Anyagok és módszerek

A kísérletben tíz közönséges gyepi fajjal dolgoztunk. Ezek magvait 2015 őszén, Kolozsvár környéki gyepekről gyűjtöttük össze. A célfajainkat négy, a kompetitor fajokat hat faj képezte (1. táblázat). A célfajok csírázási választát vizsgáltuk a kompetitor fajok jelenlétében. A fajokat magtömegük és rendszertani hovatartozásuk alapján válogattuk össze.

1. táblázat: a kísérletben felhasznált fajok adatai

Kísérleti szerep	Tudományos név	Magyar név	Család	Magtömeg
Célfaj	<i>Hieracium bauhinii</i>	Magas hölgymál	<i>Asteraceae</i>	0,11 mg
Célfaj	<i>Picris hieracioides</i>	Közönséges keserűgyökér	<i>Asteraceae</i>	0,8 mg
Célfaj	<i>Centaurea jacea</i>	Réti imola	<i>Asteraceae</i>	2,02 mg
Célfaj	<i>Xeranthemum cylandraceum</i>	Vasvirág	<i>Asteraceae</i>	5,64 mg
Kompetitor	<i>Brachypodium pinnatum</i>	Tollas szálkaperje	<i>Poaceae</i>	3,60 mg
Kompetitor	<i>Centaurea phrygia</i>	Parókás imola	<i>Asteraceae</i>	2,00 mg
Kompetitor	<i>Daucus carota</i>	Vadmurok	<i>Apiaceae</i>	1,01 mg
Kompetitor	<i>Festuca rupicola</i>	Pusztai csenkesz	<i>Poaceae</i>	0,34 mg
Kompetitor	<i>Inula ensifolia</i>	Kardlevelű peremizs	<i>Asteraceae</i>	0,28 mg
Kompetitor	<i>Pimpinella saxifraga</i>	Hasznos földitömjén	<i>Apiaceae</i>	0,66 mg

Klímakamrás kísérlet

A magok nyugalmi periódusának megszüntetéséhez alacsony hőmérsékleten való utóérésnek tettük ki őket: két hónapig 4°C-on nedves körülmények között tároltuk őket, hűtőszekrényben. Ezt követően 5 cm átmérőjű Petri-csészékbe helyeztük őket, desztillált vízzel nedvesített szűrőpapírra. Minden Petri-csészébe egy célfaj tíz magja került és egy

kompetítor faj 0, 10 vagy 30 magja, a kontroll (a kompetítor nélküli állapot), alacsony és magas denzitásnak megfelelően.

Minden esetben egységes mennyiségű desztillált vízzel locsoltuk a magvakat (1 ml). Ez a vízmennyiség valamennyi célfaj optimális csírázásához elegendő volt. A Petri-csészék felénél száraz körülményeket idéztünk elő az ozmotikus potenciál csökkentésével. Megfelelő mennyiségű polietilén-glikol (PEG-6000) adagolásával -0,4 MPa ozmotikus potenciált alakítottunk ki minden száraz kezelésnek alávetett Petri-csészében, ezáltal csökkentettük a magok által felvehető víz mennyiségét (Michel és Kaufmann 1973). Minden kezeléstípusból hat ismétlésünk volt.

A Petri-csészéket hatos tömbökbe rendeztük, átlátszó, műanyag zacskókba helyeztük és tépőzárral lezártuk le, hogy meggátoljuk a folyadék elpárolgását. Ezeket a tömböket Sanyo/Panasonic MLR-352H klímakamrákban tároltuk. Itt beállítottuk a hőmérsékletet valamint a fény erősségét és ennek időtartamát nappali (20°C, 12 óra) és éjszakai (10°C, 12 óra) váltakozással. A Petri-csészék helyzete a tömbön belül és a tömbök helyzete a klímakamra polcain véletlenszerű volt, valamint kétnaponta változtattuk azt.

A csírázási folyamatot kétnaponta ellenőriztük. A kicsírázott célfaj magvait eltávolítottuk a Petri-csészéből. A kísérlet hat hétig zajlott a kolozsvári Alexandru Borza Botanikus Kertben. Hat hét után mind a célfaj, mind a kompetítor fajok magvai elenyésző arányban csíráztak.

Statisztikai elemzések

Az adatokat az R statisztikai környezetben elemeztük (R Core Team 2016). Az elemzéseket minden célfajra külön végeztük. A kezelések hatását a csírázási arányra általános lineáris modellek (GLM) segítségével elemeztük. Ebben az esetben a függő változót egy összetett változó képezte, mely a sikeresen és a nem sikeresen csírázó magvak számából állt, a magyarázó változók pedig a kompetítor fajok (6 faj), a denzitás (alacsony, magas) és a vízkezelés (nedves, száraz), valamint ezek interakciója volt. A napokban kifejezett csírázási sebességet a következő képlettel számoltuk ki: $\sum (\mathbf{i} \times \mathbf{n}_i) / \sum \mathbf{n}_i$, ahol az \mathbf{i} az imbibíció kezdete óta eltelt napok száma, míg \mathbf{n}_i a csírázott magok száma az i . napon (Tielbörger és Prasse 2009). A kezelések hatását a csírázási sebességre lineáris modellek (LM) használatával történt, ahol a csírázási sebesség a függő változó volt, míg a magyarázó változók ugyanazok voltak, mint a csírázási arány esetében. Szignifikáns magyarázó változó esetén poszt-hoc

tesztek segítségével állapítottuk meg a változók szintjeinek hatásait a tesztelt függő változókra (*glht* függvény, „multcomp” csomag).

Eredmények

Csírázási arány

A kísérlet során a vízkezelésnek volt a legnagyobb hatása a csírázó célfajokra (2. táblázat). A magkompetítor kiléte a kis tömegű magvakra (*Hieracium*, *Picris*) hatott a leginkább. A denzitás, mint főhatás a *Hieracium*-ra, a legkisebb magtömegű fajra volt csak szignifikáns hatással. A különböző magkompetítorok három célfaj esetén eltérő hatást fejtettek ki alacsony és magas denzitás mellett (magkompetítor x denzitás interakció).

2. táblázat: A kezelések hatásai a célfajok csírázási arányára (*Hieracium*, *Picris*, *Centaurea*, *Xeranthemum*). A csillaggal jelölt értékek szignifikánsak: *** $p < 0,001$, ** $p < 0,01$, * $p < 0,05$. A vízkezelés volt a legnagyobb hatással minden célfajunk csírázására. A magkompetítor kiléte csak a legkisebb méretű magvak csírázási arányát befolyásolta, valamint a denzitás egyedül a *Hieracium* csírázására volt szignifikáns befolyással. A három kezelés (magkompetítor x vízkezelés x denzitás) együttes hatása nagymértékben befolyásolta a *Hieracium* magvak csírázását, míg a *Picris* magvakra hatása enyhébb volt, a másik két fajra (*Centaurea* és *Xeranthemum*) pedig nem volt szignifikáns hatással.

