

# 1. A növényi ökofiziológia tárgya és alkalmazási területei

## A környezethez való alkalmazkodás élettani alapjai

### Környezeti tényezők kölcsönhatása az életműködések szintjén

A növényi ökofiziológia a növényélettan sajátos szakterülete az élőlények tanulmányozásán alapuló környezettudományok tárgykörében. Míg a növényélettan hosszas tudománytörténeti múltra tekint vissza és szerteágazó tudományrendszert alkot, addig az ökofiziológia csupán az utóbbi évtizedekben vált ki és körvonalazódott önálló tudományként, az életfolyamatokat molekuláris szinten követő laboratóriumi kutatások és a természetben végzett műszeres vizsgálatok eredményeinek ötvözése során.

A növényi ökofiziológia azt tanulmányozza, hogy a növényi életműködési folyamatok és a köztük levő összehangolási jelenségek hogyan változnak meg különböző környezeti tényezők hatására, a belső dinamikus egyensúly megtartása és az életkörülményekhez való minél hatékonyabb alkalmazkodás céljából. Vizsgálja az egyes anyagcsere folyamatok irányának és intenzitásának módosulásait, az egyedfejlődési és szaporodási folyamatok irányítását abiotikus (éghajlati, talaji) és biotikus környezeti tényezőknek a növényi szervezetekkel való kölcsönhatása során. A környezeti tényezőknek molekuláris, sejt- és egyedi szintű életműködésekre való hatását összegezi és kiterjeszti populációs, életközösségi (cönotikus) és ökológiai rendszeri szintre, megmagyarázza az élőhelyhez és az életmódhoz való alkalmazkodás működési, szabályozási alapjait. Sajátos, egészen új szakterülete a szünfiziológia, amely a növényi társulások, közösségek szintjén megnyilvánuló életjelenségeknek a környezettől való függőségét vizsgálja. Az életműködések külső szabályozásának, a környezeti jelzésekre adott válaszreakcióknak a megértése megalapozott ökológiai, növény szerkezettani, sejtbiológiai, biokémiai és populációgenetikai ismereteket feltételez, természetesen az általános növényélettani alapismeretek mellett.

Az ökofiziológiai ismeretek **alkalmazási területei** közül kiemelhetők a következők:

- a természetes és a mesterségesen átalakított élőhelyek változásának monitorozása és előrejelzése növények segítségével
- a környezetszennyezés típusának és mértékének meghatározása növényi életműködések paramétereit által
- az antropogén hatások felmérése a növényzet szintjén és a káros következményekkel járó emberi beavatkozások hatásait csökkentő intézkedések tudományos alapokon történő kidolgozása és végrehajtása
- degradálódott területek célszerű helyreállításának a helyes megtervezése és megfelelő növényzettel való újratelepítése
- a szárazföldi és vízi életterek természetközeli állapotának megőrzése vagy helyreállítása

- az agroökoszisztémákban és a lakott területeken levő egészséges életkörülmények fenntarthatóságának biztosítása a növények életműködéseiből következethető konkrét jelzések segítségével
- a fokozatosan módosuló, átalakuló élőhelyek biológiai változatosságának megőrzése életképes növények társulásai által
- a tudatos növénytelepítés és honosítás helyes kivitelezése a szomszédos növények közötti metabolikus kölcsönhatások, valamint a növekedési, terjeszkedési és szaporodási sajátosságok ismeretében.

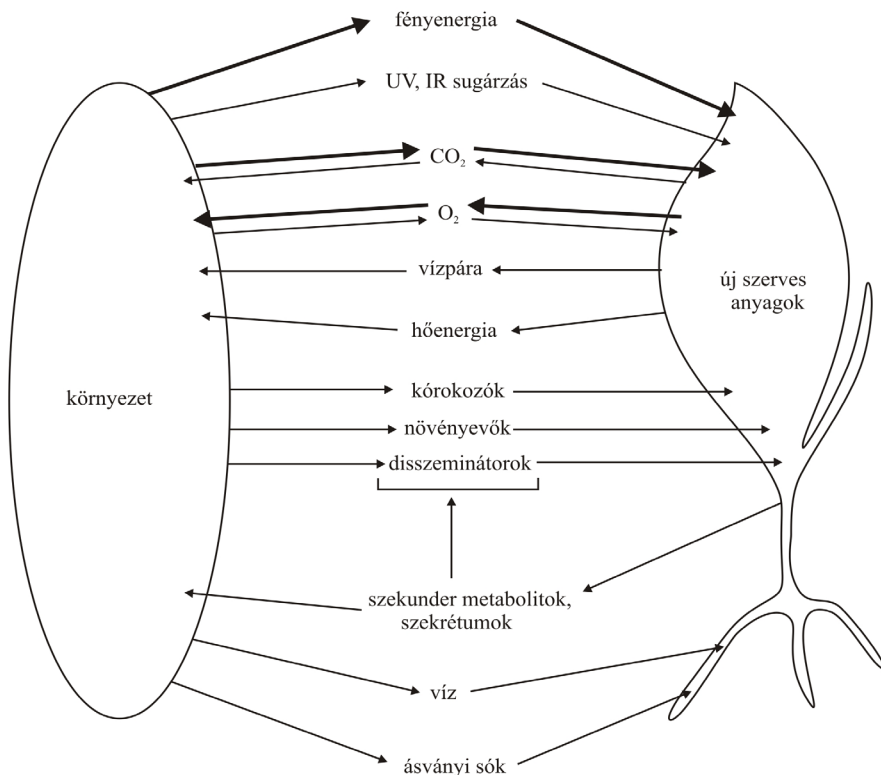
Az élelemlap és az üzemanyagforrások egyenlőtlen eloszlása és véges mennyisége, a légszennyező gázok által kiváltott üvegházhatás miatti globális felmelegedés, a nagymérvű erdőirtás következtében kialakuló talajromlás, éghajlatváltozás és elsivatagosodás, az újfajta fertőző betegségek megjelenése, a gyomok és kártevők terjedése, a nagy városok mesterséges környezete, a túlnépesedés, számos növény- és állatfaj kipusztulása az élőhelyeik beszűkülése, megváltozása és eltűnése miatt mind olyan probléma, amit csupán tudományos alapokon, különböző tudományterületek szakembereinek együttműködésével lehet megoldani. Mit kell tenni azért, hogy megakadályozzuk a Föld gyors és drasztikus elszegényedését, az életminőség romlását? Az ezzel kapcsolatos kérdések nagyon összetettek. Ahhoz, hogy az ember megbirkózhasson velük, az élővilág működésével kapcsolatos összes ismeretre szükség lesz. Már csak ezért is fontosabb manapság az emberiség számára a biológiai tudományok tanulmányozása, az élőlények és a környezet közötti kölcsönhatások megértése, mint bármikor a múltban. Ezek a kérdések az egész világot érintik. Az angliai légtérbe kibocsátott ipari gázok Észak-Európa fáira és tavaira is hatnak. A brazíliai esőerdők kivágása globális léptékben befolyásolja az éghajlat alakulását. A Himalája oldalán növevő nepáli tűlevelű erdők tűzifának való kitermelése pusztító áradásokat okoz a Gangesz partján, Dél-Ázsiában. Ekképp egyetlen nemzet sem képes egymaga megoldani a környezeti problémákat, melyek jól felkészült szakemberek együttműködésére várnak. Ennek az ökológiai válságnak az enyhítésében adhat alapvető ismereteket a növényi életműködések és a környezeti tényezők kölcsönhatásának tanulmányozása.

Egy növény számára a környezet azoknak a külső tényezőknek az összessége, amelyek a növényi szervezettel kölcsönhatásba kerülnek és ennek következtében változást okoznak valamely életműködési folyamatban. Ha egy külső tényező nem vált ki belső változást a növényben, vagyis a növény nem reagál rá semmilyen módon, akkor az illető tárgy vagy jelenség nem tekinthető környezeti tényezőként.

A **környezet tényezői** csoportosíthatók biotikus (élő), abiotikus (élettelen) és xenobiotikus (természetidegen) tényezőkre. A **biotikus** tényezők a helyi populációban levő fajtársak és az életközösség egyéb fajainak populációi (másfajta növények, állatok, baktériumok, gombák). Az **abiotikus** tényezőket a legegyszerűbben edafikus (talaji) és klimatikus (éghajlati) tényezőkre lehet felosztani, ezek pedig lehetnek fizikai jellegűek (például a fény, a hőmérséklet, az ultraibolya sugárzás stb.) és kémiai

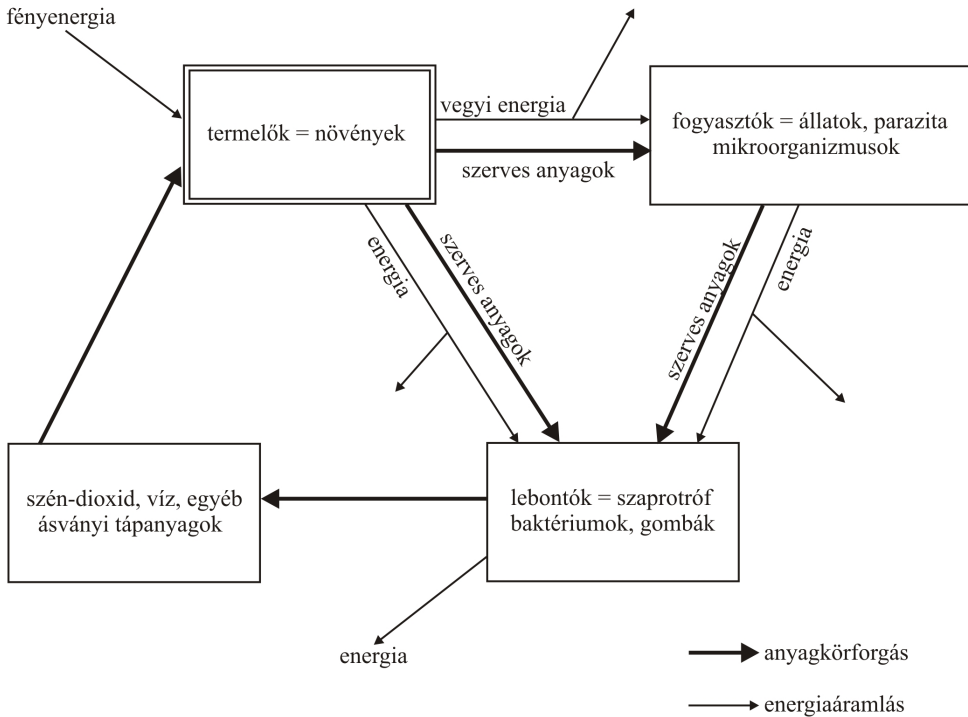
tényezők (például a víz, az oxigén, a szén-dioxid, a különböző ásványi sók stb.). A **xenobiotikus** tényezők általában emberi tevékenység eredményeként, mesterséges úton jutnak a környezetbe, a növények evolúciójuk során nem találkozhattak ezekkel az anyagokkal és nem alakíthattak ki sajátos felhasználási vagy feldolgozási mechanizmusokat számukra. Ide sorolhatók olyan környezetszennyező anyagok, mint a detergensok, a peszticidek, egyes műtrágyák, vegyipari termékek stb. A különböző környezeti tényezők nem egymástól függetlenek, hanem együttesen vannak jelen és kölcsönhatásba kerülnek a különböző növényi életfolyamatok szintjén, így a növény együttes jelenlétükre reagál.

Környezetével minden növény állandó kétirányú kapcsolatban van, és ez a kapcsolat a növény életben maradásához nélkülözhetetlen, hiszen az életműködések fenntartásához elhasználódó és az átalakulások során elvesződő energiát rendszeresen pótolni kell külső forrásból, az élő állapotot fenntartó anyagcsere pedig a tápanyagok felvételét és egyes metabolikus termékek leadását feltételezi (**1. ábra**).



**1. ábra.** A növény és a környezete közötti kapcsolatrendszer vázlata (eredeti)

Bármely földi élettér ökológiai rendszerében a növények alapvető, helyettesíthetetlen szerepet töltenek be, ugyanis minden táplálkozási lánc kiindulási alapját képezik, továbbá csak a növények képesek az összes többi élőlény számára is nélkülözhetetlen energiának külső forrásból az élővilágba való bejuttatására és felhasználható formává való átalakítására. Ugyanakkor az energiafluxus fenntartása mellett a különböző vegyi elemek természetbeni körforgásában, újrahasznosulásában is kulcsfontosságú szerepet töltenek be (**2. ábra**). Ennek alapján nevezzük a növényeket az ökoszisztémák elsődleges termelőinek (primer producenseinek) és tekintjük őket a táplálkozási biomassza-piramisok alapszintjeként.



**2. ábra.** A növények helye az ökológiai rendszerek anyag- és energiaháztartásában (eredeti)

## 1.1. Életműködési akkomodáció és evolúciós adaptáció

Egy meghatározott környezetbe való egyre sikeresebb beilleszkedésnek, az állandóan változó külső tényezők hatásaira adott egyre hatékonyabb válaszreakciók megnyilvánulásának alapja az **alkalmazkodás**. A jobb alkalmazkodó képesség nagyobb esélyt jelent az egyed túlélésére és az életképes utódok létrehozására egyaránt. Ugyanakkor egy sajátos környezethez való szélsőséges, specializált alkalmazkodás leszűkíti annak lehetőségét, hogy az élőlény sikeresen beilleszkedjen egy másfajta környezetbe. Ez azt jelenti, hogy a környezeti körülmények beható megváltozását az adott körülményekhez kevésbé alkalmazkodott, kevésbé specializálódott élőlények képesek jobban elviselni. Leegyszerűsítve, úgy lehet ezt megfogalmazni, hogy ami nagyon jó valamire, az nem jó semmi másra. Ezzel függ össze, hogy stabil paraméterekkel jellemezhető környezetben az örökletesen magas fokon, egyirányúan alkalmazkodott élőlények dominálnak, míg változó életkörülmények között többféle, kevésbé alkalmazkodott élőlény van jelen, és ez utóbbiak nagyobb eséllyel tudnak meghódítani újabb élettereket.

Különböző élőlények azonos környezeti körülményekhez gyakran hasonló módon alkalmazkodnak (**konvergens fejlődés** általi analógia), ugyanakkor közös eredetre visszavezethető, rokon élőlények más-más életviszonyokhoz alkalmazkodva különbözővé válnak testfelépítési és életműködési sajátosságaik tekintetében (**divergens fejlődés**). Hosszú távon az alkalmazkodás sikerét a nagy számú, életerős (nagy vitalitású) és termékeny utód biztosításának a képessége jelenti, ami egyedi szinten ered és a populáció szintjén nyilvánul meg.

A környezethez való alkalmazkodás két fő formája az élettani akkomodáció és az evolúciós adaptáció.

