



---

## SZEMLE

# A növényi magtömeg-variabilitás ökológiai háttere és jelentősége

SONKOLY Judit<sup>1\*</sup>, MOLNÁR V. Attila<sup>2</sup> & TÖRÖK Péter<sup>3</sup>

(1) Debreceni Egyetem TTK Ökológiai Tanszék, H-4010 Debrecen Pf.: 71., \* [sonkoly.judit@gmail.com](mailto:sonkoly.judit@gmail.com)

(2) Debreceni Egyetem TTK Növénytan Tanszék, H-4010 Debrecen Pf.: 14.

(3) MTA-DE Biodiverzitás Kutatócsoport, H-4032 Debrecen, Egyetem tér 1.

### Specific variability and ecological meaning of seed weights

**Abstract** – There is an almost twelve order of magnitude difference in the seed weight of recent plant species. Studying the causes, patterns and consequences of this high variability is a crucial issue in plant ecology. In this paper we summarise the main conclusions of the studies in this topic to get a broad and general view of the possible explanations of high variability in seed weights and its consequences on dispersal, seed predation, seed bank formation, germination, establishment and plant growth, and on the structure and function of plant communities. Because of the extremely high number of papers published in this topic, we aimed at to concentrate on papers published in high-ranked international journals in the last few decades, having a special focus on publications from the Carpathian Basin. It was found that growth form, body size, genome size, latitude and light availability are responsible for the detected high variability in the seed weights of species. Intra-individual variability is mostly caused by the effects of the position on the maternal plant and the seed size – seed number trade-off. The effect of dispersal by wind or by seed predators on the variability of seed weights and its ecological consequences are the most studied. Predicting persistence on the basis of seed size and seed shape also has been a popular research topic lately. Studying the effects of seed weight variability on the structure of plant communities is also becoming more and more important, but no general conclusions could be drawn yet.

**Keywords:** germination, seed bank, seed dispersal, seed persistence, seed predation, seed size, seedling establishment

**Összefoglalás** – A recens növényfajok esetében mintegy 12 nagyságrendnyi eltérés van a legkisebb és a legnagyobb magvak tömegében. A tapasztalt nagy variabilitás okainak keresése, a tér- és időbeli mintázat és ezzel összefüggésben lévő ökológiai tényezők vizsgálata napjainkban az ökológiai kutatások egyik jelentős irányvonala. A jelen közleményben a témában megjelent cikkek legfontosabb eredményeit tekintjük át, hogy átfogó képet nyújtsunk a magok tömegének variabilitásáról, ennek lehetséges okairól, valamint a terjedésre, magpredációra, magbank-képzésre, csírázásra, növekedésre, valamint a növényközösségek összetételére gyakorolt hatásairól. A témában megjelent publikációk nagy száma miatt igyekeztünk az utóbbi néhány évtized során a rangos nemzetközi lapokban megjelent publikációkra koncentrálni, valamint kiemelt hangsúlyt fektetni a hazai kutatások eredményeinek bemutatására. A magtömeg variabilitásának vizsgálata során a fajok közötti variabilitás tekintetében a legfontosabb eredmények az életforma, testméret, genom méret, a klimatikus- és regionális zonáció illetve a fényviszonyok tekintetében születtek. Az egyedszintű variabilitás legfőbb okainak az anyanövényen való elhelyezkedés hatása és a magtömeg – magszám csereviszony bizonyultak, az egyedek közötti variabilitásra pedig leginkább az anyanövény környezete és mérete,

valamint szintén a magtömeg – magszám csereviszony bizonyultak a legnagyobb hatásúnak. A magtömeg-variabilitás legfontosabb következményei kapcsán a szél- és magpredátorok általi terjesztésre, a csírázási arányra és a csíranövények túlélésére gyakorolt hatásairól tudunk a legtöbbet. Az utóbbi mintegy két évtizedben népszerű kutatási irány a perzisztencia illetve a magtömeg és magalak összefüggésének vizsgálata. A magtömeg-variabilitás növényközösségek szerkezetére gyakorolt hatásának kutatása is egyre nagyobb jelentőségű, azonban ezen a téren egyelőre nincsenek kimutatott általános érvényű összefüggések.

**Kulcsszavak:** csíranövény megtelepedés, csírázás, magbank, magméret, magpredáció, magterjedés

## Bevezetés

A mag egyik legfontosabb és egyik legegyszerűbben meghatározható fizikai jellemzője a tömege, amely igen fontos ökológiai folyamatokat befolyásol, illetve indikál. A magtömeg hatással van egyrészt a tér- és időbeli terjedőképességre, valamint befolyásolhatja a magpredációt, a csíranövények megtelepedését, fejlődését és túlélését. Ennek okán az utóbbi időben nagy figyelmet szentelnek a magtömeg ökológiai folyamatokban játszott szerepének és jelentőségének kutatására. A Google Scholar internetes keresőprogram ‘seed weight’ kifejezésre több mint 5-ször több találatot ad a 2000–2010-es időszakban (18600), mint az 1970–1980-as időszakban (3630). Ugyanakkor a ‘plant’ vagy a ‘species’ kulcsszavakra csupán 1,4-szer, illetve 1,7-szer több találat jut ugyanebben az időszakban, tehát az e két kulcsszót tartalmazó cikkek számához viszonyítva a magok tömegével foglalkozó cikkek száma több mint 3-szoros mértékben növekedett. Ez is a magtömeggel foglalkozó kutatások növekvő tudományos jelentőségét mutatja.

Napjainkban jellemző irányvonal a magökológiai kutatásokban az elektronikus adatbázisok építése, amelyekben rendszerint számos további magjellemző mellett a magtömeg is helyet kap (SEED database – CSONTOS 1998, LEDA Traitbase – KLEYER *et al.* 2008, TRY adatbázis – KATTGE *et al.* 2011a, 2011b, D3 adatbázis – HINTZE *et al.* 2013). Mivel számos, Európában például súlypontosan dél- és kelet-európai faj adathiányos e tekintetben, új magtömeg adatok publikálása jelenleg is szükséges és fontos feladat hazai viszonylatban is (de lásd például CSONTOS *et al.* 2003, CSONTOS *et al.* 2007, TÖRÖK *et al.* 2013). A magtömeg adatbázisok kiépítése és bővítése elősegíti az olyan kutatásokat, amelyek a fajok széles körében vizsgálják a magtömeg és további növényi életmenet-jellemzők összefüggéseit (például ROCKWOOD 1985, MOLES & WESTOBY 2003, BEAULIEU *et al.* 2007).

Célunk volt, hogy a teljesség igénye nélkül, de átfogó képet adjunk arról, hogy milyen tudással rendelkezünk eddig a magok tömegének fajok közötti és fajon belüli variabilitásáról, ennek háttéréről, valamint a terjedésre, magpredációra, magbank-képzésre, csírázásra, növekedésre és a növényközösségek összetételére gyakorolt hatásairól.

## Anyag és módszer

Google Scholar keresőprogramban a ‘seed weight’ OR ‘seed mass’ kifejezésre adott találatok (16900 darab) közül az első 500 találatot vizsgáltuk meg. Ezekből válogattuk ki a témakörbe tartozó, 1970 után megjelent közleményeket, majd a kiválogatott közlemények irodalomjegyzéke, valamint saját tapasztalataink alapján tovább bővítettük az elemzésbe vont közlemények listáját. A témában megjelent közlemények rendkívül nagy száma miatt igyekeztünk az utóbbi néhány évtized kutatásaira koncentrálni, a megjelent közlemények közül különösen nagy hangsúlyt fektetve a hazai kutatók témához szorosan kapcsolódó eredményeinek bemutatására is. Összesen mintegy 190 közlemény eredményeit tárgyaljuk a cikkben. Legtöbb közleményben nem tisztázták, hogy magokat, terméseket vagy egyéb képleteket, függetleneket is tartalmazó diaspórákat vizsgáltak, így a jelen tanulmányban ezt összevontan kezeltük, és minden generatív terjesztési egységet „mag”-nak neveztünk.

## Tárgyalás

### A magtömeg fajok közötti variabilitása

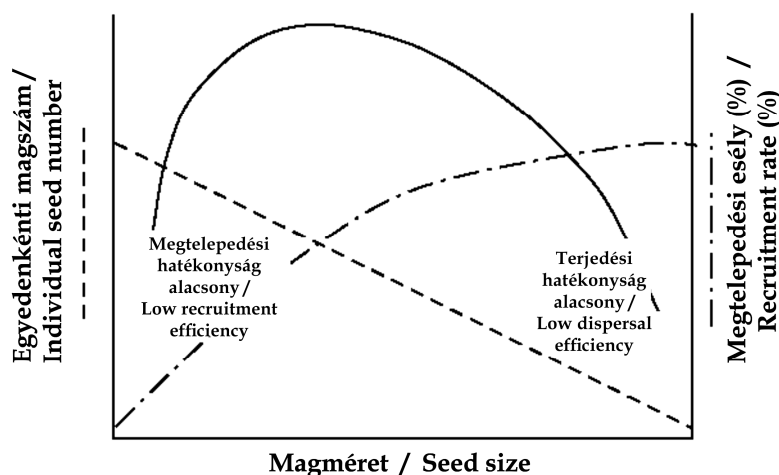
A recens növényfajok esetében mintegy 12 nagyságrendnyi eltérés van a legkisebb és a legnagyobb magvak tömegében. Míg az orchideák szinte porszerű, esetenként alig 0,0001 mg tömegű magvakkal rendelkeznek, addig a tengerikókusz (*Lodoicea maldivica*) akár egyenként 20 kg-ot is elérő magvakat érlelhet (MOLES *et al.* 2005a). Még az igen apró magokkal rendelkező orchideák körében is az eddigi adatok alapján 0,31 µg és 24 µg között változik a magtömeg (ARDITTI & GHANI 2000), ami közel 80-szoros különbséget jelent. E nagy magtömegvariabilitás okainak, mintázatának és következményeinek ökológiai szempontú vizsgálata napjaink egyik jelentős kutatási iránya a növényökológiában.

### A magtömeg változása az evolúció során

BEAULIEU *et al.* (2007) összehasonlító módszerek sorát használták arra, hogy szignifikáns evolúciós összefüggéseket keressenek a növényi genom mérete és a magtömeg között. Azok az evolúciós elágazások, melyek nagymértékben hozzájárultak a genom méretében jelenleg tapasztalható varianciához, a mag tömegében tapasztalt varianciához is nagymértékben hozzájárultak. Független kontraszt elemzések alapján a genom méretbeli varianciája az összes vizsgált faj figyelembevételével pozitívan korrelált a mag tömegének varianciájával. Úgy tűnik, hogy a genom mérete beállíthat egy minimális magtömeget, ami arányosan növekszik a genom méretének növekedésével, míg a maximális magtömeget bármely genomméret esetén további faktorok (mint például a növény magassága) határozzák meg. A magtömeg varianciáját legnagyobb mértékben az életformabeli eltérések magyarázták. MOLES *et al.* (2005a) 12 669 zárvatermő és 318 nyitvatermő faj magtömeg adatainak felhasználásával létrehoztak egy filogenetikai fát, hogy megállapítsák a legnagyobb elágazási eseményeket és azokat, amelyek a legnagyobb mértékben járultak hozzá a recens növényfajok magtömegvariabilitásához. Ezek alapján jobban megérthetjük a nyitvatermők adaptív radiációja során bekövetkező magtömegváltozásokat. A nyitvatermők (nagymagvúak) és zárvatermők (kismagvúak) elágazása bizonyult a legnagyobb és legfontosabb elágazásnak, amely közel 60-szoros eltérést jelentett a magtömegben, melynek során a zárvatermők kialakulása nagymértékű magtömeg csökkenéssel járt. A további három legjelentősebb magtömegbeli elágazás a törzsfán életformabeli különbségekkel függött össze. Szintén MOLES *et al.* (2005b) a növények evolúciója során bekövetkező magtömegváltozásokkal leginkább összefüggésben álló faktorok azonosításának érdekében egy divergencia analízist is végeztek, melyhez 12 987 faj publikált magtömeg adatait gyűjtötték össze. Itt az előzőekhez hasonlóan megerősítették, hogy a növekedési formában bekövetkező változások szorosabban korreláltak a magtömeg változásaival, mint bármely más jelleg hasonló mértékű változásai. Ez az eredmény konzisztens azzal a megfigyeléssel, hogy a recens fajok magtömege szorosan összefügg az életformával. Az életformán túlmenően a nagyobb magtömeg általában a biotikus terjesztéssel, a kisebb magtömeg pedig a sarkokhoz közelebbi elterjedéssel állt összefüggésben. A terjedési mód változása szintén szoros összefüggésben van a magtömeg változásaival. Ha a mag tömege egy az anyanövény és az utód közötti kompromisszum eredménye, akkor feltételezhető, hogy az idegenbeporzású fajok nagyobb magokat termelnek, mint az önbeporzók. Ez a trend statisztikailag is kimutatható a brit flóra, illetve számos növény család esetében (DE JONG *et al.* 2005).

