

**PÉCSI TUDOMÁNYEGYETEM**

Biológiai és Sportbiológiai Doktori Iskola

**A kromoszómaszám hatása a növényi inváziókra a magas  
aranyvessző (*Solidago gigantea*) példáján**

**PhD értekezés**

**Nagy Dávid**

**PÉCS, 2018**

# PÉCSI TUDOMÁNYEGYETEM

Biológiai és Sportbiológiai Doktori Iskola

## **A kromoszómaszám hatása a növényi inváziókra a magas aranyvessző (*Solidago gigantea*) példáján**

**PhD értekezés**

**Nagy Dávid**

Témavezető:

**Dr. Pál Róbert**

PhD, habil.

Témavezető aláírása

Iskolavezető aláírása



PÉCS, 2018

*„Sit for a while, why rush? The beauty is all around. The red sky of the morning, the different colours of the landscape, the freshness of the breeze. So sit for a while and rest with the spirit of the land.”*

*/Daniel Goldenlöv/*

# Tartalomjegyzék

Rövidítések jegyzéke eredeti és magyar nyelven, megjelenésük sorrendjében .....	7
<b>1. Bevezetés .....</b>	<b>8</b>
<b>2. Szakirodalmi áttekintés .....</b>	<b>9</b>
2.1. Biológiai inváziók.....	9
2.1.1. Az invázióhoz kapcsolódó fogalmak rövid áttekintése .....	9
2.1.2. Az biológiai inváziók alaptulajdonságai.....	10
2.1.3. Az invazív növényfajok és az általuk kifejtett hatások.....	11
2.1.4. Az invazív növények és kártevőik kapcsolata .....	12
2.2. Az inváziós folyamatok genetikai háttere .....	13
2.2.1. Az ökológiai kutatások genetikai vizsgálati módszerei .....	13
2.2.2. Az növényi inváziók populációgenetikai kérdései .....	15
2.2.3. A ploidia szerepe a növényi invázióban .....	16
2.3. A vizsgált növényfaj .....	18
2.3.1. A <i>Solidago</i> nemzetség jellemzése.....	18
2.3.2. A <i>Solidago gigantea</i> Ait. Jellemzése .....	19
2.3.3. A herbivór hatások a <i>Solidago gigantea</i> -ra nézve .....	21
2.3.4. A <i>Solidago gigantea</i> -val kapcsolatos korábbi genetikai vizsgálatok .....	22
2.3.5. Ploidizáció hatása a <i>Solidago gigantea</i> terjedésére .....	23
<b>3. Célkitűzések .....</b>	<b>26</b>
<b>4. Anyag és módszer .....</b>	<b>28</b>
4.1. A vizsgált geo-citotípusok növényközösségekre gyakorolt hatásai .....	28
4.1.1. Kísérleti területek és módszerek .....	28
4.1.2. A növényközösségekre gyakorolt hatások statisztikai analízise .....	30
4.2. A vizsgált geo-citotípusok genetikai és ökológiai vizsgálata .....	30
4.2.1. Mintagyűjtés és a vizsgálatok előkészítése .....	30
4.2.2. A ploidia meghatározása .....	31

4.2.3. Genetikai analízisek .....	32
4.2.4. Genetikai diverzitás és struktúra meghatározása .....	34
4.2.5. A geo-citotípusok genetikai elkülönülése .....	36
4.2.6. A geo-citotípusok ökológiai különbségei .....	36
4.2.7. A terepi vizsgálatok statisztikai analízisei .....	39
<b>5. Eredmények .....</b>	<b>41</b>
5.1. A vizsgált geo-citotípusok növényközösségekre gyakorolt hatásai .....	41
5.1.1. A geo-citotípusok fajszintű hatásai .....	41
5.1.2. A geo-citotípusok denzitásának hatásai .....	42
5.2. A vizsgált geo-citotípusok genetikai és ökológiai összehasonlítása .....	46
5.2.1. Ploidia vizsgálat eredményei .....	46
5.2.2. Alkalmazott genetikai módszerek összehasonlítása .....	46
5.2.3. A vizsgált geo-citotípusok genetikai diverzitása .....	46
5.2.4. A vizsgált geo-citotípusok genetikai struktúrája .....	48
5.2.5. A vizsgált geo-citotípusok genetikai elkülönülése .....	51
5.2.6. A vizsgált geo-citotípusok ökológiai elkülönülése .....	51
<b>6. Eredmények értékelése .....</b>	<b>56</b>
6.1. A vizsgált geo-citotípusok növényközösségekre gyakorolt hatásai .....	56
6.1.1. A geo-citotípusok fajszintű hatásai .....	56
6.1.2. A geo-citotípusok denzitásának hatásai .....	57
6.2. A vizsgált geo-citotípusok genetikai és ökológiai összehasonlítása .....	58
6.2.1. Alkalmazott genetikai módszerek összehasonlítása .....	58
6.2.2. A vizsgált geo-citotípusok genetikai diverzitása .....	59
6.2.3. A vizsgált geo-citotípusok genetikai elkülönülése .....	60
6.2.4. Az ökológiai különbségek környezeti és életszakaszbeli függése .....	61
6.2.5. Az EICA hipotézis szerepe a <i>S. gigantea</i> inváziójában .....	62
6.2.6. A ploidia hatása az invázióképességre .....	64
<b>7. Összefoglalás .....</b>	<b>66</b>
<b>8. Summary .....</b>	<b>68</b>
<b>9. Köszönetnyilvánítás .....</b>	<b>70</b>
<b>10. Irodalomjegyzék .....</b>	<b>71</b>

<b>11. Saját publikációk jegyzéke .....</b>	<b>86</b>
11.1. A PhD dolgozat témájához kapcsolódó publikációk .....	86
11.1.1. A dolgozat témájához kapcsolódó folyóirat publikációk .....	86
11.1.2. A dolgozat témájához kapcsolódó konferenciárészvételek .....	86
11.2. Egyéb publikációk .....	87
11.2.1. Egyéb folyóirat publikációk .....	87
11.2.2. Egyéb konferenciárészvételek .....	88
<b>12. Mellékletek .....</b>	<b>89</b>
12.1 Nem kísérletes terepi vizsgálataink fajlistái .....	89
11.1.1. A hexaploid, észak-amerikai felvételezéseink honos fajlistája .....	89
11.1.2. A hexaploid, észak-amerikai felvételezéseink idegenhonos fajlistája .....	91
11.1.3. A tetraploid, magyarországi felvételezéseink honos fajlistája .....	92
11.1.4. A tetraploid, magyarországi felvételezéseink idegenhonos fajlistája .....	95
<b>Doktori értekezés benyújtása és nyilatkozat a dolgozat eredetiségéről .....</b>	<b>96</b>

# Rövidítések jegyzéke eredeti és magyar nyelven, megjelenésük sorrendjében

ERH - Enemy Release Hypothesis – A Természetes Ellenségektől Való Megszabadulás Hipotézise

EICA - Evolution of Increased Competitive Ability – A Fokozott Kompetíciós Képesség Evolúciója Hipotézis

RAPD - Random Amplified Polymorphic DNA – Random Sokszorosított Polimorfikus DNS Technika

AFLP - Amplified Fragment Length Polymorphism – Sokszorosított Fragmenthossz Polimorfizmus Technika

ITS – Internal Transcribed Spacer – Közbülső Átírózó Spacer

$H_e$  - Expected Heterozigózia – Várt Heterozigótaság

$A_R$  – Allelic Richness - Allélgazdagság

$F_{ST}$  - Fixation index – Fixációs Index

$\rho_{ST}$  – Modified Fixation Index – Módosított Fixációs Index

PCoA – Principal Coordinates Analysis – Főkoordináta Analízis

# 1. Bevezetés

Az elmúlt évtizedek ökológiai szélsőségei rámutattak közvetlen környezetünk és természeti értékeink védelmének szükségességére. Ennek fontos alappillére a biodiverzitást csökkentő tényezők alaposabb megértése, melyek közül az egyik legfőbb gondot az őshonos fajok kiszorításával, a patogének terjesztésével és a populációk genetikai szennyezésével a biológiai inváziók okozzák. Abból a célból, hogy pontosabban megismerhessük milyen tényezők játszanak szerepet a fenti fajok sikerességének hátterében, több szinten, már nem csak ökológiai, hanem genetikai szempontból is érdemes megvizsgálni az inváziók okait. Az invázióbiológiai kutatások egyik sarkalatos és egyre inkább teret hódító aspektusa az invazív fajok transzkontinentális léptékű megfigyelése. Az invazív fajok terjedése azonban sokszor nem csak belső képességeik miatt valósul meg, hanem az új biotikus és abiotikus környezeti tényezők is befolyásolják azt. Ennek következtében a komplex módszerek alkalmazása elengedhetetlen részét képezi a modern ökológiai vizsgálatoknak.

PhD dolgozatomban a magas aranyvessző (*Solidago gigantea*) inváziós sikerességének hátterében megbúvó tényezőkkel foglalkoztam. A növény Észak-Amerikában honos, hazánkban és Európa-szerte károkat okozó, generatív és vegetatív szaporodásra képes, lágyszárú, invazív faj. Vizsgálataink alapját a magas aranyvessző eltérő ploideasintű egyedeinek erőteljes földrajzi elkülönülése képezte. Az észak-amerikai területen di-, tetra- és hexaploid citotípusai is előfordulnak a fajnak, ezzel szemben európai környezetében a tetraploidok uralkodnak. Arra a kérdésre kerestünk választ, hogy a magas aranyvessző magasabb kromoszómaszáma egyértelmű inváziós előnnyel jár-e, mint azt a korábbi kutatások más fajok esetében már kimutatták. Disszertációmban megvizsgáltuk a honos/hexaploid és invazív/tetraploid egyedek genetikai elkülönülésének mértékét és ennek hatását a két geo-citotípus teljesítményére az előzőnlött területen. Ráadásul annak érdekében, hogy még részletesebb képet kaphassunk a két területen fennálló kompetíciós viszonyok mértékéről, felmértük a két geo-citotípus saját környezetére gyakorolt hatását.



## 2. Irodalmi áttekintés

### 2.1. Biológiai inváziók

#### 2.1.1. Az invázióhoz kapcsolódó fogalmak rövid áttekintése

A természettudományos kutatások esetében egyre erőteljesebb felhangot kap az egyedek életközösségekben betöltött szerepének vizsgálata mellett azok eredete is. Ez alapján a fajokat két nagyobb halmazba, az őshonos és idegenhonos kategóriába sorolhatjuk. Az őshonosság kérdésének pontos tisztázása a mai napig megosztja a biológusokat, így tökéletes definíció sem létezik, azonban mind a hazai, mind nemzetközi szinten jelentős a témával foglalkozó tanulmányok száma (Terpó 1983; Pyšek és mtsai. 1995; Richardson és mtsai. 2000). A fogalmat például hazánkban a 1996. évi 53. törvény jól definiálja: “Őshonosak mindazok a vadon élő szervezetek, amelyek az utolsó két évezred óta a Kárpát-medence természetföldrajzi régiójában – nem behurcolás vagy betelepítés eredményeként – élnek, illetve éltek. Ezek alapján, minden olyan faj, amely nem felel meg a fenti kritériumoknak, azonban még nem invazív, idegenhonosnak tekinthető (Terpó 1983). Az idegenhonos fajok további csoportokba oszthatóak a felosztásra használt kritériumrendszer alapján. Terpó (1983) csoportosítása szerint az adventív fajok magyar flórában más területekről, elsősorban az emberi tevékenység következtében – általában új kontinensről – bejutott fajok. Míg az invazív fajok vagy özönfajok olyan adventív fajok, amelyek jelentős környezet átalakító képességgel rendelkeznek. Dolgozatomban az utóbbi jelenséggel foglalkoztam részletesebben.

Az invázió szó az emberek többsége számára a katonai megszállással egyenlő fogalom, ami nem is áll olyannyira messze a valóságtól. A szó eredete a latin *invado* igéből származik, aminek jelentése: beront, behatol valahová. Az invazív szót biológiai értelemben is alkalmazzuk, „*az inváziós fajok olyan nem őshonos fajok, amelyeknek elterjedési területe és populációmérete a számukra megfelelő élőhelyeken, adott területen, adott tér- és időskálán monoton módon növekszik*” (Botta-Dukát és mtsai. 2004). Ezen fajok nevezéktanában igen diverz, hazánkban legtöbbször özönfajokként vagy inváziós fajokként utalnak rájuk Botta-Dukát és mtsai. (2004) ajánlása alapján. Disszertációmiban azonban minden esetben az invazív (*invasive*) kifejezést alkalmaztam az egyes élőlénycsoportok, fajok, populációk stb. említésekor. Az inváziós (*invasional*) kifejezést ezzel szemben elsősorban fogalmak és hipotézisek esetében alkalmaztam, a nemzetközi nevezéktanhoz alkalmazkodva.

### 2.1.2. Az biológiai inváziók alaptulajdonságai

Az élőlények terjedését gátolják a különféle földrajzi és ökológiai akadályok (barrierék). Az akadályok általában olyan területek, amelyen az adott élőlény nem képes áthatolni, vagy ahol az élőlény nem képes életben maradni az átjutáshoz szükséges ideig. Ez a barrier lehet egy nagyobb folyó, egy hegység vagy akár egy óceán. Amennyiben az adott faj legyőzi ezeket az akadályokat, akkor képes lehet az új területen elszaporodni, akár invazívvá válni és károkat okozni. Az invazív fajok jelentős segítséget kaptak és kapnak az emberektől az akadályok leküzdéséhez, így fontos szerepünk van elterjesztésükben és megtelepedésük elősegítésében (Botta-Dukát és mtsai. 2007). Ahogy egyre könnyebb eljutni a világ egyik végéből a másikba, úgy egyre több élőlényt szakítunk ki saját környezetéből, akarva vagy akaratlanul.

De miért is foglalkozunk az invazív fajokkal? Ezek a fajok képesek az őshonos fajokat kiszorítani és ez által természetvédelmi, gazdasági és egyéb károkat okozni. Legjelentősebb természetvédelmi kártételük a biodiverzitás csökkentése, amivel közvetlenül akár egyes fajok kihalását okozhatják (Olden és Poff 2004), ráadásul az őshonos, közelrokon fajokkal történő hibridizációjukkal rokonaik fennmaradását is veszélyeztetik (Ayres és mtsai. 2004). A felsorolt okok miatt már 1997-ben a Föld biodiverzitását fenyegető legfontosabb tényezők közül, a klímaváltozás után, a második helyen említették a biológiai inváziót (Wilson 1997). Elengedhetetlen megjegyezni azonban, hogy az invázió nem csak a természetvédelem szempontjából kiemelten fontos, hanem gazdasági szempontból is. Ez a negatív befolyás legtöbb esetben a mezőgazdaságot vagy erdőgazdálkodást érinti, viszont egyes esetekben az ipari termelést is korlátozzák, sőt a turisztikai, rekreációs tevékenységet is akadályozzák (Simberloff 2001). Az invazív fajok által kifejtett káros hatások együttesen jelentős mértékű anyagi ráfordítással járnak. Pimentel és mtsai. (2005) szerint az Egyesült Államoknak évi 138 milliárd dollárjába kerül az özönfajok kezelése és kártételük orvoslása. Nem elhanyagolható az invazív fajok emberi egészségre gyakorolt hatása sem. Elég, ha csak a hazánkban problémás parlagfűvet (*Ambrosia artemisiifolia*) vagy éppen a terjedőben lévő komoly betegségeket is terjesztő koreai szúnyogot (*Aedes koreicus*) említjük (Kurucz és mtsai. 2016). A felsoroltak miatt tehát fontos feladatunk az invazív fajok terjedésének meggátolása, amihez elengedhetetlen az érintett élőlények viselkedésének alapos megismerése.

### 2.1.3. Az invazív növényfajok és az általuk kifejtett hatások

A szakirodalmat olvasva az lehet az érzésünk, hogy a legtöbb invazív növény a zárwatermők csoportjából kerül ki, azonban ezt inkább a magasabb taxonómiai kategóriába tartozó fajok iránti preferencia megnyilvánulásaként célszerű értelmezni. Invazív növényfajok ugyanúgy kerülhetnek ki a nyitwatermők, a harasztok, a mohák vagy akár az algák közül is (Richardson és Rejmánek 2004; Murakami és mtsai. 2007; Essl és mtsai. 2013). Természetesen megjelenésük, méreteik, valamint általánosan nagyobb, ökoszisztémát befolyásoló erejük miatt hangsúlyosabb a zárwatermők figyelembevétel. A zárwatermőkön belül az invazív fajok nagy része az *Asteraceae*, a *Poaceae*, a *Cruciferae* és az *Amaranthaceae* család tagjai közül kerül ki (Pyšek és mtsai. 1995). Az említett taxonok a zárwatermők egyik legváltozatosabb, leggazdagabb családjai. Fejlődéstani értelemben jelenleg is aktív változatoságot mutat (Borhidi 1998), ami közrejátszhat abban, hogy ilyen nagymértékben terjedtek el világszerte.

Az idegenhonos növényfajok, akár csak az őshonosak, befolyásolhatják az emberi egészséget, a gazdaságot, valamint azokat a honos ökoszisztémákat, amelyekben megtelepedtek. Az idegenhonos fajok nagy része az említett területekre nem fejt ki jelentős hatást, egy részük pozitív tulajdonságokkal is rendelkezhet. Az invazív fajok ezzel szemben legalább egy, de többször mindhárom fentiekben említett területet negatívan befolyásolják (Davis 2009). Az ökológiával foglalkozó kutatások elsősorban a honos ökoszisztémákra gyakorolt befolyással, valamint okaikkal foglalkoznak. Ezek az ökológiai hatások igen sokrétűek lehetnek, mint például a már említett honos populációk genetikai szennyezése, populációdinamikai folyamatok felborítása, a közösségek struktúrájának átalakítása vagy a környezet biogeokémiai viszonyainak megváltoztatása (Vitousek 1990; Pyšek és mtsai. 2012). Az invazív fajok kártételeinek következtében felborulhat a közösségekben addig fennálló egyensúly, ami a diverzitásuk csökkenésével jár.

Vilà és mtsai. (2011) meta-analízise kimutatta, hogy az invazív fajok képesek csökkenteni a honos fajok abundanciáját és diverzitását lokálisan. Powell és mtsai. (2013) kutatása felhívja a figyelmet az invazív fajok diverzitásra gyakorolt hatásának léptékfüggésére. Tanulmányuk szerint a kisléptékben megfigyelhető negatív hatások jóval kisebb mértékben tapasztalhatók, ha a kérdéskört nagyléptékben vizsgáljuk. Eredményeik túlzottan általánosító voltára már a következő évben érkezett is a válasz Stohlgren és Rejmánek (2014) tollából, akik szerint nem beszélhetünk minden esetben egyértelműen a hatások léptékfüggéséről. A bemutatott kutatások felhívják a figyelmet arra, hogy az invázióbiológiai vizsgálatok nem nélkülözhetik a globális léptékű szemléletet, amely

gondolkodásmód a mostani publikációkban és konferencia előadásokban is tükröződik. Ennek a szemléletnek köszönhetően az invazív fajok hatásait egyre több kutatás vizsgálja transzkontinentális léptékben (Hierro és mtsai. 2005). Több invazív fajról is kiderült, hogy honos ökoszisztémájukra lényegesen kisebb a szerepük, mint előzőnlött környezetükben (Kaur és mtsai. 2012, Ledger és mtsai. 2015, Pal és mtsai. 2015). Az ilyen jellegű összehasonlító vizsgálatok létjogosultsága jelentős, hiszen a fajok interakciójának biogeográfiai különbségei megvilágítják számunkra a különböző közösségek eltérő evolúciós fejlődését, aminek megértésével közelebb kerülhetünk a biológiai inváziók folyamatának alaposabb megismeréséhez.

#### **2.1.4. Az invazív növények és kártevők kapcsolata**

A biológia minden területén kiemelt figyelmet szentelnek a különböző kórokozók és kártevők vizsgálatának, így a növényi invázióbiológia sem mehet el szó nélkül az említett csoportok vizsgálatára mellett. A kórokozók általában különböző betegséget okozó ágensek, mint például a patogén vírusok, baktériumok és gombák. Kártevők ezzel szemben olyan fitofág állatfajok, amelyek a táplálkozásukkal, vagy ivadékgondozásukkal okoznak kártételt a növényeken (Ábrahám és mtsai. 2011). A fenti fogalom a növény szempontjából csoportosítja a növényeket károsító fajokat, ezzel szemben herbivór fogalma az állat oldaláról közelíti. Herbivóroknak nevezzük az összes növényfogyasztásra adaptálódott állatfajt.

A jelenkori kutatások jelentős része szerint az invazív fajok sikerességének egyik oka természetes kártevőikkel való interakciójuk. Több növényfajnál derült ki, hogy az előzőnlött területen való sikerük egyik kulcsmomentuma a honos területükön előforduló kártevők kikerülése. Az ellenségektől való megszabadulás hipotézis (Enemy Release Hypothesis, továbbiakban ERH) szerint az előzőnlött területen a honos fajokra jóval erősebb nyomás nehezedik a kártevők részéről, mint magára az invazív fajra (Keane és Crawley 2002). Ez a relatív nyomáscsökkenés hozzájárul az invazív fajok egyedszámának és elterjedésének növekedéséhez. Az ERH széleskörben alkalmazott hipotézis az invázióbiológiai kutatásokban, azonban továbbra is ellentmondások övezik, ugyanis mind a mai napig nincs egyetemes konszenzus a kérdéskör vizsgálati módszereiről (Jeschke és mtsai. 2012). A kutatási módszerek jelentős része az ERH rövidtávú hatásainak vizsgálatával foglalkozik a kártétel (mértéke, gyakorisága, diverzitása) vagy a növény teljesítménye oldaláról közelíti meg a kérdéskört (Colautti és mtsai. 2004; Chun és mtsai. 2010), miközben a hosszútávú populációdinamikai változásokat kevésbé veszik figyelembe (Allan és Crawley 2011). A fentebbi vizsgálatok sok esetben csak üvegházi körülmények között történtek, tovább

nehezítve az értékelésüket, ami miatt felértékelődik a természetes közegben történő vizsgálatok szerepe.

Az ERH szerepére visszatérve, a szakirodalomból egyértelműen látszik, hogy a természetes ellenségek jóval nagyobb mértékben preferálják a honos fajokat, mint a viszonylag frissen érkezett invazív fajokat (Agrawal és Kotanen 2003; Parker és mtsai. 2012). Ennek oka a közös evolúciós fejlődés hiányában keresendő, amely miatt az özönfajnak nem szükséges túl sok energiátallokálnia a védekezésbe vagy a toleranciába. Ezzel a felismeréssel el is jutunk az növényi invazók és kártevők kapcsolatának egyik fontos feltételezéséhez az úgynevezett EICA hipotézishez. Az EICA hipotézis (Evolution of Increased Competitive Ability - a fokozott kompetíciós képesség evolúciója) szerint az invazív fajoknak az előzőlött környezetben nincs szüksége a különböző védelmi mechanizmusaira, ezért felszabaduló forrásaikat a növekedésbeallokálhatják (Blossey és Nötzold 1995). Ennek során az invazív populációk elveszítik természetes védekezőképességüket. Rogers és Siemann (2005) finomított a hipotézisen annyiban, hogy a védekezőképesség nem tűnik el teljesen, csupán ugyanannak a fajnak az invazív ökotípusai erősebben kitettek a herbivór hatásoknak, mint honos környezetben élő társaik. Azonban az EICA hipotézis kérdése sem ilyen egyszerű, több növényfaj esetében cáfolták a jelenlétét (Callaway és Ridenour 2004; McKenney és mtsai. 2007; Zou és mtsai. 2008), míg például Felker-Quinn és mtsai. (2013) meta-analízise halványan bizonyítékot szolgáltat a védekezési mechanizmusok illetén evolúciójáról. Az invazív növények és kártevők kapcsolatának tisztázása komoly kihívást jelent az ökológiával foglalkozó kutatóknak, ugyanis egyre több tényező hatása látszik bizonyítottnak a természetes ellenálló képesség témakörében, így a téma még rengeteg felfedeznivalót tartogat a tudomány számára.

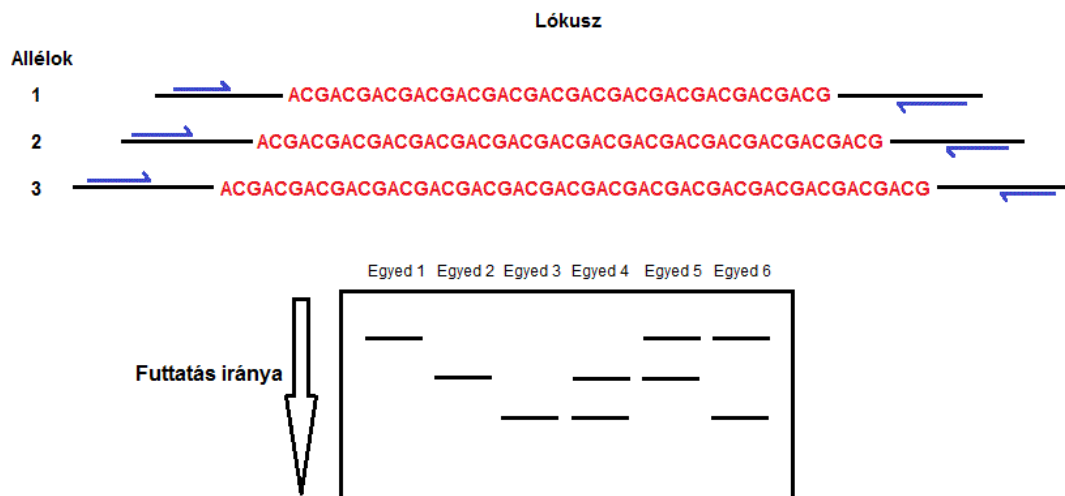
## **2.2. Az inváziós folyamatok genetikai háttere**

### **2.2.1. Az ökológiai kutatások genetikai vizsgálati módszerei**

Az utóbbi évtizedek nagyléptékű molekuláris biológiai fejlődése jelentős hatást gyakorolt az ökológiával foglalkozó kutatásokra, újfajta fegyvertárat szolgáltatva kérdéseink megválaszolásához. Az egyik legjelentősebb szerepe a populációk között fennálló genetikai kapcsolat mértékének vizsgálatában rejlik. A molekuláris biológiai módszerek segítségével leírható az egyes populációk közti génáramlás mértéke, a köztük fennálló rokonsági fok, valamint a genetikai diverzitásuk közti különbségek. A felhasználható molekuláris biológiai módszerek egyik legkézenfekvőbb technikái a szekvencián alapuló genetikai analízisek. Ezen

módszerek során specifikus és variábilis génszakaszok felsokszorosítását követően a bázissorrendjük összehasonlításával történik a vizsgálat. A különböző ITS és mitokondriális tRNS szekvenciák elemzéséből jó rálátás kapható a genetikailag és földrajzilag távolabbi populációk/taxonok, valamint az alacsonyabb rendszertani kategóriákba tartozó élőlénycsoportok kapcsolatrendszerére (Karl és mtsai. 2012; Villalobos és mtsai. 2014), azonban szűkebb térségben, a finomabb különbségek kimutatása már jóval nehezebb az említett módszerekkel.

Mint említésre került, az ökológiai kutatásokban jóval érzékenyebb módszerekre van szükség ahhoz, hogy a honos és invazív populációk közti és a bennük található különbségeket vizsgálhassuk. Ennek egyik leggyakrabban alkalmazott módszere az úgynevezett mikroszatellit fragmenthossz (SSTRs) analízis (Goldstein 1995, Slatkin 1995). A mikroszatellit a DNS-ben található rövidtagú, 2-5 bázispár hosszúságú, ismétlések (1. ábra), amelyek száma nagy mutációs hajlandóságot mutat, tehát erőteljesen polimorf, ami a DNS replikációja közben történő, szálak közötti elcsúszásnak köszönhető (Ellegren 2000).



1. ábra: Mikroszatellit allélok és detektálásuk (scoring). ACG repeat három különböző hosszúságú allélja. A kék nyilak az amplifikációhoz használt lókuszt-specifikus primereket jelölik. A detektálás illusztrálása sematikus, gél-elektroforetikus ábra segítségével mutatja be a három allélhoz kapcsolódó összes lehetséges, diploid élőlényre vonatkozó kombinációt. (Nagy Dávid ábrája)

A mikroszatellitiek vizsgálata sok előnnyel jár a különböző módszerekhez képest. PCR alapú, lókuszt specifikus (a különböző multi- lókuszt markerekhez, pl. RAPD képest), kodomináns, ami miatt a homo- és heterozigóták elkülöníthetőek, szemben az AFLP-val és RAPD-al, széles skálán - egyedtől magasabb szintekig – alkalmazhatóak. Ezen előnyeik miatt populációk elkülönítésében, genetikai diverzitásának valamint a köztük fennálló génáramlás vizsgálatában nagy segítséget jelentenek (DeWalt és mtsai. 2006, Wang és mtsai. 2006), ráadásul az eltérő ploidiászintből eredeztethető genetikai különbségek detektálására más módszerektől eltérően is tökéletesen alkalmasak.

### **2.2.2. Növényi inváziók populációgenetikai kérdései**

Egyre erőteljesebb hangsúly helyeződik a növényi inváziók genetikai hátterének kutatására, amely elsősorban az invazív populációk eredetét, valamint az előzőlött területen való terjedésük dinamikájának felderítését tűzi ki célul. A genetikai tényezők nagyban hozzájárulnak az egyes növényfajok sikerességéhez ezzel is támogatva az invázióképesség evolúciója hipotézist (Müller-Schärer és al. 2006), amely az inváziók egyik legfontosabb hajtóerejének az invazív fajok gyors evolúciós változóképességét (Rollins és mtsai. 2013) és genetikai variabilitását teszi. A magas genetikai diverzitás jó alapanyagként szolgál a további evolúciós lépéseknek, fokozva a fajok alkalmazkodóképességét, ami miatt az egyik legfontosabb tulajdonság a populációgenetikai vizsgálatok terén (Reed és Frankham 2003).

Mind a sodródás, mind a szelekció erőteljesen befolyásolhatja az invazív fajok genetikai struktúráját és ezáltal toleranciaspektrumukat és viselkedésüket. Habár a genetikai diverzitás csökkenése általánosan elfogadottnak tekinthető az invazív populációk esetében, tanulmányok bizonyítják e fajok széleskörű sikerességét az esetükben fellépő genetikai palacknyak ellenére is (Tsutsui és mtsai. 2000). Mind alacsony, mind magas genetikai diverzitás megtalálható a különböző invazív populációkban. Ez alacsony diverzitás esetében arra enged következtetni, hogy erős szelekciós hatások lokális adaptációhoz vezettek a különböző evolúciós hajtóerők révén, míg a magas diverzitás esetében bizonyos pre-adaptációs jellemzők vezethettek az invazív faj nagymértékű elterjedéséhez (Ward és al. 2008). Ráadásul a növényfajok genetikai diverzitását befolyásolja az adott faj szexuális viselkedése. A keresztbeporzó fajok magas genetikai diverzitást mutatnak populációkon belül, viszont alacsony diverzitási szintet a populációk között, míg az önporzó fajok populáción belül alacsony, populációk között magas értéket mutatnak (Hamrick és Godt 1983, 1996), amely természetesen az invazív fajok esetében is megfigyelhető.

