

PÉCSI TUDOMÁNYEGYETEM

Biológiai és Sportbiológiai Doktori Iskola

**Néhány Solanaceae faj nektárkémiai és
virágbiológiai vizsgálata**

PhD értekezés tézisei

Kerchner András

Témavezető:

Dr. Farkas Ágnes PhD



PÉCS, 2019

1. Bevezetés

A Solanaceae széles földrajzi elterjedéssel rendelkező, megközelítőleg 85 genust és mintegy 2800 trópusi és mérsékelt övi fás és lágyszárú növényfajt magába foglaló növénycsalád, közép- és dél-amerikai fejlődési központtal. Az ide tartozó nagyszámú, gazdaságilag jelentős növényfaj közül sok dísznövény, valamint számos mézelő növény is megtalálható a családban. Így fontosnak véltem tisztázni a florális nektárt termelő fajok méhészeti jelentőségét.

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 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 nektár alapvetően különféle cukrok vizes oldata, a mono- és diszacharidok mellett azonban tartalmaz szerves savakat, foszfatázokat, glikozidázokat, 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).

Számos szerző foglalkozott már a virágmorfológia, a nektárium- és nektárparaméterek illetve a megporzás módja közötti összefüggések vizsgálatával. Gulyás (1967) *Lamium* fajokon (Lamiaceae) 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 nektárprodukciónak között az általa vizsgált Solanaceae fajok esetében. Gulyás et al. (1990) *Nicotiana tabacum* változatokon, Galetto (1995) pedig a Bignoniaceae családon belül mutatta ki, hogy a nektárium mérete és a virágméret egyenes arányosságban áll egymással. 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).

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 részeikben alkaloidokat felhalmozó növényfajok virágainak szekrétumába is kiválasztódik-e a hatóanyag, hiszen a méhészeti hasznosítást nagymértékben befolyásolja (korlátozhatja) a nektárba kerülő toxikus hatóanyagok koncentrációja.

2. 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*, *Lycium* és *Nicotiana* taxonok esetében mi jellemző a nektárszekréció dinamikájára? Hogyan hat az óránkénti nektáreltávolítás a nektár mennyiségére, valamint a termelt nektár cukorkoncentrációjára?

3. Anyagok és módszerek

A vizsgált taxonok, a vizsgálatok helye és ideje

A vizsgálatokat a Solanaceae család 10 nemzetségébe tartozó 13 fajon végeztük el. A taxonok kiválasztásánál szempont volt, hogy mérsékelt övi, trópusi és szubtrópusokról származó fajok egyaránt legyenek köztük, továbbá jelentősen különbözzenek egymástól a virágméret, morfológia és megporzás alapján, megkönnyítve ezzel az összehasonlító jellegű kiértékeléseket. Így esett a választásom az *Atropa*, *Brugmansia*, *Cestrum*, *Datura*, *Hyoscyamus*, *Lycium*, *Nicandra*, *Nicotiana*, *Physalis* és *Withania* genusokra. Méréseinket a Pécsi Tudományegyetem Botanikus Kertjében végeztük el 2004-2006 években, május-szeptember hónapokban. A virágok kiválasztása véletlenszerűen történt.

Virágmorfológiai és viráganatómiai vizsgálatok

Fajonként 15 virágot gyűjtöttünk be a virág hosszának és a nektárium területének mérése céljából. A virághosszúság a virágkocsány nélkül lett lemérve. A virágmintákat fixálás után felszálló acetonsorozatban víztelenítettem, majd paraplasztba ágyaztam be. Rotációs mikrotómmal (Anglia Scientific) 8-10 μ m vastagságú mediális hosszmetseteket készítettem, amelyeket toluidinkékkel festettem meg és kanadabalzsammal fedtem le. A metsetek hisztológiai vizsgálatát Nikon H600L Eclipse 80i kutatómikroszkóppal végeztem, a digitális fotókat SPOT 4.0.4 számítógépes programmal készítettem, a kvantitatív jellemzőket UTHSCSA Image Tool 3.0 programmal mértem.

A nektár térfogatának és cukorkoncentrációjának meghatározása

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

A nektár cukorösszetételének meghatározása

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 cukorfoltok előhívását kénsavas timol-reagenssel végeztük. A kvantitatív kiértékelés denzitométerrel (Camag Scanner II V3.15, CATS 3.14 kiértékelő programmal) történt.

A nektárban található fehérjék kvantitatív és kvalitatív vizsgálata

A fehérje mennyiségének meghatározását Bradford (1976) módszerét követve végeztük, kalibrációs standardként szarvasmarha szérum albumint (BSA) használva. 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 molekulaszúly markereket (Fermentas™) használtunk. A fehérjéket PageBlue™ Protein Staining Solution-nal (Fermentas™) tettük láthatóvá.