*Terjedési és megtelepedési hatékonyság összefüggése a magtömeggel*

A magok tömegét nagymértékben befolyásolhatja a magok tömege és száma között feltételezett csereviszony (trade-off). Eszerint a növények szaporodási stratégiája két véglet – sok apró, jó terjedő képességű, de kevés tartalék-tápanyaggal rendelkező; illetve kevés, nagy tömegű, rosszabb terjedőképességű, de sok tartalék-tápanyaggal rendelkező mag termelése – között mozog (1. ábra). Az egyes fajok magtermelési stratégiája e skála mentén mozogva más-más ponton helyezkedik el, ami nagymértékben hozzájárul a magok tömegében tapasztalható nagy variabilitáshoz. SMITH & FRETWELL (1974) modellt állítottak fel az utódok (magok) számának és tömegének optimalizálásáról és egyensúlyáról. E modell nyomán fontos felismerések születtek a növényvilág vonatkozásában. GERITZ (1995) valamint REES & WESTOBY (1997) matematikai modellek alkalmazásával kimutatták, hogy a magok tömege és száma között fennálló csereviszony fajonként egy optimális magtömeg helyett inkább a magtömeg egy széles skáláját alakítja ki, melynek során az eltérő magtömeghez kötődő növényi stratégiák egyidejűleg stabilan fennmaradnak. Ezen túlmenően GERITZ (1995) modellje alapján a sok tartalék tápanyaggal és kisebb csíranövény-mortalitással rendelkező növények magtömege nagyobb variabilitást mutatott, mint a kevés tartalék tápanyaggal rendelkező növényeké, az aggregáltan (pl. endozoochor módon) terjedő magok magtömegeloszlása pedig a kisebb magvak felé tolódik el. MCGINLEY & CHARNOV (1988) kibővítették SMITH & FRETWELL (1974) modelljét kettő vagy több különböző forrás allokációjának tekintetében. Eszerint az optimális magtömegnek (szén-allokáció) pozitívan kell korrelálnia a magtermelési arányhoz rendelkezésre álló szén és nitrogén arányával (C/N arány), valamint negatív korrelációnak kell fennállnia a magtömeg és a mag abszolút nitrogéntartalma között. Ezek az eredmények részben megmagyarázzák az egyedeken belül és az egyedek között tapasztalható magtömeg-variabilitást is.



**1. ábra.** Az egyedenkénti magtermelés és a magméret szerepe a térségi terjedésben és a megtelepedésben ERIKSSON (2000) nyomán.

**Fig. 1.** The role of seed size and seed production per plant in dispersal and colonization ability of plants (following ERIKSSON 2000, modified).

KAWANO (1981) 61, Japánban előforduló fajról saját adatai, valamint irodalmi adatok összevont vizsgálatával megerősítette a csereviszonyt a növényi propagulumok tömege és egyedenkénti száma között. SHIPLEY & DION (1992) 57 lágyszárú zárvatermő faj 285 hajtá-

sán egy év alatt termelt magok számát vizsgálta meg. A hajtásonkénti magszám gyenge negatív korrelációt mutatott az átlagos magtömeggel, ami a magok tömege és száma között fennálló csereviszony bizonyítéka, de a vártnál gyengébbnek mutatkozott a hatása. JAKOBSSON & ERIKSSON (2000) Délkelet-Svédország 72 gyepi fajánál elemezték a magok tömege és száma között fennálló viszonyt. A vizsgálat megerősítette a fentiekben is feltételezett csereviszonyt: minél nagyobb volt két faj magtömegének különbsége, annál nagyobb volt magszámuk különbsége is, természetesen ellentétes előjellel. A csereviszony meglete bizonyítható a Tibeti-fennsík kilenc *Pedicularis* faja esetében is (GUO *et al.* 2010). Irodalmi adatok összegyűjtése és feldolgozása nyomán LEISHMAN (2001) áttekintő tanulmányában arra a következtetésre jutott, hogy a magok tömege és száma között fennálló csereviszony feltehetően többnyire általánosan meglévő jelenség a növényeknél.

#### *Fejlődési és morfológiai kényszerek hatása a magtömegre*

Az egyes fajok magtömegét fejlődési és morfológiai kényszerek is meghatározhatják, ami többnyire a magtömeg-variabilitásban megfigyelhető taxonómiai trendekben nyilvánul meg. A reprodukció általában csereviszonyban áll a vegetatív növekedéssel, így a nagy terméssel és maggal rendelkező fajok rövidebb hajtásnövekedésre fordított idővel jellemezhetőek, amely gyakran átfed a virágzással is (CASTRO-DÍEZ *et al.* 2003). A magok tömege és száma, valamint az anyanövény mérete is függ a fejlődésre és növekedésre rendelkezésre álló időtől. BOLMGREN & COWAN (2008) vizsgálatában, Svédország déli részének flórája esetében, az évelő lágyszárúak körében a virágzás kezdete negatívan korrelált a magtömeggel, azaz a nagyobb magvú fajok korábban kezdtek virágozni. Ezzel szemben a magtömeg a növény magasságával pozitívan korrelált. A virágzás kezdetének időpontja az évelő fajok körében is korrelált a magtömeggel, a fásszárúak körében azonban egyik korreláció sem volt kimutatható.

HODGSON & MACKEY (1986) az angliai Sheffield környékének flóráját vizsgálva kimutatták, hogy a termőnként egy magkezdeménnyel rendelkező családok általában nagyobb magokkal jellemezhetőek, mint a termőnként számos magkezdeménnyel rendelkezők. Emellett összefüggést találtak a magtömeg és az embriogenezis típusa között, továbbá kimutatták, hogy a fejlett endospermiummal rendelkező fajok – amely sajátosság egy taxonómiaileg eléggé konzervatív jelleg – jellemzően nagyobb magtömegűek. Ez a trend családokon belül és családok között egyaránt fennállt. A kimutatott jelenségek taxonómiai kényszereknek tekinthetők a magtömeg kialakításában, mivel ezek a jellegek nehezen változnak, és nemzedékről nemzedékre igen konzervatívan fejeződnek ki az egyes családokban. SILVERTOWN (1989) felvetette, hogy mivel a természetes populációkban végzett kutatások alapján a magtömeg nagy fenotipikus plaszticitást és alacsony heritabilitást mutat, az átlagos magtömeg állandósága talán inkább a korábbi szelekciós hatások útján kialakult fejlődési/morfológiai kényszerek, mintsem a jelenleg folyó stabilizáló szelekció eredménye. SILVERTOWN (1989) szerint mindezek alapján megkérdőjelezhető az az elképzelés, hogy a nagy magtömeg a száraz körülmények között, illetve árnyékban történő csírázáshoz való alkalmazkodás eredménye lenne (de lásd például SALISBURY (1974), HODKINSON *et al.* (1998) és METCALFE & GRUBB (1995) eredményeit). Véleménye szerint lehetséges, hogy egyszerűen a kis magokkal rendelkező fajok nem képesek meghódítani az ilyen élőhelyeket. A stabilizáló szelekcióra utaló hatásokat (a magtömeg állandósága, a magtömeg fitnesszre gyakorolt hatása, a magtömeg heritabilitása és a magok tömege és száma között fennálló csereviszony) a természetes populációkban tett újabb megfigyelések alapján gyengébbnek találták, mint azt korábban feltételezték. Így ezek alapján a magtömeg állandósága inkább fejlődést kanalizáló folyamatok eredménye lehet, mely folyamatoknak a szelekció a végső, nem pedig a közvetlen kiváltó oka.

### *A klimatikus- és magassági zonáció hatása a magtömegre*

A magtömeg fajok közötti variabilitására jelentős hatást gyakorolhat a földrajzi elterjedés és a regionalitás is. MOLES & WESTOBY (2003) irodalmi adatok felhasználásával meghatározták a magtömeg és az Egyenlítőtől való távolság közötti összefüggést. Szignifikáns összefüggést találtak mind fajon belül, mind fajok között vizsgálva, de a fajok közötti összefüggés sokkal jelentősebb volt: az átlagos magtömeg a sarkok felé haladva csökkent, körülbelül 23°-onként közel egy nagyságrenddel. MURRAY *et al.* (2004) a magtömeg és a hosszúsági illetve szélességi fokok összefüggését a klimatikus tényezők figyelembevételével vizsgálva kimutatták, hogy a magtömeg geográfiai variabilitása elsősorban a hőmérséklet és a napsugárzás geográfiai variabilitásával magyarázható, míg a csapadékmennyiség sokkal kisebb hatású. Ezekre a klimatikus hatásokra történő statisztikai kontrollálás után a magtömeg és a szélességi illetve hosszúsági körök közötti korreláció megszűnik. Ezek alapján a szélességi és hosszúsági fokok mentén megfigyelhető magtömeg-gradiensek szoros összefüggésben állnak olyan klimatikus tényezők, mint például a hőmérséklet, a napsugárzás vagy a csapadék gradienyszerű változásaival.

A magtömeg azonban a klimatikus zonáció mintájára nem csak az Egyenlítőtől való távolsággal, hanem a regionális zonáció mentén a tengerszint feletti magasság növekedésével is változhat. A tengerszint feletti magasság magtömegre gyakorolt hatásának vizsgálata során egymásnak ellentmondó eredményeket kaptak. BAKER (1972) csökkenő magtömeget figyelt meg a tengerszint feletti magasság növekedésével. Ennek oka szerinte a tengerszint feletti magasság növekedésével a vegetációs időszak hosszában bekövetkező csökkenés lehet, ami miatt elképzelhető, hogy nem áll rendelkezésre elegendő idő nagy tömegű magok létrehozására. További ok lehet, hogy a perzisztencia – a kedvezőtlen körülmények túlélését biztosítva – a kisebb magtömegre szelektál. Szignifikáns negatív korrelációt találtak a magtömeg és a tengerszint feletti magasság között tibeti alpesi rétek 570 faja esetén is (BU *et al.* 2007). GUO *et al.* (2010) a Tibeti-fennsík kilenc *Pedicularis* faja esetében vizsgálták az egyedi magtömeg összefüggését a tengerszint feletti magassággal, a növény méretével és a termésenkénti magszámmal. A tengerszint feletti magasság negatívan korrelált a magtömeggel nyolc faj esetében és az összes fajt együttesen vizsgálva is, azonban az összefüggés nem bizonyult szignifikánsnak a növények méretében és a termésenkénti magszámban tapasztalható variabilitásra való kontrollálás után. A Svájci Alpokban folytatott kísérletek eredményei azonban éppen ellentétesek az előzőekkel: a magtömeg itt növekedett a tengerszint feletti magasság növekedésével a fajok között, de az egyes fajok eltérő magasságokban élő populációi között nem (PLUESS *et al.* 2005). Eredményeik azt sugallják, hogy nagy tengerszint feletti magasságokon a szelekciós nyomás a nagyobb magtömeg irányába hat, de úgy tűnik, hogy ez a trend nem áll fenn minden esetben. ROCKWOOD (1985) viszont trópusi fajok vizsgálata során nem talált egyértelmű összefüggést a magtömeg és a tengerszint feletti magasság között.

### *Az élőhely jellemzőinek hatása a magtömegre*

A magtömeg-variabilitás élőhelyfüggésének kutatását SALISBURY (1942) könyve alapozta meg. A brit flóra fajainak magtömegét vizsgálva megállapította, hogy az átlagos magtömeg a nyílt élőhelyektől a zárt élőhelyek irányába növekszik. Később további adatokkal is alátámasztotta ezt az összefüggést (SALISBURY 1974), KELLY (1997) azonban felvetette, hogy ennek során több mintavételi hibát is elkövetett, valamint nem a legmegfelelőbb statisztikai módszert alkalmazta. SALISBURY (1974) adatsorának újraelemzésével kimutatta, hogy a megfelelő statisztikai módszerek használatával nem mutatható ki az összefüggés a magtömeg és az adott élőhelyen uralkodó környezeti viszonyok között. Erre reagálva THOMPSON & HODKINSON

(1998) kijelentették, hogy KELLY (1997) elemzése maga is hibákat tartalmaz, és hogy a mintavételi hiba vádja egy félreértésből fakad. Összevonva újraelemzték a SALISBURY által publikált (1942 és 1974) adatsorokat, és arra jutottak, hogy a magtömeg és a környezeti tényezők közötti kapcsolat ténylegesen fennáll.