**Életműködési akkomodáció** során az élőlény egyedi élete alatt az örökletes program által megengedett keretek között a környezeti tényezők változásainak hatására az életműködések rövid időn belül folyamatosan áthangolódnak úgy, hogy mindig a konkrét körülményekkel összhangban, egyensúlyi állapotban maradjanak. Ezáltal a külső jelzések beállítják, pontosítják a belső működések intenzitását, irányát, időbeni és térbeli szerveződésének mindenkori konkrét megnyilvánulását. Ezek az akkomodációs működési módosulások visszafordíthatók, bármikor megismétlődhetnek az egyedi élet folyamán és nem öröklődnek (pontosabban fogalmazva, csupán megvalósításuk lehetősége öröklődik). Például, erős fényben kisebb a levelek kloroplasztisztaiban levő klorofillmolekulák mennyisége, mert ilyen helyzetben a növény kevesebb fényelnyelő pigmenttel is elegendő fényenergiához jut az erős napsugárzásból. Gyenge fényben a zöld színtestek klorofilltartalma nagyobb, hogy több pigmentmolekulával a növény a kevés fény minél nagyobb részét begyűjthesse. Hasonló akkomodációs folyamat a sztómák ideiglenes nappali záródása erősen száraz nyári napok déli óráiban, bár általában (ha elegendő víz van jelen) a sztómák fény hatására nappal nyílnak ki. Ebben az esetben az akkomodáció

a lehető legjobb egyensúlyt tartja fenn a minél több szén-dioxid felvétele és a minél kevesebb vízpára leadása között a levélfelületi gázcsere szintjén. Másik példa az egyedfejlődés alatt megnyilvánuló alkalmazkodásra az, hogy a gyökér : hajtás aránya a szárazság mértékével összefüggésben növekszik, ugyanis vízhiányos körülmények között a gyökérzet terjeszkedik, a párologtató levélfelület pedig csökken.

Az **evolúciós adaptáció** az egyes fajok hosszas kialakulása során egy meghatározott élőhelyi körülményhez való, örökletesen rögzült alkalmazkodás, mely nem fordítható vissza és az egyedi élet során nem változtatható meg. Például, a száraz sivatagi környezetben élő kaktuszok pozsgás szára kis relatív felülettel rendelkezik és nagy erővel köt jelentős mennyiségű víztartalékot. Mindez megmarad az egyed egész élete során, akkor is, ha a környezet vízviszonyai közben változnak. A kaktusz szára ugyanilyen marad akkor is, ha a növény nedvesebb élőhelyen fejlődik.

Az adaptáció egy szűkkörű és magas fokú szakosodást jelent egy meghatározott környezettípushoz, ami viszont kizárja a sikeres fennmaradást és elterjedést másfajta élőhelyeken. Ezzel szemben, az élettani akkomodáció nem ilyen kizáró jellegű, hanem plasztikus, változó alkalmazkodási reakciókat foglal magába. A két folyamat egymásra épül és egymást kiegészíti, hiszen az adaptív jellegek mellett az egyedi élet során külső tényezők változásai által meghatározott életműködési módosulások is megnyilvánulnak. Például, egyes kaktuszok, amellett, hogy leveleik tövisékké alakultak és száruk sok vizet raktároz, általában a pozsgás, fakultatív CAM fotoszintézistípusú növényekre jellemző módon, nagyon száraz időszakban csak éjjel nyitják ki a sztómáikat és ekkor gyűjtik be a nappal felhasználódó szén-dioxidot, miközben kevesebb vizet párologtatnak, nedves időszakban pedig nappal nyitják sztómáikat és nem tárolják másnapig a szén-dioxidot. A pozsgás és levéltelen jelleg evolúciós adaptáció, míg a sztómák nappali vagy éjszakai nyitása élettani akkomodáció eredménye. A két folyamat együttesen növeli a növény életképességét, az adaptáció állandó jelleggel, az akkomodáció pedig a konkrét pillanatnyi helyzethez igazítva.

## 1.2. Ellenállóképesség, tűróképesség és edződés

A környezeti hatások kedvezőtlen paramétereire a növények alkalmazkodásuk során ellenállóképesség vagy pedig tűróképesség kialakításával válaszolnak.

Az **ellenállóképesség** vagy rezisztencia azt jelenti, hogy a növény megelőzi, kezdettől fogva elkerüli a kedvezőtlen hatást, anélkül, hogy ez nyomot hagyja az illető periódus alatt zajló életfolyamatokban. Például, a mérsékelt égöv zárwatermő fái már az őszi folyamán szinkronizáltan lehullatják leveleiket, így amikor bekövetkezik a téli hideg, nincsenek nagy párologtató testfelületek, amelyek miatt vízhiányos állapot alakulhatna ki. A levelek általi vízvesztést a növény megelőzi, elkerüli, így ellenáll a téli hideg következtében fellépő szárazságnak. Az ellenállóképesség az adaptáció során alakul ki, sajátos életkörülményekhez való szakosodás útján.

A **tűróképesség** vagy tolerancia azt jelzi, hogy a növény érzékeli a kedvezőtlen külső tényezőnek a testében kiváltott hatásait és utólag úgy módosítja fokozatosan életműködéseit, hogy ellensúlyozza, enyhítse vagy kijavítsa a bekövetkezett károsodásokat. Például, ha a talaj fokozatosan szárad, a növény egyre keskenyebb, kisebb leveleket fejleszt, egyre jobban besűrűsíti sejtjeinek beltartalmát és egyre kevésbé nyitja szét gázcserenyílásait. A tűróképesség életműködési akkomodáció során alakul ki, az egyed jobb beilleszkedését szolgálja az adott környezetbe, a szélsőséges hatások mérséklődéséhez, a körülmények megszokásához, azaz edződéshez vezet. Az edzett egyedek túlélési esélye kedvezőtlen hatások alatt nagyobb, mint azoké, amelyek még nincsenek megedződve vagy kevésbé edzettek.

Az ellenállóképesség és a tűróképesség közötti különbségek szemléltetésére a következő példát említjük meg. Az oszlopkaktusz és az oleánder közül a szárazságtűrő növény az oleánder, mely vízhiányos körülmények között károsodás nélkül elviseli a sejtek beltartalmának besűrűsödését és a sejtfalak összezsugorodását. A kaktusz viszont nem tűri a vízhiányt, testének vízvesztésekor elpusztul. Ellenben a kaktusz ellenáll a szárazságnak, nem érzékeli a vízhiányt, hiszen nagyon száraz környezetben is tele van vízzel. Nagy víztartalékoknak hosszú időre való felgyűjtésével és a nagyon gyenge párologtatással megelőzi azt, hogy kiszáradjon, elkerüli a vízhiányos állapot hatásait. Tehát a kaktusz, pontosan fogalmazva, nem szárazságtűrő, hanem szárazságnak ellenálló, azt elkerülő növény.

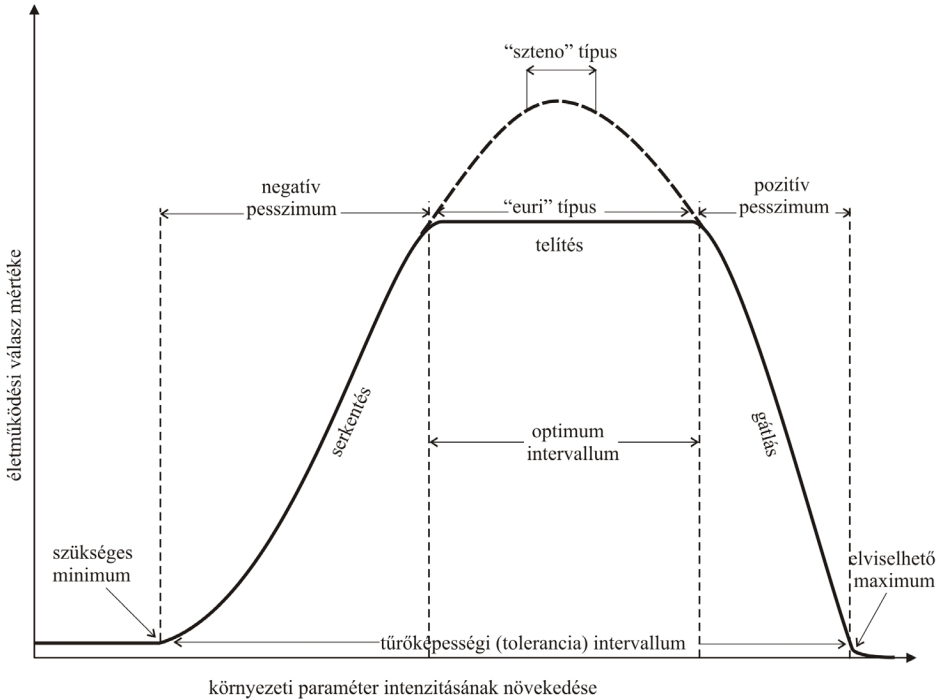
A környezeti tényezőkkel szemben a növényeknek különböző mennyiségi és minőségi igényük van. Ha egy környezeti hatás túl gyenge, akkor a növény nem érzékeli jelenlétét és nem reagál rá, ha pedig a külső tényező túl erős, akármilyen nélkülözhetetlen is lenne megfelelő mennyiségben, túlzott jelenléte zavaró hatást vált ki, károsodást okoz. Tehát bármely életműködés szintjén minden környezeti tényező számára létezik egy szükséges minimum és egy elviselhető maximum érték. A minimum és maximum között van egy olyan, szűkebb vagy szélesebb intervallum, amelyben az életműködés a lehető legmagasabb szinten zajlik. Ezt az értékintervallumot nevezzük **optimumnak**. Egyes esetekben a külső paraméter

optimális értéke jól meghatározott, szűk intervallum, ekkor az életfolyamat érzékeny az illető tényező változásaira. Más esetekben a környezeti tényező intenzitásának (mennyiségének) tág határok közötti változása mellett az életműködés mindvégig a maximális szinten marad, ekkor a folyamat kevésbé érzékeny a külső paraméterre, egyformán jól használja ki különböző, nem túl alacsony és nem túl magas értékeit. Például, egy árnyékkedvelő, erdőalji növény csak a  $100 \text{ W m}^{-2}$  körüli fényerősségen fotoszintetizál maximálisan, egy fényigényes, nyílt sztyeppén fejlődő növény viszont 500, 600, 700, 800, 900 és  $1000 \text{ W m}^{-2}$  értékek körüli fényintenzitásokon egyformán jól asszimilálja a szén-dioxidot. Ennek alapján az előbbi fotoszintézisének szűk, az utóbbiéknak széles a fényerősségre vonatkozó optimumintervalluma.

A szükséges minimum (küszöbérték) és az optimum alsó határa között, valamint a környezeti tényező optimális intervallumának felső határa és elviselhető maximális értéke között az életműködés végbemegy, de nem a lehető legjobban, nem képes maximális teljesítményre, mert a nem optimális körülmények bizonyos mértékben korlátozzák. Ezeket az optimum alatti és feletti intervallumokat negatív és pozitív **pesszimum**nak nevezzük, a pesszimum értékeknek az optimumhoz való közelítésével pedig fokozható a megfelelő életműködés. Például, a banán növekedése 30 és  $40 \text{ }^\circ\text{C}$  között a legfokozottabb, de már  $15 \text{ }^\circ\text{C}$ -on elkezd növekedni és csak  $50 \text{ }^\circ\text{C}$ -on áll le, vagyis a hőmérsékletnek a növekedésre gyakorolt hatását tekintve a negatív pesszimum  $15$  és  $30 \text{ }^\circ\text{C}$  között van, a pozitív pesszimum pedig  $40$  és  $50 \text{ }^\circ\text{C}$  között. A környezeti paraméter intenzitásának növekedése a minimum és az optimum értékek között serkentést, az optimum intervallum mentén telítést, az optimum és a maximum között pedig fokozódó gátlást vált ki (**3. ábra**). A negatív pesszimum intervallumnak az optimum alsó határához közeli értékeit szuboptimálisaknak (majdnem optimálisaknak) is szoktuk nevezni, a pozitív pesszimum intervallumnak az optimum felső határához közeli értékeit pedig supraoptimális (az optimálisnál kissé nagyobb) körülményeknek is nevezhetjük.

A fenti három intervallum együtt (negatív pesszimum + optimum + pozitív pesszimum) az illető életműködés tűrőképességi vagy **tolerancia intervalluma** az adott környezeti tényező változásaira nézve. Egy bizonyos külső tényező tekintetében, a szűk tűrőképességű növények (vagy növényi folyamatok) „szteno” típusúak, a széles tűrőképességűek pedig „euri” típusúak. Például, ha egy alga csak  $25$  és  $30 \text{ }^\circ\text{C}$  közötti hőmérsékleten fejlődik, akkor sztenoterm típusúnak nevezzük, ha pedig  $5$  és  $45 \text{ }^\circ\text{C}$  között fejlődik, akkor euriterm típusú. Az „euri” típusú növények kevésbé „igényesek” az illető környezeti tényező tekintetében, ezért változatosabb élőhelyeken képesek elterjedni, ellenben egy sajátos környezetben az ehhez szélsőségesen alkalmazkodott „szteno” típusú növény nagyobb sikerrel marad fenn, jobban beilleszkedik specifikus életterébe (de nem képes fennmaradni másfajta környezetben és hátrányba kerül, ha élőhelye átalakul).





**3. ábra.** Környezeti tényező változására adott élelműködési válaszreakció intenzitásgörbéje (eredeti)

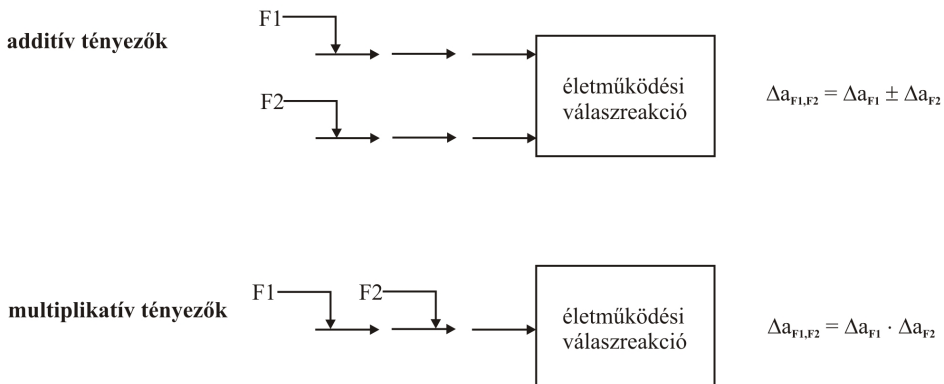
A széles tűrőképesség változatos élőhelyek benépesítését és ezáltal széleskörű elterjedést tesz lehetővé, de az illető faj egyik sajátos élőhelyen sem annyira versenyképes, mint az adott körülményekhez specializálódott, szűk toleranciájú faj. Ugyanakkor a tolerancia mértéke egy növény esetében nem egyforma különböző környezeti paraméterekkel szemben. Például, a nagy útifű (*Plantago major*) a Föld kontinensein széles körben elterjedt (kozopolita) faj, mert a legkülönbébb környezeti viszonyokat képes elviselni. Jól bírja a forróságot és a hideget (euriterm), a nedvességet és a szárazságot (eurihidrikus), az ember általi háborítást. Élőhelyeinek az emberi tevékenység általi zavarása csökkenti vetélytársainak, főleg a beárnyékoló fajoknak a számát és egyedsűrűségét, ami ebben az esetben azért kedvez az útifűnek, mert kifejezetten erős fényt kedvelő, árnyékot nem tűrő (sztenofotikus) faj, tehát a fényintenzitással szemben korántsem olyan széles a tűrőképessége, mint a hőmérséklettel és a vízmennyiséggel szemben.

Az élelműködések a különböző környezeti tényezőkre reagálhatnak plasztikusan, amikor a külső hatás során megváltozott szinten maradnak, vagy pedig elasztikusan, amikor a külső hatás megszűnése után visszaállnak eredeti értékükre.