A nektárban található alkaloidok detektálása

Az alkaloidok jelenlétét nagynyomású folyadékkromatográfiás (HPLC) analízissel mutattuk ki. A kétszeres hígítású nektármintákat átszűrtük (Millex-HN fecskendőszűrő, 0,45 µm átmérőjű pórusokkal, Nylon, 33 mm hosszúságú, nem steril, Merck Millipore, Darmstadt, Németország). A méréseket Shimadzu márkájú folyadékkromatográfal végeztük el [2 pumpa (LC-10ADVP), gáztalanító (DGU-14A), kézi befecskendező 20 µl térfogatú hurokkal ellátva,

dióda soros detektor (SPD-10AVP), Phenomenex Synergy 10 μ Hydro-RP80 (250*4,6 mm, 10 μ m átlagos szemcseméret) típusú oszlop, valamint egy számítógépes vezérlési és adatfeldolgozó modul].

A nektárszекреció dinamikájának vizsgálata

Növényfajonként 15-20 virágon végeztem el a terepi méréseket. Közvetlenül a vizsgálatok megkezdése előtt, valamint a mérések között a virágokat tüllhálóval lekötöttem a megporzó rovarok távoltartása végett. A vizsgálatok megkezdése előtt a virágokból nem távolítottam el a nektárt. Minden vizsgálati napon 8 és 18 óra között óránként mértem a nektár térfogatát mikroliter beosztású üvegapilláriszal (CM Scientific Ltd., Silsden, UK), cukorkoncentrációját (refrakcióját) pedig refraktométerrel (Atago N-50E). Továbbá megszámláltam a felnyílt portokokat, és figyelemmel kísértem a bibe aktivitását is. Óránként mértem a levegő hőmérsékletét és páratartalmát Testo 610 típusú hőmérséklet- és páratartalommérő műszerrel.

Adatelemzés

A szélesebb körű elemzés érdekében saját adatainkon kívül szakirodalmi forrásokból származó nektár-, nektárium- és virágattribútumokat is 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.

Minden egyes vizsgálatnál az adatok kiértékeléséhez a Microsoft Office™ Excel programot használtam. Az átlag, szórás (standard deviation, SD) valamint a standard hiba (standard error, SE) kiszámítása mellett a nektárprodukción vizsgálatok elemzésekor kiszámoltam a korrelációs együtthatót és a percentilis értékét is. A virág-, nektárium- és nektárjellemezőknek az egymással illetve a megporzókkal való kapcsolatát R statisztikai programmal (R Core Team 2013) elemeztük. A box-plotos, valamint a korrelációs vizsgálatoknál a megporzó állatokat három csoporttá vontuk össze. 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.

4. Eredmények és megvitatásuk

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. A mirigy többnyire automorf, nemzetségenként eltérő módon többé-kevésbé kiemelkedő (protuberáns) a magház falához képest, és színében is eltér a magház epidermisztől. Néhány genuszban azonban a mirigy a magház falától nem különül el, epimorf (1. táblázat). Általánosan jellemző a hármastagozódás (epidermisz, glanduláris szövet, parenchima), bár több nemzetségnél is megfigyelhető (pl. *Cestrum*, *Hyoscyamus*, *Lycium*, *Physalis*), hogy a nektártermelő, glanduláris sejtek és a nektáriumparenchima sejtjei keverednek egymással. A nektár alapvetően sztomákon keresztül jut ki a külső térbe, így pl. a *Brugmansia suaveolens* és *Datura stramonium* esetében.

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

Növényfaj	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

A virág hossza, a nektárium mérete, a nektár jellemzői és a megporzás módja

A statisztikai elemzés szerint a nektár jellemzői nem tértek el szignifikánsan a különböző megporzók által látogatott virágokban. A lepke és madár porozta fajok rendszerint hosszabb virágokkal rendelkeznek, florális nektáriumuk nagyobb méretűek, 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. Az adott megporzási módhoz tartozó összes fajt együtt elemezve nincs szignifikáns különbség a nektár

cukorösszetételében az egyes pollinációs csoportok között. A nektárjellemzőkhöz képest, amelyek fajon belül is igen nagy szórásokat mutatnak, a nektáriumméret konzervatív tulajdonságnak számít.

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. 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, ez az összefüggés nem állt fenn 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 (glsme 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 $p < 0,01$; $R^2 = 0,518$). Saját méréseinket figyelembe véve, a nagyobb felszínű nektáriummal rendelkező fajok több nektárt termeltek (lineáris modell: $p = 0,0419$; $R^2 = 0,325$).