	Hieracium	Picris	Centaurea	Xeranthemum
Magkompetítor kiléte	66.49***	33.92***	8.14	5.92
Vízkezelés	144.23***	265.00***	160.08***	1634.26***
Denzitás	7.80**	0.88	1.36	0.01
Magkompetítor x vízkezelés	42.61***	16.39**	0.38	0.02
Magkompetítor x denzitás	24.86***	13.21*	3.64	11.28*
Vízkezelés x denzitás	1.90	0.21	0.95	0.04
Magkompetítor x vízkezelés x denzitás	23.09***	14.46*	3.94	0.00

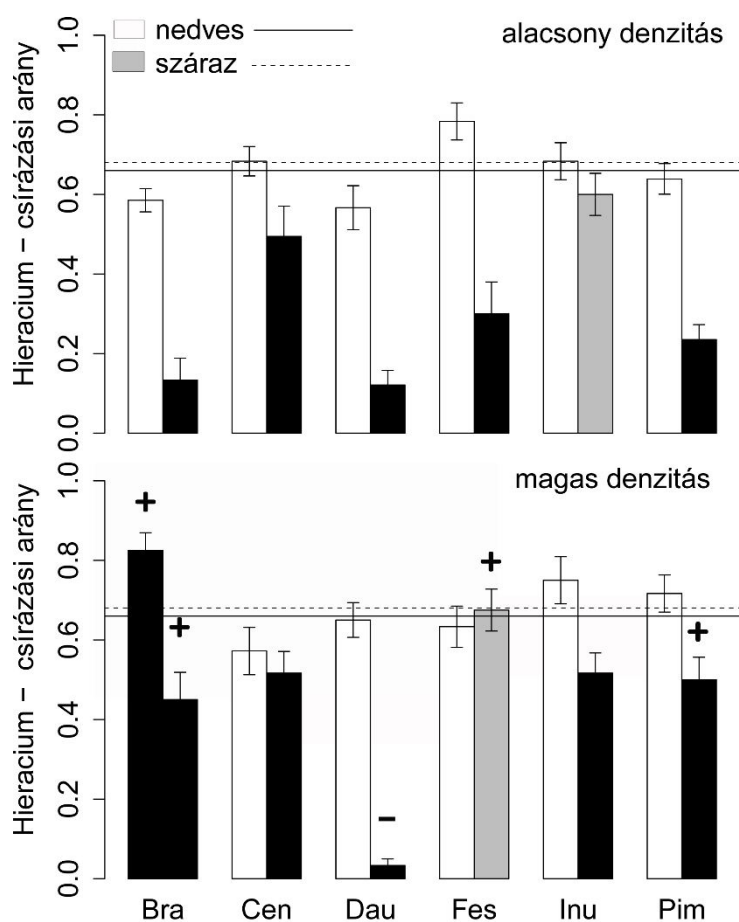
A *Hieracium* csírázása

A kísérletben szereplő legkisebb magtömegű faj kompetíció nélkül (kontroll csoport) száraz és nedves körülmények között egyformán jól csírázott (68% és 66%, 1.ábra). Míg elegendő víz esetén a kompetítorok nem befolyásolták a célfajunk csírázását (egy kivételével,

lásd lennebb). A száraz körülmények között majdnem minden esetben negatívan befolyásolták a *Hieracium* csírázását a kontroll magvakhoz képest (kompetíció) (1. ábra).

A szomszédos magvak kiléte eltérő mértékben csökkentette a *Hieracium* csírázási arányát, a vadmuromnak (*Daucus*) lévén a legnegatívabb hatása. Nedves közegben *Brachypodium* nagy sűrűségben levő magvai javítottak a célfaj csírázási arányán a kontroll magvakhoz viszonyítva. Ez egy facilitációs jelenség.

Meglepő eredmény az, hogy a magkompetítorok magas denzitása száraz körülmények között bár negatívan érintette a *Hieracium* magvainak csírázását a kontroll csoporthoz képest, de több esetben nagyobb csírázási arányt észleltünk, mint alacsony denzitás esetén. Ez a pozitív denzitáshatás három kompetítor esetén nyilvánul meg: *Brachypodium*, *Festuca* és *Pimpinella*.



1.ábra: A *Hieracium bauhinii* csírázási aránya magkompetítorok társaságában (Bra = *Brachypodium pinnatum*, Cen = *Centaurea phrygia*, Dau = *Daucus carota*, Fes = *Festuca rupicola*, Inu = *Inula ensifolia*, Pim = *Pimpinella saxifraga*). A vízszintes vonalak a kompetíció nélkül csírázott magvak eredményeit mutatják (kontroll): folytonos vonal a nedves körülményeket, szaggatott vonal a száraz körülmények eredményeit jelzik. A „+” jel a pozitív denzitáshatást, a „-“ jelzések a negatív denzitáshatást jelölik az alsó ábrán. Az oszlopok színe

fekete azon esetben, ha a csírázott *Hieracium* magvak száma szignifikánsan eltér a kontroll csoport eredményeitől.