A különböző környezeti tényezők a természetben általában egyszerre, egymással kölcsönhatásban változtatják a növényi szervezetek belső élelműködéseit. A

**szinergista** tényezők egymás hatását fokozzák, az **antagonista** tényezők pedig egymás hatását gyengítik. Például, a párologtatás intenzitásának befolyásolásában a magas hőmérséklet és a szél egymással szinergista, a magas hőmérséklet és a levegő magas páratartalma pedig egymással antagonista (a magas hőmérséklet párologtatást fokozó hatását csökkenti a levegő nedvessége).

Amikor többféle környezeti tényező egyszerre van jelen, együttes hatásuk lehet additív (összeadódó) vagy multiplikatív (szorzatos) típusú. Az **additív** tényezők egymástól független, külön utakon befolyásolják ugyanazt az életműködést. Például a talajvíz nitrogéntartalma a fehérjeszintézis elősegítése által, a vörös fény pedig a sejtmegnyúlási folyamatok kiváltása útján befolyásolja a hajtásnövekedést. A **multiplikatív** tényezők egymással kölcsönhatásban vannak, ugyanazon folyamatsor különböző, korábbi és későbbi lépéseiben váltják ki hatásukat, így az egyik érvényesülése előfeltétele a másik által előidézett hatások megnyilvánulásának (**4. ábra**). Például, a kék fény csak akkor tudja kifejteni a megnyúlásos növekedést eredményező hatását, ha elegendő vízmennyiség van jelen, ami duzzadt, feszes állapotba hozza a megnyúlás előtt álló sejteket.



$\Delta a$  - élettani paraméter változási mértéke

F1 és F2 - környezeti tényezők

**4. ábra.** Additív és multiplikatív tényezők együttes hatásai az életműködésekre (Mohr és Schopfer 2000 után módosítva)

A növényi életműködések intenzitását a számos, együttesen ható környezeti tényező közül mindig az korlátozza, amely a szükséglethez képest a legkisebb mennyiségben áll rendelkezésre. Ezt a tényezőt nevezzük **minimumfaktornak** (fő korlátozó tényezőnek). Például, ha a szükséges mennyiséghez viszonyítva szén-dioxidban szűkölködik leginkább a környezet, akkor hiába javul a fényviszony, a hőmérséklet,

a vízellátás, a nitrogénutánpótlás stb., a növény fotoszintézisének intenzitása nem fog ezek függvényében növekedni, mert a minimumfaktor (a szén-dioxid kis koncentrációja) az általa megszabott szinten tartja. A minimumfaktor élőhelyenként és időközönként változhat, hol egyik, hol másik környezeti tényező válhat fő korlátozó faktorrá. Például, a növényi primer biomassza-produkció tekintetében vizek mélyén a minimumfaktor a gyenge fény, magas hegyeken és sarkvidéken az alacsony hőmérséklet, sivatagban a vízmennyiség, sziklás élőhelyen, tőzeglápban, az óceánok felszínközeli vízrétegeiben stb. a felvehető ásványi tápanyagok (például a szervesetlen nitrogénforrás) korlátozott mennyisége.

### 1.3. Környezeti hatásokra adott életműködési válaszreakciók típusai

A különböző környezeti tényezők a változatos életműködési folyamatok szintjén többféle módon válhatnak ki változásokat, elsősorban annak függvényében, hogy milyen összefüggés van a külső jelzés és a belső válasz intenzitása és időbeni megnyilvánulása között.

- a. **Közvetlen** vagy fenntartott válasz esetében a környezeti tényező változásával arányosan azonnal módosul a növényi életfolyamat. Például, a hőmérséklet emelkedésével fokozatosan gyorsulnak az anyagcsere folyamatok enzimműködései.
- b. **Iniciált** vagy beindított (indukált) válaszról akkor beszélünk, amikor a környezeti tényező csak az életműködés elindításához szükséges külső bekapcsoló jelként, utána pedig a már elkezdődött folyamat tovább zajlik a külső tényező hiányában is. Például, számos növényfaj esetében a virágképzés beindításához bizonyos ideig tartó folyamatos napi megvilágítás szükséges, ha pedig ez a feltétel teljesül, akkor már a virágzás a fény időtartamától függetlenül folytatódik.
- c. A **modulált** vagy igazított válaszok olyan késleltetett reakciók, amelyek intenzitása nem arányos a külső tényező erősségével, mert a környezeti paraméter csak irányítja, de nem tartja fenn a válaszreakciót. Például, az egyirányú kék fény a szár növekvő felső részének az elhajlását váltja ki, de a görbülés mértéke nem arányos a fény erősségével.
- d. **Kondicionált** vagy edződési válasz során egy környezeti tényező folyamatos jelenlétére az életműködésben idővel fokozatos változások következnek be, a folyamat hozzáidomul a hosszan tartó helyzethez, megszokja azt. Például, tartós vízhiány hatására a növényi sejtekben növekszik az ozmotikusan aktív anyagok koncentrációja, hogy könnyebben tartsák meg a bennük levő vizet.
- e. A **homeosztatis** vagy megtartó válasz negatív visszacsatolásos önszabályozás által valósul meg és állandó egyensúlyi szinten tartja az élettani paramétereket a környezeti tényezők változásának ellenére is. Például, a talaj változó ásványi sóösszetételének ellenére a gyökér szervesetlen iontartalma állandó marad, a felvett vizes oldat pH-jától függetlenül a sejtek citoplazmájának pH-ja

mindig semleges (7 körüli). Az életműködések zavartalan lefolyásához szükséges belső egyensúlyi, stabilizáló állapotnak fontos előfeltétele a szelektivitás (válogató képesség), egy hatékony és gyors jelzéstovábbítási rendszer működése, a specifikus válaszadás képessége és a válaszreakciók pontosításának képessége önszabályozás útján.

A növény és a környezet közötti kölcsönhatás keretében nemcsak a külső tényezők hatnak a növény belső folyamataira, hanem életműködései során a növény is meghatározott irányban fokozatosan módosítja, átalakítja közvetlen környezetét. Egy növény testének a közvetlen helyi környezete a **fitoszféra**. Ezen belül, a gyökérzet körüli keskeny talajréteg a **rizoszféra**, a gyökérfelület közege az itt levő mikroorganizmusokkal együtt a **rizoplán**, a levél körüli környezeti réteg a **filloszféra**, ezen belül pedig a levélfelületi sáv a **filloplán**. A növény és a környezet közötti közvetlen kölcsönhatás ezeken keresztül történik, itt vesz fel a növény bizonyos anyagokat és ad le környezetébe másfajta vegyületeket, miközben változtatja környezetének minőségi és mennyiségi paramétereit. Ez a kétirányú kapcsolat egyaránt magába foglal energiaáramlást és anyag-kicszerélődést.

## 1.4. A környezet minőségének indikációja és monitorozása növények segítségével

Helyhez kötött életmódjuknak tulajdoníthatóan a növények nem elvándorlással reagálnak a környezeti körülmények változásaira, hanem leggyakrabban belső kompenzációs folyamatok által hozzáigazítják életműködéseiket az új helyzethez. Így élettani paramétereik nyomon követésével meg lehet állapítani a környezet minőségének megváltozását, a kedvezőtlen tényezők természetét és káros hatásuk mértékét. E célra alkalmasak az **indikátor** növények, melyek egyes életműködéseik sajátos megváltozása által jelzik meghatározott környezeti tényezők módosulásait, vagy pedig testükben felhalmozzák a környezetükben különösen nagy mennyiségben megjelenő anyagokat. Ez utóbbiakat akkumulációs indikátoroknak nevezzük, és segítségükkel a környezet megtisztítása is lehetővé válik a túlsúlyban levő anyagoktól. Például a vízi jácint (*Eichhornia crassipes*) és a vízi saláta (*Pistia stratiotes*) felhalmozza testében a vízben oldott szennyező anyagokat, így segítségükkel hatékony biológiai víztisztítás végezhető. A bioindikátorok testfelépítése és anyagszerkezete szennyező tényezők hatására megváltozik, így információt szolgáltatnak a környezet minőségéről. Ismerünk, például, arzénindikátor csarabot, kadmiummal és nikkellel szennyezett talajt indikáló habszegfűt stb. Az indikátorszervezetek egy-egy ökológiai tényezőre vonatkoztatva szűk tűrőképességűek. Például, az enyves éger és a rekettyelevelű fűz a talaj magas víztartalmát jelzi (pl. láperdőkben, hegyvidéki patakok mentén). Az erdei madársóska, a fehérlő vánkosmoha, a fekete áfonya, a korpafüvek és a tőzegmohák mindig savas talajkémhatást és nedves területet jeleznek. A csattanó maszlag, a csalán és a beléndek a nitrogénben gazdag talaj indikátora. Mivel a legtöbb zuzmó nagyon érzékeny a levegő kén-dioxid tartalmára, a nagyvárosok „zuzmósivatagos” területei mindig a levegő szennyezettségére utalnak. Az édesvizeink I-es minőségi osztályát pl. az *Ulothrix zonata* fonalas zöldalga és a *Meridion circulare* kovaalga jelzi, a II-es vízminőségi osztály (kevésbé tiszta víz) indikátora pedig pl. a *Tabellaria fenestra* kovaalga. A környezet minőségének megállapítása annál pontosabb, minél többféle indikátorszervezetet veszünk figyelembe.

Az akklimatizációs indikátorok nagy genetikai plaszticitással és élettani alkalmazkodási képességgel rendelkeznek, így megmaradnak eredeti élőhelyükön a körülmények megváltozása után is, új ökotípusokat (a módosult életterbe jobban beilleszkedő, szakosodott fajon belüli változatokat) alakítanak ki. Ilyen például a pitypang, mely az emberi tevékenység során átalakított élőhelyeken (falak mentén, parkokban, útszélen, beépített környezet talaján) sikeresen fennmarad és szaporodik.

A migrációs indikátorok fokozott élettani stabilitással rendelkeznek, a környezeti módosulások hatására fokozatosan megváltoztatják elterjedési területüket, kevésbé alkalmazkodnak az eredeti élőhelyükön fellépő új helyzethez.

A környezetminősítésben felhasználható **tesztnövények** fokozott érzékenységet mutatnak sajátos környezeti tényezők változásaira, melyekre erős, jól mérhető élettani választ adnak. Így ezek a növények az általuk kimutatható környezeti tényező hatására nem pusztulnak el, de nem is mutatnak ellenállóképességet, mert egyes belső paramétereik megváltoznak. Például, számos alga, a békalencse, a mustár csíranövény stb. a vizek eutrofizációjának és a talajszennyezésnek bevált tesztnövénye. Főleg az akklimatizációs indikátorok alkalmasak tesztnövényekként való felhasználásra.

Míg a bioindikátorok a környezet minőségét jelzik, a monitor növények életműködési változásai által rendszeres mennyiségi információt szolgáltathatnak a környezetben levő bizonyos szennyeződésről vagy valamely természetes élőhelyi tényező előfordulásának gyakoriságáról. Például, bizonyos zuzmókban az algasejtek klorofilltartalma a levegőt szennyező kén-dioxid koncentrációjával mutat arányosságot, egyes mohákban a szabad ciszteinszint korrelációban van az ólomszennyezés mértékével. A monitorozás a környezet minőségének rendszeres felmérését feltételezi, amikor pedig a folyamatban jelzőeszközként növényi indikátort használnak, akkor **fitomonitoring**ról beszélünk. Tehát a bioindikáció és a biomonitorozás között összefüggés van: az indikátor szervezet állapotjelző eszköz egy környezeti körülmény rendszeres nyomon követéséhez (monitorozásához). Passzív biomonitorozás során közvetlen tünetmegfigyelésre kerül sor a természetben, míg az aktív monitorozás műszeres vizsgálatot feltételez standardizált körülmények között és biztosabb összehasonlíthatóságot tesz lehetővé. Például a levegőszennyezést passzívan az illető helyen élő növények megfigyelésével, aktívan pedig az ide kihelyezett és egyformán nevelt, azonos korú rokon növényegyedekkel lehet nyomon követni.

### Összefoglaló kérdések

1. Hogyan befolyásolja a növények gázcseréje a légkör kémiai összetételét?
2. Egy tó vizében 10  $\mu\text{M}$   $\text{CdCl}_2$  jelenlétében a *Scenedesmus quadricauda* zöldalga sejtosztódási rátája 40%-kal csökken a tiszta vízben észlelhetőhöz viszonyítva, a *Chlamydomonas reinhardtii* zöldalga sejtjei nem osztódnak, a *Chlorella pyrenoidosa* zöldalga mitotikus rátája pedig a tiszta vízben észlelhető szinten marad. A három algafaj közül melyik alkalmas tesztstruktúráként a nehézfémrel történő vízszennyeződés bioindikációjára? Indokold meg a választ!
3. Mi a lényegi különbség a túróképesség és az ellenállóképesség között, ezek közül melyik társul edződéssel?
4. A korallvirág (*Kalanchoë blossfeldiana*) nedves és száraz környezetben egyaránt éjszaka nyitja és nappal zárva tartja sztomáit. A kristályvirág (*Mesembryanthemum crystallinum*) azonban csak száraz környezetben nyitja sötétben és zárja fényben gázcserenyílásait, nedves környezetben nappal nyit-

va tartja, éjjel pedig zárja sztómáit. A kövirózsfélékhez tartozó két, pozsgás levelű növényfaj közül melyiknek a sztómaműködése mutat akkomodációt, és melyiké nyilvánít meg adaptációt a vízhiányos környezethez? A fenti két növény közül melyiknek a sztómái lesznek éjszaka nyitva és nappal zárva, ha 100 mM NaCl-ot tartalmazó sós vízzel öntözzük a talajt (ismerve, hogy ez a sókoncentráció vízhiányos állapotot vált ki a növényekben)?

5. A közvetlen, iniciált, modulált, kondicionált és homeosztatiszikus válaszreakciók közül melyikhez tartozik a salátamagok gyorsabb csírázása világos vörös fényben, mint sötét vörös fényben és sötétben? Indokold meg röviden a választ!
6. Mi a lényegi különbség a környezetminőség bioindikációja és biomonitorozása között?
7. Miért lehet alkalmasabb a peszticidekkel szennyezett talajok fitoremediációjára a gyorsan növvő és nagyobb testű napraforgó, mint a kis termetű, lassan növvő, de nagyon ellenálló és évelő kavicskaktusz?
8. Milyen típusú indikátora a levegőszennyezésnek az a zuzmó, mely jelen van tiszta levegőjű élőhelyeken, de hiányzik a szennyezett levegőjű környezetből?
9.  $1,5 \text{ g l}^{-1} \text{ KNO}_3$ ,  $20 \text{ }^\circ\text{C}$ ,  $180 \text{ } \mu\text{M}$  foton  $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  fényintenzitás és 6-os pH jelenlétében a békalencse biomassa-produkciója  $275 \text{ mg l}^{-1}\text{nap}^{-1}$ .  $1 \text{ g l}^{-1} \text{ KNO}_3$ ,  $30 \text{ }^\circ\text{C}$ ,  $180 \text{ } \mu\text{M}$  foton  $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  fényintenzitás és 6-os pH mellett ez a biomassa érték nem változik, ellenben  $2,5 \text{ g l}^{-1} \text{ KNO}_3$ ,  $20 \text{ }^\circ\text{C}$ ,  $280 \text{ } \mu\text{M}$  foton  $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  fényintenzitás és 5-ös pH jelenlétében a békalencse populáció biomasszája  $350 \text{ mg l}^{-1}\text{nap}^{-1}$ -ra emelkedik. Melyik környezeti tényező képviseli a minimumfaktort? Indokold meg a választ!
10. Milyen előnyei vannak a laboratóriumban termesztett tesztnövények kiültetésével végzett aktív biomonitorozásnak a vizsgálati terület spontán növényzetében jelen levő fajokkal végzetthez viszonyítva egy olyan környezetben, melyre tartós enyhe légszennyezés jellemző?





