

## 5.11. Az egyedfejlődési folyamatok összehangolása az éghajlati változásokkal

A növényeknek a különböző földrajzi övezetekben és a sajátos helyi környezeti körülményeket mutató élőhelyeken való elterjedése, életképessége és produktivitása nagymértékben függ az alapvető egyedfejlődési folyamatoknak az éghajlati viszonyokkal, elsősorban az évszakos külső változásokkal való szinkronizálásától, megfelelő időzítésétől. E tekintetben a legnyilvánvalóbb összehangolási folyamatok a csírázás, a virágzás és a nyugalmi állapot időzítése a sarkkörüli és hegyvidéki rövid nyár, a mérsékelt égövi hideg tél és a trópusi, valamint sivatagi száraz nyár függvényében. Mindez az időnkénti alapvető korlátozó külső tényező kedvezőtlen hatásainak minél sikeresebb csökkentésére irányul, az egyed és a faj biztonságosabb fennmaradása szempontjából, tekintve, hogy a fiatal állapot és a szaporodási stádium a legérzékenyebb.

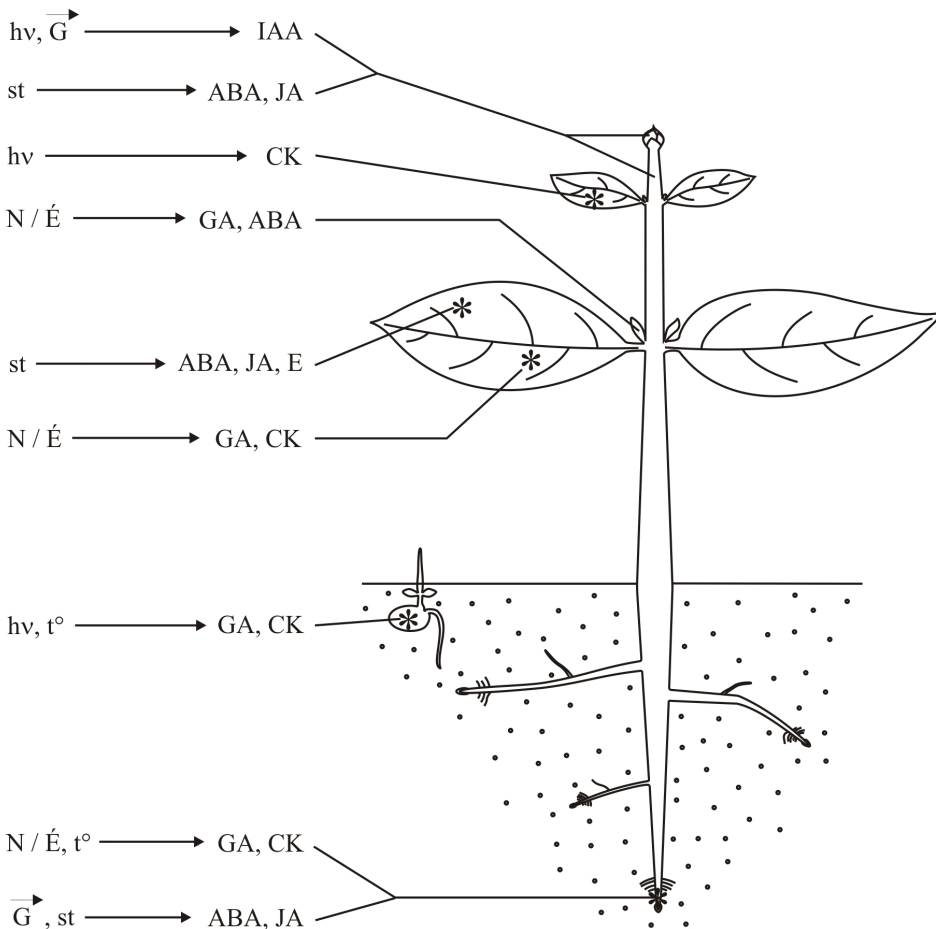
Az éghajlati tényezőknek a fejlődési folyamatokra gyakorolt hatásmódja háromféle lehet:

