

PÉCSI TUDOMÁNYEGYETEM

Biológiai és Sportbiológiai Doktori Iskola

Néhány Solanaceae faj nektárkémiai és virágbiológiai vizsgálata

PhD értekezés

Kerchner András

Témavezető:

Dr. Farkas Ágnes

Ph.D.

Témavezető aláírása

Iskolavezető aláírása

PÉCS, 2019

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés.....	5
2. Irodalmi áttekintés.....	6
2.1. A Solanaceae család botanikai jellemzése.....	6
2.2. A Solanaceae család virágbiológiája, méhészeti jelentősége.....	6
2.3. A nektárium	6
2.3.1. A nektárium definíciója.....	6
2.3.2. A nektárium topográfiája	7
2.3.3. A nektárium morfológiája és anatómiája	8
2.3.4. A nektárium jellemzői a Solanaceae családban	10
2.4. A virág működése	13
2.4.1. A virág rovarvonzása	13
2.4.2. A nektár	13
2.4.2.1. A nektár termelődése	13
2.4.2.2. A nektárszekréciót befolyásoló tényezők	14
2.4.2.3. A nektár reabszorpciója	14
2.4.2.4. A florális nektár összetétele	15
2.4.2.5. A nektárképződés biokémiai és genetikai háttere	18
2.5. A nektárszekréció dinamikája	20
2.6. Összefüggés a virágméret, a nektáriumméret és a nektár főbb tulajdonságai között	23
2.7. A megporzó-növény kapcsolatok általános jellemzése	25
2.8. A Solanaceae fajok megporzásbiológiai típusai	26
3. Célkitűzések.....	28
4. Anyagok és módszerek.....	29
4.1. A vizsgált növényfajok botanikai jellemzése	29
4.2. Vizsgálatok helye és ideje	35
4.3. Virágmorfológiai és viráganatómiai vizsgálatok	35
4.4. A nektár térfogatának és cukorkoncentrációjának meghatározása	36
4.5. A nektár cukorösszetételének meghatározása nagy felbontású vékonyréteg-kromatográfiával (HPTLC)	36

4.6.	A nektárban található fehérjék elválasztása SDS-poliakrilamid gélelektroforézissel.....	37
4.7.	A nektárban található alkaloidok nagynyomású folyadék-kromatográfiás (HPLC) vizsgálata	37
4.8.	A nektárszekréció dinamikájának vizsgálata	38
4.9.	Adatelemzés	39
5.	Eredmények.....	40
5.1.	A vizsgált fajok florális nektáriumainak topográfiája és anatómiája	40
5.2.	A nektárium és a nektár kvantitatív jellemzői az egyes megporzási csoportokban	42
5.2.1.	A virág hossza, a nektár jellemzői és a megporzás módja	43
5.2.2.	Nektáriumjellemzők és a megporzás módja	45
5.2.3.	A nektár és a nektárium néhány jellemzőjének kapcsolata	46
5.2.4.	A virág hosszának kapcsolata a nektár- és nektáriumjellemzőkkel	46
5.3.	A nektárminták fehérjekoncentrációja	47
5.4.	A florális nektár proteinmintázata	48
5.5.	A florális nektár alkaloidtartalma	48
5.6.	A nektárszekréció dinamikája néhány Solanaceae fajban	49
5.6.1.	A <i>Lycium barbarum</i> nektárszekréciós dinamikája	49
5.6.2.	A <i>Hyoscyamus niger</i> nektárszekréciós dinamikája	52
5.6.3.	A <i>Cestrum</i> × <i>newellii</i> nektárszekréciós dinamikája	55
5.6.4.	A <i>Nicotiana rustica</i> nektárszekréciós dinamikája	55
5.6.5.	A <i>Nicotiana tabacum</i> nektárszekréciós dinamikája	60
5.6.6.	Kapcsolat a nektár térfogata és a portokfelnyílás között	66
5.6.7.	Összefüggés a nektár térfogata és refrakciója között	66
5.6.8.	Az egyes virágállapotok szerepe a nektártermelésben	66
6.	Eredmények megvitatása.....	68
6.1.	Solanaceae fajok nektáriumának összehasonlító anatómiája	68
6.2.	A megporzás módjának kapcsolata a nektárium és a nektár kvantitatív jellemzőivel	70
6.2.1.	A virág- és nektárjellemzők kapcsolata a megporzók típusával	70
6.2.2.	A virág- és nektárjellemzők összefüggései	72
6.3.	A florális nektár fehérjetartalma és mintázata	74

6.4. A florális nektár alkaloidtartalma	76
6.5. A nektárszekréciónak dinamikája és megporzásbiológiai jelentősége Solanaceae fajokban	77
7. Összefoglalás	79
8. Summary.....	80
9. Irodalomjegyzék	81
10. Saját publikációk jegyzéke	103
11. Köszönetnyilvánítás.....	105
12. Mellékletek	106

1. Bevezetés

A Solanaceae család megközelítőleg 85 genust és mintegy 2800 trópusi és mérsékelt övi fás és lágyszárú növényfajt foglal magába, közép- és dél-amerikai fejlődési központtal. A Solanaceae család széles földrajzi elterjedéssel rendelkező, számos gazdaságilag jelentős növényfajt is magába foglaló növénycsalád. A családban a nagyszámú dísznövény mellett számos mézélő növény is megtalálható, így fontosnak véltem tisztázni a florális nektárt termelő fajok méhészeti jelentőségét.

Mivel sokféle megporzási mód figyelhető meg a családon belül, ezért jó modellnövények lehetnek a növény-megporzó kapcsolatok elemzéséhez. A megporzók vonzásához szükséges primer attraktánsok közül a nektár jellemzőinek (nektár térfogata, cukorkoncentrációja és cukorösszetétele, a nektárszekréció dinamikája) vizsgálatát tűztem ki célul. A szekunder attraktánsok közül fontos lehet a virág színe, mérete (hosszúsága) – ez utóbbit vizsgáltuk, feltéve a kérdést, hogy kimutatható-e összefüggés a nektárium méretével.

A Solanaceae család számos képviselője fontos gyógyszeripari nyersanyag alkaloidtartalmának köszönhetően, ugyanakkor mérgező növényekként veszélyesek is lehetnek. Éppen ezért fontosnak láttam tisztázni, hogy a vegetatív részekben alkaloidokat felhalmozó növényfajok virágainak szekrétumába is kiválasztódik-e a hatóanyag, hiszen a méhészeti hasznosítást nagymértékben befolyásolja (korlátozhatja) a nektárba kerülő toxikus hatóanyagok koncentrációja. A vizsgálatokhoz olyan nemzetségeket választottam, amelyek a virágméret illetve a megporzási mód alapján jelentősen különböznek egymástól, megkönnyítve ezzel az összehasonlító jellegű kiértékeléseket; így esett a választásom az *Atropa*, *Brugmansia*, *Cestrum*, *Datura*, *Hyoscyamus*, *Lycium*, *Nicandra*, *Nicotiana*, *Physalis* és *Withania* genusokra.

2. Irodalmi áttekintés

2.1. A Solanaceae család botanikai jellemzése

A levelek általában szórt állásúak, a hajtásrendszer az összenövés, valamint a tengely és a levelek egymáshoz viszonyított elcsúszása miatt nehezen áttekinthető. A virágok magányosak vagy bogernyőben, gyakran forgóban állnak. A Solanaceae család virágszerkezetére jellemző a sugaras szimmetria (aktinomorfia), a virágok hímnősek. Virágképletük: Cs(5) [Sz(5) P5] T(2). Az öt csészelevél összeforrt, a szíromlevelek szintén. A magház felső állású, a virágtengelyhez viszonyítva ferdén áll, és a genusok többségénél 2 termőlevélből nőtt össze (kivétel pl. *Nicandra*). Az eredetileg kétrekeszű magház olykor másodlagos válaszfalakkal sokrekeszűvé alakul, a sok magkezdemény vastag, húsos placentán foglal helyet. Az embriózsák fejlődése *Polygonum*- vagy *Allium*-típusú. A termés bogyó vagy szepticid tok. A családra jellemzőek a bikollaterális edénynyalábok és a gyógyászati szempontból fontos tropán- és szteránvázis alkaloidok (Borhidi 1998).

2.2. A Solanaceae család virágbiológiája, méhészeti jelentősége

A Solanaceae taxonok többsége dichogám, ami elősegíti a kölcsönös megporzást (allogámia), mivel a portok felnyílása és a bibe érése között időbeni eltolódás lép fel. A dichogámia két típusa közül a proterogynia jelensége a jellemző a Solanaceae fajoknál (Mione és Serazo 1999, Mione et al. 2001, Sousa-Pena 2001, Stace 2004). A hímelőző (proterogynikus) virágok esetében a termőtáj, illetőleg a magkezdemény (női gametofiton) érik be előbb.

A családban nagyon sok mézelő növény található, ezek közül méhészeti jelentőséggel rendelkezik a *Nicotiana tabacum* L. (Bhuiyan et al. 2002, Oddo et al. 2004) és a *Lycium barbarum* L. (Örösi 1955, Halmágyi és Keresztesi 1975). Az ördögcérna virágait a méhek nektárért és virágporért sűrűn látogatják – a legnagyobb szárazságban is, amikor más növény nem nyújt hordást (Nyárády 1958).

2.3. A nektárium

2.3.1. A nektárium definíciója

Ren et al. (2007) meghatározása szerint a florális nektárium egy heterotróf, fotoszintézisre képtelen mirigy, mely a virágrészek között a legtápanyagigényesebb. A nektáriumok morfológiailag különböző, szekréciós sejtek kis csoportjaiból álló

képződmények, amelyek képesek különböző cukrokat, enzimeket, vitaminokat, aminosavakat és még néhány, biológiailag aktív anyagot tartalmazó folyadék intenzív kiválasztására. A nektárium sejtszövetjei tartalmazhatnak olajat, kalcium-oxalát kristálydrúzákat, előfordulnak bennük peroxidáz, kataláz, proteáz enzimek, polifenolok, aminosavak és aszkorbinsav. A nektárium színe a kromo- és kloroplasztiszoktól függ. A sárgás-narancsos színeződést karotinoidok okozzák (Kartasova 1965).

2.3.2. A nektárium topográfiája

Filarszky Delpino nyomán (1911) megkülönbözteti a virágban, virágzatban előforduló nuptiális nektáriumokat és a virágon kívül található, extranuptiális nektártermelő mirigyeket. A nuptiális nektárium altípusának tekinti az intraflorális mirigyeket, amely az egyes virágrészekben helyezkedik el.

A nektáriumok topográfiájáról részletes áttekintést Fahn (1979) ad. A csoportosítás alapját az ő rendszerében az extraflorális és florális típusú nektáriumok jelentik. A szerző az utóbbiak között megkülönböztet perigoniális (virágtakaró tájéki), staminális (pl. sztaminodium), receptakuláris (vacoköböl tájéki), ováriális (pl. szeptális nektáriumok) és styláris (pl. bibeszálvánkös: sztilopódium), illetve a stigmán (bibén) elhelyezkedő mirigyeket.

Schmid (1988) klasszifikációja a virágon belüli, illetve virágzathoz kapcsolódó mirigyeket a reproduktív, míg a vegetatív szerveken elhelyezkedő nektáriumokat az extrareproduktív csoportba sorolja.

A Solanaceae családba tartozó taxonok virágaiban elhelyezkedő nektáriumok a reproduktív, intraflorális, ováriális csoportba sorolhatók. Azonban találkozhatunk extraflorális nektáriumokkal is a családban. A *Solanum stramonifolium* extraflorálisan elhelyezkedő nektáriumai struktúráltak, a szállítónyaláb mind phloemmel, mind pedig xylemmel ellátott. A nektárium a virág körül lokalizálódik, a csésze külső felszínén, öt kitüremkedés (protuberancia) alkotta gyűrű formájában. A nektár sztomákon keresztül szekretálódik. A nektárszekréció virágbimbós állapotban kezdődik el és egészen a termésérésig tart (Falcão et al. 2003). A *S. stramonifolium*-on kívül más *Solanum* fajokon (pl. *S. adherens*, *S. rudepanum*) is leírtak extraflorális nektáriumokat (Gentry 2002, Díaz-Castelazo 2004).

2.3.3. A nektárium morfológiája és anatómiája

Két fő típust különböztetünk meg: az epimorf nektáriumok nem rendelkeznek önálló szöveti szerkezettel, ezek ún. struktúrátlan nektáriumok, míg az automorf mirigyek önálló, struktúrált szöveti szerkezettel bírnak (Fahn 1979).

Gulyás (1967) a Labiatae családon belül morfogenetikai sort állított fel. A családon belüli fajok fejlettségi fokát a mirigyek alakja illetve festékanyagai is jelzik. Az ősi típusú fajok nektáriumai még zöldek, a fejlettebbek általában sárgák, a tipikus zigomorf nektáriumok pedig sárgásfehér vagy fehér színűek. A morfogenetikai sor elején álló radiális szimmetriájú mirigyek még az ősi jelleget mutatják. A tipikus zigomorf szimmetriájú nektáriumok a legdifferenciáltabbak és a legfejlettebbek. Ezek már önálló képlet formájában jelennek meg a virágban a magház mellett. Visszamaradt transzverzális nyúlványaik az ősi radiális forma bizonyítékai. A nektáriumok alaktanilag különböző taxonómiai értékűek. Egyes növénynemzetségeken belül a jellegzetes alakú nektármirigyek fajmeghatározásra is alkalmasak. Máshol a nagyfokú hasonlóság miatt (pl. a zsályáknál) ez nem lehetséges.

A nektáriumok szövettani szerkezetében három rész különíthető el: epidermisz, glanduláris szövet és nektáriumparenchima (Fahn 1979, Halmágyi és Keresztesi 1991).

A nektáriumot kívülről az epidermisz borítja, melynek sejtjei között gyakran módosult sztómákat láthatunk, amik a nektár kiválasztásáért felelősek. Kartasova (1965) szerint a nektáriumasztómák epidermiszsejtekhez viszonyított helyzetük alapján különböző ökológiai típusokba sorolhatóak, melyek az egyes virágokban uralkodó mikroklímának köszönhetően alakulnak ki. A szabad szirmú virággal rendelkező növények esetében a virágot ért erősebb napsugárzás és légáramlás következtében a virágban kialakuló szélsőséges mikroklíma miatt a sztómák besüllyedtek lesznek. A forrt pártájú virágokban ugyanakkor a pártacső belsejében kialakuló kiegyenlítettebb, nedvesebb mikroklíma következtében a nektáriumasztómák kiemelkedőek lesznek. Ezek alapján feltételezhető, hogy a Solanaceae családban is a kiemelkedő nektáriumasztómák a dominánsak. Ugyanakkor nem kizárt, hogy egyes Solanaceae taxonok virágaiban a kiemelkedő nektáriumasztómák mellett besüllyedteket is találjunk. Ezt támasztja alá az a tény is, hogy a szabad szirmú Prunoideae (Rosaceae) taxonok vizsgálatánál a többé-kevésbé zárt hypanthiumban (vacoköbölben) besüllyedt és kiemelkedő sztómákat egyaránt találtak (Orosz-Kovács 1991).

A nektáriumepidermisz szerkezete függ a nektárium topográfiájától is. A *Vicia faba* (Fabaceae) esetében Davis és Gunning (1993) kimutatták, hogy a florális és az extrafloralis nektárium szerkezete eltérő a sztómaszám és a zárósejtek tekintetében. Davis és Gunning (1991) *V. faba*-n végzett vizsgálatait szerint összefüggés mutatható ki a nektáriumasztómák

száma és a termelődött nektár mennyisége között. Ugyanakkor a nektár cukorértéke nem korrelált a sztómaszámmal.

A nektáriumok szekréciós szövetének felépítését és ultrastruktúráját Kartasova (1965), Szalamatova (1986) és Fahn (1979, 1982, 1988) foglalták össze. A glanduláris szövet sejtjei izodiametrikusak, kisméretűek, egymáshoz szorosan illeszkednek, közöttük intercellulárisok nem találhatók. A plazmában gazdag sejtek nukleusza nagyméretű, elsősorban az intenzív transzkripciós aktivitás miatt. A szekréciós sejtekben fejlett az endoplazmatikus retikulum (ER), amelynek ciszternái gyakran kötegekbe rendezettek. A sejtekben nagy mennyiségű mitokondrium, Golgi-apparátus és diktioszómák találhatók. A glanduláris szöveti sejtek merokrin szekréció utáni regenerációját illetve regenerációs képességét paprikafajták esetében Darók (1984) írta le.

A kiválasztó alapszövetek, pl. a nektármirigyek sejtjeinek cellulóz fala speciális formában vastagodhat: a sejt lumene felé szabálytalan, tarajos, hullámos sejtfalfelszín alakul ki. Ennek összfelülete többszörösen nagyobb, mint a sejt külső, sima felszíne. Mivel a citoplazmát határoló plazmalemma többnyire szorosan a sejtfalhoz simul, az ilyen sejtekben a plazmalemma felülete is nagy. Ezen a felületen nagy mennyiségű anyag transzportja lehetséges (Laskay és Mihalik 2000).

A nektáriumparenchyma a mirigy raktározó szövege, ahol leginkább keményítő, cukrok és kalcium-oxalát halmozódik fel. Gyakran vezetőnyalábok futnak benne, amelyek egyes fajoknál a glanduláris szövet sejtjei közé is behatolnak (Halmágyi és Keresztesi 1991).

Frei (1955) 160 zárvatermő faj nektárium szerkezetét vizsgálva nyaláb nélküli és nyalábbal ellátott típusokat különböztet meg. A nyalábokban vagy csak phloem található, vagy phloem és xylem együtt fordul elő. Frey-Wyssling (1955) ezt kiegészíti a xylem-domináns nyalábtípussal. A szerző szerint a nagyméretű nektáriumoknál a szekréciós szövet a szomszédos nyaláboktól nagyobb távolságra helyezkedik el, ezért ezeket speciális nyaláb látja el.

2.3.4. A nektárium jellemzői a Solanaceae családban

A Solanaceae család legtöbb nemzetségében az ovárium bázisát egy gyűrű alakú nektárium (diszkusz) veszi körül (Jos 1967, Huber 1980, Darók 1984, Armstrong 1986, Bernardello 1987, Gulyás et al. 1990, Galetto 1991, Cocucci és Galetto 1992, Mione és Serazo 1999, Bernardello et al. 2000, Rodriguez 2000, Hunziker 2001, Stace 2004, Bernardello 2007, Farkas et al. 2011). A család hazai fajainak nektármirigyét Darók (1984) mutatta be részletesen.

A nektáriumdiszkusz a magház perifériális alapi régiójának differenciálódásával jön létre. A különféle nemzetségekben a nektártermelő diszkusz differenciációjának mértéke változatos képet mutat az alig észrevehetőtől, ahol a szöveti differenciáció kismértékű, a magas fokú és jól kivehető differenciálódásig (Armstrong 1986). A nektáriumok a Solanaceae családban Armstrong (1986) szerint nincsenek ellátva edénynyalábokkal, míg Darók (1984) és Rodriguez (2000) egyes Solanaceae fajokban szállítónyalábok jelenlétéről számolt be. Hancselemek jellemzőek a *Nicotiana tabacum* és a *Petunia atkinsiana* fajokra, a *Datura innoxia* és egyes paprikafajták nektármirigyében pedig mind fa-, mind hancselemek megtalálhatóak (Darók 1984). A nektárium szövege gyakran kiterjed az ovárium oldalán akropetálisan a magház felének kétharmadáig. A nektáriumdiszkusz ezen különleges alakja egyedül a Solanaceae családra jellemző (Armstrong 1986).

A legnagyobb, legdifferenciáltabb nektáriumok az Ausztráliában endemikus nemzetségekben találhatóak, amelyek az Anthocercideae tribuszba tartoznak (Haegi 1981). A *Solanum* nemzetségben nincs ováriális nektárium (Levine és Anderson 1986). Ugyanez igaz a *Nierembergia* (Cocucci 1991) és a *Cyphomandra* genusra is (Gracie 1993). Jellegzetes vörös színű nektár jellemző a *Jaltomata* nemzetségre (Mione és Anderson 1996, Mione és Leiva 1997, Mione et al. 2001).

Hasonlóan a Gulyás (1967) által Lamiaceae taxonokra felállított morfogenetikai sorhoz, Darók (1984) is fejlődési fokozatokat állapított meg az általa vizsgált Solanaceae fajok esetében a nektáriumok színe alapján: a halványzöld színű ováriális nektárium tekinthető plesiomorfnak, majd piros és narancssárga átmeneteken át a halványsárga-sárgásfehér florális nektáriumot tekinti apomorfnak, azaz levezetettnek.

Bernardello (1987) a Solanaceae család Lycieae tribuszának gyűrű alakú nektáriumát mutatta be részletesen, mely a magház alapi részén található, és nincs ellátva speciális szállítószöveggel. Az ováriális nektáriumoknak 2 típusa van a Lycieae tribuszban, ami taxonómiaiilag használható bélyeg. A Lycieae tribuszban belül ősi jellegnek minősül, ha az ováriális nektárium nem feltűnő, zöld színű és nem domborodik ki a magház falából, és

fejlett, levezetett tulajdonságok az ováriális nektárium feltűnő, vörös színe és a magház falától való elkülönültsége (protuberanciája). Mindkettő típusú nektárium termel nektárt (Bernardello 1986).

A *Lycium* nemzetséghez közel álló *Grabowskia* és *Phrodus* genusok esetében a csésze belső felszínén találhatóak nektáriumok. A *Grabowskia* nemzetség fajai zöld vagy sárga színű cirkuláris nektáriummal rendelkeznek. A csésze belső epidermiszén elhelyezkedő szekréción sejtek vastag radiális és külső tangenciális falakkal rendelkeznek, illetve nagy vakuólumok találhatóak bennük. A csészealap közelében elhelyezkedő sejtek nyújtottak, míg a csészetáj csúcsának közelében elhelyezkedő szekréción sejtek izodiametrikusak vagy papilla alakúak. A virágrügyekben sokkal erőteljesebb szekréción aktivitást mutatnak, mint a nyitott virágokban. A *Phrodus* genusban a csésze belső epidermisze a bazális zónától fölfelé nektáriumokat tartalmaz. Ezek lehetnek egy- vagy többsejtsoros ülő mirigyek, de elszórtan glanduláris trichómák is láthatóak. A szekréción sejtek vastag falúak, teljesen izodiametrikusak és sok kisméretű vakuólum található bennük. Az ovárium bazális részén egy feltűnő vörös színű nektárium található, a csúcsán 2 nyúlvánnyal (Bernardello 1987).

Galetto (1991) a *Nicotiana noctiflora*, a *N. glauca* és a *N. longiflora* nektáriumstruktúráját vizsgálva megállapította, hogy a nektáriumepidermisz vékony, az epidermiszsejtek téglalap alakúak vagy izodiametrikusak, nagy vakuólumokat tartalmaznak és az epidermiszsejteket vékony kutikularéteg fedi. Az epidermiszben elszórtan sztómák figyelhetők meg, amiken keresztül megvalósul a nektárszekréción. A nektáriumepidermisz sejtjei különböznek a magház-epidermiszt alkotó sejtektől. A szekréción végző glanduláris szöveti sejtek elegyesen fordulnak elő a nektáriumparenchima poligonális sejtjeivel. A glanduláris szövetben kevés intercelluláris tér figyelhető meg, a glanduláris sejtek citoplazmája jól festődő és 2-3 nagy vakuólumot tartalmaznak, váltakozva kisebb méretűekkel. Azokban a glanduláris szöveti sejtekben, amelyek szomszédosak a parenchimatikus sejtekkel, feltűnően nagy sejtmagok vannak. Mindhárom faj nektáriumainak irányába szállítóyalábok futnak, de azok nem penetrálódnak a nektármirigy szöveti állományába.

Az *Exodeconus maritimus* (Solanaceae) nektárium a gyűrű alakú, amely hosszmetsetben két, egymással szemben elhelyezkedő duzzanat formájában jelenik meg. A nektárium a szeptum eredési pontjának szintjéig terjed. A szekréción szövet izodiametrikus sejtek 5-6 rétegeből tevődik össze. A glanduláris sejtek nagy sejtmagokkal rendelkeznek, a citoplazma pedig vakuolizált. A nektárium felső részén a sejtrétegek száma 12-15 és 20 ± 3

sztóma koncentrálnak ezen a területen. A glanduláris szövet két dorzális és számos laterális szállítónyalákkal van ellátva, amelyek a magház külső falának irányába tartanak. A *Nicandra physalodes* gyűrű alakú nektárium a magház alapi részén lokalizálódik öt megnyújtott, hosszúkás duzzanat formájában. A szekréción szövet 18-22 sejtrétegű, a 40 ± 5 sztóma pedig kizárólag a nektárium bazális részén helyezkedik el. Öt dorzális és számos laterális szállítónyaláb fut a nektáriumhoz (Rodriguez 2000).

A *Solanum* nemzetségben (mintegy 2000 faj) nem ismert olyan faj, amely florális nektárt termelne (Symon 1979), a megporzó rovarok számára elsősorban pollent kínálnak (Bancher és Holzl 1959, Symon 1979). Ugyanakkor extraflorális nektáriumok (EFN) előfordulnak ebben a nemzetségben. Delpino (1874) funkcionális definíciója szerint az EFN valamennyi növényi szervben előfordulhatnak, beleértve a virág részeit is, azonban nem szolgálnak elsődleges nektárforrásként a megporzók számára. Anderson és Symon (1985) három endemikus ausztrál *Solanum* fajt vizsgált meg: *S. cunninghamii*, *S. dioicum* és *S. tudununggae*. Az EFN jellemzően a szíromlevelek abaxiális (külső) felszínén helyezkednek el, a *S. dioicum* esetében pedig a lomblevelek abaxiális (fonáki) oldalán, valamint a levélnyélén és a száron is vannak EFN (Keeler 1979, Anderson és Symon 1985). Az EFN pártacimpánkénti száma 0-tól 10-ig terjed, átlagban ez a szám 2-3 körül alakul. A virágrügyeken a legfeltűnőbbek, de még a nyitott virágok pártáján is felismerhetőek. A vizsgált fajok EFN-ai egyértelműen különböznek valamennyi, a Solanaceae családra jellemző glanduláris és nem glanduláris trichómától. Az EFN-ből készült metszetek analízise során kiderült, hogy a vizsgált EFN a Fahn (1979) által felállított EFN-osztályozás strukturális kategóriájába tartoznak, azaz anatómiai értelemben speciális sejtekből épülnek fel. Hasáb alakúak, és kiemelkednek a stellátus szőrök által alkotott indumentumból. A vizsgált EFN általában a pártacimpák közeperei mentén helyezkednek el, és egymással szorosan záródó, szafranin vizes oldatával erősen festődő, kisméretű sejtekből tevődnek össze. Ezen EFN 12-20 sejt átmérőjűek, és legalább 6-8 sejt magassággal emelkednek az epidermisz szintje fölé. A parenchimasejtek – amelyek 4-6x nagyobb átmérővel rendelkeznek, mint a többi EFN sejt – a szekréción sejtek és az EFN alapi részénél futó szállítószövet között helyezkednek el. A szerzők hangyákat és méheket is megfigyeltek mindhárom faj mirigyében. A hangyák aktívan látogatják ezen nektáriumokat, aktivitásuk virágrügy állapotban a legnagyobb, amikor az EFN aktivitása is a legerősebbnek tűnik. A virágrügy stádium alatt az EFN kis mennyiségben ragadós anyagot, váladékot választanak ki, ami a hangyák közvetítésével védelmi funkciót lát el (Anderson és Symon 1985).

Bentley (1983) úgy gondolja, hogy a hangyák gyakorisága pozitívan korrelál az extrafloralis nektár mennyiségével, és hogy az előbbi két tényező összefüggésbe hozható a herbivória mértékével (Bentley 1977). A totál biomassza vagy a végső magállomány (azaz több mag menekül meg a predációtól) nagyobb azon növények esetében, amelyeken találhatóak EFN és ezeket hangyák látogatják, mint azon növények esetében, amelyek nem rendelkeznek ilyen védelmi rendszerrel. Más hártvászárnyúak, mint a darazsak (Beckmann és Stucky 1981) és méhek (Bentley 1977, Symon 1981) is látogatják az EFN-at és feltételezhetően védik a territóriumukat (a növényt). Az EFN növényi szerveken való elhelyezkedése úgy alakult ki, hogy azok maximális védelmet nyújtsanak minimális energiabefektetés mellett (Bentley 1977).

2.4. A virág működése

2.4.1. A virág rovarvonzása

Az állat-porozta növények, mint például a Solanaceae család tagjai is, a pollenvektoraikat különféle módszerekkel vonzzák magukhoz, általában jutalmat kínálva számukra (Willson 1983). Ilyen florális jutalmak a pollen, a nektár, a bibe szekréuma, olajok és illatanyagok (Simpson és Neff 1983, Proctor et al. 1996). Ezek közül a pollen és a nektár a leggyakoribb.

2.4.2. A nektár

2.4.2.1. A nektár termelődése

A nektár kiválasztása többféle módon történhet. A termelődött nektár távozhat a külső sejtfalon át a kutikula felrepedésével, sztómákon keresztül vagy a vékony sejtfalon át történő diffúzióval (Fahn 1952, Kartasova 1965). A sejtekben felhalmozódott cukor, keményítő és cserzőanyagok a nektárkiválasztás során eltűnnek a nektárium szöveteiből. A nektárium nemcsak szűrőként szolgál a növény más részeiből ideáramló (allokálódó) phloemnedv számára, de aktívan részt is vesz a kiválasztás folyamatában (Kartasova 1965). Lüttge és Schnepf (1976) is az aktív transzport szerepét hangsúlyozza, nem tartja elsődlegesnek a passzív diffúziót; úgy gondolják, hogy a cukrok koncentrációgradiens ellenében mozognak. A nektártermelés és a fotoszintézis produktivitása között korreláció mutatható ki, mivel a phloemnedv cukrai a szénhidrát-anyagcsere enzimek révén metabolizálódnak (Szalamatova 1986). A nektárszekrécióban fontos szerepet játszik a jázmonsav (Radhika et al. 2010).

A phloemból származó prenektár illetve nektárelőanyagok plazmodezmákon keresztül, szimplasztos áramlással jutnak el a nektártermelő szövet sejtjeibe. A nektár kiválasztása során az endoplazmatikus retikulum és a Golgi-apparátus ciszternáiból vezikulumok fűződnek le, amelyek granulocrin módon fuzionálnak a plazmalemmával, vagy eccrin kiválasztás esetében a nektárt alkotó cukrok és egyéb összetevők molekulákként választódnak ki aktív transzporttal. A nektár innen az elsődleges sejt falon átjutva kerül a szubkutikuláris térbe (Fahn 1979). A prenektár transzportja történhet még apoplastikus úton, azaz a sejt fal mentén, molekuláris transzporttal a szomszédos sejtek plazmalemmáján és a sejt falon át (Fahn 1988), valamint endo-, illetve exocitózissal, amikor a hyaloplazma belső részének betüremkedéseiből származó membránvezikulumok elválnak a plazmalemmától, végül fuzionálnak a vakuólummal (Eymé 1967).

2.4.2.2. A nektárszekréción befolyásoló tényezők

A nektárprodukción alapvetően meghatározza a genotípus, azonban a változó környezeti tényezők, ökológiai faktorok is befolyásolhatják. A belső tényezők közül fontos a virág elhelyezkedése, mérete, szerkezete és fejlettségi állapota, valamint a nektárium nagysága és felépítése. A florális nektár termelődésének dinamikája, folytonos vagy szakaszos volta függ a virágbiológiai típustól is. A külső tényezők közül leginkább a talaj szerkezete, a vízellátottság, a levegő páratartalma és hőmérséklete, a fénysugárzás és a csapadékviszonyok lehetnek hatással a nektárprodukción (Halmágyi és Keresztesi 1975, Maurizio 1976, Fahn 1979, Cruden et al. 1983, Gulyás 1991, Nicolson és Thornburg 2007, Ren et al. 2007). Magasabb páratartalom, gyengébb napfény esetén sok nektár termelődik a virágokban, amit a teljesen nyitott nektáriumsztómák jeleznek. Erős fénynél, száraz levegőben és magas hőmérsékleten a sztómák zártak (Kartasova 1965).

2.4.2.3. A nektár reabszorpción

A megporzó rovarok által össze nem gyűjtött nektár egy része visszaszívódhat. A reabszorpción folyamatában az epidermisz aktívan részt vesz (Nepi et al. 1996). Stpiczynska (2002) szerint a nektárvisszaszívás apoplastikus úton megy végbe a *Platanthera chloranta* orchideafaj esetében. Burquez és Corbet (1991) megállapította, hogy a nektár szekréción sebességét kétféle komponensre lehet bontani, a bruttó szekréción és a reabszorpción sebességre.

2.4.2.4. A florális nektár összetétele

A nektár alapvetően különféle cukrok vizes oldata, a mono- és diszacharidok mellett azonban tartalmaz szerves savakat, foszfátzokat, glikozidokat, ásványi sókat, aromaanyagokat, valamint C-vitamint (Maurizio 1960, Kartasova 1965, Baker és Baker 1983). A nektárban a dominánsan előforduló szacharóz, glükóz és fruktóz (Percival 1961) mellett más szénhidrátok is megtalálhatóak, mint pl.: arabinóz, galaktóz, mannóz, gentiobióz, laktóz, maltóz, melibióz, trehalóz, melezitóz, raffinóz, sztachióz (Baker és Baker 1983), valamint oligoszacharidok (Percival 1961) és dextrinek (Rychlik és Federowska 1963).

Percival (1961) 889 növényfaj nektárösszetételét vizsgálva tíz nektártípust különített el, amiket három fő kategóriába sorolt: 1. Szacharóz-domináns 2. Kiegyensúlyozott (a szacharóz, fruktóz és glükóz közel egyforma mennyiségben fordul elő) 3. Fruktóz-glükóz domináns nektár. A későbbiekben Roshchina és Roshchina (1993) is ezt a három nektártípust írták le.

Baker és Baker (1990) négyféle nektárt különített el a szacharóz/(glükóz+fruktóz) hányados $[S/(G+F)]$ alapján:

1. Hexóz-domináns: $S/G+F < 0,1$
2. Hexózban gazdag: $S/G+F = 0,1-0,49$
3. Szacharózban gazdag: $S/G+F = 0,5-0,99$
4. Szacharóz-domináns: $S/G+F > 1,00$

Örösi (1968) szerint a méhek nem érzik édesnek a nektárt, ha a szacharóztartalma 4%, a glükóz- és fruktóztartalma pedig 8-9% alatti.

A cukrokon kívül a nektár tartalmazhat glikozidokat, fenolokat, aminosavakat, redukáló savakat, illatanyagokat, lipideket, proteineket, alkaloidokat, antibiotikumokat, vitaminokat és fémionokat (Kozlova 1957, Baker és Baker 1971, 1983; Heinrich 1989, Martini et al. 1990). Ezen nektárkomponensek egy részéről a Solanaceae család esetében is vannak szakirodalmi adatok. Többek között Bernardello et al. (1994, 1999), Forcone et al. (1997), Galetto et al. (1998), fenolokat; Voss et al. (1980), Hernández (1981), Gottsberger et al. (1984), Bernardello (1986), Galetto (1991), Bernardello et al. (1994, 1999, 2000), Forcone et al. (1997), Galetto et al. (1998), Kaczorowski et al. (2005) aminosavakat; Bukatsch és Wildner (1956), Baker és Baker (1975), Bernardello (1986), Galetto (1991), Carter és Thornburg (2004a) antioxidáns redukáló szerves savakat; Kessler és Baldwin (2006) szeszkviterpéneket, aromatikusan alkoholokat, aldehideket; Galetto (1991),

Bernardello et al. (1994), Forcone et al. (1997) pedig lipideket detektált egyes Solanaceae fajok florális nektárjában.

Néhány régebbi tanulmány már leírta, hogy a növények nektárjában proteinek is jelen vannak (von Planta 1886, Buxbaum 1927, Pryce-Jones 1944). Ezen fehérjék egy része enzim, mint például az invertáz (Beutler 1935); a transzglükózidáz (Zimmerman 1953); a transzfruktozidáz (Zimmerman 1954); a tirozináz (Lüttge 1961); a foszfatáz (Cotti 1962, Zalewski 1966); a különböző oxidázok (Zauralov 1969); de ezek mellett enzimátikus aktivitást nem mutató fehérjék is előfordulnak a nektárban (Bernardello 1986).

A Solanaceae család vonatkozásában ezidáig már több kutató is vizsgálat alá vette a nektár fehérjetartalmát (Bernardello 1986, Galetto 1991, Gracie 1993, Carter et al. 1999, Carter és Thornburg, 2000, 2004a,b,c; Thornburg et al. 2003, Saqlan Naqvi et al. 2005, Park és Thornburg 2009, Bezzi et al. 2010, Hillwig et al. 2010, 2011; Zha et al. 2012). Carter és Thornburg (2000, 2004a,b), valamint Saqlan Naqvi et al. (2005) meghatározta a LxS8 jelzésű hibrid díszdohány florális nektárjában található ún. Nectarin fehérjék aminosav-szekvenciáját és funkcióit. Munkáik eredményeként ismertté vált, hogy ezen proteinek antimikrobiális aktivitással rendelkező enzimek, amelyek fontos szerepet játszanak a termőtáj mikroorganizmusokkal szembeni védelmében.

A Solanaceae családra jellemzőek a piridin-, szterán- és tropánvázis alkaloidok (Haraszi 1985, Szabó 1996, Borhidi 1998, Dános 1998, Hunziker 2001, Adams et al. 2006, Bieri et al. 2006, Adibfar et al. 2011). Több korábbi tudományos munka is feltételezte már, hogy ezen alkaloidok, mint másodlagos anyagcseretermékek, a nektárba is beleszecernálódhatnak (Leete 1959, Heiser 1969, Willaman és Li 1970, Grant és Grant 1983, Cheeke és Shull 1985). A magas atropin- és szkopolamintartalmú növények virágairól származó mézből szintén izolálni lehet szkopolamint és atropint (Barragan de Dominguez 1973). Lüttge (1977) és Vogel (1978) szerint az allelokemikáliák (így az alkaloidok is) nektárban végbemenő akkumulációja szelektív szekréció eredményeképpen jön létre. Általánosan elmondható, hogy a pollen és a nektár alkaloidtartalma lényegesen alacsonyabb, mint a leveleké, virágoké és más növényi részeké (Detzel és Wink 1993). Ennek tudható be az a tény, hogy alacsony érzékenységű analitikai módszerekkel (például vékonyréteg-kromatográfiával) nem mutathatók ki ezen molekuláris összetevők, többek között a Solanaceae családba tartozó növények nektármintáiból sem (Lengyel 1943, Baker és Baker 1975, Bernardello 1986, Galetto 1991, Galetto et al. 1998). Ugyanakkor modern analitikai technikákkal (gázkromatográfia, nagy nyomású folyadékkromatográfia) már sikerült több kutatónak azonosítani illetve mennyiségileg meghatározni a jellemző alkaloidokat

különböző Solanaceae fajok florális nektárjában (Detzel és Wink 1993, Tadmor-Melamed et al. 2004, Kessler és Baldwin 2006, Bezzi et al. 2010, Boros et al. 2010, Farkas et al. 2011). A hioszciamin, szkopolamin, tropin, nikotin és anabazin deterrens hatása miatt előfordulhat, hogy a megporzók nem táplálkoznak a virágokból (Detzel és Wink 1993, Tadmor-Melamed et al. 2004, Singaravelan et al. 2006). Az alkaloidok a leggyakoribb nektártoxinok közé tartoznak a nem fehérjeépítő aminosavak és a fenoloid összetevők mellett (Rhoades és Bergdahl 1981).

Kessler és Baldwin (2006) úgy gondolják, hogy a nektár repellens hatású anyagai optimalizálják az egységnyi nektártérfogatra jutó viráglátogatók számát, ami lehetővé teszi a növények számára, hogy alacsonyan tartsák a termelt nektár mennyiségét. A növényeknek nehéz optimalizálni a nektártulajdonságaikat, hogy képesek legyenek védekezni a nektárrablók ellen, ugyanakkor a pollinátorokat se riasszák el (Irwin et al. 2004).

Lüttge (1977) úgy véli, hogy a cukrok aktív transzporttal, az egyéb nektárkomponensek pedig inkább passzív diffúzióval kerülnek bele a nektárba. Sok speciális metabolit, így pl. az alkaloidok, iridoid glikozidok, glükozinolátok, kardenolidok és fenoloidok a phloemen keresztül szállítódnak (Baker és Baker 1982, Treutter et al. 1985, Mullin 1986, Montllor 1989, Molyneux et al. 1990, Wink 1992, Gowan et al. 1995, Merritt 1996). A nektár kémiai összetételében megmutatkozó különbségek valószínűleg a phloemnedv változatos kémiai összetételére vezethetőek vissza.

Több hipotézis is született arra vonatkozóan, hogy miért vannak toxikus nektárok, ezek közül az alábbi három a legjobban alátámasztott elmélet:

- *Pollinátor hűség hipotézis*: Baker és Baker (1975) azt feltételezik, hogy a méhek jóval rezisztensebbek az alkaloidokkal szemben, mint a lepkék, így a nektárban lévő alkaloidok bátorítják a specialista méheket a megporzásra, a virágok közt nem válogató lepkéket viszont elriasztják. Ez a hipotézis azt feltételezi, hogy a specialista megporzók hatékonyabb pollinátorok, mint a generalisták, és hogy a specialistákat kevésbé riasztja el a toxikus nektár, mint a generalistákat.
- *Nektárrabló hipotézis*: Janzen (1977) és Baker (1978) szerint a toxikus nektár csökkenti a nektárrablás mértékét a trópusokon. Baker (1978) kimutatta, hogy a riasztó hatású, nem fehérje-eredetű aminosavak jóval gyakoribbak az extrafloralis nektáriumokban.
- *Antimikrobiális hipotézis*: Mivel a nektár gazdag cukrokban és tápanyagokban, ezért hajlamos a mikrobák általi degradációra. Hagler és Buchmann (1993) úgy véli, hogy a nektárban lévő fenolok antimikrobiális hatással bírnak. Sok növény, bár nem a többség, tartalmaz a nektárjában fenoloidokat (Baker 1978, Guerrant és Fiedler 1981).

2.4.2.5. A nektárképződés biokémiai és genetikai háttere

Az enzimológiai kutatások alkalmasak annak megállapítására, hogy az egyes növényfajok esetében a nektárban megjelenő mono- illetve diszacharidok milyen biokémiai folyamatok révén jönnek létre, illetve az egyes reakcióutak közül melyek játszanak főszerepet a nektárban megjelenő cukrok képződésében.

A genetikai tényezőknek fontos szerepük van a nektártulajdonságok kialakulásában, illetve milyenségében, az öröklődés mértéke gyakran nagyobb, mint 0,35. A genotípus és a környezet interakciói határozzák meg az egyes nektártulajdonságokat (Mitchell 2004).

Heinrich (1975) különböző foszfatázok lokalizációját tanulmányozta az *Aloe* szeptális nektáriumainak szekrécións epitéliális sejtjeiben. Fokozott aktivitással rendelkező ATP-ázt, nukleozid-difoszfátot és glükóz-6-foszfátot mutatott ki ezen sejtek endoplazmatikus retikulumában, viszont ugyanezen sejtek plazmalemmájában gyakran hiányzott ezen enzimek aktivitása.

A díszdohány (*Nicotiana langsdorffii* x *sanderea*) florális nektáriumai alakulási és működésbeli változásokon megy keresztül a virágfejlődés alatt. A díszdohányra a következő főbb virágfejlődési állapotok (stádiumok, a továbbiakban „S”) jellemzőek: S2 – korai virágrügy; S6 – zöld színű, éretlen nektárium, feltöltési állapot, a nektárium folyamatosan kitölti a teret; S8 – közepesen érett állapotú nektárium, a nektárium színe kezd sárgára/narancssárgára váltani; S10 – szekrécións előtti állapot; S12 – érett, szekrécións állapotú, sötét narancssárga színű nektárium, végbemegy a virágnylás; majd ezt követi a poszt-fertilizációs virágfázis (Carter és Thornburg 2004).

Az S2 nektáriumállapot elején a nektáriumparenchima megkezd a keményítő-akkumulációját. Az S2 és az S9 fázisok között a termőtáj és a nektárium mérete folyamatosan növekszik. A nektárszekrécións a késői S10 vagy a korai S11 alatt kezdődik el és az S12 végéig folytatódik. Amikor a nektáriumok színe zöldről narancssárgára változik, egy új pigment fejeződik ki, a béta-karotin. A plasztiszok is drámai változásokon mennek keresztül. A nektáriumfejlődés korai szakaszában a plasztiszok osztódáson esnek át, majd az S9 nektáriumállapot folyamán befejeződik a plasztiszok keményítővel történő feltöltődése. Az S9 nektáriumállapot tájékán megváltozik a nektáriumok anyagcseréje, anabolizmusból az aktív katabolizmus irányába tolódik el, ennek következtében keményítőlebomlás játszódik le és nektárcukrok termelődnek. A keményítőszemcséket osmiofil testek váltják fel, amelyek túalakú karotinoid-kristályokat tartalmaznak. Az S9 és S12 nektáriumállapotok között az amiloplasztok kromoplasztokká konvertálódnak. A karotinoidok és az

aszorbinsav a fiatal, éretlen nektáriumban alacsony szinten expresszálódnak, azonban az S9 nektáriumállapot után metabolikus változás következik be, a béta-karotin és az aszorbinsav szintézise nagymértékben megnövekszik, párhuzamosan azon enzimek (Nectarin fehérjék) expressziójával, amelyek részt vesznek a nektár redox ciklusban. Feltételezhetően ezen antioxidánsok bioszintézise azon szubsztrátmolekulákból megy végbe, amelyek a keményítőlebomlás során szabadulnak fel. Az S2 nektáriumállapot során a speciális nektáriumparenchima keményítőt épít fel a sejtjeiben. A keményítő felhalmozódása folytatódik az S9 állapotig, amikor a nektárium nagymértékű változásokon megy keresztül és a felhalmozott keményítő kismolekulás cukrokká degradálódik, amelyek azután a nektárprodukciónak során szabadulnak fel. Az S9 nektáriumállapot alatt, amikor befejeződik a nektáriumparenchima-sejtek keményítővel történő feltöltődése, a nektáriumtömeg kb. 20 %-át keményítő teszi ki (Horner et al. 2005, 2007).

Ren et al. (2007) radioaktív izotóppal jelzett cukrok nyomon követésével kimutatta, hogy a cukrok nektáriumba irányuló transzportja jelentősen megemelkedett a virágnyílás (antézis) után. A szerzők létrehoztak egy nektárszekrécións modellt, amely szerint az S9 állapotú nektáriumsejtek feltöltődnek keményítővel, az S9 és S12 nektáriumstádiumok között az amiloplasztokban lévő keményítő hidrolizálódik, aminek következtében glükóz szabadul fel. Ezzel párhuzamosan az ozmolaritás növekszik, a vízpotenciál viszont csökken. Ez azt eredményezi, hogy víz áramlik a sejtekbe (csökken az ozmolaritás), a megnövekedett hidrosztatikus nyomás pedig a nektár szekréciónját idézi elő a nektáriumstómákon keresztül a virágnyílás után. A szerzők feltételezik, hogy a raktározott nektáriumkeményítő hidrolízise beindít egy pumpamechanizmust, ami a phloemnedvet a nektárium irányába hajtja. Létezik egy hasonló, a nektáriumban zajló hidrolízisen alapuló hipotézis, amelyet két másik, a virágnyílás alatt végbemenő folyamattal magyaráznak. Az egyik a portokok felnyílása (Ge et al. 2000), a másik pedig a szíromlevelek kibomlása (Bielecki et al. 2000). Ezen modellek szerint a virágfejlődés alatt felhalmozódó keményítő pontosan a virágnyílást megelőzően hidrolizálódik, nagy mennyiségű glükóz jön létre, ami azt eredményezi, hogy vagy a portokok stomium sejtjeiből áramlik ki víz a nektárium irányába, vagy óriási mennyiségű víz áramlik be a szíromlevelek sejtjeibe, amelyek ezáltal megnagyobbodnak, és ez elindítja a párta kibomlását.

Ren et al. (2007) kvantitatív RT-PCR vizsgálatokkal kimutatták a nektárium keményítő-anyagcseréjét irányító gének expressziójának három különböző regulációs mintázatát, azaz van anabolikus mintázat, katabolikus mintázat és konstitutív mintázat. A keményítőbioszintézis a nektáriumokban 3 fontos lépésből tevődik össze. Az első lépést a

szacharóz szintáz katalizálja, amely a szacharózt UDP-glükózzá és fruktózzá hidrolizálja (Nolte és Koch 1993, Martin et al. 1993, Zrenner et al. 1995, Munoz et al. 2005). A második lépést az ADP-glükóz pirofoszforiláz katalizálja, amely létrehozza a keményítő-bioszintézishez szükséges glükózformát (Emes et al. 2003). A harmadik fontos lépés a keményítő polimerizációja. Ezt a keményítő szintáz katalizálja, amelyik lineáris glukánláncokat állít elő (James et al. 2003), és a keményítőszintézishez szükséges cukrokat a phloemnedvből nyeri. A szacharóz szintáz a legnagyobb mennyiségben a korai állapotú nektáriumokban expresszálódik.

Klyne és Thornburg (2005) illetve Nicolson és Thornburg (2007) általános megállapítása szerint a nektárban lévő glükóz és fruktóz a háncsnedvből transzlokálódott szacharózból származik, vagy a nektáriumban szintetizálódik invertáz közreműködésével.

Lin et al. (2014) az *Arabidopsis thaliana* és a *Brassica rapa* extrastaminális, valamint a *Nicotiana attenuata* gynocialis nektáriumában azonosított egy SWEET9 nevű nektárium-specifikus cukortranszportert és szacharóz-foszfát szintázokat, melyekről kimutatták, hogy nélkülözhetetlenek a nektárprodukciónak. Az általuk felállított modell szerint a szacharóz a nektáriumparenchimában szintetizálódik, majd a SWEET9 közvetítésével az extracelluláris térbe kerül, ahol egy apoplazmikus invertáz segítségével hidrolizálódik, ezáltal létrejön egy szacharózból, glükózból és fruktózból álló elegy.

2.5. A nektárszekréció dinamikája

Számos szerző foglalkozott a Solanaceae család nektárszekréciós mintázatával is (Shuel 1961, Darók 1984, Galetto és Bernardello 1993, Galetto és Bernardello 1996, Vesprini és Galetto 2000, Guerenstein et al. 2004).

Shuel (1961) *Streptosolen jamesonii*-n (Solanaceae) végzett vizsgálatokat, elemezte ezen faj nektárprodukciónak mintázatát, illetve a nektáreltávolítás nektárprodukciónak gyakorolt hatását. Galetto és Bernardello (1993) a nektárszekréciós mintázatot és a nektáreltávolítás hatásait hasonlították össze három argentin Solanaceae fajnál. A *Nicotiana glauca* kolibri-porozta növény, a *N. longiflora* és a *Petunia axillaris* pedig szenderlepkék által beporzott fajok. A virágok egész életidejük alatt folyamatosan választanak ki nektárt mindhárom fajnál. A *N. longiflora* esetében a nektártérfogat konstans módon növekedik a virágok öregedésével párhuzamosan, és mivel a koncentráció értékek alakulása meglehetősen stabil, ez a két tényező együttesen a nektár cukortartalmának folyamatos növekedését eredményezi. A *P. axillaris* egyes virágai minden fejlődési állapotban viszonylag állandó nektártérfogat és -koncentráció értékeket produkálnak. Míg a *N. longiflora* és a *P. axillaris* már majdnem

teljesen elszáradt pártájú idős virágaiban még található valamennyi nektár, a *N. glauca* ilyen állapotú virágaiban már általában nem található nektár. A két *Nicotiana* faj nektárszekréción mintázata jobban hasonlít egymásra a *P. axillarishoz* képest, annak ellenére, hogy különböző megporzási csoportba tartoznak. Ez a tény a taxonómiai rokonsággal magyarázható, amit befolyásolhat a pollinációs szindróma típusa. Mindkét vizsgált *Nicotiana* fajnál megfigyelhető, hogy a nektár térfogata az egyes virágállapotok működésétől függően változik, ezt az összefüggést sok más növénynél is leírták már (Cruden 1976, Feinsinger 1978, McDade és Kinsman 1980, Bertin 1982, Cruden et al. 1983, Southwick és Southwick 1983, Steiner 1985, Martinez del Rió és Búrquez 1986, Zimmerman 1988, Kakutani et al. 1989, Real és Rathcke 1991, Cocucci et al. 1992, Galetto és Bernardello 1992). A *P. axillaris* virágai egész életidejük alatt relatíve állandó nektármennyiségeket produkálnak minden egyes virágállapotban. A *N. glauca* esetében a nektár koncentrációja folyamatosan emelkedik a virágok öregedésével. Ennek kiváltója az evaporáció (párolgás) lehet, mivel a *N. glauca* pártacsöve lényegesen rövidebb a másik két fajhoz képest, ugyanakkor a nektártérfogat értékek stabilnak mondhatóak. Ezzel ellentétben, a *N. longiflora* és a *P. axillaris* nektárkoncentráció értékei a virágok egész életideje alatt konstansak (Bertin 1982, Cocucci et al. 1992). Ha a két *Nicotiana* faj virágait tüllhálóval leköttették, akkor a nektárban lévő cukrok akkumulálódtak. A kontroll növények nektártulajdonságait összevetve azon növényekével, melyek virágaiból eltávolították a nektárt, megállapítható, hogy a nektártérfogat és a nektár cukormennyisége tekintetében szignifikáns különbség fedezhető fel a *N. longiflora* esetében, a *P. axillaris*-nál pedig a cukorkoncentráció vonatkozásában. A *N. longiflora*-nál a periodikus nektáreltávolítás gátlólag hatott a nektárprodukcóra, míg a *N. glauca* és a *P. axillaris* esetében nem lehetett kimutatni változást. A *N. glauca* egy adott virága által termelt átlagos nektártérfogat kb. 20 µl, ami hasonló nagyságrendű más, kolibrik által megporzott fajkéhez (Opler 1983, Galetto és Bernardello 1992). Heinrich (1983) szerint legalább két oka van annak, hogy a növények miért limitálják az exudált nektár mennyiségét. (1) A növény számára kifizetődőbb, ha ezeket az energiaforrásokat inkább a fejlődő magvakba építi be. (2) Minél nagyobb a virágok biztos megporzásához szükséges minimum fölötti nektárjutalom mennyisége, annál több nemkívánatos tényező (pl. nektárrablók) hathat a keresztmegporzásra.