## 2. A növények kölcsönhatása a környezet biotikus tényezőivel bioaktív anyagcsere-termékek által

### 2.1. Az ökomonok szerepei

A növények testében az anyagcsere termékei, általános szerepük alapján, lehetnek elsődleges és másodlagos metabolitok. Az elsődleges anyagcsere-termékek a testfelépítést és az öfenntartó életműködéseket (fotoszintézist, légzést, tápanyagok köztes átalakulását és raktározását, növekedést, fejlődést stb.) biztosítják, minden növény életében nélkülözhetetlenek. Ide tartoznak a cukrok (szacharidok), a fehérjék, a lipidek, a nukleinsavak. A másodlagos metabolitok nem szükségesek a növekedéshez és az alapvető életfolyamatokhoz, de előnyt biztosítanak a környezetbe való beilleszkedéshez, a környezet tényezőivel való kölcsönhatások során. Ezáltal az egyed és a faj fennmaradási és elterjedési sikere nagyobb, könnyebben viseli el a kedvezőtlen hatásokat, az egyedek helyhez kötött életmódja ellenére könnyebben egymásra találhatnak a női és hím szaporító elemek, ez pedig elősegíti a kereszteződést, a fajon belüli örökletes változatosságot, növeli az utódok életképességét és kiszélesíti az elterjedési területet. A különböző szekunder metabolitok nem általánosan elterjedt anyagok a növényvilágban, hanem specifikusak, kisebb-nagyobb rendszertani egységekre jellemzőek. Termelődésük az elsődleges anyagcseréből von ki alapanyagokat és energetikai szempontból költséges, ezért a szekunder metabolitok mennyisége, testen belüli eloszlása és bioszintézisük időzítése összetett szabályozás alatt áll.

A külső környezet tényezőivel való viszonyban előnyt biztosító szekunder metabolitok az **ökomonok** vagy infovegyületek. Jelenleg a növényvilágban több százezer ilyen anyag ismert, listájuk pedig állandóan bővül és egyre több képviselőjük kerül alkalmazásra a környezetkímélő növényvédelemben (például biopeszticidek formájában), az egészségügyben (gyógyszerek természetes alapanyagaként), a kozmetikai iparban (védőanyagokként). Ismeretük alapvetően fontos akkor, amikor degradálódott élőhelyeket kell újraterlepníteni élőlényekkel, hiszen az általuk megvalósított vegyi kölcsönhatás alapját képezi a különböző élőlénytársulások sikeres, tartós, vagy sikertelen, ideiglenes fennmaradásának.

Aszerint, hogy milyen élőlényekre fejtik ki hatásukat, az ökomonok két nagy csoportra oszthatók: intraspecifikus hatásúakra (amelyek az őket termelő szervezetekkel azonos fajú egyedekre hatnak) és allelokémiai hatású vegyületek (amelyek más fajok egyedeire hatnak).

I. Az **intraspecifikus** hatású ökomonok lehetnek autotoxinok és vonzóanyagok. Az **autotoxinok** azonos fajú egyedek gátlásával korlátozzák a populációk egyedsűrűségét az élőhelyen (például egy növény gyökérszokrétumai gátolják a körülötte levő talajrétegben az azonos fajú magvak csírázását). Az intraspecifikus vonzóanyagok

olyan kibocsátott jelzőanyagok, amelyek segítségével összehangolódnak a populáció egyedeinek bizonyos életfolyamatai, vagyis a fajon belüli vegyi kommunikációt biztosítják. Leggyakoribbak a szaporodásban szereplő jelzőanyagok, melyek által egymásra találhatnak az azonos fajú hím és női gaméták (általában a hím gaméta jut el a mozdulatlan, megtermékenyítésre kész, fajspecifikus jelanyagot kiválasztó petesejtéhez).

II. Az **allelokémiai hatású vegyületek** a növénynek a környezetében levő más fajú növényekkel, állatokkal és mikroorganizmusokkal való kölcsönhatásaiban játszanak szerepet, egyes esetekben pedig abiotikus környezeti tényezőkkel való kapcsolatot is elősegítenek. Aszerint, hogy a biotikus kapcsolatban melyik partnernek származik előnye hatásukból (csak az őket termelő növénynek, csak a velük érintkezésbe kerülő másik élőlénynek, vagy a növénynek is és a másik szervezetnek is), e hatóanyagok feloszthatók allomonokra, kairomonokra és szinomonokra.

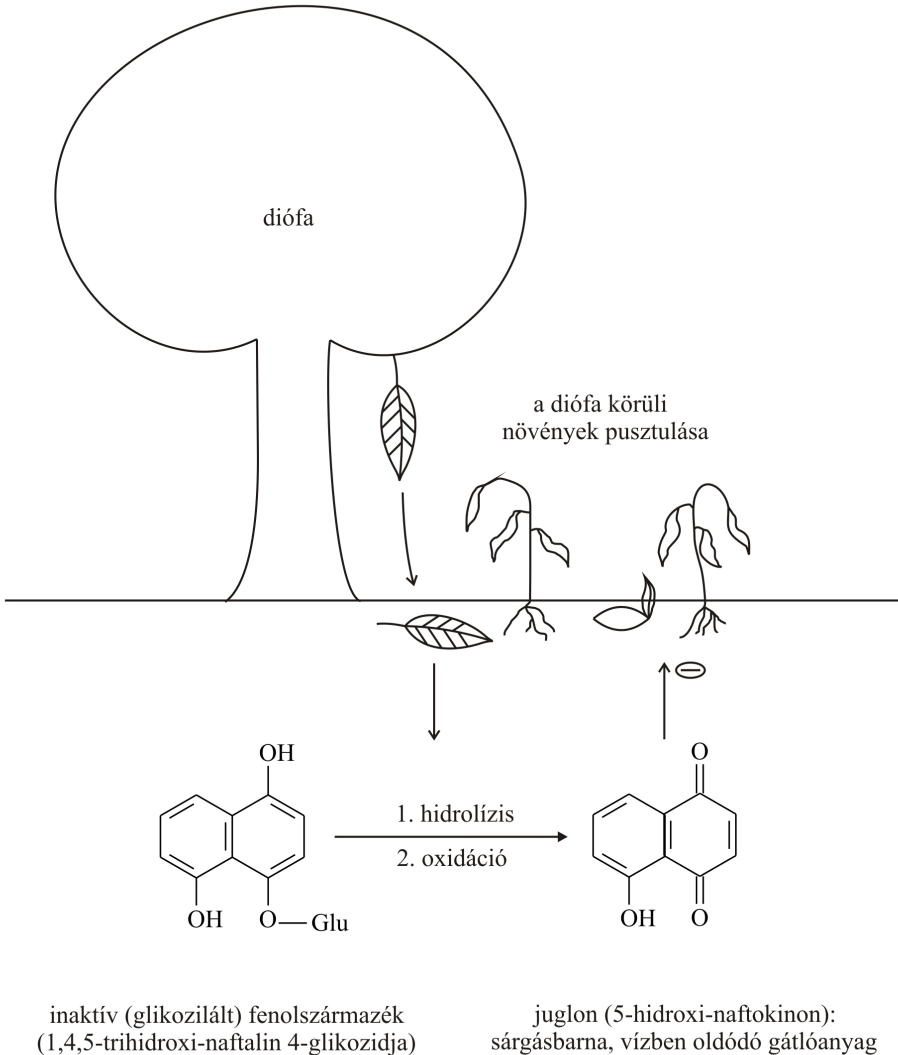
1. Az **allomonok** hasznosak az ezeket termelő növények számára és károsak egyéb élőlényekre. Ezáltal védik a növényt és nagyobb sikert biztosítanak a tápanyag-forrásokért folytatott versengésben. Például, az allelopatikus szekrétumok más fajú szomszédos növényeket gátolnak, az alkaloidok növényevő állatokat mérgeznek, a fitoalexinek patogén gombák és baktériumok (fertőző mikroorganizmusok) fejlődését gátolják a megtámadott növényben, a csersavak és a mustárolaj glikozidok kellemetlen ízanyagokként tartják távol a kártevőket.
2. A **kairomonok** nem az ezeket termelő növényeknek, hanem egyéb élőlényeknek hasznosak. Például, egyes gyökérszekrétumok vonzzák a talajban levő hengerférgeket. A parazita növények (szádorgó, aranka, kónyavic Morgó, sztriga, alektra stb.) magvainak csírázása csakis egy közelben levő gazdanövény specifikus szekrétumának (sztrigol, alektrol stb.) hatására indul be. A selyemkóró kallotropin nevű triterpénje szintén tipikus kairomon: bekerül a növénytel táplálkozó királylepke hernyójába, innen átjut a hernyóból kialakuló lepke szárnyába és potrohfalába, ezáltal pedig a növényi hatóanyag a madarral szemben védi a lepkét, ugyanis a lepkét lenyelő madarat öklendezésre készíti és a madár megtanulja, hogy többé ne táplálkozzon ilyen lepkével. Egy másik példa a káposzta mustárolaj glikozidja, melyet a káposztalepke petrakási jelzéseként ismer fel. Továbbá, a fenyő mircén nevű terpénjét használja fel a gazdaspecifikus fenyőszú saját, ipszenol nevű párzási feromonjának előállítására, vagyis a fenyő hatóanyaga nélkül a szú nem képes szaporodni. A kairomonok jelenléte arra utal, hogy olyan sajátos metabolitokat, melyeket a növény egy bizonyos céllal állít elő, a hosszas koevolúció és sajátos növényfajhoz való kötődés során egyéb élőlények saját hasznukra fordítják.
3. A **szinomonok** kölcsönösen előnyösek az ezeket előállító növénynek és az élőhely valamely más élőlényének is. Fontos szerepük van a mutualizmusban, ami kétféle élőlénypopuláció időnkénti vagy állandó jellegű, kölcsönösen elő-

nyös kapcsolata (ennek tökéletesedett formája a szimbiózis). Ide tartoznak a nem fotoszintetikus szerepű növényi színanyagok, a kellemes ízanyagok és az illatanyagok, melyeket a növények areálbővítésre és az egyedek közti kereszteződésre használnak (megporzó és magterjesztő állatokat csalogatnak), az állatok számára pedig a táplálékforrás (nektár, húsos termékek) megtalálására szolgálnak.

Hatásmódjuk szerint az ökomonok lehetnek:

- a. **vonzóanyagok** magvakat és terméseket elszállító, valamint a keresztezett megporzást biztosító (egy virág bibéjére azonos fajú, de másik egyedtől származó pollent áthozó) állatok számára. Ide sorolhatók olyan színanyagok, mint az antocianinok, a flavonok, a flavonolok és a betalainok, továbbá a kellemes érzetet keltő aromaanyagok (virágok illatanyagai, érett húsos termékek zamatanyagai).
- b. **jelzőanyagok** egyéb fajok (paraziták, szimbionta nitrogénkötő baktériumok stb.) számára. Például a káposztafélek csípős védőanyagát, a szinigrint, mely egyébként növényevők elleni védelmet szolgál, a káposztalepke peterakási jelzőanyagként ismeri fel.
- c. **allelopatikus anyagok** egyéb növények ellen. Például az eukaliptusz, a diófa, az árvalányhaj, a bárányüröm és nagyon sok más növényfaj kiválasztási termékei által gátolja a szomszédos növények növekedését vagy a közeli magvak csírázását (**5. ábra**). Ez a gátló hatás általában sokkal erősebb olyan növényfajokkal szemben, amelyek nem a hatóanyagot termelő fajjal közös élőhelyről származnak. Ezért van az, hogy az ázsiai származású diófa lehulló leveleinek lebomlásakor a talajban aktiválódó juglon erősebben gátolja a diófa közelében levő paradicsom növekedését, mely amerikai eredetű, mint a tojásgyümölcsét (vinettáét), amely ázsiai származású. Fordított a helyzet az amerikai dió leveleivel, melynek allelopatikus hatású anyaga erősebben hat a tojásgyümölcsre, mint a paradicsomra. Vizekben a tavirózsa allelopatikus szekrétumai gátolják a szabad vízfelületekért vele versengő békalencse fejlődését, a vízpartokon nőző bambusznád sajátos gyökérváladéka pedig korlátozza a vízvirágzást (az algák tömeges elszaporodását). Allelopatikus vegyi kölcsönhatásokra számos példa ismert a növényvilágból. A vörösfenyő és a bodza kölcsönösen zavarja egymást, akár a lóhere és a boglárka, az őszirózsa és a kutyatej, a búza és a szulák (kétoldali intolerancia). Az égerfa kedvező vegyi hatást gyakorol a szomszédjában levő nyárfára, ellenben a nyárfa zavarja az égerfa növekedését. A cirok fajok (*Sorghum* sp.) gyökérszekrénuma erős gyomirtó hatású dihidroksikoninonja (a szorgoleon) a mitokondriális légzést gátolja. Még vázába tett levágott állapotban is észlelhető, hogy a tujaág és a gyöngyvirág a tulipánt, az árvalányhaj és a pipacs számos egyéb mezei virágot gátol. Az ún. talajúnság is káros gyökérszekrénumok felgyűlése miatt észlelhető. Megjegyzendő, hogy a vízben oldódó fenoloidok mellett számos monoterpén is allelopatikus hatással rendelkezik (pl. kámfor, cineol, tujol, pinén). Az allelopatikus növényi termékek si-

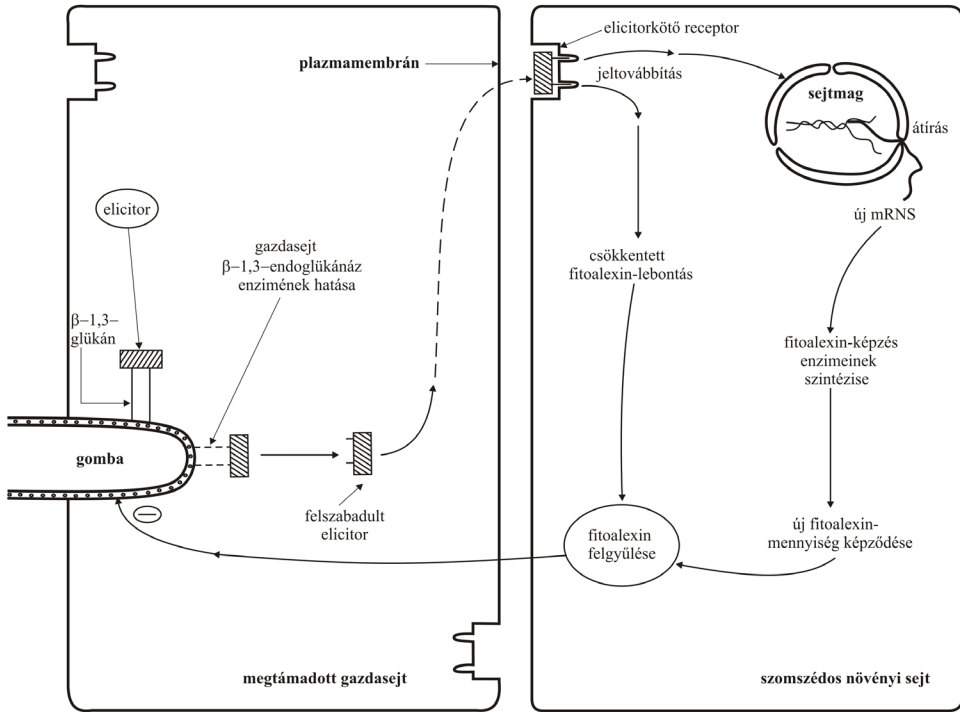
keresen alkalmazhatók környezetkímélő, könnyen lebomló bioherbicidekként a termesztett haszonnövények körüli gyomok terjedésének korlátozására. Az allelopatikus szekunder metabolitok felhasználásával történő biológiai védekezés káros fajok túlszaporodása ellen sokkal szelektívebb, mint a széleskörűen mérgező és szennyező hatású szintetikus vegyi anyagok alkalmazásán alapuló módszer, és nem bontja meg előreláthatatlan módon az ökoszisztémák természetes egyensúlyát.