1. **induktív hatás:** a külső tényező beindít vagy leállít egy folyamatot; ez időbeni szabályozást tesz lehetővé (szinkronizálást bizonyos körülményekkel), például az erdőalji rövid életű növények magvait a fény csírázásra készíti (általában kora tavasszal és késő ősszel, amikor nincs fölöttük árnyékoló lombkorona), számos pusztai növényfaj esetében pedig a fény jelenléte gátolja a csírázást;
2. **mennyiségi hatás:** a külső tényező módosítja a növényi életfolyamat intenzitását, például gyorsítja vagy lassítja a növekedést; csíranövények esetében, például, a fiatal szár erőteljesebben nyúlik meg árnyékban, fényben rövidebb és vastagabb lesz;
3. **formatív hatás:** a környezeti tényező a morfogenezis minőségi változását befolyásolja; például egyes növényfajoknál a felvehető vízmennyiség (a szárazság mértéke) meghatározza, hogy termős (női) vagy porzós (hím) virágok képződjenek a hajtás virágrügyeiből, a rügybomláskor uralkodó fényviszonyok pedig meghatározzák, hogy a kifejlődő levelek belső szerkezete dorziventráliássá, ekvifaciálissá vagy homogénné alakuljon.

A legtöbb esetben a külső tényezők a különböző növényi bioregulátor anyagok (hormonok, helyi fejlődés-szabályozók) képződésének mértékét és testen belüli eloszlását befolyásolják, ezáltal különböző mennyiségi arányok alakulnak ki az egyes szövetekben a serkentő és gátló anyagok között, amelyek meghatározzák a környezeti változásokra adott fejlődési válaszreakciókat.

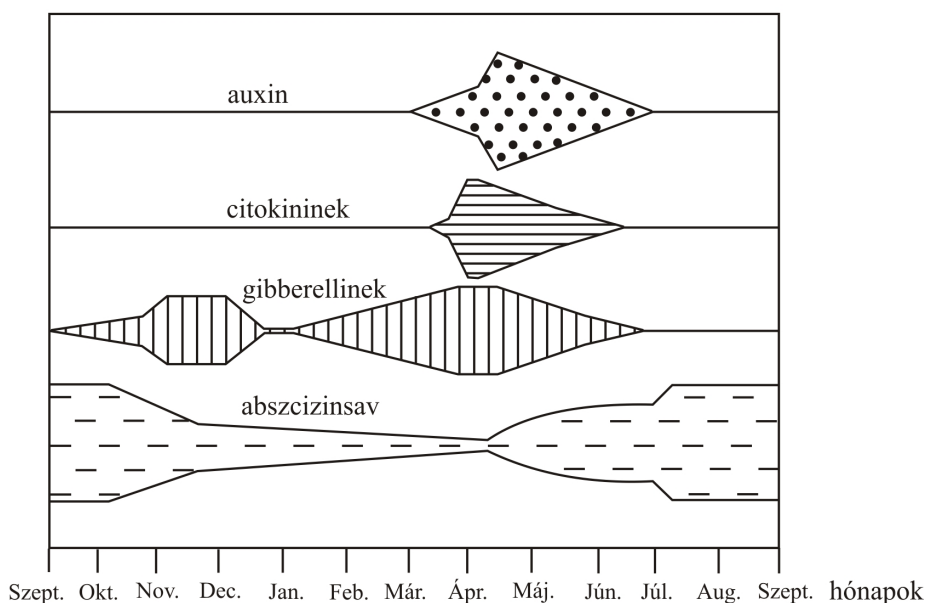
A fény erőssége, színi összetétele, időtartama és iránya befolyásolja az auxinszintet a rügyekben és a fiatal szártagokban, a citokininszintet a fiatal, növekvő levelekben, a citokininek és a gibberellinek képződését egyes csírázó magvakban és a kifejlett levelekben. Utóbbi esetben főleg a napi megvilágítás időtartamának van befolyásoló

