

PÉCSI TUDOMÁNYEGYETEM

Biológiai és Sportbiológiai Doktori Iskola

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

PhD értekezés tézisei

Nagy Dávid

Témavezető:

Dr. Pál Róbert

PhD, habil.



PÉCS, 2018

I. Irodalmi bevezetés és célkitűzések

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 (Wilson 1997). Abból a célból, hogy pontosabban megismerhessük milyen tényezők játszanak szerepet an invazív fajok sikerességének hátterében, több szinten, már nem csak ökológiai, hanem genetikai szempontból is érdemes megvizsgálni az inváziók okait. Ráadásul az invázióbiológiai kutatások egyik sarkalatos és egyre inkább teret hódító aspektusa ezen fajok transzkontinentális léptékű megfigyelése.

A ploidia a sejtben található homológ kromoszómák számára utaló kifejezés. A növények egyik nagyon fontos genetikai tulajdonsága a ploidia változtatásának képessége, ami a növény genomjának sokszorozódását jelenti. Ez a képesség nagyban növeli a genetikai diverzitást, evolúciós változékonyságot és ezzel együtt a faj sikerességét is fokozza (Madlung 2013). A fentebbi 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).

Az invazív fajok jelentős, környezet átalakító hatással rendelkeznek, amit a honos fajok és közösségek abundanciájának, diverzitásának csökkentésével érnek el, veszélyeztetve ezek fennmaradását (Vilà és mtsai. 2011). Az invázióbiológiai kutatások felhívják a figyelmet arra, hogy az inváziók vizsgálatait nem nélkülözhetik a globális léptékű szemléletet. Ennek köszönhetően az invazív fajok hatásait egyre több kutatás vizsgálja transzkontinentális léptékben (Hierro és mtsai. 2005), így több invazív fajról is kiderült, hogy honos ökoszisztémájukra lényegesen kisebb hatással vannak, mint előzőnlött környezetükére (Ledger és mtsai. 2015). Az ilyen jellegű összehasonlító vizsgálatok szerepe nagyon fontos, hiszen a fajok interakciójának biogeográfiai különbségei megvilágítják számunkra a különböző közösségek eltérő evolúciós fejlődését, aminek megértésével közelebb kerülhetünk a biológiai inváziók folyamatának alaposabb megismeréséhez.

Az ökológiai vizsgálatok mellett egyre erőteljesebb hangsúly helyeződik a növényi inváziók genetikai hátterének kutatására, amely elsősorban az invazív populációk eredetét, valamint az előzőnlött területen való terjedésük dinamikájának felderítését tűzi ki célul. A genetikai tényezők nagyban hozzájárulnak az egyes növényfajok sikerességéhez ezzel is támogatva az invázióképesség evolúciója hipotézist, amely az inváziók egyik legfontosabb hajtóerejének az invazív fajok gyors evolúciós változóképeségét (Rollins és mtsai. 2013) és genetikai

variabilitását teszi. Ezen genetikai vizsgálatok hasznos eszközei lehetnek az ökológiai vizsgálatainkban megfigyelhető eltérések háttérének alaposabb magyarázatára.

Az általunk kutatott faj a magas aranyvessző vagy *Solidago gigantea* Észak-Amerikában honos, de mára cirkumpoláris elterjedésű, Európától Ázsiáig meghonosodott (Weber és Jakobs 2005). A faj dísznövényként jutott Európába és Magyarországra, majd kivadulva az egyik legerőteljesebben terjedő özönfajjává nőtte ki magát, ahol a legtöbb negatív hatást fejt ki. Vizsgálataink alapját a faj eltérő ploidiaszintű egyedeinek erőteljes földrajzi elkülönülése képezte. Az észak-amerikai területen di-, tetra- és hexaploid citotípusai is előfordulnak a fajnak, ezzel szemben európai környezetében a tetraploidok váltak egyértelműen dominánssá. Arra a kérdésre kerestünk választ, hogy vajon a magasabb kromoszómaszám egyértelmű inváziós előnnyel jár-e, mint azt már a korábbi kutatások, más fajok esetében kimutatták, amelyhez a honos területen előforduló hexaploidok és az előzönlött területen előforduló tetraploidok összehasonlítását vettük alapul.