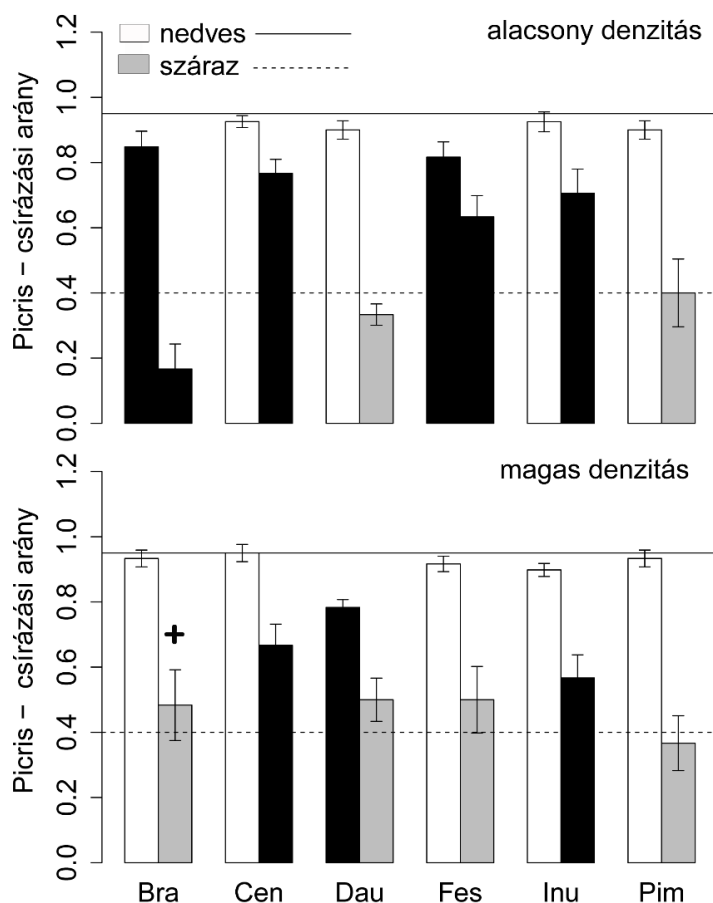
A *Picris* csírázása

A *Picris* magvak csírázása a kontroll csoportnál száraz és nedves körülmények között már szignifikánsan eltért egymástól: száraz környezetben 40%-ban, míg nedves környezetben 95%-ban csíráztak ki.

Magkompetítorok társaságában, nedves körülmények között, hasonlóan jól csíráztak a *Picris* magvak (2. ábra). Csupán három esetben csíráztak szignifikánsan kisebb arányban a *Picris* magvak: alacsony denzitású *Brachypodium* és *Festuca* magvak mellett és magas denzitásban jelen levő *Daucus* magvak mellett (2. ábra).

Száraz közegben már sokkal változatosabb csírázási arányt mutat célfajunk a szomszédok jelenléte miatt: egy esetben csökkent csírázási arányt (*Brachypodium*), több esetben a kontrollhoz hasonló csírázást, vagy annál eredményesebb csírázást tapasztaltunk (2. ábra). Alacsony denzitásban három faj jelenléte is facilitálja csírázását (*Centaurea*, *Festuca* és *Inula*), míg magas denzitásban kettő (*Centaurea* és *Inula*).

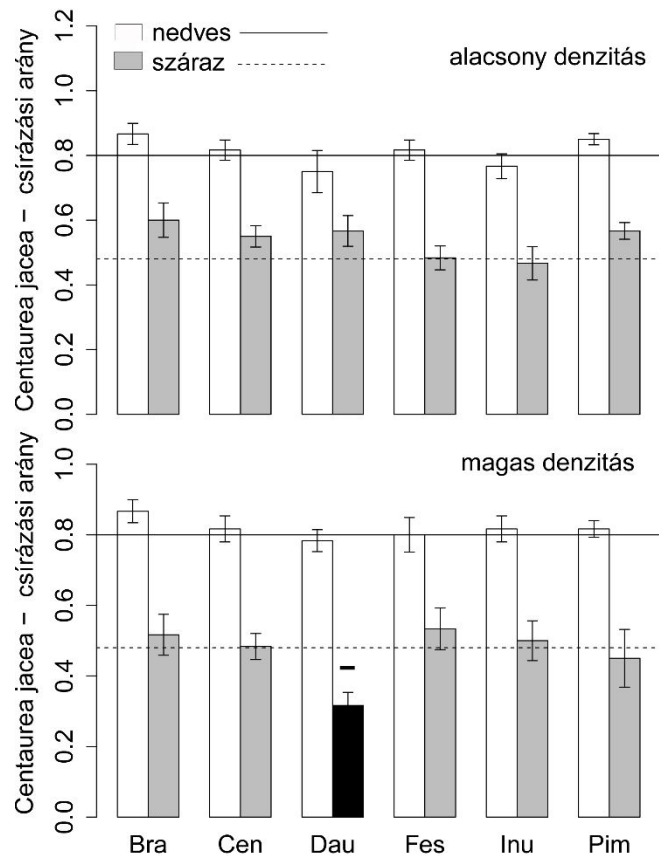
Akárcsak a *Hieracium* esetében pozitív denzitáshatás figyelhető meg a *Brachypodium* jelenlétében: alacsony denzitáshoz képest (ahol szignifikánsan kevesebb *Picris* csírázott) célfajunk a kontrollhoz hasonló csírázási arányt mutat magas denzitás esetén.



2. ábra: A *Picris hieracioides* csírázási aránya magkompetítorok társaságában (Bra = *Brachypodium pinnatum*, Cen = *Centaurea phrygia*, Dau = *Daucus carota*, Fes = *Festuca rupicola*, Inu = *Inula ensifolia*, Pim = *Pimpinella saxifraga*). A vízszintes vonalak a kompetíció nélkül csírázott magvak eredményeit mutatják (kontroll): folytonos vonal a nedves körülményeket, szaggatott vonal a száraz körülmények eredményeit jelzik. A „+” jel a pozitív denzitáshatást, a „-“ jelzések a negatív denzitáshatást jelölik az alsó ábrán. Az oszlopok színe fekete azon esetben, ha a csírázott *Picris* magvak száma szignifikánsan eltér a kontroll csoport eredményeitől.

A *Centaurea jacea* csírázása

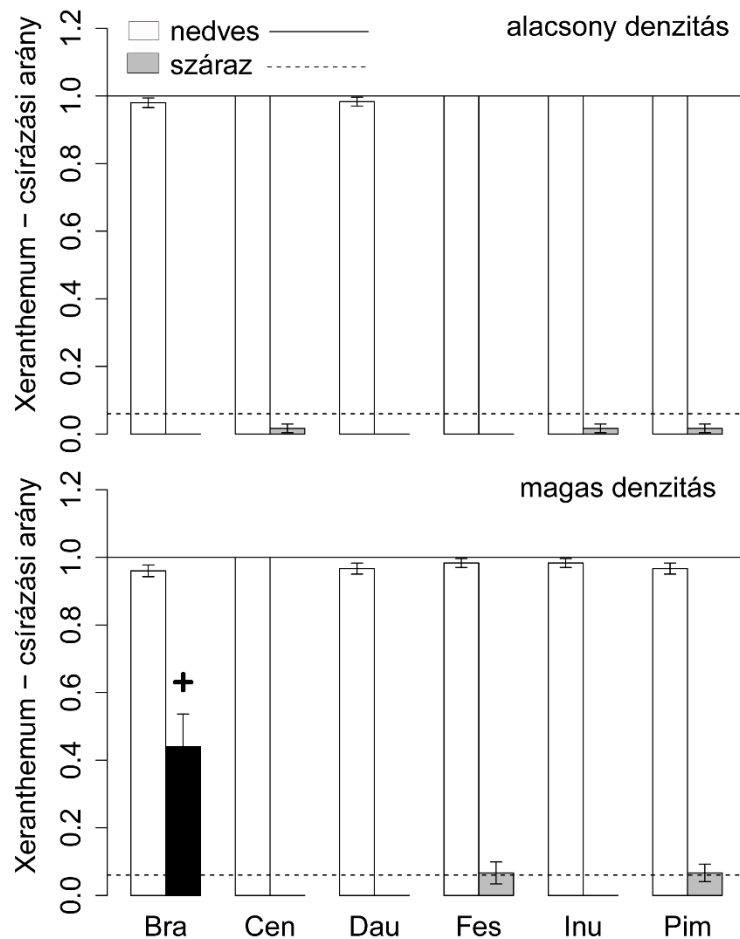
A *Centaurea jacea* már lényegesen nagyobb magtömegű faj, kevésbé hatott a csírázására bármilyen kísérleti kezelésünk. A kontroll csoport száraz és nedves kezelési eredményei ismét szignifikánsan eltérnek egymástól (48%-os szemben a 80%-os csírázási aránnyal): az eredményes csírázáshoz szüksége van megfelelő mennyiségű felvehető vízre (3. ábra). A magkompetítor kiléte és sűrűsége nem befolyásolta a csírázását. Egyetlen egy esetben észlelhető negatív denzitáshatás: magas denzitású *Daucus* magvak társaságában, száraz körülmények között (3. ábra). Ebben az esetben a *Daucus* ismét eredményes magkompetítorként volt jelen.