BAKER (1972) Kalifornia flóráján végzett hasonló vizsgálatokat, de a magtömeg fényviszonyoktól való függését kevésbé erősnek találta, mint azt SALISBURY (1942) a brit flóra esetében. Azt is megállapította, hogy az élőhely szárazodásával párhuzamosan az átlagos magtömeg növekszik. HODKINSON *et al.* (1998) 504 angoliai faj életformabeli különbségek miatti variabilitását is figyelembe véve szintén úgy találták, hogy a magtömeg pozitívan korrelált az élőhely árnyékoltságával. Az árnyéktűrő fajok magjai Szingapúr esőerdeinek 140 faja esetében is szignifikánsan nagyobbak bizonyultak, mint a fényigényes fajok magjai (METCALFE & GRUBB 1995), valamint hét évelő ernyősvirágzatú faj esetében egy faj kivételével az erdei fajok magjai szintén szignifikánsan nagyobbak bizonyultak, mint a nyílt élőhelyen élő fajok magjai (HENDRIX & SUNG 1989). CSONTOS (1998) az általa létrehozott 'SEED' adatbázis (Seed Ecological Database) segítségével vizsgálta, hogy a nagy magtömeg az erős árnyékoláshoz való alkalmazkodás következménye-e. Kongenerikus fajpárok vizsgálatával kimutatta, hogy a szkiofil fajok magtömege nagyobb, mint a heliofil fajoké, tehát eredményei az előbbiekhöz hasonlóan megerősítették az árnyékoltság és magtömeg közötti feltételezett pozitív összefüggést. Szintén megerősítő eredményt kapott CSONTOS & KALAPOS (2012) C3-as és C4-es fűfajok vizsgálatával. Az élőhelyeik fényviszonyaihoz kapcsolódóan szignifikáns különbség van a C3 és a C4 fűfajok magtömegében. A nyíltabb élőhelyeken előforduló C4 fajok magjai kisebbek, mint a C3 fajokéi, ami annak tudható be, hogy ezeken az élőhelyeken a fényért folyó kompetíció gyengébb, a C3 fűfajok viszont arra specializálódtak, hogy sűrű növényzet takarásában is képesek legyenek csírázni. Mivel a legtöbb idegenhonos C4 fűfaj hazánkban egyéves, és kis tömegű, izodiametrikus magokkal rendelkezik, ezek a jellegek felhasználhatóak arra, hogy megjósoljuk, mely fajok lehetnek a nyílt élőhelyek további potenciális özfajai (CSONTOS & KALAPOS 2012).

Az élőhely talajának egyes jellemzői szintén összefüggésben állhatnak a magtömeggel. Németországban az egyéves, kétéves, évelő lágyszárú, és évelő fásszárú fajokat elkülönítve vizsgálva TAUTENHAHN *et al.* (2008) kimutatták, hogy erős pozitív korreláció van a magtömeg és a talaj pH-ja között, valamint negatív korreláció áll fenn a magtömeg és a talaj nedvességtartalma között, míg a fényellátottság ezekkel összevetve sokkal kevésbé meghatározó faktornak bizonyult. Alacsony magtömeget találtak a síkságok és folyóvölgyek flórájánál, míg a löszterületek és a meszes alapkőzetű hegyvidékek flórája magas magtömeggel volt jellemezhető.

MAZER (1990) az indianai homokvidék 648 zárwatermő fájánál, a rendszertani hovatartozásra is kontrollálva megvizsgálta a magtömeg és az élőhely egyes jellemzőinek összefüggéseit. A vizsgált nemzetségeken és családokon belül nem volt statisztikailag kimutatható összefüggés az élőhely víz- és fényellátottsága illetve a magtömeg között, annak ellenére, hogy ez a kapcsolat kimutatható volt az összes faj együttes vizsgálatakor. Emellett mintegy 570 tibeti alpesi faj vizsgálatában is úgy találták, hogy az élőhelynek nincs szignifikáns hatása a magtömegre (BU *et al.* 2007).

CSONTOS *et al.* (2003) a magyar flóra 38 egyszikű fájának új magtömeg adatait vizsgálva természetesség és magtömeg viszonyában azt találták, hogy a természetesebb állapotokat jelző fajok nagyobb magtömeggel rendelkeznek, míg a bolygatást jelző fajok kisebbel. TÖRÖK *et al.* (2013) szerint viszont a természetességi érték negatívan korrelál a magtömeggel 1405 hazai fajt (egy- és kétszikűeket egyaránt) tekintve. Az ellentmondás oka az elemzésbe vont eltérő mintaszám és morfológiai csoport lehet.

*Az életforma és a növényi testméret hatása a magtömegre*

BAKER (1972) vizsgálatai szerint Kalifornia flórájában erős eltérés mutatkozott életforma alapon az átlagos magtömegben: a magtömeg az egyéves lágyszárúaktól a fák felé fokozatosan növekedett. Megállapította azt is, hogy minél nagyobb volt a növényen a vegetatív részek generatív részekhez viszonyított aránya, annál nagyobb magokat volt képes képezni az adott növény (ami nem meglepő, tekintve, hogy ez az arány általában az egyévesektől a fák felé haladva nő). Felvetette, hogy a mag terjedőképessége és tápanyagtartalma közötti egyensúly magasabb magtömegnél állhat be, ha a mag nagyobb magasságban terem, mert így nagyobb lehet a térbeli terjedési távolság és így a hatékonyság is. ROCKWOOD (1985) 8 család több mint 350 trópusi fajának magtömegét vizsgálta meg, hogy vajon a mérsékelt övben megfigyelt összefüggések a magtömeg és az életforma, illetve bizonyos környezeti tényezők tekintetében a trópusokon is fennállnak-e. A mérsékelt övhöz hasonlóan trópusokon is megfigyelhető a magtömeg csökkenése a fásszárúaktól a lágyszárúak irányába haladva. Az epifitonok esetében kétcsúcsú (bimodális) eloszlás figyelhető meg: az igen kis magtömegű orchideák és a cserjékkel összevethető, vagy azoknál nagyobb tömegű magokkal rendelkező epifitonok (főképp a Melastomaceae, Gesneriaceae és Bromeliaceae családból) alkotnak két jól elválasztott csoportot. A lágyszárú liánok magtömege a többi lágyszárúéhoz, míg a fásszárú liánok magtömege a fákéhoz állt közel. A magyar flóra tekintetében a magtömeg és az életforma kapcsolatát CSONTOS *et al.* (2007) vizsgálták meg. A magyar flóra 227 kétszikű fajából három csoportot képeztek (egy- és kétévesek, évelő lágyszárúak és évelő fásszárúak), és összehasonlították az egyes csoportok magtömegét. Az életforma itt is összefüggésben állt a magtömeggel: azt találták, hogy a fásszárúak szignifikánsan nagyobb tömegű magokkal rendelkeznek, míg a rövidéletű és évelő lágyszárúak átlagos magtömege nem tért el szignifikánsan egymástól.

MAZER (1989) az indianai homokvidék 648 zárvatermő fajánál vizsgálta a magtömeg, illetve a rendszertani hovatartozás, az élőhely, az életforma, egyes fenológiai jellemzők és az őshonos vagy idegenhonos státusz összefüggéseit. Eredményei szerint az őshonos vagy idegenhonos státusz kivételével minden rendszertani és ökológiai jellemző szignifikáns hatást gyakorolt a magtömegre, de a magtömeg variabilitását a legnagyobb mértékben a család (30%) és az életforma (22%) magyarázták. MICHAELS *et al.* (1988) a magtömeg variabilitásának ökológiai jelentősége kapcsán azt feltételezték, hogy ha ez a variabilitás jelentős ökológiai tartalommal bír, akkor a különböző ökológiai jellemzőkkel (életforma, terjedési mód, szukcessziós stádium) bíró fajok esetében szintén eltérőnek kell lennie. A magtömeg variációjára azonban nem függött össze szignifikánsan sem az életformával, sem a terjedési módjával, sem a szukcessziós stádiummal, ezért a témában folytatott további vizsgálatokat javasoltak. TÖRÖK *et al.* (2013) 2 224 taxon (saját mérésekből mintegy 1 405 taxon) magtömeg adatait két kérdés tekintetében vizsgálták meg: (i) Hogyan viszonyul a magtömeg a szociális magatartástípushoz? és (ii) a fajok életformája hogyan befolyásolja az egyes szociális magatartástípusok között tapasztalt magtömeg különbségeket? A különböző szociális magatartástípusok szignifikánsan különböző átlagos magtömeggel voltak jellemezhetőek: a természetes pionírok esetében találták a legkisebb magtömeget, míg az adventívek és termesztett fajok esetében a legnagyobbat. A rövidéletű füvek magtömegét szignifikánsan nagyobbak találták, mint az évelő füvekét vagy az évelő és egyéves dudvaneműekét (kétszikűek és nem fűnemű egyszikűek).

Az interspecifikus magtömeg-variabilitás egyik további lehetséges oka egyszerű allometria: a nagy növényeknek nagy magjaik vannak. Habár a növény mérete és a magtömege közti kapcsolat – azaz a magtömeg növekedése a lágyszárúak felől a fák felé haladva – jól ismert, keveset tudunk arról, hogy mi jellemző ezeken a tág kategóriákon belül elválló



rendszerinti csoportok esetében. THOMPSON & RABINOWITZ (1989) erre koncentrálnak részletebben elemezték a lágyszárúakon belüli összefüggéseket. Szignifikáns pozitív kapcsolatot mutattak ki az adott növény mérete és magtömege között a nyolc vizsgált családból öt esetben, míg az összes fajt egyben (családoktól függetlenül) vizsgálva nem tapasztaltak összefüggést. Ennek magyarázatára az allometrián túlmenően két további lehetőséget vetettek fel az egyes családok esetében kimutatott összefüggés értelmezésére: (i) A szukcesszió előrehaladtával nő a fajok magtömege és testmérete is, így a magtömeg anélkül nő együtt a növény méretével, hogy a kettő között közvetlen összefüggés lenne. (ii) Okozhatják terjedéskülönbségek is: ha ugyanolyan alakú és szerkezetű magok azonos magasságban szabadulnak ki a termésből, a kisebb magok messzebbre képesek terjedni, így a terjedés nehézsége miatt a kistermetű növények esetében a nagy magvak kialakulása erősen gátolt. Ezeket az eredményeket erősítik meg MOLES *et al.* (2004a), akik összesen 2 113 fajra gyűjtöttek össze publikált adatokat, melyek elemzése szintén pozitív összefüggést mutatott ki a magtömeg és az anyanövény méretének minden mérőszáma, valamint a reprodukív élettartam között is. Ezért bár a kismagvú fajok több magot termelnek egy év alatt a lombozat egy egységnyi területére vonatkoztatva, a nagyobb magvú fajok nagyobb lombozattal és hosszabb élettartammal rendelkeznek. Ez kompenzálja az előbbi különbséget, így nem mutatható ki összefüggés a magtömeg és az egy egyed által a teljes élettartam alatt produkált összes mag száma között. CORNELISSEN (1999) a brit flóra 58 fászfajánál a mag tömege és a levelek mérete közötti összefüggést vizsgálta. Eredményei szerint a magtömeg és a levélméret alapján három csoport képezhető: (i) kis magtömeg, közepes méretű terméságazat és nagy levélméret jellemzi a korai szukcessziós stádiumok közepes termetű, gyors növekedésű, lombhullató cserjéit és fáit; (ii) kis magtömeg, kis terméságazat és kis levélméret jellemzi a stresszelt élőhelyek alacsony, és lassú növekedésű, örökzöld fajait; míg (3) nagy magtömeg, nagy terméságazat és nagy levélméret jellemzi a késői szukcessziós stádiumok lassú növekedésű kompetítor fajait. Az adatok megerősítették a hipotézist, miszerint a nagy magtömeg és a kis levélméret együttes előfordulása valószínűtlen.

#### A magtömeg egyedek közötti variabilitása

Az egyedek közötti variabilitás egyik fő oka nyilvánvalóan az eltérő genetikai minőség lehet. Például STANTON (1984) szerint a *Raphanus raphanistrum*-nál a genetikai minőség van a legnagyobb hatással a magtömeg alakulására: szignifikáns összefüggést mutatott ki az anyanövény és az utódai által termelt magok tömege között. Szintén a *Raphanus raphanistrum*-nál MAZER (1987) reciprok keresztezéseket végzett egy természetes populáció egyedei között. Megállapította, hogy a pollendonorral ellentétben az anyanövénynek minden keresztezési irányban szignifikáns hatása volt a magtömegre, továbbá, hogy anyanövényként nagy magot termelő növényeknek pollendonorként nem feltétlenül lesznek nagy magtömeggel jellemezhető utódaik.