Doktori disszertációm során az alábbi célokat tűztük ki:

- A növénytársulások esetében cönológiai módszerekkel megvizsgáltuk, hogy a honos és az előzönlött környezetükben a faj két geo-citotípusának denzitása milyen módon hat a saját környezetének növényközösségeire és diverzitására.
- 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.
- Terepi kísérletes vizsgálatunkban felmértük, hogy az eltérő kísérleti környezet (üvegházi vs. terepi kiültetés), valamint a vizsgálat időtartama milyen mértékben befolyásolja eredményeink pontosságát.
- Kutatásunk legfontosabb elemeként, meghatároztuk a két geo-citotípus közti ökológiai különbségeket (növekedési paraméterek, kártevő nyomás) az előzönlött területen, valamint ezzel együtt a hexaploid populációk lehetséges bejutásának kockázatait.

II. Anyag és módszer

Nem-kísérletes terepi vizsgálatok

Terepi vizsgálataink során felmértük a két geo-citotípus denzitásának saját környezetére gyakorolt hatásait. A hexaploid, honos citotípusokat 2009, 2010 és 2012 folyamán vételeztük fel, körülbelül 900x500 km területen az egyesült államokbeli Montana dél-nyugati, Idaho keleti, Wyoming északnyugati és Washington keleti területein, 69 felvételi pontban. A

tetraploid, invazív citotípusokat 2010 és 2012 között mértük fel, körülbelül 200x200 km területen, Magyarországon, 118 felvételi pontban. A felvételi pontok között legalább 1 km távolságot tartottunk, kivéve három montanai pont között, ahol a távolság körülbelül 200 m volt. A növényteni felvételezéseink minden évben a faj virágzási fenofázisában, a késő nyári időszak folyamán történtek. A felvételi pontjaink 2x2 m-es kvadrátok voltak, 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 fajszerkezetét és fajonkénti borítását, valamint a *S. gigantea* hajtásszámát.

Nem-kísérletes terepi vizsgálatok statisztikai analízisei

A statisztikai elemzéseket az R 3.1.2. verziójában valósítottuk meg. Elsőként a nem kísérletes terepi vizsgálataink elemzéseit kerültk elvégzésre, hogy megállapítsuk a geo-citotípusok saját közösségeikre gyakorolt hatásait. Ennek során mindkét geo-citotípusra külön elemezve megtörtént a felvételi pontokban az összfajszerkezet majd a honos és invazív fajszerkezet, 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.

Terepi vizsgálatok mintagyűjtése

A további vizsgálatokhoz összesen 11 populációból történt a mintagyűjtés, melynek 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 anyanövények között legalább 10 m távolságot tartottunk, hogy csökkentjük ugyanannak a klónnak az újramintavételezését. A későbbiekben, ennek sikerességéről genetikai elemzéseink során is megbizonyosodtunk. A gyűjtött mintáinkat a további genetikai és terepi vizsgálatainkhoz használtuk fel.

A vizsgált geo-citotípusok genetikai különbségei

Terepi kísérletes vizsgálatunk második évében levélmintákat gyűjtöttünk további genetikai vizsgálatok céljára, hogy megállapíthassuk, a geo-citotípusok ökológiai különbségeinek genetikai hátterét. Genetikai vizsgálataink első fázisában ITS1, ITS2 és 5.8S rRNS szakaszokat szaporítottunk fel PCR segítségével, hogy megállapíthassuk a módszer alkalmazhatóságát a faj esetében. Ezután a felsokszorosított szakaszok szekvenálása, illetve szekvencia alapú elemzése történt meg.

Genetikai analízisünk második módszere a mikroszatellit fragmenthossz analízis volt. Vizsgálataink kezdetekor nem álltak rendelkezésre a fajra specifikus mikroszatellit primerek, ezért először az irodalomban leírt közel rokon *Solidago* fajok primereinek használhatóságát teszteltük. Végül nyolc marker bizonyosodott polimorfnek, amelyekkel elvégeztük a PCR reakciókat, szekvenálásukat, majd az egyedi fragmenthosszak megállapítását.

Genetikai vizsgálatok statisztikai kiértékelése

A vizsgálatunkba bevont geo-citotípusok genetikai diverzitását a SpaGeDi ver. 1.4 program segítségével elemeztük. Az általunk kalkulált indexek az allélgazdagság (A_R) és a várt heterozigócia (H_e) voltak. A geo-citotípusaink genetikai struktúrájának feltárásához a Bayes-féle analízist alkalmazó Structure ver. 2.3.4. programot használtuk.

Mivel a struktúra analízis magyarázóereje limitált abban az esetben, amikor egy elemzésen belül eltérő citotípusú egyedeket vizsgálunk, ráadásként Főkoordináta Analízis (PCoA) felhasználásával megvizsgáltuk a teljes mikroszatellit kompozíció hasonlóságát az POLYSAT ver. 1.4 csomag használatával, R környezetben. Az elemzés elvégzéséhez a Bruvo-féle távolságindexet alkalmaztuk. A geo-citotípusok közötti genetikai elkülönülés vizsgálatára F_{ST} valamint ρ_{ST} indexeket alkalmaztunk, SpaGeDi ver. 1.4 program felhasználásával.