3. ábra: A *Centaurea jacea* csírázási aránya magkompetitorok társaságában (Bra = *Brachypodium pinnatum*, Cen = *Centaurea phrygia*, Dau = *Daucus carota*, Fes = *Festuca rupicola*, Inu = *Inula ensifolia*, Pim = *Pimpinella saxifraga*). A vízszintes vonalak a kompetíció nélkül csírázott magvak eredményeit mutatják (kontroll): folytonos vonal a nedves körülményeket, szaggatott vonal a száraz körülmények eredményeit jelzik. A „+” jel a pozitív denzitáshatást, a „-“ jelzések a negatív denzitáshatást jelölik az alsó ábrán. Az oszlopok színe fekete abban az esetben, ha a csírázott *Centaurea* magvak száma szignifikánsan eltér a kontroll csoport eredményeitől.

A *Xeranthemum* csírázása

A kísérletben szereplő legnagyobb méretű és tömegű mag a *Xeranthemum* magja volt. A kontroll csoport eredményei szembetűnően eltérőek nedves és száraz körülmények között. Elegendő víz jelenlétében 100%-os, kevés felvehető víz jelenlétében 6%-os csírázási arányt mutat (4. ábra). A magkompetitorok közül egyetlen egy befolyásolta, mégpedig pozitívan, a célfajunk csírázását száraz körülmények között: a magas denzitású *Bracypodium* magvak. Ez egy facilitációs jelenség is, hiszen több *Brachypodium* mag (30 db.) pozitívabb hatást váltott ki, mint kevesebb mag (10 db.) (4. ábra).



4. ábra: *Xeranthemum cylandraceum* csírázása magkompetítorok társaságában (Bra = *Brachypodium pinnatum*, Cen = *Centaurea phrygia*, Dau = *Daucus carota*, Fes = *Festuca rupicola*, Inu = *Inula ensifolia*, Pim = *Pimpinella saxifraga*). A vízszintes vonalak a kompetíció nélkül csírázott magvak eredményeit mutatják (kontroll): folytonos vonal a nedves körülményeket, szaggatott vonal a száraz körülmények eredményeit jelzik. A „+” jel a pozitív denzitáshatást, a „-“ jelzések a negatív denzitáshatást jelölik az alsó ábrán. Az oszlopok színe fekete azon esetben, ha a csírázott *Xeranthemum* magvak száma szignifikánsan eltér a kontroll csoport eredményeitől.

Csírázási sebesség

A csírázás sebességét elemezve láthatjuk (3. táblázat), hogy a célfajok csírázási sebességét a vízkezelés határozta meg a legnagyobb mértékben. A magkompetítorok kiléte szintén fontos tényező volt, hisz három célfaj esetén (*Hieracium*, *Picris*, *Centaurea*) szignifikáns főhatásként befolyásolta a csírázási sebességet. A denzitás, mint főhatás egy esetben sem hatott szignifikánsan a célfajok csírázásának idejére, de más tényezőkkel interakcióban szignifikánsnak bizonyult a *Centaurea* és *Xeranthemum* esetén. Ebből kifolyólag a részletes, fajsztípusú válaszok tárgyalásánál csak a *Centaurea* és *Xeranthemum* esetében szemléltetem az alacsony és magas denzitás hatását külön-külön (7. és 8. ábra), a

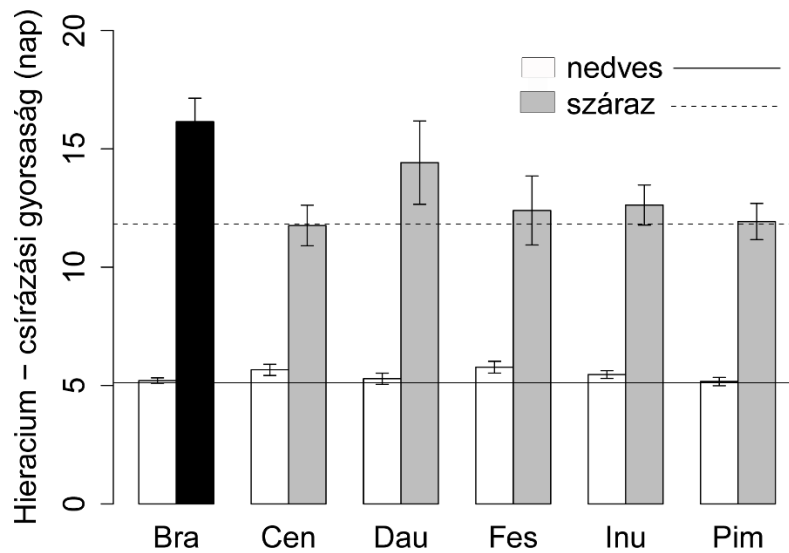
Picris és *Hieracium* esetén az alacsony és magas denzitás eredményeit összevontam (5. és 6. ábra).