**5. ábra.** A diófa lehulló leveleiből származó juglon allelopatikus hatása: csírázásgátlás, hervadás (eredeti)

d. **védőanyagok fertőző mikroorganizmusok ellen:** a **fitoalexinek** és a fitotoxinok körébe tartoznak, kórokozó (fitopatogén) gombák és baktériumok ellen védik a növényt. Egészséges testrészekben csak minimális mennyiségekben vannak jelen, mert termelésük energiaköltséges folyamat. Fertőzés alkalmával a támadás helyén a sérült sejtfalakkból vagy a behatoló mikroorganizmusról leváló jelmolekula (elicitor) hatására hirtelen nagy mennyiségben termelődnek és meggátolják a kórokozó tovaterjedését (**6. ábra**). Hatásuk gyakran társul **hiperszenzitív reakcióval**, amikor a fertőzött testrész hirtelen elpusztítja önmagát, hogy a fertőzés ne terjedjen tovább a szervezet egyéb részeibe. Továbbá, a fertőzés helyén gyakran észlelhető intenzív helyi lignin- és kallózszintézis, ami a kórokozó befalazásához vezet, hiszen az átjárhatatlan sejtfalanyag fizikai gátat szab a tovaterjedésnek. A fitoalexinek közös tulajdonsága, hogy: 1. fertőzés előtt általában nem mutathatók ki a növényben; 2. mikrobiális támadás után nagyon gyorsan, órákon belül létrejönnek (képződésük induktív); 3. bioszintézisük csak a fertőzés helye körüli övezetre korlátozódik; 4. a növényeket fertőző patogén gombák és baktériumok széles körére általában mérgező hatásúak, tehát kevésbé specifikus biocidek (még állati és növényi sejttípusok ellen is hatnak); 5. toxikus koncentrációjuk  $10^{-6}$ -  $10^{-4}$  M között van; 6. főleg lipofil molekulák, ezért könnyen átjutnak a membránokon; 7. elsősorban membránsérülést okoznak a támadó mikroorganizmus sejteiben, fehérjeszintézist és bakteriális légzést gátló hatások szintén membrán-dezorganizáció következménye; képződésüket a fertőzésen kívül egyéb stresszhatások is kiválthatják, mint a fagyás, az erős UV sugárzás (ennek hatására egyesek szabad gyökökké válnak) és a sebzés, nehézfémek sói, gombaölő szerek stb., a környezet magas sókoncentrációja viszont csökkenti akkumulációjuk mértékét. Mivel a fitoalexinek számos patogénre és növényevőre nézve mérgezőek, lehet, hogy általános védelemre szolgálnak növényekben stressz körülmények között. Egy helyi fertőzés hatására a növény egész testére kiterjedő ellenállóképesség gyors kialakulásában fontos szerepe van a **szalicilsavnak** (az aszpirin alapvázának), mely a mikroorganizmusok által megtámadott sejtekben gyorsan kialakul és a hánacs útján olyan kémiai jelzést terjeszt szét a növény egész szervrendszerében, amely a még egészséges testrészeket előre felkészíti egy esetleges későbbi, erősebb támadásra. Ezt a profilaktikus védőmechanizmust nevezzük **szerezett szisztémikus rezisztenciának**, ami az állatok immunitásához hasonlítható (**7. ábra**). A jelzést továbbító molekula szerepét betöltheti a levegő útján terjedő, gáznemű metil-szalicilát (ezáltal a szomszédos növényekhez is eljuthat a támadást jelző üzenet) vagy a hánacsban szállítható oxilipin. A fertőzés helyén nagy mennyiségben keletkező  $H_2O_2$  is szerepelhet lokális jelként, de hosszú távon nem transzlokálódik. Továbbá, a fertőzés hatására képződő nitrogén-oxid is hozzájárul a szalicilsavszintézis fokozásához és a védekezési reakció sikerességéhez. Az eredmény patogénezissel kapcsolatos, antimikrobiális proteinek szintézisének (például

a mikroorganizmusok sejtfalanyagait lebontó enzimfehérjéknek) az indukciója az egészséges testrészekben, ami időbeni felkészülést biztosíthat a hatékony védekezéshez.



6. ábra. Gombafertőzés által kiváltott (indukált) fitoalexin-képződéssel történő védekezés vázlata (eredeti)

e. védőanyagok növényevő állatokkal szemben: mivel a növényevés a növények életben maradásának és elterjedésének mennyiségi szempontból jelentős korlátozó tényezője, az állatokat távol tartó vagy a növényevést korlátozó hatóanyagok nagyon változatos módon fejthetik ki hatásukat:

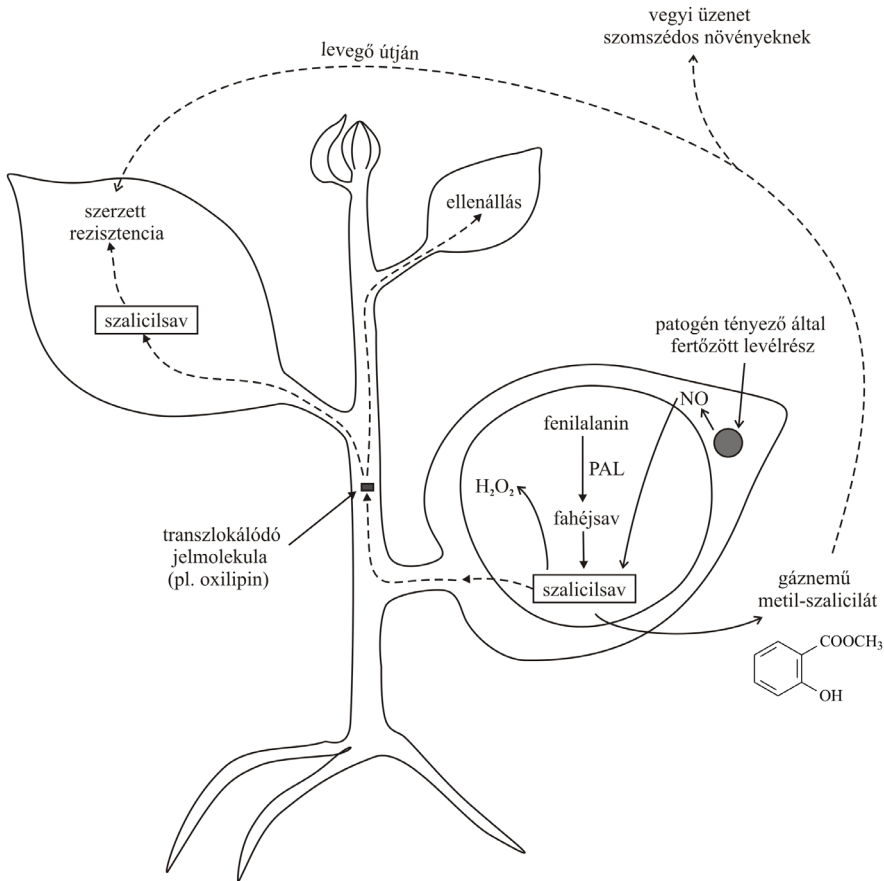
*e1. kellemetlen ízűek:* keserűek (például alkaloidok, kardenolidok), fanyar savanyúak (például csersavak), csípősek (például a mustárolaj glikozidok)

*e2. kellemetlen állagúak:* mereven kemények (például a lignin), ragacsosan nyúlósak (például a tejnedv vagy latex politerpénjei)

*e3. fogamzásgátló vagy vedlégátló hatásúak:* olyan növényi anyagok, melyeknek a vegyi szerkezete az állati hormonokéhoz (például a koleszterin alapú szteroid hormonokhoz) hasonló, így hormontúltengést (hormonzavart) okoznak a növényt elfogyasztó állat szervezetében. Ilyenek a fitoekdizonok, melyek a rovarok vedlési hormonjának analógjai és a lárvák fejlődésének zavarát okozzák, vagy a bizonyos növényfajok által termelt progesztéron- és ösztrogénanalóg vegyületek, melyek növényevő gerincesek nőtényeiben a peteérést és a megtermékenyülést zavarják meg. A gyapot által termelt egyszere-

rú terpén (a gosszipol) gátolja a spermatozoidok mozgását és termékenyítő képességét, ezáltal a növényevő hím egyedekben ható fogamzásgátló anyag. A ginszeng-gyökér triterpénje (a ginszenozid) a tesztoszteronnal (férfi nemi hormon) analóg szerkezetű, kis mennyiségben serkentő hatást gyakorol a nemi működésekre, nagy mennyiségben pedig hormonzavar által terméketlenséget okoz a növényt fogyasztó hím állatokban. Mindezek által a növényfajok korlátozzák, szabályozzák az őket fogyasztó állatfajok populációinak egyedsűrűségét. A hatás mértéke az elfogyasztott mennyiségtől és az állat méretétől függ.

*e4. mérgezőek:* ide sorolhatók az alkaloidok és a kardenolidok, melyek számos képviselője a természetes gyógyszerek alapanyaga, továbbá sajátos növényi nem-proteinogén aminosavak, melyeket az állati szervezet nem tud megkülönböztetni az ezekhez hasonló univerzális fehérjeépítő aminosavaktól, így a növényevő állatban hibás szerkezetű, szerepüket betölteni képtelen fehérjék képződnek a normálisak helyett. Ilyen a kanavanin, melyet hüvelyes növények termelnek, az állati szervezetek pedig beépítik fehérjéikbe az arginin helyett.



**7. ábra.** Helyi fertőzés hatására kialakuló szerzett szisztémikus rezisztencia a szalicilsav segítségével (Erdei 2004 után módosítva)

f. **alगतoxinok**: általában ciklikus molekulaszervezetű kis peptidek, aminosav-analógok, purinszármazékok, ciklikus iminek vagy nitrogénmentes poliéterek. Legtöbbjük endotoxin, vagyis csak a sejtek pusztulásakor szabadul ki a vízi környezetbe. Fontos szerepük van a vízi életközösségek egyedsűrűségének szabályozásában, a természetes tápanyagforrások teljes kimerítésének megelőzésében. Hatásmódjuk nagyjából négyféle lehet:

f1. a membrántranszport zavara a sejtek anyagfelvételében és anyagleadásában  
f2. enzimek katalitikus működésének gátlása a különböző anyagcsere láncokban

f3. a sejten belüli jelzéstovábbítás (szignáltranszdukció) zavara

f4. a génkifejeződés meghibásodása a transzkripció és/vagy a transláció zavarai miatt.

A fenti hatások egymással összefügghetnek, például a különböző proteinfoszfatázokat gátló toxinok a sejten belüli jelzéstovábbítás zavarát okozzák.

Számos alगतoxin (például a páncélos ostorosok legtöbb méreganyaga) feszültségfüggő kationcsatornához kapcsolódva depolarizálja a sejtthártyát. Például a szaxitoxin, mely az előregedett és vízvirágzáskor tömegesen lebomló algasejtekből jut a vízbe, állati és emberi szervezetekben meggátolja a Na<sup>+</sup> be- szállítását a plazmamembrán szintjén, ezáltal nem jöhet létre akciós potenciál az idegsejtek mentén, ami például bénuláshoz vezethet. A *Pseudonitzschia* kovaalga fajok által stresszhatásra termelt domoinsav (egy aminosav-analóg) olyan alगतoxin, mely az idegrendszer glutamin-receptorához kötődik (glutamin agonista) és ezáltal idegrendszeri zavart okoz kagylókban, halakban és az ezeket fogyasztó állatokban és emberben. A haptofiták által termelt primnezin gerinces állatokban hemolízist okoz, mert a vörös vérsejtek plazmamembránjának depolarizációját váltja ki kationok nagymértékű beáramlása által.

Biokémiai szempontból a növényi ökomonok több kategóriába csoportosíthatók.

A **felületi védőanyagok** közé tartozik a kutin (a fiatal hajtások felületét borító kutikula alapanyaga), a viasz és a szuberin (paraanyag). Szigetelő, át nem eresztő tulajdonságuk által védenek a túlzott vízvesztéstől szárazság esetén, gátolják a növényekre hulló gombaspórák kihajtását. A fás szárat borító paraanyagoknak télen fontos hőszigetelő szerepe is van.