szerere, akár csak a rügyekben levő abszcizinsav és gibberellinsav szintjének meghatározásában. A gravitációs erő iránya befolyásolja az abszcizinsav és a jázmonsav mennyiségét a gyökércsúcsban, valamint az auxinszintet a rügyek hajtáscsúcsában. A hőmérséklet befolyásolja a gyökércsúcs gibberellin- és citokininszintjét, valamint a magvak embriója által termelt citokinin és gibberellin mennyiségét. Számos környezeti stresszfaktor módosítja a rügyek és gyökércsúcsok abszcizinsav, jázmonsav és poliamin szintjét, valamint a levelekben termelődő etilén, abszcizinsav és jázmonsav mennyiségét. Megfigyelhető, hogy ugyanaz a környezeti tényező különböző növényi testrészekben más-más hatóanyagokon keresztül fejti ki hatását, ugyanakkor több különböző külső hatás ugyanazoknak a hormonoknak a szintváltozását váltja ki azonos vagy különböző szervekben (56. ábra).



**56. ábra.** Környezeti tényezők hatásainak közvetítése fitohormonok segítségével egy hajtásos növényben. ABA – abszcizinsav; CK – citokinin; E – etilén; G – gravitációs erő; GA – gibberellin;  $hv$  – fény; IAA – auxin; JA – jázmonsav; N/É – a nappal és az éjszaka hossza, a fotoperódus;  $st$  – stressztényezők;  $t^\circ$  – hőmérséklet; \* – szabályozóanyag képződési helye (Larcher 2001 után)

Mindezeknek a környezeti tényezőknek a kölcsönhatása során a növényi hormonok szintje jellegzetes változásokat mutat az évszakok váltakozásával. Például, egy mérsékelt égövi lombhullató fában az auxin- és citokininszint őszi és téli minimális, márciusban enyhén emelkedik, áprilisban jelentősen fokozódik, május és június folyamán fokozatosan csökken, augusztusban eléri az őszi és téli minimumot. A gibberellinek mennyisége júliustól szeptemberig alacsony, szeptembertől novemberig mérsékeltten növekszik, novemberben és decemberben állandó szinten marad, januárban lecsökken, februártól májusig jelentősen emelkedik, majd májustól júliusig ismét csökken. Az abszcizinsav mennyisége áprilistól júliusig mérsékeltten emelkedik, júliustól októberig tovább fokozódik, októbertől január végéig egyre erősebben csökken, februárban és márciusban minimális szinten marad (57. ábra).



**57. ábra.** Fitohormonok szintváltozása 1 év folyamán mérsékelt égövi lombhullató fákban (Larcher 2001 után)

Az éghajlati tényezők által módosított arány a növényekben levő serkentő és gátló anyagok között azt eredményezi, hogy az évszakok váltakozása során a növényi testrészek sejtjeiben irányítottan módosul az anyagcsere folyamatait katalizáló enzimek működése és azoknak a géneknek az aktivitása, amelyek az enzimek kódolják és szintézisükért felelősek. Mindezek eredőjeként, például egy lombhullató fa fejlődése során meghatározott stádiumok szabályosan követik egymást. Nyár végén és őszi a rövidülő nappalok és a csökkenő hőmérséklet hatására leáll a hajtásnövekedés és új hónaljtrügyek képződnek a levélalapok felső hajlatában. A gátló anyagok túlsúlya belső előnyugalmi állapotot hoz létre a növényben. Ezt követi télen a hideg által fenntartott teljes nyugalom. Tavasszal a hosszabbodó nappalok, az

emelkedő hőmérséklet, valamint a jég- és hóolvadásnak és az esőknek tulajdonítható javuló vízellátás hatására túlsúlyba kerülnek a növényben levő serkentő anyagok, megszűnik a nyugalmi állapot, bekövetkezik a rügyfakadás és egész nyáron folytatódik a gyökérzet és a hajtásrendszer növekedése és fejlődése, beleértve a generatív hajtásokat is (virágzás, mag- és termésképzés).