### 2.2.3. A ploidia szerepe a növényi invázióban

A ploidia a sejtben található homológ kromoszómák számára utaló kifejezés. Ha a sejt egyetlen kromoszómakészlettel rendelkezik, akkor haploid, míg ha mindkét szülői kromoszómakészlettel, akkor diploid egyedről beszélünk. A növények egyik nagyon fontos genetikai tulajdonsága a ploidia változtatásának képessége, ami a genom sokszorozódását jelenti. A magasabbrendű állatok genomjának többszöröződésével legtöbbször életképtelen utódok jönnek létre, ezzel szemben a növényeknél ez a képesség nagyban növeli a genetikai diverzitást, evolúciós változékonyságot és ezzel együtt a sikerességét is fokozza (Madlung 2013). Az élővilágban általánosságban kétszeres kromoszómakészlettel rendelkező, úgynevezett diploid ( $2n$ ) növények fordulnak elő, de léteznek magasabb ploidijú (poliploid), például triploid ( $3n$ ), tetraploid ( $4n$ ), hexaploid ( $6n$ ) de akár többszörösen poliploid növények is. Triploid egyedek akkor jönnek létre, ha a kétszeres információjú petesejt termékenyül meg, tetraploid ha mindkét ivarsejt kétszeres információt tartalmaz, a többszörös poliploidok többszörös keresztezéssel jönnek létre. A ploiploidizálódásnak két alaptípusát különítjük el: alloploiploidizációnak nevezzük, amikor a poliploid kromoszómakészlet különböző fajoktól származik (lényegében hibrid keletkezik); és autopoliploidizációnak nevezzük, amikor a poliploid kromoszómakészlet ugyanazon faj, más egyedeitől származik.

Sok invazív faj esetében fontos tényező a kromoszómaszám megváltozása, ugyanis ennek jelentős mértékű hatásai lehetnek a fajok környezeti tűrőképességére, morfológiájára vagy éppen predátor kapcsolataira (te Beest és mtsai. 2011). A poliploidia egyik legizgalmasabb hatása az Európában honos, de Észak-Amerikában invazív útszéli imola (*Centaurea stoebe*) esetében figyelhető meg. Ennek a fajnak Euráziában kétféle ploidijú (di- és tetraploid) populációi találhatók, azonban Észak-Amerikában főként tetraploid populációi ismertek. Ennek az erős elkülönülésnek az egyik magyarázata feltehetően a növények eltérő életciklusa lehet. A diploid növények elsősorban egyéves (életében egyszer termő), míg a tetraploid növények évelő (többször termő) életformájúak (Müller 1989; Treier és mtsai. 2009; Monty és mtsai. 2010). Ez lehet a magyarázata annak, hogy a száraz Észak-Amerikai réteken a hamarabb és hosszabb ideig virágzó tetraploidok a versenyképesebbek. Az ökológiai hatások mellett az eltérő ploidiásintű egyedek morfológiailag is annyira különböznek, hogy a *C. stoebe* rendszertani értelmezését is felülvizsgálták, ma két külön alfajhoz sorolják őket (Španiel és mtsai. 2008; Mráz és mtsai. 2011).

Az említett fajokon kívül még számos faj esetében mutatták ki a poliploidia szerepét az invazív vá válásban. Ilyenek például a *Lythrum salicaria* (Kubátová és mtsai. 2008), a *Hedera helix* (diploid) és *Hedera hibernica* (tetraploid) (Green és mtsai. 2012) vagy például



egy invazív faj a *Triadica sebifera* (DeWalt és mtsai. 2006). Az eddig tárgyalt tendencia miatt a növényi invázióbiológia egyik fontos alaphipotézisévé vált, hogy a magasabb ploidióval rendelkező, ám ugyanazon faj egyedei jóval sikeresebb invazív fajokká válhatnak, mint normál ploidiaszintű társaik (Pandit és mtsai. 2014).

A ploidia ezenkívül jelentős hatással van a növényi kártevőkkel szembeni reakcióra is. Halverson és mtsai. (2008) eredményei a *Solidago altissima* három különböző (di-tetra- és hexaploid) citotípusával és öt különböző herbivór rovarral végzett vizsgálatai kimutatták, hogy a különböző rovarfajok, eltérő citotípusokat preferáltak. A hivatkozott publikációban kimutatták, hogy a herbivórok általánosan nem részesítik előnyben a faj egy bizonyos citotípusát a többivel szemben. Ezzel szemben, Münzbergová (2006) kutatásában az *Aster amellus* esetében a többszörösen poliploid egyedeket (hexaploid) érte nagyobb herbivór kár a tetraploidokkal szemben, azonban a ploidia mellett az termőhelyi viszonyok és a populációméret is jelentős befolyásoló szereppel bírnak. Meyerson és mtsai. (2016) vizsgálatai során a tetraploid, *Phragmites australis* egyedeket érintette kevésbé a herbivór hatás a magasabb ploidiójú, oktoploid egyedekkel szemben. Azonban emellett kimutatták, hogy a kísérletben résztvevő egyedek származása az eltérő szélességi körökből, szintén szignifikáns hatással rendelkezik. A fentebb említett vizsgálatokból tisztán látszik, hogy nem csak az egyedek ploidiója, hanem földrajzi elterjedése és élőhelyi körülményei is erőteljesen hatnak a herbivórokkal szembeni reakcióra.

Az életformában és a herbivór reakcióban bekövetkező változásokon kívül más fontos szerepe is van a genom megsokszorozódásának, jelentős mértékben befolyásolja a fajok genetikai diverzitását. Az invazív fajok kromoszómáinak sokszorozódása általában pozitívan befolyásolja a genetikai diverzitást az allélok számának emelésével és a heterozigócia mértékének növelésével (Marrs és mtsai. 2006), ami különösen jelentős az allopoliploid egyedek létrejöttékor. Ez a diverzitásemelkedés fokozza kolonizációs képességüket, valamint későbbi sikerüket (Mayrose és mtsai. 2011; Rosche és mtsai. 2016). A ploidizáció hatása a genetikai diverzitásra ennek ellenére sem teljesen tisztázott. Gyakran előforduló jelenség a poliploid vonalak esetében felmerülő változás a szexuális/aszexuális szaporodás arányában, ami történhet az apomixis (magképzés, megtermékenyítés nélkül) (Verduijn és mtsai. 2004) vagy a klonális szaporodás irányába való eltolódással (Schlaepfer és mtsai. 2010). A gyors klonális terjedés gyökérrel vagy hajtással az invazív fajok terjedésének fontos faktora. Ez a képesség azonban a populációk genetikai struktúrájára is rányomja a bélyegét. A klonalitás az esetek nagy százalékában jelentősen csökkenti a populációk genetikai diverzitását (Cosendai és mtsai. 2013; Liu és mtsai. 2015), míg extrém esetben akár a diverzitás teljes

hiányáról is beszélhetünk. Felmerülhet a kérdés, hogy ebben az esetben miért „éri meg” az invazív fajnak poliploiddá és ezzel együtt klonálisan terjedővé válnia. A válasz egyszerű, hiszen ilyenkor a különböző környezeti feltételekhez való alkalmazkodás képessége a klonális fajok esetében feltehetően inkább a nagykapacitású fenotipikus plaszticitásból és a rametek (klónok) együttműködéséből ered, mint a genetikai diverzitásra gyakorolt lokális szelekciós hatásokból.

A fentiekből látható, hogy a ploidia milyen jelentős befolyásoló szereppel rendelkezik a fajok belső tulajdonságaira, biotikus és abiotikus tényezőkre adott válaszára és ezáltal a környezeti feltételekhez való alkalmazkodására, ami miatt az egyik legfontosabb tényező az invazív fajok kutatásában.

## **2.3. A vizsgált növényfaj**

### **2.3.1. A *Solidago* nemzetség jellemzése**

A *Solidago gigantea* Ait. az *Asteraceae* (*Compositae*) család tagja, amely a világon az egyik legtöbb özönfajt adó család. A családon belül a *Solidago* genusba tartozik. A körülbelül 100 fajt tartalmazó nemzetség holarktikus elterjedésű, legtöbb faja Észak-Amerikában honos, Euráziában csak hat-tíz faja, míg Magyarországon csupán egyetlen fajuk (*Solidago virgaurea*) számít őshonosnak (Semple és Cook 2006). Ezzel szemben Európában több fajuk idegenhonos, mint például a *S. canadensis*, *S. altissima*, *S. garaminifolia* vagy éppen a disszertációm tesztalánya a *S. gigantea* (Weber 2001, Weber és Jakobs 2005). A pontos fajszámok meghatározása azonban különösen nehézkes a genuson belül fellépő erőteljes hibridizáció miatt (Pliszko 2015; Gudžinskas és Žalneravičius 2016). A genus fajai földről felemelkedő hajtással rendelkeznek, ezek mérete 5-200 cm között változik. Élő fajok, a földben áttelelő rizómát képeznek, ami egyes fajok klonális terjedését segíti. Jellemző a hajtás szőrözöttsége, ennek léte-nemléte faji szintű elkülönítő bélyeg (például a kanadai és magas aranyvessző között). Szaporító képleteik a jellegzetes kétivarú, fészkes virágzat, amelyben csöves és nyelvű virágok egyaránt megtalálhatóak. Fészkes virágzatai hajtásvégi bugába rendeződnek. Termése bóbítás kaszat (Ujvárosi 1973; Simon 2000; Botta-Dukát és Dancza 2004).

Elterjedésük honos környezetükben általánosnak mondható, utak mentén, legelőkön, ártereken, ráadásul egyes gyomtársulásokban is megtalálhatóak, mely a nemzetség széles térhódítására utal. Felhasználásuk többértű, egyes területeken kerti dísnövényként ültetik különböző fajait. Gyógynövényként is ismeretesek, általában húgyúti, reumás (köszvény),

megfázásos betegségek kezelésére használják virágos hajtásait (nálunk a honos közönséges aranyvesszőt, az invazív magas és kanadai aranyvesszőt egyaránt). E hatásokat a magas antimikrobiális és antimutagenikus hatóanyagaiknak köszönhetik (Kołodziej és mtsai. 2011). Ezenkívül méhészek kedvelt célpontjai, valamint a gumiiparban is felhasználták az 1900-as évek első felében, például a Ford T modell első abroncsainak készítésekor az egyik honos aranyvessző faj levelének kivonatát is felhasználták (Time Magazine 1929).

### 2.3.2. A *Solidago gigantea* Ait. jellemzése

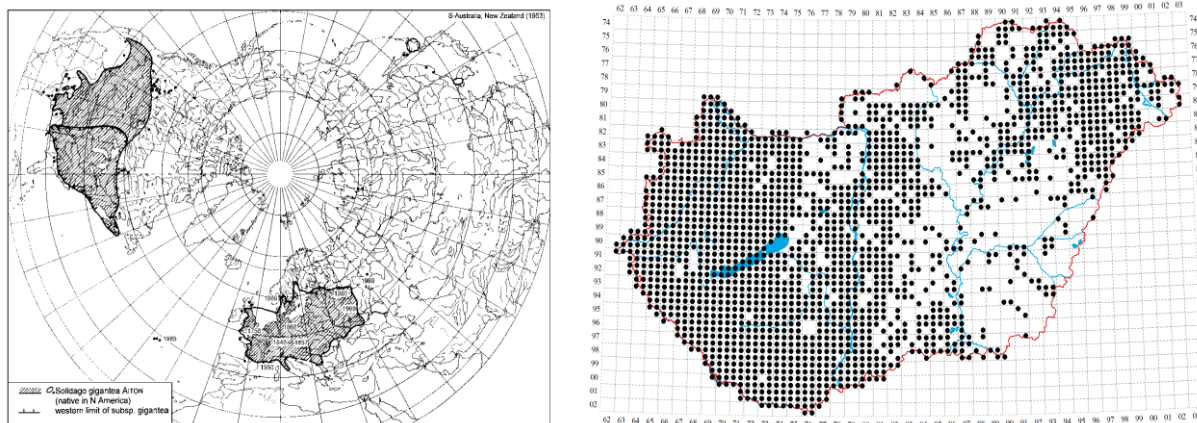
Az általunk kutatózott faj a magas aranyvessző (*Solidago gigantea*) (2. ábra) kórós megjelenésű, szára a virágzatig nem ágazik el, hajtásainak magassága tág határok között mozog, átlagosan 40-150 cm, de 2 m feletti hajtások is előfordulnak. A szárleveleik szórt állásúak, lándzsás vagy hosszúkás-lándzsás alakúak, felső harmadukban fűrészesek, alul ép szélűek, három érűek. Tőlevelei korán lehullanak. A csúcsálló virágzatrendszer fő- és oldalvirágzatokból áll, bár az utóbbiak hiányozhatnak is. Fészekvirágzatai csakúgy, mint a többi aranyvessző fajnál, buga virágzatot alkotnak. A faj geofiton, a talajban erőteljes növekedésű tarackokat képez (Ujvárosi 1973; Simon 2000; Botta-Dukát és Dancza 2004; Botta-Dukát és Dancza 2012).



2. ábra: A magas aranyvessző (*Solidago gigantea*) habitusa, virágzási fenofázisban. (Fotó: Pál Róbert)

A faj nagy morfológiai hasonlóságot mutat egy másik invazív aranyvessző fajjal, a kanadai aranyvesszővel (*Solidago canadensis*). Fontos elkülönítő bélyeg, hogy az általunk kutatott *S. gigantea* szára szőrtelen, viaszos bevonatú, csupán a virágzatban fordulhat elő apró szőrözöttség, illetve a virágzatokban a nyelves virágok pártája túlnyúlik a csövesekén. Ezzel szemben a kanadai aranyvessző szára sűrűn szőrözött, viaszos bevonat nélküli, valamint a nyelves és csöves virágok pártája megegyező hosszúságú (Király 2009).

Az eddigiekben tárgyalt rokonaihoz hasonlóan Észak-Amerikában honos, de mára cirkumpoláris elterjedésű, Európától Ázsiáig meghonosodott (Tsuyuzaki 2002, Weber és Jakobs 2005). A faj dísnövényként jutott Európába és Magyarországra, majd kivadulva az egyik legerőteljesebben terjedő özönfajjává nőtte ki magát, ahol a legtöbb negatív hatást is fejt ki. Ezt jól mutatja, hogy a Magyarország egészét lefedő KEF adatbázis szerint az alapmezők (11\*12 km) közel kétharmadában megtalálható a faj (3. ábra).



3. ábra. A magas aranyvessző 2005 év szerinti elterjedése honos és invazív területén (Weber és Jakobs 2005), valamint a faj Magyarországi elterjedése (Magyar Flóratérképezési Program Adatbázisa, 2017).

A magas aranyvessző az Egyesült Államokban általánosan elterjedt, elsősorban ártereken fordul elő, míg Amerika keleti partvidékén problémákat okozó gyomosító faj (4. ábra). Európában is főként az ártéri területeken található meg, de mára a szárazabb gyepeken is tömeges (Botta-Dukát és Dancza 2004; Weber és Jakobs 2005).

A faj legjelentősebb kártételét a biodiverzitás csökkentésében érhetjük tetten. Populációi gyakran monodomináns, teljesen zárt állományokat alkotnak, amelyek árnyékolásukkal és megnövekedett kompetíciós képességükkel megakadályozzák a többi faj

fennmaradását (Botta-Dukát és Dancza 2004). Ráadásul ezen állományok nem megfelelő élőhelyei a legtöbb gerincesnek, így ezen állatok életfeltételeit is jelentős mértékben károsítja a faj (Botta-Dukát és Dancza 2004).



4. ábra. A magas aranyvessző honos (Montana, USA) és invazív (Magyarország) populációi (Fotó: Pál Róbert)

Említett kártételei miatt a faj elleni védekezés elengedhetetlen, különösen a természetvédelmi szempontból jelentős területeken. Ennek legcélravezetőbb módszere a fertőzött területek meghatározott időszakokban, általában évi kétszer, történő kaszálása, esetleg szántása (Botta-Dukát és Dancza 2004; Csiszár és Korda 2015). Emellett a legeltetés járhat még jó eredményekkel, azonban érdemes figyelembe venni, hogy egyes állatok esetében emésztőszervi problémákat okozhat a faj elfogyasztása (Botta-Dukát és Dancza 2004). Vegyszeres kezelésre a faj erőteljesen reagál, így a herbicidek alkalmazása is hasznos lehet, fontos azonban szem előtt tartani, a védett területeken, a vele együtt előforduló, értékes fajokra gyakorolt károsítás minimalizálását.

### **2.3.3. A herbivór hatások a *Solidago gigantea*-ra nézve**

A magas aranyvesszőt, honos termőhelyén rendkívül sok generalista, valamint specialista rovarfaj fogyasztja (Craig és mtsai. 1993; Botta-Dukát és Dancza 2004), ezzel szemben Európában csak néhány generalista herbivórt jegyeztek fel, amelyek rendszeresen károsítják a fajt (Jakobs és mtsai. 2004; Weber és Jakobs 2005). Hazánkban például alig 25 fajt jegyeztek fel, amelyek gyakori fogyasztói a fajnak (Mihály és Botta-Dukát 2004). A

csökkenő herbivória mértéke miatt megindulhatott a faj evolúciós szintű változása, erőteljes méretbeni növekedés és a heterogén környezethez való adaptáció formájában, az EICA hipotézisnek megfelelően (Blossey és Nötzold 1995). Ezek alapján úgy tűnhet, hogy az európai *S. gigantea* populációk kevésbé védettek a rovarkártevők ellen, mint észak-amerikai társaik. Meyer és mtsai. (2005) vizsgálatai azonban nem támasztották alá a védekezőképesség csökkenését az előzőnlött területen élő populációkban. Eredményeik arra utalnak, hogy az Európába történő bejutásukat követően nem történt jelentős változás a védekezőképességben, vagy az utóbbi évek során fokozott rezisztencia alakult ki.

#### **2.3.4. A *Solidago gigantea*-val kapcsolatos korábbi genetikai vizsgálatok**

A magas aranyvessző önmegporzásra képtelen (ön-inkompatibilis) faj, amelynek szexuális szaporodása a különböző megporzó rovaroktól függ (Voser-Huber 1983). Apró, repítőkészülékes magjai szél útján nagy távolságokra terjedhetnek, míg stabilizálódott állományaiban inkább vegetatív módon, a rizómái segítségével szaporodik, ami miatt egyes populációiban jelentősen lecsökkenhet a genetikai diverzitása (Hartnett és Bazzaz 1985; Botta-Dukát és Dancza 2004).

A korábban említett nagyfokú fenotipikus plaszticitás fontos tényező lehet egy invazív faj terjedésében, azonban bizonyos esetekben még nagyobb hatású lehet a gyors adaptációs képesség. Weber és Schmid (1998) vizsgálták a faj különböző elterjedésű európai populációit ökológiai termelékenységük és életciklusuk szempontjából. Kutatásukból kiderült, hogy jelentős eltérések vannak az eltérő szélességi körön előforduló egyedek között. Ezen különbségeket laboratóriumi körülmények között is kimutatták, amit a populációk adaptációjával magyaráztak. Szerintük az európai *Solidago* populációk között ökológiai és genetikai szintű elválás (speciáció) következett be az elmúlt évszázadok alatt, amit nem lehet már csak a fenotipikus plaszticitással magyarázni. Más fajok földrajzilag elkülönülő populációi között is mutattak ki különböző geno- és ökotípusokat, például a *Capsella bursa-pastoris* genotípusai eltérést mutatnak virágzási idejükben (Linde és mtsai. 2001). Ezen kutatási eredmények rávilágítanak az invazív növényfajok egyidejű, genetikai és ökológiai szinten történő vizsgálatának szükségességére.

Az utóbbi tíz év folyamán egyre több genetikai témájú kutatás jelenik meg az invazív növényfajokról. Ezeknek a kutatásoknak az elsődleges szerepe az invázió folyamatának felfedése. Több esetben, például a *Centaurea stoebe*-nél a kloroplasztisz DNS-én kódolt tRNS gének közötti intergénikus spacer-eket használták fel a különböző haplotípusú populációk felderítésére (Hufbauer és Sforza 2008). Hasonló filogeográfiai vizsgálatokat folytattak a

*Solidago gigantea*-val is, amikor tRNS gének segítségével mérték fel az európai és észak-amerikai populációk genotípusait (Schlaepfer és mtsai. 2008/B). Kutatásaik során összesen 20 különböző haplotípust tudtak elkülöníteni. Ezek közül viszonylag kevés (4 haplotípus) található meg Európában, tehát az invazív populációk sokkal kevésbé diverzek, ami az inváziójuk során bekövetkezett alapító hatásnak tudható be. Az egyes haplotípusok közötti különbségek is csak az eltérő pozíciójú deléciókban, inverziókban mutatkoztak meg. Hasonló eredményeket kaptak az allopoliploid *Solidago houghtonii* eredetének vizsgálata során is, amikor szintén tRNS illetve nukleáris ITS szekvenciákat elemeztek (Laureto és Barkman 2011).

A hivatkozott kutatások sajnos csak nagy léptékben, kissé felületesen tudták feltérképezni a *Solidago* fajok genetikai tulajdonságait, amit érdemes a továbbiakban sokkal érzékenyebb módszerek bevonásával is megvizsgálni, mint például a már említett mikroszatellit analízisek.

### **2.3.5. Ploidizáció hatása a *Solidago gigantea* terjedésére**

Mint ahogyan a korábbiak alapján számítani lehetett, aranyvessző fajok inváziója esetében sem hanyagolhatjuk el a ploidia hatását. A nemzetségben előfordulnak diploid, tetraploid illetve ritkábban hexaploid egyedek (Semple és mtsai. 1984). Ezen fajok egy része esetében már bizonyítást nyert a kromoszómák eredete, egyes fajok más *Solidago* fajktól szerezték a plusz kromoszómákat, új, allopoliploid egyedeket létrehozva (Laureto és Barkman 2011). Míg például a *S. gigantea* eredetéről, hogy allo- vagy autopoliploidiáról van szó, sajnos nincsenek bővebb információink. A *S. gigantea* alap kromoszómaszáma  $n=9$ . Őshonos környezetében többféle citotípussal rendelkeznek: diploid ( $2n=18$ ), tetraploid ( $4n=36$ ) és hexaploid ( $6n=54$ ). Észak-Amerikában éles földrajzi elkülönülés tapasztalható a különböző citotípusú populációk között, a kevert ploidijú populációk meglehetősen ritkák. Ez a geográfiai szeparáció arra enged következtetni, hogy nem csak genetikai, hanem ökológiai különbség is kialakul a kromoszómaszám sokszorozódása során (Schlaepfer és mtsai. 2008/A). Érdekes, hogy Európa és Kelet-Ázsia szerte csak a tetraploidok váltak invazívvá. Ennek több lehetséges magyarázata van: (1) csak tetraploid citotípusú egyedek jutottak át, (2) több típus is bejutott, de azok kisselektálódtak, (3) mindegyik típus megtalálható Európában, azonban valamilyen ok miatt rendkívül kis számban vannak jelen. A magas aranyvessző esetében a (3) hipotézis az elmúlt években igazolást nyert, ugyanis igaz csekély számban, de találtak diploid egyedeket is (Weber és Jakobs 2005; Hull-Sanders 2009/A és B). Csak úgy, mint a már többször is említett, útszéli imola esetében is. Ebből a fajtól Kanadában, valamint

az Egyesült Államok északi államaiban léteznek kevert populációk is, ahol diploidok tetraploidokkal együtt élnek, de önállóan diploid populációk nem fordulnak elő. Az amerikai kontinensre eljutottak a diploidok is, azonban a magas aranyvesszőhöz hasonlóan a tetraploidok lettek elterjedtebbek (Treier és mtsai. 2009).

A magas aranyvessző tetraploid populációinak sikerességében fokozott termelékenységük játssza a legfontosabb szerepet. A diploid citotípusú egyedek nagyobb levél és hajtásméretűek, míg a tetraploidok jóval több rizómát és ezzel együtt hajtást fejlesztenek, mint a diploidok. A tetraploidok erősebben klonálisak, ami növeli inváziós képességüket (Schlaepfer és mtsai. 2010).

A továbbiak megértéséhez elengedhetetlen bevezetnünk a geo-citotípus fogalmát. A fogalom a különböző ploidiaszintű (citotípusú) egyedek eltérő földrajzi elhelyezkedésére utal, ahogy már azt az előző fejezetekben is láthattuk. Schlaepfer és mtsai. (2008/B) a különböző geo-citotípusok filogeográfiai aspektusait vizsgálták, bebizonyítva, hogy a különböző poliploid vonalak nem közös őstől eredeztethetőek, hanem létrejöttek függetlenül, többször ismétlődően történt. Kutatásuk úttörő volt, hiszen, mind honos, mind előzönlött környezetben vizsgálta a faj genetikai tulajdonságait, azonban a honos területen előforduló hexaploid populációkat nem vonták bele a kutatásba. Hull-Sanders és mtsai. (2009/B) viszont mind az öt ismert geo-citotípust vizsgálták. Elsősorban a növény különböző növekedési, morfológiai és fitokémiai tulajdonságait mérték fel, azonban az ő kutatásaikban is alulreprezentált volt a honos/hexaploid geo-citotípus. Eredményeik szerint a különböző geo-citotípusok különböznek a vizsgált paraméterekben, azonban ezek a különbségek főként a kontinensek között jelentek meg, kontinenseken belül viszont jóval kevésbé mutatkoztak. Leírt eredményeik ellentmondanak Schlaepfer és mtsai. (2010) felfedezésének, akik a citotípusok szerepét hangsúlyozzák a földrajzi eloszlással szemben. Hull-Sanders és mtsai. (2009/B) ennél még tovább is ment, munkájukban azt sugallják, hogy a magas aranyvessző mért paramétereire a citotípusnak kisebb hatása van, inkább különböző, általuk nem vizsgált genetikai folyamatok játszhatnak szerepet a kontinensek között fennálló különbségekben. Ezen kívül utalnak arra is, hogy az európai tetraploidok függetlenül alakultak ki Európában a bejutó diploid citotípusokból. Ennek kiderítésére azonban eddig még nem végeztek vizsgálatokat.

A fenti eredményekből látszik, hogy a magas aranyvessző geo-citotípusai között fennálló különbségek magyarázatáról nincs egyhangú vélemény. Míg egyes kutatások a citotípust teszik a legfontosabb hatótényezőnek, addig egyesek a földrajzi és egyben genetikai különbségeket valamint a faj evolúciós szintű elkülönülését tekintik a fő hatótényezőnek. A



további vizsgálatok elengedhetetlenek ahhoz, hogy pontosabb képet kapjunk a faj inváziójának felvázolt bonyolult kérdéséről.

### 3. Célkitűzések

Ahogy az irodalmi bevezetőből is láthattuk, a növényi inváziók háttérében rengeteg, a növényen belüli és kívüli tényező játszik fontos szerepet, ezért ennek alaposabb feltárására a különböző módszerek kombinálására van szükség. Dolgozatomban célul tűztük ki a *Solidago gigantea* eddig méltánytalanul elhanyagolt honos/hexaploid geo-citotípusú populációinak vizsgálatát és összehasonlítását az invazív/tetraploid geo-citotípusú populációkkal, valamint a közöttük lévő eltérések és ezek okainak felderítését. Ezenfelül vizsgáltuk az egyes geo-citotípusok saját életközösségeikre gyakorolt hatásait, az előzőlött környezetben történő viselkedésüket, valamint genetikai különbségeit. A két geo-citotípus kiválasztásának háttérét a tetraploid populációk előzőlött területeken való egyértelmű dominanciája, míg a hexaploidok feltűnő hiánya adja. Ezenfelül kutatásunk lehetőséget nyújt az invazív citotípus egy magasabb ploidiaszinttel rendelkező honos citotípussal való összevetésére. Ezzel megpróbálunk válaszolni egy roppant tanulságos és időszerű kérdésre: Vajon a magasabb ploidiaszint fokozza-e a magas aranyvessző inváziós képességét, ahogy azt Pandit és mtsai. (2014) eredményei sugallják, vagy esetleg a tetraploidok preadaptációs folyamatai játszották a legfontosabb szerepet a kontinensek közti citotípusbeli különbségek kialakulásában? Emellett eredményeinkből választ kaphatunk arra, hogy a honos/hexaploid citotípus egy esetleges bekerülése az előzőlött területre mekkora rizikót rejt magában.

Doktori disszertációm során az alábbi célokat tűztük ki:

1. A növénytársulások esetében cönológiai módszerekkel megvizsgáltuk, hogy a honos és az előzőlött környezetükben a faj két geo-citotípusának denzitása milyen módon hat a saját környezetének növényközösségeire és diverzitására.
2. Felmértük az ITS és a mikroszatellit régiók elemzésének alkalmazhatóságát a geo-citotípusok esetében. Majd mikroszatellit fragmenthossz analízist használva meghatároztuk a két geo-citotípus populációinak genetikai szintű elkülönülését, struktúráját és diverzitását.

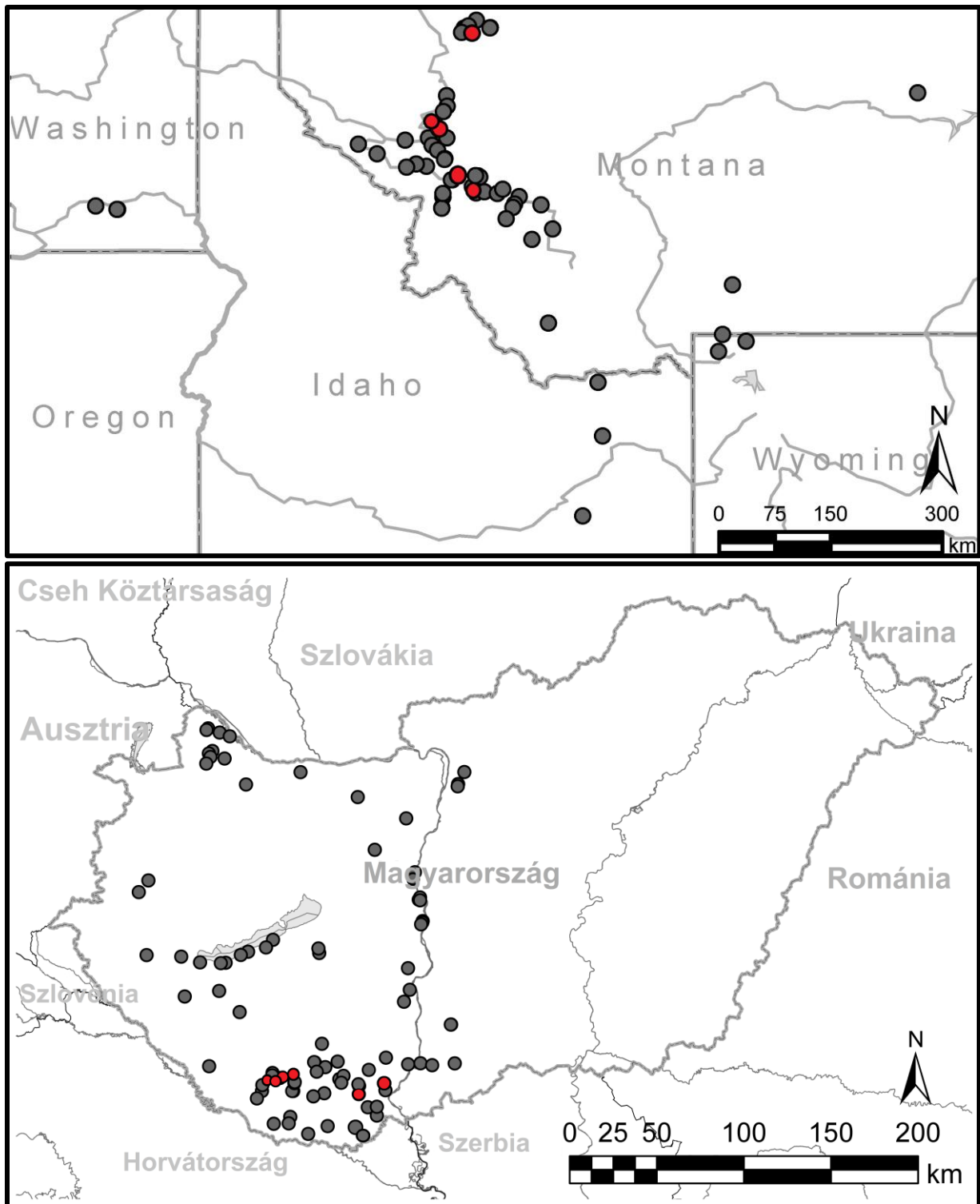
3. Terepi kísérletes vizsgálatokkal felmértük a két geo-citotípus közti ökológiai különbségeket (növekedési paraméterek, kártevő nyomás) az előzönlött területen, valamint ezzel együtt a hexaploid populációk lehetséges bejutásának kockázatait.
4. Ezenkívül vizsgáltuk, hogy az eltérő kísérleti környezet (üvegházi vs. terepi kiültetés), valamint a vizsgálat időtartama milyen mértékben befolyásolja eredményeink pontosságát.