A **terpének** olajszerű, lipofil vegyületek, melyek vízben nem oldódnak. Az egyszerű terpének illóolajokat alkotó szaganyagok, általában állatokat vonzó vagy éppen elriasztó szerepük van, egyesek allelopatikus hatásúak. Például a mentol védő szerepet tölt be, mert kellemetlen szagérzetet kelt és így távol tartja a növényevő emlősöket. A monoterpének közé tartoznak a piretroidok, melyek nagyon hatékony rovarirtó szerek, de az emlősökre nézve nem toxikusak. A fenyőfélék fő monoterpénjei, melyek a gyantajáratokban gyűlnek fel, az  $\alpha$ -pinén, a  $\beta$ -pinén, a limonén és a mircén. Ezek számos rovar számára mérgezőek, és számos fenyőféle a rovarátmadásra a monoterpén-termelés fokozásával válaszol. A levegőn könnyen elpárolgó mono- és



szeszkviterpének keverékei az **illóolajok**, melyek sajátos szaguk által tartják távol az egyes rovarokat és egyéb növényevőket. Az eukaliptuszban és az orchideavirágokban levő fő monoterpén az 1:8-cineol, mely orchideáknál a szaporodást is szolgálja, ugyanis vonzza a megporzást végző méheket. A *Salvia leucophylla* zsályafaj által kiválasztott cineol és kámfor együtt olyan erős allelopatikus hatást fejt ki, hogy a bokor formájú növény körüli talajövezetben semmilyen más növény nem nő. Mesterséges keresztezéssel egy ausztráliai és egy dél-amerikai árvacsalán fajból olyan hibridet hoztak létre, melynek kiválasztott illóolaj keveréke erősen kellemetlen szaganyagként távol tartja a kifinomult szaglászó kutyákat és macskákat, így a kerti gyept a „kutyáúzó” növény jelenlétének köszönhetően még közterületeken is tisztán tartható. A piretrineknek elnevezett monoterpének, melyet a fészekvirágotatúak családjának növényei termelnek, nagyon erős rovarölő anyagok, a növényvel táplálkozó rovarok idegrendszerére hatnak, bénulásos pusztulást okozva. Ilyen hatása van, például, a krizantém virágaiban felgyűlő krizantémsavnak és piretrinsavnak, melyekből hatékony természetes rovarirtó szer készül. Használatának előnye, nagyon kis mennyiségének erős hatása mellett, hogy könnyen lebomlik talajlakó mikroorganizmusok segítségével. Számos szeszkviterpén mikrobiális fertőzésekkel szembeni védelmet biztosító hatékony fitoalexin (pl. a burgonyafélék által fertőzőeskor termelt rishitin), egyesek vegyi szerkezete pedig megtevesztésig hasonlít a rovarok fejlődési ciklusát szabályozó juvenilhormonhoz (pl. a balzsamfenyő által termelt juvabion), így a növényvel táplálkozó rovarpopulációk egyedszámát csökkenti a rovarlárvaik testében levő hormonegyensúly felborításával. A diterpének gyantákat alkotnak, melyek a sérülési helyeken jutnak a felszínre, ahol megszilárdulnak és elzárják a sebet. Ilyen, például, a fenyők abietinsavja. A tiszafa, a rákellenes hatású taxol mellett, számos olyan diterpént is termel, melyek toxikusak a növényt fogyasztó rovarokra, madarakra és emlősökre. Kutyatejfélnél a forbol nevű diterpén észterei a bőrt erősen irritálják és belső toxinként is hatnak emlősöknél, elősegítik a rákos daganatok kialakulását. A forbol egyik észtere a prosztratin (pl. a *Homalanthus nutans* trópusi fafajban), mely emberi sejtenyészetekben bizonyítottan gátolja a HIV általi fertőzést, így AIDS elleni hatóanyagként vizsgálják. A prosztratin aktiválja a protein-kináz C-t, mely magakadályozza a latens HIV részecskék kapcsolódását a sejtek felszínéhez, így az immunrendszer nagyobb hatékonysággal hatástalanítja a vírust. Hasonló hatása van a nyugat-ausztráliai sócserjéből (*Conospermum incurvum*) kivont konokurovonnak is. A triterpének többsége gerinctelen és gerinces állatok elleni védőanyag (fitoekdizonok, kardenolidok, szaponinok). Ide tartozik, például, a szívgyógyszerként használt digitalin (a gyűszűvirág kardenolidja, mely a szívdobogást erősíti). A fitoekdizonok olyan növényi **szteroidok**, melyek alapszerkezete megegyezik a rovarok vedlési hormonjának vegyi vázával. A fitoekdizonok elfogyasztása megszakítja a rovarok vedlési ciklusát és elpusztítja őket, mert megzavarja az új külső váz kialakulását. Gerincesekben és emberben ilyen hatásuk nincs, de szteroid típusú vegyületekként befolyásolhatják az anyagszerét. Például a spenótban levő fitoekdiszteroid nagy

menyiségben fogyasztva az izomtömeg növekedését eredményezi, az izomszövet fehérjetermelésének serkentése által. A citrusfélék termésének keserű triterpénjei a limonoidok, a rovarokat elhárító leghatásosabb anyag pedig az azadiraktin, mely 0,1 ppm-nyi koncentrációban már elriasztja a rovarokat, így hatékony rovarirtó szer készíthető belőle. A triterpének között szexuálszteroidok is ismertek, melyek az illető növényfajt fogyasztó emlőállatok szaporodását korlátozzák a nemi hormonok zavara által (pl. tesztoszteron-analóg ginszenozid, progeszteron-analóg yamogenin). A **szaponinok** molekulájának lipidekben oldódó triterpénrésze és vízben oldódó szacharidrésze is van, így felületi feszültséget módosító, detergens tulajdonsággal rendelkeznek, vízzel összerázva habzó szappanréteget képeznek. Toxicitásuk annak tulajdonítható, hogy károsítják a biomembránokat, és ezáltal pl. a vörös vérszettek elpusztulását (a hemolízist) okozzák. Sajátos hatású triterpéneket (hipericint és hiperforint) termel az orbáncfű (*Hypericum perforatum*), melyek jelenleg az egyedüli természetes helyettesítői a több káros mellékhatást okozó Prozac-nak a depresszió, az álmatlanság és az idegesség kezelésében. A politerpének a tejnedvben felgyűlő, sűrű emulziót alkotó, legtöbbször fehér, ragacsos váladékok, legismertebb képviselőjük a kaucsuk.

A **fenolszármazékok** a növényvilág evolúciója során elsőként megjelent szekunder metabolitok, melyek elősegítették a vízi életmódról a szárazföldre való áttérést, ugyanis egyes képviselőik az erős ultraibolya sugárzás ellen védenek, mások a párologtatást csökkentik, ismét mások a nagy felületű, szerteágazó, helyhez kötött növényi test fenntartását és szilárdítását biztosítják (lignin). Ezek nélkül a növényvilág nem hódíthatta volna meg a vízhiányos, erősebb napsugárzásnak kitett és a vízínél sokkal változatosabb szárazföldi élettereket. A növényi egyszerű fenolvegyületek számos képviselője allelopatikus hatású, ide tartozik, például, a már említett juglon és szalicilsav, a fahéjsav számos származéka stb. Az egyszerű fenolszármazékok általában a vakuólumokba zártan halmozódnak fel. Egyesek azonban kijutnak a levelek felületére, és az ezekhez hozzáérő állatok bőrében erős viszketést és gyulladást okoznak. Ilyen például a kutyatejfélekhez tartozó méregfa (*Toxicodendron radicans*) urushinolja, mely ha a levelekről a bőrre kerül, elterjed a bőr mélyebb rétegeibe és allergikus érintkezési dermatitist okoz. A hatás egy bizonyos idő elteltével jelentkezik, mert az urushinol fehérjékkel lép kölcsönhatásba a bőrben, ennek következtében a szervezet immunrendszere testidegen anyagként ismeri fel a vegyületet és a T limfociták citokineket kezdenek termelni, melyek erőteljes feldagadási és viszketési választ váltanak ki. Az urushinol valójában ártalmatlan anyag, de az immunrendszer tévesen értelmezi jelenlétét és beindítja a fertőzés elleni védekezési választ. E kellemetlen hatás után az állatok megtanulják elkerülni a növényt. Dél-Afrikában a zulu törzs még ma is használja ezt az anyagot a hiénák távoltartására. A **kumarinok** (pl. umbelliferon, eszkulentin, pszoralén) olyan egyszerű fenolvegyületek (fenilpropánoidok), melyek a növényi sejtek sérülésekor szabadulnak fel cukrokhoz kötött (inaktív, glikozilált) formáikból a glikoziláz enzimmel való érintkezés során, és peszticid hatásuk által védő szerepet töltenek

be növényevőkkel szemben. Rágcsálóirtásra alkalmazhatók, mert alvadásgátló hatásuk van (a májban gátolják a K vitamin képződését), így belső vérzést okoznak. A kumarinok adják a frissen lekaszált (megsérült) növények jellegzetes szénailatát, nagy mennyiségben termelődnek például a lóherében. Egyesek, főleg az ernyősvirágzatúak és a rutafélék körében gyakori furanokumarinok (pl. a pszoralén), fototoxikusak, vagyis fény (pontosabban UV sugárzás) hatására válnak aktívvá (magasabb energiaszintű állapotba kerülnek) a megsérült növényi sejtekben és pusztítják el kisebb testű fogyasztóikat a DNS károsítása által. Nagyobb testű emlősöknél ez erős viszketésben és fájdalomérzetben nyilvánulhat meg a sérült növényi részekkel érintkező bőrben. Ez a magyarázata például annak, hogy amikor a kirándulók bőre hozzáér a megsérült medvetalp (*Heracleum sp.*) hajtásához, melyben a napsugárzás hatására nagy mennyiségű pszoralén és xantotoxin keletkezik, fotofitodermatitisznek nevezett, fájdalmas bőrgyulladás lép fel. Az **antocianinok** piros, kék vagy lila színyanyagok, melyek a virágokhoz vagy a megérett termésekhez csalogatják a megporzó vagy magterjesztő állatokat. A méheket főleg a kék és lila virágok, a madarakat pedig főleg a pirosak vonzzák. Számos antocianin savas pH-n piros, semlegesen lila, bázikus közegben pedig kék (lásd pl. a kéknefelejcs virágának színváltozását a bimbó rózsaszínű árnyalatáról a kinyílt virág kék színére a szíromepidermisz-sejtek vakuólumnedvének pH-emelkedésével párhuzamosan). A **flavonok** sárgák vagy fehérek, rovarokat csalogatnak és epidermális sejtek vakuólumaiban az ultraibolya sugarak ellen védenek (főleg hegyvidéki növényekben). Ez utóbbi tulajdonságuk alapján használhatók napozókrémek UV elleni védőfaktoraként. Antioxidáns védőanyagokként is szerepet töltenek be káros reaktív oxigénformák hatástalanítása által. A lignin merev térszerkezetű szilárdító és vizet át nem eresztő anyag, a sejtfalak fásodását okozza. A **csersavszármazékok** éretlen termésekben és levelekben gyakoriak, fanyar ízük és emésztési zavart kiváltó hatásuk által védő szerepet töltenek be növényevőkkel szemben. Védő szerepük fehérjékhez való kötődésük által érvényesül (vírusfehérjéket, patogének enzimeit, emésztőenzimeket inaktívnak), és általános toxinokként késleltetik a fogyasztó állatok növekedését és fejlődését. Egyes csersavszármazékok mikroorganizmusok ellen védenek, így például a fatest gesztjében felgyűlő cseranyagok meggátolják a mikrobiális lebomlást, így a geszt tartósan megmarad akár évezredek át. Tartósító hatásukat alkalmazzák a bőrök cserzésekor. Az izoflavonoidok lehetnek rovarmérgek (rotenoidok), antiösztrogén hatású fogamzásgátló anyagok vagy fertőző mikroorganizmusok elleni védelmet biztosító fitoalexinek. Például a lóhere fajok által termelt kumösztrol egy ösztrogén hormonanalóg izoflavonoid, mely az ösztrogén receptorához kötődik az állati szervezetben, ezzel magyarázható, hogy a nagy mennyiségű lóherét legelő nőtény állatokban terméketlenséget okoz.

A **nitrogéntartalmú** ökomonok öt csoportra oszthatók: betalainok, alkaloidok, cianogén glikozidok, mustárolaj glikozidok és proteáz-inhibitorok. A betalainok a szegfűfélék rendjének képviselőiben (kaktuszok, répafélék, szegfűk stb.) az antocianinokat helyettesítő színyanyagok. Az **alkaloidok** vízben oldódó, bázikus

(alkálikus) jellegű ciklikus vegyületek (**8. ábra**), a legtöbb képviselőjük keserű és mérgező. Nagyon sok növényi hatóanyag tartozik ide, mint például a kinin (maláriaellenes gyógyszer a kininfában), a morfin (fájdalomérzetet tompító, pl. a mák latexében), az atropin (pupillatágító, a nadragulyában), a kodein (köhögést csillapító), a kokain (idegrendszert károsító, pl. a kokaecserjében), az apomorfín (nemi vágyat fokozó, a tavirózsákban), a nikotin (a dohánynövényben), a sztrichnin és a kurare (mindkettő bénító hatású és sztrichninfaj fajokban található; az előbbi serkenti is az idegrendszert, az utóbbit pedig nyílméregként használták, mert a vérkeringésbe kerülve nagyon gyorsan meggátolja az idegingerület áttevődését az ideg-izom szinapszis szintjén). A **koffein** (másik nevén tein) jelen van pl. a kávéfa magjában és a teacserje levelében. Az állati és emberi sejtekben, a Viagrához hasonlóan, de nem csupán a barlangos testekre specifikus módon, gátolja a foszfodiészteráz enzim működését, ezáltal magas szinten tartja a sejten belüli jelzéstovábbításban szerepet játszó ciklikus adezozin-monofoszfát (cAMP) és ciklikus guanozin-monofoszfát (cGMP) koncentrációját. Ugyanakkor serkenti a kalcium ionok felszabadulását sejten belüli raktárakból, ami szintén az ingerületi állapotot befolyásolja. Ezzel függ össze a szívizom működését és a vérkeringést serkentő, az agy vérkeringésének javítása által ideiglenesen éberséget fokozó hatása.

Számos, kábító hatású alkaloid gátolja a dopamin nevű jelzéstovábbító anyag visszajutását az ezt felszabadító idegsejtekbe, ezáltal ideiglenesen nagyon aktív szellemi és fizikai állapotot, jókedvet, éberséget, felfokozott nemi vágyat és gátlásoktól felszabadult viselkedést, ezután viszont depressziót, neuronkárosodást és erős függőséget eredményez. A természetes alapú drogok mind az alkaloidok közé tartoznak, melyeket a növények védőanyagokként termelnek a növényevők ellen. Például a mák kiszáritott tejnedve az **ópium**, ennek 25-30%-át alkaloidok alkotják, mint amilyen a már említett morfin és kodein, a papaverin, a narkotin stb. Az idegműködésre hatva ideiglenes eufóriát okoz, és mivel összetétele változó, a dózis nem számítható ki, ez fokozza használatának veszélyét. A **morfin**, mely a görög mitológia álomistenéről: Morpheusról kapta nevét, valójában nem a fájdalmat csillapítja, hanem megszünteti a fájdalomtól való félelmet és az ezzel társuló rossz közérzetet, csökkenti a szorongást. Fogyasztásának jól észlelhető jele az erős pupillaszűkülés gyenge fényben is. Vegyi szerkezete az agy saját fájdalomcsillapító anyagaiéhoz, az endorfinokéhoz hasonlít, innen ered analóg hatása. A heroin úgynevezett elődrog, ugyanis a morfin származéka (diacetilmorfin), belőle a szervezetben morfin keletkezik. Neve a „hősies” szó német változatából ered, intravénásan a vérbe juttatva gyors és intenzív, orgazmushoz hasonló „felvillanási” élményt és vakmerőséget eredményez. A **kokaint** a kokaecserje friss leveleiből nyerik (száritáskor lebomlik), 1886 és 1903 között a Coca Cola alkotója volt (azóta koffeinnel helyettesítik), ugyanekkor depresszió elleni gyógyszerként is alkalmazták, összefüggésben azzal, hogy gátlástalan viselkedést, ellazulást vált ki. Később derült ki, hogy a neuronreceptorok túlingerlésével visszafordíthatatlanul károsítja az idegrendszert, továbbá szívrohamot is okozhat. Hatása a „crack” nevű

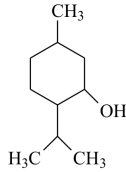
keverékben kevésbé erőteljes. Hozzá hasonlóan hatnak a mesterségesen előállított amfetaminok (például az Ecstasy tabletták). A **marihuána** és a **hasis** az indiai kender tejnedvből származik: a marihuánát a szárított, levelekkel kevert női virágzathól nyerik, a hasis pedig közvetlenül a tejnedvből származik, ezért tömény izgatószer. Kábító hatóanyaguk a tetrahidrokannabinol, mely kezdetben eufóriát, nevetési kényszert, megnövekedett önbizalmat idéz elő, később pedig álomszerű állapotot, hallucinációt és memóriazavart eredményez. Mindezek a növényi drogok nehezen leszokható függőséget, tartós idegrendszeri károsodást és viselkedési zavart okoznak, a függőség miatti állandó igény pedig nagy nyereséget biztosít a droggereskedőknek. A természetben a drogként ható növényi alkaloidok egészen kis mennyiségben is károsítják a növényevőket, hiszen az elkábult állat nagyobb valószínűséggel esik áldozatául egy ragadozónak.