A fejlődési folyamatoknak az éghajlati körülményekkel, illetve az évszakokkal való összehangolására jellegzetes példa a **hidegsztratifikáció**. Számos, mérsékelt és hideg égövi erdőalkotó fa magjai csak akkor csíráznak ki, ha átmedvesedett állapotban (vagyis nem nyugalmi stádiumban) több hét folyamán alacsony pozitív hőmérsékleten (0 és 8 °C között) vannak. Állandó melegben, ha kimarad a hidegperiódus, nem csíráznak. Valószínű, hogy azok a fajok, amelyek hideg telű élőhelyekhez alkalmazkodtak, így biztosítják, örökletes program alapján, hogy csak tél után induljon fejlődésbe az új nemzedék, amikor túlélése biztonságosabb. Külső indukcióját tekintve a hidegsztratifikáció hasonlít a vernalizációhoz, csak hogy ebben az utóbbi esetben a hideg periódus nem a csírázáshoz, illetve a vegetatív fejlődéshez, hanem a virágképzéshez szükséges. Meleg égövi növényeknél a csírázás hőmérsékleti igénye más, például az olajpálma és a rizs csírázásának beindulásához kb. 40 °C-os hőmérséklet szükséges.

A hagymás sztyeppnövények (például a jácint és a tulipán) egyedfejlődésének is jellegzetes hőmérsékleti feltételei vannak. A hagyma húsos allevelei által burkolt rügyében a levél- és virágkezdemények kialakulásának iniciálásához 20 °C feletti hőmérséklet szükséges, ellenben a hagymában már megjelent csúcsrügy differenciálódása 10 °C alatti talajhőmérsékletet igényel, a föld feletti hajtás megnyúlása, a virágtengely növekedése és kilépése a hagymából 10 °C-nál magasabb hőmérsékleten következik be. Így a tulipán hagymájában a tavasz végén indul be az új hajtás megjelenése, a nyári nyugalmi periódus után az ősz folyamán a lehűlő talajban fejeződik be az új csúcsrügy kialakulása a hagymában, majd a téli nyugalmi időszak után a tavaszi felmelegedés váltja ki a föld feletti testrészek kiemelkedését, illetve a virágzást.

Számos hideg égövi növény sajátos alkalmazkodási megnyilvánulása a sarkkörü virágok **heliotróp mozgása**, amikor a virágok, irányítottan görbülő kocsányuk segítségével, reggeltől estig követik a Nap helyváltozását az égbolton. Ezáltal történik meg a virágnýíláshoz és a megporzáshoz szükséges hőenergia begyűjtése a napsugarakból.

Az évszakos hőmérsékleti ingadozásokhoz való alkalmazkodás következménye, hogy számos indás növény hidegben főleg vegetatív úton (indákkal) szaporodik, melegben pedig virágzik és ivarosán, magok által biztosítja az utódképzést. Az előbbi biztonságosabb túlélést, az utóbbi pedig nagyobb örökletes változatosságot (rekombinációs lehetőséget) biztosít. E jelenség szemléltetésére jó példa a földi eper, melynek észak-európai ökotípusai vegetatív úton, dél-európai változatai pedig főleg virágzás útján szaporodnak. Az északi ökotípus melegebb déli vidéken szaporán

virágzik, a déli változat pedig hideg északi vidéken indák segítségével, vegetatív szaporodás által honosodik meg.

A két évszakos trópusi övezetben fejlődő számos növény jellemzője a **szezonális dimorfizmus**: az esős évszakban széles és puha, ún. "téli" leveleket fejlesztenek, melyekkel erőteljesen asszimilálnak, amikor a nagy levélfelület nem jelent kiszáradási veszélyt, a száraz évszakban kialakuló levelek pedig keskenyek és tömör, bőrnemű felépítésűek, hogy vízvesztésük minél kisebb legyen. Szintén a környezet vízhiányával függ össze számos, főleg sivatagi, kétlaki növényfaj (például datolyapálma és *Simmondsia* fajok) **nemi dimorfizmusa** (a termős virágokat fejlesztő női egyedek és a porzós virágokat képező hím egyedek eltérő habitusza), ami azzal függ össze, hogy a reproduktív fejlődési szakaszban erősen eltér a női és a hím virágok számára szükséges víz- és asszimilátummennyiség.