# 4. Anyag és módszer

## 4.1. A vizsgált geo-citotípusok növényközösségekre gyakorolt hatásai

### 4.1.1. Kísérleti területek és módszerek

Terepi vizsgálataink során felmértük a két geo-citotípus denzitásának saját környezetére gyakorolt hatásait. A hexaploid, honos citotípusok vizsgálata 2009, 2010 és 2012 során történt, körülbelül 900x500 km területen az egyesült államokbeli Montana délnyugati, Idaho keleti, Wyoming északnyugati és Washington keleti területein, 69 felvételi pontban. A tetraploid, invazív citotípusok vizsgálata 2010 és 2012 között történt, körülbelül 200x200 km területen, Magyarországon, 118 felvételi pontban. A terepi felmérések pontos helyszíneit az 5. ábra jelöli. A vizsgálatok helyszíneinek kiválasztása Schlaepfer és mtsai. (2008/A) munkája alapján történt, amelyben a hexaploid populációk elterjedését az Egyesült Államok északnyugati területein tapasztalta, míg, a tetraploid populációk egész Európában, így Magyarországon is túlsúlyban vannak. A kísérleti pontjaink hasonló szélességi körön helyezkednek el ( $48^{\circ} 50'$ –  $42^{\circ} 00'$  a honos területen;  $48^{\circ} 00'$  –  $45^{\circ} 50'$  az előzőnlött területen), azonban tengerszintfeletti magasságban erőteljes különbség van (524 m – 1942 m a honos területen; 88 m – 360 m az előzőnlött területen). A felvételi pontok között legalább 1 km távolságot tartottunk, kivéve három montanai pont között, ahol a távolság körülbelül 200 m volt. A három közeli felvételi pontunk esetében a kiválasztás fő indoka az állományok magas abundanciája volt, ellensúlyozandó a honos területek átlagos alacsony hajtásszámait. A növényteni felvételezéseink minden évben a faj virágzási fenofázisában, a késő nyári időszak folyamán történtek. A felvételi pontjaink 2x2 m-es kvadrátok voltak (Dancza 2007 ajánlása alapján), amelyek előfeltétele a *S. gigantea* jelenléte volt, a vizsgált közösségen belül a kvadrátok elhelyezése random módon történt. Minden egyes kvadrátban rögzítettük a jelenlevő edényes növényfajok fajsámát és fajonkénti borítását, valamint a *S. gigantea* hajtásszámát. A 69 egyesült államokbeli és a 118 magyarországi felvételi pontban megmértük öt random kiválasztott *Solidago* hajtás magasságát és átlagot számoltunk belőlük minden egyes felvételi pontra.



5. ábra: Vizsgálataink mintavételi helyei az Egyesült Államokban és Magyarországon. A szürke körök a terepi felvételezések helyét, míg a piros színűek a terepi kísérletes és genetikai vizsgálathoz használt egyedek gyűjtési helyét jelölik (ezek koordinátáit a 3. táblázatban ábrázoljuk). A skála léptéke nem engedi az egyes felvételek szeparálását, ami miatt ezek többször csak egy pontnak látszanak.

#### **4.1.2. A növényközösségekre gyakorolt hatások statisztikai analízise**

Statisztikai vizsgálatainkat az R ver. 3.1.2 (R Development Core Team 2014) statisztikai programcsomag segítségével végeztük el. Mindkét geo-citotípusra külön elemeztük meg a felvételi pontokban az összfajszám majd a honos és invazív fajszám, valamint a Simpson diverzitás és az egyenletesség (evenness) kapcsolatának vizsgálata (lineáris regresszió analízis) a *S. gigantea* hajtásszámaival. A vizsgált fajunk borítása és jelenléte nem szerepelt ezen elemzéseink esetében. Hogy a két geo-citotípus közti különbséget megismerjük, felvételi pontjaink hajtásszámaikat, átlagos hajtásmagasságait, összfajszámaikat és honos fajszámaikat kétmintás t-próbával elemeztük, az R környezet lm funkciójával. A statisztikai analízis előfelvetéseit grafikus módon ellenőriztük, majd minden esetben  $\log_e$  transzformálást követően történt a statisztikai elemzés.

### **4.2. A vizsgált geo-citotípusok genetikai és ökológiai vizsgálata**

#### **4.2.1. Mintagyűjtés és a vizsgálatok előkészítése**

A további vizsgálatokhoz összesen 11 populációból történt a mintagyűjtés, amelynek során 10-10 egyed szünfloreszcenciája, érett magokkal, került begyűjtésre. A kutatáshoz öt egyesült államokbeli feltételezhetően hexaploid és hat Magyarországon gyűjtött feltételezhetően tetraploid populációból vettünk mintát. Az egyes területeken belül a mintavételi pontok közötti minimális távolság 3 km, míg a maximális távolság 150 km volt. A pontos mintavételi helyszíneket az 5. ábrán piros színnel jelöltük, valamint adataikat a 2. táblázatban részletesen kifejtettük. A mintavételi helyszínek kiválasztásának fő szempontja az egyes populációk élőhelyének hasonlósága volt, hogy elkerülhessük az extrém különböző környezeti feltételekhez való adaptálódás hatásait. Mint korábban említettük, a gyűjtési területeink azonos szélességi körön helyezkednek el, míg a tengerszintfeletti magasságuk lényegesen eltért egymástól, ami a többi környezeti paraméterrel (talajtani, tápanyagbeli, vagy éppen biotikus kölcsönhatásbeli tulajdonságokkal) együtt eltérő élőhelyi viszonyokat alakít ki. A felsorolt nyilvánvaló különbségek ellenére, kutatásunkban igyekeztünk csökkenteni az ebből eredő eltérést, így standardizáltuk a mintagyűjtés feltételeit. Az általunk figyelembevett feltételek pedig: az azonos klimatikus régióba tartozás (mindkét terület a nedves kontinentális típus: meleg/forró nyár altípusába tartozik), amelyet Bonan (2008) ajánlása alapján határoztunk meg; a talaj nedvességtartalma (kerülve az extrém nedves vagy extrém száraz területeket); átlagos évi csapadékmennyiség (400-650 mm); fényviszonyok (szabad

állományok, árnyékolás nélkül); vegetációtípus (lágyszárú dominálta társulások), valamint a faj dominanciája (legalább 60%-os átlagborítás) és kiterjedtsége (legalább 1 hektár területű). Minden egyes populációból 10-10 egyedről virágzatok, a bennük található érett magokkal együtt kerültek begyűjtésre. A begyűjtött virágzatokat ezután előre kódolt és feliratozott papírzacskókba helyeztük, a hosszú eltarthatóság érdekében. Az anyanövények között legalább 10 m távolságot tartottunk, hogy csökkentsük ugyanannak a klónnak az újramintavételezését. A későbbiekben, hogy ennek sikerességéről megbizonyosodjunk, genetikai elemzéseink során megvizsgáltuk az egyedek genotípusát populációkon belül, és ahogyan a későbbi eredményeinkből is látható lesz (struktúra és PCoA analízis), nem találtunk teljesen átfedő genotípusú egyedeket (klónokat).

Anyanövényenként 20 magot csíráztattunk Petri csészékben, itatóspapíron tartva, állandó hőmérsékletet (22 °C), víz- és fényellátottságot (napi 10 óra) biztosítva. Anyanövényenként két egészséges csíranövényt ültettünk át a további ökológiai vizsgálatainkhoz (lásd később), amelyek közül végül csak egyet tartottunk meg. A további vizsgálatainkhoz tehát összesen 11 populációból, 110 egyedet használtunk fel. Ökológiai vizsgálataink második évében levélmintákat gyűjtöttünk a felnevelt utódokból, amelyek egy részét a genetikai vizsgálatok céljából -20 °C-ra, fagyasztóba helyeztünk, másik részét pedig a ploidia meghatározásáig - három napig - nedves itatóspapír között 4 °C-on tároltunk. Minden esetben (ökológiai és a kétféle genetikai vizsgálat során) egyedi kódrendszer szerinti kerültek jelölésre a vizsgált utódok.

#### **4.2.2. A ploidia meghatározása**

A korábbiakban említett célirányos gyűjtés ellenére meg akartunk bizonyosodni arról, hogy a kutatásunkban résztvevő összes egyed az általunk várt geo-citotípusba tartozik, ezért ezt külön, egzakt vizsgálati módszert felhasználva meg is tettük. Az egyedek citotípusának meghatározását a Prágai Károly Egyetem és a Cseh Tudományos Akadémia közös, Pruhonice-i Kutatóintézetében végeztük el, kooperáló partnereink segítségével. A ploidia szint meghatározására alkalmazott módszer a DAPI áramlási citometria volt, amelyet UV dióda chip szettel felszerelt Partec-Sysmex CyFlow Space műszer segítségével végeztünk el. A mintákat a méréshez az egyszerűsített kétlépéses protokoll segítségével készítettük elő, Otto pufferek felhasználásával (Doležel és mtsai. 2007). A sejtmagi DNS megfestésére UV fluoreszcens DAPI (4',6-diamidino-2-phenylindol) festéket használtunk. A vizsgált *Solidago* egyedek kettesével, pool-ozva kerültek feltárára és elemzésre populációként. Az elemzés értékeléséhez belső kontrollként a kerti borsó (*Pisum sativum* L.) „Ctirad” fajtáját használtuk,

ismert és konstans diploid sejtmagi DNS mennyisége ( $2C = 9.09$  pg DNS) miatt. Meghatározásához a mérés során produkált kromatogramok kerültek felhasználásra; a kontroll és a mért egyedek csúcsainak helyzetéből számoltuk ki a mért egyedek sejtmagi DNS mennyiségét. A mért egyedek ploidiájának DNS mennyiségből történő meghatározásához a már korábban leírt *S. gigantea* diploid sejtmagi DNS mennyiséget használtuk referenciaként (Bai és mtsai. 2012).

#### 4.2.3. Genetikai analízisek

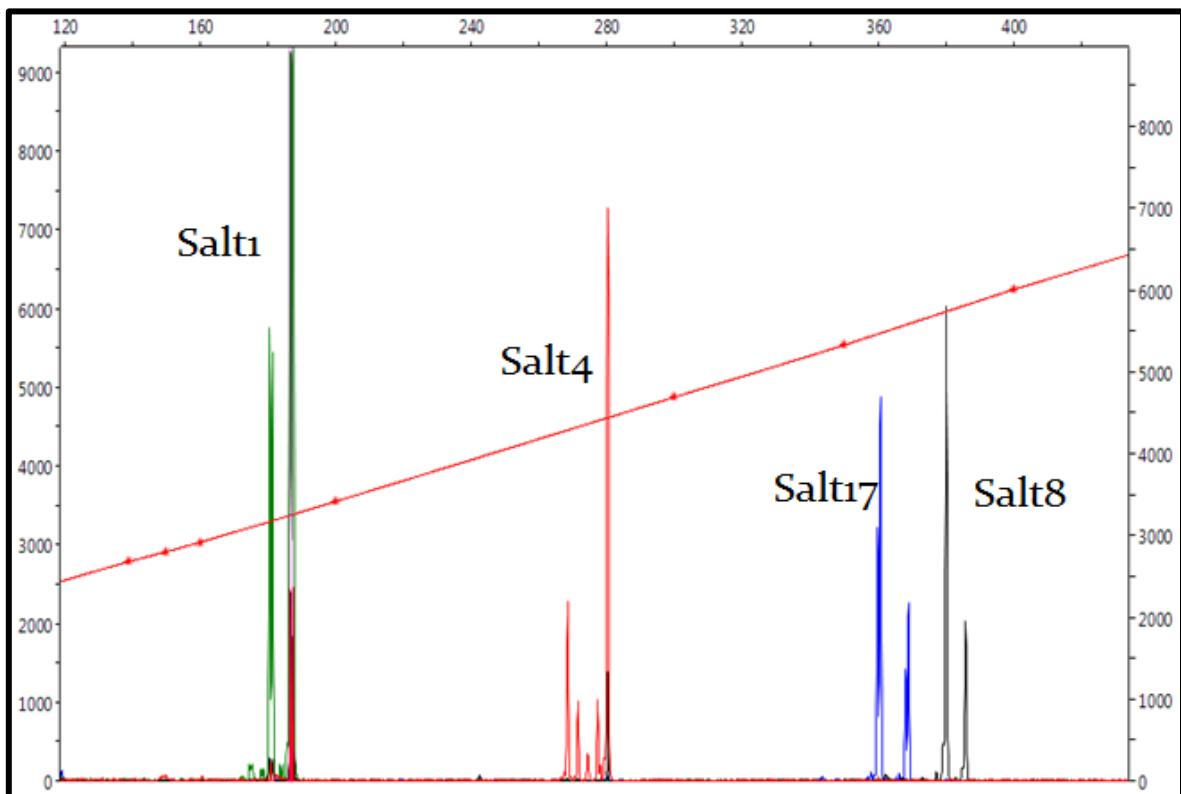
A totál DNS izolálása terepi kísérletes vizsgálataink során begyűjtött, fagyasztott levélmintákból történt, a ZenoGene40 Növényi DNS izoláló kit (Zenon Bio Kft. terméke, Magyarország) felhasználásával. Genetikai vizsgálataink első fázisában ITS1, ITS2 és 5.8S rRNS szakaszokat szaporítottunk fel PTC-200 GradientCycler (MJ Research, INC.) készülék alkalmazásával. Az előzetes analízishez minden populációból csak egy egyed került elemzésre. A PCR reakcióban résztvevő elegy térfogata 50  $\mu$ l volt, amely 8  $\mu$ l DNS templátot, 2-2  $\mu$ l (10 pmol/ $\mu$ l) primert, 13  $\mu$ l T-puffert (1,44  $\mu$ l  $MgCl_2$  (25 mM), 2,5  $\mu$ l 10x puffer, 4x0,05  $\mu$ l dNTP (100 mM), 7,86  $\mu$ l  $3xH_2O$ ), 23  $\mu$ l  $3xH_2O$ -t és 1  $\mu$ l U Taq DNS polimerázt tartalmazott. A felszaporított DNS szakaszokat ezután szekvenáltattuk, majd bázissorendjeiket a DNA Baser program (DNA Sequence Assembler v4, 2013) segítségével elemeztük, ahol a szekvenciák szerkesztése és alignment-be rendezése történt meg.

Genetikai analízisünk második módszere a mikroszatellit fragmenthossz analízis volt. A vizsgálataink kezdetekor nem álltak rendelkezésre a fajra specifikus mikroszatellit primerek, ezért az irodalomban leírt közel rokon *Solidago* fajok primereinek használhatóságát teszteltük. Három publikációból (Wieczorek és Geber 2002; Zhao és mtsai. 2012; Sakata és mtsai. 2013) összesen 29 primerpárt teszteltünk, amelyekből 15 bizonyult működőképesnek a *S. gigantea*-n, azonban közülük csak 8 adott polimorf eredményeket. A továbbiakban használt markerek az alábbiak voltak: Salt1, Salt4, Salt8, Salt17 (Sakata és mtsai. 2013); SS4F, SS19D (Wieczorek és Geber 2002); SC45 és SC54 (Zhao és mtsai. 2012). Ezt követően a kiválasztott primerek fluoreszcens festékekkel (FAM, NED, VIC, PET) történő jelöltetése következett. A reverz primereket újraterveztük, az 5' végekre úgynevezett „PIG-tail” szekvenciát (GTTCTT) szintetizáltattunk az adenilálódás zavaró hatását elkerülendő (Brownstein és mtsai. 1996). A PCR reakciókhoz a tisztított DNS-ek hígítását (1:5 és 1:40 között) végeztük el, amelyből aztán 4  $\mu$ l-t használtunk fel. Ehhez 1-1  $\mu$ l (10 pmol/ $\mu$ l) fluoreszcens jelölt primert adtunk, 6,5  $\mu$ l T-puffert (0,72  $\mu$ l  $MgCl_2$  (25 mM), 1,25  $\mu$ l 10 x puffer, 2 x 0,05  $\mu$ l dNTP (100 mM), 3,93  $\mu$ l  $3 x H_2O$ ), 12,5  $\mu$ l  $3 x H_2O$ , és 0,5  $\mu$ l U Taq DNS polimerázt. Az alkalmazott PCR



programokon nem változtattunk, leírásuk megtalálható a fentebb idézett publikációkban. A PCR fragmentek analízise a Magyar Természettudományi Múzeum, Molekuláris Taxonómiai Laboratóriumában valósult meg, egy ABI 3100 kapilláris szekvenáló készülék segítségével (Applied Biosystems, Inc., Foster City, CA, USA). A minták fragmenthosszának meghatározásához GeneScan 500 Liz standardot (Applied Biosystems) használtunk.

Az egyes fragmenthosszakat a Peak Scanner v.1.0 software (Applied Biosystems) segítségével manuálisan olvastuk le a szekvenálás után kapott kromatogramokról (6. ábra). Ezen folyamatot nemzetközi nomenklatúrával „scoring”-nak nevezzük, magyarul leolvasásként lehetne hivatkozni rá. Ennek során a csúcsok x-tengelyen való helyzetéből következtethetünk az adott allél (fragment) méretére, míg magasságából a jel intenzitására.



6. ábra: A vizsgálatban résztvevő egyik egyed (H8) mikroszatellit fragmenthosszanalízis során kapott kromatogram képe. Az ábrán az egyes lókusok (primerek) különböző színnel jelennek meg, eltérő fluoreszcens festésük miatt. Szemléltetésre az egyik legjobban értelmezhető kromatogramot választottuk ki, azonban alaposan megnézve itt is feltűnhet néhány kisebb méretű, a PCR reakció okozta fals csúcs.

A „scoring” során minden olyan csúcs leolvasásra került, amelynek intenzitása elérte az 1000-1500-as értéket. A rengeteg fals csúcs miatt, csak a legalább kétszer, egyértelműen és intenzíven felbukkanó allélokat fogadtuk el és vettük be az elemzésbe, hogy elkerüljük a PCR reakcióból eredő random hibákat. Az eredetileg alkalmazott 8 marker közül kettőt (SC45 és SC54) végül kihagytunk a további vizsgálatokból, mivel a tényleges allélok leolvasását lehetetlenné tette a fals szakaszok felsokszorozódása. Szükség esetén a reakciókat és a szekvenálásokat megismételtük az egyes mintákon, amikor hibás amplifikációt tapasztaltunk az egyes lókuszoknál, hogy csökkentsük a változékonny méretű allélok vagy részleges null allélok felsokszorozódásából eredő különbségeket (Wattier és mtsai. 1998). A null allélok a PCR reakció hibájából eredeztethetőek, olyan eseteket jelentenek, amikor a reakció során az adott allél jelenléte ellenére sem sokszorozódik fel az amplifikáció során. Végül három egyedet töröltünk a genetikai vizsgálat adatsorából a rossz minőségű amplifikációjuk vagy éppen a leolvasási problémáik miatt. A leolvasás pontosságát számos tényező irányítja, ezért minden tőlünk telhetően megtettünk, hogy javítsunk ennek minőségén. Maga az izolált DNS tisztasága is jelentős mértékben befolyásolja az eredményeket (Cagneux és mtsai. 1997), amely miatt igyekeztünk a lehető legtisztább izolálási módszereket alkalmazni, valamint a PCR reakciók optimalizálását (például jégen való összemérés, reakciómix változtatása) is elvégeztük, ugyanis ezzel képesek voltunk csökkenteni a felsokszorozási folyamat technikai jellegű hiányosságaiból eredő hibákat, elsősorban a null allélok hatását, kiküszöbölni (Flores-Rentería és Krohn 2013). A leolvasás esetében a legnagyobb problémát azonban a valódi null allélok (amikor az egyed primer kötő helyén történő mutáció miatt nem zajlik le reakció, az allél jelenléte ellenére sem) valamint az alléldózis (az adott lókuszhoz tartozó allélok egymáshoz viszonyított mennyiségi aránya) jelentik a poliploid élőlények esetében, ugyanis a csúcsok intenzitásának meghatározása önmagában nem elég ezek megállapítására. A pontos genotípus meghatározása csak abban az esetben volt lehetséges, amikor az egyedeink homozigóták voltak az adott lókuszra vagy, amikor a heterozigótáknál mért allél szám megegyezett a ploidiásintjükkel. Más esetekben azonban az alléldózisból eredő plusz információkat nem használhattuk későbbi elemzéseink során (Dufresne és mtsai. 2014).

#### **4.2.4. Genetikai diverzitás és struktúra meghatározása**

A vizsgálatunkba bevont geo-citotípusok genetikai diverzitását a SpaGeDi ver. 1.4 (Hardy és Vekemans 2002) program segítségével elemeztük. Az általunk kalkulált indexek az allélgazdagság (AR), ami az allélok számára utaló érték, és a várt heterozigócia (He) (Nei 1978), ami az egyedek heterozigótaságának valószínűségét adja meg. Az alábbi indexeket

kiszámoltuk az egyes geo-citotípusokra együtt, valamint populációkra külön is. Az egyes geo-citotípusok közti különbséget Kétmintás T tesztek segítségével állapítottuk meg a populációk értékeit figyelembe véve.

A geo-citotípusaink genetikai struktúrájához a Bayes-féle analízist alkalmazó Structure ver. 2.3.4. (Pritchard és mtai. 2000) programot használtuk. Struktúra analízisünk során három független elemzést végeztünk el. Az első elemzés az összes egyed és geo-citotípust (Pop1-Pop11) tartalmazta ezért ezt teljes analízisnek nevezzük. Ezen kívül még két további elemzést is futtattunk: mindkét geo-citotípus esetében egyet-egyét. Erre azért volt szükség, mert a struktúra analízis hibalehetősége emelkedik az eltérő ploidi szintű populációk esetében. Adatsorunk az elemzés során kodomináns allélmátrixként került kódolásra. A teljes analízisben a tetraploid egyedek az ötödik és hatodik kromoszómakópián hiányzó allélként kerültek jelölésre. A K-értéket, vagyis a létrehozható csoportok számát 1 és 20 között teszteltük, 20 ismétléssel, minden egyes K-értékre. Ezen 20 ismétlés mindegyikét 100 000 generáción keresztül futtattuk, amelyet megelőzőt 100 000 generáció burn-in periódusa, (Gilbert és mtai. 2012 ajánlása alapján). Az alkalmazott elemzésben engedélyeztük a populációk közötti genetikai keveredés (admixture) lehetőségét, valamint az allélfrekvenciák függetlenségét a populációk között. Meghatároztuk csoportok (klaszterek) legvalószínűbb elkülönülését, vagyis az egyes elemzések optimális csoportszám vagy K-értékét, amihez Evanno és mtai. (2005)  $\Delta K$  megközelítést alkalmaztunk, a Structure Harvester (Earl és vonHoldt 2012) program felhasználásával. Az egyes egyedek barplotokhoz való hozzájárulásának mértékét (Q) a CLUMPP ver. 1.1 (Jakobsson és Rosenberg 2007) programmal számoltuk ki, a végső ábrákat pedig a Distruct ver. 1.1 (Rosenberg 2004) segítségével készítettük el.

Mivel a struktúra analízis magyarázóereje limitált abban az esetben, amikor egy elemzésen belül eltérő citotípusú egyedeket vizsgálunk, ahogy azt Blanchet és mtai. (2014) is leírta, ráadásként Főkoordináta Analízis (PCoA) felhasználásával megvizsgáltuk a teljes mikroszatellit kompozíció hasonlóságát az R ver. 3.1.2 (R Development Core Team 2014) programcsomagban. Ehhez a poliploid élőlények vizsgálatára kifejlesztett POLYSAT ver. 1.4 (Clark és Jasieniuk 2011) csomagot használtuk. Az elemzés elvégzéséhez a Bruvo-féle távolságindexet alkalmaztunk, mivel ez az index megengedi az eltérő ploidiával rendelkező egyedek összehasonlítását, valamint a méretben közel álló allélok és a rokonsági fok erőssége között korrelációt feltételez (Bruvo és mtai. 2004).

#### 4.2.5. A geo-citotípusok genetikai elkülönülése

Páros  $F_{ST}$  (Weir és Cockerham 1984) indexet használtunk a geo-citotípusok közötti összehasonlításra, valamint  $F_{ST}$  (Nei 1978) indexet a geo-citotípusokon belüli összehasonlításra, míg páros  $\rho_{ST}$  (Ronfort és mtsai. 1998) indexeket mindkét esetben alkalmazhattunk. A páros  $\rho_{ST}$  indexet azért használtuk mindkét esetben, mivel kevésbé érzékeny az eltérő ploidiaszintből eredeztethető különbségekre (Meirmans és Van Tienderen 2013), ami miatt eredményei a mi esetünkben az  $F_{ST}$  indexeknél használhatóbbak. Az összes index kiszámításához a már említett SpaGeDi programot használtuk.

#### 4.2.6. A geo-citotípusok ökológiai különbségei

A genetikai vizsgálatainkat megelőzően 2010 és 2011 között két éves kísérletes terepi vizsgálatot folytattunk le, amelyben célul tűztük ki a vizsgált geo-citotípusok növekedési paramétereinek vizsgálatát az előzőlött területen. A korábban említett anyanövényektől származó csíranövények közül egyet tartottunk meg, amelyeket egyesével 120 ml-es cserepekbe ültettünk át. A cserepekbe előzetesen virágföld és homok 1:1 arányú keverékét helyeztük. A növényeket ezután a Baranya Megyei Kormányhivatal Növény- és Talajvédelmi Igazgatóság felügyelete alá tartozó üvegházban helyeztük el. A növényeket 18-25°C hőmérsékleten, 10/24 órás megvilágításon (megvilágítás erőssége:  $70 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) és 60% relatív páratartalmú környezetben neveltük. A növények vízutánpótlását, igényeiknek megfelelően naponta biztosítottuk. Négy hónap elteltével, 2010 májusában, megtörtént az egyedek magasságának és levélszámának meghatározása, majd a kijelölt területre való kiültetésük.

Terepi kísérletes vizsgálatunkhoz egy rendszeresen kaszált termőhelyet választottunk ki, amely területen a *Solidago* természetes módon is megtalálható. A vizsgálati parcella a Pécsi Hőerőműhöz tartozó körbekerített területen került kijelölésre, így a terület zavartalanságát könnyedén biztosíthattuk. A vizsgálati parcellánk Pécs közigazgatási területén található (koordináták: 46.06°N; 18.26°E, tengerszint feletti magasság: 142 m), környezeti feltételei alapján hasonló a maggyűjtés során felkeresett populációinkhoz. A parcella talajparamétereinek vizsgálata több lépcsőben történt, a második évben a növény virágzási fenofázisa idején (Augusztus környékén), a mintákat a parcella három, random választott pontjáról gyűjtöttük be, 10-20 cm-es mélységről, a faj gyökereinek és rizómáinak legsűrűbben előforduló zónájából. A talajminták bevizsgálását az Újfehértói Gyümölcsstermesztési Kutató és Szaktanácsadó Nonprofit Közhasznú Kft. Talaj - és Növényvizsgáló Laboratóriumában

történt, a kapott eredmények átlagai szerint a jellemző talajparamétereket az 1. táblázatban foglaltuk össze.

1. táblázat: A terepi kísérletes vizsgálataink elvégzésére kiválasztott helyszín talajtani vizsgálatainak eredménye.

<b>Talajparaméterek</b>	<b>Mért értékük</b>
Talajtípus	réti talaj
pHKCl:	7,23
pHH <sub>2</sub> O	7,60
Összsótartalom	0,18%
Szervesanyagtartalom	5,08%
CaCO <sub>3</sub>	0,10%
NO <sub>3</sub> /NO <sub>2</sub>	163 mg/kg
SO <sub>4</sub>	207 mg/kg
Mg	356 mg/kg
Összes P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	1269 mg/kg
Összes K <sub>2</sub> O	377 mg/kg
Na	86,4 mg/kg
Zn	45,6 mg/kg
Cu	9,63 mg/kg
Mn	53,5 mg/kg
Nitrogéntartalom	0,343 mg/kg

A talaj vízállapotát két alkalommal vizsgáltuk, először az első éves, majd a másodéves adatgyűjtés során, szintén a faj virágzási fenofázisának időszakában. Az adatgyűjtés 10-15 cm mélyen a parcella 15 random elhelyezett pontjáról történt, ami alapján a parcella vízállapota 20-44% között változott mindkét év folyamán. A magyarországi füves területek maximális biomasszatermelési képessége 395 és 535 g/m<sup>2</sup> közötti értéken mozog (Molnár 2006; Nagy és Tuba 2008). A felsorolt talajtani és vegetációsintű paraméterek a magas aranyvessző fejlődése szempontjából megfelelőek (Weber és Jakobs 2005), ebből következően a kiválasztott terület alkalmas a faj növekedési és az általunk vizsgált interakciós paramétereinek vizsgálatára.

Az üvegházi vizsgálat letelte után, május elején, a kísérleti területünkön kijelöltünk egy 4x4 m-es területet, amelyet egy kaszálógép segítségével megtisztítottunk a jelenlévő

vegetációtól, majd körbekerítettük. A növényeket ezután randomizálást követően elültettük, egymás között 50x40 cm távolságot tartva. A növények egyedi, az időjárási körülményeknek ellenálló jelölést kaptak. A parcella területén ezután felhagytunk a növényzet bolygatásával, teret hagyva a természetes vegetáció és az újonnan bekerült egyedek kompetíciójának.

Az adatgyűjtés mind az első és második évben a növény virágzási fenofázisa idején történt meg (augusztusban, Weber és Jakobs 2005 publikációja és saját tapasztalatunk szerint). Mindkét évben megmértük a kísérletben résztvevő egyedek magasságát, megszámloltuk a hajtás, valamint összlevélszámukat (7. ábra).



7. ábra Terepi vizsgálatok második éves adatgyűjtése és leszüretelése a későbbi biomasszavizsgálat céljára. A képen Maróti Ivett hallgató segítségével folyik a munka.

A virágzatot hozó egyedek virágzatait még nyílásuk előtt eltávolítottuk, az átporzás lehetőségének minimalizálása érdekében. A második év során további adatok is begyűjtésre kerültek, mint például az egyedek interakciója a helyi kártevőkkel. Ez két paraméter vizsgálatával történt: megszámloltuk minden egyedben a herbivór hatásnak és fertőzésnek (gomba-, baktérium-, vírusfertőzések között különbséget nem téve) kitett leveleket, majd ezek

százalékos aránya került kiszámításra az összes levélszámukhoz viszonyítva. Ezen paramétereket az első évben nem vizsgáltuk, ugyanis szeretnénk volna elkerülni, hogy az első év hozzászokási időszaka esetlegesen félrevezető eredménnyel szolgáljon számunkra. A másik újonnan mért paraméter az egyedek biomasszája volt, amelyet az első évben nem vizsgáltunk, hogy ne csökkentsük az egyedek sikerességét a következő évre. A biomassza vizsgálat a következőképpen történt: az egyedek földfeletti részét begyűjtöttük és egyedi azonosítóval ellátott papírtasakokba helyeztük őket. Száraz helyen tároltuk őket, majd részletekben az egyedeket 48 órán keresztül, 60°C-os szárítószekrényben szárítottuk és egyesével lemértük. Az első évben kevésbé, míg a második évben komoly problémát jelentett az egyes hajtások eredetének meghatározása a faj intenzív klonális növekedése miatt, azonban ezt kézi ásó és a rizómák eredési pontjának feltárásával igyekeztünk megoldani. A második év végi adatgyűjtést követően kétszikű szelektív gyomirtóval kezeltük a területet, amit a következő év nyár elején ismételtünk, a terület továbbfertőződésének elkerülése érdekében.