Kísérletes terepi vizsgálatok

A korábban említett anyanövényektől származó magokat csíráztattuk, amelyeket egyesével 120 ml-es cserepekbe ültettünk át. A cserepekbe előzetesen virágföld és homok 1:1 arányú keverékét helyeztük. A növényeket 18-25°C hőmérsékleten, 10/24 órás megvilágításon és 60% relatív páratartalmú környezetben neveltük négy hónapig neveltük.

Terepi kísérletes vizsgálatunkhoz egy rendszeresen kaszált termőhelyet választottunk ki, amely területen a *Solidago* természetes módon is megtalálható. Kísérletünk kezdetén 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 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).

Kísérletes terepi vizsgálatok statisztikai kiértékelése

A statisztikai elemzéseinket lineáris kevert modellek felhasználásával végeztük el, ahol az eredeti populációkat random faktorként kezeltük. A fejlesztett klonális hajtások száma, az

egyedek magassága és levélszáma esetében a geo-citotípus és az életszakasz interakcióját vizsgáltuk, ahol az életszakasz mindhárom szintje elemzésre került. Ezen modellek esetében az életszakasz ismételt mérésű (repeated measurement) tényezőként került figyelembe vételre. A biomassa, herbivória és fertőzöttség aránya egyedül a geo-citotípust tartalmazta fix faktorként, ugyanis ezen adatokat csak a második év során gyűjtöttük. A \log_e transzformálás szükségességéről, a modell grafikus kiértékelése után döntöttünk. A modellek hipotézisének teszteléséhez Khí-négyzet tesztet, majd a további, páros összehasonlításokhoz használt Tukey post-hoc tesztek alkalmaztunk.

III. Eredmények

Nem-kísérletes terepi vizsgálatok

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 tetraploid *S. gigantea* egyedek magyarországi felvételezése során összesen 248 különböző fajt azonosítottunk 118 felvételi pontunkban, amelyek közül 24 a területen idegenhonosnak minősült. A geo-citotípusok denzitásának össz fajszámra gyakorolt negatív hatása 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, 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 ($t = 1.146$; $P > 0.05$; $R^2 = 0.14$). Az aranyvessző hajtásdenzitásának idegenhonos fajszámra gyakorolt hatása kapcsán tapasztaltunk először pozitív korrelációt, 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 ($t = 1.194$; $P > 0.05$; $R^2 = 0.02$). 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 nem csökkent (Simpson diverzitás: $t = 1.117$; $P < 0.01$; $R^2 = 0.14$).

A vizsgált geo-citotípusok genetikai különbségei

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.

Mikroszatellit analízisünkben az általunk talált allélok legnagyobb része (75%) mindkét geo-citotípus esetében megfigyelhető volt. Tíz egyedi allélt találtunk a honos/hexaploidok, míg négy 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. 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; $P < 0.001$) a honos/hexaploidok javára.

A genetikai struktúra analízise felfedte két geo-citotípus eltérő struktúráját, miközben az egyes geo-citotípusokon belüli hasonlóságot hangsúlyozta. Ezen elemzésünk bebizonyította az invazív populációk nagymértékű strukturális heterogenitását, míg a honos populációk esetében jelentősebb elkülönülést mutattunk ki az egyes populációk között. Azért, hogy árnyaltabb képet kapjunk a vizsgált populációk egymáshoz viszonyított helyzetéről is, elvégeztünk egy Főkoordináta Analízist (PCoA) is a teljes adatbázisra nézve. Ez az elemzés szintén erőteljesen elkülönítette a honos és invazív geo-citotípusokat.

A geo-citotípusok elkülönítéséhez használt indexek segítségével különböző szintű szegregációt detektáltunk. Az alkalmazott F_{ST} index viszonylag alacsony (0.051), míg a ρ_{ST} közepesen erős mértékű (0.183) elkülönülést mutatott.

Kísérletes terepi vizsgálatok

Terepi kísérletes vizsgálatunkban a faj hajtásszámai esetében 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.

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

A herbivória esetében azt tapasztaltuk, hogy az invazív egyedeket szignifikánsan kevesebb (t-value = 2.271; $P < 0.05$) rovarrágás érte, mint a honosakat, azonban a fertőzőttség mértékében nem tapasztaltunk szignifikáns eltérést (t-value = 1.768; $P > 0.05$).