A csírázásnak a fényviszonyoktól való függősége tekintetében két változat érdemel említést. Az erdőalji növények magvai általában csak fény jelenlétében csíráznak, ami azt eredményezi, hogy ezek a növények kora tavasszal vagy ősszel fejlesztenek leveleket, amikor könnyebben fényhez juthatnak, mert nincs fölöttük eltakarási lombkorona. Ezzel ellentétben, a nyílt terepen fejlődő pusztai növények magvai csak fény hiányában csíráznak, ami biztonságosabb fennmaradást eredményez, ugyanis csak a talajban megfelelően mélyre (sötétbe) jutott magokból lesznek új növények, ezeket pedig a szél nehezebben sodorja el.

A magállomány csírázásának időbeni eloszlását tekintve megkülönböztetünk egyenletes csírázású és fokozatos csírázású növényeket. Előbbi esetben az összes mag egyszerre csírázik, ami lehetővé teszi a kedvező környezeti körülmények gyors kihasználását és a széleskörű elterjedést rövid idő alatt. Ez jellemző általában a pázsitfűvek és a pionír fák (fűzfa, nyárfa, nyírfa stb.) magállományára. Az egyenlőtlen, fokozatos csírázású magállomány esetében hosszú időszak folyamán sorozatosan keletkeznek az új növények, egyesek hamarabb, mások később. Ez kedvezőtlen, illetve változó körülmények között előnyös, mert ha egy bizonyos időszakban a kikelt egyedek elpusztulnak, a még ki nem csírázott tartalékból a következő időszakban lesznek újabb utódok az előbbieik helyett. Az ilyen fajok lassabban terjednek, de nehezebben pusztulnak ki természetes katasztrófák (például járványos fertőzés) során.

A vegetatív szervek növekedésének dinamikáját befolyásoló legfontosabb környezeti tényezők:

- a. a téli és a tavaszi minimális hőmérséklet
- b. a tavaszi esőmennyiség és ennek időbeni eloszlása
- c. a nyári meleg és szárazság
- d. az őszi esők, a lehűlés és a nappalok rövidülése.

**Folyamatos növekedésű** növények a mérsékelt égövi, rövid életű nyári egyéves lágyszárúak, a téli egyévesek az esős téli évszakban, a sivatagi efemerek, valamint

a nedves trópusi évelő növények (például a banán a lágyszárúak közül, a cikász és a pálmák a fás szárúak közül). **Megszakított** (intermittens) **növekedés** jellemzi a nedves trópusi élőhelyek örökzöld fáinak kb. 75%-át (a maximális szárnövekedés és lombképzés a nap-éj egyenlőségek időszakában, félévenként észlelhető), valamint a mérsékelt égövi, lombhullató és örökzöld erdőket alkotó bükkféléket és fenyőféléket, melyeknél a tavaszi hajtásnövekedés nyár elején leáll, majd nyár közepén újra folytatódik, ősszel pedig ismét megszűnik. Ez a növekedési dinamika csökkentheti az erőteljes növényevés és parazitizmus káros hatásait (például kevesebb lesz az élősködő, amikor leáll a növekedés, majd a veszély csökkenésekor újabb hajtásszakaszok pótolják az előbbieket).

A virágzás időzítésének tekintetében (ami a megporzás és a magképzés optimalizálását célozza a sajátos helyi körülmények között), a trópusi növények lehetnek:

- a. állandó virágzásúak, ezek az egész év folyamán virágozhatnak; ilyen a hibiszkusz, a kókuszpálma, a papája stb.
- b. évszakos virágzásúak, amelyek csak az év meghatározott időszakában virágoznak (például számos *Cassia* faj)
- c. rendszertelen virágzásúak, melyek magképzési ideje nem folyamatos és nem kapcsolódik valamely környezeti tényező időnkénti jelenlétéhez sem (például *Dendrobium* fajok)
- d. több évenként virágzók, ezeknél a szaporodási szakasz beindulása nem környezeti hatásoktól, hanem a belső biológiai óra szabályozó tényezőitől függ (például a bambusznád esetében).