Az egyéb, drogként nem használt alkaloidok közül a **hioszciamin**, melyet pl. a beléndek, a nadragulya és a csattanó maszlag termeli, bénítja a sima izmokat és a központi idegrendszert is károsítja. A mandragora és a bürök opioid-alkaloidjai kábító hatásúak, régen kivonatukat érzéstelenítésre használták. A dohánynövény **nikotin**termelése növényevés hatására fokozódik. A sérült növényi testrészekben keletkező jázmonsav (szabályozó anyag) a háncs útján gyorsan eljut a gyökérbe, az itt képződő nikotintöbblet pedig szétterjed a növényben, és magasabb koncentrációban hányási ingert, hasmenést és légzőkészüléki bénulást okoz, ezáltal fejt ki a növényt védő hatását állatokkal szemben. A kakaó és a belőle készülő csokoládé egyik fő hatóanyaga a **fenil-etil-amin**, mely az emberi szervezetben megnöveli a szerotonin szintet, ez pedig az agyban a dopaminszint emelkedéséhez vezet, ami jókedvvel és pozitív érzelmek kialakulásával jár. Az etnobotanika gyakran nyújt hasznos információt különböző alkaloidtartalmú növények azonosítására. Például közép-afrikai törzsek sok évszázada használják afrodiziákumként a yohimbe fa (*Pausinystalia yohimbe*) kérgét. A vizsgálatok kiderítették, hogy a növény által védőanyagként termelt sajátos alkaloid, a **yohimbin**, szelektíven gátolja a periférikus idegrendszerben a szinaptikus  $\alpha$ -2-adrenergikus receptorokat, ami a barlangos testek értágulását nagymértékben serkenti, így ez a növényi anyag a Viagránál is hatásosabban fenntartja az erekciót. Mellékhatása viszont, hogy hirtelen megemelheti a vérnyomást. A rózsameténg (*Catharanthus roseus*) két alkaloidja, a **vinkrisztin** és a **vinblasztin**, gátolja a rákos daganatok sejtjeinek osztódását (a tubulinhoz kötődve megakadályozzák az osztódási magorsót felépítő mikrotubulusok kialakulását), ezért pozitív hatása van bizonyos rákos betegségek (pl. a gyermekkori vérrák) kezelésében. Egy tonna rózsameténgből kb. 3 g hatóanyag vonható ki. Mivel alkaloidok, számos káros hatásuk is van, ezért pontos adagolásuk nagyon fontos. Lényegében a vinkrisztinnel és vinblasztinnal ellentétes molekuláris mechanizmus által fejt ki rákellenes hatását a tiszafa egyik alkaloidja, a **taxol**, mely a polimerizált mikrotubulusokhoz kapcsolódva ezek képződését serkenti, ezáltal gátolja a mitózis végén a mikrotubulusok lebomlását, megállítva a daganatsejtek osztódását. Szintén a rákos daganatok kezelésében alkalmazzák a *Camptotheca acuminata* fa által termelt,

**kamptotecin** nevű kinolin-alkaloid két kevésbé toxikus származékát (topotekán és irinotekán néven), melyek a DNS topoizomeráz I enzim gátlása által akadályozzák meg a sejtosztódást a daganatokban. Jelenleg a vérrák, a petefészekrák, a tüdőrák kezelésében alkalmazzák.

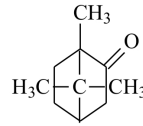
Az alkaloidoknak az állati szervezetekre gyakorolt hatása erősen koncentrációfüggő. Az alkaloidtartalmú növények számos háziállat pusztulását okozzák, mivel ezek, a vadállatokkal ellentétben, nem voltak kitéve a mérgező növények elkerülését biztosító szelekciós hatásnak. A **cianogén glikozidok** szerkezetéből a növényi szövetek sérülése (például állat általi szétrágás) során az ép szövetekben másfajta sejtekbe elzárt enzimek ciánsavat szabadítanak fel, mely erős légzésgátló mérgező. A cianogén glikozidok az ép növényben sohasem bomlanak le, mert térben el vannak szigetelve a lebontó enzimeiktől, így a növény nem eshet áldozatául saját ciánsavjának. Például a ciroknál a cianogén glikozid az epidermiszsejtek vakuólumában található, lebontó enzimeit pedig a mezofillumsejtekben vannak jelen. Amikor a levelet a növényevő szétrágja (tehát a sejtek már amúgy is elpusztulnak), a sejttartalmak összekeveredésével szabad HCN jön létre, ami erős sejt-légzésgátló mérgező (a citokrómoxidáz hemjét gátolja). A növényevő állatok (még a csigák is) általában ösztönösen elkerülik a cianogén glikozidot tartalmazó növényeket. A cianogén glikozidok főleg hüvelyesekben, pázsitfűfélékben és rózsafélék fajainál gyakoriak. Egy fajon belül nem minden egyed termel kötelezően cianogén glikozidokat. Táplálékként fogyasztott növényi anyagban (pl. manióka, köles, lóbab) a megfelelő elkészítés (pl. főzés) során a mérgező hatás megszűnik, de nyersen vagy elégtelenül főzve veszélyes. A **mustárolaj glikozidok** kéntartalmuknak tulajdoníthatóan csípős ízűek, főleg káposztafélékre (mustár, retek, brokkoli stb.) és hagymafélékre jellemzőek. Például a káposztafélék szinigrinje a mirozináz enzim hatására a sérült szövetekben hidrolízissel allil-izotiocianátot tesz szabaddá, ami csípős ízű védőanyag. A csípőspaprika hatóanyaga: a kapszaicin is nitrogéntartalmú aminosav-származék, de kénatomot nem tartalmaz. A **proteáz-inhibitorok** a növényt elfogyasztó állatok emésztőcsatornájában fehérjebontó enzimekhez kötődnek, így emésztési zavart okoznak. Gyakoriak, például, a hüvelyesek magvaiban, melyek előzetes alapos áztatás nélkül nagyon nehezen emészthetők. A **lektinek**, bár nem szekunder metabolitok, védő szerepű növényi sejtfal-fehérjék, melyek cukrok és cukorláncot tartalmazó fehérjék (glikoproteidok) kicsapódását okozva mérgezők a növényevő állatokra, egyes gombákra és vírusokra. Védő szerepük jelentős pl. a bodza kérgében, a hóvirágban, a gumifában, a maszlagban. A hóvirág lektinjének génjét sikerült működőképes állapotban átvinni (megfelelő promoter hozzákapcsolásával) a rizs örökletes anyagába, így sikerült olyan rizsnövényeket létrehozni, melyek ellenállnak a levéltetvek és a sáskák támadásainak. A hüvelyesek gyökereiben a lektineknek alapvető szerepük van a szimbióta nitrogénkötő baktériumfaj felismerésében, tehát nemcsak védő fehérjék, hanem a sejtfelismerésben is részt vesznek. A lektinek védő szerepét jól tükrözi a ricinus ricinje, mely nagyon mérgező az emberre nézve is. 0,5 mg **ricin**, ha táplálék vagy sebzés útján bejut a testbe, kb. egy hét alatt az

emberi szervezet halálát okozza. Egyelőre nincs ismert ellenanyaga, káros hatását a riboszómák szintjén történő fehérjeszintézis zavara által fejti ki. Nem véletlen, hogy a ricines mérgezést a KGB is használta (pl. ernyőhegy általi szűrással juttatták az áldozat bőrébe), és jelenleg a tömegirtási biológiai fegyverek között tartják számon aeroszol, valamint élelem- és vízmérgezés által terjeszthető formában.



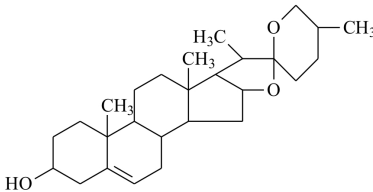
**mentol**

növényevőktől védő monoterpén



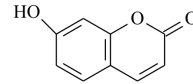
**kámfor**

allelopatikus hatású monoterpén, szomszédos növényeket gátol



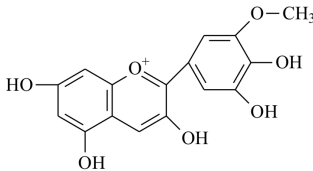
**yamogenin**

fogamzásgátló, nemi hormon-analóg, szaponin, triterpén



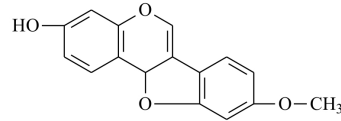
**umbelliferon**

egy kumarin, sérüléskor aktiválódó, növényevőkkel szemben védő, egyszerű fenolszármazék



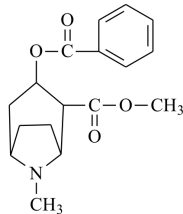
**petunidin**

egy bíborvörös antocianin, megporzó állatokkal csalogató, flavonoid pigment



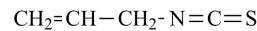
**medikarpin**

fitoalexin szerepű izoflavonoid, fertőző mikroorganizmusok ellen véd



**kokain**

egy alkaloid, állatokkal szembeni védelmet szolgál, károsítja az idegrendszert a neuronok közti ideg ingerület zavara által



**allil-izotiocianát**

a mustár csípős ízu, védő szerepű mustárolaja

**8. ábra.** Ökomon szerepű növényi anyagcsere-termékek fő kategóriáinak néhány jellegzetes képviselője (eredeti)

## 2.2. A fajfenntartásban és areálbővítésben, valamint a fogyasztók elleni védekezésben szereplő gyakoribb növényi ízanyagok és színanyagok

A növényvilág törzsfajlódése és a különböző állatfajokkal való koevolúció során az egyes növénycsoportokban sajátos másodlagos anyagcseretermékek, jellegzetes színt, illatot vagy ízt kölcsönözve a virágoknak és terméseknek, elősegítik a megporzást végző és a magvakat elterjesztő állatok csalogatását. A keresztezett megporzás általi szaporodásban, az új életterekben való elterjedésben és a növényegyedek védelmében szerepet játszó anyagcseretermékek rendkívül változatosak, és általában egy-egy állatfaj viselkedését befolyásolják (**1. táblázat**). Az ember számára a virágok színanyagai és illatanyagai esztétikai szerepet töltenek be, a termések illat- és ízanyagai pedig a táplálkozásban játszanak közre.

**1. táblázat.** Növények és a megporzásukat végző állatok kapcsolatáért felelős metabolikus tényezők (Scott 2008 adatai alapján).

Növény	Megporzó állat	Metabolikus tényező
<i>Delphinium nelsonii</i> ( <i>Ranunculaceae</i> )	dongó és kolibri	- a virág kék színe a meghatározó; a fehér virágú mutánsokat az állat nem porozza be
<i>Rechsteineria machrorrhiza</i> ( <i>Gesneriaceae</i> )	kolibri	- dezoxiantocianin által kialakított skarlátpiros virágszín
<i>Rudbeckia hirta</i> ( <i>Asteraceae</i> )	méh	- patuletin általi, UV-ben érzékelhető virágmintázat
<i>Ipomopsis aggregata</i> ( <i>Polemoniaceae</i> )	kolibri és pávaszem lepkék	- dezoxiantocianin által kialakított skarlátpiros virágszín
<i>Arum maculatum</i> ( <i>Araceae</i> )	legyek	- szkatol szaganyag vonzó hatása
<i>Datura innoxia</i> ( <i>Solanaceae</i> )	lepkék	- a nektár alkaloidtartalma drogként hat, dependenssé teszi a rovar
<i>Calceolaria pavonii</i> ( <i>Scrophulariaceae</i> )	darázs	- a nektár energiadús lipidtartalmát a nőtény rovarok az utódok táplálására használják
<i>Passiflora spp.</i> ( <i>Passifloraceae</i> )	lepkék	- a nektárba keveredő pollen fedezi a rovar nitrogénigényét
<i>Ophrys spp.</i> ( <i>Orchidaceae</i> )	<i>Andrena</i> méh hímje	- a virág alakja, színezete és szaga a rovarfaj nőtényeinek e tulajdonságaihoz a megtévesztésig hasonlít
<i>Catasetum spp.</i> ( <i>Orchidaceae</i> )	<i>Euglossin</i> darazsak hímje	- a virágból begyűjtött illatanyagot a rovar a nőtényeket vonzó feromonként használja



Az ízanyagokkal társuló illatanyagok (melyek a jellegzetes aromák létrejöttét eredményezik) nehezen különíthetők el, meghatározásuk pedig gázkromatográfias módszerrel történik. Az illóanyagok elemzésének nehézségét érzékelteti, hogy 6 tonna zellerből nyert kivonatra volt szükség a benne levő illatanyag meghatározásához. A feketeribizli és az eper aromájához több, mint százféle vegyület járul hozzá, a kávé és a kakaó aromáját pedig több, mint 700 vegyülettípus alakítja ki, melyek közül fontosabbak az alkil-pirazinok, a furil-2-metántiol és egyes alifás vegyületek. Az ízanyag vegyi szerkezetének enyhe módosulása jelentős ízváltozást eredményezhet. Például a vanília-termésben levő vanillin kellemesen édes aromájú, míg a gyömbérgyökérben az acetonnal kondenzált vanillin (zingeron) erős csípős ízt eredményez. A bors pedig azért kevésbé csípős, mint a csípőspaprika, mert 4-hidroxi-3-metoxifenil csoport helyett (ami a kapszaicin része), a piperinben 3,4-metilén-dioxifenil csoport van jelen. Egyik legerősebb **aromaanyag** az uborka nona-2,6-diénálja, mely 0,0001 ppm koncentrációban már szagérzetet kelt (embernél). A nátrium-klorid, a Na-glutamát és a 6-hidroxipurin-5'-mononukleotid ízerősítő hatású, a *Synsepalum dulcificum* nevű növény termésében levő mirakularin (egy glikoproteid) pedig megszüntet bármely savanyú ízt, anélkül, hogy az édes ízanyagok hatását befolyásolná. A növény termésének elfogyasztása után például a citrom édes ízű gyümölcsként ehető. A *Gymnema silvestre* nevű növény leveleiben a gimnemin megszünteti a cukrok édes ízének érzékelését, ezáltal védik a növényt a fogyasztóktól. Az édes ízt a fruktóz, a glükóz és a szacharóz mellett néha egyéb anyagok is szolgáltatják. Ilyen például a *Stevia rebaudiana* nevű fészekvirággal faj leveleiben levő szteviozid (egy diterpenoid glikozid), vagy a *Lippia dulcis* virágaiban levő hernandulcin. Két nyugat-afrikai növény, a *Dioscoreophyllum cumminsii* és a *Thaumatococcus daniellii* (szudáni csodagyümölcs) termésének nagyon édes ízét fehérjék adják: a monellin, a szerendip és a taumatinok; mindezekből hiányzik a hisztidin.