IV. Eredmények értékelése

Annak ellenére, hogy a magyarországi felvételezéseink száma majdnem kétszerese volt az észak-amerikai felvételezéseink számának, jelentős fajszámbeli különbséget nem tudtunk kimutatni. 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. Ráadásul a honos, észak-amerikai területén az idegenhonos fajok aránya, valamint azok megjelenési valószínűsége kvadrátjainkban jóval magasabb (majdnem négyszerese), mint a magyarországi, előzőnlött területen. Ennek hátterében 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.

Kimutattuk, hogy a két geo-citotípus eltérő módon hat saját környezetére. Míg az össz-, a honos és az idegenhonos fajszámot nem befolyásolta a honos/hexaploidok hajtásszáma, addig az invazív/tetraploidok mindhárom tényezőt befolyásolták, az össz- és honos fajszámot csökkentve, az idegenhonosat viszont emelve. Ennek oka az lehet, hogy amíg a honos környezetében előforduló fajok hozzászoktak az aranyvessző jelenlétéhez, addig az előzőnlött területen a faj még újnak számít, ami erőteljesen megemeli az általa kifejtett kompetíciós hatást (Hierro és mtsai. 2006). Ráadásul, mint invazív faj, jelentős mértékben fokozza a többi idegenhonos faj megtelepedését is (Simberloff és Von Holle 2000).

Genetikai vizsgálatainkban bebizonyítottuk az ITS szekvenciákkal szemben, a mikroszatellit fragmentek jobb alkalmazhatóságát a magas aranyvessző genetikai vizsgálataiban. A mikroszatellit markerek segítségével kimutattuk, hogy a honos/hexaploid egyedek genetikai diverzitása szignifikánsan magasabb az invazív/tetraploid egyedekéhez képest. Ennek oka, hogy az invazív populációk diverzitása, az alapító hatás miatt általában alacsonyabb, mint a honos populációké (Kliber és Eckert 2005).

Főkoordináta és ρ_{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. 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 befolyásolja a populációk genetikai szerkezetét (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.

Kétéves terepi vizsgálatunk során szignifikáns különbségeket mutattunk ki a geo-citotípusok, valamint az adatgyűjtés 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 ökológiai különbségek nem jelentkeznek kontrollált üvegházi körülmények között vagy éppen a terjedés korai szakaszában. Az üvegházi és a terepi kísérletek ráadásul teljesen eltérő környezetet teremtenek a vizsgálati objektumoknak, amivel szignifikánsan befolyásolják az eredményeket (Lankau és mtsai. 2010).

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. 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.

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. A honos/hexaploidok minden mért termelékenységi és interakciós paraméterben gyengébben és kevésbé agresszíven viselkedtek, mint az invazív/tetraploidok. Kutatásuk különbséget mutatott ki a geo-citotípusok között, azonban ez inkább a földrajzi elkülönülés hatását hangsúlyozta, semmint a ploidia hatását. Elmondhatjuk, hogy magának a ploidianak jóval kevesebb hatása volt a mért paraméterekre, mint a különböző származási területeken korábban lejátszódott környezeti adaptációs és genetikai eseményeknek. Egyes kutatások, például Combes és mtsai. (2012) publikációja egyenesen vitatja a magasabb ploidiájú egyedek fokozott sikerességét az alacsonyabbakkal szemben. A ploidiaival kapcsolatban további fontos eredményekkel szolgált Suda és mtsai. (2015) tanulmánya, amelyben a genomméret/ploidia trade-off jelenlétét tapasztalták a növényeknél. Ez azt jelenti, hogy a fajok ploidiájának 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).

Irodalomjegyzék

- 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.
- 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.
- 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.
- Kliber A, Eckert CG (2005) Interaction between founder effect and selection during biological invasion in an aquatic plant. *Evolution*, **59**: 1900-1913.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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 geo-

- cytotypes of *Solidago gigantea* Aiton (Asteraceae). *Journal of Plant Ecology*, <https://doi.org/10.1093/jpe/rtx005>.
- 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.
- 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.
- 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.
- Simberloff D, Von Holle B (2000) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions*, **1**: 21–32.
- 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 JLL, 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.
- Van Kleunen M, Schmid B (2003) No evidence for an evolutionary increased competitive ability in an invasive plant. *Ecology*, **84**: 2816–2823.
- 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.
- Weber E, Jakobs G (2005) Biological flora of central Europe: *Solidago gigantea* Aiton. *Flora*, **200**: 109–118.
- Wilson EO (1997) Foreword. In: Simberloff D, Schmitz DC, Brown T C (szerk.) *Strangers in the Paradise*. Island Press, Washington D.C.

Nagy Dávid publikációinak jegyzéke

A PhD dolgozat témájához kapcsolódó 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)

Egyéb 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)