### 5.11.1. A dendrokronológia

Egy élőhely éghajlatának több tíz vagy több száz évre kiterjedő változásairól az ott élő fák törzsében levő évgyűrűk szövettani, minőségi (összetételi) és mennyiségi jellemvonásai szolgáltatnak információkat. A másodlagos fatest évgyűrűinek felépítése és az éghajlat közötti összefüggéseket a dendrokronológia tanulmányozza. Fő mennyiségi fenológiai módszere az **évgyűrű-fenometria**, amelynek segítségével az évgyűrűk vastagsága, tömörsége, a korai és késői pászta közötti arány, a faedények üregének átmérője, a faedények száma, a lignifikált sejtfalak vastagsága, a farostok mennyisége stb. felhasználható annak felbecsülésére, hogy az illető fatest kifejlődésének ideje alatt (ami idős fák esetében, ha a törzs alapi részét vizsgáljuk, akár néhány ezer év is lehet) a fa élőhelyén hogyan változott az éghajlat: hogyan követték egymást a szárazabb és csapadékosabb évek, a melegebb és hűvösebb nyarak, melyik évben volt hosszú az ősz, hűvös a tavaszvég stb. Ebből következtetni lehet az éghajlat változási tendenciájára a következő években, a hőmérsékleti és csapadékmennyiségi ingadozások periodicitására, a helyi környezetszennyezés és egyéb zavaró tényezők hatásának mértékére és ütemére az éghajlati paraméterek módosítására. Mindez olyan földrajzi övezetekre vonatkozik, ahol több évszak

váltakozik a fa aktív vegetációs periódusa alatt, hiszen a különböző évszakok hiányában a fatest vastagodása egyenletes és nem különíthető el évgyűrűk.

A mérsékelt éghajlati övezetben a fatest minden évgyűrűje egy belsőbb helyzetű korai vagy tavaszi pásztából és ezt kívülről burkoló késői vagy őszi pásztából áll, az egymás utáni években képződő gyűrűk pedig belülről kifele rétegződnek egymás köré a törzs és az ágak vastagodása során. Télen, a fák nyugalmi szakasza alatt nem képződnek faedények és egyéb xilémelemek (faparenchima, szklerenchimatikus farostok), valamint másodlagos bélsugarak. A fatest évgyűrűinek szerveződési jellemvonásait vékony xilotómiás metszeteken mikroszkóp segítségével lehet vizsgálni.

A **tavaszi pászta** jellemzői információt szolgáltatnak:

- a hóolvadás és a kora tavaszi felmelegedés üteméről
- az előző évi tápanyag-ellátásról
- az április-májusi késői hidegperiódusokról
- paraziták tömeges támadásáról a nyár közepéig
- a tavaszi csapadékmennyiségről.

Az **őszi pászta** vizsgálatával következtetni lehet:

- a nyári csapadékmegoszlásra és a július-augusztusi szárazság mértékére
- a nyárvégi és kora őszi megvilágítási és hőmérsékleti körülményekre
- a talajban levő ásványi sók hozzáférhetőségére
- a nyári növényevés mértékére
- az őszi csapadékos vagy száraz, meleg vagy hideg jellegére
- szennyező anyagok felgyűlésére a nyár folyamán teljesen kifejlődő hajtásrendszerben.