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 (glsme modell: $R^2 = 0,685$). A kapcsolat fennállt akkor is, amikor az irodalmi adatokat is bevontuk az elemzésbe (lineáris modell $p < 0,001$; $R^2 = 0,689$).

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: $p=0,165$).

A nektárminták fehérjekoncentrációja

A vizsgált taxonok mindegyikének nektárja tartalmazott fehérjét (2. táblázat). A Solanaceae családba tartozó taxonok körében elsőként detektáltunk fehérjét a *B. suaveolens*, *C. × newellii*, *L. barbarum* és *N. rustica* florális nektárjában. A nektár fehérjetartalmára vonatkozóan a *C. purpureum*, *D. aurea*, valamint *N. attenuata* és *N. tabacum* fajokról közöltek korábban adatokat (Bezzi et al. 2010, Zha et al. 2012), melyek hasonló nagyságrendűek, mint az általunk mért koncentrációk. A fehérjetartalom nem csupán az egyes nemzetségek között mutatott nagy eltéréseket, hanem ugyanazon nemzetségen (*Nicotiana*) belül is. Az általunk mért fehérje koncentráció értékekkel összhangban, az SDS-PAGE gélképen a legerőteljesebb fehérje sávok a *N. rustica* esetében figyelhetőek meg, amely egy nagyságrenddel nagyobb koncentrációban tartalmazott fehérjét a *N. tabacum*-hoz képest. A nektárproteinek nutritív hatást fejtenek ki a megporzókra, a fehérjékben található egyes aminosavak (pl. prolin) pedig nagyon fontosak a rovarok repüléséhez.

2. táblázat Florális nektárminták proteintartalma

Növény neve	<i>Brugmansia suaveolens</i>	<i>Cestrum × newellii</i>	<i>Lycium barbarum</i>	<i>Nicotiana alata</i>	<i>Nicotiana rustica</i>	<i>Nicotiana tabacum</i>
Koncentráció (µg/mL)	88	44	131	84.5	265.5	21

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 (3. táblázat). A *B. suaveolens*, *D. stramonium*, *L. barbarum*, *H. niger*, *N. alata* és *N. rustica* nektárjában elsőként sikerült alkaloidokat kimutatnunk. A nikotint mindhárom *Nicotiana* faj nektárjában detektáltuk. A szkopolamint is kimutattuk a többi négy vizsgált nemzetségben, azonban az atropin mennyisége a kimutatási értékhatár alatt maradt. A *N. rustica* és a *N. tabacum* nektáralkaloid-koncentrációja toxikus hatással a lehet házi méhekre az LD₅₀ értékek alapján (Detzel és Wink 1993), a többi vizsgált taxon nektáralkaloid-tartalma nem repellens a házi méhekre.

3. táblázat Florális nektárminiók alkaloidtartalma (átlag ± szórás) három párhuzamos mérés alapján

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

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, a legnagyobb refrakcióértékeket pedig a legmelegebb órákban mértük. A *H. niger*-nél hasonló tendencia figyelhető meg, mint az előző fajnál, azzal a különbséggel, hogy a refrakció nem mutatott semmilyen összefüggést a hőmérséklet és páratartalom adatokkal.

A *C. × newellii* nektárszekréciós dinamikája különbözött a két vizsgálati nap során. Az egyik legfontosabb különbség, hogy a 2. vizsgálati napon kevesebb nektár volt a virágokban, 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 ritmusa, mivel a virágok csak a déli ill. délutáni órákban kezdtek el nektárt szekretálni. Ennek hátterében 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 (szenderlepkék és denevérek) mind éjszakai aktivitásúak. Voss et al. (1980) hasonló eredményre jutott a *Markea neurantha* (Solanaceae), szintén denevérporozta, epifita cserje éjszakai nektárprodukción vizsgálati során. A *N. tabacum* alapfaj és a var. *purpurea* esetében is a második napon éri el a maximumát a nektártermelés, de a var. *purpurea*-nál a nektártérfogati értékek kicsivel nagyobbak. A *N. tabacum* virágaiban az éjszaka során folyamatosan csökkent a nektár mennyisége és ezzel szimultán módon a nektár cukorkoncentrációja is.

Összegezve, mind a hat vizsgált taxonra jellemző volt, hogy a nektár mennyisége, cukorkoncentrációja és a portokok felnyílása egyidejűleg képes vonzani a pollinátorokat, és a bibeszekrécióval összhangban elősegítik a hatékony megporzást.

5. Az új tudományos eredmények összefoglalása

Kutatómunkánk során bemutattuk 13 Solanaceae faj florális nektáriumának anatómiáját, feltártuk 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*) tisztáztuk 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 bibeszekréciónak a összhangban elősegítik a hatékony megporzást.