Galetto és Bernardello (1996) két *Lycium* faj (*L. ciliatum* és *L. cestroides*) és ezek természetben előforduló hibridjének (*L. ciliatum* x *cestroides*) nektárcukor-összetételét és nektárszekréción mintázatát vizsgálták meg és hasonlították össze egymással. A *L. ciliatum* és a *L. ciliatum* x *cestroides* nektárja hexózdomináns, de mindkét taxon különböző

mintázatot mutat, a *L. ciliatum* esetében a glükóz nagyobb mennyiségben fordul elő, a hibrid esetében pedig a fruktóz. A *L. cestroides*nek szacharózban gazdag nektárja van, a hexózok közül a fruktóz mennyisége a nagyobb. Mindkét szülőfaj hasonló nektárprodukción mintázatot mutat, nektárszekréció csak a virágnyílást követő első napon történik, majd az öregedő virágokban csökken a nektár térfogata a nektár-reabszorpció következtében. Ezzel ellentétben a hibrid virágaiban egész életidejük alatt (virágrügytől öreg virágállapotig) folyamatos a nektárszekréció és nincs nektár-reabszorpció, így a nektár koncentrációja folyamatosan nő a virágok öregedésével. A nektár térfogat értékek a virágnyílástól számított első nap után mindhárom taxonban csökkentek. A *L. cestroides*nél a nektár virágból való eltávolítása után növekedett annak produkciója, ezzel szemben a *L. ciliatum* és a hibrid esetében a nektár virágból való kiszívása nem volt hatással a nektárprodukción további alakulására. A hibrid a morfo-anatómiai tulajdonságok, valamint a nektár mennyisége és koncentrációja tekintetében köztes állapotot foglal el a progenitorokhoz képest (Bernardello et al. 1995). A nektár cukorösszetétele és a nektár eltávolítására adott nektárprodukción válasz vonatkozásában a hibrid az anyai szülőnövényre (*L. ciliatum*) hasonlít. A hibrid különbözik a szülőfajoktól az eltérő nektárprodukción mintázat és a nektár-reabszorpción hiánya tekintetében. A reabszorpción hiányával kombinált eltérő nektárszekréción mintázat hatással lehet a hibrid reprodukción biológiájára. A növények általában reabszorbeálják a nektárt az idősödő virágokból és az ebből felszabaduló szénhidrogéneket beépítik a fejlődő magvakba (Southwick 1984, Zimmerman 1988, Búrquez és Corbet 1991), aminek következtében nő a reprodukción sikere. Bernardello (1986) dél-amerikai *Lycium* fajok termésenkénti magszámát vizsgálva kimutatta, hogy a hibrid átlagos magszáma jelentősen alacsonyabb, mint a szülőfajoké, tehát a nektár-reabszorpción hiánya befolyásolhatja a termésenkénti magszám alakulását és ezáltal a reprodukción hatékonyságát.

Guerenstein et al. (2004) azt vizsgálta, hogy a *Datura wrightii* virágai által kibocsájtott szén-dioxid és a nektárszekréció hogyan befolyásolja a növényfaj fő megporzójának, a *Manduca sexta*-nak a táplálkozási viselkedését. A *Datura* virágai szürkületkor nyílnak és nyitva maradnak másnap délig. A *D. wrightii* virágaiban a nektártermelés már virágnyílás előtt elkezdődik. A szürkületet követő első órákban, amikor a *Manduca* szenderlepkék táplálkoznak, a virágok tekintélyes mennyiségű nektárt termelnek, és annyi szén-dioxidot emittálnak, ami detektálható a közelben lévő lepkék számára. Éjfélkor viszont mind a nektárszekréció mind pedig a szén-dioxid kibocsájtás jelentősen csökkent. Mivel a nektártermelés magas szintű anyagcseretevékenységet igényel, ezért a magas florális CO₂ emisszió indikálhatja a lepkék számára a táplálék bőségét. A nektárszekréciót ismétlődő

mintavételezéssel vizsgálva megállapítható, hogy a nektártermelés a virágok kinyílásától számított pár óra múlva jelentősen csökkent. A szekretált nektár mennyisége a virágnylástól számított kb. 200 perc múlva lényegesen alacsonyabb volt, mint a virágnylás utáni 1 óra elteltével. Az egyszeri mintavételezési módszerrel hasonló nektármennyiség-értékeket kaptak. A nektár átlagos cukorkoncentrációja virágnyláskor $23,1 \pm 1,2\%$, ami nem különbözött a 2 órával később mért értéktől ($23,1 \pm 0,5\%$). A virág által kibocsájtott illatanyagok közreműködnek a lepkék táplálékkeresési és táplálkozási viselkedésében (Dobson 1994, Raguso et al. 1996). Valószínűsíthető, hogy a szén-dioxid segít kiváltani azt a magatartást, amely méhekben és lepkékben a nektár elfogyasztásához vezet (Lacher 1964, Raguso és Willis 2002). A „nektárfejő” (a nektár ismételt kiszívása ugyanazokból a virágokból) és a „nektárfelhalmozó” (a nektár egyszeri kiszívása nagyobb számú lekötött virágból) módszerekkel nyert nektártérfogati értékek éjfélnkor hasonlóak voltak, tehát a periodikus nektáreltávolítás nem váltott ki fokozott nektártermelődést (Castellanos et al. 2002), ugyanakkor a nektárszekréción sem gátolta (Galletto és Bernardello 1993). A nektár reabszorpciója a szenderlek táplálkozási ideje után nem volt megfigyelhető. A szenderlepkénövény interakciókra általánosan jellemző, hogy a szenderlepkék táplálkozási tevékenysége a nektárszekréción alatt csúcsosodik ki, ami kb. szürkülettől éjfélig tart (Cruden et al. 1983, Martínez del Río és Búrquez 1986, Willmott és Búrquez 1996).

2.6. Összefüggés a virágméret, a nektáriumméret és a nektár főbb tulajdonságai között

Számos szerző foglalkozott már a virágmorfológia, a nektárium- és nektárparaméterek illetve a megporzás módja közötti összefüggések vizsgálatával. Gulyás (1967) *Lamium* fajokon végzett kísérletei során már rámutatott arra, hogy a nektáriumnagyság és a szekretált nektár mennyisége között pozitív korreláció áll fenn. Darók (1984) is szoros korrelációt határozott meg a nektárium nagysága és a nektárprodukción között az általa vizsgált Solanaceae fajok esetében. Gulyás et al. (1990) *Nicotiana tabacum* változatokon, Galletto (1995) pedig a Bignoniaceae családon belül mutatta ki, hogy a nektárium mérete és a virágméret egyenes arányosságban áll egymással. Galletto és Bernardello (2004) *Ipomoea* (Convolvulaceae) fajok virágain végzett kutatásai során figyelte meg a virághosszúság, a nektáriumméret és az össz-nektártérfogat közötti pozitív korrelációt. A *Nicotiana* nemzetség *Alatae* szekciójában szintén pozitív korrelációt mutat a nektár mennyisége a pártacsó hosszával (Kaczorowski et al. 2005).

Goodspeed (1954), majd Cocucci és Galetto (1992) is megfigyelte, hogy a nektárium mérete (térfogata) és a megporzás módja között szoros kapcsolat áll fenn a *Nicotiana* genuson belül. A sphingofil (szenderek által megporzott) fajoknak (pl. *Nicotiana sylvestris*) van a relatíve legkisebb nektáriumuk, az ornitofil (madár által megporzott) taxonok (pl. *N. glauca*) már nagyobb nektármiriggyel rendelkeznek, végül a chiropterofil (denevérporozta) fajok (pl. *N. tabacum*, *N. tomentosa*) bírnak a relatíve legnagyobb méretű nektáriumokkal. Cocucci és Galetto (1992) 11 *Nicotiana* faj nektáriumát elemezve megállapította, hogy a sphingofil fajok között nem figyelhető meg jelentős különbség a nektárium méretét tekintve. A nektárium térfogata pozitív korrelációt mutat a nektárium ováriumhoz viszonyított méretével, a szekréción sejtmagok méretével és a sztómák átmérőjével. A vizsgált növényfajokban megfigyelhető a tendencia, miszerint a nektárium anatómiai jellemzői igazodnak a megporzó ágensek által támasztott élettani-morfológiai követelményekhez.

Percival (1961) kimutatta, hogy a szacharóz-gazdag nektár a hosszúcsövű virágokra jellemző. Ezzel összhangban, Galetto et al. (1998) *Lycium* fajokon végzett kísérletei során arra a következtetésre jutott, hogy minél hosszabb a pártacsó, annál több szacharóz található a nektárban; és minél rövidebb a pártacsó, annál töményebb a nektár. Ez annak a következménye, hogy a kis mélységgel rendelkező virágokból gyorsabb az evaporáció (Plowright 1987), valamint a kitarulkozó, harangalakú virágtípus is hozzájárul ehhez. A *Nicotiana* genus *Alatae* szekciójában is jellemző a nektárkoncentráció és a pártacsó hossza közötti fordított arányosság (Kaczorowski és Holtsford 2001, Kaczorowski et al. 2005).

A nektár cukorkoncentrációja egyenes arányosságot mutat a nektár szacharóztartalmával. Nicolson (2002) szerint, mivel a nektár szacharóz-gazdag hancsnedvből származik, ezért a monoszacharidok aránya a nektáriumban jelenlévő invertáz aktivitásától függ. A szacharóz hidrolízise megnöveli a nektár ozmolalitását, emiatt vízáramlást indukál a nektár irányába, ennek következtében egy 30 %-os szacharóznektár 20 %-os hexóznektárrá konvertálódhat. A szacharóz hidrolízise megnövelheti a phloemnedvből a nektárium felé irányuló szacharóztranszport grádiensét és így a cukorszekréció sebességét is.

2.7. A megporzó-növény kapcsolatok általános jellemzése

A viráglátogató állat és a növény között mutualisztikus kapcsolat áll fenn (Harborne 2001). Ha a pollinátor elég erősen kötődik bizonyos nektártulajdonságokhoz, akkor lehetővé válhat a megporzó által mediált szelekció, ami viselkedésbeli izolációt okoz, amely faji divergenciát vagy fajfenntartást idézhet elő a másodlagos kapcsolaton keresztül (Grant 1994).

A megporzók a pollinátor-növény asszociációk általánossága miatt szerepet játszanak a speciációban (Ollerton 1996, Waser et al. 1996, Waser 1998). A pollinátorokról ismert, hogy folyamatosan alkalmazkodnak a virágmorfológiához (Cresswell és Galen 1991, Neal et al. 1998, Schemske és Bradshaw 1999, Ippolito 2000, Galen és Cuba 2001), reflektálnak a virágszínre (Waser és Price 1981, Jones és Reithel 2001) és a nektárt kiválasztó virágrészekre (Schemske és Bradshaw 1999). Grant és Grant (1968) leírt olyan virágokat, amelyek elsődlegesen a rajtuk táplálkozó és őket megporzó kolibrikhez alkalmazkodtak, ezek a virágok csüngőek, magányosak vagy laza csoportba rendeződnek, vastag, piros (vagy piros és sárga) pártával rendelkeznek, és nagy mennyiségű nektárt termelnek, ami a hosszú, erőteljes virágcső alján gyűlik össze. A „kolibri virágok” nem bocsátanak ki detektálható mennyiségű illatanyagot (Baker 1961, Grant 1966, Grant és Grant 1968, Raven 1972). Az éjszakai lepkék által megporzott virágok általában fehér vagy halványzínű pártával jellemezhetőek, és amikor az esti órákban kinyílnak, édeskés illatot bocsátanak ki (Baker 1961, Percival 1965, Faegri és van der Pijl 1966). Az ilyen típusú virágok elsődlegesen a szenderek általi megporzáshoz alkalmazkodtak, így hosszabb és karcsúbb pártacsóval rendelkeznek, mint a tipikus „kolibri” virágok (Grant és Temeles 1992, Ippolito 2000). A kisebb „pihenő” lepkék a tipikus „lepke virágokhoz” vonzódnak, de az ilyen virágok rövidebb pártacsóvűek, amelyek illeszkednek a proboscis (nyúlványyszerű szájszerv) hosszúságához (Faegri és van der Pijl 1966). A nektárjellemzők hathatnak a megporzók viselkedésére (Hainsworth és Wolf 1976, Stiles 1976, Pyke és Waser 1981, Zimmerman 1983, Galen és Plowright 1985, Tamm és Gass 1986, Cresswell és Galen 1991, Martínez del Rio et al. 1992, Hodges 1995, Meléndez-Ackerman et al. 1997, Schemske és Bradshaw 1999) és feltételezhetően a pollinátorok magatartása hathat a nektársajátosságok evolúciójára. A növényenkénti nagy nektárjuttatás növelheti az egy növényre jutó pollinátorlátogatást, ezáltal megnövedik a geitonogámia (szomszédos virágok közötti megporzás) esélye (Galen és Plowright 1985, Real és Rathcke 1991, Hodges 1995, Ferdy és Smithson 2002). Ugyanakkor a megporzók előnyben részesítenek egy adott nektártérfogatót

és -koncentrációt, amik az optimum felé viszik el a táplálkozási hatékonyságukat (Baker 1975, Hainsworth és Wolf 1976). Az autogám fajok – amelyek kevésbé függenek a pollinátorlátogatásoktól – kevesebb nektárt termelnek, mint a keresztbeporzású fajok (Spira 1980). Számos tényező hathat a nektársajátosságok evolúciójára, így például a környezeti feltételek, a növények energiaháztartása, a vízviszonyok, valamint a nektárrablókkal, a virágevőkkel és a megporzókvaló koevolúció (Galen 1999, 2000). A pollinátorok különlegesen a maguk nemében a növényi tulajdonságokra gyakorolt evolúciós hatásaikat tekintve, mivel nemcsak közreműködnek a növények rátermettségének kialakulásában, hanem a génáramlás ágensei is, és ezáltal filogenetikai hasadást (fajképződést) indukálhatnak, ha különböző pollinátorok különböző nektárjellemzőket részesítenek előnyben (Grant 1994).

2.8. A Solanaceae fajok megporzásbiológiai típusai

A zoofil megporzású Solanaceae család megporzói az állatvilág egész spektrumát átfogják. A csésze-, kehely- illetve tömlőalakú, valamint a tányérszerűen kitérülő virágokkal rendelkező növények elsődleges megporzói a hártáyszárnyúak és a kétszárnyúak közül kerülnek ki. Melittofil (méhek által megporzott) nemzetség pl. az *Anthocercis* (Stace 2004), az *Atropa* (Halmágyi és Keresztesi 1975), a *Cyphomandra* (Gracie 1993), a *Hyoscyamus* (Darók 1984), a *Lycium* (Péter 1973, Darók 1984, Galetto et al. 1998), a *Nicandra* (Knuth 1909), a *Nierembergia* (Cocucci 1991), a *Physalis* (Sullivan 1986), a *Solanum* (Bezerra és Machado 2003, Silva et al. 2004), a *Withania* (Anderson et al. 2006) és a *Witheringia* genus (Sousa-Pena 2001).

Szenderlepkék porozzák meg a *Brugmansia* (Kugler 1971), a *Datura* (Robertson 1891, Cockerell 1897, Knuth 1898-1899, Cockerell 1902, Knuth és Loew 1904-1905, Snow és Dunford 1961, Baker 1961, Wills és Irwin 1961, Kugler 1971, Cruden et al. 1983, Grant és Grant 1983, Adler és Bronstein 2004, Guerenstein et al. 2004, Thom et al. 2004), a *Fabiana* (Forcone et al. 1997, Bernardello et al. 1999), a *Nicotiana* (Goodspeed 1954, Cocucci 1988, Cocucci és Galetto 1992, Forcone et al. 1997, Sime és Baldwin 2003) és a *Petunia* genus képviselőit (Galetto és Bernardello 1993, Hoballah et al. 2005), a Salpiglossidae tribusz fajait (Cocucci 1995), valamint a *Jaborosa integrifolia*-t (Vesprini és Galetto 2000). Kisméretű molylepkék porozzák meg a *Nicotiana bonariensis* virágait (psychofil megporzás, Kaczorowski et al. 2005).

Madárporozta növények a *Cestrum* fajok (Stiles 1976), a *Jaltomata* genus tagjai (Mione és Anderson 1996) és annak ellenére, hogy a *Nicotiana* genusra a sphingofília a jellemző, akad néhány ornitofil faj is ebben a nemzetségben, mint pl. a *N. glauca* (Hernández 1981, Tadmor-Melamed et al. 2004), a *N. knightiana*, *N. langsdorfii* (Cocucci és Galetto 1992), a *N. africana* (Hunziker 2001), a *N. forgetiana* (Kaczorowski et al. 2005), vagy a *N. cordifolia*, amelynek megporzása kolibriken alapul (Bernardello et al. 2000). A *Lycium* genuson belül különlegesnek számít a *L. cestroides*, mert hosszúcsövű virágait dominánsan kolibrik látogatják (Bernardello 1986).

Denevérek által történő megporzás is előfordul a Solanaceae családban. Chiropterofil növény a *Markea neurantha* (Voss et al. 1980), a *Nicotiana* genus *Tomentosae* szekciója (*N. otophora* és *N. tomentosa*, Vogel 1969, Hunziker 2001), és részben chiropterofil a *N. tabacum* (Cocucci és Galetto 1992).

3. Célkitűzések

Kutatásaim során a Solanaceae család számos mézelő taxonját használtam modellnövényként az alábbi kérdések megválaszolása céljából.

- Mennyiben térnek el egymástól a családon belül a különböző nemzetségekbe illetve megporzási típusokba tartozó fajok nektármirigyei?
- Milyen összefüggés áll fenn a nektár térfogata és cukorkoncentrációja között?
- Milyen kapcsolat áll fenn a nektár térfogata és a nektárium mérete (területe, felülete és térfogata) között?
- Milyen viszonyban áll egymással a nektár térfogata és a párta térszerkezete (mélysége)?
- Mutat-e korrelációt egymással a nektárium mérete és a párta mélysége?
- Az egyes nektártulajdonságok (térfogat, cukorkoncentráció és -összetétel), a nektárium mérete illetve a virág mélysége milyen kapcsolatban állnak az egyes pollinátorcsoportokkal?
- Néhány kitüntetett nemzetség (*Brugmansia*, *Datura*, *Lycium* és *Nicotiana*) esetében – amely fajok vegetatív részei nagyobb mennyiségben tartalmaznak alkaloidokat – a nektár milyen koncentrációban tartalmaz alkaloidokat (tropánvázis alkaloidokat és nikotint) valamint fehérjéket? A fenti vegyületek milyen hatással lehetnek a megporzók viselkedésére és ezáltal hogyan befolyásolják a növény reprodukciós sikerét?
- A rendszerint bőséges nektárt (virágonként kb. 2-20 μ L) kiválasztó *Cestrum*, *Hyoscyamus*, *Lycium* és *Nicotiana* taxonok esetében mi jellemző a nektárszekréció dinamikájára? Hogyan hat az óránkénti nektáreltávolítás a nektár mennyiségére, valamint a termelt nektár cukorkoncentrációjára?

4. Anyagok és módszerek

4.1. A vizsgált növényfajok botanikai jellemzése

Atropa belladonna L. – Maszlagos nadragulya

A szár dúsan ágas, az egész növény mirigyos szőrű. A levél tojásdad vagy elliptikus, épszélű, az alsók nagyok (30 cm), a felsők kisebbek, párosával állók. A virág bókoló, harang alakú. A párta 2-3,5 cm hosszú, cimpái 4-7 mm-esek; belül sárgás, kívül bíboros (1. ábra). A csészecimpák éréskor csillagszerűen szétállnak. A bogyó fénylő fekete, 1,5-2 cm átmérőjű. Termete 50-150 cm. Virágzási ideje június-szeptember. Üde lombdőkben, főleg vágásterületeken fordul elő. Erősen mérgező (Király 2009).



1. ábra *Atropa belladonna* virágzáskor

Brugmansia suaveolens Persoon – Rózsaszín angyaltrombita



2. ábra *Brugmansia suaveolens* virágai

2 m magasra is megnövő fásodó szárú cserje. Levelei nagyok, tojásdad-elliptikusak, épek, egyszerűek, kanyargós szélűek, 10-23 x 4-11 cm méretűek, a levél élei molyhosak, a levél csúcsa kihegyesedő. A virágok illatosak, fehérek, halvány sárgák vagy halvány rózsaszínűek, csüngők, a kocsány 2,5-4 cm hosszú (2. ábra). A párta 15-40 cm hosszú, széles tölcsér alakú, a pártacimpa 5-fogú. A csésze zigomorf, 4,5-16 cm hosszú, a termés

megéréséig fennmarad. A termés tojásdad bogyó. Dél-Amerika meleg égövi területein őshonos (Hunziker 2001).

Cestrum parqui L'Hér. – Illatos kalapáccserje



3. ábra: Virágzó *Cestrum parqui*
Forrás: www.rhs.org.uk

100-300 cm magasra megnövő erős szagú, elágazó szárú cserje. A levelek váltakozó állásúak, egyszerűek, épek, 3-14 x 1-4 cm méretűek, elliptikus-lándzsásak, az alapnál ék alakúak, kihegyesedő végűek, kopaszak, rövid nyelűek. A virágzata 6-13 cm hosszú, terminális elhelyezkedésű fürt, a virágok ülők vagy nagyon rövid kocsánnyal rendelkeznek. A párta csöves-tömlő alakú, 18-25 mm, színe a zöldessárgától a sárgáig változhat (3. ábra). A pártacimpák 3-6 mm hosszúak, tojásdad-lándzsásak, általában kicsúcsosodó végűek, a szélei molyhosak. A csésze 4-7 mm hosszúságú, a fonákán molyhos. A termés 7-10 mm átmérőjű, tojásdad, feketés színű bogyó. Dél-Amerika meleg égövi területein őshonos, a Mediterráneumban lokálisan meghonosodott (Hunziker 2001).

Cestrum × *newellii* (Veitch) Nicholson (*C. elegans* × *C. fasciculatum*) –

Bíboros kalapáccserje

100-300 cm magasra megnövő, elágazó szárú cserje. A levelek váltakozó állásúak, egyszerűek, épek, 3-14 x 1-4 cm méretűek, elliptikus-lándzsásak, az alapnál ék alakúak, kihegyesedő végűek, kopaszak, rövid nyelűek. A virágzata 6-13 cm hosszú, terminális elhelyezkedésű fürt, a virágok ülők vagy nagyon rövid kocsánnyal rendelkeznek. A párta csöves-tömlő alakú, 18-25 mm, színe bíboros (4. ábra). A pártacimpák tojásdad-lándzsásak, általában kicsúcsosodó végűek, a szélei molyhosak. A csésze 4-7 mm hosszúságú, csöves, 5-fogú, maradó. A termés 7-10 mm átmérőjű, tojásdad, 2-üregű bogyó, a magok vöröses-barnák, számuk 2-11. Dél-Amerika meleg égövi területein honos (Hunziker 2001).



4. ábra: Virágzó *Cestrum* × *newellii*

***Datura stramonium* L. – Csattanó maszlag**



5. ábra: Virágzó *Datura stramonium*

Kellemetlen szagú; kopasz vagy legfeljebb elszórtan szőrös, monopodiális elágazású növény. A levél 10-25 cm hosszú, tojásdad, hegyes fogakkal vagy karéjokkal. A párta 5-9 cm hosszú, tölcsér alakú, fehér színű; a virágzat néhány virágú dicházium (5. ábra). A csészecimpák háromszögűek, 0,5-1 cm hosszúak. A tok tojásdad, 4-7 cm hosszú, 4 kopáccsal nyíló, tövises felszínű. Termete 30-120 cm. Virágzási ideje június-szeptember. Közép-Amerikából származó adventív növény. Szántókon, ruderalis gyomtársulásokban fordul elő. Erősen mérgező (Király 2009).

***Hyoscyamus niger* L. – Bolondító beléndek**



6. ábra: *Hyoscyamus niger* virágai
Forrás: www.thepoisonarden.co.uk

Az egész növény mirigyos-bozontos szőrű. A levél tojásdad vagy széleslándzsás, durván fogazott vagy öblösenkaréjos, az alsók rövid nyelűek, a felsők ülők, szárölelők. A virágzat füzérszerű forgó, a murvák fogazott szélűek, nagyok. A párta 2-3 cm hosszú, tölcséres, enyhén zigomorf, halványsárga, lilás erezetű, sötét torkú (6. ábra). A csésze éretten megkeményedik, 2,5-3,5 cm hosszú, fogai szúrósak. Termése szabályos fedővel nyíló ún. csalmatok. Termete 20-80 cm. Virágzási ideje május-szeptember. Szántókon, parlagokon, másodlagos száraz gyepeken, a rendszeres vegyszeres gyomirtás miatt ritkulóban. Erősen mérgező (Király 2009).

Lycium barbarum L. (syn.: *L. halimifolium* Mill., *L. vulgare* Dun.) –

Közönséges ördögcérna

Cserje, lehajló, gyakran tövises ágakkal. A levél lándzsás, a közepén a legszélesebb,



7. ábra: *Lycium barbarum* virágai

fokozatosan nyélbe keskenyedő, szürkészöld. A párta tömlő alakú, rózsaszínű vagy lila (7. ábra). A párta csöve 7-10 mm hosszú. A termés narancssárga vagy piros bogyó. Erősen tövises. Termete 1-3 m. Virágzási ideje május-szeptember. Kínából származó adventív növény, meghonosodott. Sövénynek ültetik, mezsgyéken, útszéleken fordul elő. Magyarország egész területén szórványos (Király 2009).

Nicandra physalodes (L.) Gaertn. – Kopasz szilkesark



8. ábra: *Nicandra physalodes* virága

Forrás: www.flickriver.com

Kopasz növény. A levél tojásdad, fogazott vagy karéjos, 10-12 cm hosszú. A virágok magányosak, a párta széles harang alakú, 2-4 cm átmérőjű, világoskék, torka fehér, fekete foltokkal (8. ábra). A magház 3-5 termőlevélből fejlődik. A csésze zöld vagy lilás, éréskor a megnagyobbodott csésze a termést lampionszerűen körülzárja, éréskor a hátán szárnyas. A termés lehajló kocsányú, száraz bogyó. Termete 30-100 cm. Virágzási

ideje júniustól októberig tart. Peruból származó adventív növény. Ruderális gyomtársulásokban fordul elő (Király 2009).

Nicotiana alata Link et Otto – Szárnyalt díszdohány



9. ábra: *Nicotiana alata* virágai
Forrás: www.pixgood.com

Mirigyes-ragadós növény. A virágzat egyszerű fürt. A pártá 5-10 cm hosszú, mély tölcsér, fehér színű, illatos, csöve megnyúlt, a porzók a pártacsó közepe felett erednek (9. ábra). A levél hosszúkás-lándzsás, nyélre futó vagy ülő, szíves vállal szárölelő. A tok 1,2-1,7 cm hosszú, tojásdad, sima felszínű, 2 kopáccsal nyíló. Termete 60-150 cm. Virágzása júliustól szeptemberig tart. Dél-Amerikából származó adventív dísznövény (Király 2009).

Nicotiana rustica L. – Kapadohány



10. ábra: Virágzó *Nicotiana rustica*
Forrás: www.b-and-t-world-seeds.com

Dél- és Közép-Amerikából származó hibridogén eredetű kultúrnövény, 50-120 cm magasra nő meg. A levél nem nyélre futó, tojásdad, tompa csúcsú, mirigyes-ragadós. A virágzat sokvirágú buga, a pártá zöldessárga, 1,0-2,2 cm hosszú, csöve rövid (10. ábra). Virágzási ideje júliustól szeptemberig tart. A tok gömbölyű, 7-15 mm hosszú, sima felszínű, 2 kopáccsal nyílik (Király 2009).

***Nicotiana tabacum* L. (syn.: *N. latissima* Mill.) – Virginiai dohány**



11. ábra: Virágzó *Nicotiana tabacum*
Forrás: www.plants.usda.gov

Mirigyes-ragadós növény. Termete 80-200 cm. Az alsó levelek tojásdadok, nagyok (-70 cm), a felsők lándzsásak. A virágzat buga. A párta 3,5-6 cm hosszú, rózsaszínű vagy piros, tölcséres, csöve megnyúlt, a porzók a pártacső alsó harmadában erednek (11. ábra). Virágzási ideje július-szeptember. A tok 1,5-2 cm hosszú, tojásdad, sima felszínű, 2 kopáccsal nyíló. Dél-Amerikából származó adventív növény, számos fajtáját termesztik (Király 2009).

***Physalis alkekengi* L. (syn.: *P. franchetii* Mast.) – Közönséges zsidócserezsnye**



12. ábra: Virágzó *Physalis alkekengi*
Forrás: www.commonswikimedia.org

Termete 20-70 cm. A levél tojásdad, ép szélű vagy fogazott, elszórtan szőrös. A párta sárgásfehér, harang alakú (12. ábra). A csésze éréskor narancs-vörös, a termést lampion-szerűen körülzárja, a termés lédús bogyó, narancsvörös színű, 11-17 mm átmérőjű. Virágzása májustól augusztusig tart. Az egyetlen eurázsiai elterjedésű

Physalis faj, Magyarország egész területén elég gyakorinak számít keményfás ligeterdőkben, száraz tölgyesekben, akácokban (Király 2009).

Withania somnifera (L.) Dun. – Álombogyó



13. ábra: Virágzó *Withania somnifera*
Forrás: www.zimbabwe.flora.co.zw

60-120 cm magas, felálló szárú cserje, elágazó szárú, alul fásodó, szürkés csillagszőrökkel borított növény. A levelei épek, egyszerűek, váltakozó állásúak, 3-10 x 2-7 cm méretűek, hosszúkás-tojásdad alakúak, a levél alapja ék alakú, a levélszűcs a kihegyesedőtől a tompáig változhat, a levélnyel 1-2 cm hosszú. A virágok axilláris elhelyezkedésűek, 4-6 virágból álló csoportokban állnak, a párta harang

alakú, 5 cimpájú. A párta kb. 5 mm hosszúságú, sárgás-zöld színű (13. ábra). A csésze szintén 5 mm nagyságú, sűrűn bolyhos, háromszögű fogakban végződik. A portokok összehajlóak, kb. 1 mm méretűek, tojásdad alakúak. Az 5-8 mm átmérőjű, gömb alakú bogyó fénylő piros színű, körülveszi a felfűjt csésze, a magok vese alakúak. Eurázsiai elterjedésű faj, elterjedési centruma India északi része, a mediterrán régióban utak mentén és személtlerakók környékén fordul elő (Hunziker 2001).

4.2. Vizsgálatok helye és ideje

Méréseinket a Pécsi Tudományegyetem Botanikus Kertjében végeztük el 2004-2006 években, május-szeptember hónapokban. A virágok kiválasztása véletlenszerűen történt.

4.3. Virágmorfológiai és viráganatómiai vizsgálatok

Fajonként 15 virágot gyűjtöttünk be a virág hosszának illetve a nektárium területének mérése céljából. A virághosszúság a virágkocsány nélkül lett lemérve. A taxonok kiválasztásánál szempont volt, hogy mérsékelt övi, trópusi és szubtrópusokról származó fajok is legyenek köztük, valamint ezen kívül fontos szempont volt a virágmorfológia és a virág mérete. A taxonok kiválasztásánál tehát arra törekedtem, hogy legyenek csöves virágú, hosszabb pártával rendelkező fajok illetve egészen kisméretű, tömlő alakú vagy akár tányérszerűen kiszélesedő virágokkal bíró növényfajok is, ami megkönnyítheti a mért adatok összehasonlítását és a bennük rejlő összefüggések kiértékelését.

A nektárium attribútumok méréséhez a virágmintákat abszolút etanol : glicerin :

desztillált víz 1:1:1 arányú elegyében történő fixálás után felszálló acetonsorozatban víztelenítettem, majd paraplasztba ágyaztam be. Rotációs mikrotómmal (Anglia Scientific) 8-10 μm vastagságú mediális hosszmetseteket készítettem, amelyeket ezután toluidinkékkel festettem meg. Lefedésük kanadabalzsammal történt. A metsetek hisztológiai vizsgálatát Nikon H600L Eclipse 80i kutatómikroszkóppal végeztem. A metsetekről készített fotók digitális rögzítése SPOT 4.0.4 számítógépes programmal, az adatfelvétel UTHSCSA Image Tool 3.0 programmal történt.

Nektáriumtérfogat mérése és számolása: a nektárium magasságában lemértem a magház átmérőjét (d) nektárium nélkül, majd ezt megszoroztam a π -értékkel (3,14), majd az így kapott területet megszoroztam a nektárium területével (A). Képlet szerint: $V=d*\pi*A$.

Nektáriumfelület mérése és számolása: Lemértem a nektáriumepidermisz keresztmetzeti hosszúságát (l) valamint megmértem a nektárium magasságában a magház közepétől a nektáriumepidermiszig terjedő távolságot (lényegében sugarát; r), ezt szoroztam 2-vel, ez utóbbiakat összeszoroztam, végül a kapott értéket szoroztam a π -értékkel. Képlet szerint: $S=l*2*r*\pi$.

4.4. A nektár térfogatának és cukorkoncentrációjának meghatározása

A florális nektár virágból történő eltávolítását, valamint a nektármennyiség meghatározását mikroliter beosztású üvegapillárisal (CM Scientific Ltd., Silsden, United Kingdom) végeztem el. A mintavétel fajonként 20-60 növényegyed 70-80 virágaról történt (fajtól függően). A nektárgyűjtést 2005 májusa és 2007 júniusa között hajtottam végre. A nektár cukorkoncentrációjának (szacharóz-egyenértékben megadva) meghatározásához ATAGO N-50E refraktométert használtam.

4.5. A nektár cukorösszetételének meghatározása nagy felbontású vékonyréteg-kromatográfiával (HPTLC)

A florális nektárt mikroliter beosztású üvegapilláris csövek (CM Scientific Ltd., Silsden, United Kingdom) segítségével távolítottam el fajonként 4-5 növényegyed 5-15 virágából. A nyers nektármintákat (növényfajtól függően 0.1-10 μl) a további felhasználásig Eppendorf-csövekben szárítottam be.

A kromatográfiás vizsgálat előtt a nektármintákat 70 %-os etanolban oldottuk fel, a végtérfogatot 200 μl -re állítottuk be. A nektárcukrok elválasztását nagy felbontású vékonyréteg kromatográfiával (HPTLC, high-performance thin layer chromatography) végeztük Merck HPTLC™ lemezeken. A kifejlesztő elegy összetétele 5:2:1:1 arányban etil-

acetát : etanol : 60 %-os ecetsav : bórsavval hidegen telített víz. Standardként a glükóz, fruktóz és szacharóz 1 mg/mL koncentrációjú oldatait használtuk fel. A nektármintákból azok töménységétől függően 0,5-5 µl-t vittünk fel a HPTLC lemezre. A cukorfoltok előhívását kénsavas timol-reagenssel végeztük el szárítószekrényben (Memmert UN sorozatú) 200 °C-on 20 másodpercig történő szárítás után. A foltokban lévő cukormennyiségek meghatározása denzitométerrel (Camag Scanner II V3.15, CATS 3.14 kiértékelő programmal) történt.

4.6. A nektárban található fehérjék elválasztása SDS-poliakrilamid gélelektroforézissel

A florális nektár gyűjtését mikroliter beosztású üvegkapilláris csövekkel (CM Scientific Ltd., Silsden, United Kingdom) végeztem el 2005 májusa és 2006 októbere között. Az összegyűjtött nektárt Eppendorf-csövekben tároltam. A begyűjtött nektár fajonkénti összterfoga 1 és 3 mL között alakult, mivel a vizsgált fajok virágonkénti nektártermelése jelentős különbségeket mutatott (kb. 5-120 µl/virág fajtól függően). Ezután a nektármintákat -20°C-on tároltuk további felhasználásig.

A nektárproteinek elválasztását nátrium-dodecil-szulfát-poliakrilamid gélelektroforézissel (SDS-PAGE) végeztük Laemmli (1970) módszere alapján. Fajonként egy zsebbe 15 µl nyers nektár lett feltöltve 15 %-os (w/v) szeparáló gélen mini-gél futtatórendszerben (Bio-Rad™). Standardként protein molekulásúly markereket (Fermentas™) használtunk. A fehérjéket PageBlue™ Protein Staining Solution-nal (Fermentas™) tettük láthatóvá.

A fehérje mennyiségének meghatározását Bradford (1976) módszerét követve végeztük, kalibrációs standardként szarvasmarha szérum albumint (BSA) használva.

4.7. A nektárban található alkaloidok nagynyomású folyadékkromatográfiás (HPLC) vizsgálata

A HPLC-analízist 2007 februárja és áprilisa között végeztük el. A nektármintákat 2x hígítottuk 10 mM-os nátrium-foszfát pufferrel, utána pedig átszűrtük egy fecskendőszűrő (Millex-HN, 0,45 µm átmérőjű pórusokkal, Nylon, 33 mm hosszúságú, nem steril, Merck Millipore, Darmstadt, Németország) segítségével. Az összes mérést Shimadzu márkájú folyadékkromatográfjal végeztük el, melynek műszaki paraméterei a következők: 2 pumpa (LC-10ADVP), gázalanító (DGU-14A), kézi befecskendező 20 µl térfogatú hurokkal ellátva, diódasoros detektor (SPD-10AVP), Phenomenex Synergy 10µ Hydro-RP80

(250*4,6 mm, 10 µm átlagos szemcseméret) típusú oszlop, valamint egy számítógépes vezérlési és adatfeldolgozó modul.

A szakirodalomban számos módszer található (pl. Papadoyannis et al. 1994, Koetz et al. 2017) az atropin és a szkopolamin detektálására biológiai mintákban. Mi Gören et al. (2004) eljárása szerint hajtottuk végre a fenti alkaloidok folyadékkromatográfiás analízisét, kisebb módosításokkal. Az alkaloidtartalmú minták hígításához használt 10 mM-os nátrium-foszfát puffert pH 3,0-ra állítottuk be. Eluensként a futtatáshoz 35%-os Scharlau HPLC tisztaságú metanolt használtunk. 1 mL/perc áramlási sebesség mellett, szobahőmérsékleten az egyes komponenseket 228 nm-en detektáltuk. A LOQ (a mennyiségi mérés alsó határa) értéke a szkopolamin esetében $3,28 \cdot 10^{-3}$ mg/mL, az atropin esetében pedig $3,87 \cdot 10^{-3}$ mg/mL volt.

A nikotin folyadékkromatográfiás meghatározását Tambwekar et al. (2003) módszere szerint végeztük el kisebb módosításokkal, mivel a szakirodalomban fellelhető számos protokoll (pl. Pereira et al. 2001, Jablonski et al. 2006) közül számunkra a mintaelőkészítés szempontjából Tambwekar et al. (2003) eljárása volt a legjobban használható. A nikotin analízisének a nektárminták hígításához 6,8 pH-jú, 10 mM-os nátrium-foszfát puffert használtunk. Az eluens 65%-os Scharlau HPLC tisztaságú metanol volt. A nikotinkomponenst 261 nm hullámhosszúságon detektáltuk. Minden mérést szobahőmérsékleten végeztünk el.

4.8. A nektárszekréció dinamikájának vizsgálata

Minden egyes vizsgálati napon, minden vizsgált növényfaj esetén 15-20 virágon végeztem el a méréseket. Közvetlenül a vizsgálatok megkezdése előtt, valamint a mérések között a virágokat lekötöttem tüllhálóval a megporzó rovarok távoltartása végett. A vizsgálatok megkezdése előtt a virágokból nem távolítottam el a nektárt. A vizsgálatokat nappal végeztem el, 8 és 18 óra között. Ebben az időszakban óránként megmértem a szecernálódott nektár térfogatát, cukorkoncentrációját (refrakcióját), valamint megszámláltam a felnyílt portokokat, és figyelemmel kísértem a bibe aktivitását is. A nektár térfogatát mikroliter beosztású üvegkapillárisal (CM Scientific Ltd., Silsden, UK), a cukorkoncentrációt pedig refraktométerrel (Atago N-50E) mértem meg. A nektárszekréció dinamikai vizsgálatok során óránként mértem a levegő hőmérsékletét és páratartalmát Testo 610 típusú hőmérséklet- és páratartalommérő műszerrel.

A mérési adatok kiértékeléséhez a Microsoft Office™ termékcsomag Excel szoftverét használtam, melynek segítségével kiszámoltam az átlagokat és a standard hibákat (standard error, SE). Az átlagba azt is beleszámítottam, ha egy virágban a nektár térfogata vagy a

portokfelnylás értéke 0 volt. Amennyiben a nektár térfogata 0 volt, akkor az ahhoz tartozó refrakció értékkel nem számoltam a statisztikai kiértékelés során, hiszen ilyen esetben nem értelmezhető a refrakció értéke. Az 5-18. táblázatok tájékoztatásul tartalmazzák a hőmérséklet és páratartalom adatokat is.

4.9. Adatelemzés

Minden egyes vizsgálatnál az adatok kiértékeléséhez (kivétel a 2. bekezdésben tárgyalt elemzéseket) a Microsoft Office™ Excel programot használtam. Az átlag, szórás (standard deviation, SD) valamint a standard hiba (standard error, SE) kiszámítása mellett a nektárproduktív vizsgálatok elemzésekor kiszámoltam a korrelációs együtthatót és a percentilis értékét is.

A virág-, nektárium- és nektárjellemzőknek az egymással illetve a megporzókkal való kapcsolatát a R statisztikai programmal (R Core Team 2013) elemeztük. A box-plotos, valamint a korrelációs vizsgálatoknál az alábbiak szerint végeztük el a kiértékeléseket. A megporzó állatokat három csoporttá vontuk össze, elsősorban a kevés adat miatt (keves fajról van elérhető és mindenre kiterjedő adat a nektár és nektárium adatok terén a Solanaceae családon belül). A nektármennyiség és a nektáriumméretek esetén a változók 10-es alapú logaritmusát használtuk az elemzéseknél és az ábrák készítésénél az adatok normalizálása érdekében. A mért és irodalomból gyűjtött adatokat pollinátorcsoportonként ANOVA teszttel hasonlítottuk össze. A szórásértékekkel korrigált lineáris modellezéshez az ún. „GLSME” csomagot használtuk (Hansen és Bartoszek 2012).

5. Eredmények

5.1. A vizsgált fajok florális nektáriumának topográfiája és anatómiája

A Solanaceae családra és így a vizsgált fajokra is általánosan jellemző, hogy a nektárium a magház bazális részén helyezkedik el, és gyűrű alakban veszi körbe a magház alsó részét. Nemzetségenként eltérő módon többé-kevésbé kiemelkedő (protuberáns) a magház falához képest, és színében is eltér a magház epidermiszétől. Általánosan jellemző a hármas tagozódás (epidermisz, glanduláris szövet, parenchima), bár több nemzetségnél is megfigyelhető (pl. *Cestrum*, *Hyoscyamus*, *Lycium*, *Physalis*), hogy a nektártermelő, glanduláris szöveti sejtek és a nektáriumparenchima sejtjei keverednek egymással. A nektár alapvetően sztómákon keresztül kerül ki a külső térbe. Saját preparátumainkon csak a *Brugmansia suaveolens* és *Datura stramonium* esetében figyeltünk meg sztómákat a nektáriumepidermiszben. Több genus esetében (pl. *Cestrum*, *Lycium*, *Physalis*, *Withania*) a szakirodalmi források között sem található információ arra vonatkozóan, hogy milyen úton jut ki a szekrétum az epidermiszen kívülre. A florális nektáriumok színére és morfológiai besorolására vonatkozóan a 3. táblázat (ld. Melléklet) nyújt áttekintést.

Az *A. bella-donna* jellegzetes kiemelkedő, annuláris, matt narancssárga színű, automorf nektáriummal rendelkezik (57. ábra, ld. Melléklet). A nektáriumepidermisz sejtjei többnyire anizodiametrikusak. A glanduláris szövet kb. 10 sejtsor vastagságú, amely fokozatosan megy át a 3-4 sejtsor vastagságú nektáriumparenchimába (Kerchner és Darók 2006). A magházparenchimában futó szállítónyaláb a nektárium mellett halad el (58. ábra, ld. Melléklet).

A *B. suaveolens* kissé barnás árnyalatú, narancssárga színű hullámos felszínű nektáriummal rendelkezik (59. ábra, ld. Melléklet). A magház falától alig válik el, ugyanakkor jól differenciált szöveti állománya van. A nektáriumepidermisz sejtjei izodiametrikusak, csak kevés higromorf sztóma figyelhető meg a sejtek között. A szekréción szövet többé-kevésbé élesen elhatárolódik a nektáriumparenchimától. Szállítónyaláb fut a nektárium mellett, de nem lép be a mirigy állományába (60. ábra, ld. Melléklet).

Mindkét *Cestrum* fajról elmondható, hogy a nektárium a magház falához képest sötétebb zöld színű. A magház tövében elhelyezkedő, gyűrű alakú nektármirigy a magház síkjából csak kissé emelkedik ki, de még automorf jellegű (61. ábra, ld. Melléklet). Az epidermiszsejtek izodiametrikusak, sztómákat nem tudtam megfigyelni. A szakirodalomban sem található utalás arra vonatkozóan, vajon a *Cestrum* nemzetségben milyen módon jut ki

a nektár a külső térbe. Kb. 10 sejtsor vastagságú szövetállománya nem differenciált, a szekréciós sejtek elszórtan helyezkednek el a parenchimatikus sejtek között (62. ábra, ld. Melléklet). Szállítónyaláb fut a nektárium mellett, de nem lép be a mirigy állományába.

A *D. stramonium* nektárium a magház alapi részénél hullámos, szimmetrikus gyűrű formájában ismerhető fel, halványsárga színe is szembetűnővé teszi. Tipikus automorf, jól differenciált mirigy (63. ábra, ld. Melléklet). A nektárium bazális részén találhatóak zömmel a sztómák, amelyek vagy a mezomorf vagy a higromorf típusba sorolhatóak. Az epidermiszsejtek tangenciális irányban megnyúltak. A mirigy mediális részén többsejtű trichómák gátolják meg a szekrétum elfolyását (Farkas et al. 2011). A glanduláris szövet apró, poligonális sejtekből áll, amelyek nagyméretű sejtmagvakkal rendelkeznek. A nektáriumparenchima kalcium-oxalát kristályokban gazdag. A mirigy nyalábokkal ellátott, hancs- és faelemeket egyaránt tartalmaz (64. ábra, ld. Melléklet).

A *H. niger* nektárium a zöld színe, illetve a magház falának alsó részéből élesen kiemelkedő felső pereme miatt igen szembetűnő (65. ábra, ld. Melléklet). Látszólag ebben, mint egy kehelyben ül a magház. A nektáriumepidermisz sejtjei izodiametrikusak, sztómákat nem figyeltünk meg. A nektárium kevés sejtsort tartalmaz, a magház falától alig különül el, epimorf jellegű. A glanduláris szövet mindössze 4-7 sejtsoros, rendezetlen elhelyezkedésű sejtekből áll. A mirigyben nyalábokat nem figyeltünk meg (66. ábra, ld. Melléklet).

A *L. barbarum* nektáriumát sem alakja, sem pedig halványsárga színe nem teszi feltűnővé, epimorf típusúnak tekinthető, mert a magház falától nehezen lehet elkülöníteni (67. ábra, ld. Melléklet). Ugyanakkor a szövettani fotón látható, hogy a magház irányába nagyobb a kiterjedése, a *H. niger*-hez képest differenciáltabb a szöveti szerkezete. Az epidermiszsejtek izodiametrikusak, az epidermiszen sztómákat nem figyeltünk meg, és szállítónyalábok sem futnak a mirigyhez (68. ábra, ld. Melléklet).

A *Nicandra physalodes* cirkuláris nektárium a magház alapi részén lokalizálódik. Az epidermiszsejtek tangenciálisan kissé megnyúltak, sztómákat nem sikerült megfigyelni. A glanduláris szövet kb. 10 sejtsor vastag, az alatta levő nektárium parenchima pedig kb. 5-8 sejtsor vastagságú (69-70. ábrák, ld. Melléklet).

A *Nicotiana glauca* nektárium tipikusan automorf, jól fejlett, differenciált szerkezetű. Jellegzetes narancsos-barnás színű, kiemelkedő, cirkuláris mirigy (71. ábra, ld. Melléklet). A nektáriumepidermisz vékony, az epidermiszsejtek téglalap alakúak vagy izodiametrikusak, sztóma zárósejteket nem figyeltem meg. A szekréciót végző glanduláris szövet nem válik el élesen a parenchimatikus szövetállománytól. A nektármirigy irányába

szállítónyalábok futnak, de azok nem penetrálódnak a mirigy szöveti állományába (72. ábra, ld. Melléklet).

A *N. rustica* florális nektárium a legfeltűnőbb a vizsgált fajok közül. Élénk korallpiros színe igen szembetűnő, a magház falához képest erősen protuberáns megjelenésű nektárium (73. ábra, ld. Melléklet). Az epidermiszsejtek téglalap alakúak. A glanduláris szövet vastag, mintegy 20 sejtsornyi, és nagyméretű sejtek építik fel. Sejtjei a felülettel párhuzamos sorokba rendeződtek. A mirigyhez nem fut nyaláb (74. ábra, ld. Melléklet).

A *N. tabacum* automorf nektárium szintén gyűrű alakú, szimmetrikus, a magház síkjából kiemelkedő, halvány, barnás árnyalatú narancssárga színű (75. ábra, ld. Melléklet). Az epidermisz izodiametrikus sejtekből épül fel, sztómákat itt sem sikerült megfigyelni. A glanduláris szövet mirigy alján lévő sejtjei radiális sorokba rendeződtek, a magház falában futó nyaláb háncsrészből háncscsonkok indulnak a glanduláris szövet felé (76. ábra, ld. Melléklet).

A *P. alkekengi* nektárium matt narancssárga színű, epimorf jellegű. Kb. 10-15 sejtsor vastagságú, szöveti szerkezete nem differenciált. Az epidermiszsejtek izodiametrikusak, sztómákat nem figyeltem meg. A nektármirigy irányába szállítónyalábok futnak (77-78. ábrák, ld. Melléklet).

A *W. somnifera* nektárium az előző fajhoz hasonlóan epimorf, hozzásimul a magház falához. Színe halvány barnás narancssárga (79. ábra, ld. Melléklet). Szöveti állománya differenciálatlan, mindössze 7-10 sejtsor vastagságú. A nektáriumepidermisz sejtjei izodiametrikusak, sztómákat nem figyeltem meg. Szállítószöveti elemek nincsenek a nektármirigy környezetében (80. ábra, ld. Melléklet).

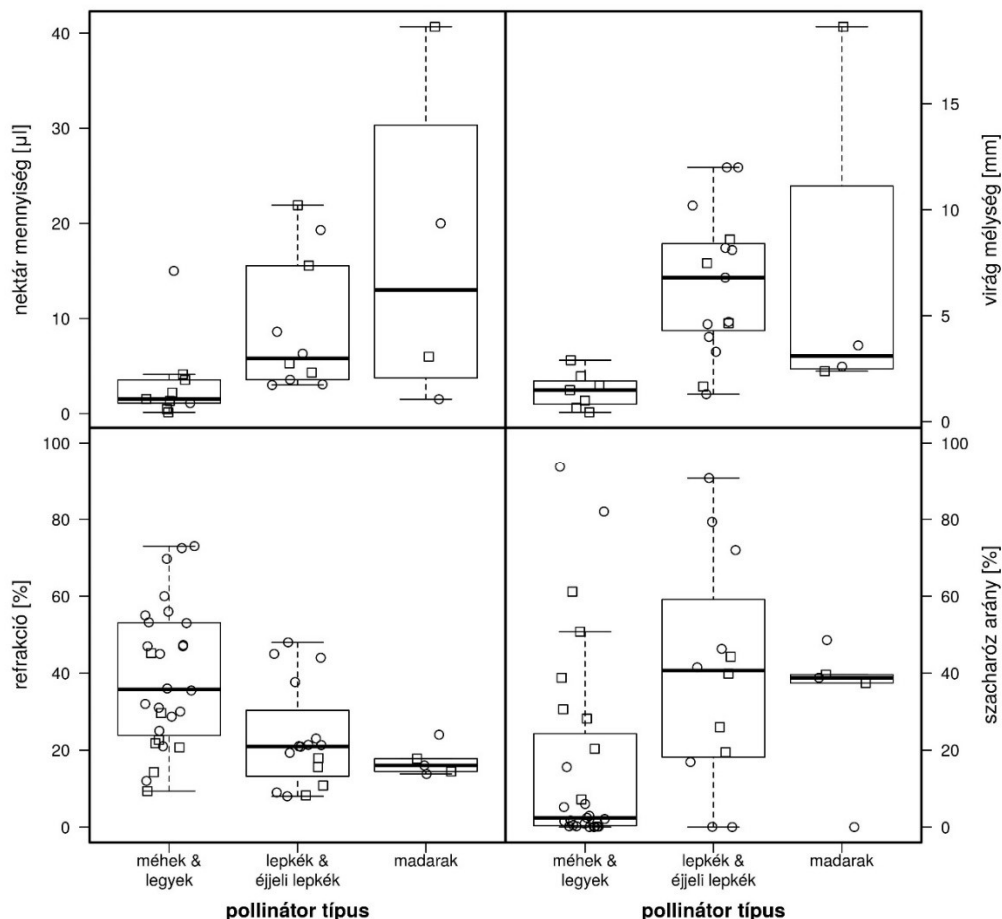
5.2. A nektárium és a nektár kvantitatív jellemzői az egyes megporzási csoportokban

Kutatómunkám során tisztázni kívántam, hogy a Solanaceae család mézelő növényfajainál milyen összefüggések állnak fenn a nektárium- és a nektárjellemzők, valamint a megporzók között. A szélesebb körű elemzés érdekében saját adatainkon kívül szakirodalmi forrásokból származó nektár-, nektárium- és virágattribútumokat is (4-5. táblázatok, ld. Melléklet) bevontunk a statisztikai elemzésbe. Azért döntöttünk a szekunder adatok bevonása mellett, mert ezekben a forrásmunkákban a trópusi és szubtrópusi taxonok vizsgálatát eredeti élőhelyükön (leginkább Dél- és Közép-Amerikában) végezték. Saját, mérsékelt övi adataink összevetése a fenti tanulmányokban szereplő értékekkel lehetőséget

ad arra, hogy megbecsüljük a klimatikus tényezők jelentőségét a nektártermelésre és a nektártulajdonságokra. A megporzási módokat pollinációs csoportokba vontuk össze az egyszerűbb és reprezentatívabb ábrázolás érdekében.