#### **4.2.7. A terepi vizsgálatok statisztikai analízisei**

A statisztikai elemzéseket az R 3.1.2. verziójában valósítottuk meg. Először egy háromszintű változót hoztunk létre, amelyet életszakasz névvel illettünk. Ezek az életszakaszok az egyedek fenológiai állapotához és a kísérlet idejéhez köthetőek, amelyek pedig: a csíranövény állapot, a kiültetés előtt (üvegházi kísérletként említve), míg a következő két életszakaszunk az első és második év virágzási fenofázisában lévő egyedek voltak.

A statisztikai elemzéseinket lineáris kevert modellek felhasználásával végeztük el, ahol az eredeti populációkat random faktorként kezeltük, az R, lm4-es csomagjának felhasználásával (Bates és mtsai. 2015). Az egyedek magassága és levélszáma esetében a geocitotípus és az életszakasz interakcióját vizsgáltuk, ahol az életszakasz mindhárom szintje elemzésre került. Ezzel szemben a hajtásszám elemzésénél ugyanez csak két szinttel szerepelt (első és második évi terepi adatok), mivel az üvegházi kísérletben szereplő csíranövények mindegyike csak egyetlen hajtást fejlesztett. Az alkalmazott modellek esetében az életszakasz ismételt mérésű (repeated measurement) tényezőként került figyelembe vételre. A biomassza, herbivória és fertőzöttség aránya egyedül a geocitotípust tartalmazta fix faktorként, ugyanis a két adatot csak a második év során gyűjtöttük. A magasság és a hajtásszám  $\log_e$  transzformálást követően került elemzésre. A transzformáció szükségességét Crawley (2014) alapján a modell grafikus kiértékelése segítségével határoztuk meg. A modellek hipotézisének teszteléséhez Khí-négyzet tesztet alkalmaztunk (Venables és Ripley 2002) a dropterm funkció

felhasználásával. A páros összehasonlításokhoz használt Tukey post-hoc tesztek minden esetben a multcomp csomag (Hothorn és mtsai. 2008) segítségével végeztük el.



# 5. Eredmények

## 5.1. A vizsgált geo-citotípusok növényközösségekre gyakorolt hatásai

### 5.1.1. A geo-citotípusok fajsztípus hatásai

A két vizsgált geo-citotípus saját vegetációjára gyakorolt hatásában jelentős mértékű eltéréseket tapasztaltunk. A hexaploid *Solidago gigantea* egyedek észak-amerikai felvételezése során összesen 236 különböző fajt azonosítottunk 69 felvételi pontunkban, amelyek közül 84 a területen idegenhonosnak minősült. A hexaploid *S. giganteával* leggyakrabban megjelenő tíz honos faj a *Symphoricarpos albus*, *Rosa woodsii*, *Geum macrophyllum*, *Mentha arvensis*, *Carex lanuginosa*, *Equisetum laevigatum*, *Achillea millefolium* agg., *Equisetum arvense*, *Juncus balticus* és a *Solidago canadensis* voltak, amelyek a felvételek 36,2% illetve 17,4%-a között fordultak elő. A 10 leggyakoribb idegenhonos faj a *Cirsium arvense*, *Poa pratensis*, *Elymus repens*, *Agrostis tenuis*, *Phalaris arundinacea*, *Taraxacum officinale*, *Agrostis stolonifera*, *Phleum pratense*, *Nepeta cataria* és a *Poa compressa* voltak, amelyek a felvételek 53,4% illetve 15,9%-a között voltak jelen. A tetraploid *S. gigantea* egyedek magyarországi felvételezése során összesen 248 különböző fajt azonosítottunk 118 felvételi pontunkban, amelyek közül 24 a területen idegenhonosnak minősült. A tetraploid *S. gigantea*-val leggyakrabban megjelenő tíz honos faj az *Elymus repens*, *Carex hirta*, *Galium mollugo*, *Calystegia sepium*, *Equisetum arvense*, *Urtica dioica*, *Calamagrostis epigeios*, *Dactylis glomerata* és a *Poa pratensis* voltak, amelyek a felvételek 54,6% illetve 22%-a között voltak fellelhetőek. A 10 leggyakoribb idegenhonos faj az *Erigeron annuus*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Aster lanceolatus*, *Acer negundo*, *Asclepias syriaca*, *Conyza canadensis*, *Echinocystis lobata*, *Helianthus tuberosus*, *Solidago canadensis* és az *Amorpha fruticosa* voltak, amelyek a felvételek 22% illetve 1,7%-a között fordultak elő.

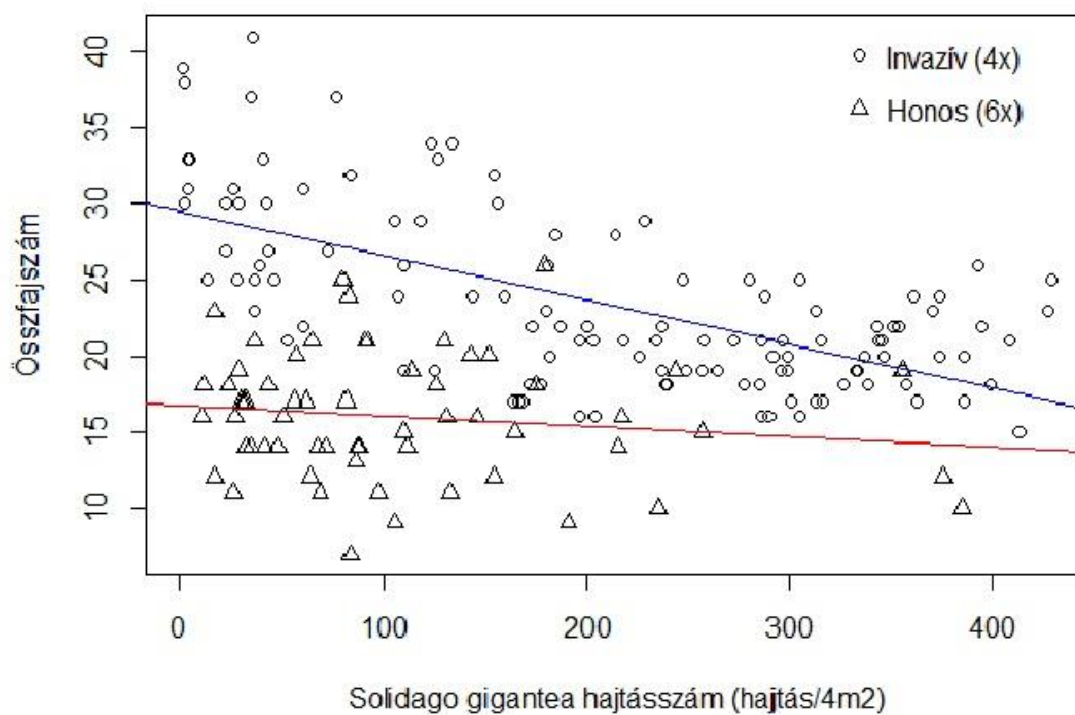
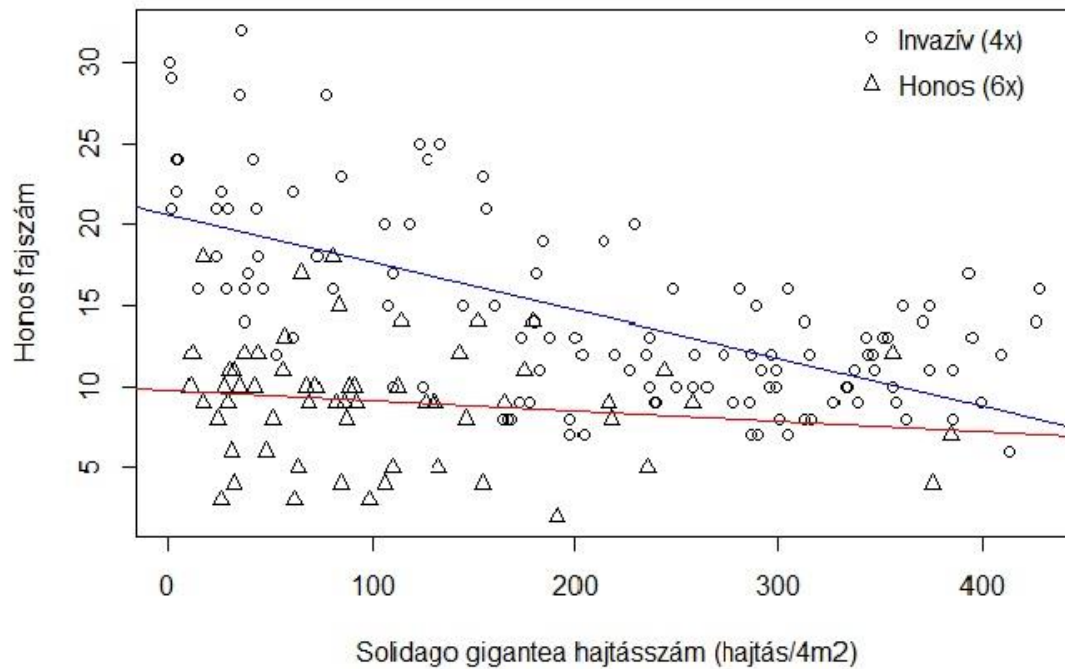
A fentiekből látszik, hogy a kvadrátok számához viszonyítva a magas aranyvessző honos területén magasabb fajszámot tapasztaltunk, mint az előzőnlött területen. Az egyes felvételekben tapasztalt fajszámok tekintetében is szignifikánsan fajgazdagabbnak ( $df = 1$ ;  $F = 24.534$ ;  $P < 0.001$ ) bizonyultak az észak-amerikai kvadrátok ( $16.03 \pm 0.53$ ) a magyarországiakhoz ( $12.38 \pm 0.61$ ) képest. Ugyanezt azonban nem tapasztaltuk, amikor csak az őshonos fajokat vettük figyelembe, mivel az észak-amerikai ( $9.10 \pm 0.47$ ) és magyarországi ( $10.59 \pm 0.56$ ) kvadrátok között nem mértünk szignifikáns különbséget ( $df =$

1;  $F = 0.938$ ;  $P > 0.05$ ). Ebből egyenesen következik, hogy az idegenhonos fajok mennyiségében rejtőzik a tényleges fajszámbeli különbség, amit statisztikailag is sikerült kimutatnunk ( $df = 1$ ;  $F = 357.43$ ;  $P < 0.001$ ). Az észak-amerikai kvadrátok esetében ( $6.93 \pm 0.35$ ) sokkal magasabb volt az idegenhonos fajok száma, mint a magyarországi felvételeink esetében ( $1.78 \pm 0.09$ ).

### **5.1.2. A geo-citotípusok denzitásának hatásai**

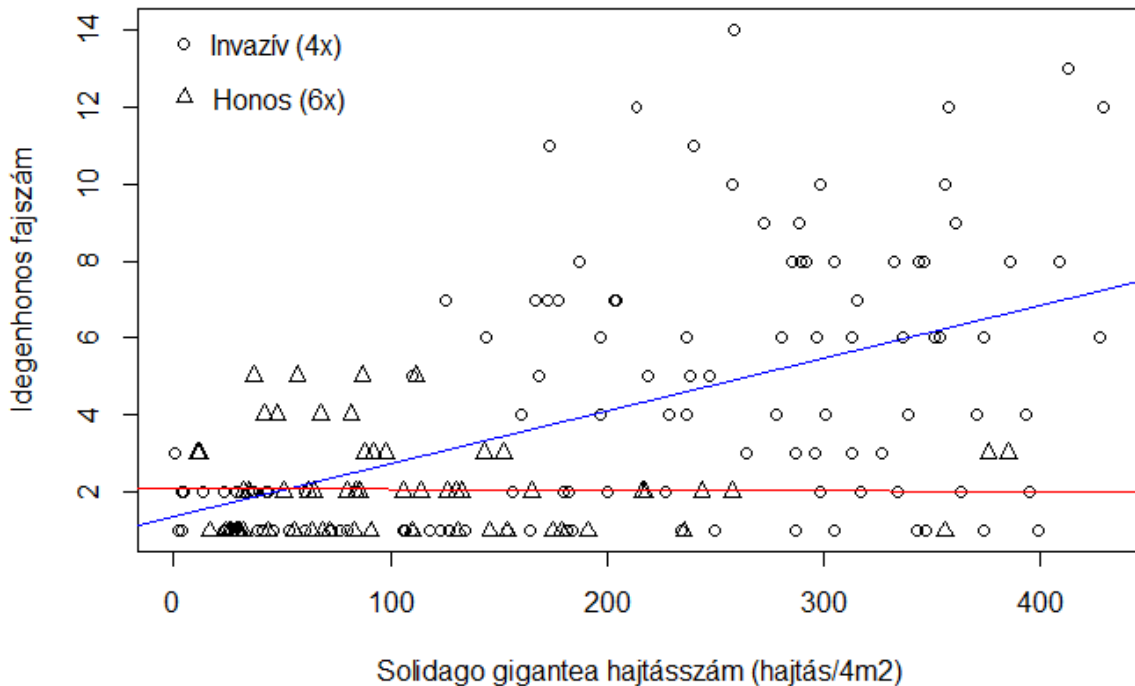
Felvételezéseink során nem csak az adott kvadrátok fajszám és borítási adatait mértük fel, hanem a bennük előforduló aranyvessző hajtásszámait és öt random kiválasztott egyed magasságából számított átlagértékeket is. Mindkét paraméter esetében szignifikáns eltérést tapasztaltunk (hajtásszám:  $df = 1$ ;  $F = 10.845$ ;  $P < 0.01$ ; magasság:  $df = 1$ ;  $F = 27.226$ ;  $P < 0.001$ ), az invazív/tetraploid citotípusok javára (hajtásszám: honos/hexaploid:  $108.08 \pm 11.28$ , invazív/tetraploid:  $210.57 \pm 11.53$ ; átlagos magasság: honos/hexaploid:  $89.68 \pm 3.86$ , invazív/tetraploid:  $135.31 \pm 3.61$ ). Ezen kívül lineáris regresszió segítségével elemeztük, hogy a hajtások száma milyen módon befolyásolja a honos és előzőnlött terület fajszámát és diverzitását (8-10. ábra).

A geo-citotípusok denzitásának össz fajszámra gyakorolt negatív hatása (8. ábra/A) az előzőnlött területen jelentős ( $t = -9.062$ ;  $P < 0.001$ ;  $R^2 = 0.64$ ), ezzel szemben a honos környezetben a hexaploidok denzitásának emelkedése nem befolyásolta a felmért fajok számát ( $t = -1.158$ ;  $P > 0.05$ ;  $R^2 = 0.15$ ). Hasonló tendenciát figyeltünk meg a honos fajok számának változásában is (8. ábra/B), ahol az invazív/tetraploidok hajtásszáma szignifikánsan negatívan hatott ( $t = -8.977$ ;  $P < 0.001$ ;  $R^2 = 0.63$ ), míg a honos/hexaploid egyedek nem befolyásolták a honos fajok számát ( $t = -1.146$ ;  $P > 0.05$ ;  $R^2 = 0.14$ ).

**A****B**

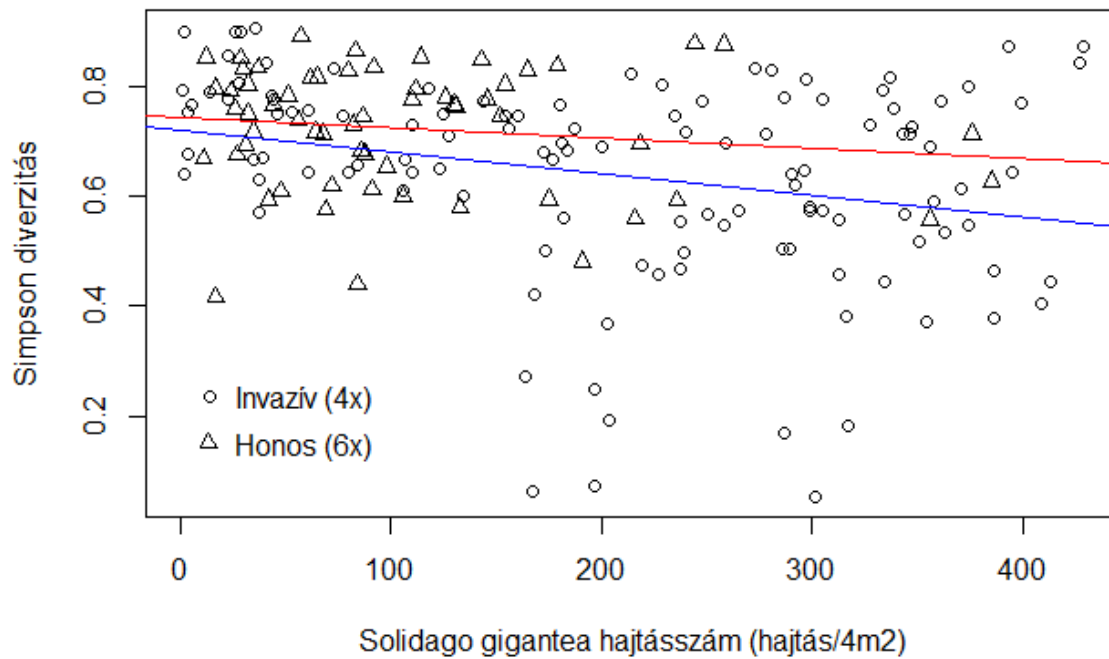
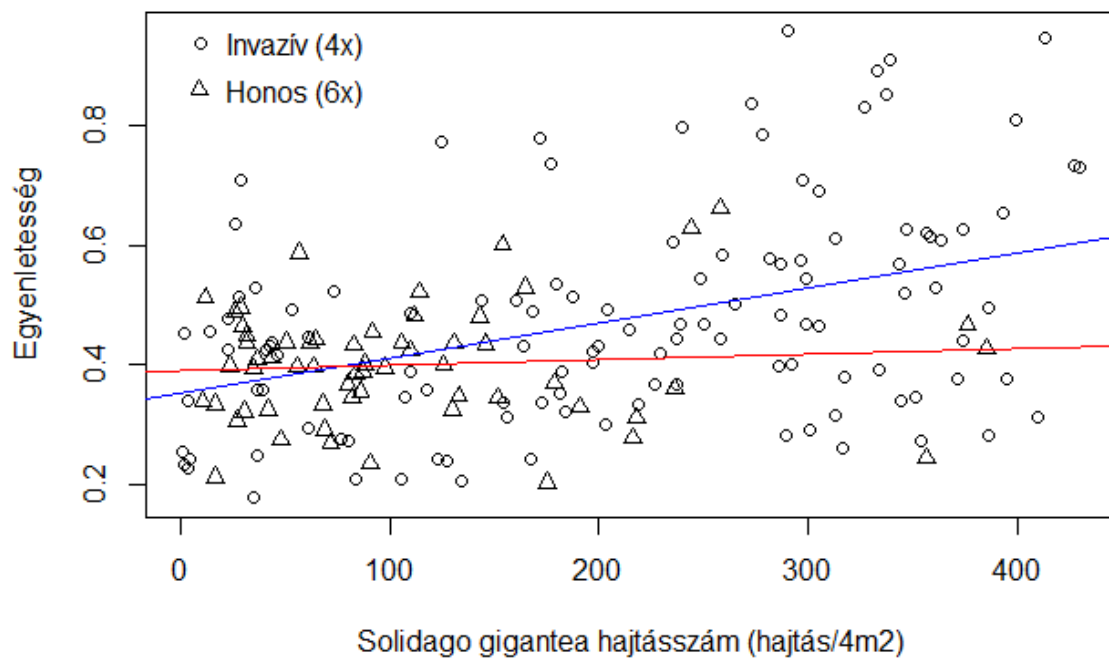
8. ábra A két geo-citotípus hajtásszámainak hatása saját környezetük össz- (A) és honos (B) fajszámára. Pirossal a honos/hexaploid, késsel az invazív/tetraploid felvételezések trendvonalai láthatóak.

Az aranyvessző hajtásdensitásának invazív fajszámra gyakorolt hatása kapcsán tapasztaltunk először pozitív korrelációt (9. ábra), mégpedig az invazív/tetraploidok esetében ( $t = 8.756$ ;  $P < 0.001$ ;  $R^2 = 0.58$ ), míg a honos/hexaploidok nem befolyásolták az idegenhonos fajok számát ( $t = -1.194$ ;  $P > 0.05$ ;  $R^2 = 0.02$ ).



9. ábra A két geo-citotípus hajtásszámainak hatása saját környezetük idegenhonos fajszámára. Pirossal a honos/hexaploid, késsel az invazív/tetraploid felvételezések trendvonalai láthatóak.

A geo-citotípusok diverzitásra gyakorolt hatásai már mindkét esetben szignifikáns befolyást mutattak (10/A. ábra). A vizsgált területeken szignifikánsan csökkent az állományok diverzitása. Legerősebben az invazív/tetraploid egyedek esetében (Simpson diverzitás:  $t = -3.579$ ;  $P < 0.01$ ;  $R^2 = 0.37$ ), míg a honos/hexaploid egyedek esetében csak mérsékelten (Simpson diverzitás:  $t = -1.117$ ;  $P < 0.01$ ;  $R^2 = 0.14$ ). Az egyenletesség ezzel szemben érdekes eredménnyel szolgált számunkra (10/B. ábra), amíg a honos/hexaploid állományokét nem befolyásolta az aranyvessző hajtásszáma ( $0.674$ ;  $P > 0.05$ ;  $R^2 = 0.08$ ), addig az az előzőlött területen ( $t = 4.794$ ;  $P < 0.001$ ;  $R^2 = 0.40$ ) emelte azt.

**A****B**

10. ábra A két geo-citotípus hajtásszámainak hatása saját Simpson diverzitás (A) és egyenletesség (B) értékére. Pirossal a honos/hexaploid, késsel az invazív/tetraploid felvételezések trendvonalai láthatóak.

## **5.2. A vizsgált geo-citotípusok genetikai és ökológiai összehasonlítása**

### **5.2.1. Ploidia vizsgálat eredményei**

Az áramlási citometriás méréseink alapján megállapítottuk, hogy a terepi kísérletes és genetikai vizsgálatainkban résztvevő egyedek mindegyike a várt citotípusba tartozott: az észak-amerikai, honos populációk hexaploidok, míg a magyarországi, invazív populációk tetraploidok voltak.

### **5.2.2. Alkalmazott genetikai módszerek összehasonlítása**

Az általunk elsőként használt módszer az ITS régiók szekvencia analízise volt. A szekvenálás eredményei egy esetben sem hoztak polimorfizmust, még a két kontinens esetében sem tapasztaltunk eltérést. Ezen eredmények miatt felfüggesztettük a további szekvencia alapú vizsgálatokat. Ezután a különböző mikroszatellit analízisekre fókuszáltunk, amelyek esetében jóval nagyobb mértékű polimorfizmust tapasztaltunk, így a későbbi elemzéseinkhez csak ezen eredményeinket használtuk.

### **5.2.3. A vizsgált geo-citotípusok genetikai diverzitása**

Az alkalmazott hat lókuszesetében összesen 55 allélt találtunk (2. táblázat). A vizsgált lókuszek közül allélokban a legszegényebb Salt8 és Salt17 hat, míg az SS19D a legtöbb, 17 allélt tartalmazott. Ez utóbbi egyben a legdiverzebb alléleloszlást is mutatta. Az allélok száma lókuszonként 2-től 5-ig és 6-tól 10-ig változott a vizsgált populációinkban. Az általunk talált allélok legnagyobb része (75%) mindkét geo-citotípus esetében megfigyelhető volt. 10 egyedi allélt találtunk a honos/hexaploidok, míg 4 egyedi allélt az invazív/tetraploid citotípus esetében. Az allélgazdagság ( $A_R$ ) a honos/hexaploid populációkban 6.04, az invazív/tetraploidokban 4.83, míg a két geo-citotípusban 8.21 volt. A várt heterozigócia ( $H_e$ ) értéke a honos/hexaploid populációkban 0.78, az invazív/tetraploidokban 0.69, míg a két geo-citotípusban összesen 0.75 volt. Az utóbbi index értékei százalékos arányban fejezik ki a csoportokban előforduló heterozigóta egyedek jelenlétének valószínűségét.

2. táblázat: A genetikai vizsgálatainkhoz használt primerek felsorolása a hozzájuk tartozó, általunk mért eredményekkel, a megfigyelt fragmenthosszak tartományai, az allélok száma, az egyes allélokhoz tartozó átlagos gyakoriság (allélfrekvencia) és az egyes geo-citotípusokhoz tartozó egyedi és általános allélszámok.

Alkalmazott primer	Méret-tartomány	N (per pop.)	Freq átlag	Honos	Idegen-	Egyedi a	Egyedi az
				geo-citotípus (6x)	honos geo-citotípus (4x)	honos geo-citotípusra (6x)	idegenhonos geo-citotípusra (4x)
SS4F	165-183	7 (3-7)	0.164	6	5	1	0
SS19D	103-151	17 (6-10)	0.056	10	13	1	3
Salt1	180-210	10 (3-7)	0.108	8	4	5	1
Salt4	269-287	7 (3-7)	0.142	7	4	3	0
Salt8	377-392	6 (2-5)	0.166	6	6	0	0
Salt17	355-370	6 (3-6)	0.177	6	6	0	0

N - Allélszám

Freq - Allélfrekvencia

Az egyes populációkhoz tartozó allélgazdagság és várt heterozigócia értékeket a 3. táblázatban foglaltuk össze. A két geo-citotípus között - az általunk alkalmazott Kétmintás T teszt segítségével - szignifikáns különbséget tapasztaltunk,  $A_R$  (t-value = -5.009;  $P < 0.001$ ) és  $H_e$  (t-value = -7.412;  $P < 0.001$ ). Mindkét index esetében a honos/hexaploidok bizonyultak szignifikánsan magasabb értékűnek.

3. táblázat: A genetikai vizsgálatainkban résztvevő populációk származási adatai és az általunk kalkulált genetikai indexei.

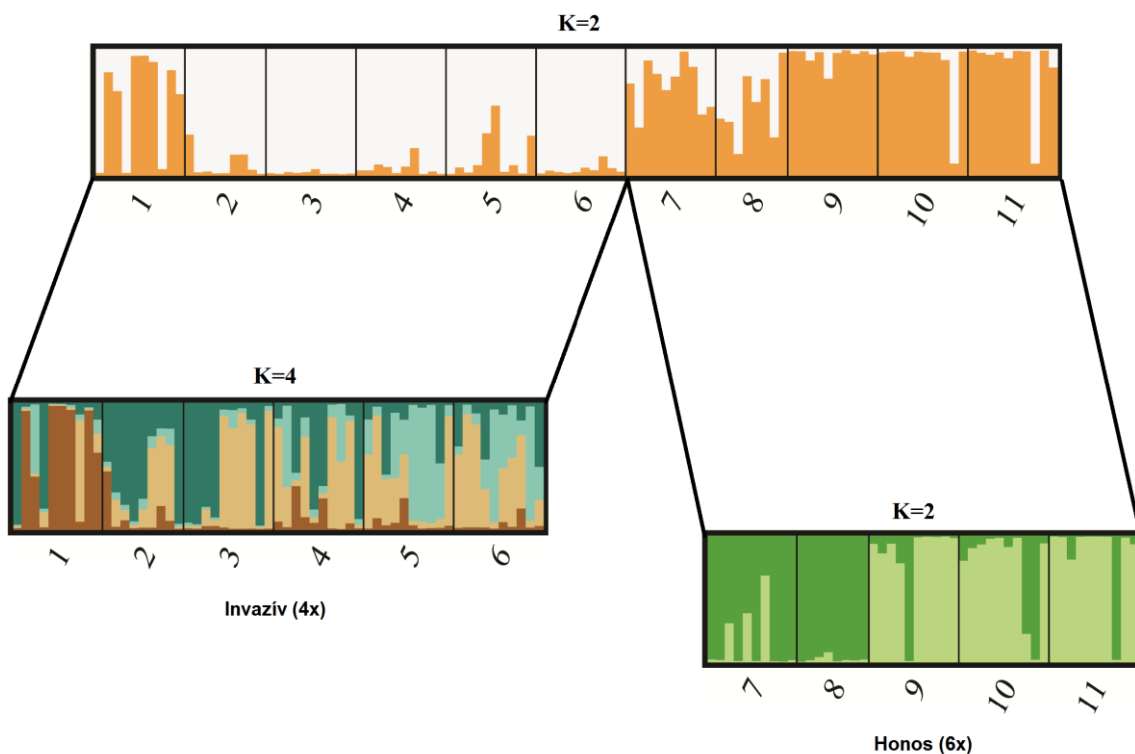
<b>Mintavételi</b>					
<b>ID</b>	<b>helyszín</b>	<b>GPS (°N,°E)</b>	<b>Mintaszám</b>	<b>H<sub>e</sub></b>	<b>A<sub>R</sub></b>
Invazív geo-citotípus (HUN), 4x					
Pop1	Máriakéménd	46.01°; 18.27°	10	0.68	4.99
Pop2	Somberek	46.03°; 18.39°	9	0.65	3.80
Pop3	Almáskeresztúr	46.07°; 17.51°	10	0.63	3.89
Pop4	Mozsgó	46.06°; 17.51°	10	0.67	4.24
Pop5	Almáskeresztúr	46.07°; 17.51°	10	0.69	4.74
Pop6	Mozsgó	46.06°; 17.51°	10	0.67	3.82
Honos geo-citotípus (USA), 6x					
Pop7	Moiese	47.22°; -114.11°	10	0.78	5.66
Pop8	Moiese	47.22°; -114.12°	8	0.76	5.67
Pop9	Flathead Lake	47.52°; -114.01°	10	0.74	5.93
Pop10	Missoula	46.51°; -113.55°	10	0.77	5.59
Pop11	Missoula	46.51°; -113.58°	10	0.74	5.04

#### **5.2.4. A vizsgált geo-citotípusok genetikai struktúrája**

A teljes genetikai struktúra feltárása során mindkét geo-citotípust ugyanazon elemzésben vizsgáltuk (11. ábra), ahol a Structure Harvester által számolt  $\Delta K$  megközelítést alkalmazva, az egyedek két klaszterbe való elosztása adta a maximum likelihood értéket. Teljes analízisünk (Pop1-Pop11) felfedte a két geo-citotípus eltérő struktúráját, miközben az egyes geo-citotípusokon belüli hasonlóságot hangsúlyozta. Ezenfelül kimutatta az első invazív/tetraploid populáció (Pop1) egyes tagjainak elkülönülését a többiektől, melynek oka feltételezhetően a többi invazív populációtól eltérő (magasabb) allélszáma, amit a 2. táblázatban is megfigyelhetünk. Azért, hogy alaposabban megismerjük az invazív populációk

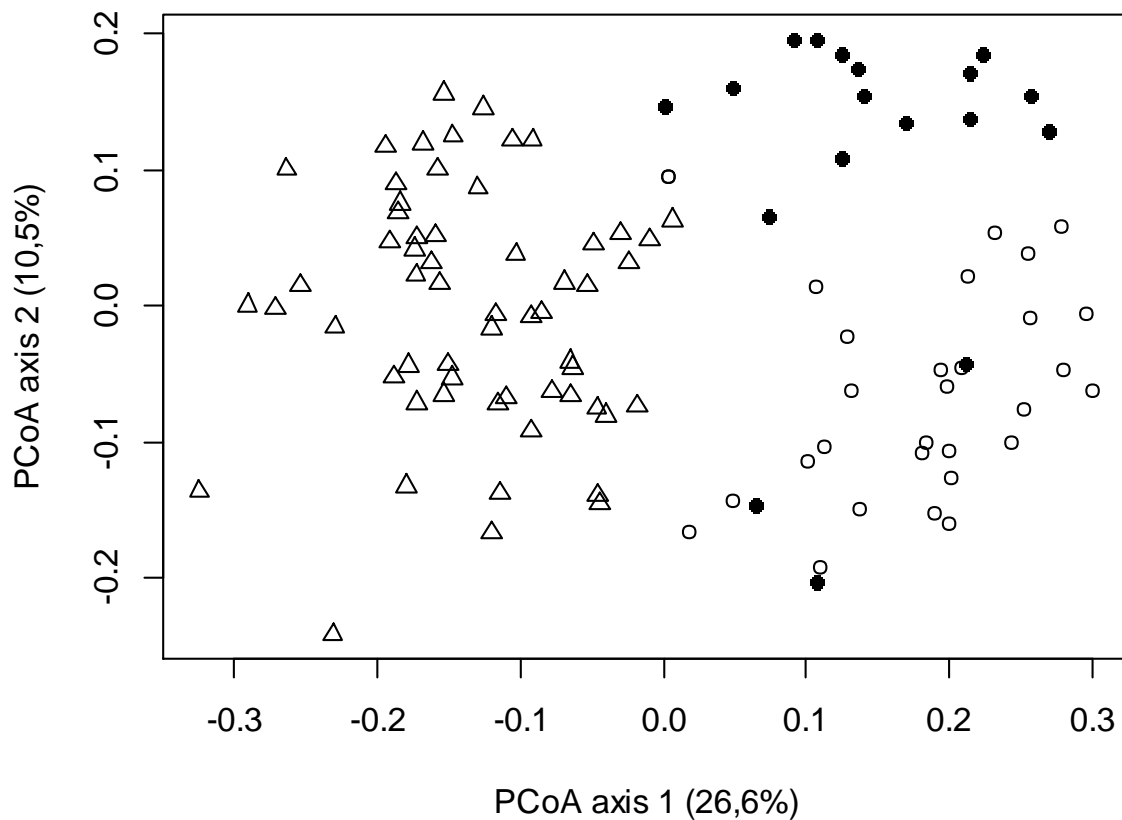


belső struktúráját, külön is elvégeztük az elemzést, esetükben az egyedek négy klaszterbe történő elosztását „javasolta” a  $\Delta K$  érték számítása. Az invazív populációk analízise (Pop1-Pop6) tovább erősítette a kérdéses populáció genetikai elkülönülését a többitől, ugyanis erős dominanciát mutatott az ábrán barna színnel jelölt genetikai klaszter, ami a többi invazív populáció esetében kisebb szerepet tölt be genetikai szerkezetük befolyásolásában. Tovább elemezve a többi invazív populációt, jól láthatjuk, hogy külön történő elemzésük eredményes volt, hiszen ennek köszönhetően nagyobb mértékű elkülönülést tapasztalhattunk. Ebben az esetben a Pop2 és Pop3 között mutattunk ki hasonlóságot, valamint a Pop5 és Pop6 között (az intenzíven megjelenő világoskékkel jelölt klaszter miatt), míg a Pop4 a kettő között helyezkedik el genetikai összetételét figyelembe véve. A honos/hexaploidok (Pop7-Pop11) külön történő elemzése során két klaszterbe történt az egyedek csoportosítása (11. ábra). Esetükben szintén felerősödött a csoporton belüli szeparáció az önálló elemzés hatására. A Pop7 és Pop8 erőteljesen elkülönül a másik három populációtól, a sötét/világoszöld klaszterek eltérő aránya miatt.