A megporzó pollen származása és a pollendonorok száma is hatással lehet a képződő magok tömegére. KALISZ például (1989) a *Collinsia verna* (Scrophulariaceae) példányainak kézi ön- vagy idegenbeporzásával kimutatta, hogy a pollendonor (idegen vagy saját pollen) a magtömeg-variancia 56%-át magyarázza, valamint hogy az idegenbeporzásból származó magok szignifikánsan nagyobbak, mint az önbeporzású magok. A *Clintonia borealis* (Liliaceae) magtömege 5%-kal nőtt, ha több donortól származó pollennel végezték a kézi beporzást (GALEN *et al.* 1985), valamint a *Vaccinium corymbosum* egy, illetve három donortól származó pollennel történő beporzása is kimutatta, hogy a pollendonorok nagyobb száma pozitív hatással van a képződött magok tömegére (VANDER KLOET 1984). A kiegészítő kézi beporzás a *Rubus chamaemorus* esetében növelte a magszámot, de nem befolyásolta a magtömeget (ÅGREN 1989). A kézi beporzás a *Prunella vulgaris* esetében nem mutatott ki különb-

séget a saját, illetve az idegen pollennel beporzott virágok által termelt magok tömege között (WINN 1991), és a megporzó pollen mennyiségének és forrásának a *Rhamnus alpinus* esetében sem volt hatása a magtömegre (BAÑUELOS & OBESO 2003).

**1. táblázat.** Néhány példa az egyedek között tapasztalható magtömeg-variabilitásra.

A magok tömegében tapasztalt különbség a minimum és maximum értékek közötti eltérés mértéke.

VK: variációs koefficiens.

**Table 1.** Some examples of seed mass variability among individuals. Observed difference in seed weight is the difference between maximum and minimum values. VK: Coefficient of variation.

Taxon	Variabilitás mértéke / Rate of variability	Variabilitás szintje / Level of variability	Forrás / Source
39 fajra vonatkoztatott átlag / Average value of 39 species	VK: 28 %	egyedek között / between individuals	MICHAELS <i>et al.</i> 1988
<i>Convallaria majalis</i> (Asparagaceae)	VK: 32,7 % (1–36 mg)	egyedek között / between individuals	ERIKSSON 1999
<i>Yucca whipplei</i> (Asparagaceae)	VK: 18 %	egyedek között / between individuals	AKER 1982
<i>Lomatium grayi</i> (Apiaceae)	15,8× különbség/difference	egyedek között / between individuals	THOMPSON 1984
<i>Alliaria petiolata</i> (Brassicaceae)	8× különbség/difference	populációk között / between populations	SUSKO & LOVETT-DOUST 2000
<i>Alliaria petiolata</i> (Brassicaceae)	2,5–7,5× különbség/difference	populációkon belül / within populations	SUSKO & LOVETT-DOUST 2000
<i>Raphanus raphanistrum</i> (Brassicaceae)	>4× különbség/difference (4,7–20,4 mg)	egyedek között / between individuals	CHOE <i>et al.</i> 1988
<i>Lupinus texensis</i> (Fabaceae)	>5× különbség/difference (10–56 mg)	egyedek között / between individuals	SCHAAL 1980
<i>Pastinaca sativa</i> (Apiaceae)	6× különbség/difference (1–6 mg)	egyedek között / between individuals	HENDRIX 1984
<i>Rubus ulmifolius</i> (Rosaceae)	1,1–4,9 mg	egyedek között / between individuals	JORDANO 1984
<i>Leymus arenarius</i> (Poaceae)	6× különbség/difference	egyedek között / between individuals	GREIPSSON & DAVY 1995
<i>Artocarpus heterophyllus</i> (Moraceae)	>9× különbség/difference (1,5–14 g)	egyedek között / between individuals	KHAN 2004
<i>Purshia tridentata</i> (Rosaceae)	>9× különbség/difference (5–46 mg)	egyedek között / between individuals	KRANNITZ 1997
<i>Coreopsis lanceolata</i> (Asteraceae)	29× különbség/difference (0,111–3,210 mg)	egyedek között / between individuals	BANOVETZ & SCHEINER 1994

*Környezeti tényezők egyedek közötti magtömeg-különbségekre gyakorolt hatása*

A környezeti körülményekben tapasztalható különbségeknek szintén nagy jelentősége lehet a magok tömegének meghatározásában. Ezt a témát részletesen kifejti BASKIN & BASKIN (2001) alapműve. SCHMITT *et al.* (1992) kimutatták, hogy a *Plantago lanceolata*-nál az anyanövény környezetének szignifikáns hatása van az általa termelt magok tömegére: azonos genotípusú anyanövények különböző körülmények között nevelve különböző tömegű magokat teremtek. Az *Amaranthus retroflexus* esetében a vízellátottság és a vegetációs periódus hossza közül a vízellátottság hatása bizonyult meghatározóbbnak (SCHIMPF 1977). A nagyobb magok inkább a szárazabb környezetben történő csírázással álltak összefüggésben. Ennek oka az

lehetett, hogy a nagyobb tömegű magok többnyire avartakaró alól vagy a talaj mélyebb rétegeiből csíráztak, ahol a vízellátottság megbízhatóbb és kiegyenlítettebb száraz környezetben is, míg jobb csapadékellátottság mellett, ahol a nedvesség a talaj felsőbb rétegeiben is megbízhatóan elérhető, a kisebb magok is sikeresek lehetnek. WINN (1985) a *Prunella vulgaris* esetén átültetési kísérletekkel kimutatta, hogy a nagy lágyszárú borítással jellemezhető élőhelyeken a növények kisebb magokat teremnek, míg a kis lágyszárú borítással jellemezhető területeken nagyobbakat. Ennek lehetséges magyarázata az, hogy a nagyobb lágyszárú borítású élőhelyeken jobban megéri kisebb magokat nagyobb számban termelni, mivel itt kevesebb a csírázáshoz megfelelő hely, és a nagyobb számú könnyebb maggal terjedve növelhetik az esélyt a sikeres megtelepedésre. Kisebbségi lágyszárú borítású élőhelyeken viszont, ahol több a csírázáshoz megfelelő hely, optimálisabb stratégia nagyobb tömegű magokat kisebb számban termelni, hiszen a nagyobb magtömeg a csíranövény túlélése és a kompetíció szempontjából kedvezőbb. WULFF (1986a) a *Desmodium paniculatum*-mal folytatott kiterjedt vizsgálata során megállapította, hogy a növekedés során bekövetkező hőmérséklet-emelkedés, a víz- és tápanyagellátottság csökkenése, illetve a megvilágítottság rövidülése egyaránt csökkenti az átlagos magtömeget. Az *Astragalus onobrychis* két populációjára közül a löszlejtőn élő populáció ezermagtömege nem változott két eltérő csapadékellátottságú évben, míg a gyomtársulásban élő populáció ezermagtömege a csapadékosabb évben szignifikánsan magasabb volt. Ezen eredmények alapján jól látható, hogy míg a faj tipikus élőhelyén a magtermelés meglehetősen stabilnak mutatkozott, addig a dinamikusan változó gyomtársulásban a csapadékellátottságtól függően erősen fluktuált (BÓZSING *et al.* 2009).

Egyes fajok magtömegében geográfiai különbségek is megfigyelhetők, amik azonban nyilvánvalóan környezeti tényezők gradiensszerű változására, és az eltérő helyeken élő populációk eltérő genetikai hátterére vezethetők vissza. MCWILLIAMS *et al.* (1968) az *Amaranthus retroflexus* észak-amerikai populációit vizsgálva megállapították, hogy a magtömeg északra dél felé haladva csökken. Ebből jól látszik, hogy a nagyobb magtömeg szelektív előnyökkel járhat a rövid vegetációs periódusú területeken élő populációk esetében. Erre utal GRAAE *et al.* (2009) eredménye is, miszerint 11 erdei lágyszárú faj (*Anemone nemorosa*, *Galeobdolon luteum*, *Melica uniflora*, *Mercurialis perennis*, *Oxalis acetosella*, *Stachys sylvatica*, *Stellaria holostea*, *Brachypodium sylvaticum*, *Carex sylvatica*, *Circaea lutetiana* és *Geum urbanum*) magtömegét vizsgálva egy 1400 km-es gradiens mentén, a vizsgált 11 faj magtömege pozitívan korrelált az Egyenlítővel való távolsággal. A *Prunella vulgaris* szintén észak-amerikai populációi viszont nem mutattak ilyen jellegű mintázatot (WINN & GROSS 1993). A *Taxus baccata* angliai populációinak magtömege is klinális mintázatot mutatott: a legnagyobb magok a déli és nyugati részekben fordultak elő, és a nyugati részekben délről észak felé haladva csökkent a magtömeg (MELZACK & WATTS 1982). A *Pseudotsuga menziesii* magtömege egy nyugat-kelet irányú gradiens mentén, kelet felé mezofilból xerofilba váltó élőhelyeken és rövidülő vegetációs időszak mellett növekedett (SORENSEN & MILES 1978).

#### *A növény mérete és a magtömeg*

Az anyanövény méretének magtömegekre gyakorolt hatásával kapcsolatban számos egymásnak ellentmondó eredmény született. Pozitív összefüggést HENDRIX (1984) mutatott ki a *Pastinaca sativa* vizsgálatánál: eredményei szerint minél nagyobb volt a növény, annál nagyobb magokat hozott létre. A *Yucca whipplei*-nél két populáció vizsgálata egymásnak ellentmondó eredményeket mutatott: míg az egyik populációban szignifikáns összefüggés volt a tölévelrózsa mérete és a magtömeg között, addig a másikban ilyen összefüggés nem volt kimutatható (AKER 1982). A *Populus deltoides* (HARDIN 1984), a *Cynoglossum officinale* (KLINKHAMER & DE JONG 1987), a *Purshia tridentata* (Rosaceae) (KRANNITZ 1997) valamint a

*Banksia spinulosa* (Proteaceae) (VAUGHTON & RAMSEY 1997) esetében nem volt szignifikáns összefüggés a növény mérete és az általa termelt magok tömege között. A *Phoradendron juniperinum* (Santalaceae) esetében a magtömeg nem az anyanövény méretével, hanem a korával mutatott összefüggést: az idősebb növények nagyobb tömegű magokat képeztek, mint a fiatalok, mely utóbbiak esetében a magtömeg variabilitása viszont nagyobb volt (DAWSON & EHLERINGER 1991).

#### Az egyedenkénti magszám és a magtömeg kapcsolata

A legtöbb vizsgált fajnál ugyan nem volt kimutatható, feltehetően nem elhanyagolható lehetőség a fajon belüli magtömeg-variabilitás kialakításában a magok tömege és száma között fennálló, az egyes fajok között kimutatott és korábban is ismertett csereviszony sem. Bár nem mutattak ki csereviszonyra utaló összefüggést a *Prunella vulgaris* (WINN & GROSS 1993), a *Desmodium paniculatum* (WULFF 1986a) és a *Populus deltoides* (HARDIN 1984) esetében, addig a *Raphanus raphanistrum* (MAZER 1987) és a *Lolium multiflorum* (GUNDEL *et al.* 2012) esetében igen. JACQUEMYN *et al.* (2001) szerint a *Primula elatior* esetében a magszám és a magtömeg összefüggését nagymértékben befolyásolta a populáció mérete: a kis populációkat erősen negatív összefüggés jellemezte, míg a nagyobb populációk esetében a magtömeg alig függött a magszámtól. A *Clintonia borealis*-nál (Liliaceae) (GALEN *et al.* 1985) a kompetitor termések eltávolítása 25%-kal növelte a magtömeget, ami szintén e csereviszony meglétére utal. *Lolium perenne* füzérkéek kétharmadának eltávolítása az egyik vizsgált genotípus esetében 15%-kal növelte a többi füzérkében található magok tömegét, míg a másik vizsgált genotípus esetében nem volt hatása a magtömegekre (WARRINGA *et al.* 1998). Ezek alapján a fajon belül a különböző genetikai háttér is befolyásolhatja a rendelkezésre álló források elosztását az utódok között. A többi eredménnyel szemben BÓZSING *et al.* (2009) pozitív korrelációt tapasztaltak a magtömeg és a termésenkénti magszám között az *Astragalus onobrychis* esetében. Véleményük szerint ennek az lehetett az oka, hogy a források nagy mennyiségben álltak rendelkezésre, így a magok tömege és száma között fennálló csereviszony háttérbe szorult.