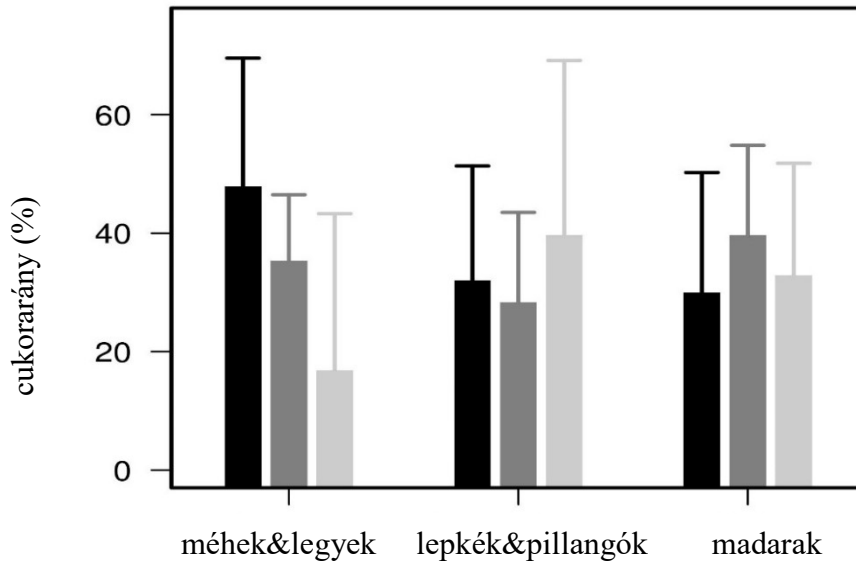
5.2.1. A virág hossza, a nektár jellemzői és a megporzás módja

A statisztikai elemzés szerint a nektár jellemzői nem tértek el szignifikánsan a különböző megporzók által látogatott virágokban (14. ábra). A lepke és madár porozta fajok rendszerint hosszabb virágokkal rendelkeznek, több és hígabb nektárt termelnek, melynek nagyobb a szacharóztartalma, a méhek és legyek által beporzott fajokhoz képest, de ezek többnyire nem szignifikáns különbségek. Ennek hátterében az állhat, hogy igen nagy szórások vannak az adatokban fajok között, pollinátor típuson belül a nektár mennyiség, virághossz, refrakció és szacharóz arány esetében még egy növény családon belül is.

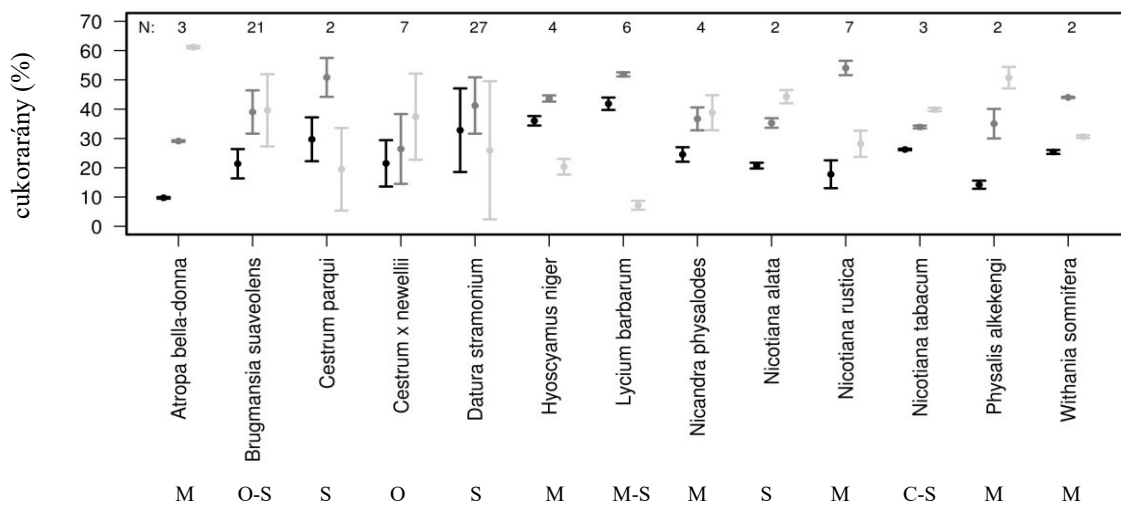


14. ábra Néhány nektártulajdonság (mennyiség, refrakció, szacharóztartalom) illetve a virághosszúság főbb statisztikai mutatóinak (átlag, szórás, szélső értékek) box-plotos ábrázolása pollinátortípusonként. Az ábra tartalmazza az általam vizsgált (négyzet) és a szakirodalomban található Solanaceae fajok értékeit (kör) is. Az adatokat az x tengely mentén kis mértékben megszórtuk a jobb láthatóság kedvéért (jitterelés).

Amennyiben az adott megporzási módhoz tartozó összes fajt együtt elemezzük, nem mutatható ki szignifikáns különbség a nektár cukorösszetételében az egyes pollinációs csoportok között (15. ábra). Azonban, ha az egyes fajokat külön elemezzük, a melittofil (méhek és legyek által megporzott) fajoknál a hexózok aránya nagyobb a szacharózéhoz képest, bár ez az arány fajonként eltérő lehet (16. ábra).



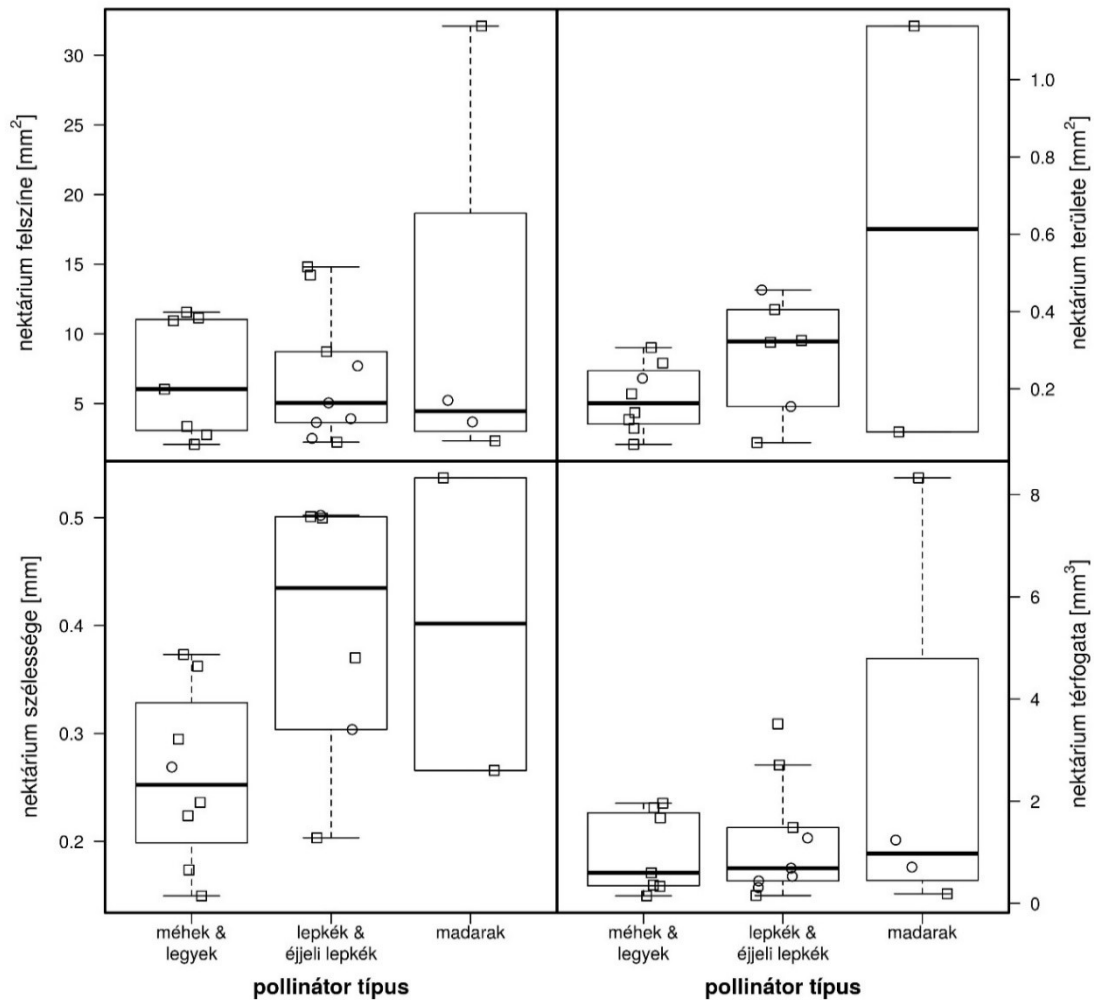
15. ábra A különböző pollinációs csoportok nektár-cukorösszetételének összehasonlítása. Ábramagyarázat: fekete oszlop: glükóz, sötétszürke: fruktóz, világosszürke: szacharóz. Az ábra az aggregált átlagokat és szórásértékeket mutatja.



16. ábra A vizsgált fajok florális nektárjának cukorösszetétele. Átlagok és szórások. Ábramagyarázat: fekete: glükóz, sötétszürke: fruktóz, világosszürke: szacharóz. N: virágok száma, amikből a nektárminták származnak. C: chiropterofil, M: melittofil, O: ornitofil, S: sphingofil

5.2.2. Nektáriumjellemzők és a megporzás módja

A lepkék és madarak által látogatott növények florális nektáriumai nagyobb méretűek a méhmegporzású fajokhoz képest (17. ábra). A nektáriumméret konzervatív tulajdonságnak számít az előbbi változókhoz képest, hiszen pl. a nektár cukorösszetétele fajon belül is igen nagy szórásokat mutat, ahogyan a többi nektárjellemző is.



17. ábra A nektárium méretének alakulása pollinációs csoportonként. A box-plotos ábrák tartalmazzák mind az általam vizsgált (négyzet), mind a szakirodalomból átvett szekunder értékeket (kör). Az adatokat az x tengely mentén kis mértékben megszórtuk a jobb láthatóság kedvéért.

5.2.3. A nektár és a nektárium néhány jellemzőjének kapcsolata

A Solanaceae család számos képviselőjét elemezve arra jutottunk, hogy a nektár refrakciója, azaz a nektár cukorszázaléka csökken a nektár térfogatának növekedésével párhuzamosan (88. ábra, ld. Melléklet). Ez az összefüggés csak a saját mérési eredményeinkre nézve volt szignifikáns (lineáris modell: $p < 0,01$; $R^2 = 0,567$). Amennyiben a saját adatainkon kívül az irodalmi adatokat is bevettük az elemzésbe, nem állt fenn fordított arányosság a nektár térfogata és cukorszázaléka között (lineáris modell: $p = 0,109$).

A nektárium mérete és a nektár mennyisége között is találtunk összefüggést. A hierarchikus modellben a nektárium kiterjedését jellemző négy változó (nektárium területe, felszíne, szélessége és térfogata) közül a nektárium területe mutatta a legszorosabb összefüggést a nektár térfogatával. A saját eredményeinken alapuló statisztikai elemzés szerint a nagyobb nektáriumterülettel rendelkező fajok termeltek nagyobb térfogatú nektárt (lineáris modell: $p < 0,01$; $R^2 = 0,506$). A szórást is figyelembe véve még szorosabb ez az összefüggés (glsmc modell: $R^2 = 0,520$). Ugyanez az összefüggés fennáll akkor is, ha a saját adataink mellett az irodalmi adatokat is bevonjuk a statisztikai elemzésbe (lineáris modell $p < 0,01$; $R^2 = 0,518$) (89. ábra, ld. Melléklet).

Elemeztük továbbá a nektárium felszíne és a nektár térfogata közötti kapcsolatot is, mivel az irodalomban erre vonatkozóan több adat található. Saját méréseinket figyelembe véve, a nagyobb felszínű nektáriummal rendelkező fajok több nektárt termeltek (lineáris modell: $p = 0,0419$; $R^2 = 0,325$) (90. ábra, ld. Melléklet). Ugyanez az összefüggés érvényes, amennyiben a szórásokat is figyelembe vesszük (glsmc modell: $R^2 = 0,342$), azonban az irodalmi adatokat is bevonva az elemzésbe már épp nem szignifikáns az összefüggés (lineáris modell $p = 0,0719$; $R^2 = 0,228$).

5.2.4. A virág hosszának kapcsolata a nektár- és nektáriumjellemzőkkel

Összefüggést találtunk a virág hossza és a nektárium mérete között: az általunk tanulmányozott fajoknál a hosszabb virágú taxonok nektármirigyei nagyobbak (lineáris modell: $p < 0,0001$; $R^2 = 0,693$). A szórások kicsik mindkét változó esetében, így a szórásokat figyelembe véve is hasonló erősségű összefüggést találtunk (glsmc modell: $R^2 = 0,685$). A kapcsolat fennállt akkor is, amikor az irodalmi adatokat is bevontuk az elemzésbe (lineáris modell $p < 0,001$; $R^2 = 0,689$) (91. ábra, ld. Melléklet).

Mivel az irodalomban kevés olyan forrás áll rendelkezésre, ami az összes általunk vizsgált virág-, nektár- és nektáriumjellemzőt tárgyalná, csupán a virág hosszának és a nektár cukorkoncentrációjának kapcsolatát tudtuk kibővített adatsor alapján elemezni, összefüggésben a megporzó ágensekkel. A statisztikai elemzés azt mutatta, hogy a Solanaceae fajoknál a nektár cukorkoncentrációja csökken a virág hosszának növekedésével, de csak 2 cm-es virághosszúságig. Saját mérési eredményeinket felhasználva marginálisan szignifikáns összefüggést találtunk a nektár cukorkoncentrációja és a virág hossza között (lineáris modell: $p=0,0542$; $R^2=0,297$). Azonban az irodalmi adatokat is belevéve az elemzésbe már nem volt szignifikáns az összefüggés (lineáris modell: $p=0,165$). Az elemzést a méhek és legyek által megporzott csoportra leszűkítve érvényes volt a nektár cukorkoncentrációja és a virág hossza közötti fordított arányosság (lineáris modell: $p=0,0216$; $R^2=0,685$; a szórásokat figyelembe véve is: $R^2=0,654$), de a többi megporzó csoportot elemezve nem találtunk ilyen összefüggést (92. ábra, ld. Melléklet).

5.3. A nektárminták fehérjekoncentrációja

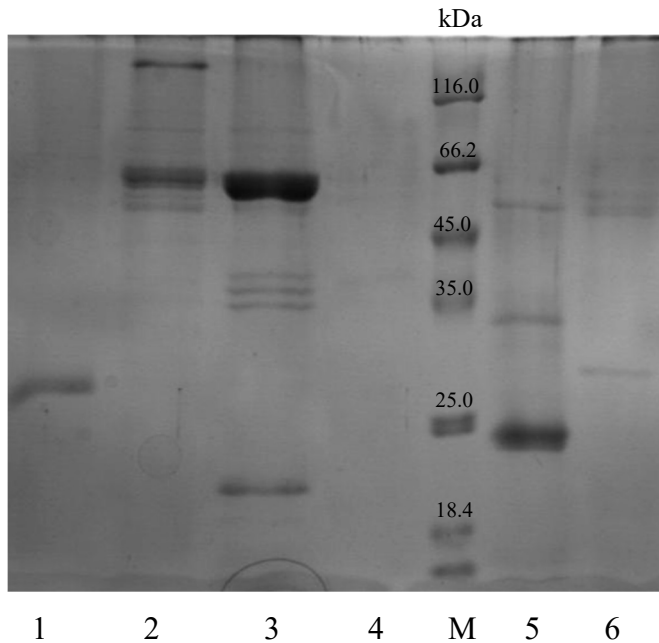
A nektárminták fehérjetartalmának egyszeri, tájékozódó jellegű mérése azt mutatta, hogy a vizsgált taxonok mindegyikének nektárja tartalmazott fehérjét, de a proteinek koncentrációja nagy mértékben eltérő volt az egyes fajokban (1. táblázat). A fehérjetartalom nem csupán az egyes nemzetségek között mutatott nagy eltéréseket, hanem ugyanazon nemzetségen (*Nicotiana*) belül is. Az általam mért fehérje koncentráció értékekkel összehangban, az SDS-PAGE gélképen a legerőteljesebb fehérje sávok a *N. rustica* esetében figyelhetőek meg, amely egy nagyságrenddel nagyobb koncentrációban tartalmazott fehérjéket a *N. tabacum*-hoz képest.

1. táblázat Florális nektárminták proteintartalma

Nemzetségnév	<i>Brugmansia</i>	<i>Cestrum</i> ×	<i>Lycium</i>	<i>Nicotiana</i>		
Fajnév	<i>suaveolens</i>	<i>newellii</i>	<i>barbarum</i>	<i>alata</i>	<i>rustica</i>	<i>tabacum</i>
Koncentráció ($\mu\text{g/mL}$)	88	44	131	84,5	265,5	21

5.4. A florális nektár proteinmintázata

A florális nektár fehérjeprofilióját a 18. ábra mutatja. Az egyes proteinsávok a molekulásúly markerekhez viszonyítva lettek kiértékelve. A fehérjeprofил mindhárom ismétlésben nagyon hasonló volt.



18. ábra Florális nektárproteinek SDS-PAGE elválasztása. M: Protein molekulásúly marker.

1: *B. suaveolens*, 2: *N. alata*, 3: *N. rustica*, 4: *N. tabacum*, 5: *L. barbarum*, 6: *C. × 'Newellii'*

A *B. suaveolens* (1. sáv) egy markáns proteincsíkkal rendelkezik 25.0 és 35.0 kDa között. Mind a *N. alata* (2. sáv) mind *N. rustica* (3. sáv) esetében a leghangsúlyosabb fehérjecsík 60 kDa-nál látszik. Három kevésbé erőteljes sáv látható 35.0 és 45.0 kDa között, valamint a *N. rustica*-nál egy erőteljesebb sáv 18.4 és 25.0 kDa között. A *N. tabacum* (4. sáv) nektárproteómája csak 3-4 nagyon halvány fehérjebandból tevődik össze a 35.0 és 66.2 kDa közötti területen. A *L. barbarum*-nál (5. sáv) kicsivel 25 kDa alatt látható egy erőteljes festődésű, karakteres proteinband. A *C. × 'Newellii'* (6. sáv) nektárfehérje-mintázatában megfigyelhető egy viszonylag élesebb 45 kDa-hoz közeli sáv valamint egy az előzővel megegyező intenzitású 35 és 25 kDa között elhelyezkedő sáv (18. ábra).

5.5. A florális nektár alkaloidtartalma

A florális nektárminták HPLC analízise kimutatta, hogy mindegyik vizsgált taxon nektárja tartalmazta azt az alkaloidot, amelyik az adott nemzetségre nézve specifikus (2.

táblázat). A nikotint mindhárom *Nicotiana* faj nektárjában detektáltuk (81-83. ábrák, ld. Melléklet). A szkopolamint is kimutattuk a többi négy vizsgált Solanaceae nemzetségben (84-87. ábrák, ld. Melléklet), azonban az atropin mennyisége a kimutatási értékhatár alatt maradt.

2. táblázat Florális nektárminták alkaloidtartalma (átlag ± szórás) három párhuzamos mérés alapján.

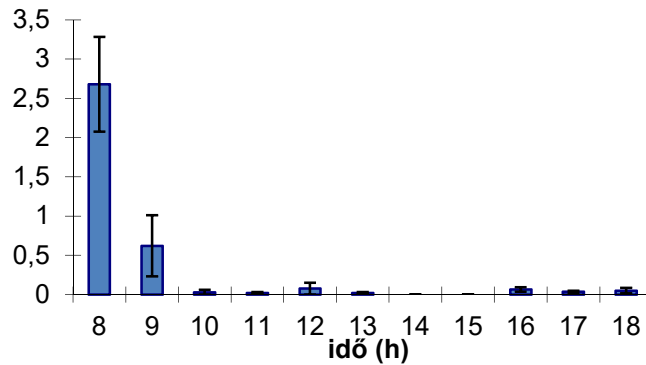
Növényfaj	Alkaloid	Koncentráció ($\mu\text{g/mL} \pm \text{SD}$)
<i>Nicotiana alata</i>	nikotin	$0,79 \pm 0,09$
<i>Nicotiana rustica</i>		$2,53 \pm 0,14$
<i>Nicotiana tabacum</i>		$5,89 \pm 0,40$
<i>Hyoscyamus niger</i>	szkopolamin	$2,92 \pm 0,13$
<i>Lycium barbarum</i>		$24,28 \pm 4,89$
<i>Datura stramonium</i>		$99,01 \pm 3,20$
<i>Brugmansia suaveolens</i>		$149,80 \pm 6,01$

5.6. A nektárszekréció dinamikája néhány Solanaceae fajban

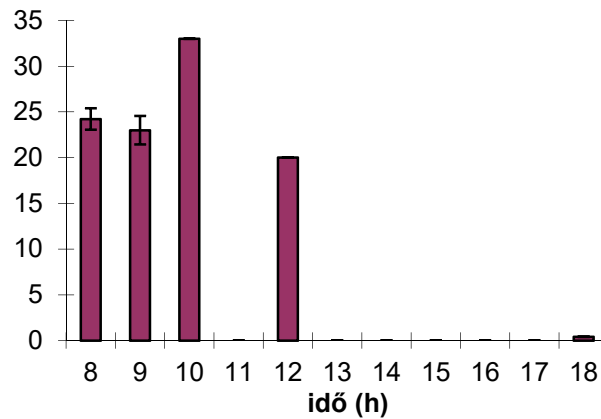
5.6.1. A *Lycium barbarum* nektárszekréciós dinamikája

A *L. barbarum* esetében két különböző napon végeztük el a nektárszekréció dinamikájára vonatkozó vizsgálatokat. Cserje lévén, mindkét napon a vizsgálat kivitelezéséhez egy gazdagon elágazó hajtást választottunk ki. A vizsgálatokat bimbó (teljesen zárt virágállapot, $n=5$), fesslő bimbó (ballon, éppen kinyíló virág, $n=5$) illetve fiatal virág (kinyílt virág, amelyben még épek a portokok, $n=5$) stádiumban kezdtük el mindkét mérés esetén. A 8 órás mintavételből egyértelműen látszik, hogy a nektárszekréció megelőzi a portokfelnylást (6. és 7. táblázat, ld. Melléklet). Ebben az időpontban kiugróan magas nektártérfogat értékeket mértünk, ami annak a következménye, hogy a fesslő bimbó, de különösen a fiatal virágokban a mintavételt megelőzően (a hajnali órákban) már volt valamennyi nektár. A nap folyamán megfigyelhető, hogy ahogy egyre több portok nyílik fel, úgy egyre csökken a nektárprodukción (19-24. ábrák). A bibeszekréció jellemzően a portokéréssel egyidőben indult meg, majd a virágok előregedése (mind az öt portok felnyílása) után is folytatódott. Ezek alapján ez a növényfaj a homogám virágbiológiai típusba tartozik. A két vizsgálati nap tendenciáiban nagyon hasonló, csupán kisebb mennyiségi különbségek adódtak, amely valószínűleg betudható annak, hogy a nektárszekréciót a hőmérséklet és a páratartalom mellett befolyásolja az egyes virágok

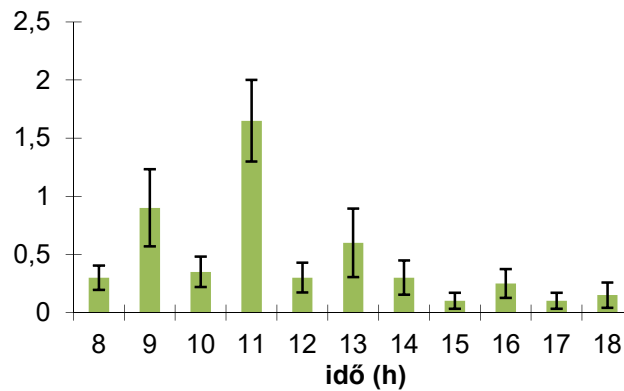
pozíciója is a növény hajtásrendszerén. Sok házi méh (*Apis mellifera*, Hymenoptera-Apidae) látogatta a virágokat pollenért és nektárért. A reggeli órákban láttunk néhány kacsafarkú szendert (*Macroglossum stellatarum*, Lepidoptera-Sphingidae) is, amelyek hosszú pödörnyelvükkel szívták ki a nektárt a virágokból. Ezeken kívül megfigyeltünk még más hártványúakat [pl. poszméhek (*Bombus* spp., Hymenoptera-Apidae)] és kétszárnyúakat is [pl. közönséges herelégy (*Eristalis tenax*, Diptera-Syrphidae)].



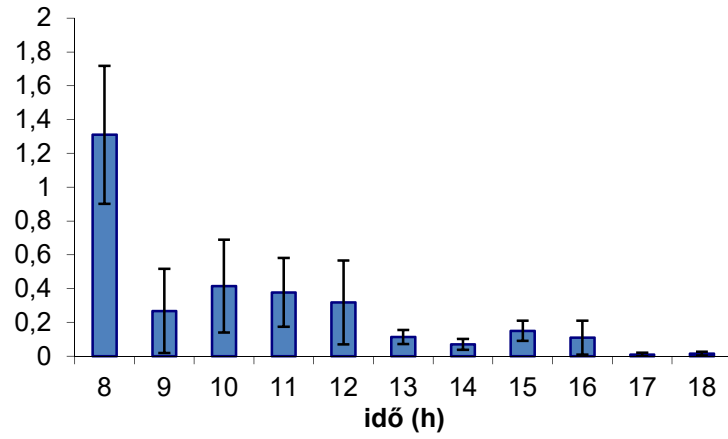
19. ábra A *L. barbarum* óránkénti átlagos nektártermelése (µl), 2004. 09. 09.



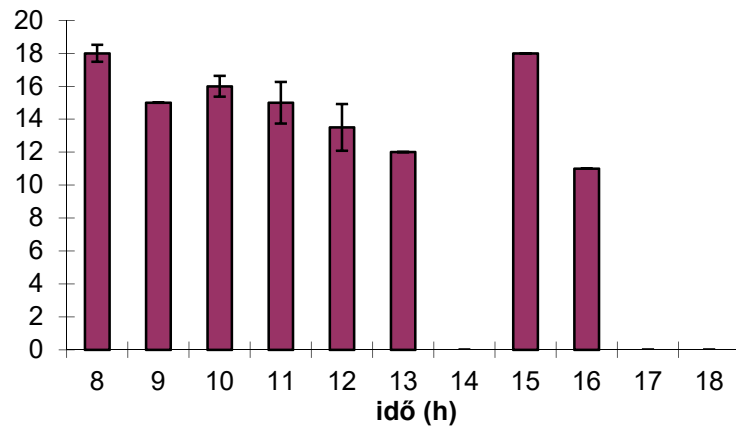
20. ábra A *L. barbarum* által termelt nektár óránkénti átlagos refrakciója (%), 2004. 09. 09.



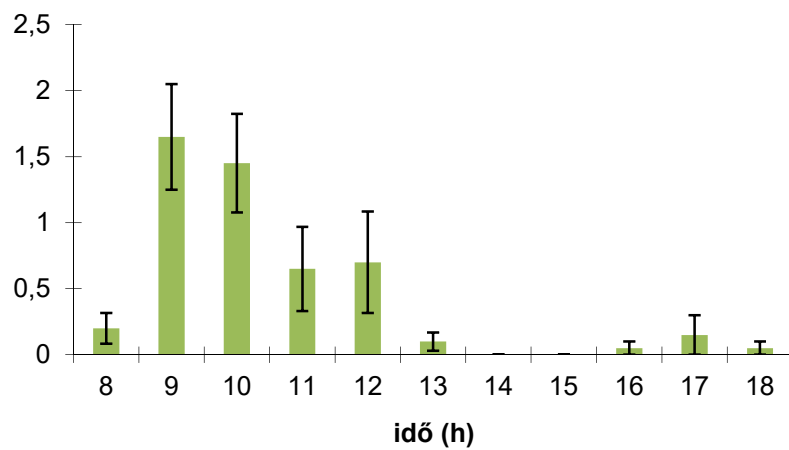
21. ábra A *L. barbarum* óránkénti átlagos portokfelnyílása (db), 2004. 09. 09.



22. ábra *A. barbarum* óránkénti átlagos nektártermelése (µl), 2006. 07. 22.



23. ábra *A. barbarum* által termelt nektár óránkénti átlagos refrakciója (%), 2006. 07. 22.

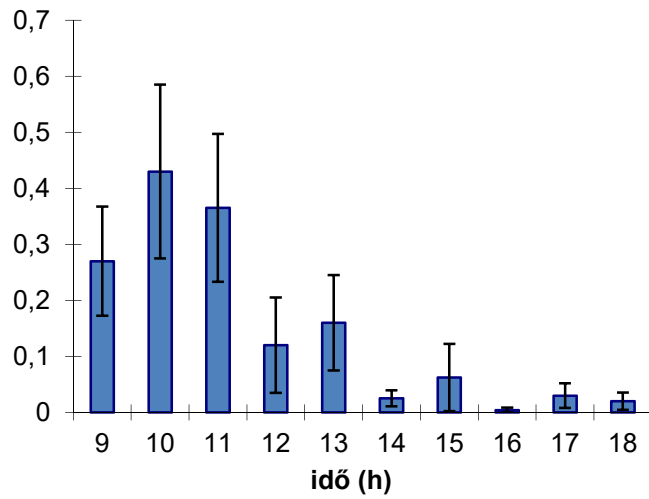


24. ábra *A. barbarum* óránkénti átlagos portokfelynyílása (db), 2006. 07. 22.

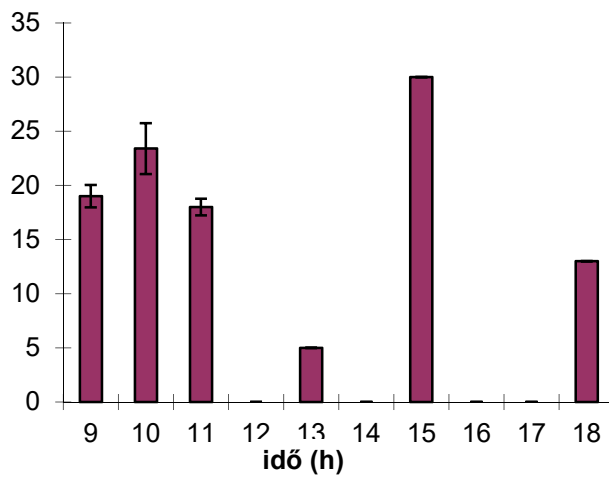
5.6.2. A *Hyoscyamus niger* nektárszekrécións dinamikája

A *H. niger* esetében vizsgálatonként 10-10 tövet választottam ki. A vizsgálatokat bimbó (n=5), fésző bimbó (n=5) és fiatal (n=5) virágállapotokból kezdtem el mindkét mérés esetén. A 8 órási mintavételnél itt is megjelenik az átlagosnál magasabb nektármennyiség, ami a mintavétel megkezdése előtt végbement nektárszekrécións eredménye. Itt is megfigyelhető az a trend, hogy a nektárprodukcións megelőzi a portokérését, és ahogy egyre több portok nyílik fel, úgy egyre csökken a nektárszekrécións mértéke (8. és 9. táblázatok, ld. Melléklet; valamint 25-30. ábrák). Az ábrákról leolvasható, hogy a 2005-ös évben többször lehetett kisebb mennyiségű nektárt mérni, mint 2006-ban, ugyanakkor 2005-ben magasabbak voltak a refrakciónsértékek.

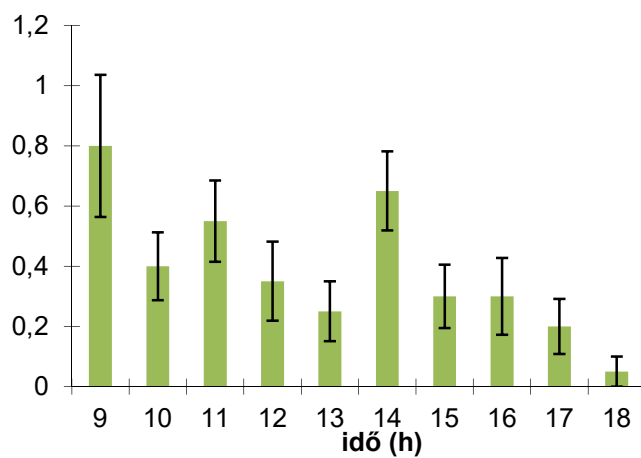
A bibeszekrécións már a portokérés előtt megkezdődött, de a nap végére mindegyik bibefelszín megbarnult. A stigma a fésző bimbó és a fiatal virágokban exponált helyzetű, tehát a herkogámia jelenségét mutatja. Előbbiek alapján ezen faj virágbiológiai típusa a dichogámia, ezen belül is proterogynia macrobiostigmata. Darók (1984) melittofil növényként írja le ezt a fajt, de vizsgálataink során nem figyeltünk meg házi méheket. Más hártványásszárnyúakat (pl. poszméheket) és dipterákat (pl. herelégy) sikerült megfigyelni a virágokon.



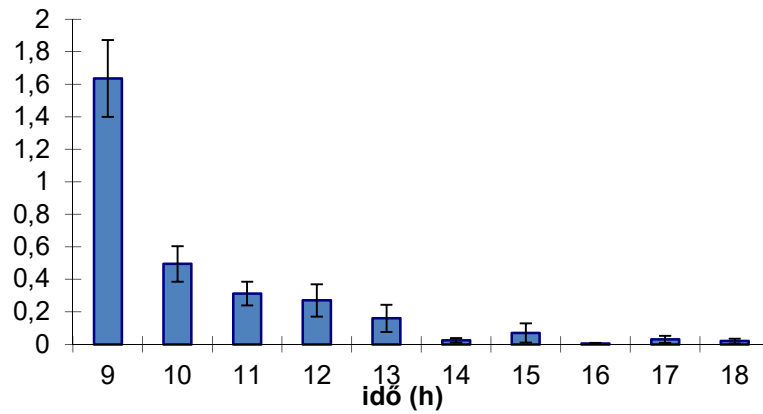
25. ábra A *H. niger* óránkénti átlagos nektártermelése (µl), 2005. 06. 27.



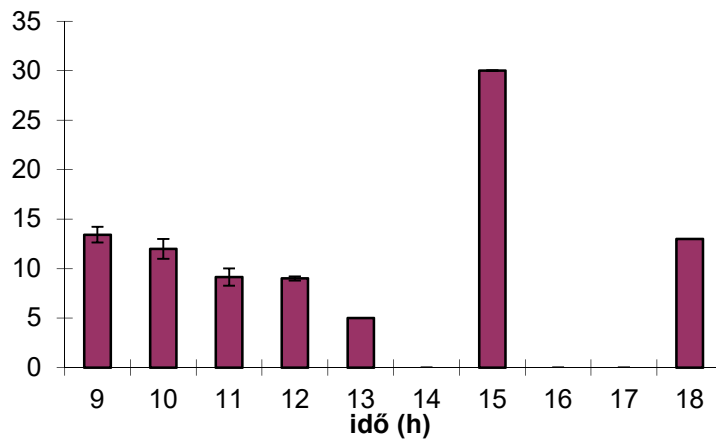
26. ábra A *H. niger* által termelt nektár óránkénti átlagos refrakciója (%), 2005. 06. 27.



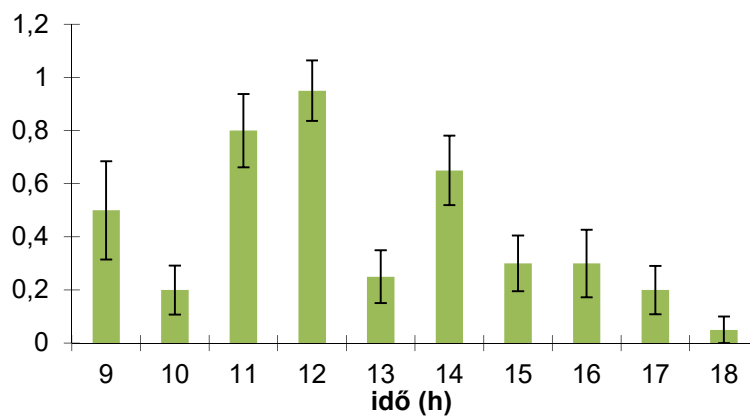
27. ábra A *H. niger* óránkénti átlagos portokfelnylása (db), 2005. 06. 27.



28. ábra *A. niger* óránkénti átlagos nektártermelése (µl), 2006. 06. 29.



29. ábra *A. niger* által termelt nektár óránkénti átlagos refrakciója (%), 2006. 06. 29.



30. ábra *A. niger* óránkénti átlagos portokfelnyílása (db), 2006. 06. 29.

5.6.3. A *Cestrum* × *newellii* nektárszekrécións dinamikája

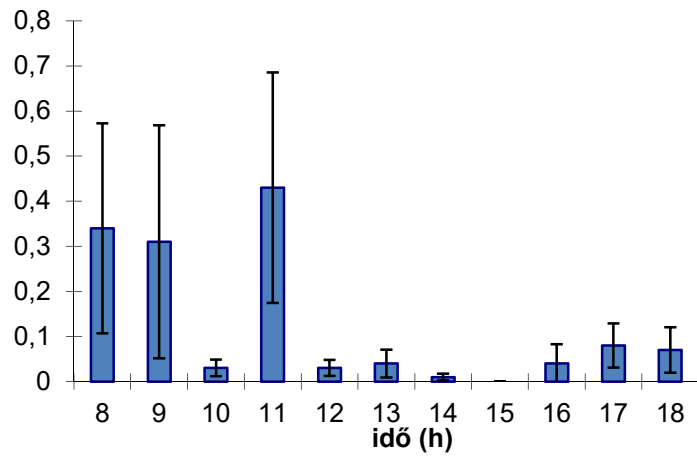
A 10. és a 11. táblázat (ld. Melléklet) mutatja a *C.* × *newellii* nektárprodukcións dinamikáját. Ezen faj esetében, cserje lévén, egy dúsan elágazó egyedot választottunk ki. Mindkét napon bimbó (n=5) és fésző bimbó (n=10) állapotú virágokkal kezdtük el a vizsgálatot. Ennél a növényfajnál is megelőzte a portokfelnyílást a nektárszekréción megindulása (31., 34. valamint 33., 36. ábrák), habár ez a jelenség nem mutatkozott meg olyan konzekvensen a másodík vizsgálati napon, mint az első vizsgálat során. A nektárszekréción menetében nem figyelhető meg egyértelműen sem csökkenő sem pedig növekvő tendencia, viszonylag egyenletesnek mondható (31. és 34. ábra), tehát a virágok nem reflektáltak a ritmikus nektáreltávolításra. Az első mintavételi napon (2005.07.16.) többször lehetett mérni refrakción (összefüggésben a nektártermeléssel) és az értékek között is csak nagyon csekély eltérések figyelhetőek meg (32. és 35. ábra). A bibeszekréción már a bimbó és fésző bimbó stádiumban elkezdődött és az egész nap során folytatódott. Tehát a virágbiológiai típus proterogynikus, ezen belül is a késleltetett homogámia altípusába tartozik.

Stiles (1976) ornitofil fajként írja le, kolibrik végzik a megporzást illetve fogyasztják a nektárt. Ezek a természetes megporzók hiányoznak a vizsgálati területről, kizárólag hangyákat tudtam megfigyelni a virágokban, amelyek valószínűleg nektárért másztak le a pártacső aljára.

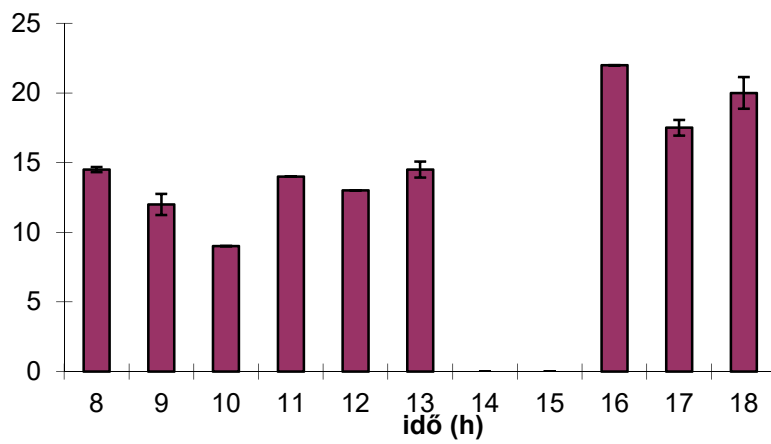
5.6.4. A *Nicotiana rustica* nektárszekrécións dinamikája

A vizsgálatokhoz 10-10 tövet választottam ki. Mindkét mérési sorozatot kizárólag bimbó fázisú virágokkal (n=15) kezdtem el (12. és 13. táblázatok, ld. Melléklet). A bibefelszín a portokéréssel egy időben vált fogékonná, de a vizsgálati nap végére lényegében megszűnt a bibeexudáción, tehát a virágok homogámok. Mindkét táblázatból látható, hogy a nektárszekréción a portokfelnyílással egy időben indult meg. Ennek a növénynek volt a legkonzekvesebb nektárszekrécións ritmusa, mivel a virágok csak a déli ill. délutáni órákban kezdtek el nektárt szekretálni (37-42. ábrák). Ez a mintázat nagy valószínűséggel arra utal, hogy ennél a fajnál is jelentős az éjszakai nektártermelés, akárcsak a *N. tabacum* esetében (ld. később).

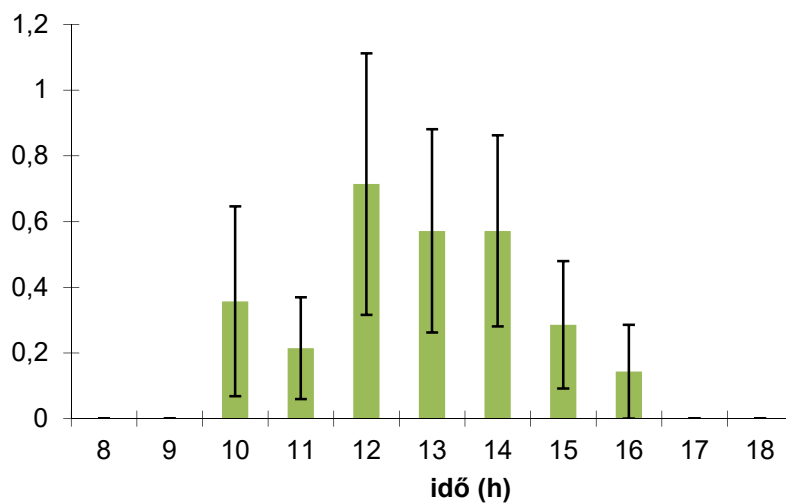
A *N. rustica*-t kérdőjelesen bár, de melittofil növénynek tartja Cocucci és Galetto (1992). Saját vizsgálataink során nem tapasztaltunk házi méh általi viráglátogatást, ugyanakkor más hártýásszárnyúak valamint dipterák látogatták a virágokat, elsősorban pollenért.



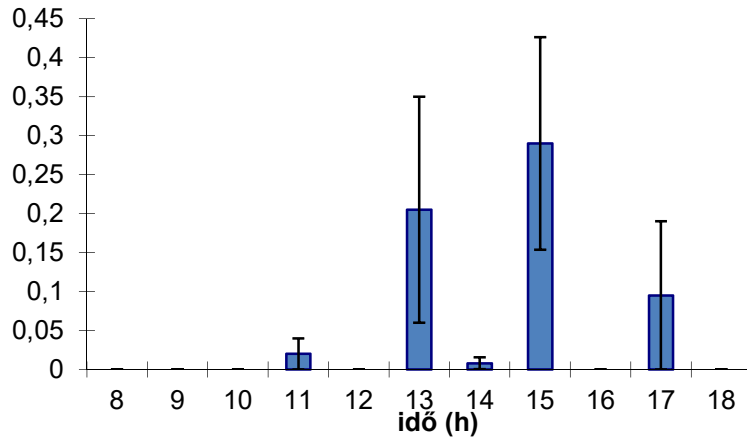
31. ábra *A. C. × newellii* óránkénti átlagos nektártermelése (µl), 2005. 07. 16.



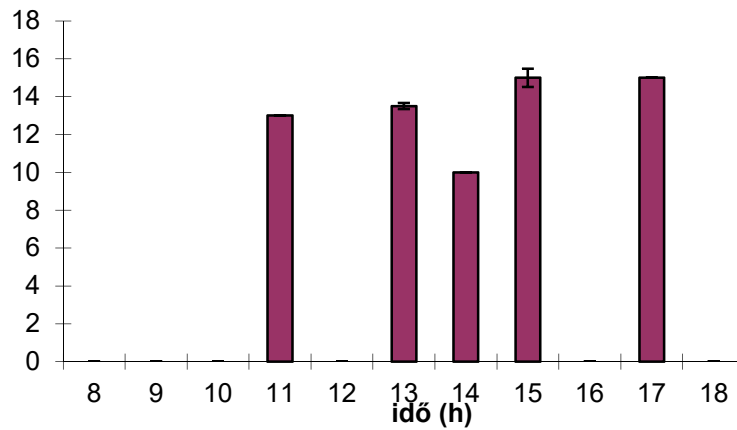
32. ábra *A. C. × newellii* által termelt nektár óránkénti átlagos refrakciója (%), 2005. 07. 16.



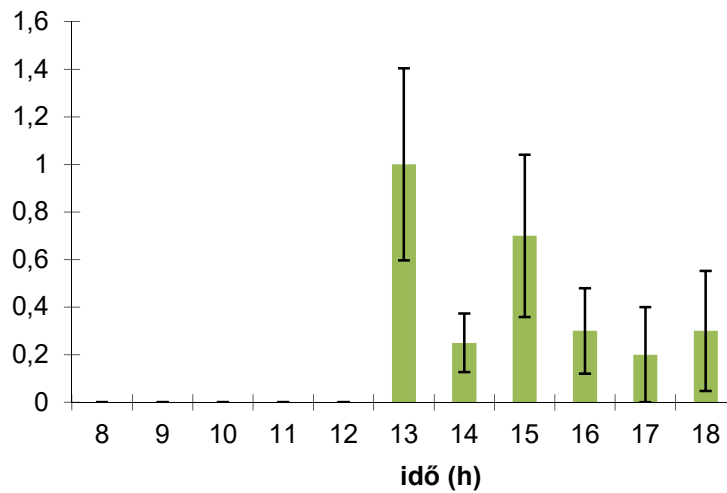
33. ábra *A. C. × newellii* óránkénti átlagos portokfelnylása (db), 2005. 07. 16.



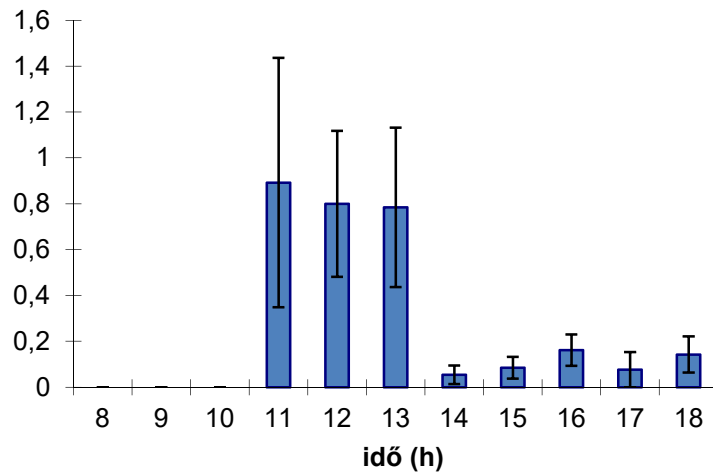
34. ábra *A. C. × newellii* óránkénti átlagos nektártermelése (µl), 2005. 09. 15.



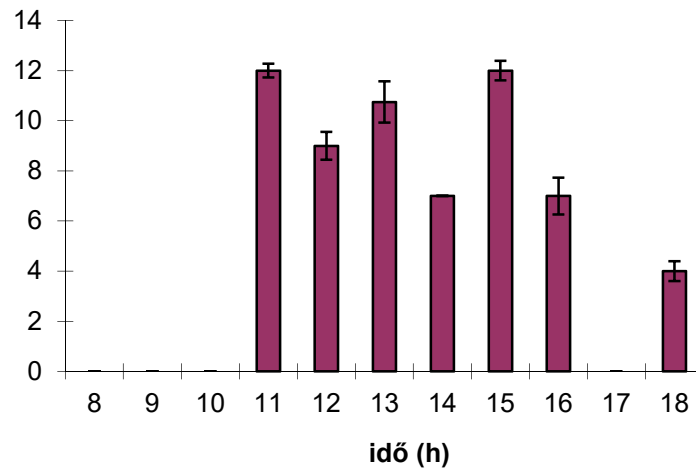
35. ábra *A. C. × newellii* által termelt nektár óránkénti átlagos refrakciója (%), 2005. 09. 15.



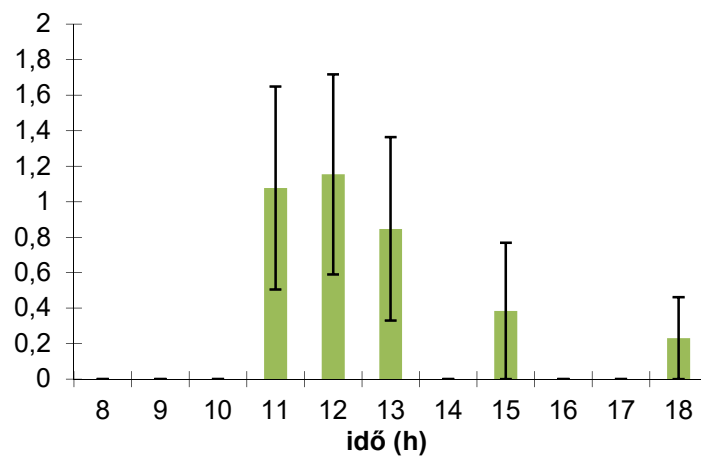
36. ábra *A. C. × newellii* óránkénti átlagos portokfelnylása (db), 2005. 09. 15.



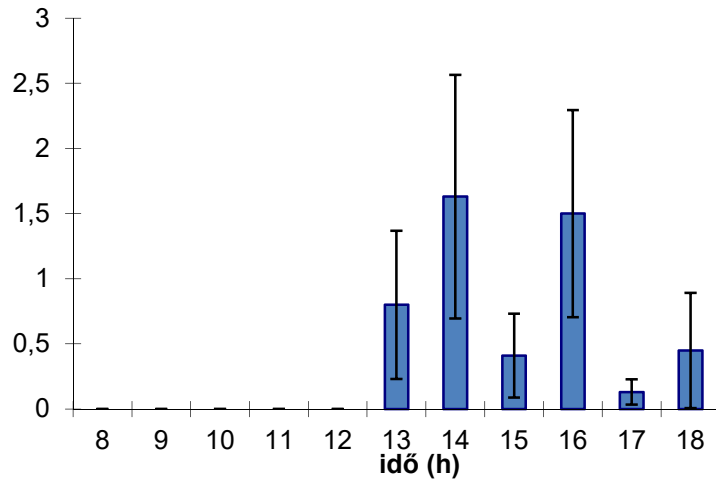
37. ábra A *N. rustica* óránkénti átlagos nektártermelése (µl), 2005. 07. 18.



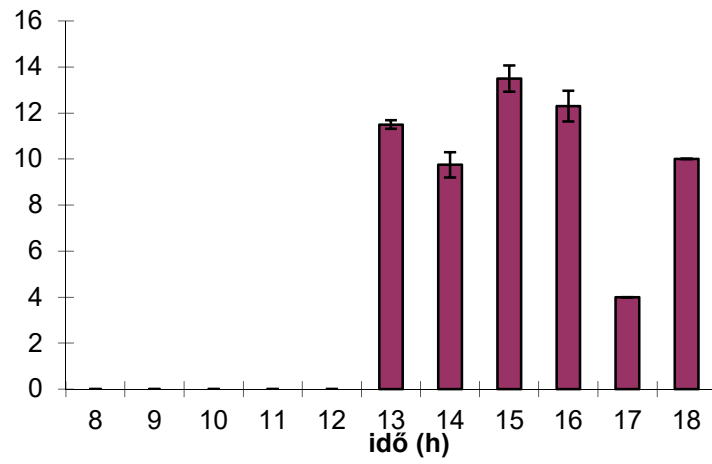
38. ábra A *N. rustica* által termelt nektár óránkénti átlagos refrakciója (%), 2005. 07.18.



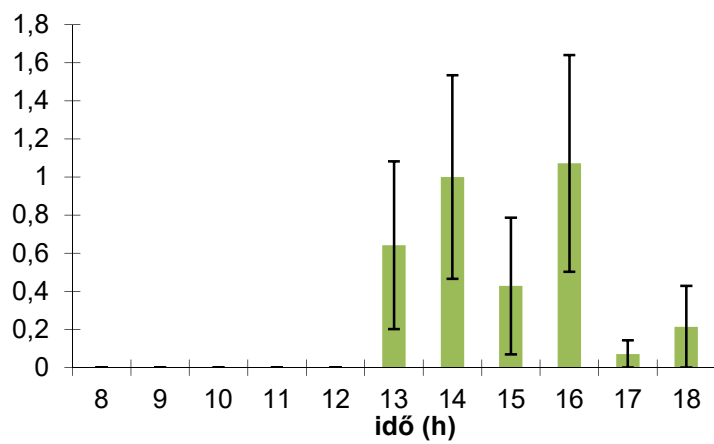
39. ábra A *N. rustica* óránkénti átlagos portokfelynyílása (db), 2005. 07. 18.



40. ábra A *N. rustica* óránkénti átlagos nektártermelése (µl), 2005. 07. 22.



41. ábra A *N. rustica* által termelt nektár óránkénti átlagos refrakciója (%), 2005. 07.22.