11. ábra: A mikroszatellit eredményeink felhasználásával készült genetikai struktúrát ábrázoló diagram. A K érték az elemzés által elkülönített klaszterek számát jelzi, mind a teljes analízisre (Pop 1-11), mind pedig az az inváziós (Pop1-6) és a honos (Pop7-11) populációkra vonatkozóan. Az ábrán a különböző színnel jelzett oszlopok reprezentálják az egyedek egyes genetikai klaszterbe rendelésének valószínűségét.

Azért, hogy árnyaltabb képet kapjunk a vizsgált populációk egymáshoz viszonyított helyzetéről is, elvégeztünk egy Főkoordináta Analízist (PCoA) is a teljes adatbázisra nézve. Ennek az eredménye a 12. ábrán látható. Ez az elemzés szintén erőteljesen elkülönítette a honos és invazív geo-citotípusokat. A geo-citotípusokon belüli különbségek az invazív populációkban nem voltak jelentősek, elkülönülést nem tapasztaltunk az egyes populációk között, ezért az ábrán a populációkat nem jelöltem külön. A honos populációk esetében a Pop7 és Pop8 populációk erőteljesebb elkülönülése volt megfigyelhető a többi honos populációtól, csakúgy mint a struktúra analízisben, ezért őket külön jelöltem.



12. ábra: A mikroszatellit eredményeink felhasználásával készült Főkoordináta Analízis. A távolságok kiszámításához Bruvo indexet alkalmaztunk. ○: Honos 1 (6x) (Pop9, Pop10, Pop11); •: Honos 2 (6x) (Pop7, Pop8) és Δ: Invazív (4x); Az egyes tengelyek által magyarázott variancia százalékát ábrázoltuk.

### 5.2.5. A vizsgált geo-citotípusok genetikai elkülönülése

A geo-citotípusok elkülönítéséhez használt indexek segítségével különböző szintű szegregációt detektáltunk. Az alkalmazott  $F_{ST}$  index viszonylag alacsony (0.051), míg a  $\rho_{ST}$  közepesen erős mértékű (0.183) elkülönülést mutatott. A két geo-citotípuson belül az invazív/tetraploid populációk kisebb mértékben ( $F_{ST} = 0.043$ ;  $\rho_{ST} = 0.137$ ) különültek el egymástól, mint a honos/hexaploid populációk ( $F_{ST} = 0.047$ ;  $\rho_{ST} = 0.179$ ).

### 5.2.6. A vizsgált geo-citotípusok ökológiai elkülönülése

Statisztikai analízisünk kimutatta, hogy az előzőlött területen nevelt geo-citotípusok között szignifikáns produktivitási és kártevő válaszbeli különbségek vannak. A statisztikai kiértékelésünk eredményeit a 4. táblázat foglalja össze.

4. táblázat: A lineáris kevert modell statisztikai eredményei. A modellben a geo-citotípusok és az életszakasz (üvegházi vizsgálatok és a terepi vizsgálat első és második éves eredményei), valamint ezek interakciójának hatását elemeztük a magas aranyvessző mért paramétereire. Minden növényi tulajdonságot külön modellben elemeztünk. Az életszakaszt minden esetben ismételt mérésenként vettük figyelembe. A biomassza, a herbivória és a fertőzöttség arányát csak a második évben mértük, ezért az elemzések ezt az életszakaszt nem tartalmazzák.

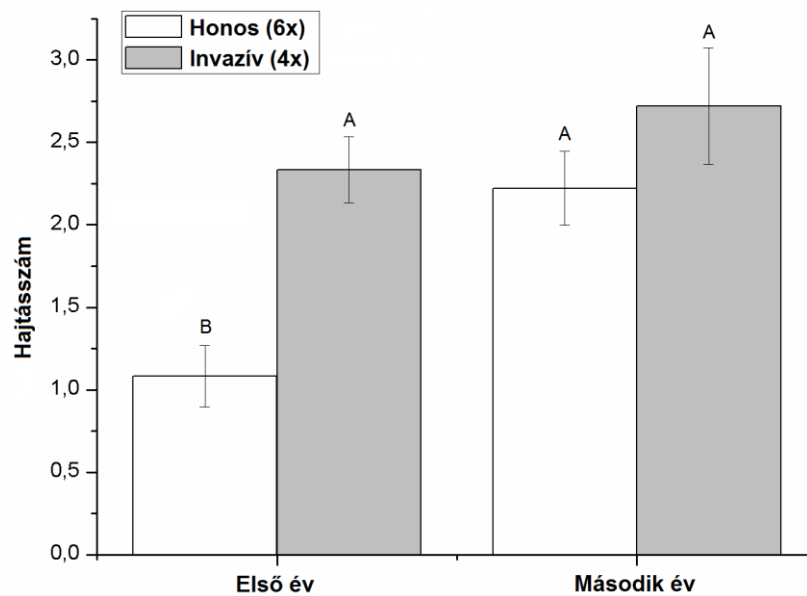
	Hajtásszám			Magasság			Levélszám		
	df	$\chi^2$	P	df	$\chi^2$	P	df	$\chi^2$	P
Geo-citotípus x									
Életszakasz	2	1.9457	0.167	2	4.659	0.030	2	5.871	0.015
Geo-citotípus			n.t.	1	8.323	0.003	1	9.418	0.002
Életszakasz			n.t.	2	124.482	$2 \times 10^{-16}$	2	81.342	$2 \times 10^{-16}$

	Biomassza			Herbivória aránya			Fertőzöttség aránya		
	df	$\chi^2$	P	df	$\chi^2$	P	df	$\chi^2$	P
Geo-citotípus x									
Életszakasz			n.t.			n.t.			n.t.
Geo-citotípus	1	4.984	0.025	1	5.131	0.023	1	3.140	0.076
Életszakasz			n.t.			n.t.			n.t.

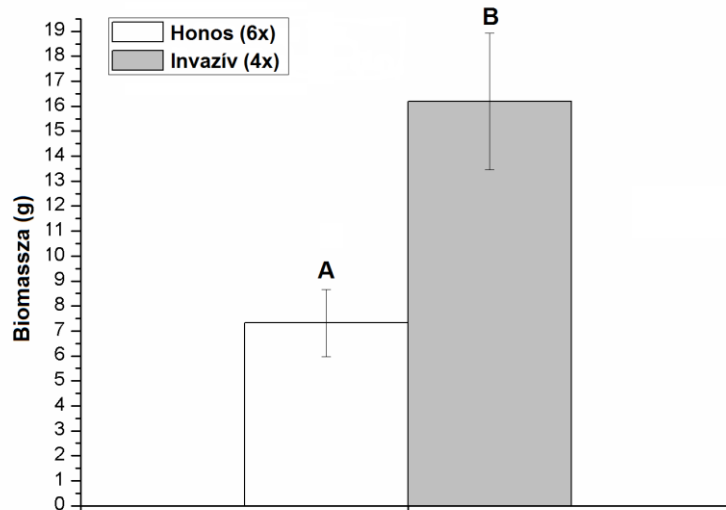
n.t. – nincs tesztelve

Ahogy a táblázatban is látható, a geo-citotípus és az életszakasz interakciója nem befolyásolta szignifikánsan a hajtások számát (13. ábra). Ennek oka, hogy csak az első év során detektáltunk szignifikáns eltérést a geo-citotípusok között, amikor is a tetraploid/invazív egyedek szignifikánsan több hajtást fejlesztettek, mint a honos/hexaploidok ( $t$ -érték = -3.787;  $P < 0.01$ ). A második évben azonban már eltűnt a különbség a két geo-citotípus között, viszont mindkét geo-citotípus különbözött az első évi honos/hexaploidoktól (második évi invazív/tetraploid vs. első évi honos/hexaploid:  $t$ -érték = - 6.166;  $P < 0.001$ ; második évi honos/hexaploid vs. honos/hexaploid:  $t$ -érték = - 4.057;  $P < 0.001$ ).



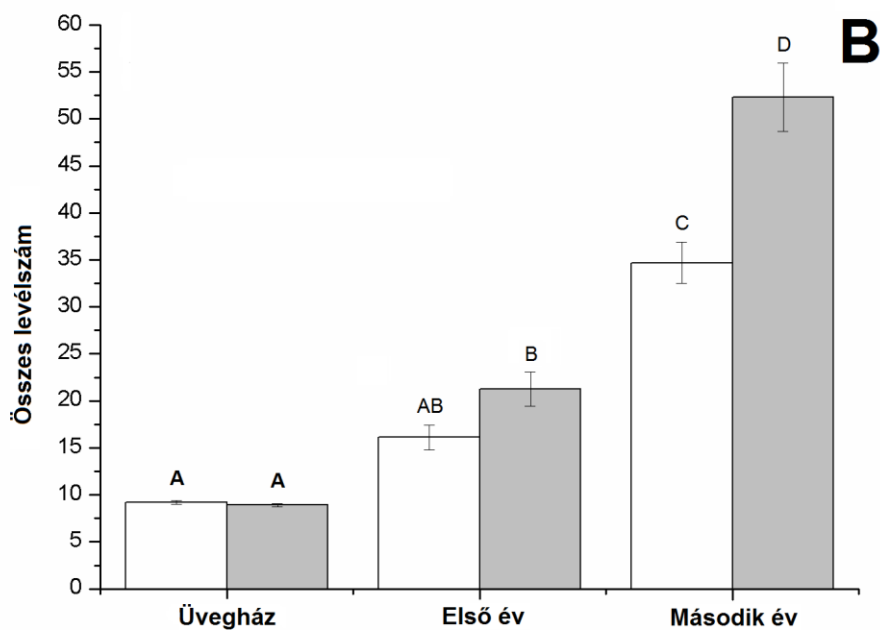
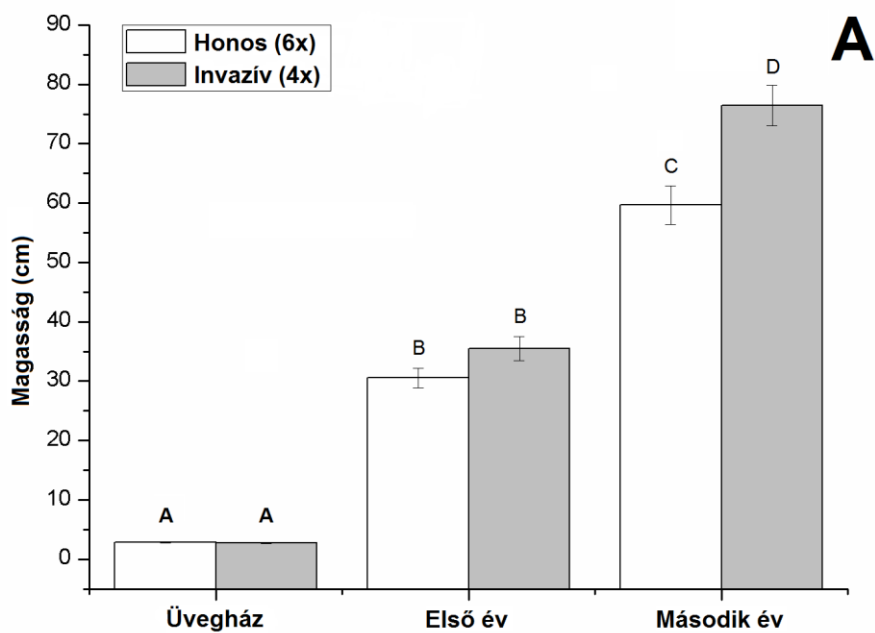
13. ábra: A két geo-citotípus (honos/hexaploid és invazív/tetraploid) hajtásszámainak különbsége, valamint ennek időbeli változása. Mindkét időpontban ugyanazon egyedek adatai kerültek elemzésre. Az oszlopdiagramokon látható szórást jelző mutatók az átlag standard hibáját (S.E.M.) reprezentálják. A nagybetűk a Tukey post-hoc teszt által kapott csoportosítás alapján kerültek feltüntetésre.

A vizsgált egyedek második évi biomasszáját (14. ábra) szignifikánsan ( $t$ -érték = - 2.637;  $P < 0.01$ ) befolyásolta a geo-citotípus, ahol az invazív/tetraploid egyedek több (átlagosan 16.19 g) biomasszát termeltek, mint honos/hexaploid (átlagosan 7.31 g) társaik.



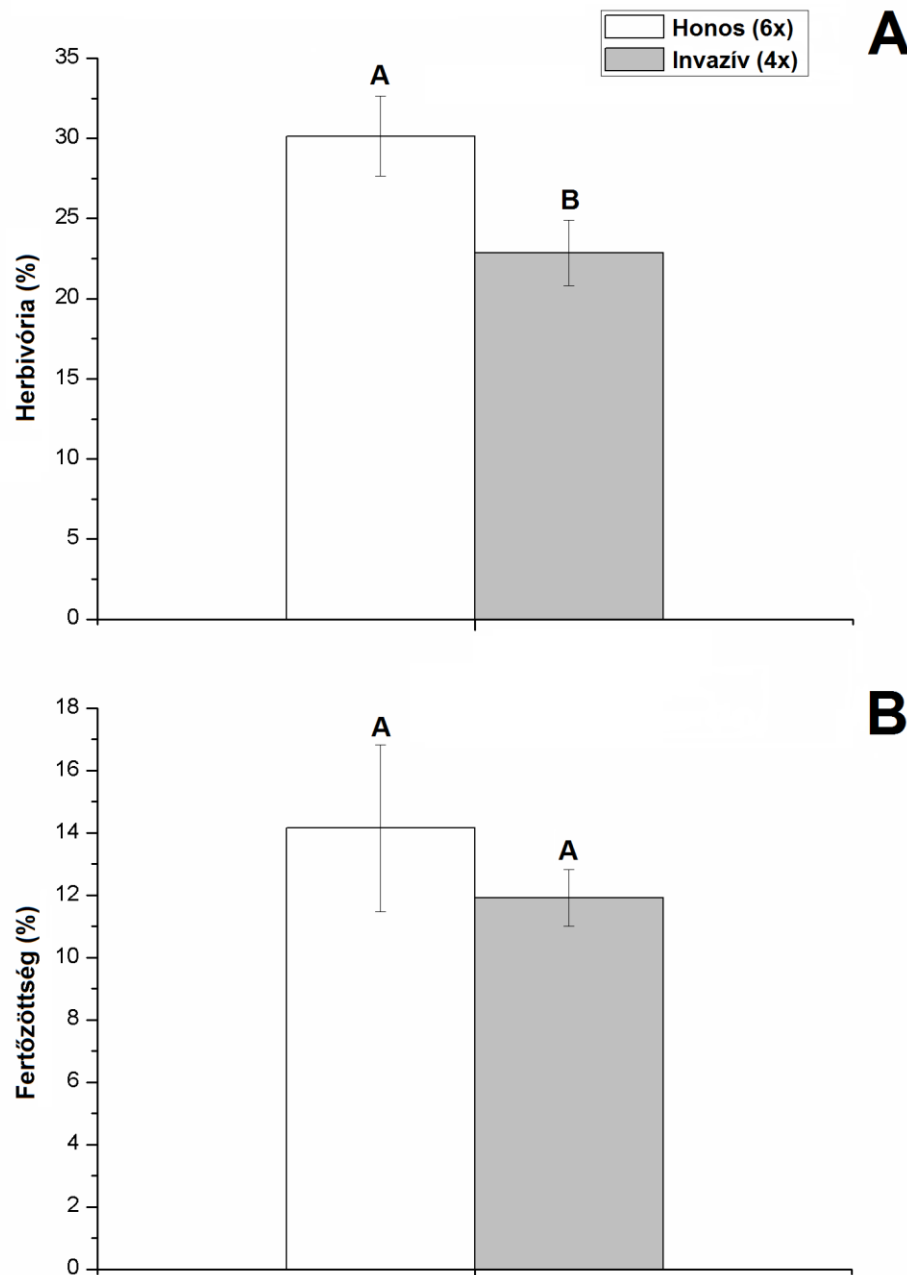
14. ábra: A két geo-citotípus (honos/hexaploid és invazív/tetraploid) biomassza különbsége a második évben. Az oszlopdigramokon látható szórást jelző mutatók az átlag standard hibáját (S.E.M.) reprezentálják. A nagybetűk a Tukey post-hoc teszt által kapott csoportosítás alapján kerültek feltüntetésre.

A magasságot szignifikánsan befolyásolta a geo-citotípus és az életszakasz interakciója (15/A. ábra). Az üvegházi és az első éves eredmények során nem tapasztaltunk különbséget a geo-citotípusok között, ezzel szemben a második évben az invazív/tetraploidok már átlagosan 20-25 cm-el magasabb hajtásokat növesztettek, mint honos/hexaploid társaik ( $t$ -érték = - 5.225;  $P < 0.001$ ). A levélszám esetében is hasonló tendenciát mutattunk ki, a geo-citotípus és az életszakasz interakciója (15/B. ábra) szignifikáns volt, azonban az üvegházi és az első éves eredmények során nem tapasztaltunk különbséget a geo-citotípusok között, ezzel szemben a második évben az invazív/tetraploidok több levelet hoztak, mint honos/hexaploid társaik ( $t$ -value = - 5.852;  $P < 0.001$ ).



15. ábra: A két geo-citotípus (honos/hexaploid és invazív/tetraploid) magasság (A) és összes levélszám (B) különbsége, valamint ennek időbeli változása. Mindhárom időpontban ugyanazon egyedek adatai kerültek elemzésre. Az oszlopdigramokon látható szórást jelző mutatók az átlag standard hibáját (S.E.M.) reprezentálják. A nagybetűk a Tukey post-hoc teszt által kapott csoportosítás alapján kerültek feltüntetésre.

A herbivória (16/A. ábra) esetében azt tapasztaltuk, hogy az invazív egyedeket szignifikánsan kevesebb ( $t\text{-value} = 2.271; P < 0.05$ ) rovarrágás érte, mint a honosakat, azonban a fertőzöttség (16/B. ábra) mértékében nem tapasztaltunk szignifikáns eltérést ( $t\text{-value} = 1.768; P > 0.05$ ).



16. ábra: A két geo-citotípus (honos/hexaploid és invazív/tetraploid) herbivória (A) és fertőzöttségbeli (B) különbsége a második évben. Az oszlopdiagramokon látható szórás jelző mutatók az átlag standard hibáját (S.E.M.) reprezentálják. A nagybetűk a Tukey post-hoc teszt által kapott csoportosítás alapján kerültek feltüntetésre.

# 6. Eredmények értékelése

## 6.1. A vizsgált geo-citotípusok növényközösségekre gyakorolt hatásai

### 6.1.1. A geo-citotípusok fajszintű hatásai

Az általunk vizsgált két területen jelentős különbségeket tapasztaltunk a geo-citotípusokkal együtt előforduló fajok összetételének tekintetében. Annak ellenére, hogy a magyarországi felvételezéseink száma majdnem kétszerese volt az észak-amerikai felvételezéseink számának, jelentős fajszámbeli különbséget nem tudtunk kimutatni (mindössze 12 fajjal találtunk többet a hazai felvételezéseink során). Ebben közrejátszik, hogy Észak-Amerikában a felvételezéseink jóval nagyobb földrajzi régiót fednek le, mint Magyarországon, ezért maga a lépték, valamint az ebből eredő heterogénebb környezet okozhatja a fajok számának relatív méretbeli különbségét a honos területen, ahogyan azt Rahbek (2005) is felismerte már. Azonban eredményeinket alaposabban szemügyre véve megfigyelhető, hogy ez a különbség nem a honos fajok megjelenése miatt alakult ki, hiszen a két terület felvételeiben közel azonos az említett fajok aránya (a magyarországi kvadrátjainkban átlagosan 16%-al magasabb az őshonos fajok száma, annak ellenére, hogy az eltérés nem szignifikáns). A különbség tehát az idegenhonos fajok mennyiségének tudható be. A faj honos, észak-amerikai területén az idegenhonos fajok aránya, valamint azok megjelenési valószínűsége kvadrátjainkban jóval magasabb (majdnem négyszerese), mint a magyarországi, előzőnlött területen. Ennek háttérében az állhat, hogy Európa a nagyléptékű inváziók során inkább donorként, mint recipiensként vett részt a fajok inváziójában (Lonsdale 1999), így Észak-Amerika jóval telítettebb invazív fajokkal.

Érdemes ezenkívül megemlíteni, hogy több faj mindkét kontinensen gyakran előfordul a *S. giganteával* (például: *Elymus repens*, *Poa pratensis*, *Cirsium arvense*, *Tanacetum vulgare*, *Taraxacum officinale*, *Lactuca seriola*, *Medicago lupulina*, *Rumex crispus*, *Bromus sterilis*). Ezek az európai területeken honos, míg az észak-amerikai területeken invazív kompetitorai a fajnak. Tehát a felsorolt fajok között erőteljes transzkontinentális kicserélődés zajlott le, amely során a fajok a két kontinensen eltérő szerepet alakítottak ki. Interakciójukat a többi környezeti feltétel függvényében különböző módon befolyásolták, azonban hasonló ökológiai igényeik miatt mindkét területen gyakori szomszédai egymásnak, ezért aztán ezek a fajok meglepő módon hasonló fajösszetételű közösségeket képesek kialakítani a különböző kontinenseken (Firn és mtsai. 2011).



### 6.1.2. A geo-citotípusok denzitásának hatásai

Ahogy eredményeinkből jól látható, a két geo-citotípus eltérő módon hatott saját területén a növényközösségek alakulására. Míg az össz-, a honos és az idegenhonos fajszámot nem befolyásolta a honos/hexaploidok hajtásszáma, addig az invazív/tetraploidok mindhárom tényezőre hatással voltak, az össz- és honos fajszámot csökkentve, az idegenhonosát viszont emelve. Ennek oka az lehet, hogy amíg a honos környezetében előforduló fajok hozzászoktak az aranyvessző jelenlétéhez, addig az előzőlött területen a faj még újnak számít, ami erőteljesen megemeli az általa kifejtett kompetíciós hatást (Hierro és mtsai. 2006). Ráadásul, mint invazív faj, jelentős hatással van a többi idegenhonos faj megtelepedésére, a növényközösségek átalakításával tovább fokozza az újabb jövevények sikeres bejutását. Eredményeink támogatják az úgynevezett „invasional meltdown” (magyarul „talán invazív fajok egybeolvadásaként” reflektálhatunk rá) hipotézist (Simberloff és Von Holle 2000; Crowl és mtsai. 2008). Az előző bekezdésben is láthattuk, hogy ez a támogatás sem teljesen egyértelmű, hiszen az invazív/tetraploid mellett megjelenő egyéb idegenhonos fajok száma lényegesen kevesebb a honos/hexaploidok közösségihez képest, viszont amíg az utóbbi nem irányítója a folyamatoknak, addig az előbbi erőteljes befolyásoló tényezője.

A diverzitásértékek esetében már kissé árnyaltabb képet kaptunk, ugyanis mindkét geo-citotípus denzitásemelkedése negatívan hatott környezetének diverzitására, ami teljesen egyértelmű, hiszen, amikor egy faj - legyen az akár honos akár invazív - megemeli a dominanciáját, azt a vele együtt előforduló fajok kárára teszi. Az invazív/tetraploid populációk ezt jóval erőteljesebben teszik, bizonyítva a geo-citotípus erőteljesebb közösségátalakító képességét saját környezetében (Hierro és mtsai. 2006). Érdekes eredménnyel szolgált azonban az egyenletességen alapuló elemzésünk, ugyanis amíg a honos/hexaploidok hajtásszáma nem befolyásolta, addig az invazív/tetraploidok hajtásszámával együtt emelték. Ez ellent mond Wilsey és Polley (2002) eredményeinek, akik a *Solidago altissima* denzitásának egyenletességre gyakorolt hatásait vizsgálták. Különösen érdekes ez a jelenség, hiszen a magas egyenletesség fokozza az invázióval szembeni ellenállóképességet (Smith és mtsai. 2004). Ebből következően a magas egyenletesség inkább a faj denzitásának eredménye, mint pedig fordítva.

Eredményeink szerint tehát az invazív geo-citotípusú egyedek denzitásának emelkedése jóval erőteljesebb mértékben, negatívan befolyásolja a megszállt terület növényközösségeit, mint ahogy az a honos geo-citotípusúak esetében megfigyelhető. Kutatásunk nem kísérletes terepi részében kimutattuk, hogy az invazív fajok közösségekre gyakorolt hatásai erőteljes biogeográfiai függés alatt állnak. Ezek az eredmények

összecsengenek más, az inváziók transzkontinentális léptékével foglalkozó kevés, azonban napjainkra egyre növekvő számú kutatás eredményeivel (Callaway és mtsai. 2011; Inderjit és mtsai. 2011; Qin és mtsai. 2013). Az invazív fajok azonban nem csak a honos és előzőnlött növényközösségeikre hatnak eltérően – ahogy mi is tapasztaltuk -, hanem egyéb, saját, belső tulajdonságaik is, mint például produktivitásuk, biomasszatermelő képességük, denzitásuk, kompetitív viszonyaik vagy herbivór/parazita interakcióik is változnak transzkontinentális léptékben (Woodburn és Sheppard 1996; Grigulis és mtsai. 2001; Jakobs és mtsai. 2004; DeWalt és mtsai. 2004; Beckmann és mtsai. 2009; Williams és mtsai. 2010; Callaway és mtsai. 2011). Az általunk tapasztalt különbségek miatt megállapítható, hogy az özönfajok nagyobb sikerűek és fokozott környezet átalakító képességgel rendelkeznek az előzőnlött területen, a honos környezethez viszonyítva (Hejda és mtsai. 2009; Aguilera és mtsai. 2010).

## **6.2. A vizsgált geo-citotípusok genetikai és ökológiai összehasonlítása**

### **6.2.1. Alkalmazott genetikai módszerek összehasonlítása**

Dolgozatom elkészítése során két különböző genetikai vizsgálati módszert teszteltünk, hogy meghatározzuk a *Solidago gigantea* honos és invazív geo-citotípusai esetében legeredményesebben használható technikát. Kimutattuk, hogy a vizsgált ITS szakaszokban minimális eltérést sem tapasztalható a geo-citotípusokra nézve. Eredményeinkkel ellentétben viszont több tanulmány is bizonyította az ITS régiók alkalmazhatóságát a populációgenetikai vizsgálatokban, mint például egyes cianobaktériumok (Boyer és mtsai. 2001) vagy éppen galandférgek esetében (Dai és mtsai. 2012). A módszer más vizsgálati objektumok vizsgálatára alkalmas lehet, azonban ezt mindenképpen érdemes elővizsgálatokkal alátámasztani az ez irányú kutatásokban. Az általunk tapasztalt sikertelenség oka feltehetően multifaktoriális: a faj erőteljes klonális növekedése, a sejtciklus intenzívebb hibajavító folyamatai, valamint az említett fajokhoz képest lassabb generációs ideje mind szerepet játszhat abban, hogy a két geo-citotípus vonalai között szekvenciabeli különbségek nem jelentek meg az általunk vizsgált szakaszokon.

Az ITS szekvenciákkal szemben kimutattuk, hogy a mikroszatellit fragmentek sokkal jobban alkalmazhatóak az aranyvessző genetikai vizsgálatában. Mindössze 110 egyed és 11 populáció vizsgálata esetében is magas allélszámot (55) mutattunk ki. Ezt összevetve Schlaepfer és mtsai. (2008/B) eredményeivel, akik mindkét kontinens esetében jóval nagyobb range-ből vettek mintákat, elmondhatjuk, hogy a mikroszatellitek az általuk használt haplotípusoknál is jóval részletgazdagabb eredményt biztosítanak. Kutatásukban az invazív

populációk esetében lényegesen kevesebb haplotípust találtak a honos populációkkal ellentétben (habár vizsgálataikban csak diploid és tetraploid egyedeket kerültek elemzésre). Ezzel szemben, eredményeink sugallják, hogy egy nagyobb léptékű mintavételezés esetében a mikroszatellit markerek jóval pontosabb képet szolgáltathatnak az egyes populációk rokonsági és származástani viszonyairól, mint a fejezetben felsorolt módszerek.