GUNDEL *et al.* (2012) a *Lolium perenne* és a *Neotyphodium occultans* szimbiotikus gombapartner vizsgálatával azt is kimutatták, hogy a szimbiotikus gombapartnerrel rendelkező *L. perenne* egyedek nagyobb tömegű magokat teremtek bármilyen magszám esetén, amiből arra következtettek, hogy a szimbiotikus kapcsolatok erőteljesen befolyásolják a magok tömege és száma között fennálló csereviszonyt. SHELEF *et al.* (2013) egy érdekes háromrésztvevős szimbiózist fedeztek fel a *Salsola inermis*, egy ormányosbogár (*Conorhynchus pistor*) és egy baktérium (*Klebsiella pneumonia*) között. Az ormányosbogár lárvája a növény gyökereihez kapcsolódott, talajból készített struktúrákban él túl, ahol megnövekedett szén- és a vízmennyiséget élvez, továbbá védve van a ragadozóktól és a parazitáktól. Az ormányosbogár tápcsatornájában élő aktív nitrogénfixációt folytató baktériumok mediálják a kapcsolatot, mivel nitrogént szolgáltatnak a gazdanövény számára, ami végső soron elősegíti a növényi magtermelést. Az ormányosbogarrakkal szimbiózisban élő növények magjai így átlagosan 17%-kal nagyobb tömegűek, mint a nem szimbiotikus növényeké, ami valószínűleg szintén kihat a magok száma és tömege közötti csereviszonyra.

Ezek alapján a fajon belüli variabilitás jelentős része anyai hatásokra vezethető vissza, emellett azonban a környezeti körülmények különbségei, a megporzó pollen eredete és a geográfiai különbségek is fontosak lehetnek. Szintén hatása lehet a magok tömege és száma között fennálló csereviszonynak, mivel a források limitáltsága miatt nem mindegy, hogy a növénynek hányfelé kell szétosztania az utódokba allokált biomasszát. Ez az egyik oka, hogy a növények miért nem produkálnak egyenletes tömegű magokat, még akkor sem, ha stabilizáló szelekció hat egy adott magtömeg irányába.

### A magtömeg egyeden belüli variabilitása

A magtömeg egyeden belüli változatosságáért számos tényező tehető felelőssé: lehet genetikailag rögzített, de hathat rá az eltérő mértékű hozzáférés az anyai forrásokhoz, illetve befolyásolhatja a mag képződésének időpontja is a vegetációs periódus során. Emellett a magok tömege és száma között fennálló csereviszony (trade-off) egyedszinten is érvényesülhet, tehát a kevesebb magot érlelő termésekben a magok nagyobb tömegűek lehetnek, mivel azonos mennyiségű forrás kevesebb utód között oszlik meg (a reprodukzív allokáció során képzett biomassa „csomagokra” bontása, felosztása).

A magtömeg fajon belüli variabilitását hagyományosan alacsonynak tartják (WESTOBY *et al.* 1992), azonban az utóbbi néhány évtized kutatásai arra mutattak rá, hogy egyes fajokon belül is jelentős lehet a variabilitás mértéke (WESTOBY *et al.* 1992). A magok száma és tömege között egyeden belül is fennállhat a korábbiakban már ismertetett csereviszony. Erre példát a *Convallaria majalis* esete szolgáltathat; itt nem csak egyedszinten, de a termések szintjén is ellentétes kapcsolatot mutattak ki a magok száma és tömege között (ERIKSSON 1999). A *Lonchocarpus pentaphyllus*-nál (Fabaceae) (AUGSPURGER & HOGAN 1983), az *Arum italicum*-nál (MÉNDEZ 1997) és a *Rubus chamaemorus*-nál (ÅGREN 1989) a termésenkénti magszám növekedésével szintén csökken a magtömeg. Ezzel ellentétben a *Populus deltoides*-nél (HARDIN 1984) és a *Banksia spinulosa*-nál (Proteaceae) (VAUGHTON & RAMSEY 1997) nem tapasztaltak szignifikáns összefüggést az egy termésben található magok tömege és száma között.

### A magkezdemény helyzete a növényegyeden

Számos bizonyíték van arra, hogy a magok anyanövényen, illetve termésben való elhelyezkedése fontos hatást fejthet ki a képződő magok tömegére. Ennek magyarázata legtöbbször az anyai forrásokhoz történő hozzáférésben tapasztalható különbségekben, illetve a magok/magkezdemények eltérő hatékonyságú forrásfelvételéből adódó intraspecifikus kompetícióban keresendő. Emellett az eltérő elhelyezkedésű virágzatok, illetve a virágzatokon belül a különböző virágok általában különböző időpontokban nyílnak, így a források mennyiségének időbeli változása is hatással lehet erre az összefüggésre (lásd Az egyeden belüli magtömeg időbeli variabilitása c. alfejezetben).

MICHAELS *et al.* (1988) 39 faj 46 populációját vizsgálták annak érdekében, hogy megállapítsák, hogy a magok anyai forrásokért folytatott lokális kompetíciója lehet-e a magtömeg variabilitásának közvetlen oka. Nem találtak bizonyítékot a magok lokális kompetíciójára, tehát ha van is ilyen kölcsönhatás, akkor ennek a magtömegre gyakorolt hatása vagy túl gyenge, vagy más faktorok elfedik. Az *Impatiens capensis* esetében például a magok tömege a fő hajtástengely közelében nagyobb, mint attól távolabb, illetve a növényen magasabban elhelyezkedő magok is nagyobbak (WALLER 1982). Az *Alliaria petiolata* (SUSKO & LOVETT-DOUST 2000) és a *Cynoglossum officinale* (KLINKHAMER & DE JONG 1987) esetén is a hajtás főtenegelyéhez közel eső magok tömege a nagyobb. Az *Anthyllis vulneraria*-nál a magtömeg az alsó helyzetű virágzatok esetében volt szignifikánsan nagyobb, mint a csúcsközeli virágzatok esetében (NAVARRO 1980). A *Pastinaca sativa* eltérő szintű ernyőiben (a fő hajtástengely a primer ernyőben végződik, a fő hajtástengely mellékágai a szekunder ernyőkben végződnek, és így tovább) eltérő tömegű magok képződtek: a szekunder ernyőkben képződő magok tömege 73%-a, a terciér ernyőkben képződő magoké pedig csupán 50%-a volt a primer ernyőkben képződőknek (HENDRIX 1984). Ezek az eredmények alátámasztják azt az elképzelést, hogy a hajtáson belül a források allokációja során előnyben részesülnek a proximális – általában korábban nyíló – virágok vagy virágzatok.

AKER (1982) és MÉNDEZ (1997) a *Yucca whipplei*, illetve az *Arum maculatum* virágzatának csúcsi- és alapi részéről származó magokat hasonlította össze. Kimutatták, hogy míg a *Yucca whipplei* esetében a virágzat csúcsi részén lévő magok nagyobb tömegűek, addig az *Arum italicum*-nál kisebb tömegűek, mint az alapi részhez közel elhelyezkedő magok. A *Banksia spinulosa* (Proteaceae) esetén a magok száma és tömege is függött a terméságazaton belüli elhelyezkedéstől: kevesebb és kisebb tömegű mag képződött a terméságazat felső harmadában, mint az alsó vagy a középső harmadában (VAUGHTON & RAMSEY 1997). A virágzat belüli elhelyezkedés az *Asphodelus albus* esetében is befolyásolja a magtömeget: a virágzat alsó részén található magok nagyobb tömegűek voltak, aminek a vegetációs periódus során a források mennyiségében bekövetkező csökkenés lehetett az egyik oka (OBESO 1993). A *Leymus arenarius* esetében konzisztensen kisebb volt a magtömeg a füzérek alsó harmadában, valamint a füzérkéken belül is a virágzati tengelytől távolodva (GREIPSSON & DAVY 1995). A *Populus deltoides* esetén egy példányon belül a termés barkán belüli elhelyezkedésében, és a barka fán belüli elhelyezkedésében is megfigyelhetők voltak magszám- és magtömegbeli különbségek (HARDIN 1984).

A *Phaseolus coccineus*-nál a hat, sorban elhelyezkedő magkezdemény közül az alapi helyzetűek kisebb magokká fejlődtek, mint a csúcsi helyzetűek. Az elhelyezkedés hatásának okai mindeddig ismeretlenek, de feltételezések szerint a nagyobb tömegű magokkal jellemezhető pozíciók talán jobb tápanyagellátottságúak (ROCHA & STEPHENSON 1990). Hasonló eredményre jutott SCHAAL (1980) a *Lupinus texensis* vizsgálata során: a magtömeg variabilitásának jelentős részét magyarázta a mag termésen belüli helyzete, és ebben az esetben is az alapi helyzetű magok voltak szignifikánsan kisebbek, mint a többi mag a termésben. Hasonlóképpen a *Phaseolus vulgaris*-nál a termésen belül az alapi helyzetű embriók nagyobb valószínűséggel abortálódtak, és ha túléltek, akkor kisebb tömegű magokká fejlődtek (NAKAMURA 1988). A termésen belüli elhelyezkedés hatását a *Raphanus raphanistrum* esetén két tanulmányban is kimutatták: STANTON (1984) és CHOE *et al.* (1988) is arra jutottak, hogy az alapi helyzetű magok nagyobbak, mint a csúcsi helyzetűek. A *Pinus contorta* esetében a magtömeg a termőpikkelyek mérete által korlátozott, így a toboz alapjától a csúcsa felé csökken (MCGINLEY *et al.* 1990). Ezzel szemben a *Banksia marginata* (Proteaceae) esetében a magtömeg a mag tüszőtermésen belüli helyzetétől és a tüsző virágzaton belüli helyzetétől is egyaránt független (VAUGHTON & RAMSEY 1998).

#### *Az egyeden belüli magtömeg időbeli variabilitása*

A vegetációs periódus során a különböző időpontokban képződő magok tömegében is lehet különbség. Például a *Cynoglossum officinale*-nál a később növekedésnek induló magok kisebb tömegűek, amiből arra következtettek, hogy a magtömeg legalább egy bizonyos mértékig a rendelkezésre álló tápanyagforrások összmenyisége által kontrollált jelleg (KLINKHAMER & DE JONG 1987). CAVERS & STEEL (1984) nyolc faj egyedeit vizsgálva mind a nyolc faj esetén visszaesést mutattak ki a magtömegben a vegetációs periódus folyamán. A visszaesés az egyes fajoknál 9 és 25% között mozgott. WALLER (1982) szerint az *Impatiens capensis* magjainak tömege a magérlelés során először csökkent, majd újra növekedésnek indult, az *Anthyllis vulneraria*-nál ezzel szemben nem találtak ilyen jellegű szezonális variabilitást (NAVARRO 1996). A különböző fajoknál egymásnak ellentmondó eredmények miatt egyelőre nem tekinthető tisztázottnak a kérdés, hogy egy egyeden belül hogyan változik a magtömeg az idő előrehaladtával, azonban arra feltétlenül fel kell hívni a figyelmet, hogy az egyes populációk között tapasztalható magtömeg különbségek részben vagy egészben az egyedek eltérő fejlettségi állapotának függvényei voltak, így az ilyen vizsgálatok tervezésénél erre a körülményre is tekintettel kell lenni (CAVERS & STEEL 1984). Emellett az ellentmondásos eredmények hátterében állhat az is, hogy a források mennyisége a vegetációs periódus

folyamán nem csak egy irányba változhat (csökkenő vagy növekvő tendencia), hanem akár fluktuálhat is.

#### *Az egyedén képződött magok genetikai különbségei és a magtömeg*

TEMME (1986) felvetette, hogy a megfigyelhető magtömeg változatosság talán az utódok genetikai minőségében meglévő változatosság következménye. Feltételezve, hogy egyes utódok nagyobb reprodukív potenciállal rendelkeznek, a szelekció során azok az anyanövények lesznek sikeresek, amelyek nagyobb mennyiségű forrást fordítanak ezekre az utódokra. Ha azonban a genetikailag jobb minőségű utódok hatékonyabban képesek a forrásokat a csírázásra és a csíranövény túlélésére fordítani, akkor lehet, hogy az anyanövény akkor maximalizálja a fitnessét, ha ezekre az utódokra kevesebb forrást szán, és azokat inkább a kevésbé jó minőségű utódokra fordítja. Azaz ha a genetikai minőség befolyásolja a csíranövények túlélését, nem lehet általános predikciót megfogalmazni. Mindenesre TEMME (1986) arra következtetett, hogy az utódok genetikai változatosságát számon kell tartani, mint a megfigyelhető magtömeg változatosságért felelős egyik tényezőt. MCGINLEY *et al.* (1987) modellezte a felvételt, miszerint nincs egy optimális magtömeg egy növény számára a heterogén környezet miatt, és arra a következtetésre jutott, hogy az ezt a stratégiát követő anyanövények csak akkor lehetnek sikeresek, ha a különböző tömegű magjaik a terjedés során szelektíven a nekik leginkább megfelelő mikrokörnyezetbe képesek kerülni. E modell alapján tehát a környezet heterogenitása csak bizonyos speciális esetekben kedvez az eltérő tömegű magok kialakulásának.