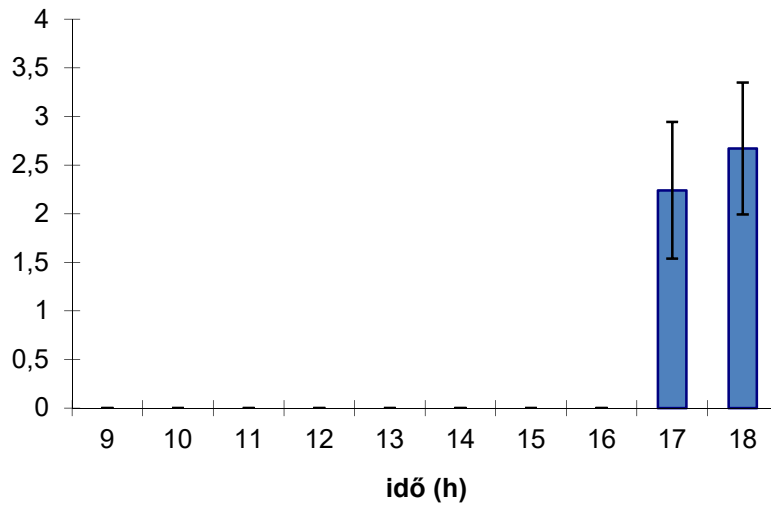


42. ábra A *N. rustica* óránkénti átlagos portokfelynyílása (db), 2005. 07. 22.

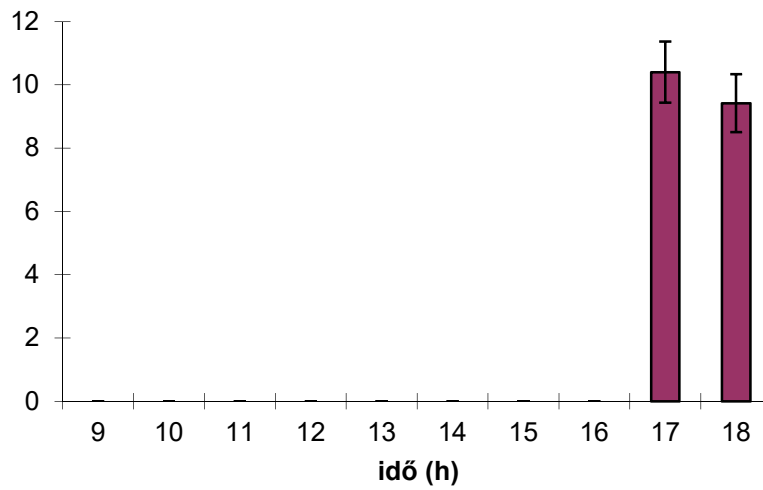
5.6.5. A *Nicotiana tabacum* nektárszekréciós dinamikája

Mind nappal, mind éjszaka végeztünk méréseket a növényeken, a nektár-mintavételeket az egyes vizsgálatok során különböző időközönként hajtottuk végre. A piros virágú (*N. tabacum* var. *purpurea*) egyedek mérési adatait külön táblázatokba foglaltuk össze.

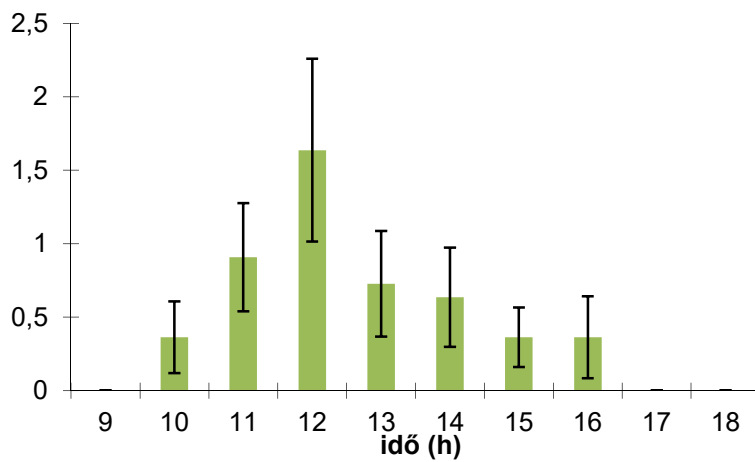
A 14. és 15. táblázat (ld. Melléklet) mutatja azokat a mérési adatokat, amelyeket a *N. tabacum* (csak rózsaszín virágú egyedek) esetében kaptunk nappal, óránkénti mintavételezéssel 8 és 18 óra között. Mindkettő alkalommal a méréseket kizárólag bimbó állapotú virágokkal indítottuk. Három növényt választottunk ki a vizsgálatokra, minden növényről 5 virágot. A portokok felnyílása 17 órára teljesen befejeződött (45. és 48. ábrák), és csak ekkor indult meg a nektár szekréciója (43. és 46. ábra). Csak azok a virágok termeltek nektárt, amelyekben már mindegyik portok felnyílt (öreg virágfázis) és kizárólag alkonyatkor (17-18 óra táján). Mindkét mintavételi napon csak 17 és 18 órakor lehetett mérni refrakciót (összefüggésben a nektártermeléssel) (44. és 47. ábra). A bibe nem exponált helyzetű, szekréciója feslő bimbó stádiumban indult meg és a vizsgálatok végéig megfigyelhető volt, amikor a stigma felszíne már teljesen be barnult. A virágnyílás mind nappal mind pedig éjszaka végbemegy, folyamatosan nyílnak ki azok a virágok, melyekben már mind az 5 portok felhasadt. A *N. tabacum* sphingofil+chiropterofil megporzású növény (Cocucci és Galetto 1992). Természetes megporzók nem találhatóak a vizsgálati területen (Magyarország), hiányukban a házi méh (*Apis mellifera*, Hymenoptera-Apidae), más kisebb hártványasszárnyúak, kétszárnyúak végzik el a pollinációt, de ezeket is csak kis számban figyeltük meg a virágokon (összesen kb. 10 egyedet, mindkettő vizsgálatot beleértve). Ezeken kívül megfigyelhető volt 1 példány kék fadongó (*Xylocopa violacea*, Hymenoptera-Apidae) nektárrabló tevékenysége, amint erős, háromszög alakú szájszervével átszúrja a virágtakarót a magház tájékán és elfogyasztja a nektárt. Galetto és Bernardello (1993) is megfigyelte *Xylocopa* fajok nektárrablását a *Nicotiana glauca* pártájának bázisánál.



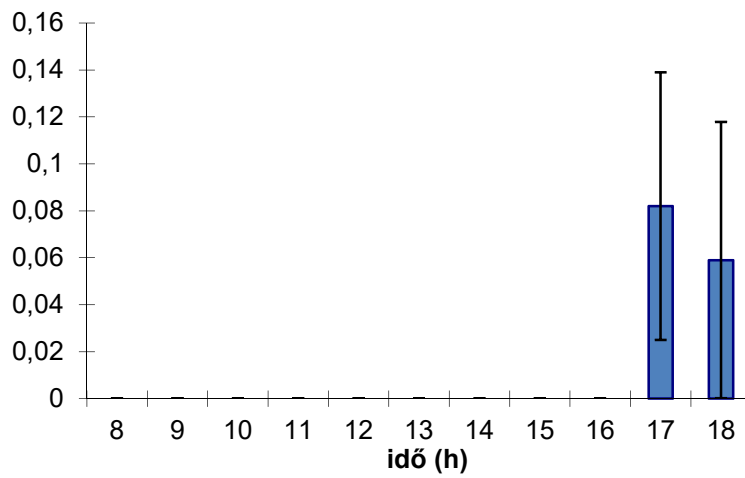
43. ábra A *N. tabacum* óránkénti átlagos nektártermelése (µl), 2005. 08. 31.



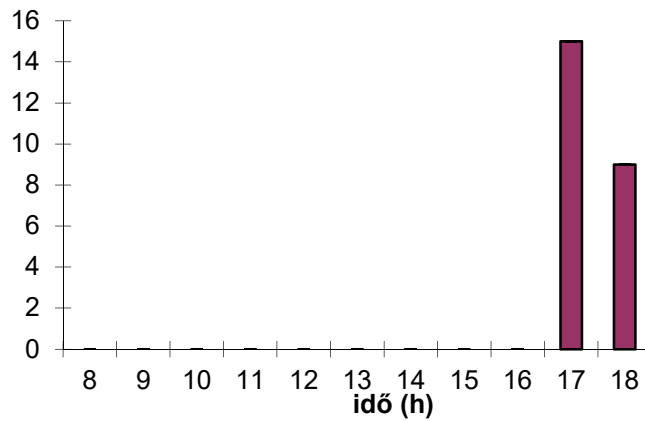
44. ábra A *N. tabacum* által termelt nektár óránkénti átlagos refrakciója (%), 2005. 08. 31.



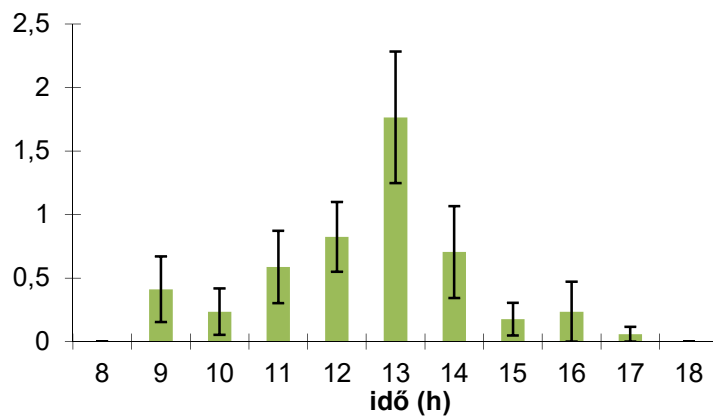
45. ábra A *N. tabacum* óránkénti átlagos portokfelnnyílása (db), 2005. 08. 31.



46. ábra A *N. tabacum* óránkénti átlagos nektártermelése (µl), 2005. 09. 09.



47. ábra A *N. tabacum* által termelt nektár óránkénti átlagos refrakciója (%), 2005. 09. 09.

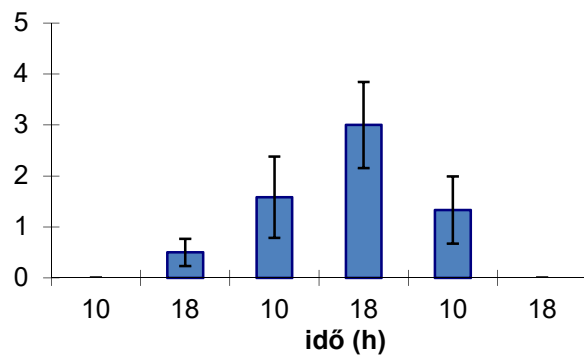


48. ábra A *N. tabacum* óránkénti átlagos portokfelynyílása (db), 2005. 09. 09.

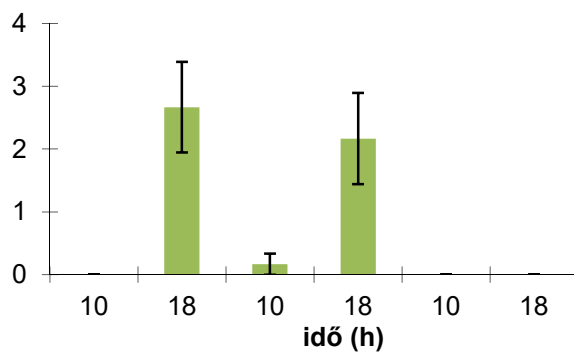
A 16. és 17. táblázatok (ld. Melléklet) a *N. tabacum* egyedeken 3 napon keresztül végzett mérések adatait mutatják be. Ezzel az volt a célunk, hogy megtudjuk, vajon mennyi ideig életképesek a virágok és meddig képesek nektár termelésére. A 3. nap végére a virágok pártája teljesen elszáradt, egyes virágok pedig le is estek a hajtásról. A rózsaszínű és a piros virágú egyedek esetében is 5 növényt választottunk ki a vizsgálatokhoz, mindegyikről 2-2 virágot. A nektárt 10 és 18 órakor távolítottuk el a virágokból minden nap. A kiinduló virágállapot minden virág esetén bimbó volt. A vizsgálatból egyértelműen kiderül, hogy a növények éjszaka is termelnek nektárt (49-52. ábrák). A bibeszekréció a 3. nap végéig kitartott. A megporzók közül csak a közönséges herelég (Eristelis tenax, Diptera-Syrphidae) volt megfigyelhető, amely pollent gyűjtött a virágokról. A 16. táblázat ugyanezt a 3 napos ritmust tárja fel a *N. tabacum* var. *purpurea* esetében. A különbség csak annyi az alapfajhoz képest, hogy a nektármennyiségek kicsivel magasabb értékeket mutatnak. Ugyanakkor mindkét taxon megegyezik abban, hogy a nektártermelés a második napon éri el a maximumát.

Miután kiderült, hogy éjszaka is jelentős mennyiségű nektár termelődik a *N. tabacum* virágaiban, kíváncsiak voltunk arra, hogy vajon milyen mintázatot mutat a nektárprodukción az éjszakai órákban (18. és 19. táblázat, ld. Melléklet). Ezt a vizsgálatot este 8 óra és reggel 6 óra között hajtottuk végre 2 óránkénti nektáreltávolítással. Kettő egyed 5-5 virágát választottuk ki. A vizsgálat kezdetén egy bimbó kivételével már az összes virágban felnyíltak a portokok, mivel a nappali mérések nyilvánvalóvá tették, hogy csak azok a virágok szekretálnak nektárt, amelyek a pollenszórás stádiumában vannak. Emiatt a portokfelnyílást már nem volt értelme számolni. A virágok este 9 órára teljesen kinyíltak. Jól látható, hogy az éjszaka során folyamatosan csökkent a nektár mennyisége mintavételről mintavételre és ezzel szimultán módon a nektár cukorkoncentrációja is (53-57. ábrák).

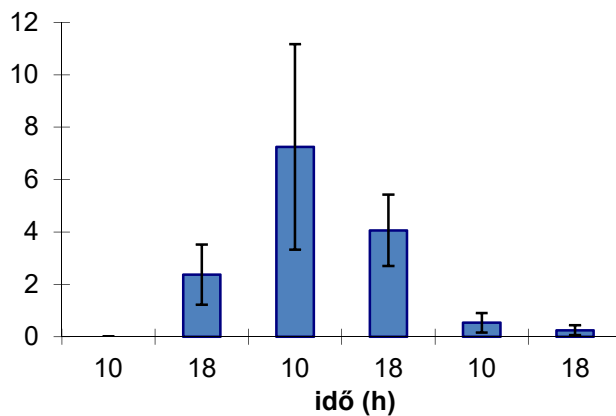
A var. *purpurea* esetében 1 tő 10 virágát mértük meg. 1 bimbó kivételével szintén kizárólag pollenszóró virágokat használtunk a mérésekhez. A piros virágú színváltozatnál is megfigyelhető a fenti tendencia azzal a különbséggel, hogy ezek a virágok nagyobb mennyiségű nektárt termeltek (18. táblázat, ld. Melléklet). A két bimbó állapotú virág egyik színváltozatnál sem termelt nektárt és egy portok sem nyílt fel bennük. A vizsgálatok során nem láttunk szekréciót a zöld bibe felszínén. Megporzó rovarokat sem láttunk az éjszaka folyamán.



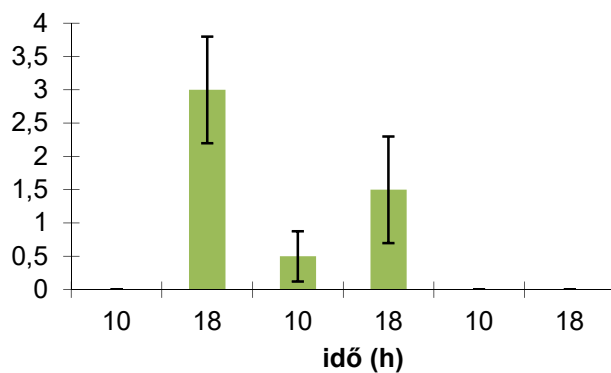
49. ábra A *N. tabacum* átlagos nektártermelése (μ l), 2006. 08. 14.- 08. 16.



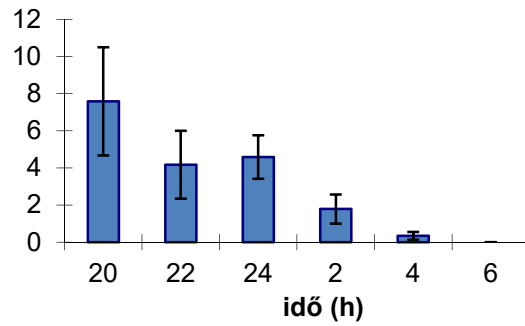
50. ábra A *N. tabacum* átlagos portokfelynyílása (db), 2006. 08. 14.- 08. 16.



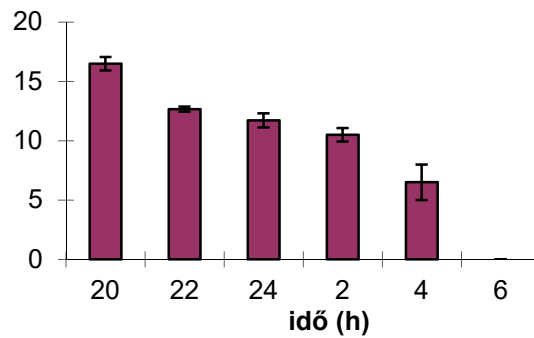
51. ábra A *N. tabacum* var. *purpurea* átlagos nektártermelése (μ l), 2006. 08. 14.- 08. 16.



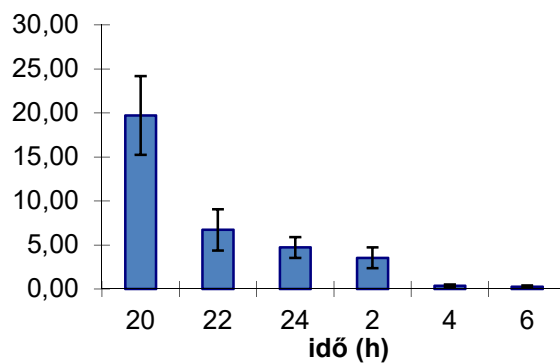
52. ábra A *N. tabacum* var. *purpurea* átlagos portokfelynyílása (db), 2006. 08. 14.- 08. 16.



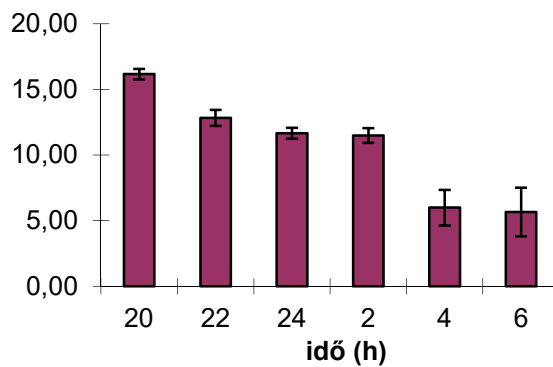
53. ábra A *N. tabacum* 2 óránkénti átlagos nektártermelése (µl), 2006. 07. 26-27.



54. ábra A *N. tabacum* által termelt nektár átlagos refrakciója (%), 2006. 07. 26.- 27.



55. ábra A *N. tabacum* var. *purpurea* 2 óránkénti átlagos nektártermelése (µl), 2006. 07. 26.- 27.



56. ábra A *N. tabacum* var. *purpurea* által termelt nektár átlagos refrakciója (%), 2006. 07. 26.- 27.

5.6.6. Kapcsolat a nektár térfogata és a portokfelnyílás között

A *N. rustica* esetében nagyon erős pozitív lineáris korreláció figyelhető meg az adott órában mért nektártérfogat és az ebben az órában felnyílt portokok száma között ($r=0.958$, $P<0.1$; $r=0.984$, $P<0.05$). A *C. × newellii* vonatkozásában egymásnak ellentmondó eredmények születtek ($r=-0.494$, $P<0.2$; $r=0.829$, $P<0.05$), úgyszintén a *H. niger*-nél ($r=0.454$, $P<0.05$; $r=-0.37$, $P<0.5$), valamint nem lehetett kimutatni lineáris regressziót a *L. barbarum*-nál ($r=-0.045$, $P<0.4$; $r=0.167$, $P<0.3$). A *L. barbarum*-nál és a *H. niger*-nél megfigyelhető az a jelenség, hogy a virágokban az óránkénti nektáreltávolítások után fokozatosan csökken a nektár mennyisége.

5.6.7. Összefüggés a nektár térfogata és refrakciója között

Három növényfaj esetében laza vagy közepesen erős lineáris pozitív korrelációt találtunk a nektár térfogata és a hozzá tartozó cukorkoncentráció (refrakció) között: *L. barbarum* ($r=0.469$, $P<0.05$; $r=0.58$, $P<0.05$, exponenciális összefüggésben az r értéke 0.872), *H. niger* ($r=0.544$, $P<0.05$; $r=0.682$, $P<0.05$), *N. rustica* ($r=0.573$, $P<0.05$; $r=0.392$, $P<0.05$, exponenciálisan az r együttható értéke 0.64). A *C. × newellii* tekintetében csak a második mérésorozat adataiból (10. táblázat, ld. Melléklet) lehetett pozitív lineáris korrelációt kimutatni a nektártermelés és a refrakció között ($r=0.664$, $P<0.05$), az első vizsgálat (9. táblázat, ld. Melléklet) során nem ($r=0.223$, $P<0.05$).

5.6.8. Az egyes virágállapotok szerepe a nektártermelésben

Az eredeti mérésorok adatainak részletes elemzésével megállapítható, hogy melyek azok a virágstádiumok, amelyek szerepet játszanak a nektárszekrécióban.

A *L. barbarum* (93-94. ábrák, ld. Melléklet) esetén mind a 4 virágállapot szekretál nektárt eltérő mennyiségben, dominánsan a fésző bimbó és a fiatal virágok, tehát azok a virágfázisok, amelyekben még nem indult meg a portokok felnyílása. A 95-96. ábrákból (ld. Melléklet) egyértelműen kivehető, hogy a bimbófázisú virágok csak a *H. niger*-nél vállalnak kis szerepet a nektártermelésben. A *H. niger* és a *C. × newellii* (97-98. ábrák, ld. Melléklet) esetében vizsgálatonként eltérő mértékben produkáltak nektárt az egyes virágállapotok. A legmarkánsabb következtetést a *N. rustica* (99. és 100. ábra, ld. Melléklet) és a *N. tabacum* (101. és 102. ábrák, ld. Melléklet) vonatkozásában lehet leírni, ugyanis ezen fajoknál csak a

pollenzórás fázisában lévő illetve az idős (mind az 5 portok felnyílt) virágok szekretálnak nektárt, amit egyértelműen alátámasztanak a lineáris korrelációs együttható értékei is (lásd feljebb), mivel a portokfelnyílás és a nektártermelés között nagyon erős egyenes arányosság áll fenn. Tehát a legnagyobb különbség abban fedezhető fel a *Nicotiana* és a másik 3 nemzetség között, hogy az előbbinél a nektártermelés csak a portokfelnyílással indul meg, míg a másik 3 taxonnál már a pollenzórás előtt megkezdődik.

6. Eredmények megvitatása

6.1. Solanaceae fajok nektáriumának összehasonlító anatómiája

A Solanaceae család más szerzők által bemutatott taxonjaira (Darók 1984, Cocucci és Galetto 1992, Bernardello et al. 2000, Rodriguez 2000, Torres et al. 2013) és az általunk vizsgált fajokra is a magház alapi részét körülölelő, gyűrű alakú nektárium jellemző. A mirigy az *Atropa*, *Brugmansia*, *Cestrum*, *Datura*, *Hyoscyamus*, *Nicandra*, *Nicotiana* nemzetségekben automorf, míg a vizsgált *Lycium*, *Physalis* és *Withania* fajok esetében az epimorf nektárium jellemző. A nektár felszínre kerülését biztosító sztómák jelenlétét leírták a *Datura*, *Nicandra* és *Nicotiana* fajoknál (Darók 1984, Cocucci és Galetto 1992, Rodriguez 2000, Farkas et al. 2006), és mi is megfigyeltük őket a *B. suaveolens* és *D. stramonium* esetében. Más taxonoknál azonban (pl. *Cestrum*, *Lycium*, *Physalis*, *Withania*) nem voltak láthatóak nektárkiválasztó sztómák az epidermiszsejtek között, és erre vonatkozóan nem találtunk utalásokat a szakirodalomban sem. Az epidermiszsejtek alatt a legtöbb vizsgált taxonnál jól elkülöníthető a glanduláris szövet és a nektáriumparenchima, azonban a *Cestrum*, *Hyoscyamus*, *Lycium* és *Physalis* fajoknál a fenti két szövettípus sejtjei gyakran keverednek egymással.

Elsőként mutattuk be a *B. suaveolens*, két *Cestrum* faj, a *P. alkekengi* és *W. somnifera* nektáriumának anatómiáját. A *Brugmansia* és a *Cestrum* nemzetség képviselőinek nektármirigyéről egyáltalán nem találtunk adatokat a szakirodalomban. A *Physalis* nemzetségből a *P. peruviana* magházat körülölelő nektáriumáról Vogel (1998) leírta, hogy a kiválasztott nektár öt különböző szakaszon gyűlik össze a magház körül, és a nektár rejtve marad a felette elhelyezkedő fedőszőröknek köszönhetően. A *Withania* nemzetségből a *W. ashwagandha* nektáriumára találunk rövid utalást Mir et al. (2013) munkájában, miszerint a mirigy a magház alapjánál található. Azonban a nektárium anatómiáját a fenti szerzők nem írták le részletesen az általuk vizsgált *Physalis* ill. *Withania* fajoknál, így saját eredményeink közül kiemelendő, hogy ezeknél a taxonoknál a mirigy glanduláris szövete és parenchimája nem különül el egymástól élesen, jól kivehető sejtrétegek formájában, hanem vegyesen fordulnak elő a kisebb, sötétre festődő glanduláris sejtek és a nagyobb, kevésbé denz parenchimatikus sejtek. Az *A. bella-donna* esetében is azt figyeltük meg, hogy a glanduláris szövet fokozatosan megy át az alatta lévő parenchima szövetébe. Erről a jelenségről korábban már Radtke (1926) is beszámolt, aki az epidermiszsejtek között előforduló nektárkiválasztó sztómákra is felhívta a figyelmet.

Különböző *Datura* fajok nektármirigyének morfológiai és anatómiai jellemzésére vonatkozóan korábbi adatok is rendelkezésünkre álltak (Darók 1984, Farkas et al. 2006). Darók (1984) a *D. innoxia* esetében számolt be többsejtű trichómák jelenlétéről, melyek szerinte meggátolják a kiválasztott nektárnak az elfolyását a mirigy felszínéről. Hasonló trichómákat mi is megfigyeltünk a *D. stramonium* nektáriumának középső és csúcsi szakaszán. A szekrétum elfolyásának megakadályozása mellett ezek a szörképletek maguk is részt vehetnek a nektár szekréciójában, vagy hozzájárulhatnak a növényt esetlegesen elfogyasztó rovarokkal szembeni védelemhez is, ahogyan ezt a *D. wrightii* levelén található glanduláris trichómákról leírták (Hare és Elle 2002). Saját megfigyeléseinkhez hasonlóan Darók (1984) és Farkas et al. (2006, 2011) is leírta, hogy a nektáriumparenchima idioblasztjaiban kalcium-oxalát kristályhomok található. A Darók (1984) által jellemzett *D. innoxia* mirigyéhez hasonlóan az általunk bemutatott *D. stramonium* nektáriumunk is fa- és hánccselemekkel egyaránt ellátott.

A *H. niger* nektáriumáról korábban Darók (1984) közölt adatokat, melyek összhangban állnak saját anatómiai vizsgálataink eredményével, miszerint a mirigy színe alapján könnyen elkülöníthető a magház falától, ugyanakkor szövettanilag kevésbé különül el, inkább epimorf jellegű. A kevés sejtsorból felépülő nektárium glanduláris szövete csupán 4-7 sejtsoros. Darók leírásához hasonlóan mi sem figyeltünk meg sztómákat és nyalábokat a mirigyben.

A *L. barbarum* nektáriumát illetően szintén hasonlóak saját megfigyeléseink Darók (1984) leírásához, miszerint ennél a fajnál is epimorf típusú a mirigy, az epidermiszen sztómák nincsenek, és szállítónyalábok sem futnak a mirigyhez.

A *Nicandra physalodes* cirkuláris nektáriumáról részletesebb jellemzést adott Rodriguez (2000), akinek – saját vizsgálatainkkal ellentétben – sikerült sztómákat is megfigyelnie a nektáriumepidermiszen. Megfigyelte, hogy 40 ± 5 sztóma kizárólag a nektárium bazális részén helyezkedik el. Rodriguez (2000) szerint a szekréciós szövet 18-22 sejtrétegű, ezzel szemben mi kevesebb, kb. 10 glanduláris sejtsort és 5-8 parenchima sejtsort számoltunk meg. Saját preparátumainkon szállítónyalábokat nem figyeltünk meg, Rodriguez (2000) viszont beszámolt öt dorzális és számos laterális szállítónyalábról, melyek a nektáriumhoz futnak.

A *Nicotiana glauca* nektáriumáról adott nagyon részletes hisztológiai és citológiai leírást Cocucci és Galetto (1992), akiknek – saját megfigyeléseinkkel ellentétben – sikerült sztómákat megfigyelniük a nektárium felületén. Saját vizsgálatainkkal összhangban megállapították, hogy a nektáriumepidermisz vékony, az epidermiszsejtek téglalap alakúak

vagy izodiametrikusak. Cocucci és Galetto (1992) leírásából az is kiderül, hogy a nektárium epidermiszsejtjei nagy vakuólumokat tartalmaznak, vékony kutikularéteg fedi őket, és több tulajdonságukban különböznek a magház-epidermiszt alkotó sejtektől. Saját megfigyeléseinkhez hasonlóan a fenti szerzők is leírták, hogy a szekréciót végző glanduláris szöveti sejtek elegyesen fordulnak elő a nektáriumparenchima poligonális sejtjeivel. A glanduláris szövetben kevés intercelluláris teret figyeltek meg, a glanduláris sejtek citoplazmája jól festődő és 2-3 nagy vakuólumot tartalmaznak váltakozva kisebb méretűekkel. Leírták azt is, hogy azokban a glanduláris szöveti sejtekben, amelyek szomszédosak a parenchimatikus sejtekkel, feltűnően nagy sejtmagok vannak. A fenti szerzőkkel összhangban mi is megfigyeltük a nektárium irányába futó szállítónyalábokat, melyek nem hatolnak be a mirigy szöveti állományába.

A *N. rustica* florális nektáriumának epidermiszén Darók (1984) sztómák előfordulását figyelte meg. Megállapította, hogy az epidermisz mindig sztomatizált, gyakori az ikersztómák előfordulása. A gázcsereenyíltások nagyok, nyitott, valódi nektársztómák. A fenti szerzőhöz hasonlóan mi is azt tapasztaltuk, hogy a glanduláris szövet terjedelmes, kb. 20 sejtornyis, sejtjei a felülettel párhuzamos sorokba rendeződtek. Darók megfigyeléseivel összhangban mi sem figyeltünk meg a mirigyhez futó nyalábot.

Saját megfigyeléseink összhangban állnak Darók (1984) leírásával, miszerint a *N. tabacum* nektárium automorf, erőteljesen kiemelkedő. A fenti jellemzőket kiegészítette azzal, hogy a mirigy felső pereme hullámos, a termőlevelek összenövési vonalára felfutó, az epidermisz pedig erősen mamillázott.

Az említett florális nektáriumok topográfiája és morfológiai jellemzői relevánsak a megporzás szempontjából is, hiszen a mélyebben elhelyezkedő és nagyobb felülettel rendelkező nektáriumok nagyobb mennyiségű és – ami még fontosabb – kiszámíthatóbb nektárforrást biztosítanak a megporzók számára. Ezeket az összefüggéseket szeretné feltárni a következő, 6.2. alfejezet.

6.2. A megporzás módjának kapcsolata a nektárium és a nektár kvantitatív jellemzőivel

6.2.1. A virág- és nektárjellemzők kapcsolata a megporzók típusával

Vizsgálataink rámutattak, hogy a tanulmányozott Solanaceae fajok legtöbb nektárjellemzője nagy szórásértékekkel rendelkezik még fajon belül is. Ezt figyelembe kell

venni minden megporzásbiológiai vizsgálat során, úgy az adatok gyűjtésekor, mint a kiértékelés során.

Elemzésünk alapján a méhek és a legyek által beporzott Solanaceae fajok pártacsövei rövidebbek, florális nektáriumai pedig kisebbek voltak, mint a lepkék és madarak által beporzott fajoké. Ez azzal magyarázható, hogy a megporzók táplálkozása és a megporzási folyamat egyaránt hatékonyabb, amennyiben jó morfológiai egyezés áll fenn a proboscis és a pártacsó között (Dohzono et al. 2011, Haverkamp et al. 2016). A viráglátogató állatok a nektárt felvehetik kapilláris adhézióval vagy olyan módon, hogy felszívják a virágból, esetleg a kettő kombinációjával (Krenn et al. 2005). A hosszabb nyelvvel rendelkező állatok képtelenek felszívni a töményebb nektárt (Krenn et al. 2005, Willmer 2011), mivel a koncentrált cukoroldat túl ragadós és viszkózus ahhoz, hogy egy vékony, hosszú csőben fel tudjon emelkedni: a 60%-os cukoroldat kb. 28-szor viszkózusabb, mint egy 20%-os cukoroldat. Minden egyes nyelvtípushoz- és hosszúsághoz meg lehet határozni egy optimális koncentrációt, amely biztosítja a nektárfogyasztó állat számára szükséges kalóriamennyiséget. Alacsony nektárcukor-koncentrációk esetén a limitáló tényező a nektár alacsony energiataralma, a magasabb cukorkoncentrációt pedig a viszkozitás korlátozza be (Krenn et al. 2005). Kim et al. (2011) számos nektárfogyasztó állatcsoportot vizsgálva szintén megállapította, hogy az *Apis* és *Bombus* méhfajok számára az optimális nektárcukor-koncentráció 10-15 %-kal magasabb, mint a nektárfogyasztó lepkéknél és madaraknál, ami az eltérő táplálkozási mechanizmusuknak köszönhető. Saját vizsgálatunkban a hosszú nyelv - híg nektár hipotézis igaznak bizonyult a méhek és legyek által megporzott taxonok csoportjában, mivel ebben a megporzási csoportban a virágok hossza fordítottan arányos volt a nektár cukorkoncentrációjával.

Korábban számos szerző leírta, hogy a különböző pollinátorok más-más nektárjellemzőket részesítenek előnyben, különös tekintettel a nektár cukorösszetételére (pl. Baker és Baker 1979, 1990). Újabban viszont több kutató megkérdőjelezte a fentiek érvényességét, mivel számos olyan megporzó faj és csoport ismert, amelyek sok különböző típusú virágot látogatnak (Ollerton 1996, Waser et al. 1996, Waser 1998). Saját vizsgálatunkban nem találtunk szignifikáns eltéréseket a különböző megporzók által látogatott fajok nektárjának cukorösszetételében, amennyiben az összes, ugyanabba a pollinációs csoportba tartozó fajt együtt elemeztük. Hasonlóképpen, Galetto és Bernardello (2004) is arról számolt be, hogy az *Ipomoea* fajok (Convolvulaceae) esetében a nektár kémiai összetétele nem állt összefüggésben a megporzók típusával. Ugyanakkor, saját

elemzésünk során arra jutottunk, hogy amennyiben az egyes növényfajokat külön kezeljük, a melittofil fajoknál a nektárban nagyobb a hexózok aránya a szacharózához képest.

Néhány faj esetében a florális nektár cukorösszetétele nem mondható konzervatív tulajdonságnak. A Solanaceae családon belül jellemző, hogy a kolibrik és szenderek által megporzott fajok szacharózban gazdag nektárral rendelkeznek (Hainsworth és Wolf 1976, Stiles 1976, Gottsberger et al. 1984, Kaczorowski et al. 2005). Ilyen a *B. suaveolens*, *C. × newellii*, *N. tabacum* és *N. alata*. Ugyanakkor a *N. tabacum* esetében leírtak már hexózokban gazdag illetve hexóz-domináns nektárt is, ami a denevérek által látogatott virágokra jellemző (Baker és Baker 1979, Voss et al. 1980). Saját elemzéseink alapján a sphingofil *D. stramonium* és *C. parqui* fajok nektárja hexóz-gazdag, ami ellentmond azon korábbi megfigyeléseknek, miszerint a Lepidoptera fajok által megporzott növényfajok szacharózban gazdag nektárt termelnek (pl. Baker és Baker 1990). Ez az ellentmondás feloldható azzal, hogy más rokon fajoknál, így pl. a *Lycium cestroides* Schlecht. (ornitofil+sphingofil, Bernardello 1983) esetében is beszámoltak arról, hogy a nektár cukorösszetétele igen változékony lehet, így egyaránt előfordulhat hexóz-domináns és szacharózban gazdag nektár (Bernardello 1986, Galetto és Bernardello 1996). A melittofil növények még komplexebb képet mutatnak a nektár cukoraránya tekintetében (Percival 1961, Baker és Baker 1979).

6.2.2. A virág- és nektárjellemezők összefüggései

Statisztikai elemzéseink alapján a pártacsó hossza szoros összefüggést mutat a nektárium területével, és így a nektár térfogatával és cukorkoncentrációjával. Az általunk tanulmányozott Solanaceae fajok esetében a hosszabb virágú taxonok nektáriumuk is nagyobb volt; a nagyobb mirigyméret pedig nagyobb nektártérfogattal járt együtt. A vizsgálatunkba bevont fajokra igaz volt az az összefüggés is, hogy nagyobb nektáriumfelület esetén nagyobb a nektár térfogata, azonban ha az irodalmi adatokat is figyelembe vettük az elemzés során, ez a kapcsolat már nem állt fenn. Arra a következtetésre jutottunk, hogy az irodalomban leggyakrabban bemutatott kvantitatív nektáriumjellemezők (terület, szélesség, felület és térfogat) közül a nektárium területe az a paraméter, ami leginkább összefüggésbe hozható a kiválasztott nektár térfogatával. Ezek alapján a Solanaceae fajoknál a nektárium területe tekinthető a várható nektártérfogat legjobb indikátorának, feltételezve, hogy a környezeti körülmények optimálisak a nektárszekréció szempontjából. Hasonló következtetésre

jutottak más növénycsaládok, így pl. a Brassicaceae és Convolvulaceae képviselőinek vizsgálatakor (Stanton és Preston 1988, Galetto és Bernardello 2004).

Másik fontos megfigyelésünk volt, hogy a nektár koncentrációja csökkent a virág hosszának növekedésével, de csupán 2 cm-es hosszúságig, amennyiben figyelembe vettük az összes megporzási csoportba tartozó növényfajt. A méhek és legyek által megporzott fajok csoportjában a hosszúság értékétől függetlenül érvényes volt az összefüggés, miszerint minél hosszabb a virág, annál hígabb a nektár; azonban a többi megporzási csoportban nem állt fenn ez a kapcsolat. Ugyanakkor, több korábbi tanulmány is beszámolt a virág hosszának és a nektárjellemzőknek az összefüggéseiről különböző megporzó típusok esetén (Galetto et al. 1998, Galetto és Bernardello 2004, Kaczorowski et al. 2005). A *Nicotiana* genuszban – melynek képviselőit rendszerint lepkék és madarak porozzák be – a nektár térfogata pozitív, míg koncentrációja negatív korrelációt mutatott a pártahosszal (Kaczorowski et al. 2005). Az *Ipomoea* fajoknál (Convolvulaceae) a virág hossza korrelált a nektárium méretével és a szekretált nektár össztérfogatával, ami arra utal, hogy ezeknél a fajoknál a virág szerkezete fontos szerepet játszhat a nektár jellemzőinek meghatározásában (Galetto és Bernardello 2004).

A fenti trendeknek két lehetséges magyarázatát tudjuk nyújtani. Az egyik szerint a nagyobb virágban azért van nagyobb nektárium és azért termel több, de hígabb nektárt, mert a pollinátoroknak erre van szüksége, és így ezt részesítik előnyben. A másik lehetséges magyarázat az, hogy a nagyobb virág jobban vonzza a beporzókat, és ezekben a virágokban több hely jut a nektáriumnak, ami így nagyobb nektártérfogat kiválasztására képes.

Az általunk vizsgált 13 Solanaceae fajban a nektár térfogatának növekedése együtt járt a cukorkoncentráció csökkenésével. Hasonló összefüggésről számoltak be számos korábbi tanulmányban (pl. Plowright 1987, Galetto és Bernardello 2004, Cruz-Neto et al. 2015). Ugyanakkor, ez az összefüggés nem áll fent valamennyi növényfaj esetében, még a Solanaceae családon belül sem. Ezt támasztotta alá statisztikai elemzésünk, melynek során saját adatainkon kívül irodalmi adatokat is bevontunk az értékelésbe, és ebben az esetben nem volt érvényes a fenti összefüggés.

A nagy fajon belüli szórásértékek miatt nem találtunk összefüggéseket a nektár cukorösszetétele (glükóz, fruktóz, szacharóz aránya) és egyéb virág- vagy nektártulajdonságok között; a nektár cukorkomponensei a többi vizsgált változóval csak sztochasztikus kapcsolatban állnak. Ez megerősíti, hogy a nektárcukor összetétel átlagokkal nem lehet jól jellemezni egy adott pollinátor által beporzott fajcsoportot, mert elmossa a varianciákat, ami pedig fontos tényező (Willmer 2011).

Összességében azt a következtetést vonhatjuk le, hogy a nagy, családon és fajon belüli szórásértékek ellenére számos különbség mutatható ki az eltérő pollinátorok által beporzott növények virág- és nektárjellemezői között, továbbá lineáris modellekben szignifikáns összefüggések írhatóak le a fenti jellemzők és a megporzócsoportok között. Az adatsorok nagyfokú varianciája arra hívja fel a figyelmet, hogy az átlagértékek nem minden esetben alkalmasak adott növényfaj virág- és nektárjellemezőinek bemutatására. Elemzéseink arra is rámutatnak, hogy a jelentős szórásértékek akár jobban befolyásolhatják a megporzók preferenciáit, mint pl. a nektárcukrok aránya, mivel egyes pollinátorok előnyben részesítik a kiszámíthatóbb nektárforrásokat, melyek tulajdonságai kevésbé változékonyak.

6.3. A florális nektár fehérjetartalma és mintázata

A Solanaceae családba tartozó taxonok körében elsőként detektáltunk fehérjét a *Brugmansia suaveolens*, *Cestrum × newellii*, *Lycium barbarum* és *Nicotiana rustica* florális nektárjában. A nektár fehérjetartalmára vonatkozóan a *C. purpureum*, *Datura aurea*, valamint *N. attenuata* és *N. tabacum* fajokról közöltek korábban adatokat (Bezzi et al. 2010, Zha et al. 2012), melyek hasonló nagyságrendűek (sorrendben: 25,7; 20,5; 47,0 és 42,2 µg/mL), mint az általunk mért koncentrációk.

A *Nicotiana* taxonok közül a *N. rustica* nektárjának fehérjekoncentrációja nagyobb volt az általunk vizsgált másik két dohány fajhoz képest (1. táblázat) és a mások által tanulmányozott *Nicotiana* fajokhoz képest is (Carter et al. 1999, Bezzi et al. 2010, Zha et al. 2012). A *N. langsdorffii* × *N. sanderae* var. *L×S8* díszdohány nektárjában az öt fő protein (Nectarin 1-5) koncentrációja elérheti a 240-250 µg/mL-t, ami hozzávetőlegesen a teljes fehérjekoncentrációnak felel meg (Carter et al. 1999, 2000, Thornburg et al. 2003). Ez a koncentráció közelebb áll az általunk a *N. rustica* fajnál mért koncentrációhoz (265,5 µg/mL), mint a *N. alata* fajéhoz (84,5 µg/mL), annak ellenére, hogy a *N. × sanderae* a *N. alata* és *N. forgetiana* hibridje.

A fehérjemintázat tekintetében a tanulmányozott Solanaceae fajok közül a *Nicotiana* fajoknál figyelhető meg a legtöbb azonosság, ami taxonómiai közelségükkel magyarázható. Ugyanakkor, a *Nicotiana* genusz fehérjemintázata jelentősen eltér a másik három általunk vizsgált fajától.

Carter és Thornburg (2000) tanulmánya alapján a *Brugmansia × candida* nektárjában jelen van a szuperoxid dizmutáz aktivitást mutató Nectarin I (NEC1) fehérje. A hőkezelés nélkül megfuttatott nektár esetében a NEC1 fehérjét 29 kDa-os monomer és 165 kDa-os

oligomer formában figyelték meg. Saját vizsgálatunk során a *B. × candida* esetében csak egy 29 kDa-os fehérjesávot figyeltünk meg, ami nagy valószínűséggel megfeleltethető a NEC1 fehérjének (14. ábra). Carter és Thornburg (2000) a *N. alata*-t is NEC1-pozitív fajként jellemezték, és ezt saját vizsgálataink is megerősítették: a legfelső (165 kDa) sáv (14. ábra) megfeleltethető a NEC1 oligomer formájának. A vizsgálatunkba bevont *Nicotiana* fajok többi fehérje sávja is megfeleltethető különböző Nectarin fehérjéknek. A *N. alata* és *N. rustica* fajoknál látható erőteljesebb, 60 kDa-os sáv a Nectarin IV (NEC4) fehérje, mely poligalakturonáz inhibitor szerepet tölt be (Saqlan Naqvi et al. 2005) és a 61-65 kDa-os, glükóz-oxidáz aktivitású Nectarin V (NEC5) fehérje tandemje (Carter és Thornburg 2004). A *N. rustica*-nál halványan megjelenő 40 kDa-os fehérjesáv a Nectarin III (NEC3) proteinnel azonosítható, mely bifunkcionális monodehidro-aszcorbát reduktáz illetve monohidrogén-karbonát anhidráz aktivitással rendelkezik (Carter és Thornburg 2004). A 35 kDa-os fehérje a Nectarin II (NEC2), mely a NEC3 bomlástermékének tekinthető.

Hillwig et al. (2010) a *N. tabacum* cv. *Xanthi* nektárprotein-profiljának SDS-PAGE vizsgálatakor a miénkhez hasonló mintázatot kapott, a NEC4/NEC5 doubletlet ők is ki tudták mutatni, ugyanakkor az ő gélképükön a NEC1 is megjelent. Továbbá detektáltak a nektárban ribonukleázokat és dezoxiribonukleázokat is, amelyek meggátolják a mikrobák szaporodását a florális nektárban és így szerepet játszanak a nektár és a termőtáj antimikrobiális védelmében. Zha et al. (2012) a *N. tabacum* florális nektárjában 6 Nectarin fehérjét különített el SDS-PAGE-val. Ezek közül a 40,013 kDa molekulásúlyú protein alfa-galaktozidáz aktivitást mutatott.

Zha et al. (2012) a *Cestrum purpureum* nektárját is alávetették galaktozidáz enzimaktivitás tesztnek és pozitív eredményt kaptak. A *C. x 'Newellii'* esetében is érdemes lenne egy ilyen próbát elvégezni.

Mint az a fentiekből is látható, a florális nektár bővelkedik különböző enzimfunkciójú proteinekben. Hillwig et al. (2010, 2011) a *Petunia hybrida* nektárjában a mikrobiális kolonizációt megakadályozó ribonukleázokat, dezoxiribonukleázokat, peroxidázt, endokitinázt, egy feltételezett fruktokinázt, a *N. langsdorffii* × *N. sanderae* var. *L×S8* nektárjában ribonukleázokat, peroxidázt és kitinázt azonosítottak. Az utóbb említett enzimekre érdemes lenne leosztani a jelen tanulmányban tárgyalt növények florális nektárját is.

6.4.A florális nektár alkaloidtartalma

A *Brugmansia suaveolens*, *Datura stramonium*, *Lycium barbarum*, *Hyoscyamus niger*, *Nicotiana alata* és *N. rustica* nektárjában elsőként sikerült alkaloidokat detektálnunk. A Solanaceae család vonatkozásában kevés irodalmi adatot találtunk a nektáralkaloidok mennyiségét illetően. Detzel és Wink (1993) a sárga virágú *B. aurea* esetében 91,7, ugyanezen faj piros virágaiban 7,34, a *N. tabacum* esetében 0,166, az *Atropa belladonna* esetében 273 µg/mL nektár-összalkaloid koncentrációkat határozott meg. A szkopolamin koncentrációja 57,04 µg/g volt a sárga virágú, és 4,57 µg/g a piros virágú *B. aurea* egyedekben. Ezekhez az értékekhez képest mi nagyobb szkopolamin koncentrációkat mértünk a *B. suaveolens* nektárjában (2. táblázat).

Boros et al. (2010) négy *Datura* faj (*D. innoxia*, *D. metel*, *D. meteloides*, *D. tatula*) florális nektárját elemezve 11,00-400,04 µg/mL szkopolamin-, valamint 0,19-37,00 µg/mL atropinkoncentrációkat mértek. Hasonló nagyságrendben, elsőként mutattuk ki a szkopolamin jelenlétét a *D. stramonium*, a *Hyoscyamus niger* és *Lycium barbarum* florális szekrétumából. Saját vizsgálataink és a korábbi adatok is rámutatnak, hogy a nektárban az alkaloidok koncentrációja tág határok között változhat, nem csak ugyanazon nemzetségen belül, de még ugyanazon faj különböző fajtái/változatai között is.

Tadmor-Melamed et al. (2004) a *N. glauca* nektárjában 0,1-0,5 µg/mL nikotin- és 0,6-5 µg/mL anabazin koncentrációt mért. Adler et al. (2006) a *N. tabacum* nektárjában $0,33 \pm 0,031$ µg/mL alkaloid (nikotin és anabazin) koncentrációt határozott meg. Bezzi et al. (2010) a *N. attenuata* nektárjában $3 \pm 0,35$ µg/mL nikotinkoncentrációt mért. Az általunk a *N. alata* és *N. rustica* nektárjában mért átlagos nikotinkoncentráció 0,79-2,5 µg/mL volt, ami vonzó és akár addiktív is lehet a mézelő méhek számára (Singaravelan et al. 2006), míg a *N. tabacum* nektárjában mért, az 5 µg/mL-t kissé meghaladó nikotinkoncentrációnak már riasztó (averzív) hatása lehet. Köhler et al. (2012) tanulmánya szerint a méhek dolgozói, sőt lárvái is tolerálni tudják a természetben előforduló nikotinkoncentrációkat (0,1-5 µg/mL), anélkül, hogy károsan befolyásolná a fejlődésüket illetve túlélésüket. Beszámoltak arról is, hogy a 4,8 µg/mL alatti nikotinkoncentráció nem riasztotta el a méheket. A házi méhek fiziológiai plaszticitást mutatnak detoxifikáló enzimeik révén a peszticidekkel és a speciális növényi metabolitokkal szemben (Terriere és Yu 1974, Smirle és Winston 1988). Azonban a túl magas nikotinkoncentráció (50 µg/mL) már a lárvák kikelés utáni elpusztulását okozhatja (Singaravelan et al. 2006). A Detzel és Wink (1993) által végzett kísérletben mind a nikotin, mind a szkopolamin ED₅₀ értékét (az az alkaloidkoncentráció, ami a maximális

lehetséges hatás 50%-át váltja ki) 0,3 µg/mL-ben határozták meg, azaz a fenti vegyületek már ebben az alacsony koncentrációban is távoltarthatják a méheket az alkaloidtartalmú nektártól. Tadmor-Melamed et al. (2004) is dóziszfüggő deterrenciáról számolt be piridinvázis alkaloidok (pl. nikotin) esetén. Detzel és Wink (1993) adatait figyelembe véve, az összes általunk vizsgált nektár alkaloidkoncentrációja negatívan befolyásolná a méhek táplálkozási viselkedését; de még Singaravelan et al. (2005) adataival számolva is a három tanulmányozott *Nicotiana* faj közül legalább az egyik faj nektárjának alkaloid tartalma taszító lehet a méhek számára, így nem táplálkoznának belőle. A nektárban lévő nikotin LD₅₀ értékét (az a koncentráció, amelyik a kísérletben szereplő méhek 50 %-ának a halálát okozta) 2 µg/mL-nek határozták meg. Ennek megfelelően, saját adatainkra támaszkodva, mind a *N. rustica*, mind a *N. tabacum* nektárja mérgező lehet a méhek számára.

6.5. A nektárszekréció dinamikája és megporzásbiológiai jelentősége Solanaceae fajokban

A *L. barbarum* esetén a virágok előregedése, valamint a növekvő hőmérséklet és a csökkenő páratartalom a nektártermelés csökkenését eredményezte mindkét mintavételi napon. Galetto és Bernardello (1996) is leírta a *L. ciliatum* és *L. cestroides* esetében, hogy az öregedő virágokban a nektár térfogata csökkent a nektár reabszorpciója következtében. Saját kísérletünkben mindkét vizsgálati napon jellemző volt, hogy a legmelegebb órákban mértük a legnagyobb refrakcióértékeket. Tehát a nektár cukorkoncentrációja inkább a hőmérséklet és páratartalom értékek függvényében változott, kevésbé befolyásolta a virág kora, szemben pl. a *L. ciliatum* × *L. cestroides* hibriddel, amelynél a nektár koncentrációja folyamatosan nőtt a virág öregedésével párhuzamosan (Galetto és Bernardello 1996).

A *H. nigernél* hasonló tendencia figyelhető meg, mint az előző fajnál, azzal a különbséggel, hogy a refrakció nem mutatott összefüggést a hőmérséklet és páratartalom adatokkal.

A *C. × newellii* nektárszekréciós dinamikájában voltak különbségek a két mintavételi nap tekintetében. Az egyik legfontosabb különbség, hogy a 2. vizsgálati napon kisebb nektármennyiségeket lehetett mérni, aminek az lehet az oka, hogy a hőmérséklet az egész nap folyamán alacsonyabb volt, és ennek következtében lassabban öregedtek a virágok (lassabban nyíltak fel a portokok).

A vizsgált dohány fajok közül a *N. rustica*-nak volt a legkonzekvensebb nektárszekréciós mintázata, mivel a virágok csak a déli ill. délutáni órákban kezdtek el nektárt szekretálni.