6. Felhasznált irodalom

1. 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.
2. Baker, H. G., Baker, I. (1983) 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.
3. 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.
4. 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.
5. Bernardello, L. M. (1987) Comparative floral morphology in Lycieae (Solanaceae). Brittonia 39, 112-129.
6. 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.
7. 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.
8. Cocucci, A. A., Galetto, L. (1992) Nectary structure and floral syndrome in *Nicotiana* (Solanaceae). Darwiniana 31, 151-157. [in Spanish]
9. 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.
10. Darók, J. (1984) Hazai Solanaceae fajok florális nektáriumai. Doktori értekezés, Szeged.
11. Detzel, A., Wink, M. (1993) Attraction, deterrence or intoxication of bees (*Apis mellifera*) by plant allelochemicals. Chemoecology 4, 8-18.
12. 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.
13. 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.

14. Galetto, L. (1991) On the nectar and the nectaries of some species of *Nicotiana* (Solanaceae). *Kurtziana* 21, 165-176. [in Spanish]
15. Galetto, L. (1995) Nectary structure and nectar characteristics in some Bignoniaceae. *Plant Systematics and Evolution* 196, 99-121.
16. Grant, V. (1994) Modes and origins of mechanical and ethological isolation in angiosperms. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 91, 3-10.
17. Gulyás, S. (1967) Zusammenhang zwischen Struktur und Produktion in den Nektarien einiger *Lamium*-Arten. *Acta Biologica Szegediensis* 1-10.
18. 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]
19. Harborne, J. B. (2001) Secondary metabolites: attracting pollinators. *Encyclopedia of Life Sciences* 1-5.
20. 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 Bornträger, Berlin.
21. 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.
22. Ippolito, A. (2000) Systematics, floral evolution and speciation in *Nicotiana*. Ph.D. dissertation, University of Missouri–Columbia, Columbia, Missouri, USA.
23. 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.
24. Jos, J. S. (1967) Studies on floral anatomy of *Nicotiana*. *J. Indian Bot. Soc.* 46, 82-89.
25. Kartasova, N. N. (1965) Structure and function of nectaries of dicotyledonous flowering plants. Tomsk, Izdatel'stvo Tomskogo Universiteta. [in Russian]
26. Laemmli, U. K. (1970) Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. *Nature* 227, 680-685.
27. Maurizio, A. (1960) Biene und Bienenzucht. Kapitel Bienenbotanik, München.
28. Mione, T., Serazo, L. A. (1999) *Jaltomata lojae* (Solanaceae): Description and floral biology of a new Andean species. *Rhodora* 101, 136-142.
29. Mione, T., Mugaburu, D., Connolly, B. (2001) Rediscovery and floral biology of *Jaltomata biflora* (Solanaceae). *Economic Botany* 55, 167-168.

30. 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.
31. Ollerton, J. (1996) Reconciling ecological processes with phylogenetic patterns: the apparent paradox of plant-pollinator systems. *Journal of Ecology* 84, 767-769.
32. Percival, M. S. (1961) Types of nectar in angiosperms. *New Phytologist* 60, 235-281.
33. 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/>
34. 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.
35. Rychlik, M., Federowska, Z. (1963) Specific optical rotation of nectar dextrans. *Pszczelnicze Zoszyty Naukowe* 7, 7-14.
36. 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.
37. Sousa-Pena, M. (2001) Systematics and reproductive biology of the genus *Witheringia* l'Her. (Solanaceae). Dissertations Collection for University of Connecticut. Paper AAI3008142.
38. Stace, H. M. (2004) Protogyny, self-incompatibility and pollination in *Anthocercis gracilis* (Solanaceae). *Australian Journal of Botany* 43, 451-459.
39. 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.
40. Waser, N. M. (1998) Pollination, angiosperm speciation, and the nature of species boundaries. *Oikos* 81, 198-201.
41. 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.
42. Waser, N. M., Price, M. V. (1981) Pollinator choice and stabilizing selection for flower color in *Delphinium nelsonii*. *Evolution* 35, 376-390.
43. 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.

7. Publikációs jegyzék

A disszertáció alapjául szolgáló publikációk

1. **Kerchner A**, Farkas Á (2019) Worldwide poisoning potential of *Brugmansia* and *Datura*. FORENSIC TOXICOLOGY *online first*, DOI: 10.1007/s11419-019-00500-2 [Q1, IF: 2,476]
2. **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]
3. 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
4. **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

A disszertáció alapjául szolgáló, elbírálás alatt álló publikációk

5. **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 *under review* [Q3, IF: 0,529]

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 nektáriumai és nektárösszetétele. 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

Tudományometriai adatok:

Összesített impakt faktor: 3,039

Idézetek összesen: 10 (ebből független: 9)