#### A magtömeg szerepe a terjedésben

A magterjedés szempontjából több eltérő terjesztési mód (például anemochoria, endozoochoria) esetén is meghatározó lehet a magok tömege. Magpredátorok általi terjesztés esetén például az állatok szelektív táplálkozása miatt lehet nagy jelentősége. VANDER WALL (2003) négy olyan elsődlegesen széllel terjedő fenyőfaj (*Pinus contorta*, *P. ponderosa*, *P. jeffreyi*, *P. lambertiana*) esetében vizsgálta a rágcsálók, elsősorban a sárgafenyő csíkosmókus (*Tamias amoenus*) általi terjesztést, amelyeknek szárnyas magjait a rágcsálók összegyűjtik, és a talajban különböző rejtékhelyeken raktározzák. A magok rejtékhelyenkénti száma a magtömeg növekedésével csökkent, amiből az következik, hogy a rágcsálók a nagyobb magokat kevésbé aggregáltan terjesztik. A magtömeg ezzel szemben kevés hatással volt az átlagos terjesztési távolságra. A legkisebb magvú faj, a *Pinus contorta* magjainak kivételével a rágcsálók csaknem az összes kísérleti magot összegyűjtötték, így bár a szél általi terjedés hatékonysága csökkent a magtömeg növekedésével, a táplálékraktározó állatok általi másodlagos terjesztés kompenzálta a csökkenő hatékonysággal zajló szélterjesztést. Őt, rágcsálók által terjesztett Fagaceae fajnál a terjesztési távolság minden esetben nőtt a magtömeg növekedésével. Emellett a nagyobb magvú fajok magjait többször gyűjtötték be újra más rágcsálók, ami szintén növelte a terjesztési távolságot és csökkentette a magok denzitását (XIAO *et al.* 2005). Egy nagymagvú, táplálékraktározó rágcsálók által fogyasztott esőerdei fajjal, a *Carapa procera*-val (Meliaceae) folytatott kísérletek alapján a nagyobb magokat a rágcsálók hamarabb és nagyobb valószínűséggel gyűjtik be, valamint messzebbre is szállítják őket, emiatt a nagyobb magoknak nagyobb az esélye a megtelepedésre. Mivel a rágcsálók által be nem gyűjtött magokból fejlődő csíranövények nem voltak képesek megtelepedni, az állati terjesztésnek ennél a fajnál különösen fontos szerepe van a reprodukció során (JANSEN *et al.* 2004).

A magtömeg variabilitása különböző tömegű magokból álló, térben elkülönülő magban-kok létrejöttét is eredményezheti. A *Rubus ulmifolius* dél-spanyolországi populációinak vizs-

gálatával kimutatták, hogy a magok tömegében tapasztalható variabilitás (1,1–4,9 mg) azt eredményezi, hogy a magtömeg skála különböző tartományába eső magokat különböző gyakorisággal terjeszti a faj négy fő terjesztő madara. Mivel a terjesztő fajok táplálkozás után különböző irányokba, különböző távokat repülnek, a különböző tömegű magok más-más helyeken gyűlnek össze (JORDANO 1984). A madarak a kismagvú fajok terméseit szívesebben fogyasztják, emiatt a nagyobb magok gyakran nem kerülnek el az anyanövénny közvetlen közeléből, ami az utódok között komoly kompetíciót okozhat. A *Virola surinamensis* (Myristicaceae) csíranövényei sokkal erőteljesebb növekedést mutatnak elkülönítetten, mint fajtársaikkal együtt ültetve. Így a kisebb magvú *Virola surinamensis* egyedek az utódaik jobb terjedőképessége miatti előnyt élvezik, viszont a jobb kompetíciós készséggel rendelkező magjaik miatt a nagyobb magvú példányok sincsenek hátrányban, mivel ezek utódai meg tudnak küzdeni az anyanövénny környezetében kialakuló erősen kompetitív környezettel, amely tulajdonság főleg a gyümölcsfogyasztó állatok megritkulása esetén lehet fontos (HOWE & RICHTER 1982).

Mivel a széllel történő terjedés szempontjából a többi terjedési módhoz képest kiemelten fontos tényező a magok tömege, a szélterjesztésű magok esetében erre a jellegre nagy szelekciós nyomás nehezedik. Ebből a szempontból azonban nem csak a mag tömege, hanem függelékeinek (például pappusz, szárny) mérete és a mag tömege közti viszony is meghatározó lehet. GREENE & JOHNSON (1993) három aszimmetrikus lependékkel rendelkező család (Pinaceae, Aceraceae, Fabaceae) vizsgálatával kimutatták, hogy egy adott fajon belül a mag alakja nem függött tömegétől, és mivel a zuhanási sebesség többnyire a magtömeg függvénye, a nagyobb lependékek kevésbé hatékonyan terjednek. Kimutatható tehát egy csereviszony a terjedési képesség és a magtömeg között. A *Pinus contorta* esetében a nagyobb tömegű magoknak arányosan nagyobb volt a repítőkészüléke, így a terjedés hatékonysága elvileg nem változik a magtömeg növekedésével (MCGINLEY *et al.* 1990). Egy fatermetű, széltermesztésű hüvelyes, a *Butea monosperma* (Fabaceae) csíranövényeinek túlélési esélye alapján számított optimális magtömege nagyobb volt, míg a terjedőképesség által számított optimális magtömege kisebb volt, mint a ténylegesen megfigyelhető magtömeg. Ezek az eredmények jól mutatják, hogy a magtömeg két egymással ellentétes irányba ható szelekciós nyomás (megtelepedési és terjedési hatékonyság) együttthatásaként alakul (GANESHIAH & SHAANKER 1991) (lásd 1. ábra). A várttal ellentétben azonban a magtömeg és a szél általi terjesztés távolsága között nem, vagy legfeljebb gyenge negatív kapcsolatot találtak 10 ernyős növényfaj esetében (JONGEJANS & TELENUS 2001). Meszes talajú gyeppek fajainak vizsgálatában, Hollandiában a magok maximális zuhanási sebessége a mag átmérőjétől és tömegétől függetlenül változott, amiből arra következtethetünk, hogy a magtömeg önmagában nem használható a terjedési képesség értékelésére (VERKAAR *et al.* 1983). Habár adott szélesebesség esetén a kisebb tömegű magok messzebbre képesek eljutni, mint a nagyobbak, WILLSON *et al.* (1990) szerint a morfológiailag nem adaptálódott magok esetében nem lehet megadni egy magtömeg határt, ami alatt a fajok szélterjesztéshez adaptálódnak tekinthetők. Továbbá, mivel a mag tömege egyéb életmenet-jellemzőkkel is összefüggésben áll (pl. csírázás és megtelepedés, magszám), a magtömeg nem biztos, hogy kifejezetten a terjedéshez történő adaptációnak tekinthető.

THOMSON *et al.* (2011) szerint viszont a növény magassága sokkal inkább korrelál a terjedési távolsággal, mint a magtömeg. Eredményeik szerint míg a magtömeg 100-szoros növekedésével csupán 4,5-szeres csökkenés jelentkezik a terjedési távolságban, addig a növény magasságának alig 5-szörös növekedése is a terjedési távolság mintegy 4,6-szeres növekedését eredményezi. Az egyes terjesztési típusokon belül a magasabbra növő fajok magjai távolabbra képesek terjedni, mint az alacsonyabb fajok magjai, és ezzel összevetve a magtömeg kis befolyással van a terjedési távolságra.



### Magtömeg és magpredáció

Ha a magpredátorok táplálkozásuk során előnyben részesítenek bizonyos tömegű magokat, az evolúciós szintű változásokat is okozhat a magtömegben (THOMPSON 1987). JANZEN (1969) véleménye szerint a magpredáció evolúciós hatása alapvetően kétféleképpen alakulhat: vagy (i) csökkent magtömeget tapasztalunk emelkedett magszám mellett, vagy (ii): a predáció toxintartalom kialakulását indukálja a magban, ami általában megnövekedett magtömegeg párosul. THOMPSON (1987) szerint a 2–3 mg-nál kisebb tömegű magvakat rendszerint nem veszélyeztetik a gerinces magpredátorok, viszont annál inkább kitétek a gerinctelenek – különösen a rovarok – predációjának. Ilyen kis tömegű magvakat gerincesek rendszerint akkor zsákmányolnak, ha azok aggregáltan, terméságazatokban helyezkednek el.

MITTELBACH & GROSS (1984) hat növényfaj hangyák és rágcsálók általi posztdiszperziós magpredációját vizsgálták. Eredményeik szerint a vizsgált hangyafaj (*Myrmica lobicornus*) és az őzegér (*Peromyscus maniculatus*) is szelektíven táplálkozott mind a hat vizsgált növényfaj magjain: a hangya inkább a kisebb magokat részesítette előnyben, az őzegér pedig a nagyobbakat. Az *Olea europea* esetében a rágcsálók magtömeg preferenciája miatt a nagyobb tömegű magvaknak volt nagyobb esélyük túlélni a posztdiszperziós magpredációt (ALCÁNTARA *et al.* 2000). KHAN ÉS SHANKAR (2001) szerint a *Quercus semiserrata* esetében a magpredációnak áldozatul esett magok aránya szignifikánsan csökkent a magtömeg növekedésével, ami pont ellentétes volt GÓMEZ (2004) *Q. ilex*-szel folytatott vizsgálatainak eredményével, miszerint a nagyobb tömegű makkok nagyobb valószínűséggel esnek áldozatul a magpredációnak. Azonban figyelembe kell venni, hogy a *Q. ilex* magjai jóval kisebbek, mint a *Q. semiserrata* magjai (átlagosan 2–3 g, illetve 6–7 g). MOLES *et al.* (2003b) irodalmi adatok és saját terepi vizsgálataik eredményei alapján is megvizsgálták azt a hipotézist, hogy a nagyobb magvak kisebb eséllyel menekülnek meg a pre- és a posztdiszperziós magpredáció elől. A jószolt negatív kapcsolatot a magtömeg és a posztdiszperziós magpredáció túlélésének esélye között a négy terepi vizsgálat közül egyikben sem, illetve az irodalmi adatokon végzett elemzések eredménye alapján sem sikerült kimutatni, ráadásul a terepi vizsgálatok során egy esetben pozitív trendet is találtak. A magtömeg nem magyarázta a predáció mértékében tapasztalható különbségeket 28 ausztrál pillangós faj esetében sem (AULD 2006), valamint a *Convallaria majalis* esetében is magtömegetől független magpredációt tapasztaltak (ERIKSSON 1999).

A különböző testméretű magpredátorok különböző tömegű magokat részesítenek előnyben, aminek meglepő következményei is lehetnek bizonyos élőhelyeken. Bizonyított tény, hogy az állatpopulációk megfogyatkozása ('defaunation') testméretfüggő változás: súlyosabban érinti a közepes és nagy testméretű emlősöket, míg a kistermetű rágcsálókat kevésbé érinti, vagy akár előnyhöz is juthatnak a nagyobb testméretű gerincesek megfogyatkozása által. Feltételezhető, hogy a kistermetű rágcsálók inkább a kisebb tömegű magokat fogyasztják, és emiatt a közepes és nagy testméretű magpredátorok hiányában a nagy magok nagyobb eséllyel menekülnek meg a predáció elől, ezáltal ezek a fajok előnyhöz jutnak. DIRZO *et al.* (2007) ezt a hatást ki is mutatták egy az állatpopulációk megfogyatkozásával sújtott mexikói esőerdőben.

A magpredáció nyilvánvalóan hatással van a növénypopulációk felújulására is. READER (1993) 12 növényfajnál a magpredáció mértékének mesterséges csökkentésével vizsgálta a magpredáció szerepét az újulat mennyiségi szabályozásában. A kis magtömegű fajok esetében a magpredáció csökkentése nem növelte szignifikánsan a megjelenő csíranövények számát, a nagy magtömegű fajok esetében viszont igen. Ez alapján a megjelenő csíranövények számának magpredátorok általi korlátozása szoros összefüggésben áll a magtömegeggel. Az *Olea europea* esetében a magokat fogyasztó rágcsálók szelektív táplálkozása miatt a mag-

tömeg szintén befolyásolja a populációk felújulását, mivel tömegfüggő, hogy mely magok kerülnek a talajmagbankba (ALCÁNTARA *et al.* 2000).

#### A magtömeg szerepe a magbank-képzésben

A magtömeg és a perzisztencia összefüggése kézenfekvőnek tűnik előzőekben ismertetett tények, így például a magtömeg csírázásra gyakorolt hatásainak tükrében is. A fajok magperzisztencia alapon történő osztályozására számos rendszert dolgoztak már ki (CSONTOS & TAMÁS 2003), mely rendszerekben számos esetben a magtömeggel való összefüggést is megvizsgálták, eltérő földrajzi régiókban és adatsorokon.