Ennek háttérében az állhat, hogy csak akkorra nyíltak ki és jutottak a pollenszórás fázisába a virágok. A *N. tabacum* vizsgálatából egyértelműen kiderült, hogy a növények éjszaka is termelnek nektárt, amit jól magyaráz az, hogy természetes pollinátorai mind éjszakai aktivitásúak (szenderlepkék és denevérek, lásd feljebb). Voss et al. (1980) hasonló eredményre jutott a *Markea neurantha* (Solanaceae), szintén denevérporozta, epifita cserje éjszakai nektárprodukciónak vizsgálata során, mert ennél a növényenél is a kora esti órákban volt a legnagyobb a nektárszekréció intenzitása, majd éjfélkor már erősen lecsökkent a nektár mennyisége. Megállapításuk szerint a nektár hozzáférhetősége illetve a denevérek aktivitása szorosan összefügg egymással.

Galetto és Bernardello (1993) a *N. longiflora*-nál kimutatta, hogy a periodikus nektáreltávolítás gátlólag hatott a nektárprodukcóra. Szintén ők azt is megfigyelték, hogy a *N. glauca*-nál illetve a *Petunia axillaris*-nál a ritmikus nektáreltávolítás nem volt hatással a nektártermelés alakulására. Saját vizsgálatainkban ez utóbbi tendenciát láttuk a *N. rustica*-nál, és kismértékben a *C. × newellii*-nél, a *L. ciliatum* esetében pedig Galetto és Bernardello (1996) írta le ezt a trendet. Tehát az egyes fajok – akár ugyanazon nemzetségen belül is – eltérő választ adnak az óránkénti nektáreltávolításra, de végső soron mindegyik stratégia a sikeres megporzás szolgálatában áll.

Galetto és Bernardello (1993) a *N. glauca* és a *N. longiflora* esetében leírta, hogy a nektár térfogata az egyes virágállapotok működésétől függően változik. Ezt az összefüggést sok más növényenél is leírták már (Cruden 1976, Feinsinger 1978, McDade és Kinsman 1980, Bertin 1982, Cruden et al. 1983, Southwick és Southwick 1983, Steiner 1985, Martinez del Río és Búrquez 1986, Zimmerman 1988, Kakutani et al. 1989, Real és Rathcke 1991, Cocucci et al. 1992, Galetto és Bernardello 1992, Aizen és Basilio 1998, Varga et al. 2013, Antoń és Denisow 2014). Galetto és Bernardello (1993) a *N. glauca*-ról megállapította, hogy a virágok öregedésével folyamatosan emelkedik azok nektárkoncentrációja, ez az összefüggés megfigyelhető a *C. × newellii*-nél is, a többi taxonnál viszont nem.

A *N. tabacum* 3 napos és éjszakai nektárdinamikai vizsgálatai rámutattak arra, hogy ezen faj milyen hatékonyan alkalmazkodott a denevérek általi megporzáshoz. A többi növényfaj esetében is akkor kaphatnánk pontosabb képet a nektárszekréciós dinamikáról, ha több napon keresztül tanulmányoznánk. Az éjszakai beporzású taxonoknál pedig mindenképpen szükséges megvizsgálni az éjszakai nektártermelés jellemző szakaszait.

Összegezve, a hat vizsgált növényfaj nektárszekréciós dinamikája úgy alakult, hogy a nektár mennyisége, cukorkoncentrációja és a portokok felnyílása egyidejűleg képes vonzani a pollinátorokat, és a bibeszekrécióval összhangban elősegítik a hatékony megporzást.

7. Összefoglalás

A Solanaceae család képviselőit számos morfológiai és fitokémiai tulajdonságuk (pl. forrt párta, alkaloidok szintézise), valamint a családon belüli változatosság kiválóan alkalmassá teszik arra, hogy virág- és megporzásbiológiai, nektárium-anatómiai illetve nektárkémiái vizsgálatok modellnövényei legyenek.

Célul tűztük ki, hogy megvizsgáljuk 13 Solanaceae faj florális nektáriumának anatómiáját, feltárjuk a nektártérfogat és a cukorkoncentráció egymáshoz fűződő viszonyát, valamint kapcsolatát a nektárium méretével, a pártacsó hosszúságával és a megporzó típusával. Elvégeztük a főbb nektárkomponensek (cukrok, alkaloidok, fehérjék) kvalitatív és kvantitatív elemzését. A számottevő mennyiségű nektárt produkáló fajoknál (pl. *Cestrum* × *newellii*, *Nicotiana tabacum*) tisztázni kívántuk a nektárszekréciónak a dinamika jellemzőit.

A vizsgált Solanaceae fajok florális nektáriumai a termőtáj bazális részén, gyűrű alakban helyezkedik el, a virág alakja és a nektárium helyzete nagyban elősegíti a megporzás sikerességét. Elsőként mutattuk be a *Brugmansia suaveolens*, két *Cestrum* faj, a *Physalis alkekengi* és *Withania somnifera* nektáriumának anatómiáját. A két utóbbi fajnál a mirigy glanduláris szövete és parenchimája nem különül el egymástól élesen.

A nektárium mérete és a nektár térfogata között pozitív korreláció áll fenn. A nektár cukorösszetétele nem mutatott korrelációt a többi nektár- illetve nektáriumtulajdonsággal. A vizsgált taxonok virág- és nektártulajdonságainak nagyfokú varianciája arra utal, hogy az átlagértékek nem minden esetben alkalmasak adott növényfaj jellemzésére. A nagy szórásértékek erőteljesen befolyásolhatják a megporzók preferenciáit, mivel egyes pollinátorok előnyben részesítik a kiszámíthatóbb, kevésbé változékony nektárforrásokat.

Elsőként mutattuk ki a szkopolamin jelenlétét a *B. suaveolens*, a *Datura stramonium*, a *Hyoscyamus niger* és *Lycium barbarum*, valamint a nikotint a *N. alata* és a *N. rustica* nektárjából. A nektár alkaloidkoncentrációja tág határok között változhat, még ugyanazon nemzetségen belül is: a *N. alata* és *N. rustica* nikotinkoncentrációja vonzó, sőt addiktív lehet a méhek számára, míg a *N. tabacum*-é averzív hatású. A *B. suaveolens*, a *C. × newellii*, a *L. barbarum* és a *N. rustica* nektárjában elsőként detektáltuk proteinek jelenlétét. Az összes vizsgált faj nektárjában jelenlévő proteinek nutritív hatásuk révén elősegíthetik a megporzás hatékonyságát.

A nektárszekréciónak a dinamikájának vizsgálata feltárta, hogy az egyes fajok eltérően reagálnak az óránkénti nektáreltávolításra. Elsőként mutattuk be az éjszakai beporzású fajok közül a *N. tabacum* nappali és éjszakai nektárszekréciónak a mintázatát. A hat vizsgált növényfaj nektárszekréciónak a dinamikája úgy alakult, hogy a nektár mennyisége, cukorkoncentrációja és a portokok felnyílása egyidejűleg képes vonzani a pollinátorokat és a bibeszekréciónal összhangban elősegítik a hatékony megporzást.

8. Summary

Representatives of the family Solanaceae are highly suitable model plants for studies in floral and pollination biology, nectary anatomy and nectar chemistry, due to their morphological and phytochemical features (e.g. fused perianth, alkaloid synthesis) and variability within the family.

Our study of 13 Solanaceae taxa was organized around the following objectives: investigate the anatomy of the floral nectary; reveal the relationship between nectar volume and nectar sugar concentration and their connection with nectary size, length of corolla tube and type of pollinator; qualitative and quantitative analysis of main nectar constituents (sugars, alkaloids, proteins); reveal nectar secretion patterns in species with high nectar volumes (e.g. *Cestrum* × *newellii*, *Nicotiana tabacum*).

The ring-shaped floral nectary of the investigated Solanaceae species is located at the base of the ovary, the shape of the flower and the position of the nectary enhancing successful pollination. We provided the first description of the floral nectary in *Brugmansia suaveolens*, two *Cestrum* species, *Physalis alkekengi* and *Withania somnifera*. In the latter two species the elements of the glandular tissue and nectary parenchyma are mixed, creating a mosaic pattern.

We found positive correlation between nectary size and nectar volume, while nectar sugar composition did not correlate with any other nectar or nectary traits. The high level of variance in floral and nectar traits suggests that mean values are not always suitable for characterizing a plant species. Large variance in the above characters may have a strong effect on pollinators' preferences, since some pollinators prefer more reliable, less variable nectar sources.

We detected scopolamine for the first time in the nectar of *B. suaveolens*, *Datura stramonium*, *Hyoscyamus niger*, *Lycium barbarum* and nicotine in *N. alata* and *N. rustica*. Nectar alkaloid concentration varies in a wide range even within the same genus: nicotine content of *N. alata* and *N. rustica* may be attractive or even addictive for bees, whereas that of *N. tabacum* can be aversive. Proteins were detected for the first time in the nectar of *B. suaveolens*, *C. × newellii*, *L. barbarum* and *N. rustica*. Proteins that are present in the nectar of each studied species may enhance pollination efficiency due to their nutritive property.

Our study of nectar secretion dynamics revealed that various taxa are affected differently by periodic nectar removal. We were the first to report the diurnal and nocturnal nectar secretion pattern of *N. tabacum*. Nectar volumes, sugar concentrations and anther dehiscence were found to simultaneously attract pollinators in all six taxa studied, thereby enhancing effective pollination at the time of stigma receptivity.

9. Irodalomjegyzék

1. Adams, M., Wiedenmann, M., Tittel, G., Bauer, R. (2006) HPLC-MS trace analysis of atropine in *Lycium barbarum* berries. *Phytochemical Analysis* 17, 279-283.
2. Adibfar, E., Dilmaghani, K., Hekmat Shoar, H. (2011) Alkaloid contents of *Hyoscyamus niger* L. at different organs in different growth stages. *Iranian Journal of Plant Physiology* 1, 187-192.
3. Adler, L. S., Bronstein, J. L. (2004) Attracting antagonists: does floral nectar increase leaf herbivory? *Ecology* 85, 1519-1526.
4. Adler, L. S., Wink, M., Distl, M., Lentz, A. J. (2006) Leaf herbivory and nutrients increase nectar alkaloids. *Ecology Letters* 9, 960-967.
5. Aguilar, R., Galetto, L. (2004) Effects of forest fragmentation on male and female reproductive success in *Cestrum parqui* (Solanaceae). *Oecologia* 138, 513-520.
6. Aizen, M., Basilio, A. (1998) Sex differential nectar secretion in protandrous *Alstroemeria aurea* (Alstroemeriaceae): is production altered by pollen removal and receipt? *American Journal of Botany* 85(2), 245.
7. Anderson, G. J., Bernardello, G., Opel, M. R., Santos-Guerra, A., Anderson, M. (2006) Reproductive biology of the dioecious Canary Islands endemic *Withania aristata* (Solanaceae). *American Journal of Botany* 93, 1295-1305.
8. Anderson, G. J., Symon, D. E. (1985) Extrafloral nectaries in *Solanum*. *Biotropica* 17, 40-45.
9. Arbulo, N., Santos, E., Salvarrey, S., Invernizzi, C. (2011) Proboscis length and resource utilization in two Uruguayan bumble bees: *Bombus atratus* Franklin and *Bombus bellicosus* Smith (Hymenoptera: Apidae). *Neotropical Entomology* 40, 72-77.
10. Armstrong, J. E. (1986) Comparative floral anatomy of Solanaceae: a preliminary survey. In: D'Arcy, W. G. (ed.) *Solanaceae: biology and systematics. Part II., Keating, R. C.: Comparative morphology and anatomy.* pp. 101-113. Columbia University Press, New York. pp. 105-107.
11. Baker, H. G. (1961) The adaptation of flowering plants to nocturnal and crepuscular pollinators. *The Quarterly Review of Biology* 36, 64-73.
12. Baker, H. G. (1975) Sugar concentrations in nectars from hummingbird flowers. *Biotropica* 7, 37-41.

13. Baker, H. G. (1978) Chemical aspects of the pollination biology of woody plants in the tropics. In: Tomlinson, P. B., Zimmerman, M. H. (eds.) Tropical trees as living systems. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 57–82.
14. Baker, H. G., Baker, I. (1971) Amino acids in nectar and their evolutionary significance. *Nature* 241, 543-545.
15. Baker, H. G., Baker, I. (1975) Studies of nectar-constitution and pollinator-plant coevolution. In: Gilbert, L. E., Raven, P. H. (eds.) Coevolution of animals and plants. University of Texas Press, Austin, pp. 100-140.
16. Baker, H. G., Baker, I. (1979) Sugar ratios in nectars. *Phytochemical Bulletin* 12, 43-45.
17. Baker, H. G., Baker, I. (1982) Chemical constituents of nectar in relation to pollination mechanisms and phylogeny. In: Nitecki, M. H. (ed.) Biochemical aspects of evolutionary biology. University of Chicago Press, Chicago. pp. 131–171.
18. Baker, H. G., Baker, I. (1983a) A brief historical review of the chemistry of floral nectar. In: Bentley, B., Elias, T. S. (eds.) The biology of nectaries. Columbia University Press, New York, pp. 126-152.
19. Baker, H. G., Baker, I. (1983b) Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. In: Jones, C. E., Little, R. J. (eds.) Handbook of experimental pollination biology. Van Nostrand Reinhold, New York, pp. 117-141.
20. Baker, H. G., Baker, I. (1990) The predictive value of nectar chemistry to the recognition of pollinator types. *Israel Journal of Botany* 39, 157-166.
21. Bancher, E., Holzl, J. (1959) Über die drusenhaare von *Solanum tuberosum* sorte „Sieglinde“. *Protoplasma* 50, 356-369.
22. Barragan de Dominguez, M. C. (1973) Contribucion al estudio de mieles toxicas colombianas. *Revista Colombiana de Ciencias Químico-Farmacéuticas* 2, 5-31.
23. Beckmann, R. L., Jr., Stucky, J. M. (1981) Extrafloral nectaries and plant guarding in *Ipomoea pandurata* (L.) G. F. W. Mey. (Convolvulaceae). *American Journal of Botany* 68, 72-79.
24. Bentley, B. L. (1977) Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8, 407-427.
25. Bentley, B. L. (1983) Nectaries in agriculture, with an emphasis on the tropics. In: Bentley, B. L., Elias, T. S. (eds.) The biology of nectaries. pp. 204-222. Columbia University Press, New York. 259 p.
26. Bernardello, G. (2007) A systematic survey of floral nectaries. In: Nicolson, S. W., Nepi, M., Pacini, E. (eds.) Nectaries and nectar. Chapter 2. Springer-Verlag.

27. Bernardello, G., Galetto, L., Anderson, G. J. (2000) Floral nectary structure and nectar chemical composition of some species from Robinson Crusoe Island (Chile). *Canadian Journal of Botany* 78, 862-872.
28. Bernardello, G., Galetto, L., Forcone, A. (1999) Floral nectar chemical composition of some species from Patagonia II. *Biochemical Systematics and Ecology* 27, 779-790.
29. Bernardello, L. M. (1983) Estudios en *Lycium* (Solanaceae). IV. Biología reproductiva de *L. cestroides*, con especial referencia a la dehiscencia de la antera en el género. *Kurtziana* 16, 33-70.
30. Bernardello, L. M. (1986) The nectary exudate of *Lycium cestroides* (Solanaceae). *Biotropica* 18, 241-243.
31. Bernardello, L. M. (1987) Comparative floral morphology in Lycieae (Solanaceae). *Brittonia* 39, 112-129.
32. Bernardello, L. M., Galetto, L., Jaramillo, J., Grijalba, E. (1994) Floral nectar chemical composition of some species from Reserva Río Guajalito, Ecuador. *Biotropica* 26, 113-116.
33. Bertin, R. I. (1982) Floral biology, hummingbird pollination and fruit production of trumpet creeper (*Campsis radicans*, Bignoniaceae). *American Journal of Botany* 69, 122-134.
34. Beutler, R. (1935) Nectar. *Bee World* 24, 106–116., 128–136., 156–162.
35. Bezerra, E. L. de S., Machado, I. C. (2003) Floral biology and pollination system of *Solanum stramonifolium* Jacq. (Solanaceae) in an Atlantic Forest remnant in Pernambuco. *Acta Botanica Brasilica* 17, 247-257.
36. Bezzi, S., Kessler, D., Diezel, C., Muck, A., Anssour, S., Baldwin, I. T. (2010) Silencing NaTPI expression increases nectar germin, Nectarins, and hydrogen peroxide levels and inhibits nectar removal from plants in nature. *Plant Physiology* 152, 2232-2242.
37. Bhuiyan, K. H., Hossain, M. M., Bari, M. N., Khanam, M. R. (2002) Identification of bee plants and analysis of honey collected from different plant sources. *Pakistan Journal of Biological Sciences* 5, 1199-1201.
38. Bialeski, R., Elgar, J., Heyes, J. (2000) Mechanical aspects of rapid flower opening in Asiatic lily. *Annals of Botany* 86, 1175–1183.
39. Bieri, S., Varesio, E., Veuthey, J-L., Muñoz, O., Tseng, L-H., Braumann, U., Spraul, M., Christen, P. (2006) Identification of isomeric tropane alkaloids from *Schizanthus grahamii* by HPLC-NMR with loop storage and HPLC-UV-MS/SPE-NMR using a cryogenic flow probe. *Phytochemical Analysis* 17, 78-86.

40. Borhidi, A. (1998) A zárwatermők fejlődéstörténeti rendszertana. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.
41. Boros, B., Farkas, Á., Jakabová, S., Bacskay, I., Kilar, F., Felinger, A. (2010) LC-MS quantitative determination of atropine and scopolamine in the floral nectar of *Datura* species. *Chromatographia* 71, 43-49.
42. Bradford, M. M. (1976) A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principles of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry* 72, 248-254.
43. Bukatsch, F., Wildner, G. (1956) Ascorbinsäurebestimmung in Nektar, Pollen, Blütenteilen und Elaiosomen mit Hilfe einer neuen Mikromethode. *Phyton* 7, 34-46.
44. Burquez, A., Corbet, S. A. (1991) Do flowers reabsorb nectar? *Functional Ecology* 5, 369-379.
45. Buxbaum, F. (1927) Zur Frage des Eiweissgehaltes des Nektars. *Planta* 4, 818-821.
46. Carter, C. J., Thornburg, R. W. (2004a) Is the nectar redox cycle a floral defense against microbial attack? *Trends in Plant Science* 9, 320-324.
47. Carter, C. J., Thornburg, R. W. (2004b) Tobacco Nectarin III is a bifunctional enzyme with monodehydroascorbate reductase and carbonic anhydrase activities. *Plant Molecular Biology* 54, 415-425.
48. Carter, C. J., Thornburg, R. W. (2004c) Tobacco Nectarin V is a flavin-containing berberine bridge enzyme-like protein with glucose oxidase activity. *Plant Physiology* 134, 460-469.
49. Carter, C., Graham, R. A., Thornburg, R. W. (1999) Nectarin I is a novel, soluble germin-like protein expressed in the nectar of *Nicotiana* sp. *Plant Molecular Biology* 41, 207-216.
50. Carter, C., Shafir, S., Yehonatan, L., Palmer, R. G., Thornburg, R. (2006) A novel role for proline in plant floral nectars. *Naturwissenschaften* 93, 72-79.
51. Carter, C., Thornburg, R. W. (2000) Tobacco Nectarin I: Purification and characterization as a germin-like, manganese superoxide dismutase implicated in the defense of floral reproductive tissues. *The Journal of Biological Chemistry* 275, 36726-36733.
52. Cheeke, P. R., Shull, L. R. (1985) Natural toxicants in feeds and poisonous plants. Avi Publishing Company, Inc. Westport, Connecticut.
53. Cockerell, T. D. A. (1897) Notes on New Mexican flowers and their insect visitors. *Botanical Gazette* 24, 104-107.

54. Cockerell, T. D. A. (1902) Flowers and insects in New Mexico. *American Naturalist* 36, 809-817.
55. Cocucci, A. A. (1988) Polinización en Solanáceas Neotropicales. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Córdoba, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Argentina. 1-233, figs. 1-44, láms. 1-24.
56. Cocucci, A. A. (1991) Pollination biology of *Nierembergia* (Solanaceae). *Plant Systematics and Evolution* 174, 17-35.
57. Cocucci, A. A. (1995) Floral mechanisms in the tribe Salpiglossidae (Solanaceae). *Plant Systematics and Evolution*. 194, 207-230.
58. Cocucci, A. A. (1999) Evolutionary radiation in neotropical Solanaceae. In: Nee, M., Symon, D. E., Lester, R. N., Jessop, J. P. (eds.) *Solanaceae IV: advances in biology and utilization*. Royal Botanic Gardens, Kew. pp. 9-22.
59. Cocucci, A. A., Galetto, L. (1992) Nectary structure and floral syndrome in *Nicotiana* (Solanaceae). *Darwiniana* 31, 151-157. [in Spanish]
60. Cocucci, A. A., Galetto, L., Sérsic, A. (1992) El síndrome floral de *Caesalpinia gilliesii* (Fabaceae-Caesalpinioideae). *Darwiniana* 31, 111-135.
61. Cotti, T. (1962) Über die quantitative Messung der Phosphataseaktivität in Nektarien. *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft* 72, 306–331.
62. Cresswell, J. E., Galen, C. (1991) Frequency-dependent selection and adaptive surfaces for floral character combinations: the pollination of *Polemonium viscosum*. *American Naturalist* 138, 1342-1353.
63. Cruden, R. W. (1976) Intraspecific variation in pollen-ovule ratios and nectar secretion – Preliminary evidence of ecotypic adaptation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 63, 277-289.
64. Cruden, R. W., Hermann, S. M., Peterson, S. (1983) Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution. In: Bentley, B. and Elias, T. S. (eds.) *The biology of nectaries*. Columbia University Press, New York, pp. 80-125.
65. Cruz-Neto, O., Machado, I. C., Galetto, L., Lopes, A. V. (2015) The influence of nectar production and floral visitors on the female reproductive success of *Inga* (Fabaceae): a field experiment. *Botanical Journal of the Linnean Society* 177, 230–245.
66. Dános, B. (1998) *Farmakobotanika 3 – Gyógynövényismeret*. Semmelweis Kiadó, Budapest. 170-179.
67. Darók, J. (1984) Hazai Solanaceae fajok florális nektáriumai. Doktori értekezés, Szeged.

68. Davis, A. R., Gunning, B. E. S. (1992) The modified stomata of the floral nectary of *Vicia faba* L. 1. Development, anatomy and ultrastructure. *Protoplasma* 166, 134–152.
69. Davis, A. R., Gunning, B. E. S. (1993) The modified stomata of the floral nectary of *Vicia faba* L. 2. Physiological aspects including comparisons with foliar stomata. *Botanica Acta* 106, 241–243.
70. Delpino, F. (1874) Ulteriori osservazioni e considerazioni sulla dichogamia nel regno vegetale. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali* 16, 151-349.
71. Detzel, A., Wink, M. (1993) Attraction, deterrence or intoxication of bees (*Apis mellifera*) by plant allelochemicals. *Chemoecology* 4, 8-18.
72. Díaz-Castelazo, C., Rico-Gray, V., Oliveira, P. S., Cuautle, M. (2004) Extrafloral nectary-mediated ant-plant interactions in the coastal vegetation of Veracruz, Mexico: Richness, occurrence, seasonality, and ant foraging patterns. *Écoscience* 11, 472-481.
73. Dohzono, I., Takami, Y., Suzuki, K. (2011) Is Bumblebee Foraging Efficiency Mediated by Morphological Correspondence to Flowers? *International Journal of Insect Science* 3, 1–10. doi: 10.4137/IJIS.S4758
74. Emes, M. J., Bowsher, C. G., Hedley, C., Burrell, M. M., Scrase-Field, E. S., Tetlow, I. J. (2003) Starch synthesis and carbon partitioning in developing endosperm. *Journal of Experimental Botany* 54, 569–575.
75. Eymé, J. (1967) Nouvelles observations sur l'infrastructure des tissus nectarigènes floraux. *Botaniste* 1-6, 169-184.
76. Faegri, K., van der Pijl, L. (1966) *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, London, UK.
77. Fahn, A. (1952) On the structure of floral nectaries. *Botanical Gazette* 113, 464-470.
78. Fahn, A. (1979) *Secretory tissues in plants*. I-X, 1-302, f. 1-149. Academic Press, London.
79. Fahn, A. (1988) Secretory tissues in vascular plants. *New Phytology* 108, 229–258.
80. Farkas, Á., Déri, H., Darók J. (2006): A *Datura stramonium* és a *D. innoxia* nektáriumának összehasonlító szövettana. In: Mihalik E. (szerk.) XII. Magyar Növényanatómiai Szimpózium Sárkány Sándor emlékére. Szeged, JATE Press. 104-108.
81. Farkas, Á., Kerchner, A., Déri, H., Boros, B., Darók, J. (2011) Nectary structure and nectar production of various *Datura* species. *The International Journal of Plant Reproductive Biology* 3, 31-35.
82. Feinsinger, P. (1978) Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. *Ecological Monographs* 6, 105-128.

83. Ferdy, J. B., Smithson, A. (2002) Geitonogamy in rewarding and unrewarding inflorescences: modelling pollen transfer on actual foraging sequences. *Evolutionary Ecology* 16, 155-175.
84. Filarszky, N. (1911) *Növénymorfológia*. Budapest.
85. Forcone, A., Galetto, L., Bernardello, L. (1997) Floral nectar chemical composition of some species from Patagonia. *Biochemical Systematics and Ecology* 25, 395-402.
86. Frei, E. (1955) Die Innervierung der floralen Nektarien dikotyler Pflanzenfamilien. *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft* 65, 60–114.
87. Frey-Wyssling, A. (1955) The phloem supply to the nectaries. *Acta Botanica Neerlandica* 4, 358-369.
88. Galen, C. (1999) Flowers and enemies: predation by nectar-thieving ants in relation to variation in floral form of an alpine wildflower, *Polemonium viscosum*. *Oikos* 85, 426-434.
89. Galen, C. (2000) High and dry: drought stress, sex-allocation trade-offs, and selection on flower size in the alpine wildflower *Polemonium viscosum* (Polemoniaceae). *American Naturalist* 156, 72-83.
90. Galen, C., Cuba, J. (2001) Down the tube: pollinators, predators, and the evolution of flower shape in the alpine skypilot, *Polemonium viscosum*. *Evolution* 55, 1963-1971.
91. Galen, C., Plowright, R. C. (1985) The effects of nectar level and flower development on pollen carry-over in inflorescences of fireweed (*Epilobium angustifolium*) (Onagraceae). *Canadian Journal of Botany* 63, 488-491.
92. Galetto, L. (1991) On the nectar and the nectaries of some species of *Nicotiana* (Solanaceae). *Kurtziana* 21, 165-176. [in Spanish]
93. Galetto, L. (1995) Nectary structure and nectar characteristics in some Bignoniaceae. *Plant Systematics and Evolution* 196, 99-121.
94. Galetto, L., Bernardello, G. (1996) Characteristics of nectar secretion by *Lycium cestroides*, *L. ciliatum* (Solanaceae), and their hybrid. *Plant Species Biology* 11, 157-163.
95. Galetto, L., Bernardello, G. (2003) Nectar sugar composition in angiosperms from Chaco and Patagonia (Argentina): an animal visitor's matter? *Plant Systematics and Evolution* 238, 69–86.
96. Galetto, L., Bernardello, G. (2004) Floral nectaries, nectar production dynamics and chemical composition in six *Ipomoea* species (Convolvulaceae) in relation to pollinators. *Annals of Botany* 94, 269-280.

97. Galetto, L., Bernardello, G., Sosa, C. A. (1998) The relationship between floral nectar composition and visitors in *Lycium* (Solanaceae) from Argentina and Chile: what does it reflect? *Flora* 193, 303-314.
98. Galetto, L., Bernardello, L. M. (1992) Nectar secretion pattern and removal effects in six Argentinean Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Botanica Acta* 105, 292-299.
99. Galetto, L., Bernardello, L. M. (1993) Nectar secretion pattern and removal effects in three species of Solanaceae. *Canadian Journal of Botany* 71, 1394-1398.
100. Ge, Y. X., Angenent, G. C., Wittich, P. E., Peters, J., Franken, J., Busscher, M., Zhang, L. M., Dahlhaus, E., Kater, M. M., Wullems, G. J., Creemers-Molenaar, T. (2000) NEC1, a novel gene, highly expressed in nectary tissue of *Petunia hybrida*. *The Plant Journal* 24, 725–734.
101. Goodspeed, T. H. (1954) The genus *Nicotiana*. *Chronika Botanika* 16, 1-536.
102. Gören, A. C., Bilsel, G., Bilsel, M., Yenisoy-Karakaş, S., Karakaş, D. (2004) Simple high-performance liquid chromatographic method for determination of atropine and obidoxime in a parenteral injection device. *Journal of Chromatography A* 1057, 237-239.
103. Gottsberger, G., Schrauwen, J., Linskens, H. F. (1984) Amino acids and sugars in nectar, and their putative evolutionary significance. *Plant Systematics and Evolution* 145, 55-77.
204. Goulson, D. (1999) Foraging strategies of insects for gathering nectar and pollen, and implications for plant ecology and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 2, 185-209.
104. Gracie, C. (1993) Pollination of *Cyphomandra endopogon* var. *endopogon* (Solanaceae) by *Eufriesea* spp. (Euglossini) in French Guiana. *Brittonia* 45, 39-46.
105. Grant, K., Grant, V. (1968) *Hummingbirds and their flowers*. Columbia University Press, New York.
106. Grant, V. (1994) Modes and origins of mechanical and ethological isolation in angiosperms. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 91, 3-10.
107. Grant, V., Grant, K. A. (1983) Behavior of hawkmoths on flowers of *Datura meteloides*. *Botanical Gazette* 144, 280-284.
108. Grant, V., Temeles, E. J. (1992) Foraging ability of *Rufous* hummingbirds on hummingbird flowers and hawkmoth flowers. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 89, 9400-9404.
109. Guerenstein, P. G., Yopez, E. A., Haren, J. van, Williams, D. G. Hildebrand, J. G. (2004) Floral CO₂ emission may indicate food abundance to nectar-feeding moths. *Naturwissenschaften* 91, 329-333.

110. Guerrant, E. O., Fiedler, P. L. (1981) Flower defenses against nectar-pilferage by ants. *Biotropica* 13, 25-33 (Supl. Reproductive Botany).
111. Gulyás, S. (1967) Zusammenhang zwischen Struktur und Produktion in den Nektarien einiger *Lamium*-Arten. *Acta Biologica Szegediensis* 1-10.
112. Gulyás, S., Nagyné-Bíró, M., Komendar, V. I. (1990) Morphological structure and productivity of nectaries of the *Nicotiana tabacum* L. varieties in the basin of the Tissa river in the Ukrainian SSR (USSR). *Ukrayinskyi Botanichnyi Zhurnal* 47, 16-19. [in Russian]
113. Haegi, L. (1981) A conspectus of Solanaceae tribe Anthocercideae. *Telopea* 2, 173-180.
114. Hagler, J. R., Buchmann, S. L. (1993) Honey bee (Hymenoptera: Apidae) foraging responses to phenolic-rich nectars. *Journal of the Kansas Entomological Society* 66, 223–230.
115. Hainsworth, F. R., Wolf, L. L. (1976) Nectar characteristics and food selection by hummingbirds. *Oecologia (Berl.)* 25, 101-113.
116. Halmágyi, L., Keresztesi, B. (1975) A méhlegelő. Akadémiai Kiadó, Budapest.
117. Halmágyi, L., Keresztesi, B. (1991) A méhlegelő. Akadémiai Kiadó, Budapest. 26. old.
118. Hansen, T. F., Bartoszek, K. (2012) Interpreting the evolutionary regression: the interplay between observational and biological errors in phylogenetic comparative studies. *Systematic Biology*, 61, 413–425.
119. Haraszti, E. (1985) Mérgező növények, növényi mérgezések. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest. 124-128. old.
120. Harborne, J. B. (2001) Secondary metabolites: attracting pollinators. *Encyclopedia of Life Sciences* 1-5.
121. Harder, L. D. (1983) Functional differences of the proboscides of short- and long-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea). *Canadian Journal of Zoology* 61, 1580-1586.
122. Harder, L. D. (1986) Effects of nectar concentration and flower depth on flower handling efficiency of bumble bees. *Oecologia* 69, 309-315.
123. Harder, L. D., Cruzan, M. B. (1990) An evaluation of the physiological and evolutionary influences of inflorescence size and flower depth on nectar production. *Functional Ecology* 4, 559-572.
124. Hare, J. D., Elle, E. (2002) Variable impact of diverse insect herbivores on dimorphic *Datura wrightii*. *Ecology* 83, 2711-2720.
125. Haverkamp, A., Yon, F., Keeseey, I. W., Mißbach, C., Koenig, C., Hansson, B. S., Baldwin, I. T., Knaden, M., Kessler, D. (2016) Hawkmoths evaluate scenting flowers

- with the tip of their proboscis. *Elife*, Retrieved November 14, 2016 from <https://doi.org/10.7554/eLife.15039.001>
126. Hegland, S. T., Totland, Ø. (2005) Relationships between species' floral traits and pollinator visitation in a temperate grassland. *Oecologia* 145, 586-594.
127. Heil, M. (2011) Nectar: generation, regulation and ecological functions. *Trends in Plant Science*. 16, 191-200.
128. Heinrich, B. (1975) Energetics of pollination. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6, 139-170.
129. Heinrich, G. (1989) Analysis of cations in nectars by means of a laser microprobe mass analyser (LAMMA). *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 64, 293-308.
130. Heiser, C. B. (1969) *Nightshades: the paradoxical plants*. W. H. Freeman, San Francisco.
131. Henry, M., Beguin, M., Requier, F., Rollin, O., Odoux, J.-F., Aupinel, P., Aptel, J., Tchamitchian, S., Decourtye, A. (2012) A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees. *Science* 336, 348-350.
132. Hernández, H. M. (1981) Sobre la ecología reproductiva de *Nicotiana glauca* Graham, una maleza de distribución cosmopolita. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 41, 47-73.
205. Hicks, D. M., Ouvrard, P., Baldock, K. C. R., Baude, M., Goddard, M. A., Kunin, W. E., Mitschunas, N., Memmott, J., Morse, H., Nikolitsi, M., Osgathorpe, L. M., Potts, S. G., Robertson, K. M., Scott, A. V., Sinclair, F., Westburry, D. B., Stone, G. N. (2016) Food for pollinators: Quantifying the nectar and pollen resources of urban flower meadows. *PLoS ONE* 11, Retrieved April 5, 2017 from <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0158117>.
133. Hillwig, M. S., Kanobe, C., Thornburg, R. W., MacIntosh, G. C. (2011) Identification of S-RNase and peroxidase in *Petunia* nectar. *Journal of Plant Physiology* 168, 734-738.
134. Hillwig, M. S., Liu, X., Liu, G., Thornburg, R. W., MacIntosh, G. S. (2010) *Petunia* nectar proteins have ribonuclease activity. *Journal of Experimental Botany* 61, 2951-2965.
135. Hoballah, M. E., Stuurman, J., Turlings, T. C. J., Guerin, P. M., Connétable, S., Kuhlemeier, C. (2005) The composition and timing of flower odour emission by wild *Petunia axillaris* coincide with the antennal perception and nocturnal activity of the pollinator *Manduca sexta*. *Planta* 222, 141-150.

136. Hodges, S. A. (1995) The influence of nectar production on hawkmoth behavior, self-pollination, and seed production in *Mirabilis multiflora* (Nyctaginaceae). *American Journal of Botany* 82, 197-204.
137. Horner, H. T., Healy, R. A., Ren, G., Fritz, D., Klyne, A., Seames, C., Thornburg, R. W. (2007) Amyloplast to chromoplast conversion in developing ornamental tobacco floral nectaries provides sugar for nectar and antioxidants for protection. *American Journal of Botany* 94, 12-24.
138. Horner, H. T., Healy, R., Thornburg, R. W. (2005) Tobacco floral nectaries: I. Nectar secretion involves massive nectary starch degradation and beta-carotene synthesis. *Botany 2005, Learning from plants conference*. August 13-17. 2005., Austin, Texas. Session: 16-1. Developmental and structural section. Abstract ID: 183.
139. Huber, K. A. (1980) Morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Blüten und Blütenständen von Solanaceen und von *Nolana paradoxa* Lindl. (Nolanaceae). *Dissertationes Botanicae*, Band 55. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
140. Hunziker, A. T. (2001) *Genera Solanacearum: the genera of Solanaceae illustrated, arranged according to a new system*. A.R.G. Gantner Verlag K.G., Ruggell, Lichtenstein.
141. Inouye, D. W. (1980) The terminology of floral larceny. *Ecology* 61, 1251-1253.
142. Ippolito, A. (2000) Systematics, floral evolution and speciation in *Nicotiana*. Ph.D. dissertation, University of Missouri–Columbia, Columbia, Missouri, USA.
143. Jablonski, J. E., Schlessler, J. E., Mariappagoudar, P. (2006) HPLC-UV method for nicotine, strychnine and aconitine in dairy products. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 54, 7460-7465.
144. James, M. G., Denyer, K., Myers, A. M. (2003) Starch synthesis in the cereal endosperm. *Current Opinion of Plant Biology* 6, 215–222.
145. Janzen, D. H. (1977) Why don't ants visit flowers? *Biotropica* 9, 1252.
146. Jones, K. N., Reithel, J. S. (2001) Pollinator-mediated selection on a flower color polymorphism in experimental populations of *Antirrhinum* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 88, 447-454.
147. Jos, J. S. (1967) Studies on floral anatomy of *Nicotiana*. *J. Indian Bot. Soc.* 46, 82-89.
148. Kaczorowski, R. L., Gardener, M. C., Holtsford, T. P. (2005) Nectar traits in *Nicotiana* section *Alatae* (Solanaceae) in relation to floral traits, pollinators, and mating system. *American Journal of Botany* 92, 1270-1283.
149. Kaczorowski, R., Holtsford, T. (2001) Are nectar traits associated with pollination syndrome in wild tobaccos (*Nicotiana*, Solanaceae)? *Botany 2001 „Plants and People”*

- conference. August 12-16., 2001. Albuquerque Convention Center, Albuquerque, New Mexico. Ecological Section. Poster.
150. Kakutani, T., Inoue, T., Kato, M. (1989) Nectar secretion pattern of the dish-shaped flower, *Cayratia japonica* (Vitaceae), and nectar utilization patterns by insect visitors. *Researches on Population Ecology* 31, 381-400.
151. Karthasova, N. N. (1965) Structure and function of nectaries of dicotyledonous flowering plants. Tomsk, Izdatel'stvo Tomskogo Universiteta.
152. Kaul, M. K., Kumar, A., Sharma, A. (2005) Reproductive biology of *Withania somnifera* (L.) Dunal. *Current Science (Scientific Correspondence)* 88, 1375-1377.
153. Keeler, K. H. (1979) Species with extrafloral nectaries in a temperate flora (Nebraska). *The Prairie Naturalist* 11, 33-38.
154. Kerchner, A., Darók, J. (2006) Néhány Solanaceae faj florális nektáriumának szövettani jellemzése. XII. Magyar Növényanatómiai Szimpózium, 2006. június 22-23., Mihalik E. (szerk.) JATEPress, Szeged, 230-235. old.
155. Kessler, D., Baldwin, I. T. (2006) Making sense of nectar scents: the effects of nectar secondary metabolites on floral visitors of *Nicotiana attenuata*. *The Plant Journal* 49, 840-854.
156. Kim, W., Gilet, T., Bush, J. W. M. (2011) Optimal concentrations in nectar feeding. *PNAS* 108, 16618-16621. doi: 10.1073/pnas.1108642108.
157. Király, G. (2009) Új Magyar Fűvészkönyv. Magyarország hajtásos növényei. Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság, Jósvafő.
158. Klyne, A., Thornburg, R. (2005) Sugars in nectar and flowers. *American Society of Plant Biologists*, Abstract 739.
159. Knuth, P. (1898-1899) *Handbuch der Blütenbiologie*. Vol. 2. Engelmann, Leipzig.
160. Knuth, P. (1909) *Handbook of flower pollination, Solanaceae*. 3, Oxford University Press, Oxford. pp. 150-160.
161. Knuth, P., Loew, E. (1904-1905) *Handbuch der Blütenbiologie*. Vol. 3. Engelmann, Leipzig.
162. Koetz, M., Santos, T. G., Rhayanny, M., Henriques, A. T. (2017) Quantification of atropine in leaves of *Atropa bella-donna*: Development and validation of method by high performance liquid chromatography (HPLC). *Drug Analytical Research* 01, 44-99.
163. Köhler, A., Pirk, C. W. W., Nicolson, S. W. (2012) Honeybees and nectar nicotine: deterrence and reduced survival versus potential health benefits. *The Journal of Insect Physiology* 58, 286-292.

- 164.Koppán, J. (1940) A dohányvirág mézelése. Magyar Méh LXI., 202-206.
- 165.Kozlova, M. V. (1957) Nectar of *Ledum palustre* as a possible source of the toxicity of honey. Voprosy Pitaniya 16, 80.
- 166.Krenn, H. W., Plant, J. D., Szucsich, N. U. (2005) Mouthparts of flower-visiting insects. Arthropod Structure and Development 34, 1–40.
- 167.Kugler, H. (1971) Zur Bestäubung grossblumiger *Datura*-Arten. Flora 160, 511-517.
- 168.Kuppler, J., Höfers, M. K., Wiesmann, L., Junker, R. (2016) Time-invariant differences between plant individuals in interactions with arthropods correlate with intraspecific variation in plant phenology, morphology and floral scent. New Phytologist 210, 1357-1368.
- 169.Kursinszki, L., Hank, H., László, I., Szőke, É. (2005) Simultaneous analysis of hyscyamine, scopolamine, 6 β -hydroxyhyoscyamine and apotropine in Solanaceous hairy roots by reversed-phase high-performance liquid chromatography. Journal of Chromatography A 1091, 32-39.
- 170.Laemmli, U. K. (1970) Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. Nature 227, 680-685.
- 171.Leete, E. (1959) The alkaloids of *Datura*. In: Avery, A. G., Satina, S., Rietsema, J., (eds.) Blakeslee: the genus *Datura*. Ronald, New York. pp. 48-56.
- 172.Lengyel, G. (1943) Méhek és virágok. Országos Magyar Méhészeti Egyesület Kiadása, Budapest. 61. o.
- 173.Lester, R. N., Francisco-Ortega, J., Mazin, A. A. (1999) Convergent evolution of heterandry (unequal stamens) in *Solanum*, proved by sporoderm SEM. In: Nee, M., Symon, D. E., Lester, R. N., Jessop, J. P. (eds.) Solanaceae IV: advances in biology and utilization. Royal Botanic Gardens, Kew. pp. 51-69.
- 174.Levine, D. A., Anderson, G. J. (1986) Evolution of dioecy in an American *Solanum*. In: D'Arcy, W. G. (ed.) Solanaceae: biology and systematics. Part IV. Anderson, G. J. Reproductive Biology. Columbia University Press, New York. pp. 264-273.
- 175.Lin, I. W., Sosso, D., Chen, L. Q., Gase, K., Kim, S. G., Kessler, D., Klinkenberg, P. M., Gorder, M. K., Hou, B. H., Qu, X. Q., Carter, C. J., Baldwin, I. T., Frommer, W. B. (2014) Nectar secretion requires sucrose phosphate synthases and the sugar transporter SWEET9. Nature 508, 546-549.
- 176.Lüttge, U. (1961) Über die Zusammensetzung des Nektars und den Mechanismus seiner Sekretion. I. Planta 56, 189–212.

177. Lüttge, U. (1977) Nectar composition and membrane transport of sugars and amino acids: a review on the present state of nectar research. *Apidologie* 8, 305-319.
178. Lüttge, U., Schnepf, E. (1976) Organic substances. In: Lüttge, U. and Pitman, M. G. (eds.) *Transport in plants II. B: tissues and organs*. Springer-Verlag, pp. 244–277.
179. Martin, T., Frommer, W. B., Salanoubat, M., Willmitzer, L. (1993) Expression of an *Arabidopsis* sucrose synthase gene indicates a role in metabolization of sucrose both during phloem loading and in sink organs. *The Plant Journal* 4, 367–377.
180. Martínez del Río, C., Baker, H. G., Baker, I. (1992) Ecological and evolutionary implications of digestive processes: bird preferences and the sugar constituents of floral nectar and fruit pulp. *Experientia* 48, 544-551.
181. Martínez del Río, C., Búrquez, A. (1986) Nectar production and temperature dependent pollination in *Mirabilis jalapa* L. *Biotropica* 18, 28-31.
182. Martini, M., Schmid, A., Hess, D. (1990) Antibiotics, sugars, and amino acids in nectar of *Rhododendron* and *Piptanthus* species from Nepal. *Botanica Acta* 103, 343-348.
183. Maurizio, A. (1960) *Biene und Bienenzucht*. Kapitel Bienenbotanik, München.
184. Maurizio, A. (1976) How bees make honey. In: Crane, E. (ed.) *Honey, a comprehensive survey*. (Reprinted with corrections.) Heinemann, London, pp. 77-105.
185. McDade, L. A., Kinsman, S. (1980) The impact of floral parasitism in two neotropical hummingbird-pollinated plant species. *Evolution* 34, 944-958.
186. Meléndez-Ackerman, E., Campbell, D. R., Waser, N. M. (1997) Hummingbird behavior and mechanisms of selection on flower color in *Ipomopsis*. *Ecology* 78, 2532-2541.
187. Merritt, S. Z. (1996) Within-plant variation in concentrations of amino acids, sugar, and sinigrin in phloem sap of black mustard, *Brassica nigra* (L.) Koch (Cruciferae). *Journal of Chemical Ecology* 22, 1133–1145.
188. Mione, T., Anderson, G. J. (1996) *Jaltomata*: An introduction, and preliminary observations on the red/orange floral nectar. *Solanaceae Newsletter* 4, 51-57.
189. Mione, T., Leiva, S. G. (1997) A new Peruvian species of *Jaltomata* (Solanaceae) with blood-red floral nectar. *Rhodora* 99, 283-286.
190. Mione, T., Mugaburu, D., Connolly, B. (2001) Rediscovery and floral biology of *Jaltomata biflora* (Solanaceae). *Economic Botany* 55, 167-168.
191. Mione, T., Serazo, L. A. (1999) *Jaltomata lojiae* (Solanaceae): Description and floral biology of a new Andean species. *Rhodora* 101, 136-142.
192. Mir, B. A., Koul, S., Soodan, A. S. (2013) Reproductive biology of *Withania ashwagandha* sp. novo (Solanaceae). *Industrial Crops and Products* 45, 442-446.

193. Mitchell, R. J. (2004) Heritability of nectar traits: why do we know so little? *Ecology* 85, 1527-1533.
194. Molyneux, R. J., Campbell, B. C., Dreyer, D. L. (1990) Honeydew analysis for detecting phloem transport of plant natural products: implications for host-plant resistance to sap-sucking insects. *Journal of Chemical Ecology* 16, 1899–1910.
195. Montllor, C. B. (1989) The influence of plant chemistry on aphid feeding behavior. In: Bernays, E. (ed.) *Insect-plant interactions*. CRC Press, pp. 125–173.
196. Mullin, C. A. (1986) Adaptive divergence of chewing and sucking arthropods to plant allelochemicals. In: Brattsten, L. B. and Ahmad, S. (eds.) *Molecular aspects of insect-plant associations*. Plenum Press, pp. 175–209.
197. Munoz, F. J., Baroja-Fernandez, E., Moran-Zorzano, M. T., Viale, A. M., Etxeberria, E., Alonso-Casajus, N., Pozueta-Romero, J. (2005) Sucrose synthase controls both intracellular ADP glucose levels and transitory starch biosynthesis in source leaves. *Plant Cell Physiology* 46, 1366–1376.
198. Neal, P. R., Dafni, A., Giurfa, M. (1998) Floral symmetry and its role in plant-pollinator systems: Terminology, distribution, and hypotheses. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29, 345-373.
199. Nepi, M., Ciampolini, F., Pacini, E. (1996) Development and ultrastructure of *Cucurbita pepo* nectaries of male flowers. *Annals of Botany* 78, 95–104.
200. Nepi, M., Stpiczynska, M. (2007) Nectar resorption and translocation in *Cucurbita pepo* L. and *Platanthera chlorantha* Custer (Rchb.). *Plant Biology* 9, 93-100.
201. Nicolson, S. W. (2002) Pollination by passerine birds: why are the nectars so dilute? *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* 131, 645-652.
202. Nicolson, S. W., Thornburg, R. W. (2007) Nectar chemistry. In: Nicolson, S. W., Nepi, M., Pacini, E. (eds.). *Nectaries and nectar*. Chapter 5. Springer, Dordrecht, The Netherlands, p. 224.
203. Nolte, K. D., Koch, K. E. (1993) Companion-cell specific localization of sucrose synthase in zones of phloem loading and unloading. *Plant Physiology* 101, 899–905.
204. Nyárády, A. (1958) A méhlegelő és növényei. *Mezőgazdasági és Erdészeti Minisztérium, Mezőgazdasági és Erdészeti Állami Könyvkiadó, Bucuresti*. 236., 268-270. o.
205. Oddo, L. P., Piana, L., Bogdanov, S., Bentanol, A., Gotsiou, P., Kerkvliet, J., Martin, P., Morlot, M., Valbuena, O., Ruoff, K., von der Ohe, K. (2004) Botanical species giving unifloral honey in Europe. *Apidologie* 35, S82-S93.

206. Ollerton, J. (1996) Reconciling ecological processes with phylogenetic patterns: the apparent paradox of plant–pollinator systems. *Journal of Ecology* 84, 767-769.
207. Opler, P. (1983) Nectar production in a tropical ecosystem. In: Bentley, B., Elias, T. S., (eds.) *The biology of nectaries*. Columbia University Press, New York, pp. 30-79.
208. Örösi, P. Z. (1955) Méhek között. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest. 79. o.
209. Örösi, P. Z. (1968) Méhek között. 7. kiadás, Budapest.
210. Orosz-Kovács, Zs. (1991) A cseresznye és a meggy nektáriumstruktúrája és nektárproduktója. Doktori disszertáció, Pécs, JPTE, Növénytani Tanszék. 112. old.
211. Papadoyannis, I., Zotou, A., Samanidou, V., Georgarakis, M. (1994) Solid phase extraction and RP-HPLC analysis of atropine sulphate and scopolamine–N-buthylbromide in pharmaceutical preparations and biological fluids. *Instrumentation Science and Technology* 22, 83-103.
212. Park, S., Thornburg, R. W. (2009) Biochemistry of nectar proteins. *Journal of Plant Biology* 52, 27-34.
213. Passarelli, L., Bruzzone, L. (2004) Significance of floral colour and scent in three *Solanum* sect. *Cyphomandropsis* species (Solanaceae) with different floral rewards *Australian Journal of Botany* 52, 659–667.
214. Percival, M. S. (1961) Types of nectar in angiosperms. *New Phytologist* 60, 235-281.
215. Percival, M. S. (1965). *Floral biology*. Pergamon Press, University of Michigan.
216. Pereira, G. R., Marchetti, J. M., Bentley, M. V. L. B. (2001) A simple and rapid method for nicotine assay by HPLC from cutaneous microdialysis samples. *Analytical Letters* 34(10), 1669-1676.
217. Péter, J. (1973) Az ördögcérna nektártermeléséről. *Méhészet* 21, 86.
218. Planta, A. von (1886) Über die Zusammensetzung einiger Nektar-arten. *Hoppe-Seylers Zeitschrift für physiologische Chemie* X., 227-247.
219. Plowright, R. C. (1987) Corolla depth and nectar concentration: an experimental study. *Canadian Journal of Botany* 65, 1011-1013.
206. Potts, S. G., Vulliamy, P., Roberts, S., O’Toole, C., Dafni, S., Ne’eman, G., Willmer, P. G. (2004) Nectar resource diversity organises flower-visitor community structure. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 113, 103-107.
220. Proctor, M., Yeo, P., Lack, A. (1996) *The natural history of pollination*. Timber Press, Portland, Oregon.
221. Pryce-Jones, J. (1944) Some problems associated with nectar, pollen, and honey. *Proceedings of the Linnean Society of London* 1944, 129–174.

222. Pyke, G. H., Waser, N. M. (1981) The production of dilute nectars by hummingbird and honeyeater flowers. *Biotropica* 13, 160-270.
223. Radhika, V., Kost, C., Boland, W., Heil, M. (2010) The role of jasmonates in floral nectar secretion. *PLOS ONE* <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009265>
224. Radtke, F. (1926) Anatomisch-physiologische Untersuchungen an Blütennektarien. *Planta* 1(4), 379-418.
225. R Core Team. (2013) R: A Language and Environment for Statistical Computing Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Retrieved from <http://www.r-project.org/>
226. Raguso, R. A., Levin, R. A., Foose, S. E., Holmberg, M. W., McDade, L. A. (2003) Fragrance chemistry, nocturnal rhythms and pollination „syndromes” in *Nicotiana*. *Phytochemistry* 63, 265-284.
227. Raven, P. H. (1972) Why are bird-visited flowers predominantly red? *Evolution* 26
207. Real, L. A., Rathcke, B. J. (1991) Individual variation in nectar production and its effect on fitness in *Kalmia latifolia*. *Ecology* 72, 149-155.
208. Ren, G., Healy, R. A., Horner, H. T., James, M. G., Thornburg, R. W. (2007) Expression of starch metabolic genes in the developing nectaries of ornamental tobacco plants. *Plant Science* 173, 621-637.
209. Rhoades, D. F., Bergdahl, J. C. (1981) Adaptive significance of toxic nectar. *American Naturalist* 117, 798–803.
210. Robertson, C. (1891) Flowers and insects, Asclepiadaceae to Scrophulariaceae. *Transactions of the Academy of Science of St. Louis* 5, 569-598.
211. Rodriguez, I. (2000) Flower anatomy and morphology of *Exodeconus maritimus* (Solanaceae, Solaneae) and *Nicandra physalodes* (Solanaceae, Nicandreae): importance for their systematic relationships. *Adansonia* 22, 187-199.
212. Roshchina, V. A. V., Roshchina, V. D. (1993) The excretory function of higher plants. Springer-Verlag, Berlin.
213. Rychlik, M., Federowska, Z. (1963) Specific optical rotation of nectar dextrans. *Pszczelnicze Zoszyty Naukowe* 7, 7-14.
214. Saqlan Naqvi, S. M., Harper, A., Carter, C., Ren, G., Guirgis, A., York, W. S., Thornburg, R. W. (2005) Nectarin IV, a potent endoglucanase inhibitor secreted into the nectar of ornamental tobacco plants. Isolation, cloning, and characterization. *Plant Physiology* 139, 1389-1400.