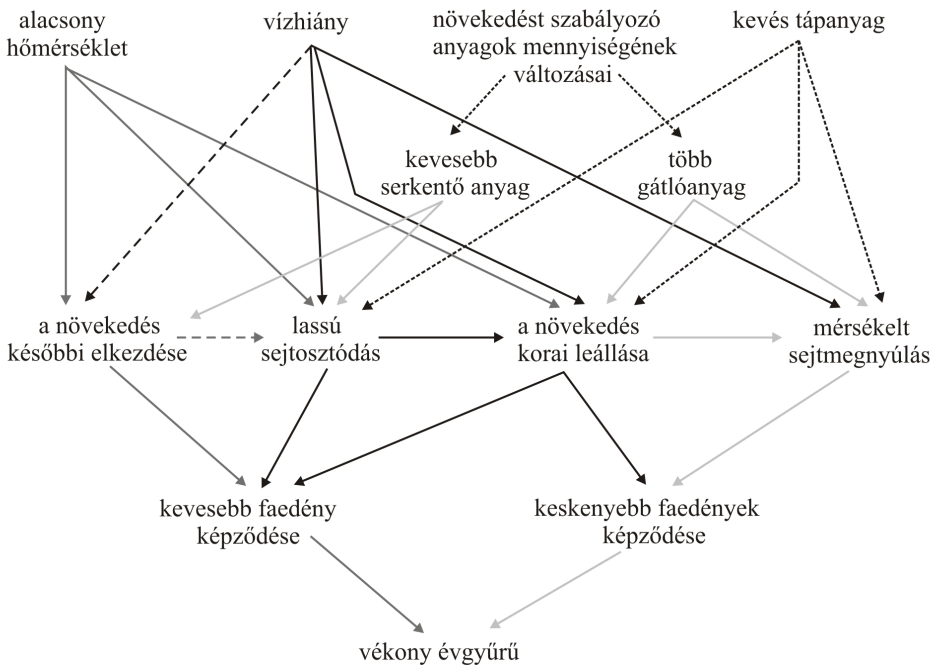
Általában szélsőséges éghajlatú években a kialakuló évgyűrűk túl keskenyek vagy túl szélesek az előttük és utánuk levőkhöz viszonyítva. Árnyékban az évgyűrűsávok keskenyebbek, mint közvetlen erős napfényben. Csapadékosabb periódusok évgyűrűsávjai szélesebbek és lazább, lyukacsosabb szerkezetűek, a fásodott sejtfalak vékonyabbak. A közvetlen szélnek kitett oldalon az évgyűrűrész keskenyebb és tömörebb, mint az ellentétes oldalon. Az éghajlattól függetlenül, a fa öregedése során a később keletkező évgyűrűk egyre keskenyebbek, mint azok, amelyek fiatal korban alakultak ki. A késői pásztában a faedények átmérője és száma (a pászta szélessége), a sejtfalak vastagsága és szerkezeti sűrűsége az illető évi szárazanyag-termelés indikátora.

A dendrokronológiai ismeretek alkalmazásának egyik érdekes példája a világ legjobb hangzású hegedűivel kapcsolatos. Antonio Stradivari cremonai hangszerkészítő mester által előállított, XVII-dik századi hegedűk utánozhatatlan hangzásának egyik magyarázata a fák évgyűrű-szerkezete és az időjárási viszonyok közötti kapcsolattal függ össze. A hegedűk alapjául szolgáló fák olyan időszakban fejlődtek, amikor évtizedeken át hosszú hideg telek és hűvös nyarak váltották egymást. Európában



a XV-dik századtól a XIX-dik század közepéig hidegebb éghajlati viszonyok uralkodtak, ami miatt az alpesi fenyőerdőkben lelassult a fák növekedése és tömörebb évgyűrű-szerkezet alakult ki. A négy évszázadon át tartó lehűlés 1645 és 1715 között érte el mélypontját, Stradivari pedig legértékesebb hegedűit 1690 és 1720 között készítette. A Nyugat-Franciaországtól Dél-Németországig elterülő hegyi erdők vörösfenyői, lucfenyői és erdei fenyői 1625 és 1720 között példátlan lassúsággal nőttek, sűrűn álló és nagyon vékony évgyűrűket fejlesztve. A fa sajátos tömörsége hozzájárult a belőle készült hegedűk utánozhatatlan hangzásához (a hegedűkészítő mester egyedi tehetsége mellett).

Az éghajlati körülmények közvetlenül vagy a növényi növekedést szabályozó anyagok mennyiségi változásainak meghatározása útján befolyásolják a másodlagos fatest fejlődését, vagyis az évgyűrűk alakulását. Például, alacsony hőmérséklet, szárazság és elégtelen ásványi tápanyag-mennyiség hatására kevesebb serkentő anyag és több növekedést gátló bioregulátor kerül a vastagodó fás szárba. Mindezek kölcsönhatásának eredményeként a szélességi növekedés tavasszal később kezdődik, lassúbb a sejtosztódás, nyáron korán leáll a térfogati növekedés, kevesebb nyúlak meg a differenciálódó sejtek és kevesebb lignin szintetizálódik. Így kevesebb faedény alakul ki és ezek keskenyebbek, ami az illető évben egy vékony évgyűrűt eredményez (58. ábra).



**58. ábra.** Összefüggések környezeti körülmények, belső szabályozó tényezők és az évgyűrűk növekedése között (Larcher 2001 után)