THOMPSON *et al.* (1993) foglalkoztak az áttekintett irodalmak között elsőként a magvak talajban való túlélésének, perzisztenciájának becslésével, melyet a brit lágyszárú flóra számos faján teszteltek. A diaspora tömegét a három dimenzió varianciájának függvényében ábrázolták, és arra jutottak, hogy az így kapott grafikon egy adott maximum magtömeg és kiterjedésbeli variancia által meghatározott tartományán belül minden diaspora perzisztensnek tekinthető. A jelenség mögött húzódó háttérmechanizmusok természetéből következően ezt a módszert más területek flórájának esetében is alkalmazhatónak tartották. THOMPSON *et al.* (1998) kimutatták, hogy a zavarás mértékének növekedése mindig a perzisztencia növekedésének irányába szelektál, amely gyakran – de nem mindig – együtt jár a magtömeg csökkenésével. Ennek oka az lehet, hogy a perzisztencia nem csak a mag tömegétől, hanem egyéb jellegektől is függ, amelyeknek egy jelentős része fiziológiai jelleg.

THOMPSON *et al.* (1993) perzisztencia becslésére vonatkozó eredményeinek publikálása után számos tanulmány született a témában, melyek nagy része megerősítette a megfigyelést, miszerint a kisméretű és kis tömegű, izodiametrikus magok általában tovább maradnak életképesek a talajban, mint a nagyméretű és nagy tömegű, megnyúlt vagy erősen lapított magok. Hasonló eredményre jutottak CSONTOS *et al.* (2009), akik az *Asclepias syriaca* magjainál mutatták ki, hogy a talajban elfekvő, erősen lapított magok igen alacsony csírázóképeségűek. BEKKER *et al.* (1998) öt európai országból származó irodalmi adatok vizsgálata alapján a nagy tömegű és/vagy szokatlanabb alakú magok előfordulási gyakoriságát a felső talajrétegben nagyobbak találták a fajok és az élőhelyek széles körét alapul véve. A perzisztencia index és a magvak mélységi eloszlása közötti negatív korreláció erősen szignifikáns volt, azaz minél inkább perzisztensek egy faj magjai, annál nagyobb arányban található meg az alsó talajrétegekben. A magtömeg erősebb korrelációt adott a perzisztenciával, mint a magalak. Véleményük szerint a magtömeg–magalak index logaritmusának és a megfigyelt mélységi eloszlásnak a kombinálása hasznos eszköz lehet a perzisztencia becslésére. Hasonló eredmények születtek egy argentin hegyvidéki gyeper 71 lágyszárú fajának (FUNES *et al.* 1999), Észak-Kína egyik homokvidéke 141 fajának (ZHAO *et al.* 2011) és az olasz flóra 259, különböző élőhelyeken előforduló fajának (CERABOLINI *et al.* 2003) vizsgálatában is. A magtömeg negatívan korrelált a perzisztenciával a brit flóra 301 fajának életmenetre való kontrollálásával végzett vizsgálata alapján is (HODKINSON *et al.* 1998), valamint az arizonai Sonora-sivatagban a folyópartmenti vegetáció vizsgálatában is a perzisztens magbankkal rendelkező fajok magjai bizonyultak kisebbnek (STROMBERG *et al.* 2008).

Ezekhez hasonló eredményre jutott REES (1993), aki a dormancia és a magtömeg kapcsolatát vizsgálta: eredményei szerint a brit flóra 171 faja esetében a nagyobb magtömegű fajokra kevésbé jellemző a dormancia, mint a kis magtömegű fajokra. LEISHMAN & WESTOBY (1994b) szerint viszont Ausztrália szemiárid flórájának esetében nincs szignifikáns különbség a dormanciát mutató és dormanciát nem mutató magok tömege között.

A spanyol flóra 58 lágyszárú faján PECO *et al.* (2003) tesztelték, hogy a mag tömege és alakja mennyire megbízhatóan jelzi előre a perzisztenciát. A perzisztens magokkal rendelkező fajok általában szignifikánsan kisebb magtömeggel rendelkeztek, de a mag alakja nem

állt összefüggésben a perzisztenciával, és nem találtak egy egyértelmű magtömeg-magalak határt, ami a perzisztencia előrejelzésére szolgálhatna. Arra következtettek, hogy a perzisztenciát jobban becsülő modellek létrehozásához további adatokra van szükség a dormanciáról, az élőhely környezeti körülményeiről, a magpredációról és a patogénekről. Ezekhez hasonló eredményeket kaptak YU *et al.* (2007), akik 54 faj bevonásával vizsgálták meg, hogy a magok tömege és alakja az izraeli flóra esetében is használható-e a perzisztencia becslésére. A más területek esetében talált trendekkel ellentétben, ebben az esetben nem lehetett egy magtömeg és magalak határt meghúzni a perzisztens és tranzienst magok között. A perzisztens magok szignifikánsan nagyobb tömegűek voltak, mint a tranziensek, magalak tekintetében pedig nem találtak különbséget.

A perzisztencia becslését magtömeg és magalak alapján célzó vizsgálatok közül kettő – az előzőekkel ellentétben – nem vezetett pozitív eredményre. Az ausztrál flóra többféle élőhelyének 101 faján LEISHMAN & WESTOBY (1998) tesztelték, hogy a mag tömege és alakja mennyire jól használható a talajban való perzisztencia becslésére. A perzisztens magbankkal rendelkező fajok a magtömeg- és a magalak-variancia teljes tartományában megtalálhatók voltak, így nem tudtak meghatározni sem egy kritikus magtömeg-, sem egy magalak-variancia értéket, ami a perzisztens és tranzienst magokat elhatárolná egymástól. A negatív eredmények miatt filogenetikailag független kontrasztok módszerével tesztelték, hogy nem a filogenetika felelős-e a megfigyelhető mintázat hiányáért, de nem tudtak egyértelmű tendenciát kimutatni. Feltételezhetően a talajba való eltemetődés és a zavarás különbözőképpen működnek a brit és az ausztrál flóra esetében. Az új-zélandi flóra 47 fajának vizsgálata alapján sem ugyanúgy viszonyul a perzisztencia a mag tömegéhez és alakjához, mint Nagy-Britanniában (THOMPSON *et al.* 1993), vagy Argentínában (FUNES *et al.* 1999, MOLES *et al.* 2000). Valószínűtlen, hogy a földrajzi különbségek okát a magok eltemetődésben megfigyelhető geográfiai különbségekben kell keresni, mivel a hasonló alakú magok talajba fúródása valószínűleg mindenhol ugyanúgy megy végbe.

MOLES *et al.* (2003a) a magok tömege és talajban töltött egy év túlélése közötti összefüggést vizsgálták az ausztrál flóra 67 faján. Nagyon gyenge összefüggést mutattak ki a friss magok életképessége és a magtömeg között, azonban a talajba egy évre elásott magok esetében erősen szignifikáns pozitív kapcsolatot mutattak ki a tömeg és az életképesség között. A magtömeg 10-szeres növekedése a talajban töltött egy év túlélésének esélyét a 3-szorosára növelte. Ez szelekciós előnyhöz juttatja a nagyobb magokat, de szerintük ennek mértéke nem olyan nagy, hogy ellensúlyozza azt az előnyt, amit a kisebb magvú fajok a magprodukcióval nyernek.

Egy csapadékellátottságbeli variabilitás- és szárazság gradiens mentén előforduló 158, egyéves izraeli növényfaj esetén HAREL *et al.* (2011) azt várták, hogy a magtömeg növekszik a szárazság fokozódásával, a dormancia pedig a csapadékellátottságbeli variabilitás növekedésével együtt nő. Az előzetes várakozásokkal és az általános elméleti elképzeléssel szemben azonban az eredmények azt mutatták, hogy a leggyakoribb fajok magtömege és dormanciája is a szárazság és a csapadékellátottságbeli variabilitás növekedésével csökkent.

#### A magtömeg szerepe a csírázásban és megtelepedésben

Az egyik leggyakrabban vizsgált összefüggés a magtömeg csírázásra és a csíranövények megtelepedési sikerére gyakorolt hatása. Ezzel kapcsolatban többnyire a csírázási arányt, a csírázás sebességét, a csíranövények méretét (biomassza, magasság), a csíranövények növekedési erélyét és túlélésük esélyét vizsgálták.

A magtömeg csírázási arányra gyakorolt hatása kapcsán kimutatták, hogy a *Convallaria majalis* (ERIKSSON 1999), a *Prunella vulgaris* (WINN 1985), a *Ludwigia leptocarpa* (DOLAN 1984), az *Ipomoea indica* (AZIZ & SHAIKAT 2010), a *Lupinus texensis* (SCHAAL 1980), a *Quercus dealbata*

és a *Q. griffithii* (TRIPATHI & KHAN 1990), a *Ceratoides lanata* (HUO & ROMO 1998), a *Quercus semiserrata* (KHAN & SHANKAR 2001), a *Leymus arenarius* (GREIPSSON & DAVY 1995) és a *Lolium perenne* (NAYLOR 1980) magtömegének növekedése pozitív hatást gyakorolt a csírázásra. A csírázási erély pozitívan korrelál a magtömeggel egy észak-amerikai élősködő, a *Phoradendron juniperinum* (Santalaceae) esetében is (DAWSON & EHLERINGER 1991), valamint 72 további gyepi növényfaj esetében is (JAKOBSSON & ERIKSSON 2000). Hasonló eredmények születtek továbbá négy *Primula* fajnál (*P. farinosa*, *P. scotica*, *P. scandinavica*, *P. stricta*) is, ahol a nagyobb tömegű magvak nagyobb arányban és gyorsabban csíráztak, mint a kisebb magok (TREMAYNE ÉS RICHARDS 2000). Mindezen eredményekkel ellentétben egy, a vizes élőhelyek 64 fajával folytatott vizsgálat nem mutatott ki szignifikáns összefüggést a magtömeg és a csírázási arány között (SHIPLEY & PARENT 1991), míg a *Primula vulgaris* esetében csak a kis egyedszámú populációkban volt pozitív hatása a magtömegnek (JACQUEMYN *et al.* 2001). A magtömegnek nem volt hatása a csírázási arányra a *Rumex obtusifolius* és a *Rumex crispus* (CIDECIYAN & MALLOCH 1982), a *Banksia marginata* (Proteaceae) (VAUGHTON & RAMSEY 1998), valamint az *Oenothera biennis* esetében sem (GROSS & KROMER 1986). Az *Artemisia cana* csírázási aránya egy bizonyos magtömeg határig (kb. 0,57 mg) nőtt, majd efelett visszaesett (HOU & ROMO 1998). A Tibeti-fennsík alpesi gyepjeinek 570 faja esetében pedig negatív korrelációt mutattak ki a magtömeg és a csírázási arány között, ezen kívül erős korrelációt találtak a magtömeg és a leszármazási viszonyok, valamint a csírázási arány és a leszármazási viszonyok között is (BU *et al.* 2007). Az eltérő eredmények ellenére azonban megállapítható, hogy a magtömeg növekedése általában inkább pozitív hatással van a csírázásra.

#### *Környezeti tényezők hatása a magtömeg és a csírázás, illetve a megtelepedés összefüggésére*

A *Phleum pratense*, a *Dactylis glomerata*, a *Lolium perenne*, a *L. multiflorum*, a *Festuca arundinacea* és a *Bromus willdenowii* terepi és laboratóriumi vizsgálata alapján is szignifikáns pozitív korrelációt mutattak ki a magtömeg és a csírázási siker között. A különböző mélységekbe (10, 30 és 60 mm a terepi vizsgálatok során, illetve 10, 15 és 30 mm a laboratóriumi vizsgálatok során) való vetés után a nagyobb magok minden talajmélység esetén nagyobb mértékű csírázást mutattak. A szerzők szerint ez annak lehetett a következménye, hogy a nagyobb magokból fejlődő csíranövényeknek vastagabb, erőteljesebb hajtásaik fejlődtek, amelyek így könnyebben áttörtek a felettük található talajrétegeken (ANDREWS *et al.* 1997). Annak, hogy milyen talajmélységből képes csírázni egy mag, a szárazság és/vagy tüzek által érintett élőhelyeken lehet a legnagyobb szerepe. BOND *et al.* (1999) egy geometrikus modellt fejlesztettek ki, amely azt prediktálta, hogy a legnagyobb csírázási mélység arányos a magtömeg köbgyökével. Ezt a predikciót Dél-Afrika tüzek által érintett cserjéseinek ("fynbos shrublands") 17 faján tesztelték. A maximum csírázási mélység allometrikusan aránylott a magtömeghez, közel a jóslott értéknek megfelelően. Ezt az allometrikus kapcsolatot felhasználták arra is, hogy a természetes tüzek hatását vizsgálják különböző magtömegű fajok esetében. A szimulált tűz kezelések megölték a sekélyebb talajrétegben lévő magokat, de a mélyebben lévőket nem, így – mivel a nagyobb magvak mélyebbről is képesek csírázni – a magtömeg hasznos előrejelzője lehet a felújulási képességnek különböző intenzitású tüzek után. A tüzeket öt Spanyolországban honos fenyőfaj esetében is nagyobb magvaknak volt esélyük túlélni, így a tűz a nagyobb magvú fajok magtömegét formálhatja adaptívan (ESCUEDRO *et al.* 2000). BÓZSING *et al.* (2006) eredményei szerint is nagy hatással lehet egy tüzeset a következő nemzedékek összetételére: az *Anthyllis vulneraria* esetében a hóhatás abban a populációban mutatkozott leghatékonyabbnak a keményhájúság feloldására, amelynek termőhelyén nem sokkal korábban tűz pusztított. A tűz szelektáló hatása miatt tehát megnőtt a populációban azon egyedek aránya, amelyek magjai hó hatására elveszítik keményhájúságukat. Ezekkel az eredményekkel szemben nyolc, tüzek által veszélyeztetett

helyen élő ausztrál pillangós faj vizsgálata során azt találták, hogy a magas hőmérsékletnek kitett kismagvú fajok nagyobb csírázási erélyt és csíráképeséget mutattak, mint a nagyobb tömegű magvak (HANLEY *et al.* 2003).