215. Schemske, D. W., Bradshaw, H. D. Jr. (1999) Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 96, 11910-11915.
216. Schiestl, F. P., Johnson, S. D. (2013) Pollinator mediated evolution of floral signals. *Trends in Ecology & Evolution*. 28, 307-315.
217. Schmid, R. (1988) Reproductive versus extrareproductive nectaries – histological perspective and terminological recommendations. *The Botanical Review* 54, 179-232.
218. Shuel, R. W. (1961) Influence of reproductive organs on secretion of sugars in flowers of *Streptosolen jamesonii* Miers. *Plant Physiology* 36, 265-271.
219. Sih, A., Christensen, B. (2001) Optimal diet theory: When does it work, and when and why does it fail? *Animal Behaviour* 61, 379-390.
220. Silva, A. C. da, Kinupp, V. F., Absy, M. L., Kerr, W. E. (2004) Pollen morphology and study of the visitors (Hymenoptera, Apidae) of *Solanum stramonifolium* Jacq. (Solanaceae) in Central Amazon. *Acta Botanica Brasilica* 18 (3).
221. Sime, K. R., Baldwin, I. T. (2003) Opportunistic out-crossing in *Nicotiana attenuata* (Solanaceae), a predominantly self-fertilizing native tobacco. *BMC Ecology* 3(6).
222. Simpson, B. B., Neff, J. L. (1981) Floral rewards: alternatives to pollen and nectar. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68, 301–322.
223. Singaravelan, N., Inbar, M., Nee'man, G., Distl, M., Wink, M., Izhaki, I. (2006) The effects of nectar-nicotine on colony fitness of caged honeybees. *Journal of Chemical Ecology* 32, 49-59.
224. Singaravelan, N., Nee'man, G., Inbar, M., Izhaki, I. (2005) Feeding responses of free-flying honeybees to secondary compounds mimicking floral nectars. *Journal of Chemical Ecology* 31, 2791–2804.
225. Smirle, M. J., Winston, M. L. (1988) Detoxifying enzyme activity in worker honeybees: an adaptation for foraging in contaminated ecosystems. *Canadian Journal of Zoology* 66, 1938-1942.
226. Snow, R., Dunford, M. P. (1961) A study of interchange heterozygosity in a population of *Datura meteloides*. *Genetics* 46, 1097-1110.
227. Sousa-Pena, M. (2001) Systematics and reproductive biology of the genus *Witheringia* l'Her. (Solanaceae). *Dissertations Collection for University of Connecticut*. Paper AAI3008142.
228. Southwick, A. K., Southwick, E. E. (1983) Aging effect on nectar production in two clones of *Asclepias syriaca*. *Oecologia* 56, 121-125.

229. Stace, H. M. (2004) Protogyny, self-incompatibility and pollination in *Anthocercis gracilis* (Solanaceae). *Australian Journal of Botany* 43, 451-459.
230. Stanton, M. L., Preston, R. E. (1988) Ecological consequences and phenotypic correlates of petal size variation in wild radish, *Raphanus sativus* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 75, 528-839.
231. Steiner, K. E. (1985) The role of nectar and oil in the pollination of *Drymonia serrulata* (Gesneriaceae) by *Epicharis* bees (Anthophoridae). *Biotropica* 17, 217-229.
232. Stiles, F. G. (1976) Taste preferences, color preferences and flower choice in hummingbirds. *Condor* 78, 10-26.
233. Stpiczynska, M. (2003) Nectar resorption in the spur of *Platanthera chlorantha* Custer (Rchb.) Orchidaceae – structural and microautoradiographic study. *Plant Systematics and Evolution* 238, 119-126.
234. Sullivan, J. R. (1986) Reproductive biology of *Physalis viscosa*. In: D'Arcy, W. G. (ed.) *Solanaceae: biology and systematics. Part IV. Reproductive Biology*. Columbia University Press, New York, p. 278.
235. Symon, D. E. (1979) Sex forms in *Solanum* (Solanaceae) and the role of pollen collecting insects. In: Hawkes, J. G., Lester, R. N. and Skelding, A. D. (eds.) *The biology and taxonomy of the Solanaceae*. Linnean Society Symposium Series 7, Academic Press, London. pp. 385-398.
236. Symon, D. E. (1981) A revision of the genus *Solanum* in Australia. *Journal of the Adelaide Botanical Gardens* 4, 1-367.
237. Szabó, L. Gy. (1996) Növényélettan – növényélettani és fitokémiai alapok. JPTE, Pécs. 299., 300., 304. old.
238. Szalamatova, T. Sz. (1986). A növényi sejt élettana. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest.
239. Szigeti, V., Körösi, Á., Harnos, A., Nagy, J., Kis, J. (2016) Measuring floral resource availability for insect pollinators in temperate grasslands – a review. *Ecological Entomology* 41, 231–240. doi:10.1111/een.12298
240. Tadmor-Melamed, H., Markman, S., Arieli, A., Distl, M., Wink, M., Izhaki, I. (2004) Limited ability of Palestine Sunbirds *Nectarinia osea* to cope with pyridine alkaloids in nectar of Tree Tobacco *Nicotiana glauca*. *Functional Ecology* 18, 844-850.
241. Tambwekar, K. R., Kakariya, R. B., Garg, S. (2003) A validated high performance liquid chromatographic method for analysis of nicotine in pure form and from formulations. *Journal of Pharmaceutical and Biomedical Analysis* 32, 441-450.

242. Tamm, S., Gass, C. L. (1986) Energy intake rates and nectar concentration preferences by hummingbirds. *Oecologia* 70, 20-23.
243. Terriere, L. C., Yu, S. J. (1974) Induction of detoxifying enzymes in insects. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 22, 366-373.
244. Thom, C., Guerenstein, P. G., Mechaber, W. L., Hildebrand, J. G. (2004) Floral CO₂ reveals flower profitability to moths. *Journal of Chemical Ecology* 30, 1285-1288.
245. Thornburg, R. W., Carter, C., Powell, A., Mittler, R., Rizhsky, L., Horner H. T. (2003) A major function of the tobacco floral nectary is defense against microbial attack. *Plant Systematics and Evolution* 238, 211-218.
246. Torné-Noguera, A., Rodrigo, A., Arnan, X., Osorio, S., Barrill-Graells, H., da Rocha-Filho, L. C., Bosch, J. (2014) Determinants of spatial distribution in a bee community: Nesting resources, flower resources and body size. *PLoS ONE* 9, Retrieved May 20, 2017 from <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097255>.
247. Torres, C., Mimosa, M., Ferreira, M. F., Galetto, L. (2013) Reproductive strategies of *Datura ferox*, an abundant invasive weed in agro-ecosystems from central Argentina. *Flora* 208, 253-258.
248. Treutter, D., Galensa, R., Feucht, W., Schmid, P. P. S. (1985) Flavanone glucosides in callus and phloem of *Prunus avium*: identification and stimulation of their synthesis. *Physiologia Plantarum* 65, 95-101.
249. Varga, S. V., Nuortila, C., Kytöviita, M-M. (2013) Nectar sugar production across floral phases in the gynodioecious protandrous plant *Geranium sylvaticum*. *PLOS ONE* 8(8): <https://doi.org/10.1371/journal.pone0062575>
250. Vesprini, J. L., Galetto, L. (2000) The reproductive biology of *Jaborosa integrifolia* (Solanaceae): Why its fruits are so rare? *Plant Systematics and Evolution* 225, 15-28.
251. Vogel, S. (1968-69) Chiropterophilie in der neotropischen Flora. *Neue Mitteilungen. Flora* 15, 562-602; 158, 289-323.
252. Vogel, S. (1978) Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flowers. In: Richards, A. (ed.) *The pollination of flowers by insects*. Academic Press, London. pp. 89-96.
253. Vogel, S. (1998) Remarkable nectaries: Structure, ecology, organophyletic perspectives III. Nectar ducts. *Flora* 193, 113-131.
254. Voss, R., Turner, M., Inouye, R., Fisher, M., Cort, R. (1980) Floral biology of *Markea neurantha* Hemsley (Solanaceae), a bat-pollinated epiphyte. *American Midland Naturalist* 103, 262-268.

255. Wäckers, F. L. (2004) Assessing the suitability of flowering herbs as parasitoid food sources: Flower attractiveness and nectar accessibility. *Biological Control* 29, 307-314.
256. Waser, N. M. (1998) Pollination, angiosperm speciation, and the nature of species boundaries. *Oikos* 81, 198-201.
257. Waser, N. M., Chittka, L., Price, M. V., Williams, N. M., Ollerton, J. (1996) Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77, 1043-1060.
258. Waser, N. M., Price, M. V. (1981) Pollinator choice and stabilizing selection for flower color in *Delphinium nelsonii*. *Evolution* 35, 376-390.
259. Whittall, J. B., Hodges, S. A. (2007) Pollinator shifts drive increasingly long nectar spurs in columbine flowers. *Nature* 447, 706-712.
260. Willaman, J. J., Li, H. L. (1970) Alkaloid-bearing plants and their contained alkaloids, 1957-1968. *Lloydia* 33 (suppl.), 1-286.
261. Willmer, P. (2011) *Pollination and floral ecology*. Princeton University Press, New Jersey. Retrieved. p. 778.
262. Wills, M. M., Irwin, H. S. (1961) *Roadside flowers of Texas*. University of Texas Press, Austin.
263. Willson, M. F. (1983) *Plant reproductive ecology*. John Wiley and Sons, New York.
264. Wink, M. (1992) The role of quinolizidine alkaloids in plant-insect interactions. In: Bernays, E. (ed.) *Insect-plant interactions*. CRC Press, pp. 133-169.
265. Zalewski, W. (1966) Phosphatases in honey. *Pszczelnicze Zeszyty Naukowe* 9, 1-34.
266. Zauralov, O. A. (1969) Oxidizing enzymes in nectaries and nectar. *Trudy Nauchno-Issledovatel'skogo Instituta Pchelovodstva* 1969, 197-225.
267. Zha, H.-G., Flowers, V. L., Yang, M., Chen, L.-Y., Sun, H. (2012) Acidic α -galactosidase is the most abundant nectarin in floral nectar of common tobacco (*Nicotiana tabacum*). *Annals of Botany* 109, 735-745.
268. Zimmerman, M. (1983) Plant reproduction and optimal foraging: experimental nectar manipulations in *Delphinium nelsonii*. *Oikos* 41, 57-63.
269. Zimmerman, M. (1988) Nectar production, flowering phenology, and strategies for pollination. In: Doust, J. L. and Doust, L. L. (eds.) *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*. Oxford University Press, Oxford, UK. pp. 157-178.
270. Zimmermann, J. G. (1953) Papierchromatographische Untersuchungen über die pflanzliche Zuckersekretion. *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft* 63, 402-429.

271. Zimmermann, M. (1954) Über die Sekretion saccharosespaltender Transglukosidasen im pflanzlichen Nektar. *Experientia* 10, 145-146.
272. Zrenner, R., Salanoubat, M., Willmitzer, L., Sonnewald, U. (1995) Evidence of the crucial role of sucrose synthase for sink strength using transgenic potato plant (*Solanum tuberosum* L.). *The Plant Journal* 7, 97–107.

10. Saját publikációk jegyzéke

A disszertáció alapjául szolgáló publikációk:

1. **Kerchner A**, Darók J, Bacskay I, Felinger A, Jakab G, Farkas Á (2015) Protein and alkaloid patterns of the floral nectar in some solanaceous species. ACTA BIOLOGICA HUNGARICA 66:(3) pp. 304-315. Folyóiratcikk/ Szakcikk/Tudományos [Q3, IF:0,563]
2. Farkas Á, **Kerchner A**, Nagy-Déri H, Boros B, Darók J (2011) Nectary Structure and Nectar Production of Various *Datura* species. THE INTERNATIONAL JOURNAL OF PLANT REPRODUCTIVE BIOLOGY 3:(1) pp. 31-35. Folyóiratcikk/ Szakcikk/Tudományos
3. **Kerchner A**, Darók J (2006) Néhány Solanaceae faj florális nektáriumának szövettani jellemzése In: Mihalik Erzsébet (szerk.) XII. Növényanatómiai Szimpózium. Konferencia helye, ideje: Budapest, Magyarország, 2006.06.22-2006.06.23. Szeged: JATEPress Kiadó, 2006. pp. 230-234. (ISBN:[963 482 767 5](#)) Könyvrészlet/ Konferenciaközlemény/Tudományos
4. **Kerchner A**, Szigeti V, Darók J, Farkas Á (2019) The bigger the better? How are floral traits related to nectar characters and the mode of pollination in Solanaceae species? THE JOURNAL OF ANIMAL AND PLANT SCIENCES submitted [Q3, IF: 0,407]
5. **Kerchner A**, Farkas Á (2019) Angel's trumpets as the devil's tools: poisoning potential of *Brugmansia* and *Datura*. ASIAN PACIFIC JOURNAL OF TROPICAL MEDICINE submitted [Q2, IF: 1,634]

A disszertáció alapjául szolgáló konferencia szereplések:

1. Farkas Á, **Kerchner A**, Déri H, Borbála B, Darók J (2010) Nectary structure and nectar production of various *Datura* species. In: 1st Global Congress on Plant Reproductive Biology. Konferencia helye, ideje: Agra, India, 2010.10.22-2010.10.24.p. 5. Egyéb konferenciaközlemény/Absztrakt / Kivonat/Tudományos
2. Farkas Á, **Kerchner A**, Bacskay I, Felinger A, Ács Z, Bóka B. (2009) *Datura* floral nectar as a potential source of intoxication. In: 3rd International Symposium on Medicinal and Aromatic Plants (SIPAM). Konferencia helye, ideje: Djerba, Tunézia,

- 2009.03.26-2009.03.28.p. 130. Egyéb konferenciaközlemény/Absztrakt / Kivonat/Tudományos
3. Farkas Á, **Kerchner A**, Bacskay I, Felinger A. (2007) *Datura* és *Brugmansia* fajok nektáriumára és nektárösszetételére. In: MGyT Gyógynövény Szakosztály - Gyógynövény Szimpózium. Konferencia helye, ideje: Szeged, Magyarország, 2007.10.18-2007.10.19.p. 32. Egyéb konferenciaközlemény/Absztrakt / Kivonat/Tudományos
 4. **Kerchner A** (2005) A *Lycium barbarum* L. atropin tartalmának vékonyrétegkromatográfiás vizsgálata. In: Csizmadia József (szerk.) Tavasz Szél 2005: Konferencia kiadvány. 464 p. Konferencia helye, ideje: Debrecen, Magyarország, 2005.05.05-2005.05.08. Budapest: Doktoranduszok Országos Szövetsége, 2005. p. 449. (ISBN:963 218 368 Könyvrészlet/Konferenciaközlemény/Tudományos

A disszertáció témájához nem kapcsolódó konferenciaszereplések:

1. Farkas Á, Molnár R, **Kerchner A** (2007) Nectar production and the composition of nectar and honey in ramson (*Allium ursinum*) In: 5th International Symposium on Edible Alliaceae. Konferencia helye, ideje: Dronten, Hollandia, 2007.10.29-2007.11.01.p. 191. Egyéb konferenciaközlemény/Absztrakt / Kivonat/Tudományos

11. Köszönetnyilvánítás

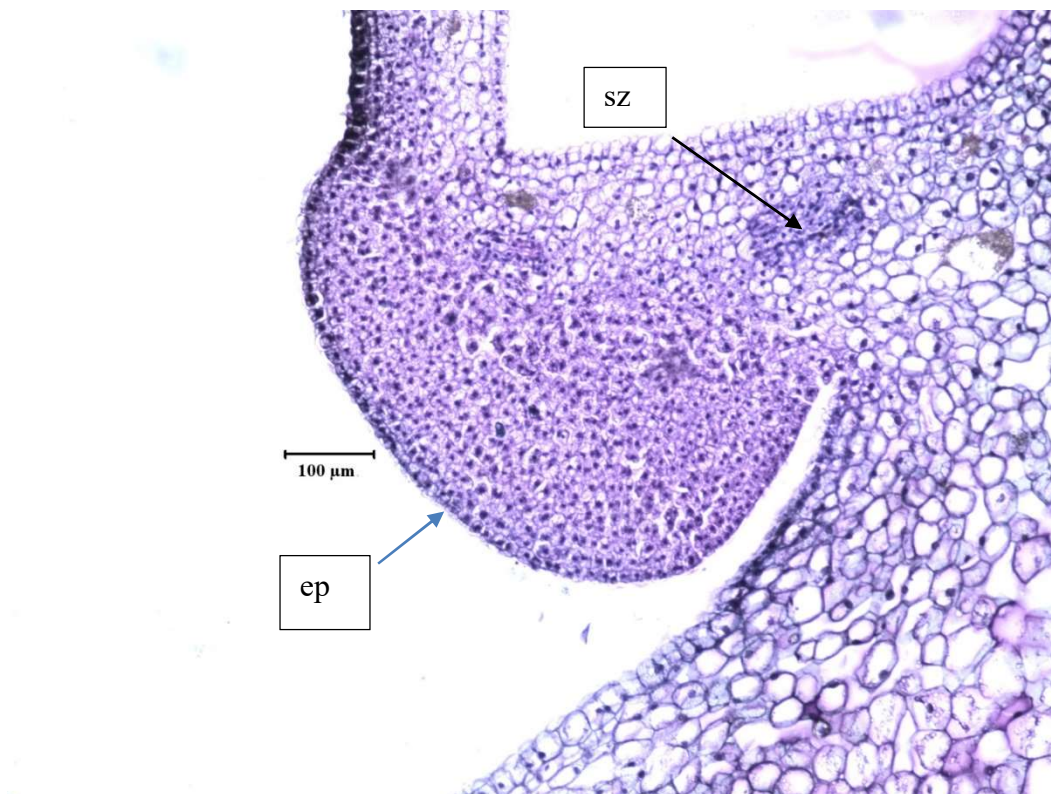
Szeretnék köszönetet mondani mindazoknak, akik hozzájárultak a doktori disszertációm elkészítéséhez. Szeretnék köszönetet mondani egykori témavezetőimnek, Oroszné Dr. Kovács Zsuzsannának, aki elindította kutatói munkámat, és Dr. Varróné Dr. Darók Juditnak, aki sok hasznos tanáccsal látott el a nektáriumánatomia területén. Köszönettel tartozom témavezetőmnek, Dr. Farkas Ágnesnek a sok segítségért a doktori értekezés elkészítésében, a publikációk megírásában nyújtott áldozatos munkájáért, hasznos tanácsaiért, valamint köszönöm a doktori eljárás során tanúsított türelmét és kitartását.

Hálás vagyok a PTE-TTK, Kémiai Intézet, Analitikai és Környezeti Kémiai Tanszék munkatársainak: Prof. Dr. Felinger Attilának, aki lehetőséget adott a HPLC-vizsgálatok elvégzésére és Dr. Bacskay Ivettnek, aki óriási segítséget nyújtott a HPLC-vizsgálatok kivitelezésében. Köszönöm Prof. Dr. Jakab Gábornak (PTE-TTK, Biológiai Intézet, Növénybiológiai Tanszék), hogy segítségével lehetőségem volt megtanulni a SDS-gélelektroforézis módszerét. Nagyon hálás vagyok Dr. Szigeti Viktornak (MTA Ökológiai Kutatóközpont) a statisztikai adatfeldolgozásban nyújtott munkájáért illetve hasznos javaslataiért, valamint családomnak és páromnak a sok-sok segítségért és türelméért.

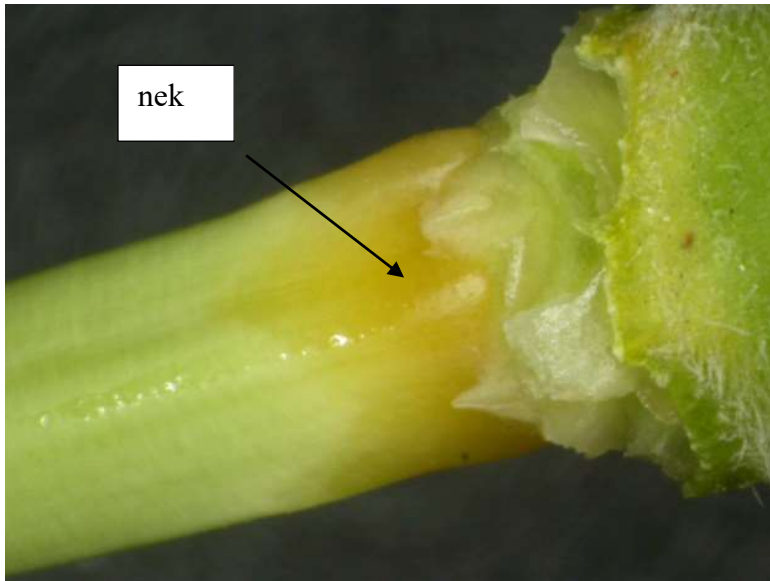
12. Mellékletek



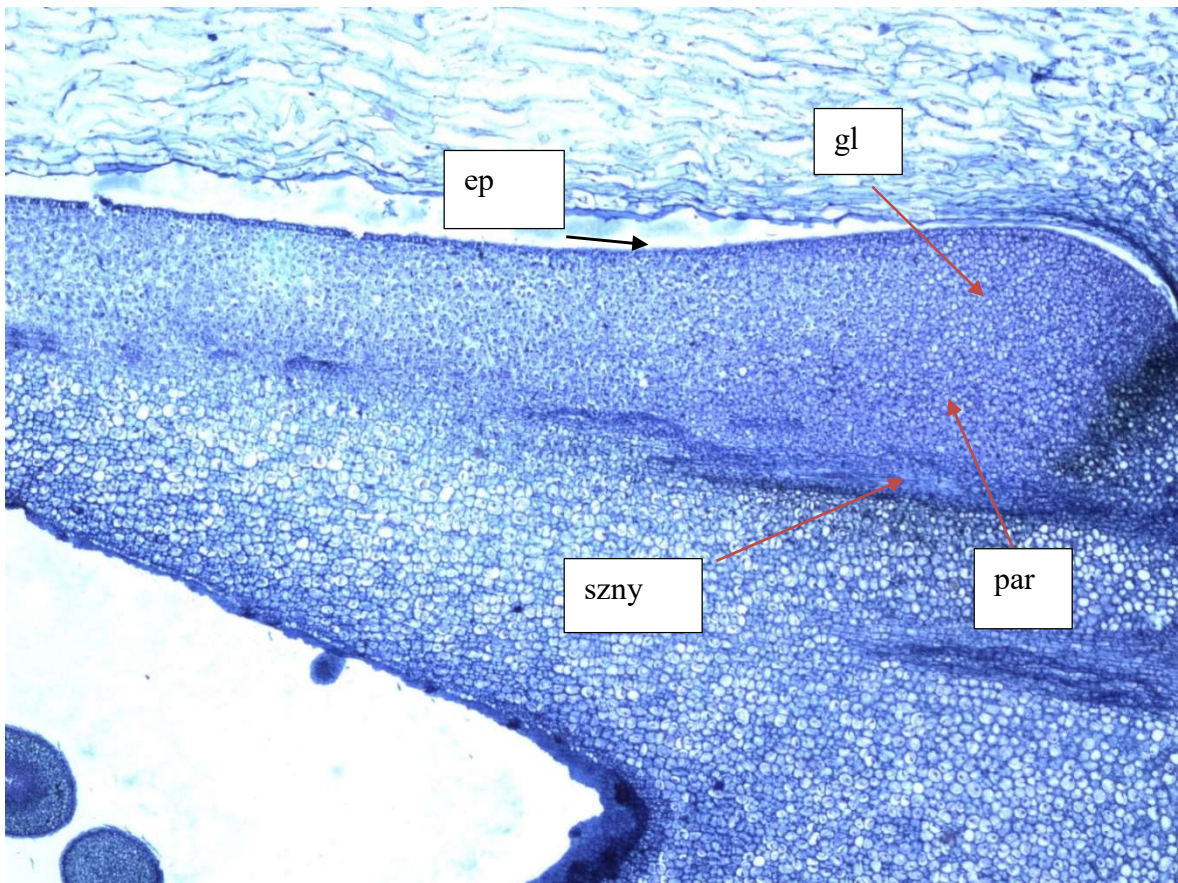
57. ábra Az *A. bella-donna* nektárium. nek: nektárium.



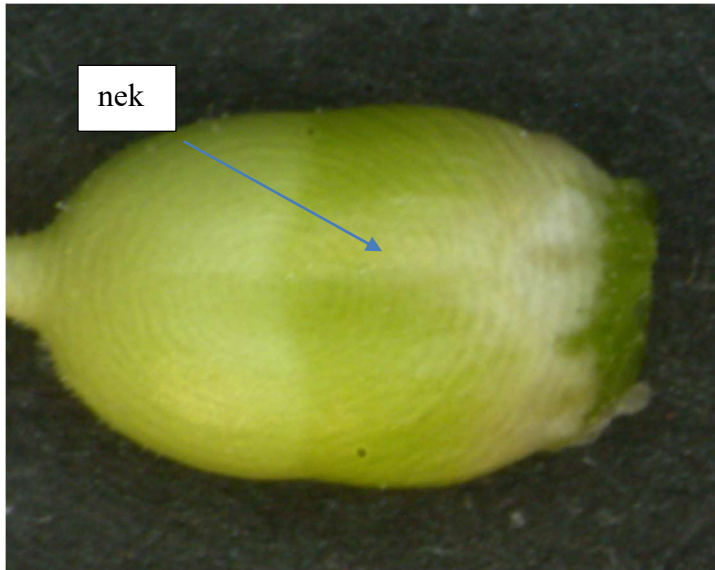
58. ábra Az *A. bella-donna* nektáriumának szövettani képe (N=40x). sz: szállítószövet, ep: epidermisz.



59. ábra A *B. suaveolens* nektárium. nek: nektárium.



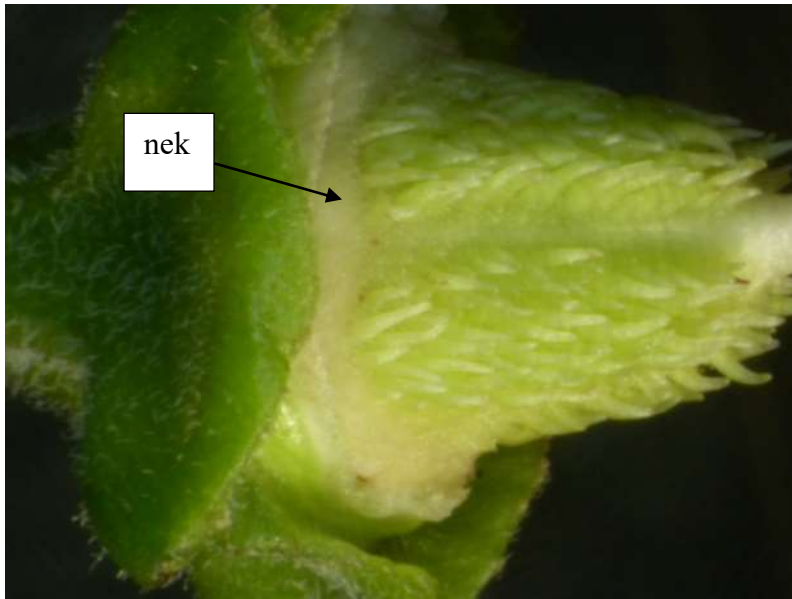
60. ábra A *B. suaveolens* nektáriumának szövettani képe (N=40x). ep: epidermis, gl: glanduláris szövet, par: nektáriumparenchima, szny: szállítóyaláb.



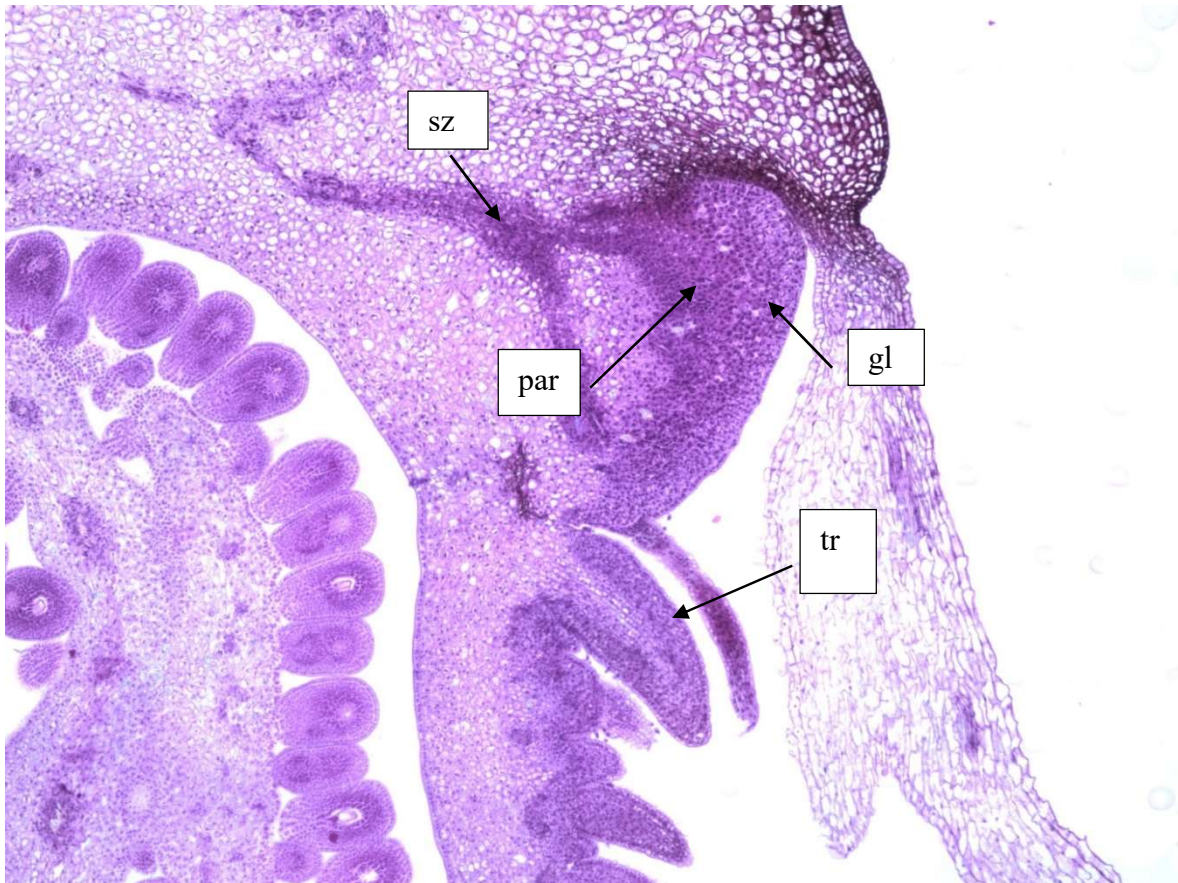
61. ábra *Cestrum* nektárium. nek: nektárium.



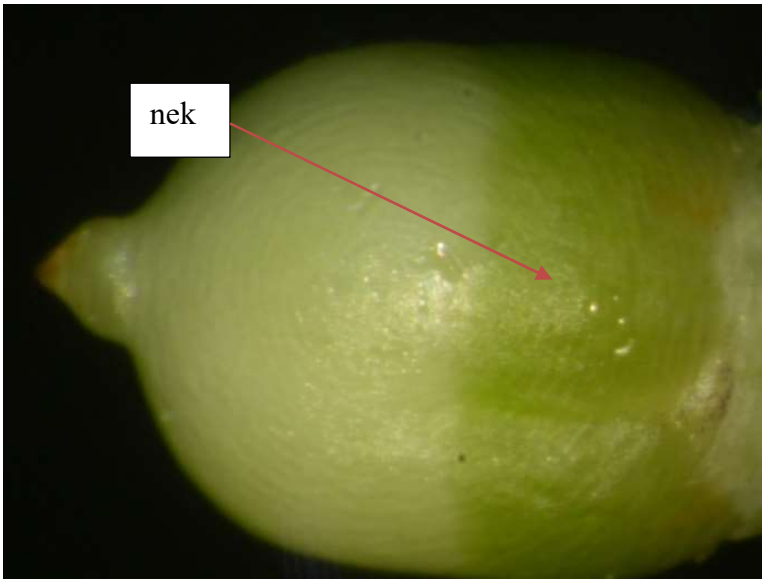
62. ábra *Cestrum* faj nektáriumának szövettani képe (N=40x). nek: nektárium.



63. ábra A *D. stramonium* nektárium. nek: nektárium.



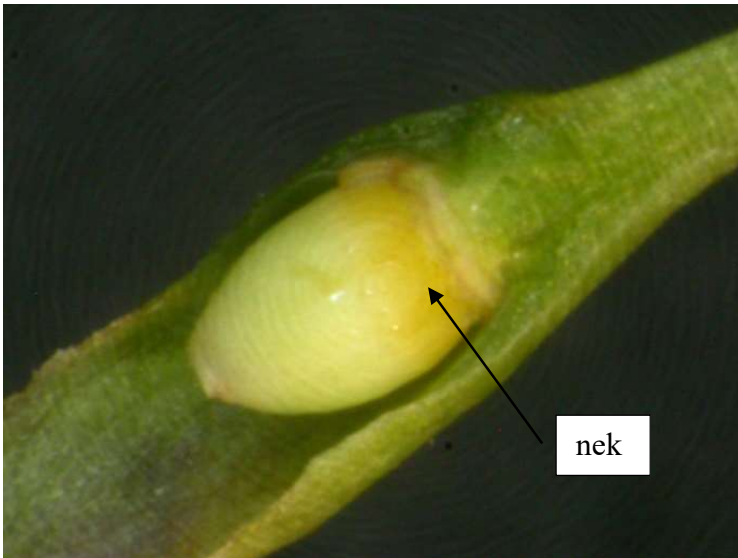
64. ábra A *D. stramonium* nektáriumának szövettani képe (N=40x). gl: glanduláris szövet, par: nektáriumparenchima, sz: szállítószövet, tr: trichóma.



65. ábra A *H. niger* nektárium. nek: nektárium.



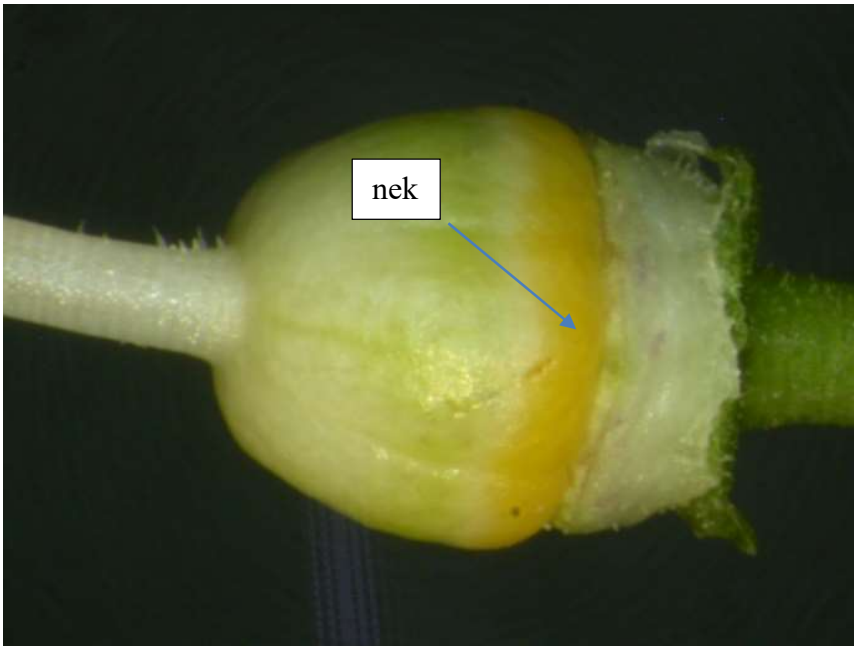
66. ábra A *H. niger* nektáriumának szövettani képe (N=40x). nek: nektárium.



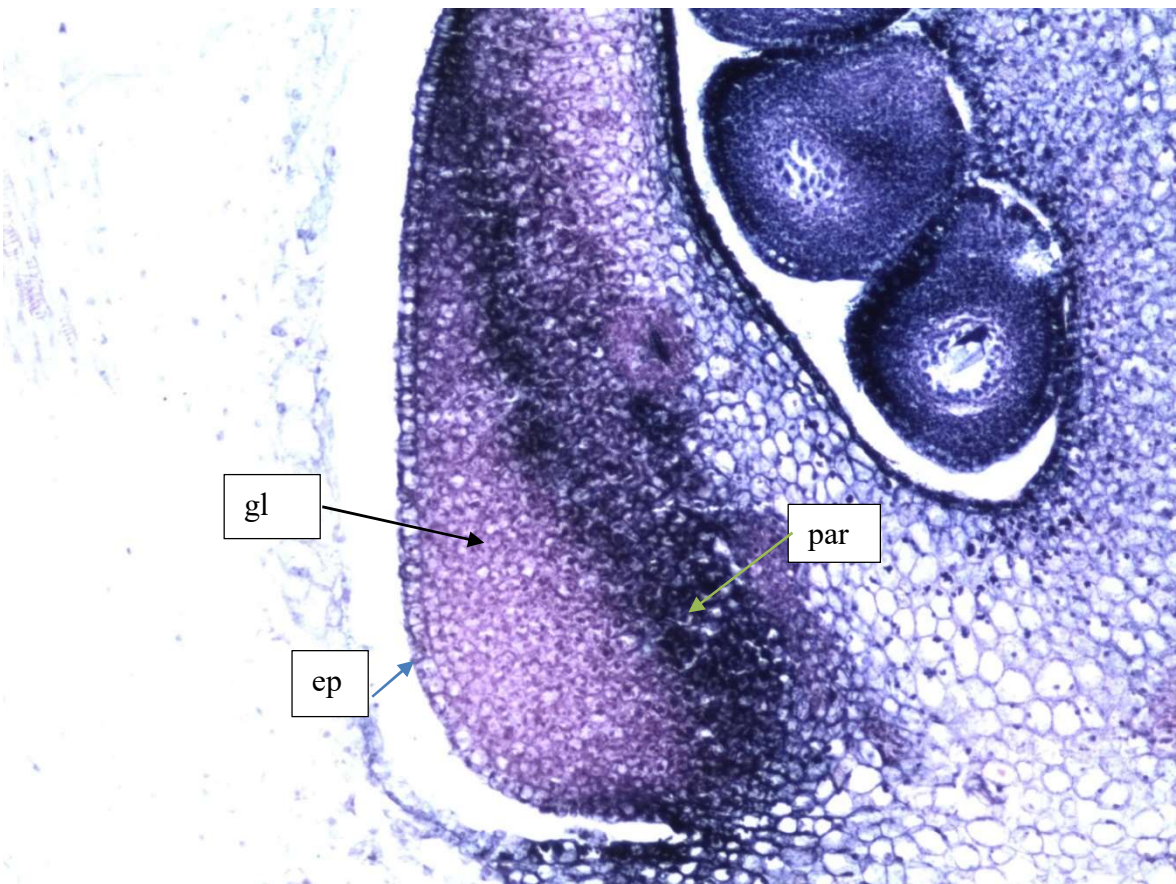
67. ábra A *L. barbarum* nektárium. nek: nektárium.



68. ábra A *L. barbarum* nektáriumának szövettani képe (N=40x). gl: glanduláris szövet, par: nektáriumparenchima



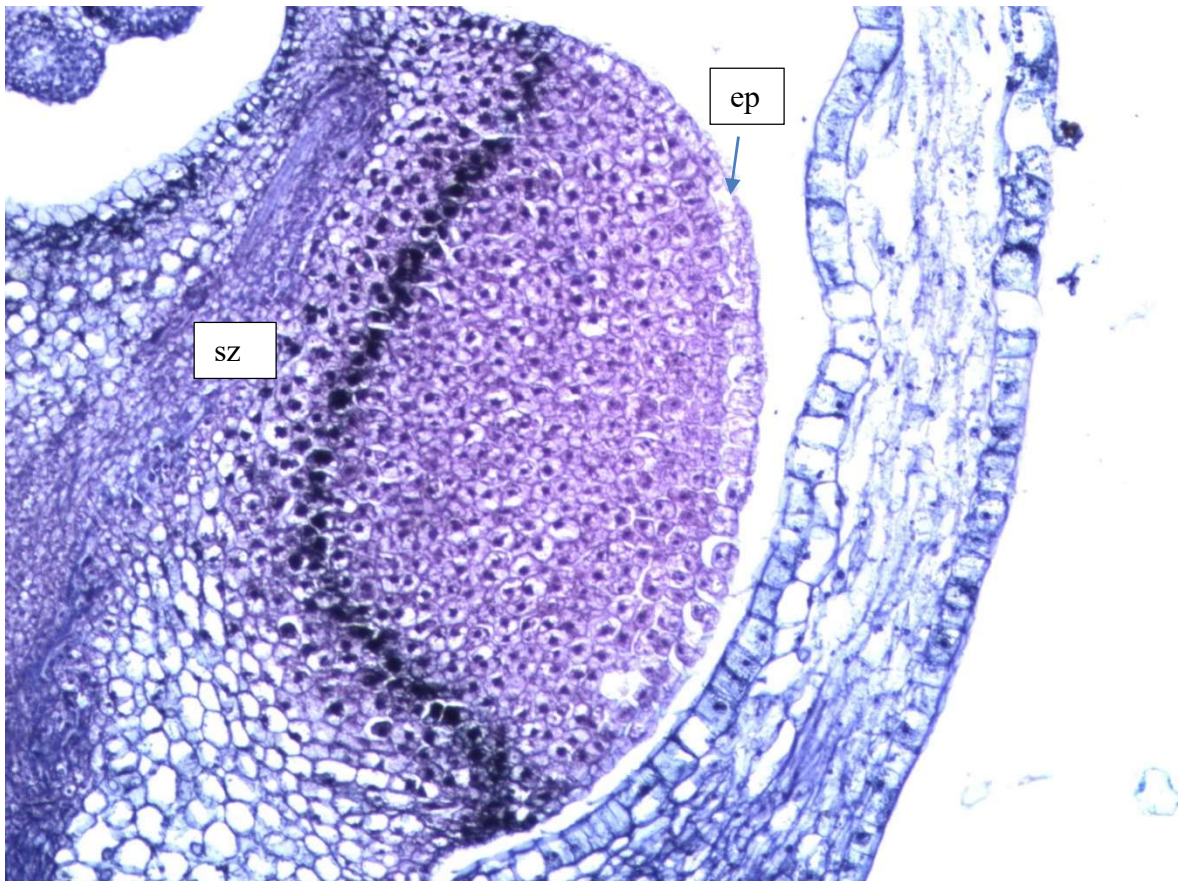
69. ábra A *Nicandra physaloides* nektárium. nek: nektárium.



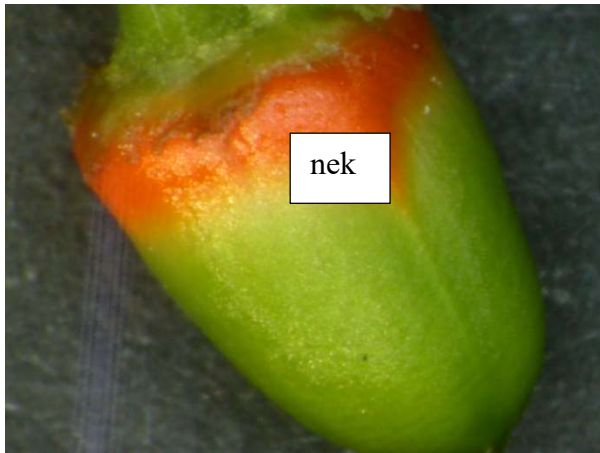
70. ábra A *Nicandra physaloides* nektáriumának szövettani képe (N=100x). ep: epidermisz, gl: glanduláris szövet, par: nektáriumparenchima



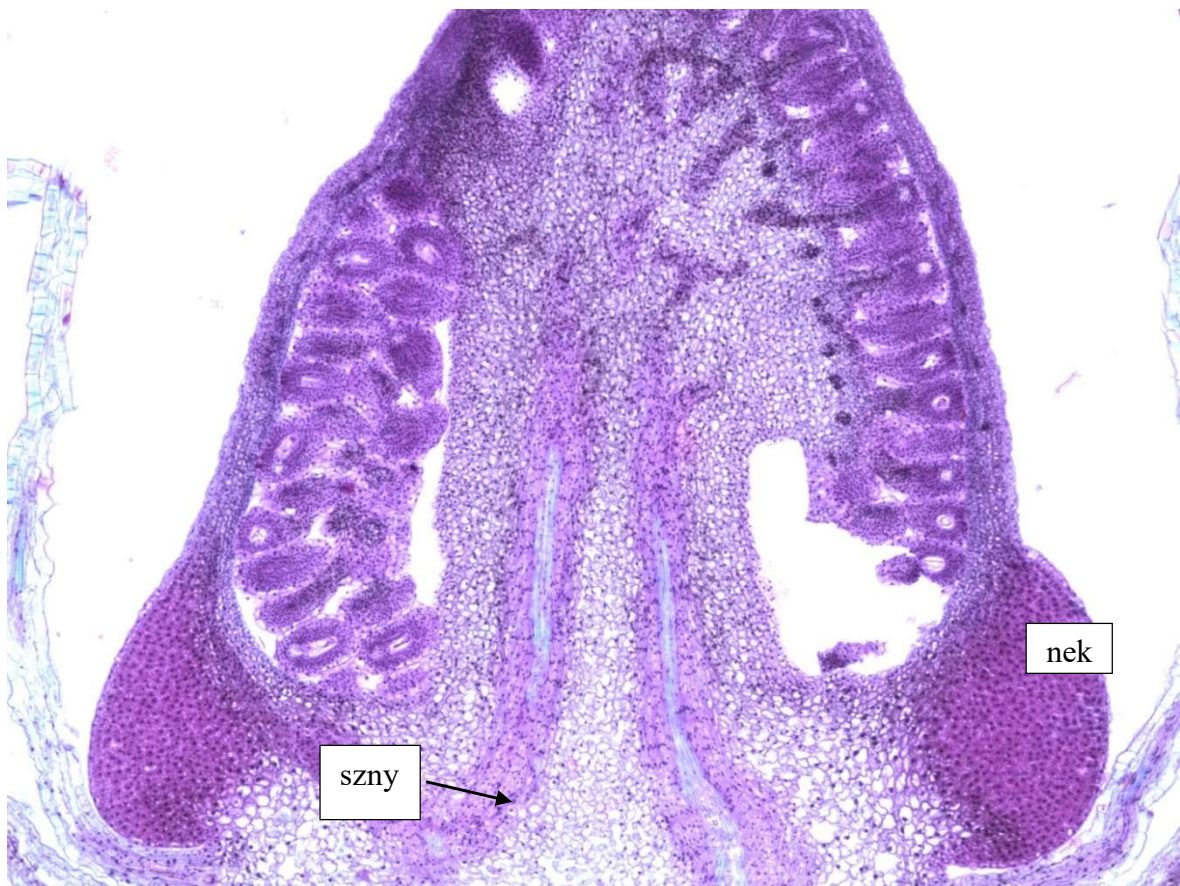
71. ábra A *Nicotiana glauca* nektárium. nek: nektárium.



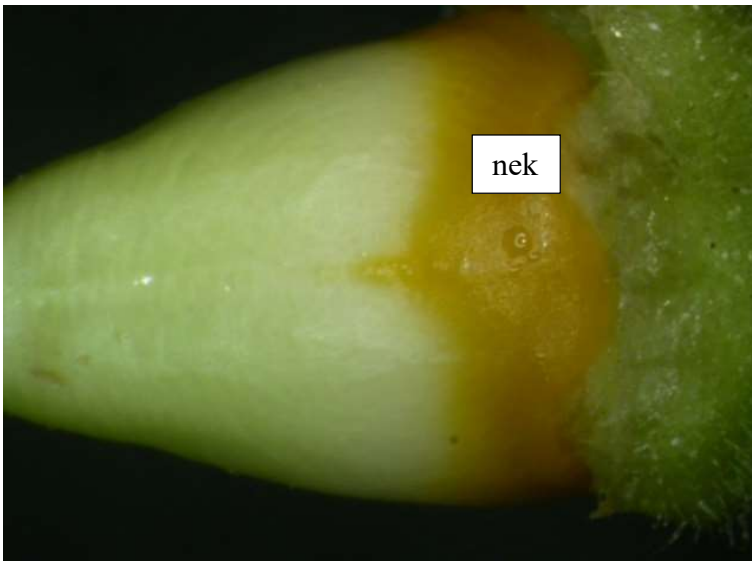
72. ábra A *N. glauca* nektáriumának szövettani képe (N=40x). ep: epidermisz, sz: szállítószövet



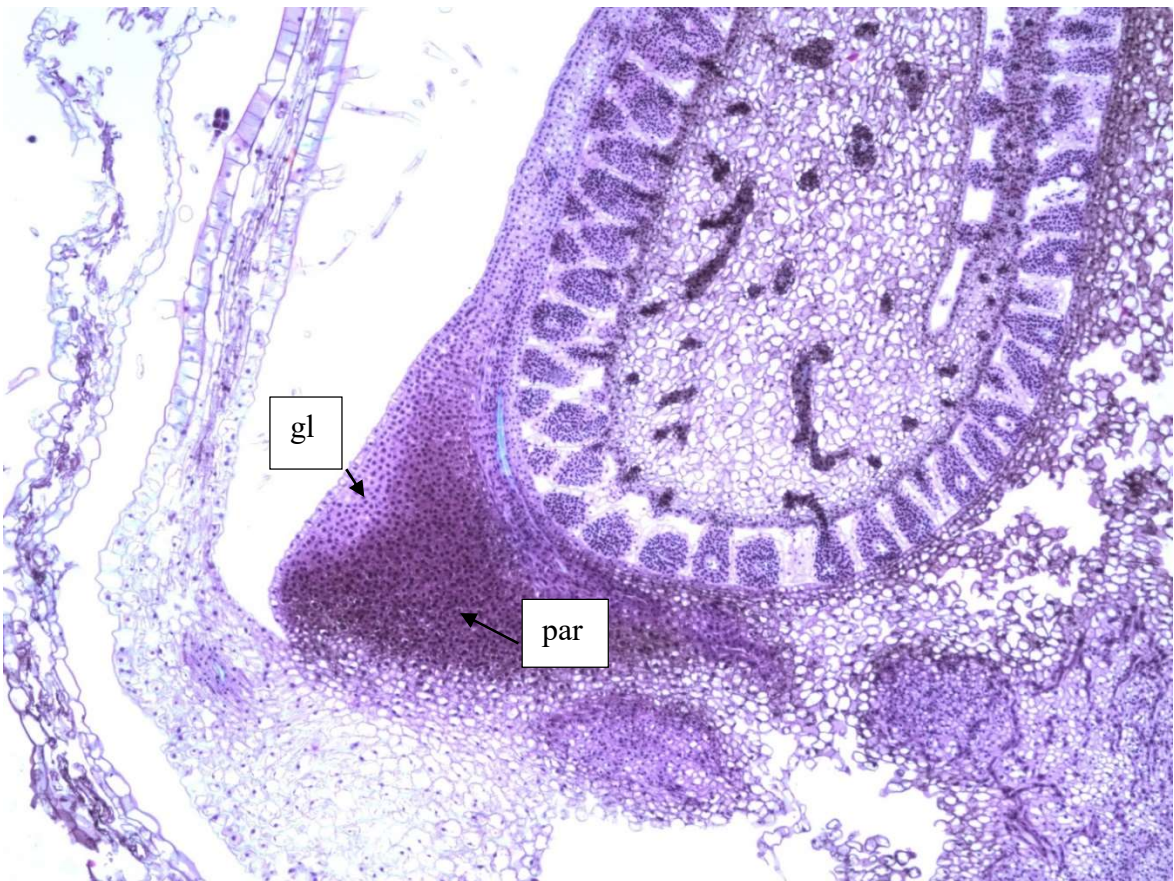
73. ábra A *N. rustica* nektárium. nek: nektárium.



74. ábra A *N. rustica* nektáriumának szövettani képe (N=40x). nek: nektárium, szny: szállítóyaláb.



75. ábra A *N. tabacum* nektárium. nek: nektárium.