### **6.2.2. A vizsgált geo-citotípusok genetikai diverzitása**

A mikroszatellit markerekkel végzett genetikai elemzéseink már a diverzitásban különbséget mutattak a vizsgált honos/hexaploid és invazív/tetraploid geo-citotípusok között. Ez a különbség az unikális allélok számában is jelentkezett, ahol a honos populációk bizonyultak gazdagabbnak, azonban az invazív populációkban is találtunk olyan allélokat, amelyek csak rájuk jellemzőek. Ez azt mutatja, hogy az invazív fajok az előzőnlött területen is képesek új allélok mutációjával genetikai állományukat továbbfejleszteni és ezzel a genetikai diverzitásukat is emelni. Ennek oka feltételezhetően az invazív fajok egyedszámában bekövetkező nagymértékű emelkedés lehet, ugyanis az exponenciálisan emelkedő populáció létszám az evolúciós változásokat felfokozza. Az esetlegesen negatívan ható mutációk nagy egyedszám esetében kevésbé jelentenek hátrányt a populáció teljes fitnessére. Ezzel szemben a pozitív változások gyors elterjedésre képesek, ami nagymértékben fokozza a faj sikerességét az előzőnlött területeken. Ez lényegében az úgynevezett gyors evolúció vagy „rapid evolution” jelensége mögött álló genetikai folyamat (Dlugosh és Parker 2008; Whitney és Gabler 2008). Ennek eredménye sokszor nem csak a sikerességben, de magában a genetikai diverzitásban is megjelenik, egyes invazív populációkban a várttal ellentétben hasonló vagy akár magasabb genetikai diverzitás jelenik meg, mint honos populációikban (Lavergne és Molofsky 2007).

Az általunk vizsgált faj esetében ez a hatás még csak az unikális allélok megjelenésében mutatkozik meg, azonban az allélgazdagságban és diverzitásban még nem. A honos/hexaploid egyedek esetében mindkét mért index szignifikánsan magasabb volt az invazív/tetraploid egyedekéhez képest. Eredményeink egybeesnek azzal az általános hipotézissel, hogy az invazív populációk diverzitása, az alapító hatás miatt általában alacsonyabb, mint az honos populációké (Kliber és Eckert 2005), valamint megerősítik Schlaepfer és mtsai. (2008/B) korábbi eredményeit a magas aranyvesszővel kapcsolatban. A hexaploidok magasabb diverzitása mögött az alapító hatáson kívül több egyéb ok is állhat: köztük az, hogy a ploidizáció képes jelentősen megemelni a potenciálisan meglévő allélok gyakoriságát (Mahy és mtsai. 2000). Ráadásul a faj honos területén, ahol általánosan magasabb a potenciális allélok száma, a populációk közötti intenzív génáramlás is fokozza a

genetikai diverzitást (Sosa és mtsai. 2014). Ezenkívül a generatív/vegetatív szaporodás aránya is befolyásoló tényező, az olyan populációkban, ahol jelentős mértékű a klónokkal történő terjedés, ott alacsonyabb diverzitást mérhetünk. Magát a generatív/vegetatív szaporodás arányát a fajok ploidiaszintje is meghatározza (Liu és mtsai. 2015), általában a magasabb ploidiaszintű egyedek nagyobb arányban terjednek klonálisan, mint az alacsonyabb citotípusú társaik. Ezt a magas arányvessző esetében Jakobs és mtsai. (2004) eredményei is alátámasztották, amikor honos/diploid és invazív/tetraploid egyedeket vizsgáltak. A mi eredményeink szerint azonban a két geo-citotípus klonális szaporodása között csupán a terjedés elején van szignifikáns különbség az invazív/tetraploidok javára, míg a későbbi időszakban ez a különbség megszűnik, így ez nem játszhat szerepet a geo-citotípusok közti diverzitásbeli különbségekben.

Ahogy terepi kísérletes vizsgálataink eredményéből is látható, a várakozásokkal ellentétben a honos geo-citotípusok relatíve nagyobb genetikai diverzitása nem befolyásolta szignifikánsan a faj sikerességét. Eredményeink egybecsengenek Rollins és mtsai. (2013), Williams és Fishman (2014) eredményeivel, ami azt sugallja, hogy pusztán maga a genetikai diverzitás nem olyan jelentősen befolyásoló elem az invazív fajok sikerességében, mint ahogyan azt korábban gondoltuk. Ennek oka több esetben az invazív fajok nagyfokú generalista viselkedésében (Wolff 2000), valamint a nagyfokú evolúciós változókéességében rejlik.

### **6.2.3. A vizsgált geo-citotípusok genetikai elkülönülése**

Ahogy a geo-citotípusok különböztek diverzitásukban, úgy a genetikai struktúrájukban is jelentős elkülönülést tapasztaltunk. Amíg az általunk alkalmazott  $F_{ST}$  kismértékű, addig a  $\rho_{ST}$  jóval erősebb szegregációt mutatott ki a két geo-citotípus között, valamint azokon belül. Ennek oka abban keresendő, hogy amíg az  $F_{ST}$  sokkal inkább az azonos ploidiaszintű egyedek vizsgálatára alkalmas, addig a  $\rho_{ST}$  független az egyedek ploidiaszintjétől, figyelmen kívül hagyja a beltenyészetet valamint a poliploid élőlényeknél megfigyelhető dupla redukció jelenségét is (Ronfort és mtsai. 1998). Ennek következtében az utóbbi index jóval pontosabb képet fest a vizsgált, eltérő ploidiaszintű geo-citotípusaink valós genetikai elkülönüléséről (Meirmans és Van Tienderen 2013). Ezen eredményekből arra következtethetünk, hogy a két vizsgált geo-citotípus közötti földrajzi elkülönülés időben elég régen következett be ahhoz, hogy jelentős hatással legyen genetikai elkülönülésükre is.

Elkülönülésük mellett, genetikai összetételükben is különböztek a vizsgált geo-citotípusok. Főkoordináta és  $\rho_{ST}$  analízisünk erős különbséget mutatott ki a

honos/hexaploidok és az invazív/tetraploidok között, míg az invazív populációkon belül jelentős szegregációt nem tapasztaltunk. Ezzel szemben a struktúra analízisünk részletesebb képet fest az invazív populációk helyzetéről, aminek oka az utóbbi módszer elemzési szemlélete: kevésbé a rokonsági fokra fókuszált, mint inkább a multilokuszos szerkezet feltárására (Pritchard és mtsai. 2000). A honos/hexaploid populációk esetében már mindhárom módszer erősebb elkülönülést mutatott, ahol két elkülönülő csoportot találtunk (Pop7 és Pop 8, valamint a Pop9, Pop10 és Pop11 csoportok). Eredményeink tehát mutatják, hogy nem csak a két geo-citotípus különül el egymástól, de a geo-citotípusokon belül is megfigyelhető bizonyos mértékű szeparálódás. Mindkét geo-citotípus esetében az erősebben elkülönülő populációk élőhelyüket tekintve is elkülönültek egymástól (szárazabb domboldalak egyedei voltak), ami bizonyítja, hogy az eltérő élőhelyhez való alkalmazkodás hatással van a populációk genetikai szerkezetére (Alberto és mtsai. 2010). Ennek az elkülönülésnek a kimutatására a mikroszatellit fragmentek a legalkalmasabb genetikai objektumok, hiszen ahogy Raybould és mtsai. (1998) kutatásai is bizonyították, csak a földrajzi távolság önmagában nem elegendő a mikroszatellit fragmentszámbeli különbségeinek kialakulásához. Ez azt sugallja, hogy a környezeti különbségekhez való alkalmazkodás, a távolságnál lényegesen erőteljesebb formáló ereje a mikroszatellitek kompozíciójának. Hasonló eredményeket tapasztaltak Moore és mtsai. (2014) publikációjukban, ahol a fészkesek közé tartozó *Grindelia* fajok különböző élőhelyen élő ökotípusainak elkülönülése került vizsgálatra. Ezen információk és eredményeink segítségével megállapíthatjuk tehát, hogy az általunk tapasztalt mikroszatellit kompozícióbeli különbségek az egyes geo-citotípusok különböző adaptációjának köszönhető, így hasznos indikátorai az ökológiai szintű elkülönülések vizsgálatának is.

#### **6.2.4. Az ökológiai különbségek környezeti és életszakaszbeli függése**

Ahogy azt már a genetikai vizsgálataink eredményei is sejtették, a geo-citotípusok között jelentős mértékű ökológiai elkülönülést tapasztaltunk. Kétéves terepi vizsgálatunk során szignifikáns különbségeket mutattunk ki a geo-citotípusok, valamint a vizsgálat időpontjának tekintetében a legtöbb mért paraméter esetében. A geo-citotípus/életszakasz interakciója is szignifikáns volt két fontos tulajdonság (magasság és biomassza) esetében is, ami arra utal, hogy a honos/hexaploid és invazív/tetraploid összehasonlításban az életszakaszt - mint faktort - komolyabb hangsúllyal érdemes számításba venni, mint azt korábban gondoltuk. Eredményeinkből azt a következtetést vonhatjuk le, hogy sok esetben az erőteljes genetikai különbségek ellenére, az ökológiai különbségek nem jelentkeznek kontrollált

üvegházi körülmények között vagy éppen a terjedés korai szakaszában, vagyis a geo-citotípusok közti különbségeknek időre van szüksége a kifejeződéshez. Az üvegházi és a terepi kísérletek ráadásul teljesen eltérő környezetet teremtenek a vizsgálati objektumoknak, amivel szignifikánsan befolyásolják az eredményeket, vagy éppen teljesen eltérő következtetésre juttatnak (Lankau és mtsai. 2010; Zeller és mtsai. 2010). A különböző válaszok egyik oka a stressztényezők eltérő kompozíciójában keresendő. Míg például a kompetíció és a kártevők szerepe erőteljes faktor a terepi vizsgálatokban, addig az üvegházi kísérletekben az abiotikus tényezők játsszák a legjelentősebb szerepet (Hartman és mtsai. 2014). Azt mondhatjuk, hogy az üvegházi kísérletek, annak ellenére, hogy szerepük kiemelkedően fontos a modern ökológiai kutatásokban, sokszor elfedik azokat a különbségeket, amelyeket természetes körülmények között vizsgálhatnánk. Ez megerősítést is nyert kutatásunkban, amikor a geo-citotípusaink különbségei idővel megnyilvánultak terepi vizsgálataink során.

A terepi vizsgálataink első éve is meglepő eredményekkel szolgált számunkra. Ahogy ábráinkból látható, az invazív geo-citotípus egyedei lényegesen erőteljesebbek klonális növekedésükben, mint honos társaik, azonban ez csak az első évben volt megfigyelhető. Ez a tényező az invazív környezetben különösen fontos szerepű, hiszen a gyors terjedés egyik legfontosabb módja a vegetatív szaporodás, ami a honos egyedek esetében kevésbé volt jellemző. A nagymennyiségű ramet fejlesztése már korán jelentős előnyhöz juttathatja az invazív egyedeket, amely segítségével gyors dominanciára törhetnek (Hollingsworth és Bailey 2000). A második évre az invazív egyedek többi mért paramétere (magasság és biomassza) lényegesen megerősödött, míg a rametképzés intenzitása lecsökkent, bevárva a honos/hexaploidokat. A különbségek oka a két geo-citotípus eltérő növekedési stratégiájából eredhet: (1) az invazív/tetraploid egyedek a terjedésük korai szakaszában lényegesen több energiátallokálnak a klonális terjedésükbe, mint a honos/hexaploidok; (2) majd ezt követően, felhasználva a rametektől származó fotoasszimilátumot és felvett tápanyagtöbbletet, jóval nagyobb mennyiségű energiát fektetnek az egyes klónok fejlesztésébe; (3) és így lényegesen nagyobb kompetíciós előnybe kerülnek az előzőlött terület honos növényeivel szemben, mint a honos/hexaploidok (Aguilera és mtsai. 2010).

#### **6.2.5. Az EICA hipotézis szerepe a *S. gigantea* inváziójában**

A genetikai különbségek hatása mellett több más tényező is fontos szereppel bírhat az egyedek fent említett teljesítményére, ezért megvizsgáltuk, hogy az EICA hipotézis milyen mértékben támogatja a magas aranyvessző invázióját. Ezenirányú kutatásunk során

szignifikáns különbséget tapasztaltunk a két geo-citotípust érő herbivória mennyiségében. Kimutattuk, hogy az előzőlött terület herbivórijai nagyobb mennyiségben fogyasztották a honos citotípus egyedeit, mint az invazívakat, amely eredmények ellentmondanak az EICA hipotézisnek. Ez azonban nem meglepő, hiszen Van Kleunen és Schmid (2003) már korábban feltárták, hogy a közelrokon kanadai aranyvessző (*Solidago canadensis*) inváziójában az EICA nem játszik szerepet. Ráadásul Meyer és Hull-Sanders (2008) már vizsgálták a magas aranyvessző és az EICA hipotézis kapcsolatát, azonban - csak úgy, mint mi - ők sem tapasztalták a különböző területről származás hatását a herbivóriára. Ahhoz, hogy ne csak a származás, hanem a citotípus szerepét is megismerjék, Hull-Sanders és mtsai. (2009/A) kutatásukban mind az öt geo-citotípus herbivória viszonyát megvizsgálták. Azt tapasztalták, hogy a herbivórok preferenciája nem csak az eredetre, de a citotípusra is érzékeny volt. Ezzel szemben más kutatások szerint a herbivória mértékét nem befolyásolja a gazdanövény citotípusa (Boalt és mtsai. 2010; Collins és Müller-Schärer 2012).

A fentebb említett kutatások főleg a honos területen előforduló, specialista herbivórok hatását vizsgálták a fajra. Ezzel szemben hazánkban elsősorban generalista fajok fogyasztják a növényt (Botta-Dukát és Dancza 2004; Weber és Jakobs 2005), ráadásul kutatásunk terepi és nem üvegházi környezetben zajlott. Ez lényeges különbség, ugyanis teljesen más eredményeket adnak az ezen irányú kutatások, attól függően, hogy pontosan melyik területről és milyen típusú herbivór fajokat vesznek figyelembe. Az EICA hipotézis bizonyíthatja, hogy a honos herbivórok ellen, amelyek gyakran specialisták, jóval gyengébb az invazív egyedek védekezése, ami azonban téves, általános következtetéshez vezethet. A gyenge védekezési képesség oka annak az eredménye is lehet, hogy az invazív egyedek a honos terület herbivórijaival való interakció megszűnése miatt a védekezésüket inkább az invazív terület herbivórijai ellen fordítják. Tehát feltételezhetjük, hogy mindkét vizsgált geo-citotípus a saját környezete herbivórijai ellen adaptálódott, ahogyan azt vizsgálataink, valamint Sakata és mtsai. (2014) publikációja is sugallja. Ráadásul a generalista herbivórok elleni védekezőképesség kialakítása jóval gyorsabb léptékben alakulhat ki, ahogy azt Maron és Vilà (2001) valamint Parker és mtsai. (2006) korábban más fajok esetében bizonyították. Végül pedig, ahogy az üvegházi és terepi vizsgálataink során is kiderült, nem mindegy, hogy milyen körülmények között zajlik a kutatás, hiszen az eltérő környezeti hatások miatt eltérő eredményeket adhatnak (Hartman és mtsai. 2014), ami a herbivória vizsgálatok eredményét is érinti.

A herbivóriával szemben a patogének által okozott fertőzések hatása nem mutatott eltérést a két geo-citotípusra nézve. Ezek az eredmények bizonyítják, hogy a patogénekkal szembeni válaszreakciók kialakulásához jóval több időre van szükség.

#### **6.2.6. A ploidia hatása az invázióképességre**

Kutatásunk legfontosabb eleme a ploidia szerepének felderítése volt a *Solidago gigantea* inváziójára, és mint a korábban tárgyalt összes tényezőre jelentős hatást gyakorló faktor, szerepét eredményeink értékelésének végén összegezzük. A korábbi kutatások általánosító tendenciájával (te Beest és mtsai. 2011; Pandit és mtsai. 2014) szemben, vizsgálatunkban kimutattuk, hogy a magasabb ploidiaszint nem minden esetben jelent egyértelmű pozitív hatást egy faj invazivitására, biomassza produkciójára, vagy éppen kompetíciós és védekezési képességeire. A honos/hexaploidok minden mért termelékenységi és interakciós paraméterben gyengébben és kevésbé agresszíven viselkedtek, mint az invazív/tetraploidok. Ennek egyik oka, mint már korábban is említésre került, az hogy a sejtmagban megemelkedő DNS mennyiség és az ezzel együtt járó sejttérfogat emelkedés nem okozza egyértelműen a növény méretének növekedését is (Otto és Whitton 2000; Hansen és mtsai. 2007), így a DNS tartalom közvetlenül nem hat az általunk tapasztalt méretbeli különbségre az előzőlött területen. Korábban azonban Jakobs és mtsai. (2004) és Schlaepfer és mtsai. (2010) kutatásaikban pozitív korrelációt tapasztaltak a magas aranyvessző ploidiája valamint mérete/hajtásszáma között, amikor di- és tetraploid egyedeket vizsgáltak, viszont a hexaploidokat kihagyták a vizsgálatukból. Hull-Sanders és mtsai. (2009/B) továbbmentek a pusztán ploidiára történő fókuszálásnál, amikor a faj minden geo-citotípusát vizsgálatukba vonták a növekedési képességük szempontjából. Kutatásuk különbséget mutatott ki a geo-citotípusok között, azonban ez inkább a földrajzi elkülönülés hatását hangsúlyozta, semmint a ploidia hatását. Elmondhatjuk, hogy magának a ploidiának jóval kevesebb hatása volt a mért paraméterekre, mint a különböző származási területeken korábban lejátszódott környezeti adaptációs és genetikai eseményeknek. Ráadásul Hull-Sanders és mtsai. (2009/B) eredményei erősen támogatják az európai területen lejátszódott korai ploidizáció lehetőségét, vagyis, hogy a honos és invazív területek poliploidjai egymástól függetlenül alakultak ki a két területen. Ennek a genetikai megerősítése sajnos még nem történt meg, az egyes citotípusok allo- vagy autopoliploid eredetéről is hiányos információkkal rendelkezünk. Egyelőre csak az általunk és Schlaepfer és mtsai. (2008/B) kutatásai által tapasztalt genetikai palacknyak hatást sikerült felmérni az egyes geo-citotípusok között. Ezért a jövőbeli kutatásoknak érdemes lenne ennek a komplex kérdéskörnek a feltárására is fókuszálnia.



A ploidia pozitív szerepe tehát nem teljesen egyértelmű a fajok teljesítményére. Egyes kutatások, például Combes és mtsai. (2012) publikációja egyenesen vitatja a magasabb ploidijú egyedek fokozott sikerességét az alacsonyabbakkal szemben. A ploidióval kapcsolatban további fontos eredményekkel szolgált Suda és mtsai. (2015) tanulmánya, amelyben a genom méret/ploidia trade-off jelenlétét tapasztalták a növényeknél. Ez azt jelenti, hogy a fajok ploidijának végtelenségig történő emelése nem jár egyértelmű előnnyel, vagyis léteznie kell egy küszöbnek, amely felett már nem éri meg tovább fokozni a ploidiaszintet. Jelen kutatásunk hasonló eredményt hozott, ugyanis amíg a tetraploidok sikere egyértelműen kimutatható volt, addig a hexaploidok esetében ugyanez nem valósult meg, így az említett küszöb a vizsgált fajunk esetében a tetraploid egyedeknél húzható meg. Eredményeink bizonyítják, hogy a magasabb ploidiaszint csak bizonyos szintig játszik befolyásoló szerepet egy faj inváziós képességeiben, aztán a különböző adaptációs és egyéb genetikai tényezők válnak fontosabb tényezőkké (Nagy és mtsai. 2017).

# 7. Öszefoglalás

A kromoszóma szám változtatásának képessége régóta ismert és fontos eleme a növényi inváziók vizsgálatának. Egyre több tanulmány állítja, hogy a magasabb ploidi szint pozitív hatással van a növényfajok inváziós sikerére. A magas aranyvesző (*Solidago gigantea*) rizómával terjedő, évelő, lágyszárú növény, amely Észak-Amerikában honos, azonban Európában és Ázsiában komoly problémákat okozó invazív faj. Honos területén mindhárom citotípusa (di-, tetra- és hexaploid) közel azonos mértékben terjedt el, míg invazív területén a tetraploidok dominanciája jellemző.

Kutatásunkban arra kerestük a választ, hogy vajon a honos/hexaploid egyedek nagyobb veszélyt jelentenek-e a hazai, honos növényközösségekre, mint a már jelenlevő, invazív/tetraploidok? Ennek megválaszolásához, botanikai felvételezéseket végeztünk mindkét geo-citotípus környezetében, hogy megismerjük, milyen szerepet töltenek be saját közösségeikben. Ezenkívül, hogy felmérjük a bekerülés potenciális veszélyét, honos/hexaploid (montanai) és invazív/tetraploid (magyarországi) egyedeket vizsgáltunk, egy hazai terepi kísérletes kutatás részeként. A terepi kísérletünk során ültetett növényeink genetikai szerkezetét is elemeztük, mikroszatellit fragmenthossz analízissel. Ennek köszönhetően pontosabb képet kaphattunk a geo-citotípusok ökológiai elkülönülésének genetikai hátteréről.

Botanikai vizsgálataink segítségével sikerült megállapítanunk, hogy a honos/hexaploidok hajtásszámai nem befolyásolták sem a velük együttélő honos és invazív fajok számát, illetve kevés hatással voltak a felmért, észak-amerikai növényközösségek diverzitásra. Ezzel szemben az invazív/tetraploidok a hajtásszámaik emelésével csökkentették a magyarországi, honos fajok számát és a felvételek diverzitását, míg a magasabb *Solidago* hajtásszám magasabb idegenhonos fajszámmal járt. Terepi kísérletes vizsgálatunkban résztvevő populációk genetikai elemzése során mind főkoordináta, mind struktúra analízisünk során kimutattuk a vizsgált geo-citotípusok erőteljes genetikai elkülönülését. Ezen kívül bebizonyítottuk a honos/hexaploidok szignifikánsan magasabb genetikai diverzitását az invazív/tetraploidokkal szemben. Végezetül, a terepi kísérletes eredményeink is megerősítették, hogy invazív/tetraploid geo-citotípus egyedek növekedési potenciálja szignifikánsan magasabb a magyarországi területen, mint a honos/hexaploidoké. Ráadásul

lényegesen kevesebb herbivória is éri őket, mint az általunk újonnan behozott geo-citotípus egyedeit.

Kutatásunkban bebizonyítottuk a két, vizsgált geo-citotípus eltérő szerepét saját környezetében, ami a terepi vizsgálatainkkal együtt megerősíti az invazív/tetraploid egyedek nagyobb invazív potenciálját az előzőlött területen. Ezen eredményeink bizonyítják, hogy a kromoszómaszám egy bizonyos küszöbérték felett önmagában nem fejt ki egyértelmű pozitív hatást és ellentmondanak a korábbi hipotézisnek, amely szerint a magasabb ploidiaszint nagyobb inváziós sikerrel járna. Azonban, mindezek ellenére sem kívánatos a hexaploidok bekerülése a honos, európai vegetációkba, mivel eltérő genetikai tulajdonságaiknak köszönhetően egy esetleges hibridizáció hatásai ismeretlenek a faj további viselkedésére.

## 8. Summary

The influence that chromosome number has on exotic plant invasions is a well-known phenomenon. A growing number of papers suggest that higher ploidy levels may influence the invasion potential of a species. *Solidago gigantea* is a rhizomatous, perennial herb native to North America and invasive in Europe and Asia. In its native range, di-, tetra- and hexaploid cytotypes are present, while in the invasive European range only the tetraploid cytotype is present.

We investigated if North American *Solidago gigantea* hexaploids present a greater invasion potential to native European plant communities than the already established *S. gigantea* tetraploids. First, we collected vegetation data from the native North American and invasive European ranges to measure their influence on their respective plant communities. Then, we planted hexaploid (from Montana) and tetraploid (from Hungary) individuals into a common garden in Hungary to compare behavioral differences between the two geo-cytotypes. In addition, we performed a microsatellite fragment length analyses on these individuals to evaluate genetic differences between them.

Our botanical data provided that the abundance of native/hexaploids does not influence the number of co-occurring native and exotic species, nor the diversity of the North American plant communities. In contrast, increasing abundance of the non-native/tetraploids decrease the number of co-occurring native species and diversity of the Hungarian plant communities, while enhanced the number of exotic species. Genetic structure and principal coordinates analyses of the individuals involved to our common garden experiment proved the genetic segregation of the investigated geo-cytotypes. These data also showed the higher genetic diversity of the native/hexaploids over non-native/tetraploids. Our common garden experiment provided evidence for the higher growing and spreading abilities of the non-native/tetraploid geo-cytotype over the native/hexaploids in the invaded, Hungarian range. In addition, the herbivores of the invaded range preferred the native/hexaploids over the non-native/tetraploids.

Our results show that the investigated geo-cytotypes play different roles in their respective plant communities. Additionally, the results of the common garden experiment suggest a that increased chromosome number does not mean ultimate invasional success, and

even proves the existence of a ploidy level threshold in the case of *S. gigantea*. However, the introduction of North American hexaploids should be prevented due to the risk of genetic hybridization between these geo-cytotypes.

# 9. Köszönetnyilvánítás

Az alábbiakban szeretném köszönetemet kifejezni azon személyeknek, akik segítsége és támogatása fontos volt disszertációm elkészültéhez.

Köszönöm témavezetőmnek és barátomnak Dr. Pál Róbertnek, akivel a terepi vizsgálatainkat végeztük el, aki a doktori munkámat az elejétől a végéig tanácsaival és ötleteivel támogatta, és akivel a munka minden pillanata örömteli és nevetéstől hangos volt.

Köszönöm Dr. Stranczinger Szilviának, aki a genetikai vizsgálataim tervezésében és elvégzésében végzett segítsége kihagyhatatlan alapja lett dolgozatomnak, és aki töretlen optimizmusával és jókedvével erőt öntött belém a felbukkanó nehézségek ellenére is.

Köszönöm szakdolgozóim, Godi Aliz és Weisz Anett lelkes és segítőkész munkáját, akik részvétele a laboratóriumi vizsgálatok lebonyolításában volt nélkülözhetetlen.

Köszönöm kollégám, Dr. Christoph Rosche segítségét, akitől elsajátíthattam a populációgenetika statisztikai elemzésének alapjait, és aki a publikáció megírásánál, hasznos kritikusa volt kéziratomnak.

Köszönöm Dr. Jan Suda kollégámnak, aki a Prágai Károly Egyetemen található laboratóriumában rendelkezésemre bocsátotta az ploidiavizsgálathoz szükséges apparátusát és hasznos tanácsokkal látott el a kapott eredmények értékelését illetően. E dolgozatot az ő emlékének ajánlom.

Köszönöm kollégám, Dr. Szalontai Bálint segítségét, aki éles szemével és meglátásaival fejlesztette a laborbeli munkám minőségét.

Köszönöm Nyulasi Judit a terepi vizsgálataink közben végzett segítségét.

Köszönöm Ambra Tosto, Maróti Ivett és Rab Renáta szakdolgozók segítségét a terepi kísérletek beállításakor.

Köszönöm barátaim és PhD-s társaim Dr. Henn Tamás és Dr. Henn-Mike Nóra biztatását és a kellemesen töltött irodai brainstorming-okat.

Végül, de nem utolsósorban köszönöm szüleim és családom hathatós lelki támogatását, biztatását és hogy, elviseltek a PhD kemény éve alatt, nélkülük nem valósulhatott volna meg dolgozatom.

# 10. Irodalomjegyzék

- Ábrahám R, Érsek T, Kuroli G, Németh L, Reisinger P (2011) Növényvédelem. Az Agrármérnöki MSc szak tananyagfejlesztése, Debreceni Egyetem, Nyugat-Magyarországi Egyetem, Pannon Egyetem. TÁMOP-4.1.2-08/1/A-2009-0010 projekt.
- Agrawal AA, Kotanen PM (2003) Herbivores and the success of exotic plants: a phylogenetically controlled experiment. *Ecology Letters*, **6**: 712-715.
- Aguilera A, Alpert P, Dukes J, Harrington R (2010) Impacts of the invasive plant *Fallopia japonica* (Houtt.) on plant communities and ecosystem processes. *Biological Invasions*, **12**: 1243–1252.
- Alberto F, Raimondi PT, Reed DC, Coelho NC, Leblois R, Whitmer A, Serrao EA (2010) Habitat continuity and geographic distance predict population genetic differentiation in giant kelp. *Ecology*, **91**: 49–56.
- Allan E, Crawley MJ (2011) Contrasting effects of insect and molluscan herbivores on plant diversity in a long-term field experiment. *Ecology Letters*, **14**: 1246-1253.
- Ayres D, Smith DL, Zaremba K, Klohr S, Strong DR (2004) Spread of exotic cordgrasses and hybrids (*Spartina* sp.) in the tidal marshes of San Francisco Bay, California. USA. *Biological Invasions*, **6**: 221–231.
- Bai C, Alverson WS, Follansbee A, Waller DM (2012) New reports of nuclear DNA content for 407 vascular plant taxa from the United States. *Annals of Botany*, **110**: 1623-1629.
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, **67**: 1-48.
- Beckmann M, Erfmeier A, Bruelheide H (2009) A comparison of native and invasive populations of three clonal plant species in Germany and New Zealand. *Journal of Biogeography*, **36**: 865–878.
- Blanchet É, Penone C, Maurel N, Billot C, Rivallan R, Risterucci AM, Maurice S, Justy F, Machon N, Noël F (2014) Multivariate analysis of polyploid data reveals the role of railways in the spread of the invasive South African Ragwort (*Senecio inaequidens*). *Conservation Genetics*, **16**: 523-533.
- Blossey B, Nötzold R (1995) Evolution of Increased Competitive Ability in Invasive Nonindigenous Plants: A Hypothesis. *The Journal of Ecology*, **83**: 887-889.