3. táblázat: A kezelések hatásai a célfajok (*Hieracium*, *Picris*, *Centaurea*, *Xeranthemum*) csírázási sebességére. A csillaggal jelölt értékek szignifikánsak: *** $p < 0,001$, ** $p < 0,01$, * $p < 0,05$. A vízkezelésnek volt ebben az esetben is a legnagyobb hatása minden célfaj magvainak csírázására. Továbbá a magkompetítor kiléte is szignifikánsan befolyásolta három célfaj csírázási sebességét (*Hieracium*, *Picris*, *Centaurea*). A denzitás nem volt lényegi hatással a vizsgált fajaink csírázási idejére.

Csírázási sebesség	<i>Hieracium</i>	<i>Picris</i>	<i>Centaurea</i>	<i>Xeranthemum</i>
Magkompetítor kiléte	2.19*	21.00***	10.56***	0.51
Vízkezelés	308.59***	322.45***	225.72***	70.55***
Denzitás	1.60	1.42	0.33	0.10
Magkompetítor kiléte x vízkezelés	2.95*	11.12***	7.03***	2.09
Magkompetítor kiléte x denzitás	0.87	1.05	7.22***	0.36
Vízkezelés x denzitás	1.39	3.88	6.64*	6.40*
Magkompetítor kiléte x vízkezelés x denzitás	0.97	0.47	4.00**	2.00

A *Hieracium* csírázási sebessége

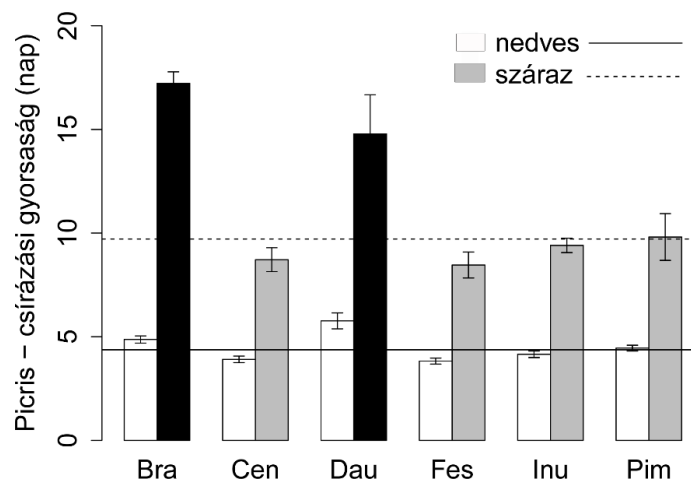
Szemben a csírázási aránnyal, magkompetítor nélkül (kontroll csoport) a *Hieracium* átlagos csírázási sebessége kisebb nedves közegben (5 nap), mint száraz körülmények között (12 nap) (5. ábra). Magkompetítorok jelenlétében a csírázási sebesség nem változik a vízkezelés hatására sem, egy helyzet kivételével. Száraz körülmények között a *Brachypodium* lényegesen késlelteti a célfajunk csírázását.



5. ábra: A *Hieracium bauginii* csírázási ideje magkötő társaságában (Bra = *Brachypodium pinnatum*, Cen = *Centaurea phrygia*, Dau = *Daucus carota*, Fes = *Festuca rupicola*, Inu = *Inula ensifolia*, Pim = *Pimpinella saxifraga*). A vízszintes vonalak a kompetíció nélkül csírázott magvak eredményeit mutatják (kontroll): folytonos vonal a nedves körülményeket, szaggatott vonal a szárász körülmények eredményeit jelzik. Az oszlopok színe fekete azon esetben, ha a *Hieraciumok* csírázási sebessége szignifikánsan eltér a kontroll csoport eredményeitől.

A *Picris* csírázási sebessége

A *Picris* csírázási sebessége magkötő nélkül a *Hieracium*hoz hasonló volt (6. ábra). Magkötő társaságában csupán két esetben változott a célfajunk magjainak csírázási sebessége: szárász körülmények között a *Brachypodium* és a *Daucus* jelenléte lényegesen lassítja a célfaj csírázási folyamatát (6. ábra).

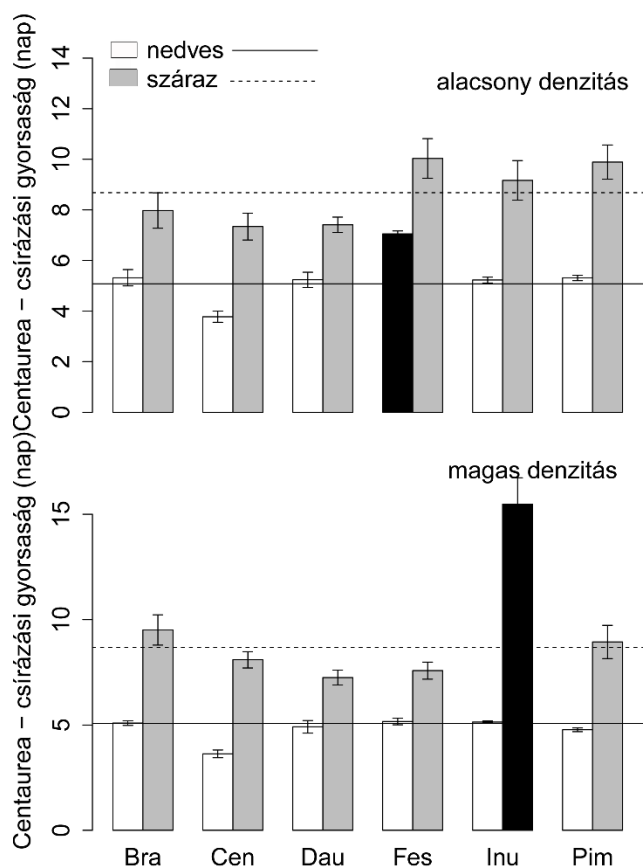


6. ábra: A *Picris hieracioides* csírázási sebessége magkötő társaságában (Bra = *Brachypodium pinnatum*, Cen = *Centaurea phrygia*, Dau = *Daucus carota*, Fes = *Festuca rupicola*, Inu = *Inula ensifolia*, Pim = *Pimpinella saxifraga*). A vízszintes vonalak a kompetíció nélkül csírázott magvak eredményeit mutatják

(kontroll): folytonos vonal a nedves körülményeket, szaggatott vonal a száraz körülmények eredményeit jelzik. Az oszlopok színe fekete azon esetben, ha a *Picris* magvak csírázási sebessége szignifikánsan eltér a kontroll csoport eredményeitől.

A *Centaurea* csírázási sebessége

A *Centaurea* csírázási sebessége kontroll csoportoknál hasonlóan eltér nedves és száraz körülmények között (7. ábra). Magkompetítorok ezt az eltérést nem befolyásolták nagy mértékben jelenlétükkel. Alacsony denzitásban, nedves közegben a *Festuca* késleltette 2 napot a csírázást, magas denzitásban száraz körülmények között az *Inula* hátráltatta a célfaj csírázását 10 nappal.