76. ábra A *N. tabacum* nektáriumának szövettani képe (N=40x). gl: glanduláris szövet, par: nektáriumparenchima



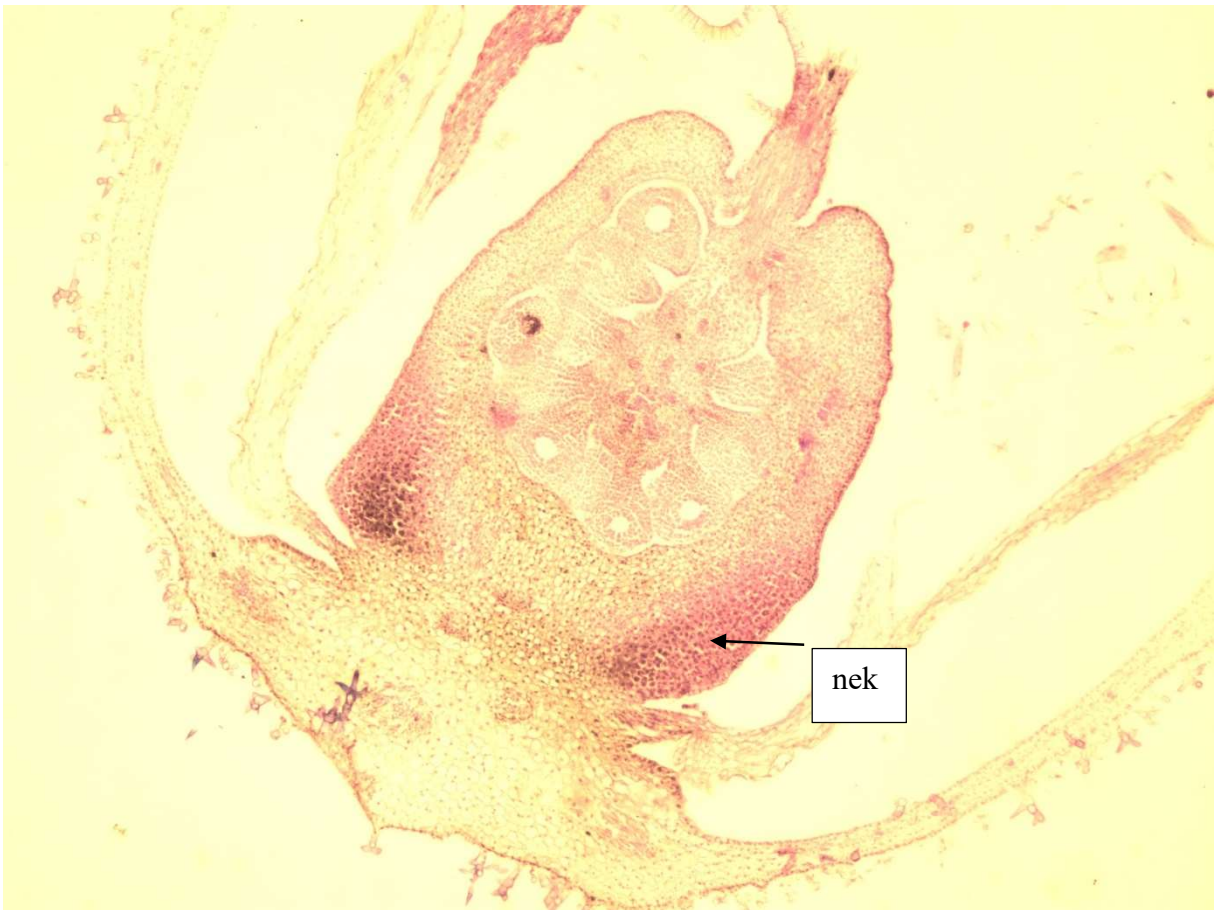
77. ábra A *P. alkekengi* nektárium. nek: nektárium.



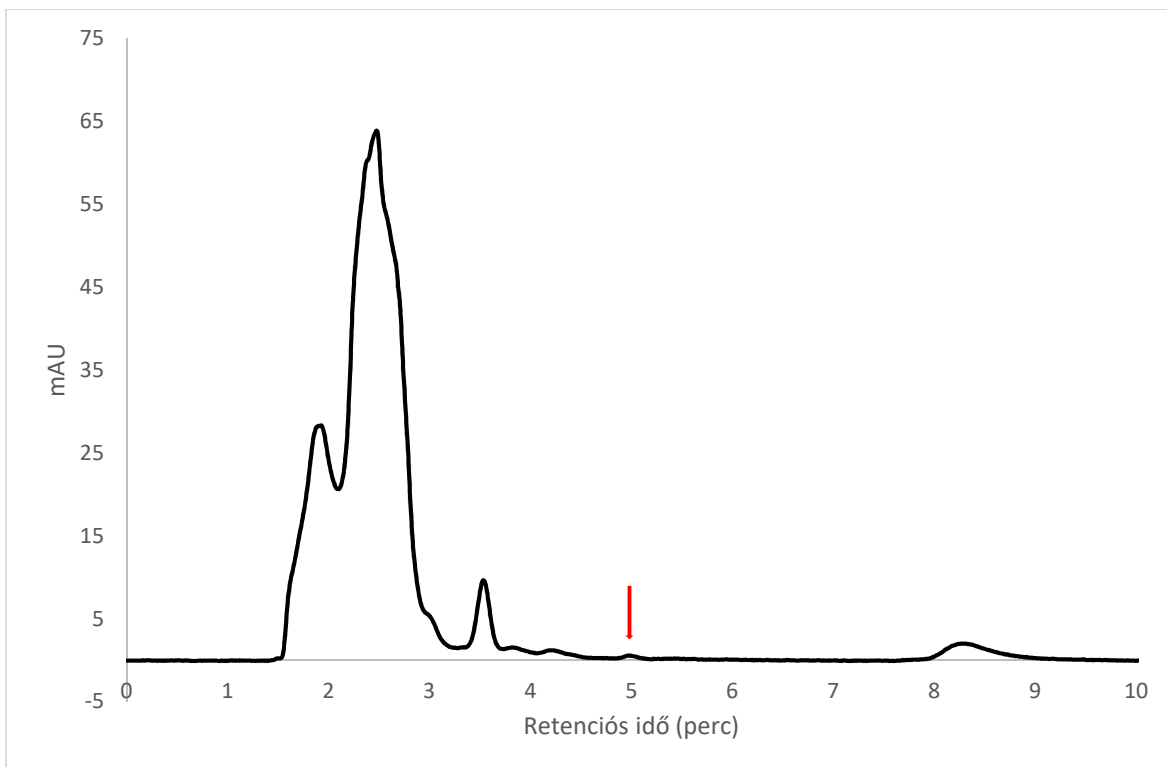
78. ábra A *P. alkekengi* nektáriumának szövettani képe (N=40x). nek: nektárium.



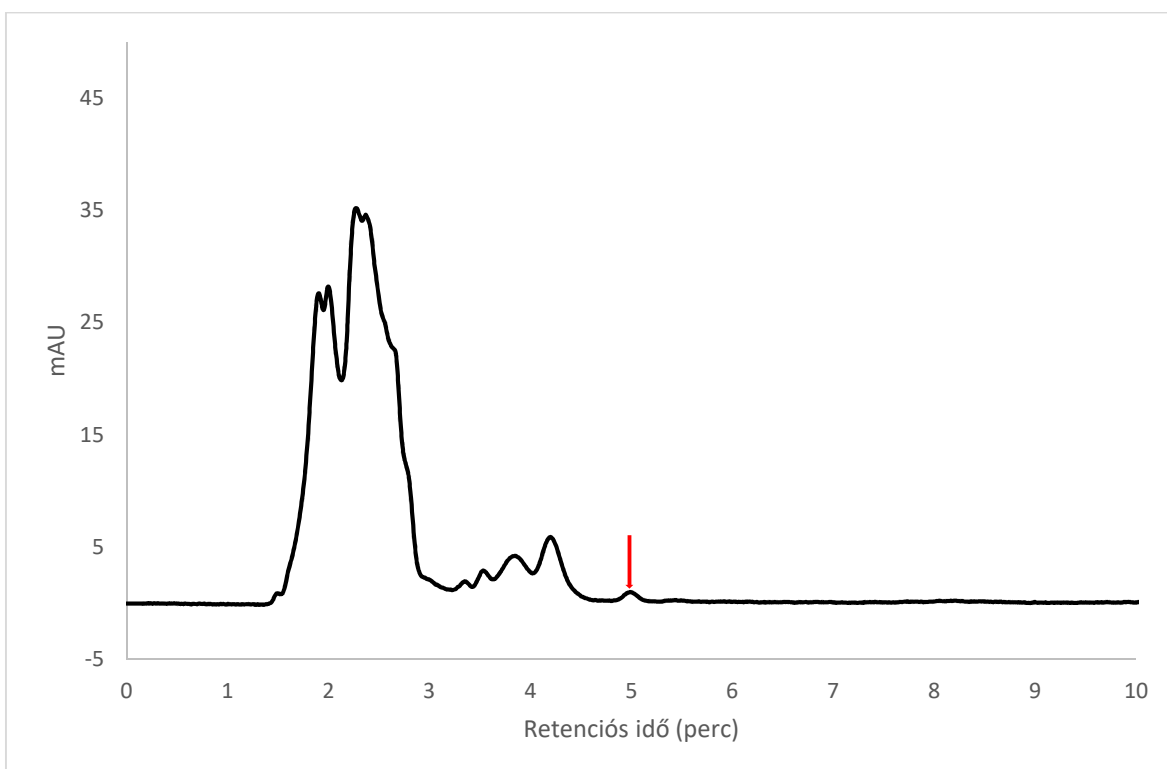
79. ábra A *W. somnifera* nektárium. nek: nektárium.



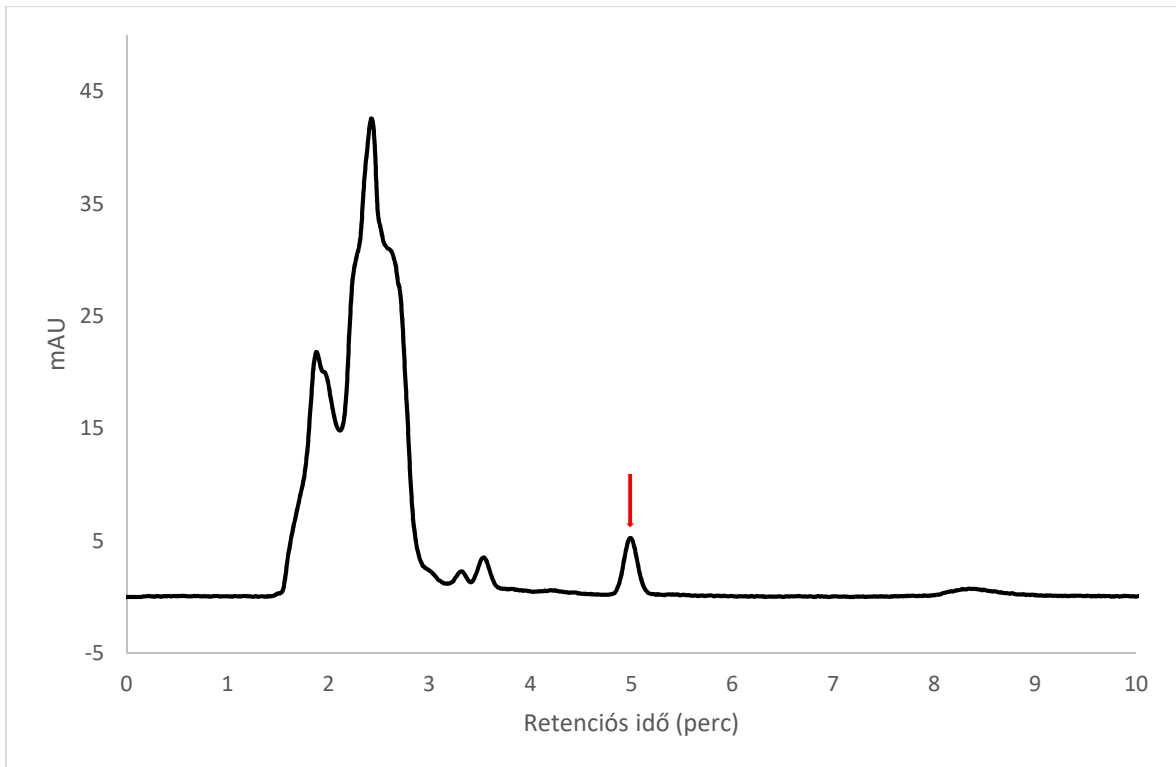
80. ábra A *W. somnifera* nektáriumának szövettani képe (N=40x). nek: nektárium.



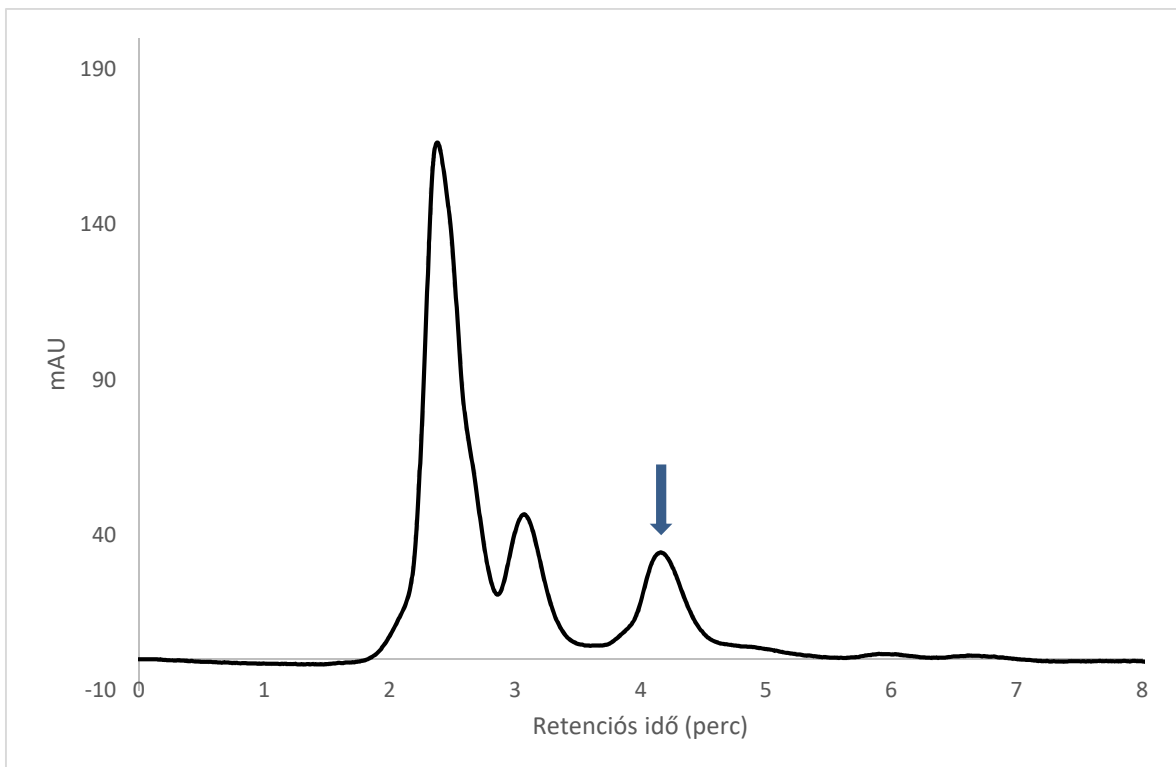
81. ábra A *N. alata* nektármintájában található nikotin kromatográfiás képe, $t_R=4.97$ perc.



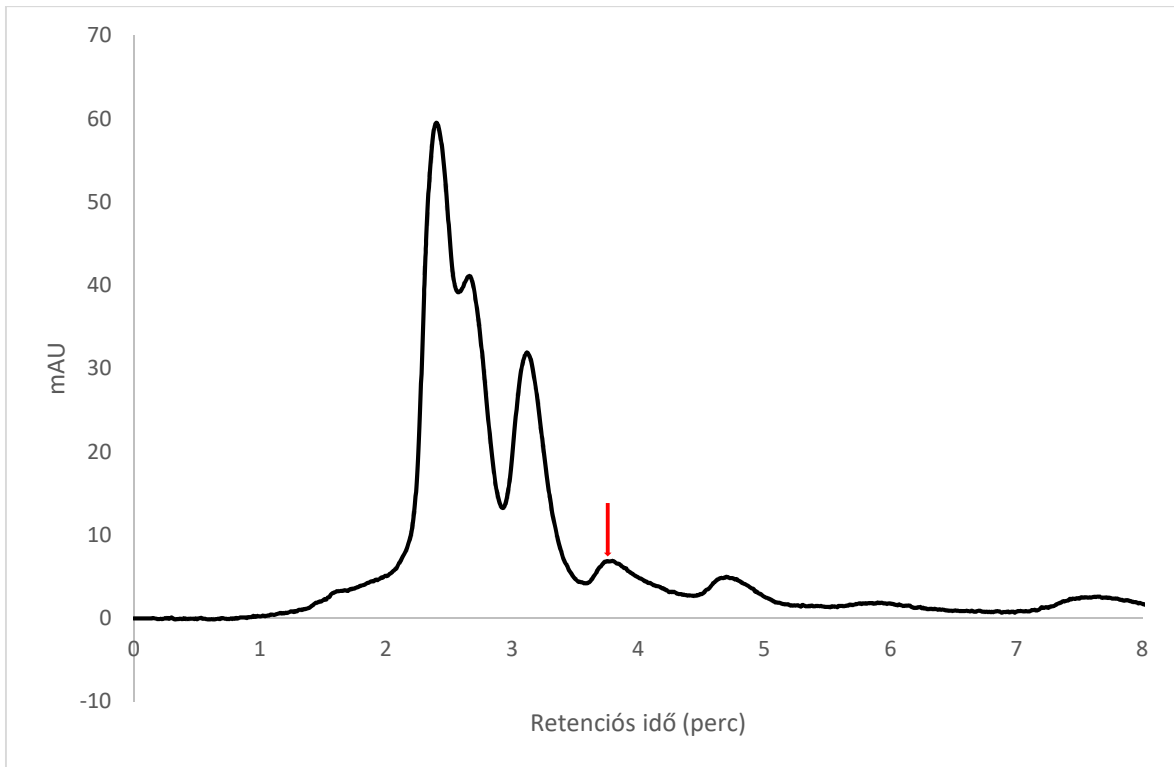
82. ábra A *N. rustica* nektármintájában található nikotin kromatográfiás képe, $t_R=4.99$ perc.



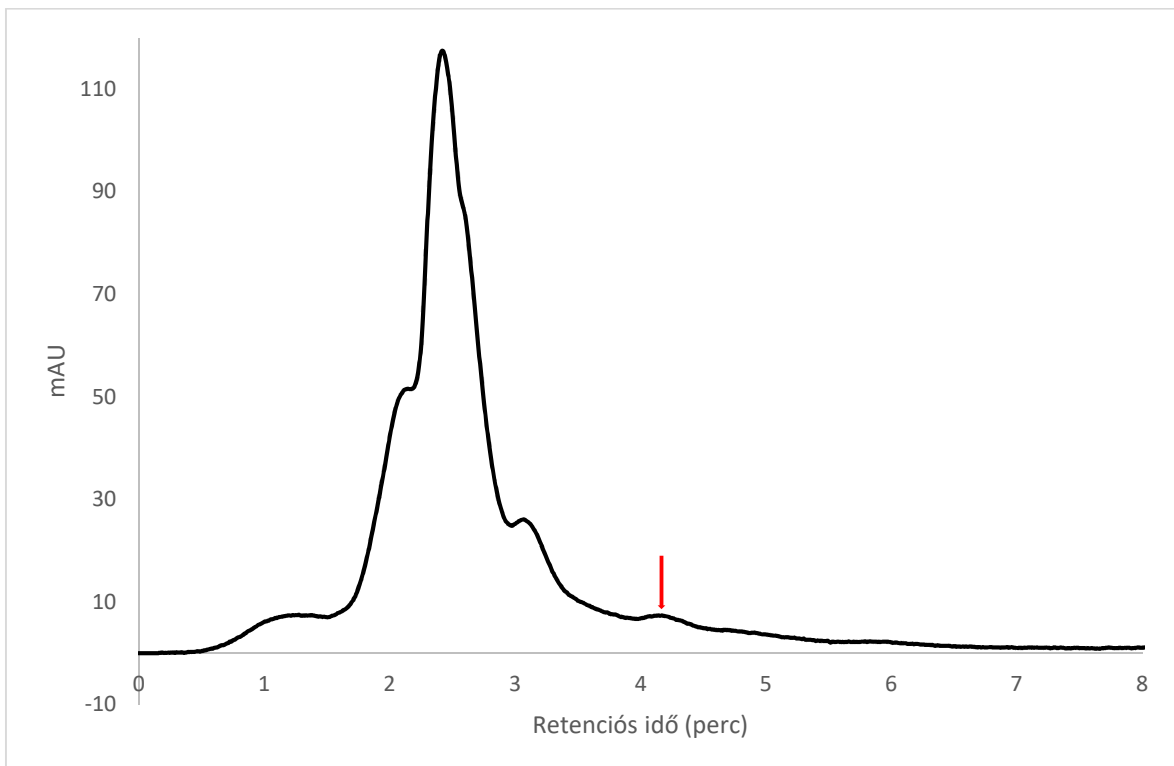
83. ábra A *N. tabacum* nektármintájában található nikotin HPLC-kromatogramja, $t_R=4.99$ perc.



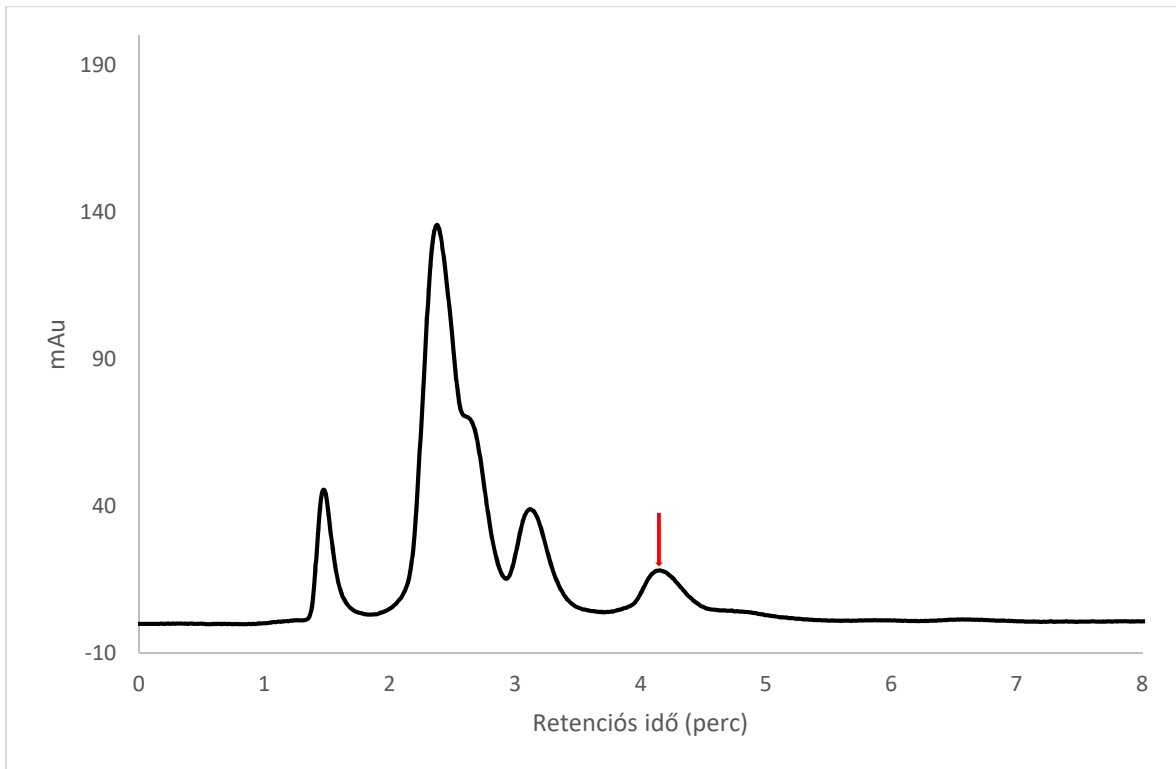
84. ábra A *B. suaveolens* nektármintájában található szkopolamin kromatográfiás képe, $t_R= 4.15$ perc.



85. ábra A *H. niger* nektármintájában található szkopolamin kromatográfiás képe, $t_R=3.76$ perc.



86. ábra A *L. barbarum* nektármintájában található szkopolamin kromatográfiás képe, $t_R= 4.15$ perc.



87. ábra A *D. stramonium* nektármintájában található szkopolamin kromatográfiás képe, $t_R=4.15$ perc.

3. táblázat A vizsgált Solanaceae fajok florális nektáriumának színe és morfológiai típusai

Species	A nektárium színe	Morfológiai típus
<i>Atropa bella-donna</i>	narancssárga	automorf
<i>Brugmansia suaveolens</i>	barnás-narancssárga	automorf
<i>Cestrum</i> × <i>newellii</i>	sötétzöld	epimorf
<i>Cestrum parqui</i>	sötétzöld	epimorf
<i>Datura stramonium</i>	halványsárga	automorf
<i>Hyoscyamus niger</i>	sötétzöld	epimorf
<i>Lycium barbarum</i>	sárga	epimorf
<i>Nicandra physaloides</i>	sárga	automorf
<i>Nicotiana alata</i>	barna	automorf
<i>Nicotiana rustica</i>	korallpiros	automorf
<i>Nicotiana tabacum</i>	barnás-narancssárga	automorf
<i>Physalis alkekengi</i>	narancssárga	epimorf
<i>Withania somnifera</i>	halvány barnás-narancssárga	epimorf

4. táblázat A saját méréseink alapján képező és a szakirodalomban leírt Solanaceae fajok ábrákon használt rövidítései, megporzási módjai valamint az ezek aggregálásával létrehozott pollinációs csoportok.

növényfaj	rövidítések	adat forrása	megporzás módja	megporzási csoport
<i>Atropa bella-donna</i>	Ab	Kerchner et al.	melittofil	hymenoptera
<i>Brugmansia suaveolens</i>	Bs	Kerchner et al.	ornitofil-sphingofil	ornitofil
<i>Cestrum parqui</i>	Cp	Kerchner et al.	sphingofil	lepidoptera
<i>Cestrum</i> × <i>newellii</i>	Cxn	Kerchner et al.	ornitofil	ornitofil
<i>Datura stramonium</i>	Ds	Kerchner et al.	sphingofil	lepidoptera
<i>Hyoscyamus niger</i>	Hn	Kerchner et al.	melittofil	hymenoptera
<i>Lycium barbarum</i>	Lb	Kerchner et al.	melittofil-sphingofil	hymenoptera
<i>Nicandra physaloides</i>	Np	Kerchner et al.	melittofil	hymenoptera
<i>Nicotiana alata</i>	Na	Kerchner et al.	sphingofil	lepidoptera
<i>Nicotiana rustica</i>	Nrus	Kerchner et al.	melittofil	hymenoptera
<i>Nicotiana tabacum</i>	Nt	Kerchner et al.	chiropterofil-sphingofil	lepidoptera
<i>Physalis alkekengi</i>	Pa	Kerchner et al.	melittofil	hymenoptera
<i>Withania somnifera</i>	Ws	Kerchner et al.	melittofil	hymenoptera
<i>Browallia speciosa</i>	Bspe	Bernardello et al. 1994	lepidoptera	lepidoptera
<i>Cestrum</i> cf. <i>Bracteatum</i>	Ccfb	Bernardello et al. 1994	sphingofil	lepidoptera
<i>Cuatresia harlingiana</i>	Ch	Bernardello et al. 1994	melittofil	hymenoptera
<i>Datura innoxia</i>	Di	Darók 1984	sphingofil	lepidoptera
<i>Datura meteloides</i>	Dm	Grant és Grant 1983, Freeman és Worthington 1985	sphingofil	lepidoptera
<i>Datura stramonium</i>	Ds	Darók 1984, Cocucci és Galetto 1992	sphingofil	lepidoptera
<i>Datura stramonium</i> var. <i>Tatula</i>	Dsta	Darók 1984	sphingofil	lepidoptera
<i>Fabiana denudata</i>	Fd	Forcone et al. 1997	sphingofil	lepidoptera
<i>Fabiana imbricata</i>	Fi	Bernardello et al. 2000	sphingofil	lepidoptera
<i>Hyoscyamus niger</i>	Hc	Darók 1984	melittofil-hymenoptera	hymenoptera
<i>Iochroma calycinum</i>	Ic	Bernardello et al. 1994	ornitofil	ornitofil
<i>Lycium ameghinoi</i>	La	Galetto et al. 1998	diptera	hymenoptera
<i>Lycium americanum</i>	Lac	Galetto et al. 1998	melittofil-lepidoptera	hymenoptera
<i>Lycium barbarum</i>	Lb	Darók 1984	melittofil-sphingofil- hymenoptera-diptera	hymenoptera
<i>Lycium cestroides</i>	Lces	Galetto et al. 1998	melittofil-lepidoptera	hymenoptera

4. táblázat folyt.

növényfaj	rövidítések	adat forrása	megporzás módja	megporzási csoport
<i>Lycium chilense</i> var. <i>Chilense</i>	Lchc	Galetto et al. 1998	melittofil-hymenoptera	hymenoptera
<i>Lycium chilense</i> var. <i>Confertifolium</i>	Lchcon	Galetto et al. 1998	hymenoptera-lepidoptera	hymenoptera
<i>Lycium chilense</i> var. <i>Descolei</i>	Lchd	Galetto et al. 1998	diptera-hymenoptera	hymenoptera
<i>Lycium chilense</i> var. <i>Filifolium</i>	Lchf	Galetto et al. 1998	diptera-hymenoptera	hymenoptera
<i>Lycium chilense</i> var. <i>Minutifolium</i>	Lchm	Galetto et al. 1998	diptera-hymenoptera	hymenoptera
<i>Lycium chilense</i> var. <i>Vergarae</i>	Lchv	Galetto et al. 1998	diptera	hymenoptera
<i>Lycium ciliatum</i>	Lcil	Galetto et al. 1998	hymenoptera	hymenoptera
<i>Lycium cuneatum</i>	Lcun	Galetto et al. 1998	lepidoptera	lepidoptera
<i>Lycium elongatum</i>	Le	Galetto et al. 1998	hymenoptera	hymenoptera
<i>Lycium gilliesianum</i>	Lg	Galetto et al. 1998	melittofil-lepidoptera	hymenoptera
<i>Lycium infaustum</i>	Li	Galetto et al. 1998	melittofil-lepidoptera-hymenoptera	hymenoptera
<i>Lycium morongii</i>	Lm	Galetto et al. 1998	diptera-hymenoptera-lepidoptera	hymenoptera
<i>Lycium nodosum</i>	Ln	Galetto et al. 1998	diptera-hymenoptera	hymenoptera
<i>Lycium rachidocladum</i>	Lr	Galetto et al. 1998	melittofil-hymenoptera	hymenoptera
<i>Lycium tenuispinosum</i>	Lt	Galetto et al. 1998	diptera-hymenoptera	hymenoptera
<i>Lycium vimineum</i>	Lv	Galetto et al. 1998	melittofil-sphingofil	hymenoptera
<i>Nicotiana alata</i>	Na	Cocucci és Galetto 1992, Kaczorowski et al. 2005	sphingofil	lepidoptera
<i>Nicotiana cordifolia</i>	Ncrd	Bernardello et al. 2000	ornitofil	ornitofil
<i>Nicotiana corymbosa</i>	Nc	Cocucci és Galetto 1992	sphingofil	lepidoptera
<i>Nicotiana glauca</i>	Ng	Baker 1975, Galetto 1991, Cocucci és Galetto 1992, Galetto és Bernardello 1993	ornitofil	ornitofil
<i>Nicotiana knightiana</i>	Nk	Cocucci és Galetto 1992	ornitofil	ornitofil
<i>Nicotiana langsdorfii</i>	Nl	Cocucci és Galetto 1992	ornitofil	ornitofil
<i>Nicotiana longiflora</i>	Nlo	Galetto 1991, Cocucci és Galetto 1992, Kaczorowski et al. 2005	sphingofil	lepidoptera
<i>Nicotiana megalosiphon</i>	Nm	Cocucci és Galetto 1992	sphingofil	lepidoptera
<i>Nicotiana noctiflora</i>	Nn	Galetto 1991, Cocucci és Galetto 1992	sphingofil	lepidoptera
<i>Nicotiana plumbaginifolia</i>	Nplu	Kaczorowski et al. 2005	sphingofil	lepidoptera
<i>Nicotiana rustica</i>	Nrus	Darók 1984, Cocucci és Galetto 1992	melittofil	hymenoptera
<i>Nicotiana sylvestris</i>	Ns	Cocucci és Galetto 1992	sphingofil	lepidoptera
<i>Nicotiana tabacum</i>	Nt	Darók 1984, Cocucci és Galetto 1992	chiropterofil-sphingofil	lepidoptera
<i>Petunia atkinsiana</i>	Patk	Darók 1984	sphingofil	lepidoptera
<i>Petunia hybrida</i>	Ph	Darók 1984	sphingofil	lepidoptera
<i>Solanum melongena</i>	Sm	Darók 1984	hymenoptera	hymenoptera
<i>Tubocapsicum anomalum</i>	Ta	D'Arcy et al. 2001	melittofil-lepidoptera	hymenoptera
<i>Withania aristata</i>	Wa	Anderson et al. 2006	melittofil	hymenoptera

5.táblázat A saját méréseimből és az irodalmi forrásokból származó változók legfontosabb statisztikai mutatószámai. Minden változó esetében: átlag ± szórás (elemszám)

	<i>nektártérfogat (μl/virág)</i>	<i>nektárcukor koncentráció (%)</i>	<i>a nektár glükóztartalma (%)</i>	<i>a nektár fruktóztartalma (%)</i>	<i>a nektár szacharóztartalma (%)</i>
<i>Atropa bella-donna</i>	1.30 ± 0.79 (71)	20.70 ± 6.12 (61)	11.74 ± 0.28 (3)	34.37 ± 0.28 (3)	53.88 ± 0.43 (3)
<i>Brugmansia suaveolens</i>	37.30 ± 29.97 (66)	17.70 ± 3.74 (64)	21.36 ± 5.00 (21)	39.03 ± 7.39 (21)	39.61 ± 12.33 (21)
<i>Cestrum parqui</i>	4.30 ± 2.67 (68)	8.20 ± 2.61 (62)	26.72 ± 7.48 (2)	53.34 ± 6.63 (2)	19.93 ± 14.11 (2)
<i>Cestrum</i> × <i>newellii</i>	5.90 ± 3.29 (245)	14.40 ± 5.07 (64)	33.68 ± 7.91 (7)	28.59 ± 11.93 (7)	37.73 ± 14.71 (7)
<i>Datura stramonium</i>	5.20 ± 5.67 (80)	17.90 ± 3.70 (61)	32.81 ± 14.28 (27)	41.23 ± 9.63 (27)	25.96 ± 23.58 (27)
<i>Hyoscyamus niger</i>	2.10 ± 1.41 (157)	14.20 ± 6.57 (68)	32.24 ± 1.61 (4)	48.15 ± 1.06 (4)	19.60 ± 2.67 (4)
<i>Lycium barbarum</i>	4.10 ± 2.27 (207)	22.65 ± 5.24 (71)	45.16 ± 2.11 (12)	47.84 ± 0.70 (6)	7.00 ± 1.53 (6)
<i>Nicandra physalodes</i>	1.50 ± 0.94 (73)	21.80 ± 5.12 (63)	23.30 ± 2.47 (4)	40.78 ± 3.91 (4)	35.92 ± 5.99 (4)
<i>Nicotiana alata</i>	15.10 ± 4.73 (69)	15.60 ± 5.11 (62)	21.13 ± 0.98 (2)	32.00 ± 1.63 (2)	32.00 ± 2.26 (2)
<i>Nicotiana rustica</i>	3.40 ± 2.01 (68)	9.30 ± 3.11 (67)	17.10 ± 4.75 (7)	57.99 ± 2.45 (2)	24.91 ± 4.48 (7)
<i>Nicotiana tabacum</i>	21.90 ± 11.08 (68)	10.80 ± 3.52 (63)	29.50 ± 0.27 (3)	31.88 ± 0.47 (7)	38.61 ± 0.57 (3)
<i>Physalis alkekengi</i>	0.45 ± 0.41 (67)	29.60 ± 7.52 (55)	13.82 ± 1.39 (2)	33.53 ± 5.05 (3)	52.65 ± 3.66 (2)
<i>Withania sommifera</i>	0.10 ± 0.07 (68)	45.20 ± 6.52 (49)	26.81 ± 0.68 (2)	43.03 ± 0.21 (2)	30.16 ± 0.47 (2)
	<i>virághosszúság (cm)</i>	<i>nektáriumterület (mm²)</i>	<i>nektárium szélesség (mm)</i>	<i>nektáriumfelület (mm²)</i>	<i>nektáriumtérfogat (mm³)</i>
<i>Atropa bella-donna</i>	2.90 ± 0.22 (12)	0.26 ± 0.06 (20)	0.36 ± 0.08 (16)	10.94 ± 2.64 (16)	1.87 ± 0.54 (15)
<i>Brugmansia suaveolens</i>	18.64 ± 1.03 (11)	1.13 ± 0.19 (16)	0.53 ± 0.09 (16)	32.09 ± 4.73 (16)	8.34 ± 1.95 (16)
<i>Cestrum parqui</i>	1.66 ± 0.08 (15)	0.06 ± 0.01 (17)	0.20 ± 0.02 (17)	2.22 ± 0.39 (17)	0.15 ± 0.03 (17)
<i>Cestrum</i> × <i>newellii</i>	2.38 ± 0.12 (12)	0.08 ± 0.01 (15)	0.26 ± 0.04 (15)	2.32 ± 0.35 (15)	0.18 ± 0.05 (15)
<i>Datura stramonium</i>	8.60 ± 0.59 (12)	0.32 ± 0.07 (15)	0.37 ± 0.07 (15)	14.21 ± 2.30 (10)	2.70 ± 0.72 (10)
<i>Hyoscyamus niger</i>	2.14 ± 0.10 (10)	0.12 ± 0.05 (15)	0.14 ± 0.04 (15)	6.03 ± 1.84 (15)	0.59 ± 0.27 (15)
<i>Lycium barbarum</i>	0.99 ± 0.10 (15)	0.13 ± 0.03 (15)	0.23 ± 0.04 (15)	2.76 ± 0.47 (15)	0.35 ± 0.09 (15)
<i>Nicandra physalodes</i>	1.49 ± 0.27 (10)	0.18 ± 0.05 (17)	0.29 ± 0.03 (17)	11.55 ± 1.79 (15)	1.67 ± 0.55 (15)
<i>Nicotiana alata</i>	7.48 ± 0.28 (10)	0.32 ± 0.06 (17)	0.50 ± 0.07 (17)	8.72 ± 1.82 (17)	1.48 ± 0.31 (17)
<i>Nicotiana rustica</i>	1.71 ± 0.06 (10)	0.30 ± 0.09 (15)	0.37 ± 0.07 (15)	11.14 ± 2.28 (15)	1.95 ± 0.76 (15)
<i>Nicotiana tabacum</i>	4.65 ± 0.09 (11)	0.40 ± 0.09 (15)	0.49 ± 0.10 (15)	14.80 ± 3.53 (15)	3.51 ± 0.96 (15)
<i>Physalis alkekengi</i>	0.65 ± 0.07 (11)	0.09 ± 0.02 (15)	0.22 ± 0.03 (15)	3.36 ± 0.52 (15)	0.33 ± 0.08 (15)
<i>Withania sommifera</i>	0.44 ± 0.07 (10)	0.05 ± 0.01 (17)	0.17 ± 0.01 (17)	2.06 ± 0.34 (17)	0.14 ± 0.05 (17)

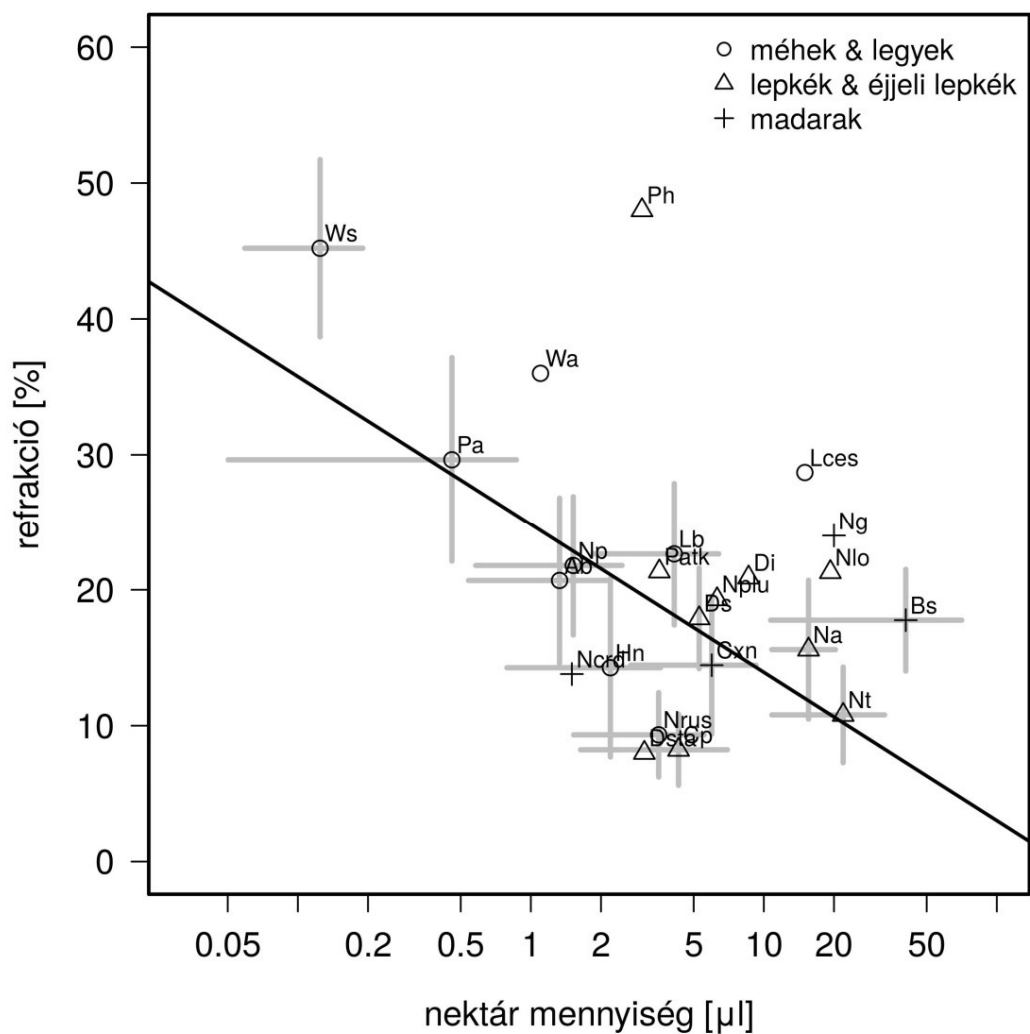
5. táblázat folyt.

Növényfaj	nektár- térfogat (μ l)	nektárcukor koncentráció (%)	nektár glükóztar- talma (%)	nektár fruktóztar- talma (%)	nektár szacharóz- tartalma (%)	Mintaszám (N)	szakirodalmi forrás
<i>Browallia speciosa</i>		23	42.7 \pm 1.2	10.9 \pm 0.5	46.3 \pm 0.7	14	Bernardello et al. (1994)
<i>Cestrum</i> cf. <i>Bracteatum</i>		9	5.6 \pm 0.6	3.6 \pm 0.5	90.7 \pm 2.7	37	Bernardello et al. (1994)
<i>Cuatresia harlingiana</i>		21	5.0 \pm 1.2	1.2 \pm 0.7	93.7 \pm 1.6	2	Bernardello et al. (1994)
<i>Datura innoxia</i>	8.6	20.9					Darók (1984)
<i>Datura meteloides</i>			9.6	11.1	79.3		Freeman és Worthington (1985)
<i>Datura stramonium</i>	5.3	21.5					Darók (1984)
<i>Datura stramonium</i> var. <i>Tatula</i>	3.07	8					Darók (1984)
<i>Fabiana denudata</i>		44	59.7 \pm 1.4	40.3 \pm 1.41	0		Forcone et al. (1997)
<i>Fabiana imbricata</i>		21 \pm 4.24	12.94 \pm 1.76	15.08 \pm 0.02	71.98 \pm 1.75		Bernardello et al. (1999)
<i>Hyoscyamus niger</i>	2.69	19					Darók (1984)
<i>Lochroma calycinum</i>		16	64.8 \pm 1.7	35.2 \pm 1.7	0	37	Bernardello et al. (1994)
<i>Lycium ameghinoi</i>		53	53.4 \pm 2.16	44.1 \pm 1.68	2.4 \pm 1.44	28	Galetto et al. (1998)
<i>Lycium americanum</i>		35.5	63.5 \pm 2.29	36.4 \pm 3.01	0	41	Galetto et al. (1998)
<i>Lycium barbarum</i>	3.12	20.8					Darók (1984)
<i>Lycium cestroides</i>	15	28 28.7	56.6 \pm 8.11	27.7 \pm 5.92	15.6 \pm 14.66	162	Bolten et al. (1979) Galetto et al. (1998)
<i>Lycium chilense</i> var. <i>Chilense</i>		47.3	59.9 \pm 7.77	38.9 \pm 7.32	1.2 \pm 1.96	219	Galetto et al. (1998)
<i>Lycium chilense</i> var. <i>Confertifolium</i>		72.5	62.7 \pm 4.6	32 \pm 3.57	5.2 \pm 8.08	107	Galetto et al. (1998)
<i>Lycium chilense</i> var. <i>Descolei</i>		73	68.7 \pm 1.48	31 \pm 1.15	0.2 \pm 0.37	130	Galetto et al. (1998)
<i>Lycium chilense</i> var. <i>Filifolium</i>		60	63.9 \pm 3.26	35.9 \pm 3.07	0.1 \pm 0.13	32	Galetto et al. (1998)
<i>Lycium chilense</i> var. <i>Minutifolium</i>		69.7	66.2 \pm 4.52	33.6 \pm 4.18	0.1 \pm 0.21	88	Galetto et al. (1998)
<i>Lycium chilense</i> var. <i>Vergarae</i>		56	53.6 \pm 0.93	40.4 \pm 1.18	6 \pm 0.25	36	Galetto et al. (1998)
<i>Lycium ciliatum</i>		47	62.2 \pm 3.21	37.2 \pm 2.73	0.5 \pm 0.62	89	Galetto et al. (1998)
<i>Lycium cuneatum</i>		45	70.1 \pm 8.15	29.8 \pm 7.64	0.05 \pm 0.13	41	Galetto et al. (1998)
<i>Lycium elongatum</i>		32	71.3 \pm 8.2	28.5 \pm 7.73	0.1 \pm 0.18	50	Galetto et al. (1998)
<i>Lycium gilliesianum</i>		25	60.1 \pm 3.55	37 \pm 2.69	2.9 \pm 3.42	88	Galetto et al. (1998)
<i>Lycium infaustum</i>		45	66.6 \pm 7.81	33.1 \pm 8.27	0.2 \pm 0.48	132	Galetto et al. (1998)
<i>Lycium morongii</i>		47	69.1 \pm 1.07	30.8 \pm 0.67	0	40	Galetto et al. (1998)
<i>Lycium nodosum</i>		31	50.5 \pm 1.64	47.9 \pm 1.51	1.5 \pm 0.13	4	Galetto et al. (1998)
<i>Lycium rachidocladum</i>		30	51.9 \pm 2	47.2 \pm 2.11	0.9 \pm 0.09	115	Galetto et al. (1998)
<i>Lycium tenuispinosum</i>		53.2	61.6 \pm 9.58	36.6 \pm 9.06	1.7 \pm 2.94	225	Galetto et al. (1998)
<i>Lycium vimineum</i>		12	67.7 \pm 0.36	30.1 \pm 0.67	2.1 \pm 0.31	75	Galetto et al. (1998)
<i>Nicotiana alata</i>	15.6 \pm 1	23.6 \pm 0.4					Kaczorowski et al. (2005)
<i>Nicotiana cordifolia</i>	1.5	13.8 \pm 2	29 \pm 4.83	29 \pm 4.83	38.8 \pm 11.39	80	Bernardello et al. (2000)

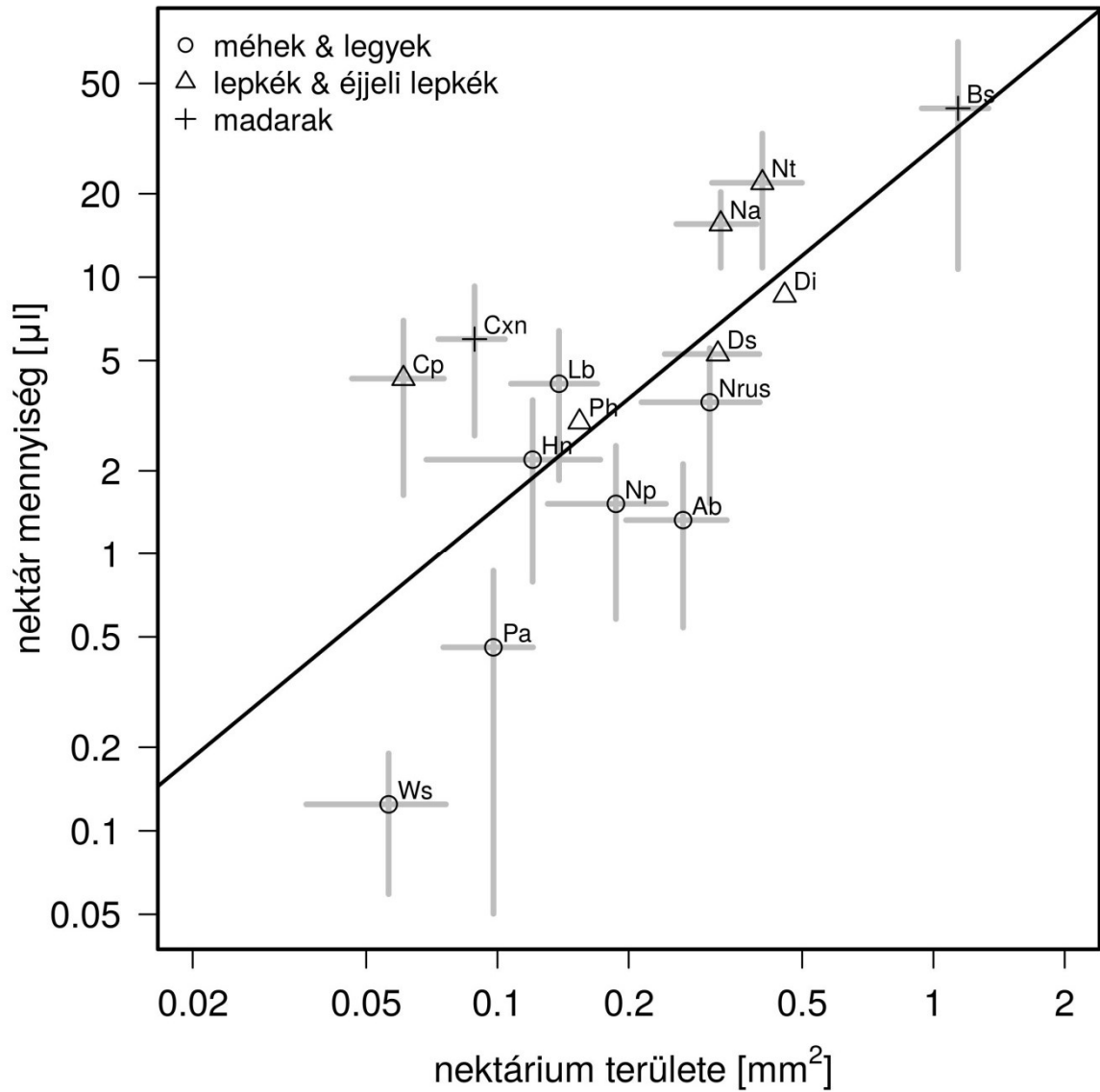
5. táblázat folyt.