- Boalt E, Arvanitis L, Lehtilä L, Ehrlén J (2010) The association among herbivory tolerance, ploidy level, and herbivory pressure in *Cardamine pratensis*. *Evolutionary Ecology*, **24**: 1101-1113.
- Bonan GB (2008) Global Climatology. In: Bonan GB (szerk.) *Ecological Climatology: Concepts and Applications*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 25-60.
- Borhidi A (1998): A zárwatermők fejlődéstörténeti rendszertana. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.
- Botta-Dukát Z, Dancza I (2004) Magas aranyvessző és kanadai aranyvessző. In: Mihály B, Botta-Dukát Z (szerk.) *Özönnövények. A KvVM Természetvédelmi Hivatalának Tanulmánykötetei 9*. Természet Búvár Alapítvány Kiadó, Budapest, pp. 289–314.
- Botta-Dukát Z, Balogh L, Szigetvári Cs, Bagi I, Dancza I, Udvardy L (2004) A növényi invázióhoz kapcsolódó fogalmak áttekintése, egyben javaslat a jövőben használandó fogalmakra és definíciókra. In: Mihály B, Botta-Dukát Z (szerk.) *Biológiai inváziók Magyarországon, Özönnövények*. Természetbúvár Alapítvány Kiadó, Budapest, pp. 31–55.
- Botta-Dukát Z, Kalapos T, Pásztor E, (2007) A populációk terjedőképessége. In: Pásztor E, Oborny B (szerk.) *Ökológia*. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest, pp 45-64.
- Botta-Dukát Z, Dancza I (2012) Magas aranyvessző, kanadai aranyvessző. In: Csiszár Á (szerk.) *Inváziós Növényfajok Magyarországon*. Nyugat-magyarországi Egyetem Kiadó, Sopron, pp. 213-217.
- Boyer SL, Flechtner VR, Johansen JR (2001) Is the 16S–23S rRNA Internal Transcribed Spacer region a good tool for use in molecular systematics and population genetics? A case study in Cyanobacteria. *Molecular Biology and Evolution*, **18**: 1057-1069.
- Brownstein MJ, Carpten JD, Smith JR (1996) Modulation of non-templated nucleotide addition by Taq DNA polymerase: primer modifications that facilitate genotyping. *Biotechniques*, **20**: 1004-6, 1008-10.
- Bruvo R, Michiels NK, D'Sousa TG, Schulenberg H (2004) A simple method for calculation of microsatellite genotypes irrespective of ploidy level. *Molecular Ecology*, **13**: 2101-2106.
- Cagneux P, Boesch C, Woodruff DS (1997) Microsatellite scoring errors associated with noninvasive genotyping based on nuclear DNA amplified from shed hair. *Molecular Ecology*, **6**: 861–868.
- Callaway RM, Ridenour WM (2004) Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **2**: 436–443.



- Callaway RM, Waller LP, Diaconu A, Pal R, Collins AR, Mueller-Schaerer H, Maron JL (2011) Escape from competition: Neighbors reduce *Centaurea stoebe* performance at home but not away. *Ecology*, **92**: 2208–2213.
- Chun YJ, Van Kleunen M, Dawson W (2010) The role of enemy release, tolerance and resistance in plant invasions: linking damage to performance. *Ecology Letters*, **13**: 937–946.
- Clark LV, Jasieniuk M (2011) POLYSAT: An R package for polyploidy microsatellite analysis. *Molecular Ecology Resources*, **11**: 562–566.
- Colautti RI, Ricciardi A, Grigorovic IA, MacIsaac HJ (2004) Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters*, **7**: 721–733.
- Collins AR, Müller-Schärer H (2012) Influence of plant phenostage and ploidy level on oviposition and feeding of two specialist herbivores of spotted knapweed, *Centaurea stoebe*. *Biological Control*, **60**: 148–153.
- Combes MC, Cenci A, Baraille H, Bertrand B, Lashermes P (2012) Homeologous gene expression in response to growing temperature in a recent allopolyploid (*Coffea arabica* L). *Journal of Heredity*, **103**: 36–46.
- Cosendai AC, Wagner J, Ladinig U, Rosche C, Hörandl E (2013) Geographical parthenogenesis and population genetic structure in the alpine species *Ranunculus kuepferi* (Ranunculaceae). *Heredity*, **110**: 560–569.
- Craig TP, Itami JK, Abrahamson WG, Horner JD (1993) Behavioral Evidence for Host-Race Formation in *Eurosta solidaginis*. *Evolution*, **47**: 1696–1710.
- Crawley MJ (2014) Chapter 7: Regression. In: Crawley MJ (szerk.) *Statistics: An Introduction Using R*, 2nd Edition. John Wiley and Sons, Chichester, pp. 114–150.
- Crowl TA, Crist TO, Parmenter RR, Belovsky G, Lugo AE (2008) The spread of invasive species and infectious disease as drivers of ecosystem change. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **6**: 238–246.
- Csiszár Á, Korda M (2015) Inváziós növényfajok visszaszorításával kapcsolatos kezelési kísérletek összefoglalása. In: Csiszár Á, Korda M (szerk.) *Özönnövények visszaszorításának gyakorlati tapasztalatai*. Rosalia kézikönyvek 3. Duna-Ipoly Nemzeti Park Igazgatóság, Budapest, pp. 201–235.
- Dai R, Liu G, Song H, Lin R, Yuan Z, Li M, Huang SJ, Liu W, Zhu X (2012) Sequence variability in two mitochondrial DNA regions and internal transcribed spacer among three cestodes infecting animals and humans from China. *Journal of Helminthology*, **86**: 245–251.

- Dancza I (2007) Ruderális növénytársulások a Délnyugat-Dunántúlon. Doktori (PhD) értekezés, Veszprémi Egyetem, Georgikon Kar, Keszthely pp. 20.
- Davis MA (2009) Impacts of invasions. In: Davis MA (szerk.) *Invasion Biology*. Oxford University Press, Oxford, pp. 101-131.
- DeWalt SJ, Denslow JS, Ickes K (2004) Natural-enemy release facilitates habitat expansion of the invasive tropical shrub *Clidemia hirta*. *Ecology*, **85**: 471–483.
- DeWalt SJ, Siemann E, Rogers WE (2006) Microsatellite markers for an invasive tetraploid tree, Chinese tallow (*Triadica sebifera*). *Molecular Ecology Notes*, **6**: 505–507.
- Dlugosch KM, Parker IM (2008) Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Molecular Ecology*, **17**: 431–449.
- DNA Sequence Assembler v4 (2013) Heracle BioSoft, www.DnaBaser.com.
- Doležel J, Greilhuber J, Suda J (2007) Estimation of nuclear DNA content in plants using flow cytometry. *Nature Protocols*, **2**: 2233-2244.
- Dufresne F, Stift M, Vergilino R, Mable BK (2014) Recent progress and challenges in population genetics of polyploid organisms: an overview of current state-of-the-art molecular and statistical tools. *Molecular Ecology*, **23**: 40–69.
- Earl DA, vonHoldt BM (2012) STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources*, **4**: 359-361.
- Ellegren H (2000) Microsatellite mutations in the germline: implications for evolutionary inference. *Trends in Genetics*, **16**: 551–558.
- Essl F, Steinbauer K, Dullinger S, Mang T, Moser D (2013) Telling a different story: a global assessment of bryophyte invasions. *Biological Invasions*, **15**: 1933–1946.
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. *Molecular Ecology*, **14**: 2611–2620.
- Felker-Quinn E, Schweitzer JA, Bailey JK (2013) Meta-analysis reveals evolution in invasive plant species but little support for Evolution of Increased Competitive Ability (EICA). *Ecology and Evolution*, **3**: 739–751.
- Firn J, Moore JL, MacDougall AS, Borer ET, Seabloom EW, HilleRisLambers J, Harpole WS, Cleland EE, Brown CS, Knops JMH, Prober SM, Pyke DA, Farrell KA, Bakker JD, O'Halloran LR, Adler PB, Collins SL, D'Antonio CM, Crawley MJ, Wolkovich EM, La Pierre KJ, Melbourne BA, Hautier Y, Morgan JW, Leakey ADB, Kay A, McCulley R, Davies KF, Stevens CJ, Chu C-J, Holl KD, Klein JA, Fay PA, Hagenah N,

- Kirkman KP, Buckley YM (2011) Abundance of introduced species at home predicts abundance away in herbaceous communities. *Ecology Letters*, **14**: 274–281.
- Flores-Rentería L, Krohn A (2013) Scoring microsatellite Loci. *Methods in Molecular Biology*, **1006**: 319-336.
- Gilbert KJ, Andrew RL, Bock DG, Franklin MT, Kane NC, Moore JS, Moyers BT, Renaut S, Rennison DJ, Veen T, Vines TH (2012) Recommendations for utilizing and reporting population genetic analyses: the reproducibility of genetic clustering using the program STRUCTURE. *Molecular Ecology*, **21**: 4925–4930.
- Goldstein DB, Linaresm AR, Feldmaann MW, Cavaili-Sforza LL (1995) An evaluation of genetic distances for use with microsatellite loci. *Genetics*, **139**: 463-471.
- Green A, Ramsey T, Ramsey J (2012) Polyploidy and invasion of English ivy in North American forests. *Biological Invasions*, **15**: 2219–2241.
- Grigulis K, Sheppard AW, Ash JE, Groves RH (2001) The comparative demography of the pasture weed *Echium plantagineum* between its native and invaded ranges. *Journal of Applied Ecology*, **38**: 281–290.
- Gudžinskas Z, Žalneravičius E (2016) *Solidago* × *snarskisii* nothosp. nov. (Asteraceae) from Lithuania and its position in the infrageneric classification of the genus. *Phytotaxa*, **253**: 147-155.
- Halverson K, Heard SB, Nason JD, Stireman JO III (2008) Differential attack on diploid, tetraploid, and hexaploid *Solidago altissima* L. by wave insect gallmakers. *Oecologia*, **154**: 755–761.
- Hamrick JL, Godt MJ (1983) The distribution of genetic variation within and among natural plant populations. In: Shonewald-Cox CM, Chambers SM, MacBryde B, Thomas L (szerk.) Genetics and Conservation. Menlo Park, Cummings, pp. 335–348.
- Hamrick JL, Godt MJ (1996) Effects if life history traits on genetic diversity in plant species. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, **351**: 1291–1298.
- Hansen DL, Lambertini C, Jampeetong A, Brix H (2007) Clone-specific differences in *Phragmites australis*: Effects of ploidy level and geographic origin. *Aquatic Botany*, **86**: 269–279.
- Hardy OJ, Vekemans X (2002) SPAGeDi: a versatile computer program to analyze spatial genetic structure at the individual or population levels. *Molecular Ecology Notes*, **2**: 618-620.
- Hartman Y, Hooftman DAP, Uwimana B, Schranz ME, van de Wiel CCM, Smulders MJM, Visser RGF, Michelmore RW, van Tienderen PH (2014) Abiotic stress QTL in lettuce

- crop–wild hybrids: comparing greenhouse and field experiments. *Ecology and Evolution*, **412**: 2395–2409.
- Hartnett DC, Bazzaz FA (1985) The genet and ramet population dynamics of *Solidago canadensis* in an abandoned field. *Journal of Ecology*, **73**: 407–413.
- Hejda M, Pyšek P, Jarošík V (2009) Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of Ecology*, **97**: 393–403.
- Hierro JL, Maron JL, Callaway RM (2005) A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology*, **93**: 5–15.
- Hierro JL, Villarreal D, Eren Ö, Graham JM, Callaway RM (2006) Disturbance facilitates invasion: the effects are stronger abroad than at home. *The American Naturalist*, **168**: 144–156.
- Hollingsworth ML, Bailey JP (2000) Evidence for massive clonal growth in the invasive weed *Fallopia japonica* (Japanese Knotweed). *Botanical Journal of the Linnean Society*, **133**: 463–472.
- Hothorn T, Bretz F, Westfall P (2008) Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal*, **50**: 346–363.
- Hufbauer RA, Sforza R (2008) Multiple introductions of two invasive *Centaurea* taxa inferred from cpDNA haplotypes. *Diversity and Distributions*, **14**: 252–261.
- Hull-Sanders HM, Johnson RH, Owen HA, Meyer GA (2009/A) Influence of polyploidy on insect herbivores of native and invasive genotypes of *Solidago gigantea* (Asteraceae). *Plant Signaling and Behavior*, **4**: 893–895.
- Hull-Sanders HM, Johnson RH, Owen HA, Meyer GA (2009/B) Effects of polyploidy on secondary chemistry, physiology, and performance of native and invasive genotypes of *Solidago gigantea* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, **96**: 762–770.
- Inderjit, Wardle DA, Karban R, Callaway RM (2011) The ecosystem and evolutionary contexts of allelopathy. *Trends in Ecology & Evolution*, **26**: 655–662.
- Jakobs G, Weber E, Edwards PJ (2004) Introduced plants of the invasive *Solidago gigantea* (Asteraceae) are larger and grow denser than conspecifics in the native range. *Diversity and Distributions*, **10**: 11–19.
- Jakobsson M, Rosenberg NA (2007) CLUMPP: a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. *Bioinformatics*, **23**: 1801–1806.

- Jeschke JM, Aparicia LG, Haider S, Heger T, Lortie CJ, Pysek P, Strayer DL (2012) Support for major hypotheses in invasion biology is uneven and declining. *NeoBiota*, **14**: 1-20.
- Karl SA, Castro ALF, Garla RC (2012) Population genetics of the nurse shark (*Ginglymostoma cirratum*) in the western Atlantic *Marine Biology*, **159**: 489–498.
- Kaur R, Gonzáles WL, Llambi LD, Soriano PJ, Callaway RM, Rout ME, Gallaher TJ, Inderjit (2012) Community Impacts of *Prosopis juliflora* Invasion: Biogeographic and Congeneric Comparisons. *PLoS ONE* 7(9): e44966.
- Keane RM, Crawley MJ (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *TRENDS in Ecology and Evolution*, **17**: 164-170.
- Király G (szerk.) (2009) Új magyar fűvészkönyv. Magyarország hajtásos növényei. Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság, Jósvalfő.
- Kliber A, Eckert CG (2005) Interaction between founder effect and selection during biological invasion in an aquatic plant. *Evolution*, **59**: 1900-1913.
- Kołodziej B, Kowalski R, Kędzia B (2011) Antibacterial and antimutagenic activity of extracts aboveground parts of three *Solidago* species: *Solidago virgaurea* L., *Solidago canadensis* L. and *Solidago gigantea* Ait. *Journal of Medicinal Plants Research*, **5**: 6770-6779.
- Kubátová B, Trávníček P, Bastlová D, Čurn V, Jarolímová V, Suda J (2008): DNA ploidy-level variation in native and invasive populations of *Lythrum salicaria* at a large geographical scale. *Journal of Biogeography*, **35**: 167–176.
- Kurucz K, Kiss V, Zana B, Schmieder V, Kepner A, Jakab F, Kemenesi G (2016) Emergence of *Aedes koreicus* (Diptera: Culicidae) in an urban area, Hungary, 2016. *Parasitology Research*, **115**: 4687–4689.
- Lankau RA, Wheeler E, Bennett AE, Strauss SY (2010) Plant – soil feedbacks contribute to an intransitive competitive network that promotes both genetic and species diversity. *Journal of Ecology*, **99**:176-185.
- Laureto PJ, Barkman TJ (2011) Nuclear and chloroplast dna suggest a complex single origin for the threatened allopolyploid *Solidago houghtonii* (Asteraceae) involving reticulate evolution and introgression. *Systematic Botany*, **36**: 209–226.
- Lavergne S, Molofsky J (2007) Increased genetic variation and evolutionary potential drive the success of an invasive grass. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**: 3883–3888.

- Ledger KJ, Pal RW, Murphy P, Nagy DU, Filep R, Callaway RM (2015) Impact of an invader on species diversity is stronger in the non-native range than in the native range. *Plant Ecology*, **216**: 1285-1295.
- Linde M, Diel S, Neuffer B (2001) Flowering ecotypes of *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. (*Brassicaceae*) analysed by a cosegregation of phenotypic characters (QTL) and molecular markers. *Annals of Botany*, **87**: 91–99.
- Liu Y, Xia T, Zheng Y, Zhi Y, Zhou J (2015) Genetic diversity and the population structure at two ploidy levels of *Lycoris radiata* as revealed by SCoT analysis. *Biochemical Systematics and Ecology*, **62**: 106-114.
- Lonsdale WM (1999) Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, **80**: 1522–1536.
- Madlung A (2013) Polyploidy and its effect on evolutionary success: old questions revisited with new tools. *Heredity*, **110**: 99-104.
- Magyar Flóratérképezési Program Adatbázisa (2017). Nyugat-magyarországi Egyetem, EMK, Növénytani és Természetvédelmi Intézet, Sopron.
- Mahy G, Bruederle LP, Connors B, Van Hofwegen M, Vorsa N (2000) Allozyme evidence for genetic autopolyploidy and high genetic diversity in tetraploid cranberry, *Vaccinium oxycoccos* (Ericaceae). *American Journal of Botany*, **87**: 1882-1889.
- Maron JL, Vilà M (2001) When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos*, **95**: 361–373.
- Marrs RA, Hufbauer RA, Bogdanowicz SM, Sforza R (2006) Nine polymorphic microsatellite markers in *Centaurea stoebe* L. [subspecies *C. s. stoebe* and *C. s. micranthos* (S. G. Gmelin ex Gugler) Hayek] and *C. diffusa* Lam. (*Asteraceae*). *Molecular Ecology Notes*, **6**: 897–899.
- Mayrose I, Zhan SH, Rothfels CJ, Magnuson-Ford K, Barker MS, Rieseberg LH, Otto SP (2011) Recently formed polyploid plants diversify at lower rates. *Science*, **333**: 1257.
- McKenney JL, Cripps MG, Price WJ, Hinz HL, Schwarzländer M (2007) No difference in competitive ability between invasive North American and native European *Lepidium draba* populations. *Plant Ecology*, **193**: 293-303.
- Meirmans PG, Van Tienderen PH (2013) The effects of inheritance in tetraploids on genetic diversity and population divergence. *Heredity*, **110**: 131–137.
- Meyer G, Clare R, Weber E (2005) An experimental test of the evolution of increased competitive ability hypothesis in goldenrod, *Solidago gigantea*. *Oecologia*, **144**: 299-307.

- Meyer GA, Hull-Sanders HM (2008) Altered patterns of growth, physiology and reproduction in invasive genotypes of *Solidago gigantea* (Asteraceae). *Biological Invasions*, **10**: 303-317.
- Meyerson LA, Cronin JT, Bhattarai GP, Brix H, Lambertini C, Lučanová M, Rinehart S, Suda J, Pyšek P (2016) Do ploidy level and nuclear genome size and latitude of origin modify the expression of *Phragmites australis* traits and interactions with herbivores? *Biological Invasions*, **18**: 2531- 2549.
- Molnár E (2006) Lőszpusztarét (Salvio-Festucetum rupicolae) fitomassza dinamikája. In: Molnár E (szerk.) Kutatás, oktatás, értékteremtés. MTA ÖBKI, Vácrátót, pp. 71-88.
- Moore AJ, Moore WL, Baldwin BG (2014) Genetic and ecotypic differentiation in a Californian plant polyploid complex (Grindelia, Asteraceae). *PloS One*, **9**:e95656.
- Monty A, Maurice S, Mahy G (2010) Phenotypic traits variation among native diploid, native tetraploid and invasive tetraploid *Senecio inaequidens* DC. (Asteraceae). *Biotechnology, Agronomy, Society and Environment*, **14**: 627-632.
- Mráz P, Bouchier RS, Treier UA, Schaffner U, Müller-Schärer H (2011) Polyploidy in Phenotypic Space and Invasion Context: A Morphometric Study of *Centaurea stoebe* s.l. *International Journal of Plant Sciences*, **172**: 386-402.
- Müller H (1989) Growth pattern of diploid and tetraploid spotted knapweed, *Centaurea maculosa* Lam. (Compositae), and effects of the root-mining moth *Agapeta zoegana* (L.) (Lep.: Cochylidae). *Weed Research*, **29**: 103-111.
- Müller-Schärer H, Schaffner U, Steinger T (2006) Evolution in invasive plants: implications for biological control. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**: 417–422.
- Münzbergová Z (2006) Ploidy level interacts with population size and habitat conditions to determine the degree of herbivory damage in plant populations. *Oikos*, **115**: 443–452.
- Murakami K, Matsui R, Morimoto Y (2007) Northward invasion and range expansion of the invasive fern *Thelypteris dentata* (Forssk.) St. John into the urban matrix of three prefectures in Kinki District, Japan. *American Fern Journal*, **97**: 186-198.
- Nagy DU, Stranczinger Sz, Godi A, Weisz A, Rosche C, Suda J, Mariano M, Pal RW (2017) Does higher ploidy level increase the risk of invasion? A case study with two geocytotypes of *Solidago gigantea* Aiton (Asteraceae). *Journal of Plant Ecology*, <https://doi.org/10.1093/jpe/rtx005>.
- Nagy Z, Tuba Z (2008) Effects of elevated air CO<sub>2</sub> concentration on loess grassland vegetation as investigated in a mini FACE experiment. *Community Ecology*, **9**: 1-8.

- Nei M (1978) Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, **89**: 583–590.
- Olden JD, Poff NL (2004) Ecological processes driving biotic homogenization: testing a mechanistic model using fish faunas. *Ecology*, **85**: 1867–1875.
- Otto SP, Whitton J (2000) Polyploid incidence and evolution. *Annual Review of Genetics*, **34**: 401–437.
- Pal RW, Chen S, Nagy DU, Callaway RM (2015) Impacts of *Solidago gigantea* on other species at home and away. *Biological Invasions*, **17**: 3317-3325.
- Pandit MK, White SM, Pockock MJO (2014) The contrasting effects of genome size, chromosome number and ploidy level on plant invasiveness: a global analysis. *New Phytologist*, **203**: 697–703.
- Parker JD, Burkepile DE, Hay ME (2006) Opposing Effects of Native and Exotic Herbivores on Plant Invasions. *Science*, **311**: 1459-1461.
- Parker JD, Burkepile DE, Lajeunesse MJ, Lind EM (2012) Phylogenetic isolation increases plant success despite increasing susceptibility to generalist herbivores. *Diversity and Distributions*, **18**: 1-9.
- Pimentel D, Zuniga R, Morrison D (2005) Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*. **52**: 273–288.
- Pliszko A (2013) A new locality of *Solidago × niedereideri* Khek (Asteraceae) in Poland. *Biodiversity Research and Conservation*, **29**: 57–62.
- Powell KI, Chase JM, Knight TM (2013) Invasive plants have scale-dependent effects on diversity by altering species - area relationships. *Science*, **339**: 316-318.
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, **155**: 945–959.
- Pyšek P, Prach K, Šmilauer P (1995) Relating invasion success to plant traits: an analysis of the Czech alien flora. In: Pyšek P, Prach K, Rejánek M, Wade M (szerk.) *Plant Invasions – General Aspects and Special Problems*. SPB Academic Publishing, Amsterdam, pp. 39-60.
- Pyšek P, Jarošík V, Hulme PE, Pergl J, Hejda M, Schaffner U, Vilà M (2012) A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Global Change Biology*, **18**: 1725–1737.



- Qin R, Zheng Y, Valiente-Banuet A, Callaway RM, Barclay GF, Pereyra CS, Feng Y (2013) The evolution of increased competitive ability, innate competitive advantages, and novel biochemical weapons act in concert for a tropical invader. *New Phytologist*, **197**: 979-88.
- Rahbek C (2005) The role of spatial scale and the perception of large - scale species - richness patterns. *Ecology Letters*, **8**: 224–239.
- Raybould M, Aldam G, Thorpe C (1998) The genetic structure of sea beet (*Beta vulgaris* ssp. *maritima*) populations. III. Detection of isolation by distance at microsatellite loci. *Heredity*, **80**: 127–32.
- R Development Core Team (2014) R: a language and environment for statistical computing R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Reed DH, Frankham R (2003) Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation Biology*, **17**: 230–237.
- Richardson DM, Pyšek P, Rejmánek M, Barbour MG, Panetta FD, West CJ (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, **6**: 93–107.
- Richardson DM, Rejmánek M (2004) Conifers as invasive aliens: a global survey and predictive framework. *Diversity and Distribution*, **10**: 321–331.
- Rogers WE, Siemann E (2005) Herbivory tolerance and compensatory differences in native and invasive ecotypes of Chinese tallow tree (*Sapium sebiferum*). *Plant Ecology*, **181**: 57–68.
- Rollins LA, Moles AT, Lam S, Buitenwerf R, Buswell JM, Brandenburger CR, Flores-Moreno H, Nielsen KB, Couchman E, Brown GS, Thomson FJ, Hemmings F, Frankham R, Sherwin WB (2013) High genetic diversity is not essential for successful introduction. *Ecology and Evolution*, **3**: 4501–4517.
- Ronfort J, Jenczewski E, Bataillon T, Rousset F (1998) Analysis of population structure in autotetraploid species. *Genetics*, **150**: 921–930.
- Rosche C, Durka W, Hensen I, Mráz P, Hartmann M, Müller-Schärer H, Lachmuth S (2016) The population genetics of the fundamental cytotype-shift in invasive *Centaurea stoebe* s.l.: genetic diversity, genetic differentiation and small-scale genetic structure differ between cytotypes but not between ranges. *Biological Invasions*, **18**: 1895–1910.
- Rosenberg NA (2004) Distruct: a program for the graphical display of population structure. *Molecular Ecology Notes*, **4**: 137–138.

- Sakata Y, Kaneko S, Hayano A, Inoue-Murayama M, Ohgushi T, Isagi Y (2013) Isolation and characterization of microsatellite loci in the invasive herb *Solidago altissima* (Asteraceae) *Applications in Plant Sciences*, **1**:1200313
- Sakata Y, Yamasaki M, Isagi Y, Ohgushi T (2014) An exotic herbivorous insect drives the evolution of resistance in the exotic perennial herb *Solidago altissima*. *Ecology*, **95**: 2569-2578.
- Schlaepfer DR, Edwards PJ, Semple JC, Billeter R (2008/A) Cytogeography of *Solidago gigantea* (Asteraceae) and its invasive ploidy level. *Journal of Biogeography*, **35**: 2119–2127.
- Schlaepfer DR, Edwards PJ, Widmer A, Billeter R (2008/B) Phylogeography of native ploidy levels and invasive tetraploids of *Solidago gigantea*. *Molecular Ecology*, **17**: 5245–5256.
- Schlaepfer DR, Edwards PJ, Billeter R (2010) Why only tetraploid *Solidago gigantea* (Asteraceae) became invasive: a common garden comparison of ploidy levels. *Oecologia*, **163**: 661–673.
- Semple JC, Ringius GS, Leeder C, Morton G (1984) Chromosome numbers of goldenrods, *Euthamia* and *Solidago* (Compositae: Astereae). ii. additional counts with comments on cytogeography. *Brittonia*, **36**: 280-292.
- Semple JC, Cook RE (2006) 163. *Solidago* Linnaeus, Sp. *Flora of North America*, **20**: 3, 12, 14-15, 18-19, 97, 102, 105-107.
- Simberloff D, Von Holle B (2000) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions*, **1**: 21–32.
- Simberloff D. (2001) Biological invasions - How are they affecting us, and what can we do about them? *Western North American Naturalist*, **61**: 308–315.
- Simon T (2000) A Magyarországi edényes flóra határozója. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.
- Slatkin M (1995) A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics*, **139**: 457-62.
- Smith MD, Wilcox JC, Kelly T, Knapp AK (2004) Dominance not richness determines invasibility of tallgrass prairie. *Oikos*, **106**: 253–262.
- Sosa PA, González-González EA, González-Pérez MA, Naranjo-Cigala A, Carqué E, Acevedo A (2014) Reproductive strategy and ploidy determine the genetic variability of *Sorbus aria*. *Tree Genetics and Genomes*, **10**: 679-688.

- Španiel S, Marhold K, Hodálová I, Lihová J (2008) Diploid and tetraploid cytotypes of *Centaurea stoebe* (Asteraceae) in Central Europe: morphological differentiation and cytotype distribution patterns. *Folia Geobotanica*, **43**: 131–158.
- Stohlgren TJ, Rejmánek M (2014) No universal scale-dependent impacts of invasive species on native plant species richness. *Biology Letters*, **10**: 20130939
- Suda J, Meyerson LA, Leitch IJ, Pyšek P (2014) The hidden side of plant invasions: the role of genome size. *New Phytologist*, **205**: 994–1007.
- te Beest M, Roux JJJ, Richardson DM, Brysting AK, Suda J, Kubešová M, Pyšek P (2011) The more the better? The role of polyploidy in facilitating plant invasions. *Annals of Botany*, **109**: 19–45.
- Terpó A (1983) Az emberi befolyás alatt álló flóra helyzete és osztályzása Magyarországon. *Kertgazdaság*, **15**: 1–9.
- Time Magazine (1929) Goldenrod Rubber. Time Inc., New York.
- Treier UA, Broennimann O, Normand S, Guisa A, Schaffner U, Steinger T, Müller-Schärer H (2009) Shift in cytotype frequency and niche space in the invasive plant *Centaurea maculosa*. *Ecology*, **90**: 1366–1377.
- Tsutsui ND, Suarez AV, Holway DA, Case TJ (2000) Reduced genetic variation the success of an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **97**: 5948–5953.
- Tsuyuzaki S (2002) Vegetation development patterns on skislopes in lowland Hokkaido, northern Japan. *Biological Conservation*, **108**: 239–246.
- Ujvárosi M (1973) Gyomnövények. Mezőgazdasági kiadó, Budapest.
- Van Kleunen M, Schmid B (2003) No evidence for an evolutionary increased competitive ability in an invasive plant. *Ecology*, **84**: 2816–2823.
- Venables WN, Ripley BD (2002) Random and mixed effects. In: Venables WN, Ripley BD (szerk.) *Modern Applied Statistics with S*. Fourth edition. Springer, New York, pp. 271–300.
- Verduijn MH, Van Dijk PJ, Van Damme JMM (2004) The role of tetraploids in the sexual–asexual cycle in dandelions (*Taraxacum*). *Heredity*, **93**: 390–398.
- Vilà M, Espinar JL, Hejda M, Hulme PE, Jarošík V, Maron JL, Pergl J, Schaffner U, Sun Y, Pyšek P (2011) Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters*, **14**: 702–708.
- Villalobos G, Orozco-Mosqueda GE, Lopez-Perez M, Lopez-Escamilla E, Córdoba-Aguilar A, Rangel-Gamboa L, Olivo-Diaz A, Romero-Valdovinos M, Maravilla P, Martinez-

- Hernandez F (2014) Suitability of internal transcribed spacers (ITS) as markers for the population genetic structure of *Blastocystis* spp. *Parasites and Vectors*, **7**: 461.
- Vitousek PM (1990) Biological invasions and ecosystem process: towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos*, **57**: 7–13.
- Voser-Huber ML (1983) Studien an eingebürgerten Arten der Gattung *Solidago* L Probleme mit *S. gigantea*, *S. canadensis* und *S. graminifolia* in Naturschutzgebieten des Schweizerischen Mittellandes. *Dissertationes Botanicae*, **68**: 1–97.
- Wang Y, Korpelainen H, Li C (2006) Microsatellite Polymorphism in the Edaphic Spruce, *Picea asperata*, Originating from the Mountains of China. *Silva Fennica*, **40**: 561-575.
- Ward SM, Gaskin JF, Wilson LM (2008): Ecological genetics of plant invasion: what do we know? *Invasive Plant Science and Management*, **1**: 98–109.
- Wattier R, Engel CR, Saumitou-Laprade P, Valero M (1998) Short allele dominance as a source of heterozygote deficiency at microsatellite loci: experimental evidence at the dinucleotide locus Gv1CT in *Gracilaria gracilis* (Rhodophyta). *Molecular Ecology*, **7**: 1569–1573.
- Weber E, Schmid B (1998) Latitudinal population differentiation in two species of *Solidago* (Asteraceae) introduced into Europe. *American Journal of Botany*, **85**: 1110–1121.
- Weber E (2001) Current and potential ranges of three exotic goldenrods (*Solidago*) in Europe. *Conservation Biology*, **15**: 122–128.
- Weber E, Jakobs G (2005) Biological flora of central Europe: *Solidago gigantea* Aiton. *Flora*, **200**: 109–118.
- Weir BS, Cockerham CC (1984) Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, **38**: 1358-1370.
- Wieczorek AM, Geber MA (2002) Microsatellite loci for studies of population differentiation and range expansion in *Solidago sempervirens* L (Asteraceae). *Molecular Ecology Notes*, **2**: 554-556.
- Whitney KD, Gabler C A (2008) Rapid evolution in introduced species, ‘invasive traits’ and recipient communities: challenges for predicting invasive potential. *Diversity and Distributions*, **14**: 569–580.
- Williams JL, Auge H, Maron JL (2010) Testing hypotheses for exotic plant success: parallel experiments in the native and introduced ranges. *Ecology*, **91**: 1355–1366.
- Williams JL, Fisham L (2014) Genetic evidence for founder effects in the introduced range of houndstongue (*Cynoglossum officinale*). *Biological Invasions*, **16**: 205-216.