A fentiekkel ellentétben, a kellemetlen ízű anyagok távol tartják a növényevőket. Megtalálhatók harasztoknál, nyitvatermőknél, fás és lágyszárú zárvatermőknél egyaránt, és számos csoportjuk egy-egy meghatározott növény család képviselőire jellemző. A terpenoidok, a fenoloidok és a nitrogéntartalmú másodlagos anyagcsere-termékek közé egyaránt tartozhatnak. A növényevők általi elfogyasztást megakadályozó terpenoidok főleg pálmákra, szegfűfélékre, fészekvirággalakra, tökfélékre, selyemkórófélékre jellemzőek. Egyes növények, ha a talaj bőségesen tartalmaz ásványi tápanyagokat, alacsony szinten tartják ezen anyagaik koncentrációját az idősebb, alsóbb levelekben, csökkentve a fiatal levelek és rügyek elfogyasztásának esélyét. Ha viszont a talaj valamely nélkülözhetetlen tápelemben hiányossá válik, és a növény nem tud új leveleket fejleszteni, akkor a meglévő leveleiben erősen megnöveli az állatok távol tartó anyagainak töménységét.

A környezeti feltételek befolyásolják a szekunder metabolitok képződési rátáját. Például, a teacserjében több koffein termelődik erős fényben, mint árnyékban, a fenyőkben a szárazság csökkenti a gyantatermelést. Általában valamely környezeti

forrás elégtelensége, ami jobban korlátozza a növekedést, mint a fotoszintézist, fokozza a szekunder metabolitok termelését (több primer metabolit marad alapanyagként, ha lassúbb a növekedés). Megfelelő külső anyag- és energiaforrás jelenlétében a gyorsan növekvő fajok kevesebb szerves anyagot fordítanak szekunder metabolizmusra, mint a lassan növekvő növények.

Az íz- és színanyagok mellett az élelmezésben használt növényi metabolitok egyéb szerepet is betölthetnek. Így például, a szőlőszemekben és a belőlük készülő borban (elsősorban a friss vörös borokban, melyeknél hosszabb idő áll rendelkezésre a szőlőszemek héjából, húsából és magvaiból felszabaduló vegyületek közötti kölcsönhatásra) sok a fenolszármazék, mint a katekinok és a belőlük származó polimerizált cseszavak (főleg a héjban és magvakban), a hidroxifahéjsavak (főleg a szőlő húsából), a flavonolok (például a kvercetin) és az antocianinok. A **katekinok** és a belőlük képződő polifenolok kifejezett antioxidáns hatásúak és csökkentik az érlemeszesedést, illetve a koleszterintartalmú kis fajsúlyú lipoproteidek oxidációs termékeinek a lerakódását az érfalakra, ugyanakkor gátolják a sejtekben a lipoxigenázok és a ciklooxygenázok aktivitását.

A **reszveratrol**, melyet a szőlő a szürkepenész ellen termel és a szemek héjából kerül a borba, megakadályozza a sejtek rákosodásának kezdeti folyamatait, mert gátolja a szabad gyökök képződését, véd a mutagén tényezőktől, serkenti az onkogéneket hatástalanító enzimeket és leállítja a ciklooxygenázok működését. Ezért egészséges étkezés közben naponta 150-200 ml vörös bort fogyasztani. A fenti példához hasonlóan egészen friss kutatási eredmények azt is kimutatták, hogy a brokkoliban (főleg a fiatal, 2-3 hetes csíranövények leveleiben), a káposztában és néhány egyéb keresztesvirágúban egy sajátos, nitrogént és kén tartalmazó szekunder metabolit, a szulfurofan, mely 2 kén és 1 nitrogén atomot viselő, kis molekulájú, lineáris szénláncú vegyület, a rákosodás ellen védő (karcinogénézist megelőző szerepű), detoxifikáló és DNS-t kijavító enzimeket serkenti, így e növények friss állapotban való rendszeres fogyasztása hatékonyan használható a rákosodás megelőzésében.

Jelenleg a szekunder metabolitok szelekcióján alapuló jelenségeknek gyakorlati alkalmazásuk is van, például a kertészetben. Ily módon, féregkártévekre érzékeny termesztett növények köré ajánlott a bársonyvirágból álló szegélysovány ültetése, mert ennek gyökérvadadéka távol tartja a fonalférgeket. A zsályák szelekciójai a káposztalegyet tartják távol, a féregűző varádcis kiválasztott anyagai pedig a molyokat és a hangyákat. A növénytermesztésben és az egészségügyben is egyre több alkalmazást kapnak a növényi szekunder metabolitok. Patogén mikroorganizmusok és rovarkártévekre elleni hatóanyagot kiválasztó növények ültetése a termesztett növények közé csökkenti a peszticidhasználatot és mesterséges beavatkozás nélkül eredményez nagyobb termés hozamot. A termesztett burgonyát úgy próbálják ellenállóvá tenni a kolorádóbogárral szemben, hogy keresztezik egy olyan vad burgonyafajjal (*Solanum demissum*), melynek alkaloidja: a demisszin, a termesztett burgonya szolaninjával ellentétben, elpusztítja a kolorádóbogarat. Ennek a nemesítési

folyamatnak az egyik fő akadálya, hogy olyan új változatot kell létrehozni, amelynek a gumójában nem gyúlik fel az ember számára is mérgező alkaloidok egyike sem. (A XX. század elejéig gyakori volt a burgonya szolaninja és a paradicsom tomatinja által okozott ételmérgezés, ez viszont a nemesítésnek köszönhetően a jelenleg termesztett fajtákkal kiküszöbölődött.) Szintén a növénytermesztésben egyre szélesebb körben alkalmazzák **környezetbarát rovarirtóként** a *Chrysanthemum cinerifolium* piretrinjét. Az emberre ható növényi szekunder metabolitok is, amint már erre számos példát említettünk, egyre több alkalmazást kapnak. Míg a tiszafa taxinját már a kelták használták a nyílhegyek mérgezővé tevésére, a növény taxol nevű diterpénjének daganatellenes hatására nemrég derült fény. Szokráteszt a gyilkos csomorika (*Cicuta virosa*) cikutoxinjával mérgezték meg és ugyanez az anyag sok ember halálát okozta, amikor a petrezselyemmel összetévesztve e növény leveleivel ízesítették az ételt. A *Derris* fajokból kivont rotenont patkányméregként használták. A fűszernövényekben is lehetnek káros anyagok, mint a szerecsendióban, a kakaóban és a fekete borsban levő szafrol és a csípős paprikában levő kapszaicin, viszont kis mennyiségben ezek kevésbé ártalmasak. Ellenben a penészes földimogyorón, kukoricaszemeken stb. levő *Aspergillus flavus* által termelt aflatoxin már nagyon kis mennyiségben erősen károsítja a májat és rákosodást idéz elő. (Bár nem növényi anyag, növényi táplálékkal jut az emberi szervezetbe.) Egyes növényi flavonoidoknak pozitív hatásuk lehet az egészségre, többek között azáltal, hogy a nemi hormonok termelődésének gátlásával csökkentik a mellrák és a prosztaták kialakulásának esélyét, mely daganatok létrejöttében közrejátszanak a nemi hormonok.

A növények túlélési esélyit növelő, a növényevőkkel szembeni védekezést fokozó, összetett koevolúciós alkalmazkodási forma a **mimikri**. Ez azt jelöli, amikor egy faj megtévesztésig hasonlóná válik egy másik fajhoz, vagy a környezetének mintázatát utánozza a rejtőzködés és az ellenség megtévesztése végett. A növényvilágban a mimikri a növényevő állatok elkerülését vagy hasznos állatok megtévesztés általi csalogatását szolgálja, és számos szekunder metabolit (szín-, íz- és szaganyag) együttes hatását, valamint morfológiai és egyedfejlődési adaptációval való társulását feltételezi. A növényvilágban a mimikrinek 3 változatát különíthetjük el.

1.) A **Bates-féle mimikri** (nevét Henry Bates angol biológusról kapta) akkor észlelhető, amikor egy ehető növényfaj a megtévesztésig hasonlít egy fogyasztathatlan fajhoz. Ilyenkor csak az utánozó fajnak van túlélési előnye, és ez az előny akkor nagyobb, ha az utánozó faj egyedei ritkák és a mintafaj gyakori. Például az ajakosvirágúakhoz tartozó számos faj (mint az árvacsalán) a megtévesztésig hasonlít a hatékony védőszőrökkel rendelkező csalánhoz, így a növényevők az ártalmatlan fajokat is elkerülik. Elég gyakori formája ennek a mimikrinek az, amikor egy nektárt nem termelő növényfaj egy nektártermelővel való hasonlóság alapján vonzza magához a megporzó állatot, mely nem részesül semmilyen „jutalomban” a virág látogatásakor. Például az orchideafajok kb. 70%-a használja ezt a mimikrit, melynek azonban veszélyei is lehetnek a populációk egyedszámának lecsökkenése tekintetében, ugyanis az állatok előbb-utóbb megtanulják megkülönböztetni a

kezdetben összetévesztett nektártermelő és nektárt nem termelő növényfajokat. Például a méhek átlagosan négyszer-hétszer látogatnak egy virágtípust, ameddig elkezdik megtanulni ennek azonosítását a biztos táplálékforrással. Egyes esetekben az élőhelybe való beolvadás teszi észrevehetetlenné a növényt. Erre példa a *Lithops* nemzetség számos faja (a kavicskaktuszok), melyek az afrikai kősvatagokban kavicsokhoz hasonlítanak és észrevétlenek maradnak a növényevők előtt. A pozsgás levélpárok barnás-fehéres felületi mintázata rejtőszín, a felület alatt átlátszó vízraktározó szövetréteg van, a zöld asszimiláló szövet pedig ez alatt található és a talajba rejtve fotoszintetizál, a víztartó réteg által szétszórta fénnel. Szintén az egyoldalúan előnyös mimikrire példa számos parazita növény magja, ami az evolúció során a megtévesztésig hasonlóvá vált a gazdanövény magjához, így az állatok a kétféle növény (a gazda és az élősködő) magjait együtt terjesztik. Számos növényfaj levelein és szárain levő sötét foltok lehet, hogy a hangyák kinézetét utánozzák, és ezáltal távol tartanak esetleges kártevőket.

2) A **Müller-féle mimikri** (Fritz Müller német biológus után) különböző fogyasztathatlan növényfajok egymással való hasonlóságát jelenti, amikor egyik faj elkerülésének megtanulásakor a másik fajt sem fogyasztja az állat. Ebben az esetben mindkét, egymáshoz hasonló növényfajnak előnye származik a mimikriából, és ez a túlélést elsősorban a populációk magas egyedszáma esetén segíti. Például az ajakosvirágúak körében egyes fajok kellemetlen szaganyagokat, mások toxikus ízanyagokat termelnek, egyes növényevőket a szag, másokat az íz tart távol, a kétféle növényfaj hasonlósága pedig az állatok mindkét csoportjától megvédi mind a szaganyagot előállító, mind a toxint termelő növényt.

3) Az **agresszív mimikri** az a jelenség, amikor egy növény egy állat valamely ismertetőjét utánozza, és ezáltal védi magát egy kártevőjétől vagy magához csalogat egy megporzó állatot. Például a golgotavirág vagy passzióvirág (*Passiflora*) nemzetség egyes fajainak levelein és szárain olyan apró, sárga kinövések vannak, amelyek lepkepetékhöz hasonlítanak, így a peterakási helyet kereső nőténylepkék elkerülik, hogy hernyóik ne versengjenek ugyanazon a növényen előtűk kikelő hernyókkal (ráadásul egyes lepkék hernyói mindenevők, a többi hernyót is elfogyasztják). Szintén példa az agresszív mimikrire a már említett orchideavirág esete, amely alakja, mintázata, szőrözöttsége és kiválasztott illatanyaga által a megtévesztésig hasonlít a megporzó darázfaj nőtényéhez. A rothadó húséhoz hasonló szagot árasztó kontyvirágok is ezt a mimikrit alkalmazzák a megporzást végző döglegyek csalogatására. A darázshímek általi megporzáshoz alkalmazkodott orchideavirágok közvetlenül is befolyásolják pollenszállítóik populációdinamikáját és nemek közti arányát. Például az ausztrál *Cryptostylis* orchideafajok virágának mézajkába a párzómozdulatokat végző hím darazsak rendszeresen ejakulálnak, ami jelentős mennyiségű szaporítóanyag és az ennek termelésére fordított energia elvesztésével jár. Emiatt csökken a sikeres párzások esélye, megtermékenyítés hiányában pedig a nőtények ivartalan úton is képesek szaporodni, de ekkor a meg

nem termékenyített petékből csak hímek keletkeznek. Ez előnyös az orchideának, melynek megporzását csupán a hím darazsak végzik.

A speciális anyagszereutak evolúcióját tekintve számos közös vonás lelhető fel ma már nagyon különböző élőlények között, ami arra utal, hogy egyes metabolitok előállításának a képessége az evolúció (illetve az egyazon életteret benépesítő fajok hosszas koevolúciója) során többször is kialakulhatott a közös kiindulópontokból. Így például kimutatták, hogy egyes (elsősorban denevérek által megporzott) növények virágai ugyanazokat a vegyületeket állítják elő és szekretálják, mint amelyek az ember bőrének egyes területein (a hónaljban, a lágyéktájékon) levő sajátos, apokrin típusú verejtékmirigyek által kiválasztott androszteronból (nemi hormonból) a bőrön levő baktériumok általi átalakítás során keletkeznek és nemi feromonként (vonzóanyagként) hatnak ösztönös, nem tudatosuló vonzalmi reakciót váltva ki az illető személy iránt, amikor ezek az anyagok az orr speciális, ún. vomeronazális receptoraira hatnak. Ugyanezek az anyagok találhatóak meg a sertés kanok nyálában és szaglás útján a nőstények párzási viselkedését váltják ki. Valószínű, hogy az ugyanilyen szekunder metabolitokat szekretáló növények a megporzó állatok vonzására használják ezeket az anyagokat, melyek az állatvilágban párzási feromonokként töltik be szerepüket. Ez példa arra, hogy az emberi és állati szervezet által termelt anyagoknak baktériumok anyagszeréjében történő átalakítása olyan vegyületeket eredményez, amelyeket növények is képesek bioszintetizálni, tehát törzsfajlódéstanilag távol álló élőlények közös metabolikus tulajdonságokat mutatnak a nem esszenciális anyagszere-termekek szintjén is.

### **Összefoglaló kérdések**

1. Hogyan származik előnye egy növénynek abból, hogy virágainak szekréción termékei között egy rovarfaj párzási feromonjával azonos szekunder metabolit van jelen?
2. Miért termeli a szőlő a katekineket és hogyan hatnak ezek a növényi szekunder metabolitok, amikor borfogyasztás közben az emberi szervezetbe kerülnek?
3. Mely növényi hatóanyag kategóriák alkalmazhatók a korszerű mezőgazdaságban környezetkímélő peszticidekként, a terméshozam szempontjából káros élőlények egyedszámának korlátozására?
4. Milyen összefüggés van a különböző növényi szekunder metabolitok felhalmozódásának helye és az egyéb élőlényekkel való kölcsönhatásban betöltött szerepe között?
5. Amikor egy növény populációban csak bizonyos egyedek termelnek cianogén glikozidokat, származik-e előnye ebből a többi, cianogén glikozidot nem termelő egyednek? Indokold meg a választ!
6. Milyen típusú védőanyagok előfordulása a legvalószínűbb magvakban?