<i>Nicotiana glauca</i>	20	24 30.33 ± 3.61 20	13.2 ± 2.82	38.9 ± 5.18	48.6 ± 5.49	152	Baker (1975) Galetto (1991) Galetto és Bernardello (1993) Tadmor-Melamed et al. 2004)
<i>Nicotiana longiflora</i>	19.3 ± 1.3	21.67 21.3 ± 9.3	34.2 ± 3.65	24.3 ± 4.26	41.5 ± 6.64	195	Galetto (1991) Kaczorowski et al. (2005)
<i>Nicotiana noctiflora</i>		37.67 ± 10.4	39.5 ± 3.85	43.5 ± 5.59	16.9 ± 4.21	216	Galetto (1991)
<i>Nicotiana plumbaginifolia</i>	6.3 ± 0.7	19.3 ± 1.8					Kaczorowski et al. (2005)
<i>Nicotiana rustica</i>	4.71	19.92					Darók (1984)
<i>Nicotiana tabacum</i>	15.13 18.5	19.2 19.5 ± 3.45					Darók (1984) Zha et al. (2012)
<i>Petunia atkinsiana</i>	3.56	21.35					Darók (1984)
<i>Petunia hybrida</i>	3	48					Darók (1984)
<i>Tubocapsicum anomalum</i>		55	8	10	82		D'Arcy et al. (2001)
<i>Withania aristata</i>	1.1	36					Anderson et al. (2006)

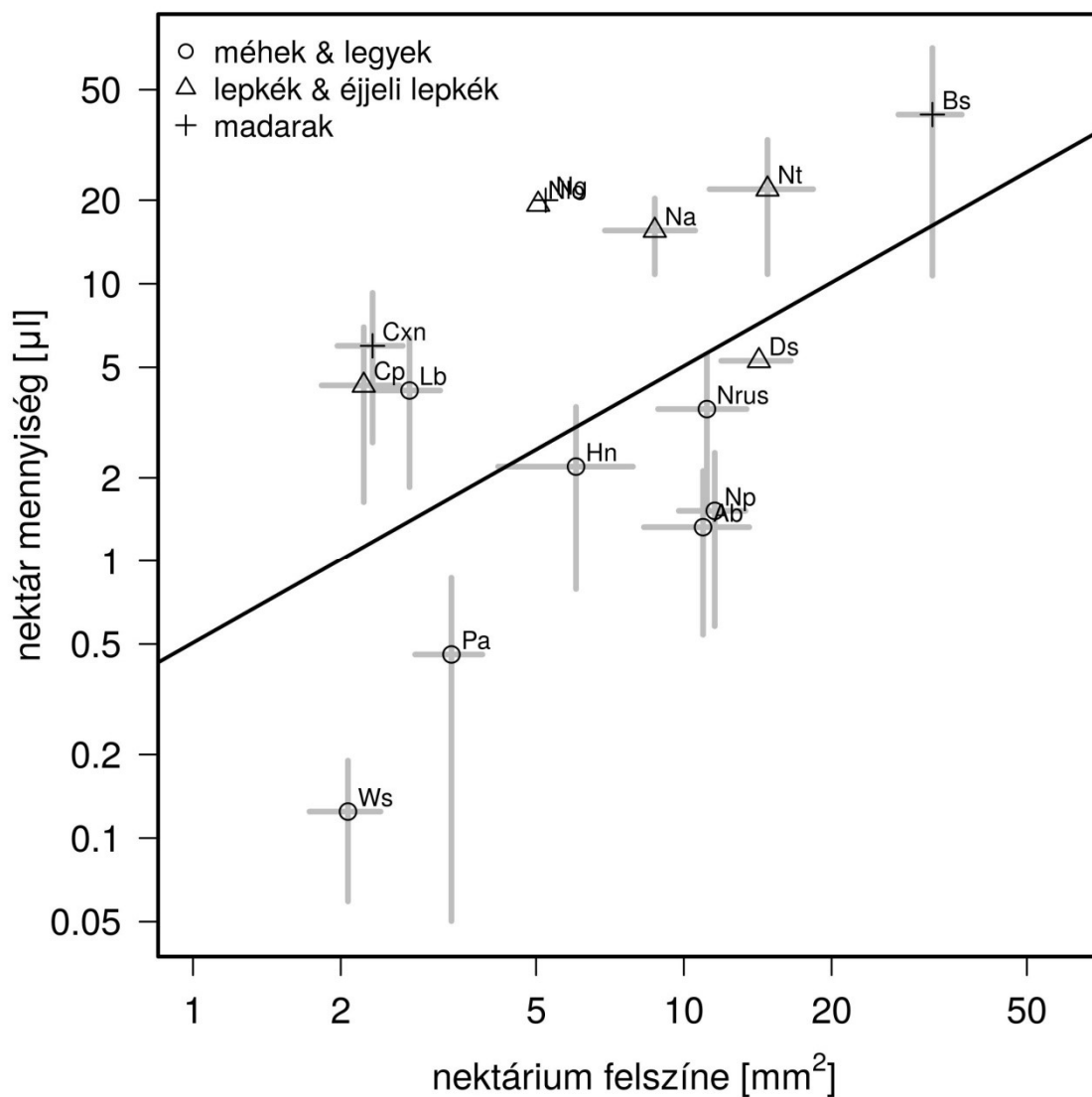
növényfaj	nektáriumterület (mm ²)	nektárium szélesség (mm)	nektáriumfelület (mm ²)	nektáriumtérfogat (mm ³)	virághosszúság (cm)	Szakirodalmi forrás
<i>Datura innoxia</i>	0.45	0.50			8.1	Darók (1984)
<i>Datura meteloides</i>					12	Grant és Grant (1983)
<i>Datura stramonium</i>					8.5	Király (2009)
<i>Datura stramonium</i> var. <i>Tatula</i>					12	Darók (1984)
<i>Hyoscyamus niger</i>					2.3	Darók (1984)
<i>Lycium barbarum</i>					1.4	Darók (1984)
<i>Nicotiana alata</i>			6.14	1.85	4.9 8.71 ± 1.8	Cocucci és Galetto (1992) Kaczorowski et al. (2005)
<i>Nicotiana corymbosa</i>			2.50	0.44	1.3 ± 0.12	Cocucci és Galetto (1992)
<i>Nicotiana glauca</i>			5.23	1.24	3.6 ± 0.18	Cocucci és Galetto (1992)
<i>Nicotiana knightiana</i>			3.68	0.71	2.6 ± 0.29	Cocucci és Galetto (1992)
<i>Nicotiana langsdorffii</i>			4.18	0.30	2.3 3.29 ± 0.22	Cocucci és Galetto (1992) Kaczorowski et al. (2005)
<i>Nicotiana longiflora</i>			5.05	1.28	10.2 12.92 ± 0.31	Cocucci és Galetto (1992) Kaczorowski et al. (2005)
<i>Nicotiana megalosiphon</i>			3.91	0.31	6.8 ± 0.50	Cocucci és Galetto (1992)
<i>Nicotiana noctiflora</i>			3.64	0.53	4.6 ± 0.34	Cocucci és Galetto (1992)
<i>Nicotiana plumbaginifolia</i>					4.71 ± 1.4	Kaczorowski et al. (2005)
<i>Nicotiana rustica</i>	0.37	0.35	6.64	0.38	1.4 1.6 ± 0.11	Darók (1984) Cocucci és Galetto (1992)
<i>Nicotiana sylvestris</i>			7.70	0.69	8.2 ± 0.48	Cocucci és Galetto (1992)
<i>Nicotiana tabacum</i>	0.40	0.38	9.55	3.75	5.5 4.2 ± 0.35	Darók (1984) Cocucci és Galetto (1992)
<i>Petunia atkinsiana</i>					3.3	Darók (1984)
<i>Petunia hybrida</i>	0.15	0.30			4	Darók (1984)



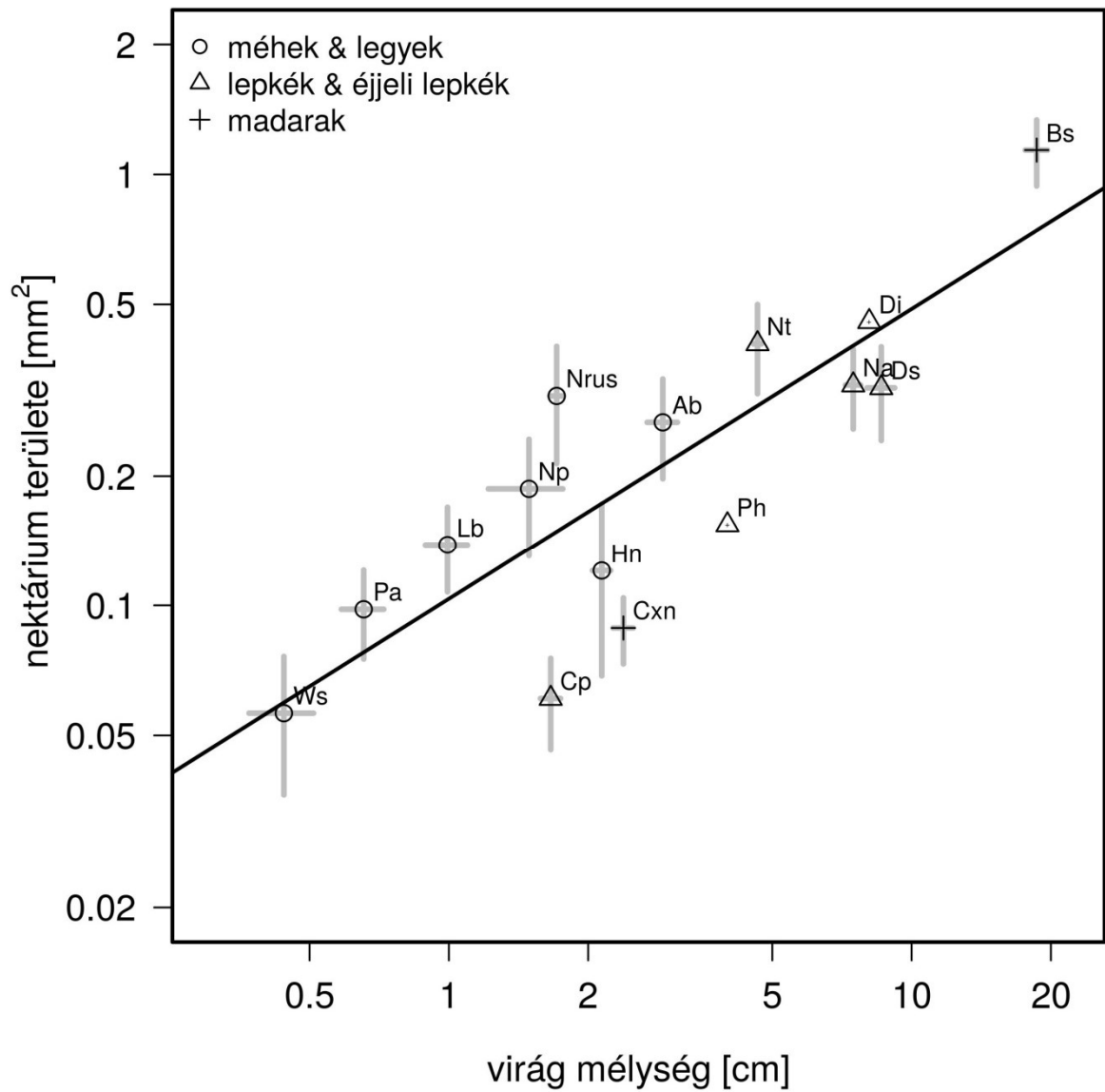
88. ábra Összefüggés a nektármennyiség és a refrakció között. Az egyes növényfajok rövidítéseit a 4. táblázat tartalmazza.



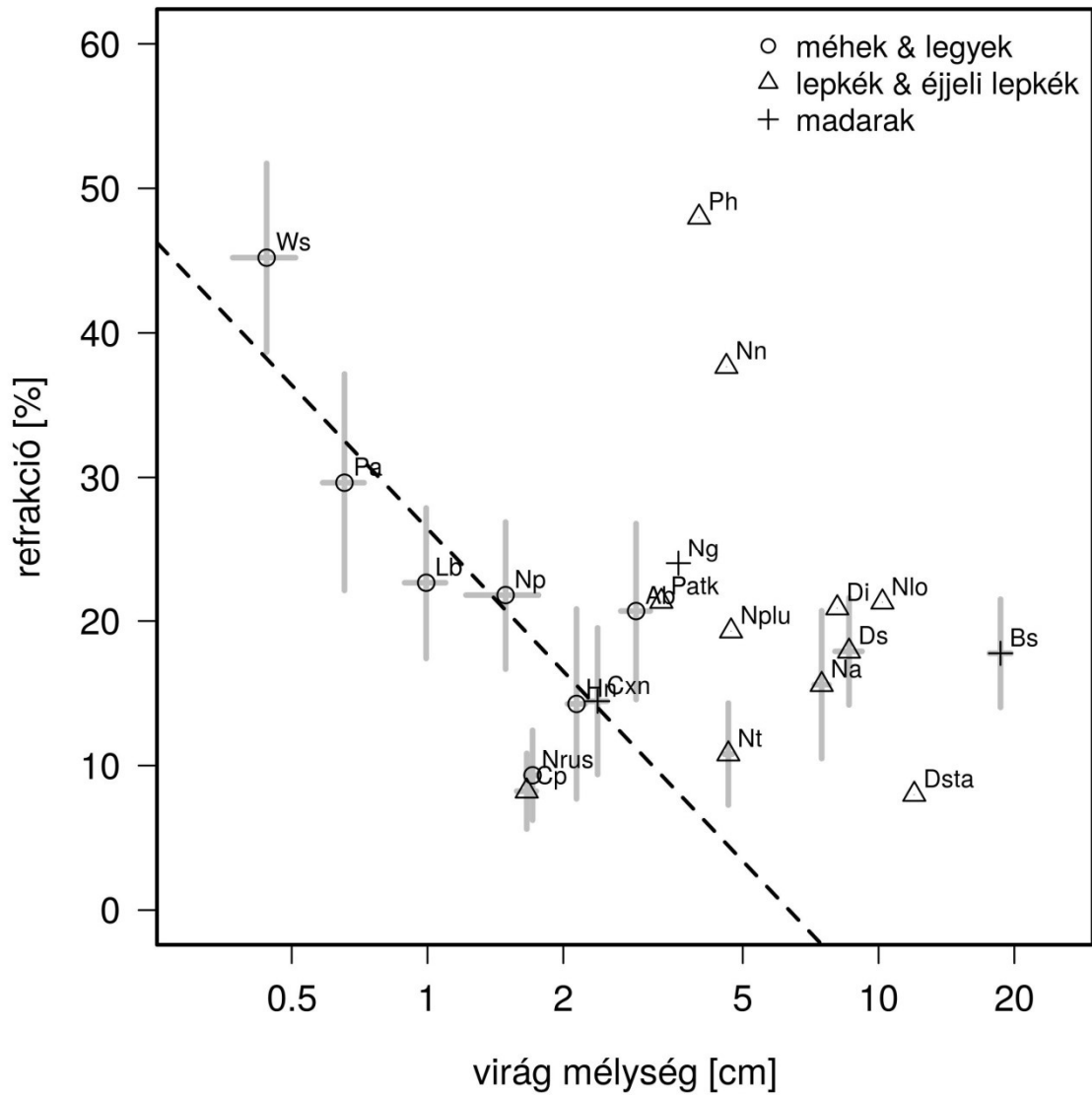
89. ábra Korreláció a nektár mennyisége és a nektárium területe között. Az egyes növényfajok rövidítéseit a 4. táblázat tartalmazza.



90. ábra Összefüggés a nektár térfogata és a nektárium felszíne között. Az egyes növényfajok rövidítéseit a 4. táblázat tartalmazza.



91. ábra Korreláció a virág hosszúsága és a nektárium területe között. Az egyes növényfajok rövidítéseit a 4. táblázat tartalmazza.



92. ábra A nektár refrakciójának kapcsolata a virág hosszúságával. Az egyes növényfajok rövidítéseit a 4. táblázat tartalmazza.

6. táblázat A *Lycium barbarum* nappali nektárszekréciós dinamikája (2004. 09. 09.)

Mintavétel időpontja (óra)	15 virág által termelt nektár átlagos mennyisége (μl)±SE	15 virág által termelt nektár átlagos cukorrefrakciója (%)±SE	Felnyílt portokok átlagos száma (±SE)	Hőmérséklet (°C)	Páratartalom (%)
8	2.68±0.6	24.2±1.1	0	17	42
9	0.62±0.38	23±1.56	0	18	41
10	0.03±0.03	33±0	0.35±0.13	19	39
11	0.02±0.01	0	1.65±0.35	20	36
12	0.075±0.075	20±0	0.3±0.12	23	28
13	0.03±0.02	0	0.6±0.29	27	17
14	0	0	0.3±0.14	25	25
15	0	0	0.1±0.06	25	22
16	0.06±0.02	0	0.25±0.12	26	20
17	0.035±0.015	0	0.1±0.06	27	22
18	0.05±0.03	0	0.15±0.01	23	30

7. táblázat A *Lycium barbarum* nappali nektárszekréciós dinamikája (2006. 07. 22.)

Mintavétel időpontja (óra)	15 virág által termelt nektár átlagos mennyisége (μl)±SE	15 virág által termelt nektár átlagos cukorrefrakciója (%)±SE	Felnyílt portokok átlagos száma (±SE)	Hőmérséklet (°C)	Páratartalom (%)
8	1.31±0.4	18±0.51	0	28	58
9	0.46±0.24	15±0	1.65±0.39	30	40
10	0.41±0.27	16±0.63	1.45±0.37	33	31
11	0.37±0.2	15±1.2	0.65±0.31	36	24
12	0.31±0.24	13.5±1.4	0.7±0.38	39	27
13	0.11±0.04	12±0	0.1±0.06	45	30
14	0.07±0.03	0	0	45	30
15	0.15±0.06	18±0	0	43	30
16	0.1±0.1	11±0	0.05±0.05	43	30
17	0.01±0.01	0	0.15±0.15	42	34
18	0.01±0.01	0	0.05±0.05	40	51

8. táblázat A *Hyoscyamus niger* nappali nektárszekréciós dinamikája (2005. 06. 27.)

Mintavétel időpontja (óra)	15 virág által termelt nektár átlagos mennyisége (μl)±SE	15 virág által termelt nektár átlagos cukorrefrakciója (%)±SE	Felnyílt portokok átlagos száma (±SE)	Hőmérséklet (°C)	Páratartalom (%)
9	0.47±0.09	19±1.02	0	27	64
10	0.43±0.15	23.4±2.3	0.4±0.11	32	33
11	0.36±0.13	18±0.77	0.55±0.13	35	28
12	0.12±0.08	0	0.35±0.13	38	23
13	0.16±0.08	5±0	0.25±0.09	41	23
14	0.02±0.01	0	0.65±0.13	36	26
15	0.06±0.05	30±0	0.3±0.1	35	29
16	0.004±0.004	0	0.3±0.1	32	35
17	0.03±0.02	0	0.2±0.09	29	46
18	0.02±0.01	13±0	0.05±0.05	28	59

9. táblázat A *Hyoscyamus niger* nappali nektárszekréciós dinamikája (2006. 06. 29.)

Mintavétel időpontja (óra)	15 virág által termelt nektár átlagos mennyisége (μl)±SE	15 virág által termelt nektár átlagos cukorrefrakciója (%)±SE	Felnyílt portokok átlagos száma (±SE)	Hőmérséklet (°C)	Páratartalom (%)
9	1.63±0.23	13.43±0.79	0	28	64
10	0.49±0.109	12±1	0	34	42
11	0.31±0.07	9.14±0.88	0.8±0.13	36	28
12	0.27±0.1	9±0.22	0.95±0.11	37	32
13	0.14±0.08	7±0	0.25±0.09	40	23
14	0.03±0.01	0	0.75±0.13	36	24
15	0.05±0.05	32±0	0.2±0.1	37	22
16	0.006±0.004	0	0.3±0.1	33	36
17	0.03±0.02	0	0.3±0.09	29	47
18	0.02±0.01	12±0	0.04±0.05	28	59

10. táblázat A *Cestrum* × *newellii* nappali nektárszekrécións dinamikája (2005. 07. 16.)

Mintavétel időpontja (óra)	15 virág által termelt nektár átlagos mennyisége (μl)±SE	15 virág által termelt nektár átlagos cukorrefrakciója (%)±SE	Felnyílt portokok átlagos száma (±SE)	Hőmérséklet (°C)	Páratartalom (%)
8	0.34±0.23	14.5±0.19	0	21	71
9	0.31±0.26	12±0.76	0	24	62
10	0.03±0.02	9±0	0.36±0.29	27	58
11	0.43±0.26	14±0	0.21±0.15	29	56
12	0.03±0.02	13±0	0.71±0.4	28	58
13	0.04±0.03	14.5±0.57	0.57±0.31	30	51
14	0.01±0.01	0	0.57±0.29	35	26
15	0	0	0.29±0.19	32	31
16	0.04±0.04	22±0	0.14±0.14	36	26
17	0.08±0.05	17.5±0.57	0	35	27
18	0.07±0.05	20±1.13	0	28	48

11. táblázat A *Cestrum* × *newellii* nappali nektárszekrécións dinamikája (2005. 09. 15.)

Mintavétel időpontja (óra)	15 virág által termelt nektár átlagos mennyisége (μl)±SE	15 virág által termelt nektár átlagos cukorrefrakciója (%)±SE	Felnyílt portokok átlagos száma (±SE)	Hőmérséklet (°C)	Páratartalom (%)
8	0	0	0	18	66
9	0	0	0	18	71
10	0	0	0	20	66
11	0.24±0.02	13±0	0	20	64
12	0	0	0	22	61
13	0.205±0.145	13.5±0.158	1±0.404	23	62
14	0.008±0.008	10±0	0.25±0.123	23	60
15	0.29±0.136	15±0.483	0.7±0.341	28	48
16	0	0	0.3±0.179	28	45
17	0.095±0.095	15±0	0.2±0.2	27	54
18	0	0	0.3±0.252	23	62

12. táblázat A *Nicotiana rustica* nappali nektárszekréciós dinamikája (2005. 07. 18.)

Mintavétel időpontja (óra)	15 virág által termelt nektár átlagos mennyisége (μl) \pm SE	15 virág által termelt nektár átlagos cukorrefrakciója (%) \pm SE	Felnyílt portokok átlagos száma (\pm SE)	Hőmérséklet ($^{\circ}\text{C}$)	Páratartalom (%)
8	0	0	0	23	72
9	0	0	0	26	61
10	0	0	0	28	64
11	0.89 \pm 0.54	12 \pm 0.27	1.07 \pm 0.57	38	52
12	0.8 \pm 0.31	9 \pm 0.55	1.15 \pm 0.56	39	22
13	0.78 \pm 0.34	10.75 \pm 0.82	0.84 \pm 0.51	39	28
14	0.05 \pm 0.04	7 \pm 0	0	38	27
15	0.08 \pm 0.04	12 \pm 0.39	0.38 \pm 0.38	34	36
16	0.16 \pm 0.06	7 \pm 0.73	0	35	30
17	0.07 \pm 0.07	0	0	31	37
18	0.1 \pm 0.07	4 \pm 0.39	0.23 \pm 0.23	30	45

13. táblázat A *Nicotiana rustica* nappali nektárszekréciós dinamikája (2005. 07. 22.)

Mintavétel időpontja (óra)	15 virág által termelt nektár átlagos mennyisége (μl) \pm SE	15 virág által termelt nektár átlagos cukorrefrakciója (%) \pm SE	Felnyílt portokok átlagos száma (\pm SE)	Hőmérséklet ($^{\circ}\text{C}$)	Páratartalom (%)
8	0	0	0	18	65
9	0	0	0	22	57
10	0	0	0	23	52
11	0	0	0	28	28
12	0	0	0	32	22
13	0.8 \pm 0.57	11.5 \pm 0.19	0.64 \pm 0.44	34	23
14	1.63 \pm 0.93	9.75 \pm 0.55	1 \pm 0.53	34	22
15	0.41 \pm 0.32	13.5 \pm 0.57	0.43 \pm 0.36	34	23
16	1.5 \pm 0.79	12.3 \pm 0.67	1.07 \pm 0.57	33	25
17	0.13 \pm 0.1	4 \pm 0	0.07 \pm 0.07	28	42
18	0.45 \pm 0.44	10 \pm 0	0.21 \pm 0.21	26	51

14. táblázat A *Nicotiana tabacum* nappali nektárszekrécións dinamikája (2005. 08. 31.)

Mintavétel időpontja (óra)	15 virág által termelt nektár átlagos mennyisége (μl)±SD	15 virág által termelt nektár átlagos cukorrefrakciója (%)±SD	Felnyílt portokok átlagos száma (±SD)	Hőmérséklet (°C)	Páratartalom (%)
9	0	0	0	22	72
10	0	0	0.36±0.244	23	73
11	0	0	0.91±0.368	27	71
12	0	0	1.64±0.622	30	48
13	0	0	0.73±0.359	35	31
14	0	0	0.64±0.338	30	60
15	0	0	0.36±0.203	30	57
16	0	0	0.36±0.279	32	41
17	2.24±0.703	10.4±0.968	0	27	66
18	2.67±0.678	9.42±0.919	0	25	68

15. táblázat A *Nicotiana tabacum* nappali nektárszekrécións dinamikája (2005. 09. 09.)

Mintavétel időpontja (óra)	15 virág által termelt nektár átlagos mennyisége (μl)±SD	15 virág által termelt nektár átlagos cukorrefrakciója (%)±SD	Felnyílt portokok átlagos száma (±SD)	Hőmérséklet (°C)	Páratartalom (%)
8	0	0	0	19	75
9	0	0	0.412±0.258	20	74
10	0	0	0.235±0.182	22	71
11	0	0	0.588±0.285	26	67
12	0	0	0.824±0.274	27	67
13	0	0	1.765±0.518	28	61
14	0	0	0.706±0.361	33	28
15	0	0	0.176±0.128	35	22
16	0	0	0.235±0.235	30	30
17	0.082±0.057	15±0	0.059±0.059	27	58
18	0.059±0.059	9±0	0	26	64

16. táblázat A *Nicotiana tabacum* 3 napos nektárszekrécións dinamikája (2006. 08. 14-16.)

Mintavétel időpontja (óra)	10 virág által termelt nektár átlagos mennyisége (μl)±SD	Felnyílt portokok átlagos száma (±SD)	Hőmérséklet (°C)	Páratartalom (%)
10	0	0	22	61
18	0.5±0.268	2.67±0.72	23	48
10	1.58±0.79	0.167±0.16	25	54
18	3±0.84	2.167±0.72	26	44
10	1.33±0.65	0	25	52
18	0	0	31	37

17. táblázat A *Nicotiana tabacum* var. *purpurea* 3 napos nektárszekrécións dinamikája (2006. 08. 14-16.)

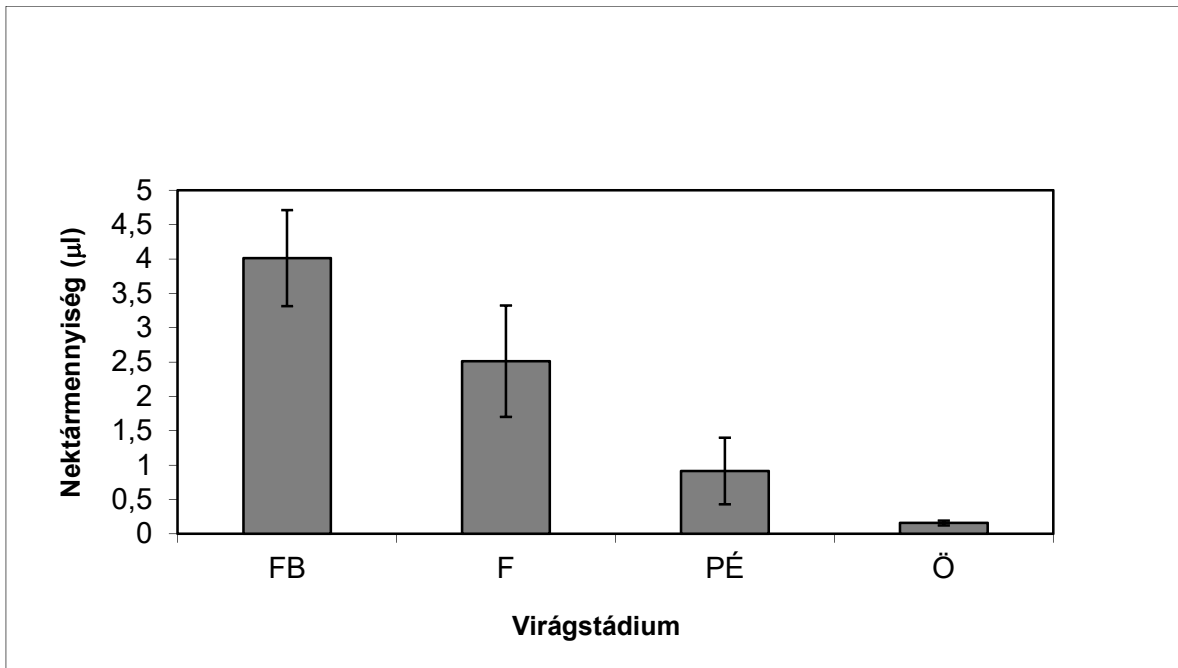
Mintavétel időpontja (óra)	10 virág által termelt nektár átlagos mennyisége (μl)±SD	Felnyílt portokok átlagos száma (±SD)	Hőmérséklet (°C)	Páratartalom (%)
10	0	0	22	61
18	2.375±1.151	3±0.801	23	48
10	7.25±3.92	0.5±0.377	25	54
18	4±1.36	1.5±0.801	26	44
10	0.53±0.372	0	25	52
18	0.25±0.189	0	31	37

18. táblázat A *Nicotiana tabacum* éjszakai nektárszekréciós dinamikája (2006. 07. 26-27.)

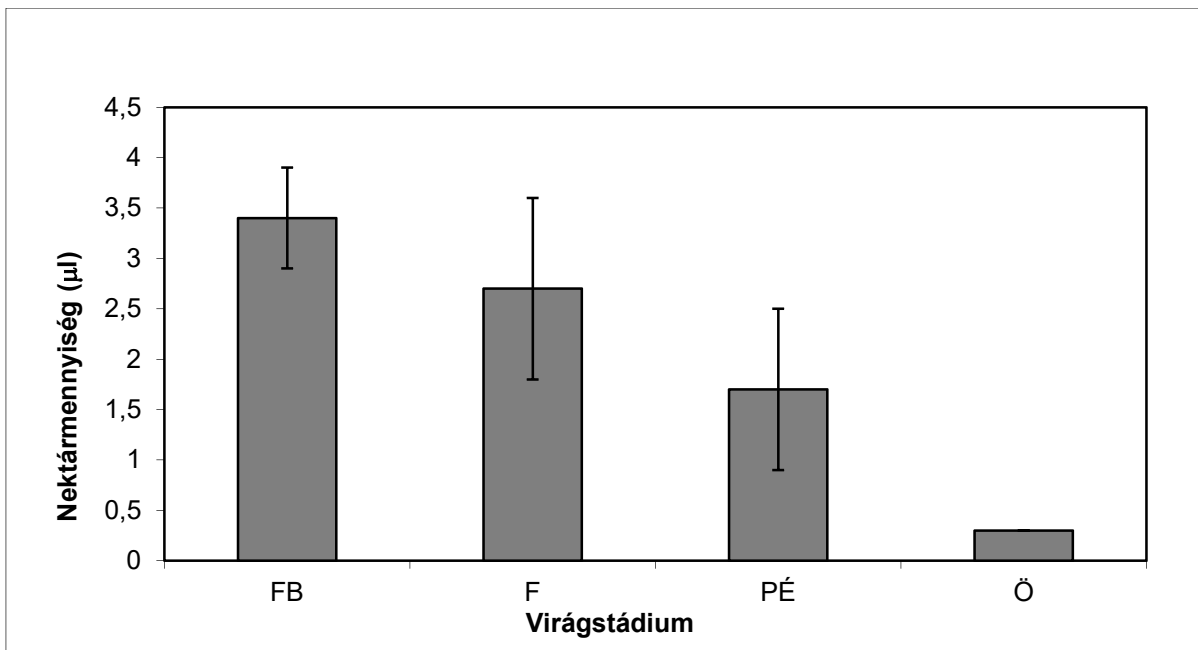
Mintavétel időpontja (óra)	10 virág által termelt nektár átlagos mennyisége (µl)±SD	10 virág által termelt nektár átlagos refrakciója (%)±SD	Hőmérséklet (°C)	Páratartalom (%)
20	7.58±2.91	16.5±0.563	29	61
22	4.17±1.83	12.67±0.211	26	63
24	4.58±1.17	11.71±0.606	24	68
2	1.78±0.78	10.5±0.563	23	74
4	0.33±0.21	6.5±1.5	22	77
6	0	0	22	79

19. táblázat A *Nicotiana tabacum* var. *purpurea* éjszakai nektárszekréciós dinamikája (2006. 07. 26-27.)

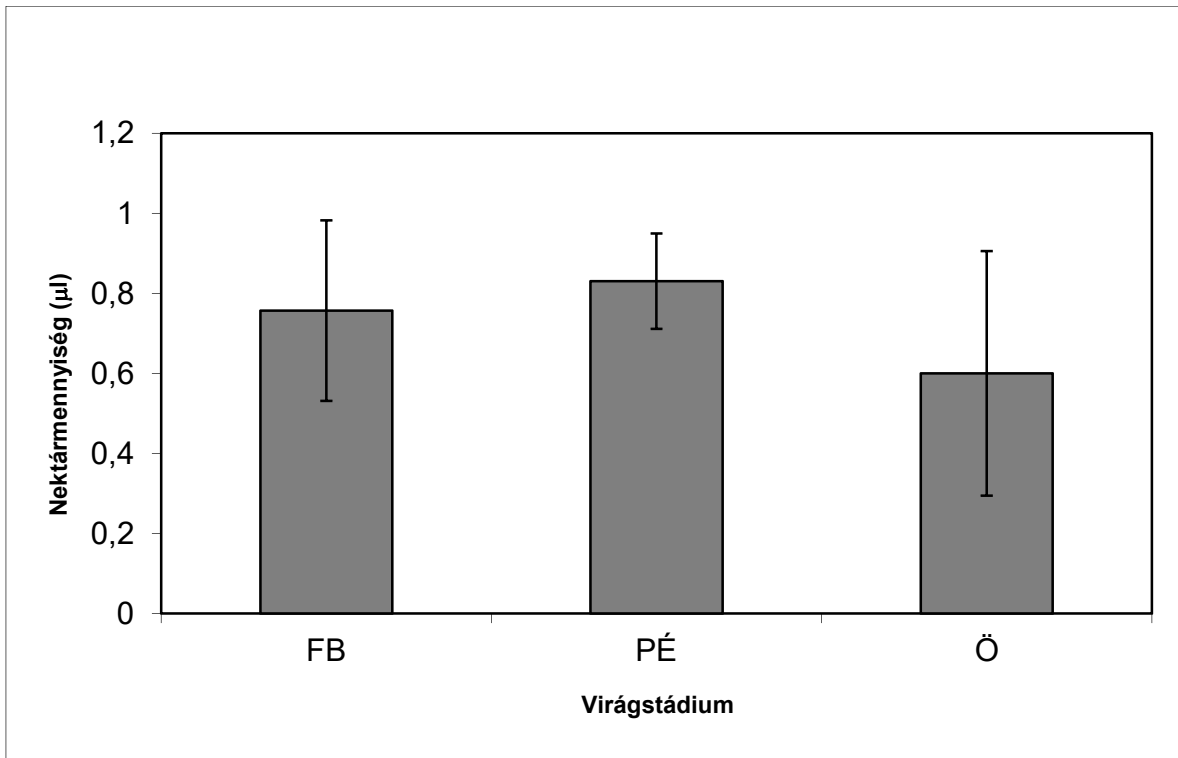
Mintavétel időpontja (óra)	10 virág által termelt nektár átlagos mennyisége (µl)±SD	10 virág által termelt nektár átlagos refrakciója (%)±SD	Hőmérséklet (°C)	Páratartalom (%)
20	19.71±4.49	16.17±0.401	29	61
22	6.71±2.34	12.83±0.601	26	63
24	4.71±1.18	11.67±0.422	24	68
2	3.54±1.18	11.5±0.563	23	74
4	0.36±0.14	6±1.354	22	77
6	0.26±0.14	5.67±1.856	22	79



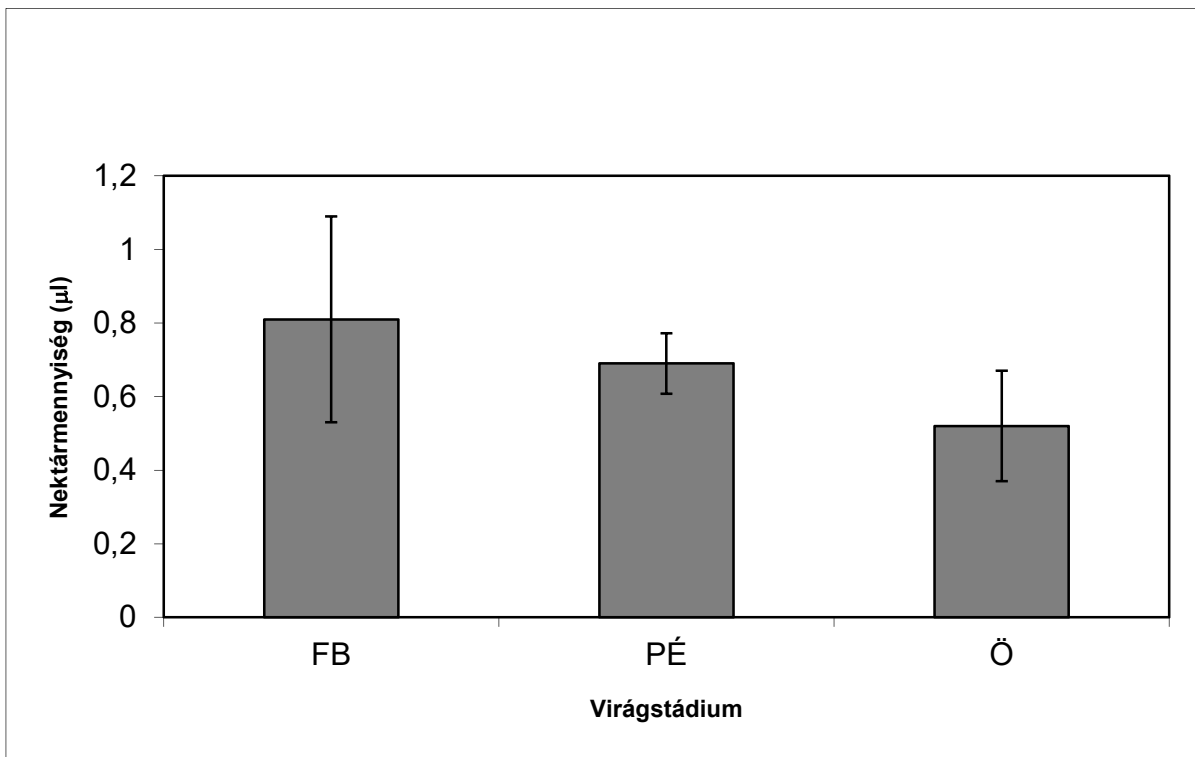
93. ábra A *Lycium barbarum* nektártermelésének virágállapotok szerinti megoszlása, 2004. 09. 09., FB: fésző bimbó, F: fiatal virág, PÉ: pollenszóró virág, Ö: öreg virág



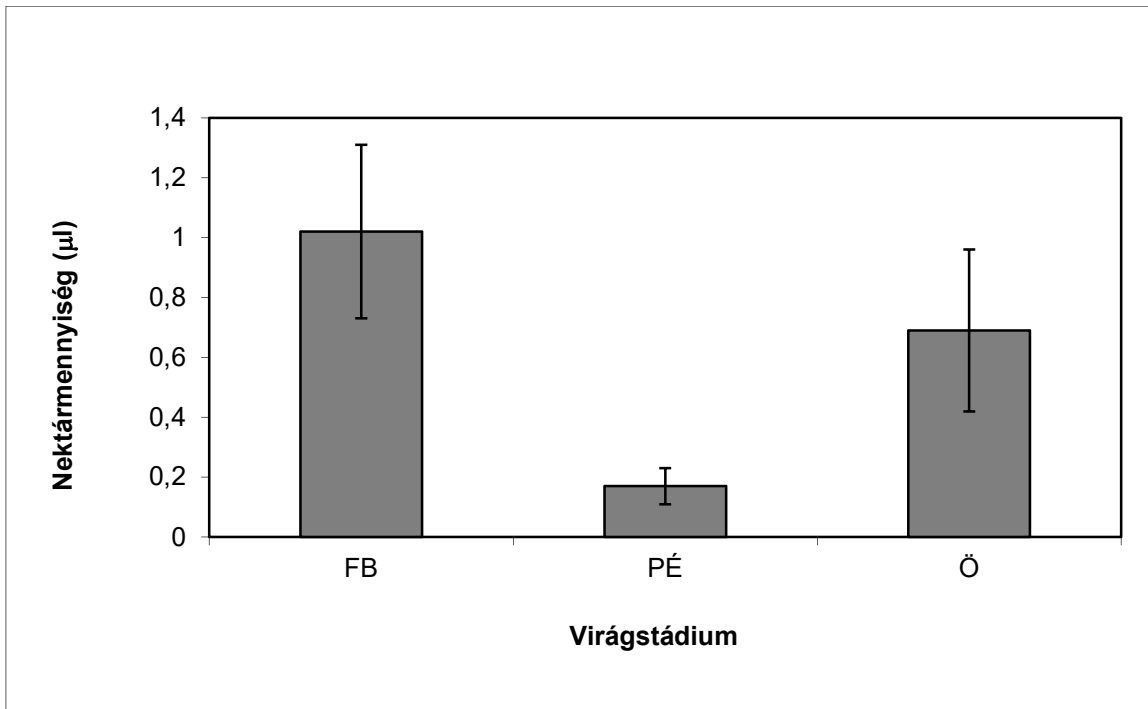
94. ábra A *Lycium barbarum* nektártermelésének virágállapotok szerinti megoszlása, 2006. 07. 22., FB: fésző bimbó, F: fiatal virág, PÉ: pollenszóró virág, Ö: öreg virág



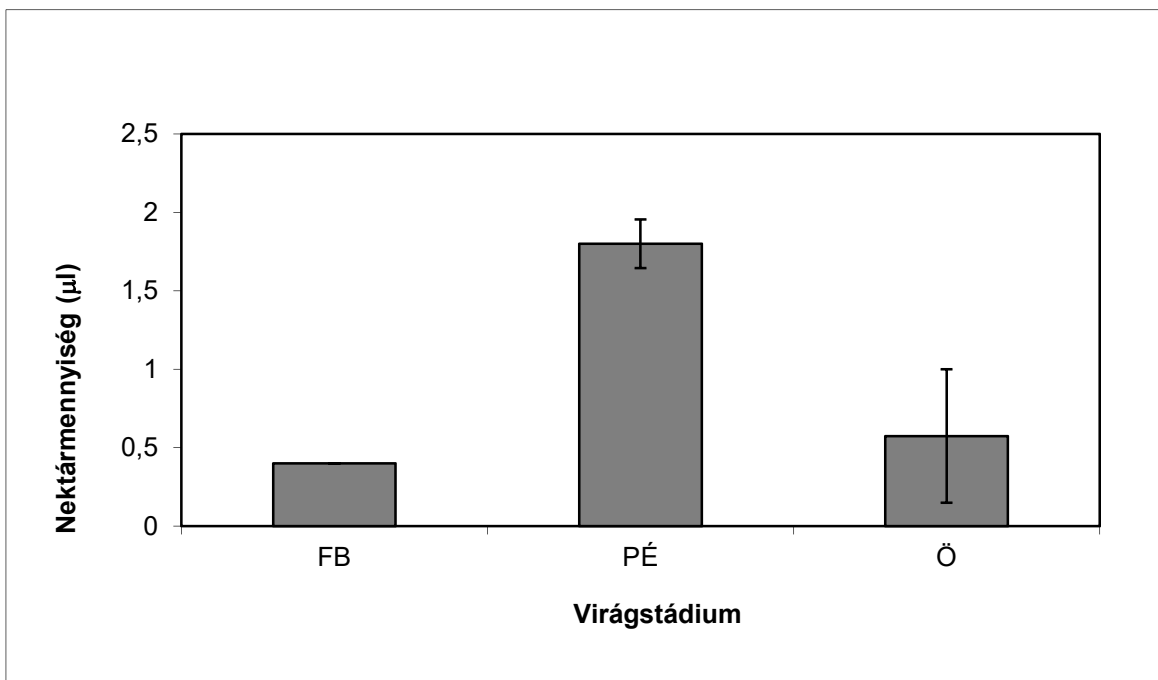
95. ábra A *Hyoscyamus niger* nektártermelésének virágállapotok szerinti megoszlása, 2005. 06. 27.,
 FB: fésző bimbó, PÉ: pollenszóró virág, Ö: öreg virág



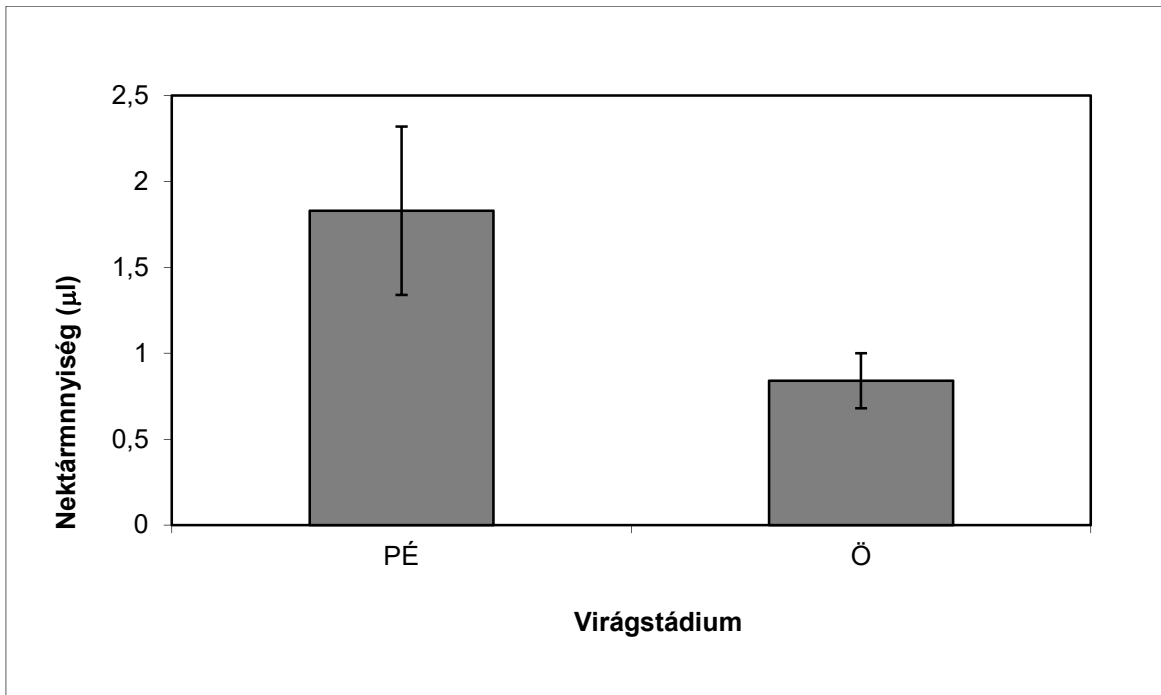
96. ábra A *Hyoscyamus niger* nektártermelésének virágállapotok szerinti megoszlása, 2006. 06. 29.,
 FB: fésző bimbó, PÉ: pollenszóró virág, Ö: öreg virág



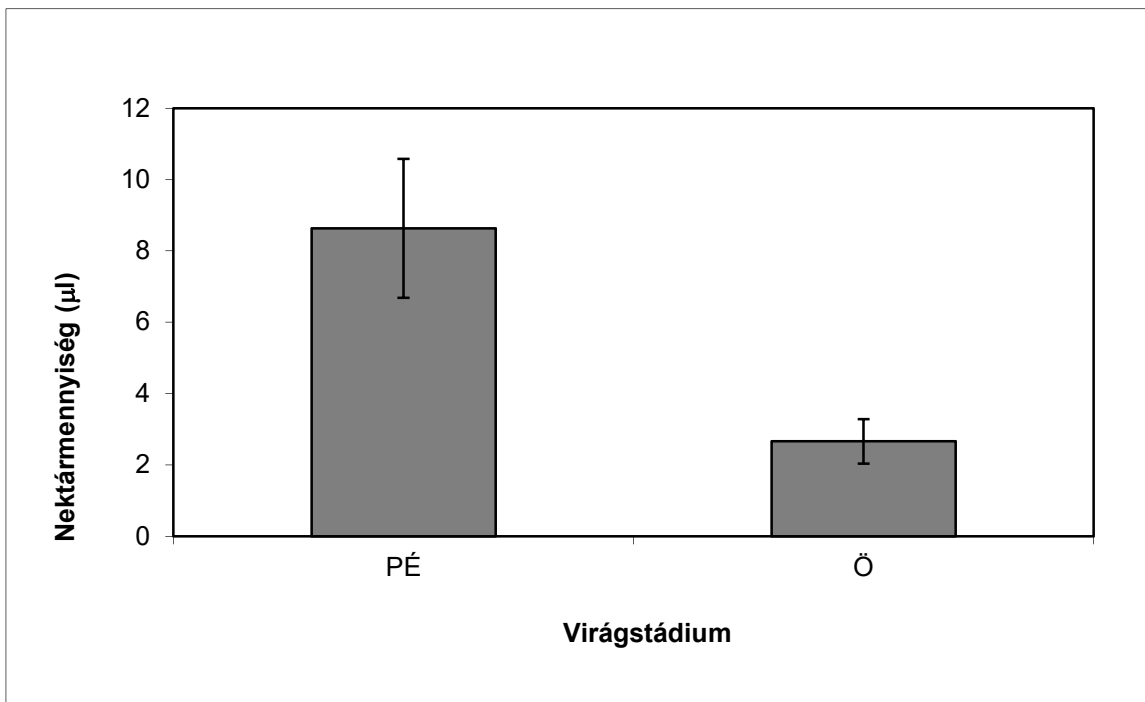
97. ábra A *Cestrum × newellii* nektártermelésének virágállapotok szerinti megoszlása, 2005. 07. 16., FB: fésző bimbó, PÉ: pollenszóró virág, Ö: öreg virág



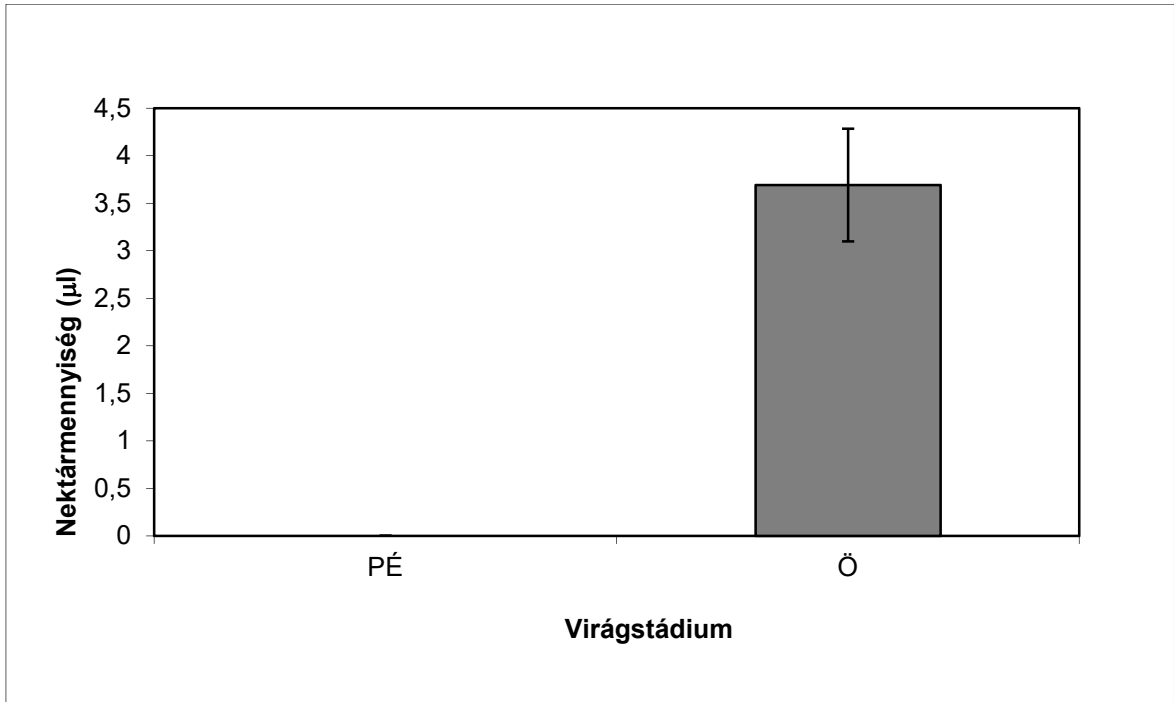
98. ábra A *Cestrum × newellii* nektártermelésének virágállapotok szerinti megoszlása, 2005. 09. 15., FB: fésző bimbó, PÉ: pollenszóró virág, Ö: öreg virág



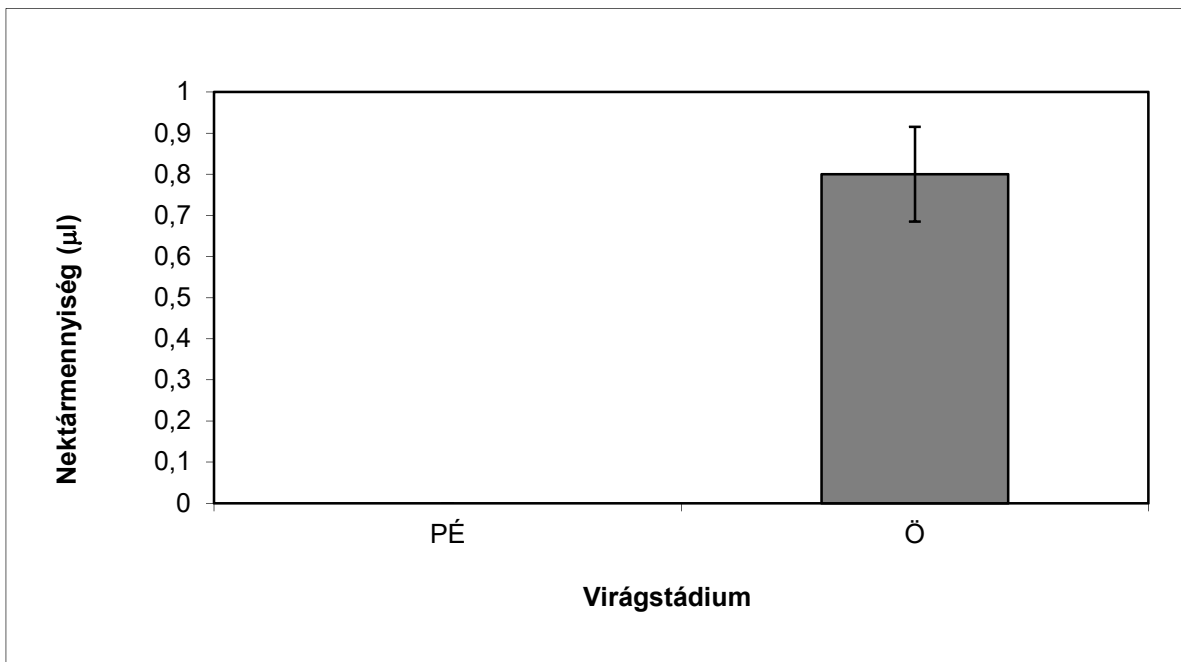
99. ábra A *Nicotiana rustica* nektártermelésének virágállapotok szerinti megoszlása, 2005. 07. 18., PÉ: pollenszóró virág, Ö: öreg virág



100. ábra A *Nicotiana rustica* nektártermelésének virágállapotok szerinti megoszlása, 2005. 07. 22., PÉ: pollenszóró virág, Ö: öreg virág



101. ábra A *Nicotiana tabacum* nektártermelésének virágállapotok szerinti megoszlása, 2005. 08. 31., PÉ: pollenszóró virág, Ö: öreg virág



102. ábra A *Nicotiana tabacum* nektártermelésének virágállapotok szerinti megoszlása, 2005. 09. 09., PÉ: pollenszóró virág, Ö: öreg virág

Doktori értekezés benyújtása és nyilatkozat a dolgozat eredetiségéről

Alulírott,

név: Kerchner András

születési név: Kerchner András

anyja neve: Takács Margit

születési hely, idő: Miskolc, 1981.01.19.

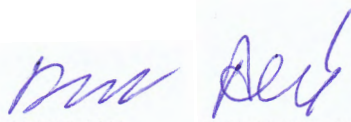
„Néhány Solanaceae faj nektárkémiái és virágbiológiai vizsgálata” című doktori értekezésemet a mai napon benyújtom a

Biológiai és Sportbiológiai Doktori Iskola részére

Témavezető neve: Dr. Farkas Ágnes Ph.D., egyetemi docens

Egyúttal nyilatkozom, hogy jelen eljárás során benyújtott doktori értekezésemet – korábban más doktori iskolában (sem hazai, sem külföldi egyetemen) nem nyújtottam be, - fokozatszerzési eljárásra jelentkezésemet két éven belül nem utasították el, - az elmúlt két esztendőben nem volt sikertelen doktori eljárásom, - öt éven belül doktori fokozatom visszavonására nem került sor, - értekezésem önálló munka, más szellemi alkotását sajátomként nem mutattam be, az irodalmi hivatkozások egyértelműek és teljeseek, az értekezés elkészítésénél hamis vagy hamisított adatokat nem használtam.

Dátum: 2019. március 1.



.....
doktorjelölt aláírása