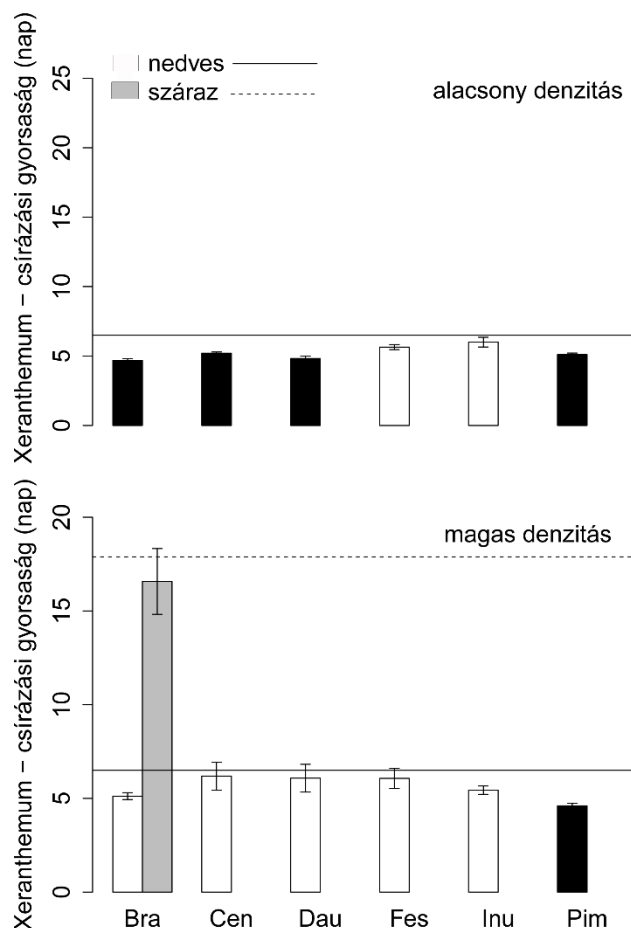


7. ábra: A *Centaurea jacea* csírázási sebessége magkompetítorok társaságában (Bra = *Brachypodium pinnatum*, Cen = *Centaurea phrygia*, Dau = *Daucus carota*, Fes = *Festuca rupicola*, Inu = *Inula ensifolia*, Pim = *Pimpinella saxifraga*). A vízszintes vonalak a kompetíció nélkül csírázott magvak eredményeit mutatják (kontroll): folytonos vonal a nedves körülményeket, szaggatott vonal a száraz körülmények eredményeit jelzik. Az oszlopok színe fekete azon esetben, ha a *Centaurea* magvak csírázási sebessége szignifikánsan eltér a kontroll csoport eredményeitől.

A *Xeranthemum* csírázási sebessége

A *Xeranthemum* magvai száraz körülmények között, kompetítorral vagy kompetítor nélkül olyan alacsony csírázási arányt mutattak, hogy a csírázási sebességek adatai nem

voltak érthetőek (8. ábra), egy kivétellel: a *Brachypodium* magvak bár serkentették a célfaj magjainak csírázását, de ez nem eredményezett gyorsabb csírázást a kontroll magvakhoz képest. Nedves körülmények között, a *Xeranthemum* magvai gyorsabban csíráztak (1-1,5 nap) kompetítor jelenlétében, mint azok nélkül több esetben (8. ábra). Ez a hatás denzitásfüggő volt három faj esetében, míg a *Pimpinellánál* nem függött a denzitástól.



8. ábra: A *Xeranthemum cylindraceum* csírázási sebessége magkompetítorok társaságában (Bra = *Brachypodium pinnatum*, Cen = *Centaurea phrygia*, Dau = *Daucus carota*, Fes = *Festuca rupicola*, Inu = *Inula ensifolia*, Pim = *Pimpinella saxifraga*). A vízszintes vonalak a kompetíció nélkül csírázott magvak eredményeit mutatják (kontroll): folytonos vonal a nedves körülményeket, szaggatott vonal a száraz körülmények eredményeit jelzik. Az oszlopok színe fekete azon esetben, ha a *Xeranthemum* magvak csírázási sebessége szignifikánsan eltér a kontroll csoport eredményeitől.

Eredmények tárgyalása

Vizsgálatunkban négy, fészekvirágzatú faj magvainak csírázási arányát és gyorsaságát vizsgáltuk hat másik faj magjainak jelenlétében, melyet rendszertani hovatartozás és magméret szerint válogattunk össze. Azt feltételeztük, hogy a célfaj és magkompetítor között negatív mag-mag interakció, azaz kompetíció érvényesül, valamint, hogy ez a kompetíció fokozódik forráshiányos körülmények között és a magkompetítorok magas denzitásában.

Minden magkompetitor fajtól eltérő hatást vártunk, hiszen a magméret erősen befolyásolhatja a szomszédos magvakra kifejtett hatást. Feltételeztük továbbá, hogy a rokonsági viszony is befolyásolhatja a mag-mag interakciót: az egy családba (Fészekvirágzatúak), vagy még inkább egy nemzetségbe (*Centaurea*) tartozó fajok valamilyen mértékben szignifikánsan befolyásolják egymás csírázását.

Vízkezelés

Kísérletünk nem meglepő eredménye, hogy a felvehető víz mennyisége volt a legnagyobb hatással valamennyi célfaj csírázására. Amennyiben volt elegendő víz a közegben a magvak csírázásához, úgy a csírázási arány magas volt magkompetitorok jelenlétében is, hasonlóan a kontroll kezeléshez. Száraz körülmények között viszont – főleg nagy magvú célfajoknál (*Centaurea jacea*, *Xeranthemum*) - már a kontroll csoport csírázási aránya is csökkent volt és/vagy lassabban csíráztak a magvak. Célunk a vízkezelés bevonásával az volt, hogy megvizsgáljuk a többi tesztelt tényező hatását forráshiányos közegben. Egyre több esettanulmány bizonyítja, hogy a növények közötti interakció abban az esetben negatív (kompetíció), ha megfelelő mennyiségű forrás áll a rendelkezésre, míg forráshiányos környezetben a növény-növény interakció nagyon gyakran az egyik, vagy mindkét fél számára pozitív lehet (facilitáció) (Bertness és Callaway 1994, Callaway és Walker 1997). Ezt nagyon gyakran vízhiány esetén bizonyították (Brooker és Callaghan 1998).