- Wilsey BJ, Polley HW (2002) Reductions in grassland species evenness increase dicot seedling invasion and spittle bug infestation. *Ecology Letters*, **5**: 676–684.
- Wilson EO (1997) Foreword. In: Simberloff D, Schmitz DC, Brown T C (szerk.) *Strangers in the Paradise*. Island Press, Washington D.C.
- Wolff WJ (2000) Recent human-induced invasions of fresh waters by saltwater animals? *Aquatic Ecology*, **34**: 319–21.
- Woodburn TL, Sheppard AW (1996) The demography of *Carduus nutans* as a native and an alien weed. *Plant Protection Quarterly*, **11**: 236–238.
- Zeller SL, Kalinina O, Brunner S, Keller B, Schmid B (2010) Transgene × environment interactions in genetically modified wheat. *PloS One*, **5**: e11405.
- Zhao SY, Sun SG, Guo YH, Chen JM, Wang QF (2012) Isolation and characterization of polymorphic microsatellite loci from the invasive plant *Solidago canadensis* (Asteraceae). *Genetics and Molecular Research*, **11**: 421-424.
- Zou J, Rogers WE, Siemann E (2008) Increased competitive ability and herbivory tolerance in the invasive plant *Sapium sebiferum*. *Biological Invasions*, **10**: 291-302.

# 11. Saját publikációk jegyzéke

## 11.1. A PhD dolgozat témájához kapcsolódó publikációk

### 11.1.1. A dolgozat témájához kapcsolódó folyóirat publikációk

**Nagy DU**, Stranczinger Sz, Godi A, Weisz A, Rosche C, Suda J, Mariano M, Pal RW (2017) Does higher ploidy level increase the risk of invasion? A case study with two geocytotypes of *Solidago gigantea* Aiton (Asteraceae). *Journal of Plant Ecology*, <https://doi.org/10.1093/jpe/rtx005>. **IF**: 1.754 (Q1)

Pal RW, Chen S, **Nagy DU**, Callaway RM (2015) Impacts of *Solidago gigantea* on other species at home and away. *Biological Invasions*, **17**: 3317-3325. **IF**: 2.855 (Q1)

### 11.1.2. A dolgozat témájához kapcsolódó konferenciárszvételek

**Nagy DU**, Stranczinger Sz, Godi A, Weisz A, Rosche C, Suda J, Mariano M, Polai I, Pal RW: Invasion potential of the higher ploidy level geo-cytotype, *Solidago gigantea* to the native, Hungarian flora. 14th International Conference on Ecology and Management of Alien Plant Invasions, Lisbon, Portugal; 09/2017

**Nagy DU**, Stranczinger Sz, Weisz A, Godi A, Pal RW: Genetic segregation of invasive and native ecotypes of *Solidago gigantea*. 13th International Conference on Ecology and Management of Alien Plant Invasions, Waikoloa Village, Hawaii, USA; 09/2015

Pal RW, Maron J, Waller L, Tosto A, **Nagy DU**, Liao H, Callaway RM: Evolution by an invader abroad leads to strong costs when returned home. 99th Ecological Society of America Annual Meeting, Sacramento, USA, 09/2014

Pal RW, Chen S, **Nagy DU**, Callaway RM: Origin Matters - Impact of the invasive *Solidago gigantea* on co-occurring plant species at home and away. 12th International Conference on Ecology and Management of Alien Plant Invasions, Pirenópolis, Brasil; 09/2013

**Nagy DU**, Stranczinger Sz, Krízsik V, Godi A, Pal RW: Analysis of genetic and ecological segregation of the invasive *Solidago gigantea* in the native and non-native range. 12th International Conference on Ecology and Management of Alien Plant Invasions, Pirenópolis, Brasil; 09/2013

**Nagy DU**, Pal RW: Effects of a North American invador's (*Solidago gigantea*) stem density on the diversity of invaded plant communities. János Szentágothai Memorial Conference and Student Competition, Pécs; 10/2012

## **11.2. Egyéb publikációk**

### **11.2.1. Egyéb folyóirat publikációk**

- Bodó A, Csepregi K, Szata BÉ, **Nagy DU**, Jakab G, Kocsis M (2017) Bioactivity of Leaves, Skins and Seeds of Berry Color Variant Grapevines (*Vitis vinifera* L.). *Research & Reviews: Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, **5**: n/a. **IF**: n/a
- Venditti A, Frezza C, Bianco A, Serafini M, Cianfaglione K, **Nagy DU**, Iannarelli R, Caprioli G, Maggi F (2017) Polar constituents, essential oil and antioxidant activity of marsh woundwort (*Stachys palustris* L.). *Chemistry and Biodiversity*, **4**:e1600401. doi:10.1002/cbdv.201600401. **IF**: 1.62 (Q2)
- Filep R, Pal RW, Balazs, VL, Mayer M, **Nagy DU**, Farkas A (2016) Can seasonal dynamics of allelochemicals play a role in plant invasions? A case study with *Helianthus tuberosus* L. *Plant Ecology*, **217**:1-13. **IF**: 1.615 (Q1)
- Nagy DU**, Henn T, Waller LP, Pal R W (2016) How initial composition affects the later development? - A secondary successional study in differently managed agricultural sites. *Applied Ecology and Environmental Research*, **14**: 281-295. **IF**: 0.5 (Q3)
- Ledger KJ, Pal RW, Murphy P, **Nagy DU**, Filep R, Callaway RM (2015) Impact of an invader on species diversity is stronger in the non-native range than in the native range. *Plant Ecology*, **216**: 1285-1295. **IF**: 1.490 (Q1)
- Henn T, **Nagy DU**, Pal RW (2015) Adobe bricks can help identify historic weed flora – a case study from south-western Hungary. *Plant Ecology and Diversity*, **9**: 113-125. **IF**: 2.349 (Q1)
- Henn T, Jacomet S, **Nagy DU**, Pal RW (2015) Desiccated diaspores from building materials: methodological aspects of processing mudbrick for archaeobotanical studies and first results of a study of earth buildings in southwest Hungary. *Vegetation History and Archaeobotany*, **24**:1-14. **IF**: 2.039 (Q1)
- Werner J, Hartman B, **Nagy DU**, Kozma P (2013) Improvement of the grapevine variety ‘Kadarka’ by the selection of new clones. *International Journal of Horticultural Science*, **19**: 57-63. **IF**: n/a

### 11.2.2. Egyéb konferenciárészvételek

- Márkus R, Kocsis M, Farkas Á, **Nagy DU**, Stranczinger Sz (2017): Az oltás hatása a dinnye (*Citrullus lanatus*) szövettanára és RAPD mintázatára. XV. Magyar Növényanatómiai Szimpózium. Budapest; 09/2017
- Frezza C, Venditti A, Maggi F, Cianfaglione K, **Nagy DU**, Serafin M, Bianco A: Secondary metabolites from *Stachys palustris* L. CIPAM 2016, 6th International Congress of Aromatic and Medicinal Plants, Coimbra, Portugal; 05/2016
- Pal RW, Henn T, Filep R, Rauschert ESJ, **Nagy DU**: The effectiveness of control methods on giant goldenrod (*Solidago gigantea*) invasion. 13th International Conference on Ecology and Management of Alien Plant Invasions, Waikoloa Village, Hawaii, USA; 09/2015
- Arab NM, Meyer ST, Pal RW, Fletcher R, **Nagy DU**, Callaway RM, Weisser WW: The role of insect herbivores in the interaction between *Tanacetum vulgare* and *Solidago canadensis* in a cross continental experiment. 99th ESA Annual Convention, Sacramento, USA, 2014; 08/2014
- Nagy DU**, Pal RW: Hosszútávú fungicides kezelés hatása eltérő hemeróbia fokozatú területek növényközösségeinek fejlődésében (The effects of longterm fungicide treatment on the development of plant communities with different hemeroby level). Aktuális Flóra- és Vegetációkutatás a Kárpát-medencében IX., Gödöllő; 02/2012
- Nagy DU**, Pal RW: patogén talajmikrobák hatása az útszéli imola (*Centaurea maculosa*) invazív viselkedésére. Növényvédelmi Tudományos Napok, Budapest; 02/2011



# 12. Mellékletek

## 12.1 Nem kísérletes terepi vizsgálataink fajlistái

### 12.1.1 A hexaploid, észak-amerikai felvételezéseink honos fajlistája

Honos/Idegenhonos	Tudományos név	
Honos	<i>Abies lasiocarpa</i>	<i>Carex illiota</i>
Honos	<i>Acer glabrum</i>	<i>Carex lanuginosa</i>
Honos	<i>Acer negundo</i>	<i>Carex leporinella</i>
Honos	<i>Achillea millefolium agg</i>	<i>Carex nebrascensis</i>
Honos	<i>Agoseris glauca</i>	<i>Carex pachystachya</i>
Honos	<i>Allium schoenoprasum</i>	<i>Carex praticola</i>
Honos	<i>Alnus viridis</i>	<i>Carex rostrata</i>
Honos	<i>Amelanchier alnifolia</i>	<i>Carex saxatilis</i>
Honos	<i>Anaphalis margaritacea</i>	<i>Carex scoparia</i>
Honos	<i>Angelica arguta</i>	<i>Carex stipata</i>
Honos	<i>Apocynum sibiricum</i>	<i>Carex vesicaria</i>
Honos	<i>Arabis microphylla</i>	<i>Cerastium arvense</i>
Honos	<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	<i>Cicuta douglasii</i>
Honos	<i>Arnica longifolia</i>	<i>Clematis ligusticifolia</i>
Honos	<i>Artemisia lindleyana</i>	<i>Collomia linearis</i>
Honos	<i>Artemisia ludoviciana</i>	<i>Cornus sericea</i>
Honos	<i>Aster ascendens</i>	<i>Dipsacus fullonum</i>
Honos	<i>Aster eatonii</i>	<i>Eleocharis palustris</i>
Honos	<i>Aster hesperius</i>	<i>Elymus caninus</i>
Honos	<i>Aster laevis</i>	<i>Elymus cinereus</i>
Honos	<i>Aster lanceolatus</i>	<i>Elymus glaucus</i>
Honos	<i>Aster modestus</i>	<i>Epilobium latifolium</i>
Honos	<i>Aster pansus</i>	<i>Epilobium angustifolium</i>
Honos	<i>Astragalus agrestis</i>	<i>Epilobium ciliatum</i>
Honos	<i>Berula erecta</i>	<i>Epilobium glaberrimum</i>
Honos	<i>Betula glandulosa</i>	<i>Epilobium palustre</i>
Honos	<i>Betula occidentalis</i>	<i>Epilobium paniculatum</i>
Honos	<i>Bromus carinatus</i>	<i>Equisetum arvense</i>
Honos	<i>Bromus ciliatus</i>	<i>Equisetum fluviatile</i>
Honos	<i>Campanula rotundifolia</i>	<i>Equisetum laevigatum</i>
Honos	<i>Carex athrostachya</i>	<i>Erigeron speciosus</i>
Honos	<i>Carex cusickii</i>	<i>Festuca idahoensis</i>
Honos	<i>Carex illiota</i>	<i>Festuca octoflora</i>

Honos/Idegenhonos	Tudományos név	
Honos	<i>Fragaria virginiana</i>	<i>Potentilla gracilis</i>
Honos	<i>Galium aparine</i>	<i>Prunella vulgaris</i>
Honos	<i>Galium boreale</i>	<i>Prunus virginiana</i>
Honos	<i>Gayophytun diffusum</i>	<i>Ribes aureum</i>
Honos	<i>Geranium viscosissimum</i>	<i>Ribes cereum</i>
Honos	<i>Geum macrophyllum</i>	<i>Ribes lacustre</i>
Honos	<i>Glyceria elata</i>	<i>Rorippa islandica</i>
Honos	<i>Glyceria striata</i>	<i>Rosa woodsii</i>
Honos	<i>Glycyrrhiza lepidota</i>	<i>Rubus idaeus</i>
Honos	<i>Helianthus nuttallii</i>	<i>Rubus parviflorus</i>
Honos	<i>Heracleum lanatum</i>	<i>Rudbeckia laciniata</i>
Honos	<i>Impatiens ecalcarata</i>	<i>Rumex salicifolius</i>
Honos	<i>Juncus balticus</i>	<i>Salix bebbiana</i>
Honos	<i>Juncus covillei</i>	<i>Salix commutata</i>
Honos	<i>Juncus drummondii</i>	<i>Salix drummondiana</i>
Honos	<i>Juncus effusus</i>	<i>Salix exigua</i>
Honos	<i>Juncus longistylis</i>	<i>Salix geygeriana</i>
Honos	<i>Juncus nodosus</i>	<i>Salix monticola</i>
Honos	<i>Juniperus scopulorum</i>	<i>Salix myrtilifolia</i>
Honos	<i>Lactuca pulchella</i>	<i>Salix phylicifolia</i>
Honos	<i>Lappula redowskii</i>	<i>Salix scouleriana</i>
Honos	<i>Lathyrus ochroleucus</i>	<i>Saxifraga arguta</i>
Honos	<i>Lupinus sericeus</i>	<i>Scirpus microcarpus</i>
Honos	<i>Lysimachia ciliata</i>	<i>Scirpus validus</i>
Honos	<i>Madia glomerata</i>	<i>Senecio integerrimus</i>
Honos	<i>Mahonia aquifolium</i>	<i>Senecio serra</i>
Honos	<i>Mentha arvensis</i>	<i>Smilacina racemosa</i>
Honos	<i>Mertensia oblongifolia</i>	<i>Smilacina stellata</i>
Honos	<i>Mimulus guttatus</i>	<i>Solidago canadensis</i>
Honos	<i>Monarda fistulosa</i>	<i>Solidago missouriensis</i>
Honos	<i>Myosotis laxa</i>	<i>Solidago occidentalis</i>
Honos	<i>Oenothera villosa</i>	<i>Spiraea betulifolia</i>
Honos	<i>Penstemon confertus</i>	<i>Symphoricarpos albus</i>
Honos	<i>Perideridia gairdneri</i>	<i>Symphoricarpos occidentalis</i>
Honos	<i>Picea engelmannii</i>	<i>Thalictrum occidentale</i>
Honos	<i>Pinus ponderosa</i>	<i>Thalictrum dasycarpum</i>
Honos	<i>Platanthera elegans</i>	<i>Typha angustifolia</i>
Honos	<i>Polygonum amphibium</i>	<i>Typha latifolia</i>
Honos	<i>Polygonum douglasii</i>	<i>Urtica dioica</i>
Honos	<i>Populus acuminata</i>	<i>Verbena hastata</i>
Honos	<i>Populus balsamifera</i>	<i>Veronica species</i>
Honos	<i>Populus tremuloides</i>	<i>Vicia americana</i>
Honos	<i>Potentilla anserina</i>	<i>Viola glabella</i>

### 12.1.2 A hexaploid, észak-amerikai felvételezéseink idegenhonos fajlistája

Honos/Idegenhonos	Tudományos név	
Idegenhonos	<i>Agropyron cristatum</i>	<i>Lactuca serriola</i>
Idegenhonos	<i>Agrostis stolonifera</i>	<i>Lappula echinata</i>
Idegenhonos	<i>Agrostis tenuis</i>	<i>Lepidium campestre</i>
Idegenhonos	<i>Alopecurus arundinaceus</i>	<i>Lepidium virginicum</i>
Idegenhonos	<i>Alopecurus pratensis</i>	<i>Leucanthemum vulgare</i>
Idegenhonos	<i>Alyssum alyssoides</i>	<i>Linaria dalmatica</i>
Idegenhonos	<i>Alyssum desertorum</i>	<i>Linaria vulgaris</i>
Idegenhonos	<i>Anthemis cotula</i>	<i>Lotus corniculatus</i>
Idegenhonos	<i>Arabis glabra</i>	<i>Medicago lupulina</i>
Idegenhonos	<i>Arctium minus</i>	<i>Melilotus albus</i>
Idegenhonos	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	<i>Nepeta cataria</i>
Idegenhonos	<i>Artemisia absinthium</i>	<i>Phalaris arundinacea</i>
Idegenhonos	<i>Artemisia vulgaris</i>	<i>Phleum pratense</i>
Idegenhonos	<i>Asparagus officinalis</i>	<i>Plantago lanceolata</i>
Idegenhonos	<i>Astragalus falcatus</i>	<i>Plantago major</i>
Idegenhonos	<i>Atriplex sagittata</i>	<i>Poa compressa</i>
Idegenhonos	<i>Barbarea vulgaris</i>	<i>Poa palustris</i>
Idegenhonos	<i>Bassia scoparia</i>	<i>Poa pratensis</i>
Idegenhonos	<i>Berteroa incana</i>	<i>Potentilla recta</i>
Idegenhonos	<i>Brassica rapa</i>	<i>Prunus mahaleb</i>
Idegenhonos	<i>Bromus inermis</i>	<i>Ranunculus repens</i>
Idegenhonos	<i>Bromus sterilis</i>	<i>Rorippa sylvestris</i>
Idegenhonos	<i>Bromus tectorum</i>	<i>Rumex crispus</i>
Idegenhonos	<i>Calystegia sepium</i>	<i>Salix alba</i>
Idegenhonos	<i>Carduus nutans</i>	<i>Silene latifolia ssp alba</i>
Idegenhonos	<i>Centaurea stoebe ssp maculosa</i>	<i>Silene vulgaris</i>
Idegenhonos	<i>Cerastium fontanum</i>	<i>Sisymbrium altissimum</i>
Idegenhonos	<i>Chenopodium album</i>	<i>Sisymbrium loeselii</i>
Idegenhonos	<i>Cirsium arvense</i>	<i>Solanum dulcamara</i>
Idegenhonos	<i>Cirsium vulgare</i>	<i>Sonchus arvensis</i>
Idegenhonos	<i>Conium maculatum</i>	<i>Tanacetum vulgare</i>
Idegenhonos	<i>Convolvulus arvensis</i>	<i>Taraxacum officinale</i>
Idegenhonos	<i>Cynoglossum officinale</i>	<i>Thlaspi arvense</i>
Idegenhonos	<i>Dactylis glomerata</i>	<i>Tragopogon dubius</i>
Idegenhonos	<i>Descurainia sophia</i>	<i>Tragopogon pratensis</i>
Idegenhonos	<i>Dianthus armeria</i>	<i>Trifolium campestre</i>
Idegenhonos	<i>Elymus elongatus</i>	<i>Trifolium hybridum</i>
Idegenhonos	<i>Elymus repens</i>	<i>Trifolium pratense</i>
Idegenhonos	<i>Euphorbia esula</i>	<i>Verbascum thapsus</i>
Idegenhonos	<i>Festuca pratensis sstr</i>	<i>Veronica anagallis-aquatica</i>
Idegenhonos	<i>Hypericum perforatum</i>	<i>Vicia cracca</i>
Idegenhonos	<i>Iris pseudacorus</i>	<i>Vicia villosa</i>

### 12.1.3 A tetraploid, magyarországi felvételezéseink honos fajlistája

Honos/Idegenhonos	Tudományos név	
Honos	<i>Acer campestre</i>	<i>Centaurea jacea</i>
Honos	<i>Acer pseudoplatanus</i>	<i>Centaurea jacea ssp. angustifolia</i>
Honos	<i>Achillea aspleniifolia</i>	<i>Cerastium brachypetalum</i>
Honos	<i>Achillea collina</i>	<i>Chaerophyllum bulbosum</i>
Honos	<i>Achillea millefolium</i>	<i>Chelidonium majus</i>
Honos	<i>Aegopodium podagraria</i>	<i>Chenopodium album</i>
Honos	<i>Agrimonia eupatoria</i>	<i>Cichorium intybus</i>
Honos	<i>Agrostis stolonifera</i>	<i>Cirsium arvense</i>
Honos	<i>Allium scorodoprasum</i>	<i>Cirsium canum</i>
Honos	<i>Alopecurus pratensis</i>	<i>Cirsium vulgare</i>
Honos	<i>Althaea officinalis</i>	<i>Clematis vitalba</i>
Honos	<i>Angelica sylvestris</i>	<i>Clinopodium vulgare</i>
Honos	<i>Apera spica-venti</i>	<i>Conium maculatum</i>
Honos	<i>Arctium lappa</i>	<i>Convolvulus arvensis</i>
Honos	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	<i>Cornus sanguinea</i>
Honos	<i>Aristolochia clematidis</i>	<i>Coronilla varia L.</i>
Honos	<i>Arrhenatherum elatius</i>	<i>Crataegus monogyna</i>
Honos	<i>Artemisia vulgaris</i>	<i>Crepis biennis</i>
Honos	<i>Artemisia vulgaris agg.</i>	<i>Crepis setosa</i>
Honos	<i>Astragalus glycyphyllos</i>	<i>Cruciata laevipes</i>
Honos	<i>Atriplex patula</i>	<i>Cucubalus baccifer</i>
Honos	<i>Ballota nigra</i>	<i>Cynodon dactylon</i>
Honos	<i>Berula erecta</i>	<i>Dactylis glomerata</i>
Honos	<i>Bidens tripartitus</i>	<i>Dactylis polygama</i>
Honos	<i>Brachypodium pinnatum</i>	<i>Daucus carota</i>
Honos	<i>Bromus commutatus</i>	<i>Dipsacus laciniatus</i>
Honos	<i>Bromus hordeaceus</i>	<i>Dorycnium herbaceum</i>
Honos	<i>Bromus inermis</i>	<i>Echinochloa crus-galli</i>
Honos	<i>Bromus japonicus</i>	<i>Echium vulgare</i>
Honos	<i>Bromus sterilis</i>	<i>Elymus repens</i>
Honos	<i>Calamagrostis epigejos</i>	<i>Epilobium hirsutum</i>
Honos	<i>Calystegia sepium</i>	<i>Epilobium parviflorum</i>
Honos	<i>Cannabis sativa s.lat.</i>	<i>Epilobium tetragonum</i>
Honos	<i>Cannabis sativa var. spontanea</i>	<i>Equisetum arvense</i>
Honos	<i>Cardaria draba</i>	<i>Equisetum palustre</i>
Honos	<i>Carduus acanthoides</i>	<i>Equisetum telmateia</i>
Honos	<i>Carex acutiformis</i>	<i>Euonymus europaeus</i>
Honos	<i>Carex hirta</i>	<i>Eupatorium cannabinum</i>
Honos	<i>Carex riparia</i>	<i>Euphorbia cyparissias</i>
Honos	<i>Carex species</i>	<i>Euphorbia esula</i>
Honos	<i>Carex vulpina</i>	<i>Euphorbia virgata</i>
Honos	<i>Carlina vulgaris</i>	<i>Fallopia convolvulus</i>
Honos	<i>Centaurea banatica Rochel</i>	<i>Fallopia dumetorum</i>

Honos/Idegenhonos	Tudományos név	
Honos	<i>Festuca rupicola</i>	<i>Mentha aquatica</i>
Honos	<i>Fragaria vesca</i>	<i>Mentha arvensis</i>
Honos	<i>Galega officinalis</i>	<i>Mentha longifolia</i>
Honos	<i>Galeopsis speciosa</i>	<i>Molinia coerulea ssp. hungarica</i>
Honos	<i>Galium aparine</i>	<i>Myosoton aquaticum</i>
Honos	<i>Galium mollugo</i>	<i>Odontites rubra (Baumg.) Opiz</i>
Honos	<i>Galium palustre</i>	<i>Oenanthe aquatica</i>
Honos	<i>Galium verum</i>	<i>Papaver rhoeas</i>
Honos	<i>Geranium robertianum</i>	<i>Pastinaca sativa</i>
Honos	<i>Geum urbanum</i>	<i>Persicaria amphibia</i>
Honos	<i>Glechoma hederacea</i>	<i>Persicaria dubia</i>
Honos	<i>Glyceria fluitans</i>	<i>Persicaria hydropiper</i>
Honos	<i>Hedera helix</i>	<i>Persicaria maculosa</i>
Honos	<i>Heracleum sphondylium</i>	<i>Petasites hybridus</i>
Honos	<i>Hieracium racemosum</i>	<i>Petrorhagia prolifera</i>
Honos	<i>Holcus lanatus</i>	<i>Peucedanum alsaticum</i>
Honos	<i>Humulus lupulus</i>	<i>Phalaris arundinacea</i>
Honos	<i>Hypericum perforatum</i>	<i>Phleum pratense</i>
Honos	<i>Hypericum tetrapterum</i>	<i>Phragmites australis/Typha</i>
Honos	<i>Inula germanica</i>	<i>Physalis alkekengi</i>
Honos	<i>Inula helenium</i>	<i>Picris hieracioides</i>
Honos	<i>Iris pseudacorus</i>	<i>Pimpinella saxifraga agg.</i>
Honos	<i>Juglans regia</i>	<i>Plantago lanceolata</i>
Honos	<i>Juncus effusus</i>	<i>Plantago major</i>
Honos	<i>Juncus inflexus</i>	<i>Poa annua</i>
Honos	<i>Knautia arvensis</i>	<i>Poa compressa</i>
Honos	<i>Lactuca serriola</i>	<i>Poa pratensis</i>
Honos	<i>Lamium maculatum</i>	<i>Poa trivialis</i>
Honos	<i>Lamium purpureum</i>	<i>Populus alba</i>
Honos	<i>Lathyrus hirsutus</i>	<i>Populus nigra</i>
Honos	<i>Lathyrus pratensis</i>	<i>Potentilla anserina</i>
Honos	<i>Lathyrus tuberosus</i>	<i>Potentilla argentea</i>
Honos	<i>Ligustrum vulgare</i>	<i>Potentilla recta</i>
Honos	<i>Linaria genistifolia</i>	<i>Potentilla reptans</i>
Honos	<i>Linaria vulgaris</i>	<i>Prunus spinosa</i>
Honos	<i>Lolium perenne</i>	<i>Pulicaria dysenterica</i>
Honos	<i>Lotus corniculatus</i>	<i>Quercus robur</i>
Honos	<i>Lycopus europaeus</i>	<i>Ranunculus acris</i>
Honos	<i>Lysimachia nummularia</i>	<i>Ranunculus bulbosus</i>
Honos	<i>Lysimachia vulgaris</i>	<i>Ranunculus repens</i>
Honos	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Ranunculus sardous</i>
Honos	<i>Malva neglecta</i>	<i>Rosa canina agg.</i>
Honos	<i>Medicago lupulina</i>	<i>Rubus caesius</i>
Honos	<i>Melilotus albus</i>	<i>Rubus fruticosus agg.</i>

Honos/Idegenhonos	Tudományos név	
Honos	<i>Rumex acetosa</i>	<i>Vicia angustifolia</i>
Honos	<i>Rumex conglomeratus</i>	<i>Vicia cracca</i>
Honos	<i>Rumex crispus</i>	<i>Vicia hirsuta</i>
Honos	<i>Rumex patientia</i>	<i>Viola cyanea</i> Celak.
Honos	<i>Salix caprea</i>	<i>Viola reichenbachiana</i>
Honos	<i>Salix cinerea</i>	<i>Vulpia myuros</i>
Honos	<i>Salix fragilis</i>	
Honos	<i>Salix purpurea</i>	
Honos	<i>Salix triandra</i>	
Honos	<i>Salvia nemorosa</i>	
Honos	<i>Sambucus ebulus</i>	
Honos	<i>Sambucus nigra</i>	
Honos	<i>Sanguisorba officinalis</i>	
Honos	<i>Saponaria officinalis</i>	
Honos	<i>Scrophularia umbrosa</i>	
Honos	<i>Scutellaria galericulata</i>	
Honos	<i>Securigera varia</i>	
Honos	<i>Selinum carvifolia</i>	
Honos	<i>Seseli libanotis</i>	
Honos	<i>Setaria pumila</i>	
Honos	<i>Setaria viridis</i>	
Honos	<i>Silene latifolia</i> ssp. <i>alba</i>	
Honos	<i>Silene vulgaris</i>	
Honos	<i>Sonchus arvensis</i>	
Honos	<i>Sonchus oleraceus</i>	
Honos	<i>Sonchus palustris</i>	
Honos	<i>Stachys palustris</i>	
Honos	<i>Stachys sylvatica</i>	
Honos	<i>Stellaria media</i>	
Honos	<i>Succisella inflexa</i>	
Honos	<i>Symphytum officinale</i>	
Honos	<i>Tanacetum vulgare</i>	
Honos	<i>Taraxacum officinale</i> Weber	
Honos	<i>Torilis arvensis</i>	
Honos	<i>Torilis japonica</i>	
Honos	<i>Trifolium repens</i>	
Honos	<i>Tussilago farfara</i>	
Honos	<i>Ulmus minor</i>	
Honos	<i>Urtica dioica</i>	
Honos	<i>Valeriana officinalis</i>	
Honos	<i>Verbascum nigrum</i>	
Honos	<i>Veronica beccabunga</i>	
Honos	<i>Veronica chamaedrys</i>	

#### 12.1.4 A tetraploid, magyarországi felvételezéseink idegenhonos fajlistája

Honos/Idegenhonos	Tudományos név
Idegenhonos	<i>Acer negundo</i>
Idegenhonos	<i>Amaranthus powellii</i>
Idegenhonos	<i>Ambrosia artemisiifolia</i>
Idegenhonos	<i>Amorpha fruticosa</i>
Idegenhonos	<i>Asclepias syriaca</i>
Idegenhonos	<i>Aster lanceolatus</i>
Idegenhonos	<i>Celtis occidentalis</i>
Idegenhonos	<i>Conyza canadensis</i>
Idegenhonos	<i>Cuscuta campestris</i>
Idegenhonos	<i>Echinocystis lobata</i>
Idegenhonos	<i>Erigeron annuus</i>
Idegenhonos	<i>Galinsoga parviflora</i>
Idegenhonos	<i>Helianthus tuberosus</i>
Idegenhonos	<i>Humulus scandens</i>
Idegenhonos	<i>Impatiens glandulifera</i>
Idegenhonos	<i>Lycium barbarum</i>
Idegenhonos	<i>Oxalis dillenii</i>
Idegenhonos	<i>Parthenocissus quinquefolia</i>
Idegenhonos	<i>Parthenocissus tricuspidata</i>
Idegenhonos	<i>Quercus rubra</i>
Idegenhonos	<i>Robinia pseudacacia</i>
Idegenhonos	<i>Solidago canadensis</i>
Idegenhonos	<i>Solidago gigantea</i>
Idegenhonos	<i>Zea mays</i>

# Doktori értekezés benyújtása és nyilatkozat a dolgozat eredetiségéről

Alulírott

Név: Nagy Dávid

Születési név: Nagy Dávid

Anyja neve: Udvardi Katalin

Születési hely, idő: 1987. 10. 30.

„A kromoszómaszám hatása a növényi inváziókra a magas aranyvessző (*Solidago gigantea*) példáján” című doktori értekezésemet a mai napon benyújtom a Biológiai és Sportbiológiai Doktori Iskolának.

Témavezető neve: Dr. Pál Róbert

Egyúttal nyilatkozom, hogy jelen eljárás során benyújtott doktori értekezésemet

- Korábban más doktori iskolába nem nyújtottam be,
- Az elmúlt két évben sikertelen doktori eljárásom nem volt,
- Fokozatszerzési eljárásra történő jelentkezésemet két éven belül nem utasították el,
- Öt éven belül nem került sor doktori fokozatom visszavonására,
- Dolgozatom önálló munka, benne más alkotása sajátomként nem került bemutatásra, valamint az értekezés elkészítéséhez valós adatokat használtam fel.

Pécs, 2018. Január 08.

Nagy Dávid