A mi kutatásunk támogatja ezt az elméletet, hiszen megfigyelhettük a *Brachypodium* facilitáló hatását három célfaj (*Hieracium*, *Picris*, *Xeranthemum*) csírázási arányának esetében is száraz körülmények között, magas denzitásban.

Denzitás

Egy korábbi, szintén mag-mag interakciót vizsgáló kutatás kimutatta, hogy a magvak denzitása negatívan hatott a szomszédos magvak csírázási arányára, míg a csírázási sebességet nem befolyásolta szignifikánsan (Tielbörger és Prasse 2009). Épp ezért mi is azt feltételeztük, hogy a szomszédos magvak sűrűségétől függően csökken célfajaink csírázási aránya. Eredményeink igazodnak az idézett kutatás következtetéseivel: a csírázási sebességre csak kevésbé hatott (csak a *Xeranthemum* esetében találtunk szignifikáns hatást), míg a csírázási arányra vagy főhatásként vagy interakcióban más tényezőkkel szignifikáns befolyásoló tényezőnek bizonyult a denzitás.

Érdekes eredmény, hogy nem csak negatív, de pozitív denzitáshatást is ki tudtunk mutatni több esetben. Pozitív denzitáshatás során a magas számban (30 mag) jelenlevő magkompetitor kedvezőbben befolyásolta a célfaj csírázási sebességét és/vagy arányát az

alacsony denzitással (10 mag) szemben. Jellegzetesen pozitív denzitáshatást előidéző faj volt a *Brachypodium pinnatum*, mely magas denzitásban és száraz körülmények között a *Hieracium*, a *Picris* és a *Xeranthemum* csírázási arányára volt serkentő hatással, bár csírázási idejüket lényegesen meghosszabbította. Ebből arra következtettünk, hogy nem a *Brachypodium* magvak, hanem a kísérlet során kibújt csíranövények jelenléte hatott serkentően a célfajok csírázási arányára. Nem tudjuk biztosan, hogy miért, de feltételezzük, hogy a *Brachypodium* csíranövények egy nedves, páradúst léggört hoztak létre a Petri-csészékben, ezáltal nedvességet juttatva a szomszédos magvak számára is.

A negatív denzitáshatás a növény-növény interakciók esetén egy sokkal általánosabb jelenség (Palmbled 1968, Linhart 1976, Goldberg és mtsai. 2001). A negatív denzitáshatás következtében a magvakban másodlagos dormancia indukálódhat. Ez egy kompetíció-elkerülő stratégia, hisz azáltal, hogy a mag következő évre halasztja a csírázását, megmenekül az aktuális év jelentős kompetíciós nyomásától (Tielbörger és Prasse 2009). Nilsson és mtsai (1994) bizonyították, hogy a magvak csírázásának halasztása egy következő vegetációs periódusra előnyös az anyanövény számára még akkor is, ha a magvak túlélési esélye alacsony.

Kísérletünkben a *Daucus* csírázásgátló hatása magas denzitásban és forráshiányos környezetben érvényesült két célfaj társaságában is (*Hieracium*, *Centaurea jacea*). Ugyancsak a *Daucus* jelentősen késleltette a *Picris* csírázási idejét. A vadmuromok magáztatéka erősen allelopatikus hatású, gátolja a szomszédos magvak gyököcskéjének és hipokotiljának növekedését (Jasicka-Misiak és mtsai. 2005).

Magkompetítor kiléte

A kompetítor kiléte az alacsony magtömegű célfajokra hatott szignifikánsan a csírázási arány sikerességét illetően (*Hieracium* és *Picris*) és három fajnál a csírázás sebességére vonatkozóan (*Hieracium*, *Picris* és *Centaurea*): különböző kompetítorok eltérően befolyásolták a csírázást. Igenis számít, hogy milyen magkompetítor társaságában csírázik egy faj. Kutatunk fajai magméret és rendszertani hovatartozásuk szerint választottuk ki, de a statisztikai elemzés során kiderült, hogy sem a kompetítor fajok magmérete, sem rendszertani hovatartozása nem befolyásolta szignifikánsan az eredményeket, ezért ezeket kivettük az elemzésből. Ezzel szemben, a célfajok magméretével több eredményt is magyarázni tudunk.

Magméret

A magméret egy jól tesztelhető csírázást befolyásoló tényező. Különböző stratégiákat alkalmazva a (kis magvak általában hosszabb ideig maradnak a talaj magbankjában, míg a

nagyméretűek kicsíráznak (Verdú és Traveset 2005) tökéletesítik a túlélési esélyeiket. A csírázási arány és a csíranövények túlélési esélye összefügg a mag méretével (Harper 1977). Láthattuk, hogy nedves körülmények között a magkompetítor nélkül (kontroll) csírázott kisebb tömegű magvak (*Hieracium*, *Picris*, *Centaurea jacea* 5., 6., 7. ábrák) csírázási sebessége nagyobb (~ 5 nap), mint a nagy tömegű kontroll csoportos *Xeranthemum*é, (6, nap, 8. ábra). Számukra a kevésbé nedves közeg is megfelelő volt a csírázás beindulásához. A nagy tömegű célfajok vastagabb maghéjjal rendelkeznek, számukra az imbibícióhoz is nagyobb mennyiségű felvehető vízre van szükség. Szintén láthattuk (2. táblázat), hogy a kis tömegű magvak (*Hieracium*, *Picris*) csírázását szignifikánsan befolyásolja a kompetítor jelenléte, míg a nagyobb magtömegű célfajok magvaira nem hat a magkompetítor kiléte.

Következtetések

Hogy milyen tehát a jó szomszéd? Optimális körülmények között (nedves közegben) nem hat a szomszédos magvak csírázására, magas denzitásban, forráshiányos közegben pedig facilitátorként segíti azok csírázását. Kutatásunkban jó szomszédnak bizonyult a *Brachypodium pinnatum*, mely, bár késleltette a célfajok csírázásának sebességét, a körülményekre való tekintettel (magas denzitású kompetítor, forráshiányos közeg) növelte annak arányát. Rossz szomszéd volt a vadmurok (*Daucus carota*), allelopatikus anyagaival eredményesen hátráltatott két szomszédos fajt a csírázásban.

Felhasznált irodalom

Batlla, D., & Benech-Arnold, R. L. (2010). Predicting changes in dormancy level in natural seed soil banks. *Plant molecular biology*, 73(1-2), 3-13.

Bertness, M. D., & Callaway, R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(5), 191-193.

Brooker, R. W., & Callaghan, T. V. (1998). The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos*, 196-207.

Callaway, R. M., & King, L. (1996). Oxygenation of the soil rhizosphere by *Typha latifolia* and its facilitative effects on other species. *Ecology*, 77, 1189-1195.

Callaway, R. M., & Walker, L. R. (1997). Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78(7), 1958-1965.

- Dudley, S. A., & File, A. L. (2007). Kin recognition in an annual plant. *Biology Letters*, 3(4), 435-438.
- Ellis, R. H., & Roberts, E. H. (1981). The quantification of ageing and survival in orthodox seeds. *Seed Science and Technology (Netherlands)*.
- Finch-Savage, W. E., & Leubner-Metzger, G. (2006). Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*, 171(3), 501-523.
- Fodorpataki László, Szígyártó Lídia, *A növények ökofiziológiájának alapjai*, második kiadás, Kolozsvár, Kriterion Kiadó, 2013
- Footitt, S., Douterelo-Soler, I., Clay, H., & Finch-Savage, W. E. (2011). Dormancy cycling in *Arabidopsis* seeds is controlled by seasonally distinct hormone-signaling pathways. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(50), 20236-20241.
- Fowler, N. L. (1984). The role of germination date, spatial arrangement, and neighbourhood effects in competitive interactions in *Linum*. *The Journal of Ecology*, 307-318.
- Gagliano, M., Renton, M., Duvdevani, N., Timmins, M., & Mancuso, S. (2012). Out of sight but not out of mind: alternative means of communication in plants. *PLoS One*, 7(5), e37382.
- Goldberg, D. E., Turkington, R., Olsvig-Whittaker, L., & Dyer, A. R. (2001). Density dependence in an annual plant community: variation among life history stages. *Ecological Monographs*, 71(3), 423-446.
- Harper, J. L., & Harper, J. L. (1977). *Population biology of plants* (Vol. 892). London: Academic press.
- Jasicka-Misiak, I., Wieczorek, P. P., & Kafarski, P. (2005). Crotonic acid as a bioactive factor in carrot seeds (*Daucus carota* L.). *Phytochemistry*, 66(12), 1485-1491.
- Kalisz, S. (1989). Fitness consequences of mating system, seed weight, and emergence date in a winter annual, *Collinsia verna*. *Evolution*, 1263-1272.
- Karban, R., Baldwin, I. T., Baxter, K. J., Laue, G., & Felton, G. W. (2000). Communication between plants: induced resistance in wild tobacco plants following clipping of neighboring sagebrush. *Oecologia*, 125(1), 66-71.
- Krock, B., Schmidt, S., Hertweck, C., & Baldwin, I. T. (2002). Vegetation-derived abscisic acid and four terpenes enforce dormancy in seeds of the post-fire annual, *Nicotiana attenuata*. *Seed Science Research*, 12(04), 239-252.

- Kushima, M., Kakuta, H., Kosemura, S., Yamamura, S., Yamada, K., Yokotani-Tomita, K., & Hasegawa, K. (1998). An allelopathic substance exuded from germinating watermelon seeds. *Plant growth regulation*, 25(1), 1-4.
- Linhart, Y. B. (1976). Density-dependent seed germination strategies in colonizing versus non-colonizing plant species. *The Journal of Ecology*, 375-380.
- Linkies, A., & Leubner-Metzger, G. (2012). Beyond gibberellins and abscisic acid: how ethylene and jasmonates control seed germination. *Plant cell reports*, 31(2), 253-270.
- Long, R. L., Panetta, F. D., Steadman, K. J., Probert, R., Bekker, R. M., Brooks, S., & Adkins, S. W. (2008). Seed persistence in the field may be predicted by laboratory-controlled aging. *Weed Science*, 56(4), 523-528.
- Long, R. L., Gorecki, M. J., Renton, M., Scott, J. K., Colville, L., Goggin, D. E., ... & Finch-Savage, W. E. (2015). The ecophysiology of seed persistence: a mechanistic view of the journey to germination or demise. *Biological Reviews*, 90(1), 31-59.
- Michel, B. E., & Kaufmann, M. R. (1973). The osmotic potential of polyethylene glycol 6000. *Plant physiology*, 51(5), 914-916.
- Miller, T. E., Winn, A. A., & Schemske, D. W. (1994). The effects of density and spatial distribution on selection for emergence time in *Prunella vulgaris* (Lamiaceae). *American Journal of Botany*, 1-6.
- Nilsson, P., Fagerström, T., Tuomi, J., & Åström, M. (1994). Does seed dormancy benefit the mother plant by reducing sib competition?. *Evolutionary Ecology*, 8(4), 422-430.
- Ooi, M. K., Auld, T. D., & Whelan, R. J. (2007). Distinguishing between persistence and dormancy in soil seed banks of three shrub species from fire-prone southeastern Australia. *Journal of Vegetation Science*, 18(3), 405-412.
- Palmblad, I. G. (1968). Competition in experimental populations of weeds with emphasis on the regulation of population size. *Ecology*, 49(1), 26-34.
- Rice, K. J. (1990). Reproductive hierarchies in *Erodium*: effects of variation in plant density and rainfall distribution. *Ecology*, 71(4), 1316-1322.
- Rowse, H. R., & Finch-Savage, W. E. (2003). Hydrothermal threshold models can describe the germination response of carrot (*Daucus carota*) and onion (*Allium cepa*) seed populations across both sub-and supra-optimal temperatures. *New Phytologist*, 158(1), 101-108.

- Seiwa, K. (2000). Effects of seed size and emergence time on tree seedling establishment: importance of developmental constraints. *Oecologia*, *123*(2), 208-215.
- Tielbörger, K., & Kadmon, R. (2000). Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology*, *81*(6), 1544-1553.
- Tielbörger, K., & Prasse, R. (2009). Do seeds sense each other? Testing for density-dependent germination in desert perennial plants. *Oikos*, *118*(5), 792-800.
- Yamada, K., Anai, T., & Hasegawa, K. (1995). Lepidimoide, an allelopathic substance in the exudates from germinated seeds. *Phytochemistry*, *39*(5), 1031-1032.
- Verdú, M., & Traveset, A. (2005). Early emergence enhances plant fitness: a phylogenetically controlled meta-analysis. *Ecology*, *86*(6), 1385-1394.
- Walker, L. R., & Vitousek, P. M. (1991). An invader alters germination and growth of native dominant tree in Hawai'i. *Ecology*, *72*(4), 1449-1455.
- Walters, C., Hill, L. M., & Wheeler, L. J. (2005). Dying while Dry: Kinetics and Mechanisms of Deterioration in Desiccated Organisms¹. *Integrative and Comparative Biology*, *45*(5), 751-758.
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A., & Wright, I. J. (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual review of ecology and systematics*, *33*(1), 125-159.