Hat szemelpár évelőnél vegetációval borított talajon a kis tömegű maggal rendelkező fajok csírázási aránya szignifikánsan kisebb volt, mint nyílt talajfelszínen vagy avarborítás esetén, a közepes, illetve nagy tömegű magokkal rendelkező fajok csírázási aránya viszont nem csökkent szignifikánsan vegetációval való borítottság esetében (GROSS 1984). Ez az eredmény is amellől szól, hogy a nagyobb magtömeg előnyös lehet a csírázás szempontjából. Hét *Psychotria* (Rubiaceae) fajnál zárt, árnyas erdőkben gyenge pozitív kapcsolatot találtak a magtömeg és a csírázási arány között, lékekben történő csírázás esetén viszont semmilyen kapcsolat nem volt kimutatható. Mindez arra utal, hogy a nagyobb magok főleg kedvezőtlenebb körülmények esetén vannak előnyben (PAZ *et al.* 2005). Hat rövidéletű Brassicaceae faj vizsgálata során a magtömeg és az avartakarás is szignifikáns hatással volt a csírázásra (MIGLÉCZ *et al.* 2013). A kisebb magtömegű fajokat negatívan érintette az avartakarás, míg a nagyobb magtömegű fajokra (*Lepidium perfoliatum* és *L. campestre*) nem volt szignifikáns hatással. KAHMEN & POSCHLOD (2008) hipotézise szerint a kaszálás illetve a legeltetés a kisebb tömegű magok csírázásának (leginkább az avartakarás csökkenése révén), míg a felhagyás a nagyobb magok csírázásának kedvez. E hipotézist tesztelve azt találták, hogy a kaszálás és a legeltetés nem kedvezett a kisebb magok csírázásának, és azok a vártnál nagyobb mértékben csíráztak a felhagyott területeken is. Ez valószínűleg azzal magyarázható, hogy a felhagyott gyepekben a vegetáció takarása alatt több a szabad talajfelszín, ami a kisebb magok csírázásának kedvez, bár ezt statisztikailag ebben a vizsgálatban nem tudták alátámasztani. LEISHMAN & WESTOBY (1994a) New South Wales szemiárid területeinek különböző magtömegű és életformájú fajain tesztelte azt a hipotézist, hogy a nagyobb magtömeg előnyösebb a csíranövények megtelepedése szempontjából a gyenge vízellátottságú talajokon, mint a kisebb. A terepi vizsgálatok során a nagyobb magok nagyobb arányban csíráztak, és a csíranövények nagyobb arányban éltek túl, de nem találtak bizonyítékot arra, hogy a nagyobb magvaknak szárazabb talajon relatíve nagyobb előnyük lenne, mint kevésbé száraz talajon. Az üvegházi kísérletben a szárazság fokozódásával nőtt a különbség a kisebb, illetve a nagyobb magvakból fejlődő csíranövények túlélésében, ami támogatta a hipotézist. Az mindenestre mindkét kísérletben egyértelmű volt, hogy a nagy magtömegnek pozitív hatása volt a csíranövények megtelepedésére és túlélésére is. Mindezek mellett a talajvíz összetételének is hatása lehet a magok csírázására. Erre utal, hogy 12 ausztrál *Frankenia* (Frankeniaceae) faj esetében a nagyobb magtömegű fajok nagyobb csírázási arányt mutattak a talajvíz nagy sótartalma mellett is (EASTON & KLEIDORFER 2009).

#### *A csírázás időzítése és sebessége*

A csírázás időzítése nagyon fontos a fejlődő csíranövény szempontjából, és egyes vizsgálatok szerint erre a magok tömege is hatással lehet. SILVERTOWN (1981) Nagy-Britannia meszes gyepi fajainak vizsgálatával kimutatta, hogy összefüggés van a mag tömege és a csírázás időpontja között mind az egyéves, mind a hosszabb életű (kétéves illetve évelő) fajok esetében. Megállapította, hogy a kis magtömegű fajok általában ősszel csíráznak. SILVERTOWN (1980) meszes talajú gyepek 27 fajának vizsgálata alapján azt is kimutatta, hogy gyengébb mértékű a csírázás növényzet takarásában, mint sötétben. A lombozat takarása által indukált dormancia gyenge negatív kapcsolatot mutatott a magtömeggel a vizsgáltak közül 20 faj esetében, ezek alapján a vegetációfejlődés szezonálisához igazított csírázás fontossága a magtömeg növekedésével csökken.

A magtömeg sok fajnál pozitívan korrelált a csírázás sebességével is, így mint például a *Ludwigia leptocarpa* (DOLAN 1984), az *Ipomoea syndica*, a *Cleome viscosa* (Cleomaceae) és a

*Digera muricata* (Amaranthaceae) (AZIZ & SHAUKAT 2010), a *Quercus semiserrata* (KHAN & SHANKAR 2001) esetében. Más fajoknál viszont épp a nagyobb magok csíráztak lassabban, úgymint a *Pastinaca sativa* (HENDRIX 1984), a *Rumex obtusifolius* (CIDECIYAN & MALLOCH 1982) és az *Alliaria petiolata* (SUSKO & LOVETT-DOUST 2000) esetében. MOLES & WESTOBY (2004a) szklerofil vegetációban vizsgálták a tüzet követő regenerációt. Szignifikánsan pozitív kapcsolatot találtak a magtömeg illetve a csírázáshoz szükséges idő között, viszont negatív kapcsolatot a magtömeg és a csírázástól az első valódi lomblevél megjelenéséig szükséges idő között. A *Ceratoides lanata* és az *Artemisia cana* (HUO & ROMO 1998), a *Lolium perenne* (NAYLOR 1980) és az *Oenothera biennis* (GROSS & KROMER 1986) vizsgálata nem mutatott ki összefüggést a magtömeg és a csírázás között. Elméleti megfontolások alapján a nagymagvú fajoknak gyorsabban kell csírázniuk, mivel jobban ki vannak téve a posztdiszperziós magpredációnak, az azonnali csírázás tehát a mortalitás kockázatának csökkentését szolgálhatja. NORDEN *et al.* (2009) a világ öt különböző trópusi területének, összesen 1 037 fajfaját vizsgálták, és a magtömeg és a csírázáshoz szükséges idő között pozitív összefüggést találtak, az eredmények tehát nem támasztották alá azt a feltételezést, hogy a nagyobb magok gyorsabban csíráznak.

#### *A magtömeg és a csíranövények mérete*

A csíranövények méretére gyakorolt hatás több különböző jelleg mérésével is vizsgálható, úgymint a csíranövények nedves vagy száraz tömege, a csíranövény magassága, a sziklevelel vagy az első lomblevelek felülete. Mi itt ezeket összevontan csak a csíranövény méretét kifejező értékeként tárgyaljuk. JAKOBSSON & ERIKSSON (2000) pozitív összefüggést mutattak ki a csíranövény mérete és magtömege között 72 svédországi gyepi faj vizsgálatával. Pozitív korreláció mutatkozott a *Quercus semiserrata* (KHAN & SHANKAR 2001), a *Desmodium paniculatum* (Fabaceae) (WULFF 1986b), a *Raphanus raphanistrum* (CHOE *et al.* 1988), a *Banksia marginata* (Proteaceae) (VAUGHTON & RAMSEY 1998), az *Artocarpus heterophyllus* (Moraceae) (KHAN 2004), a *Ceratoides lanata* és az *Artemisia cana* (HUO & ROMO 1998), valamint a *Rumex acetosella* (HOUSSARD & ESCARRÉ 1991) esetén is, a *Ludwigia leptocarpa* esetében viszont csak akkor, ha a csíranövények egymással kompetícióban voltak (DOLAN 1984). Ehhez hasonlóan, hat szemelpár évelő vizsgálatában a kísérlet végére a csíranövények mérete pozitívan korrelált a magtömeggel vegetációborításnál, viszont nem kompetitív környezetben (csak avarborítás vagy szabad talajfelszín) a csíranövények mérete független volt a magtömegtől (GROSS 1984). A *Festuca arundinacea* esetében a magtömeg hatása a csíranövény növekedésének korai időszakában volt kimutatható, és leginkább a magtömeg és a csíranövény száraz tömege közötti pozitív korreláció formájában jelentkezett (LEWIS & GARCIA 1979). A magtömeg és a csíranövény tömege az *Ipomoea indica*, a *Cleome viscosa* (Cleomaceae) és a *Digera muricata* (Amaranthaceae) (AZIZ & SHAUKAT 2010), valamint az *Acacia nilotica subsp. indica* (SHAUKAT *et al.* 1999) esetében még 120 nap növekedés után is pozitív összefüggést mutatott, míg a *Raphanus raphanistrum* (MAZER 1987) esetében ez az összefüggés a végleges testméretében is kimutatható volt. Az *Oenothera biennis* esetében is tapasztaltak a magtömegtől függő méretkülönbségeket, de ezek nem voltak négy hétnél tovább kimutathatóak (GROSS & KROMER 1986). Ezzel ellentétben egy vizsgálatban az *Alliaria petiolata* esetében a magtömeg negatív hatást gyakorolt csíranövények méretére (SUSKO & LOVETT-DOUST 2000), míg a *Lolium perenne* esetében a magtömeg a belőlük fejlődő csíranövények 27 hét alatt elért méretére nem gyakorolt hatást (NAYLOR 1980). Négy mediterrán *Quercus* faj (*Q. ilex*, *Q. suber*, *Q. canariensis*, *Q. pyrenaica*) magjait eltérő fényviszonyok mellett csíráztatva a magtömeg és a csíranövény tömege közötti korreláció mind a négy faj esetében erősödött a fény mennyiségének csökkenésével. Ez annak a következménye lehetett, hogy a rosszabb fényviszonyok között növekvő csíranövények jobban rá vannak utalva a magokból származó forrásokra, mint azok, amelyek kedvezőbb fényviszonyok mellett fejlődnek (QUERO *et al.* 2007).

*A magtömeg hatása a csíranövények növekedésére és túlélésére*

A magtömeg nem csak a csíranövények méretére, de a növekedésük és fejlődésük ütemére is hatást gyakorolhat. GROSS (1984) hat szemelpár évelőnél magtömeggel ellentétesen változó relatív növekedési rátát figyelt meg nem kompetitív, növényborítás nélküli környezetben (avarborítás, szabad talajfelszín), míg kompetitív környezetben a magtömeggel párhuzamosan növekvőt. SEIBERT & PEARCE (1993) négy gyom és két természetett növény (*Glycine max* és *Helianthus annuus*) növekedését és morfológiai jellemzőit vizsgálták annak érdekében, hogy meghatározzák, hogyan képesek a kis magtömegű gyomfajok felvenni a versenyt a nagy magtömegű haszonnövényekkel a kezdeti magtömegbeli hátrány ellenére. A kisebb magvú gyomfajok nagyobb relatív növekedési aránnyal voltak jellemezhetőek, ami a levélfelületbe összpontosuló biomassza nagyobb aránya miatt alakult ki. Annak ellenére, hogy a gyökerek növekedésére kevesebb biomasszát fordítottak, a gyomfajok nagyobb gyökérhosszt voltak képesek elérni, mivel gyökereik kisebb átmérőjűek voltak, és nagyobb gyökérhossz-növekedési rátával voltak jellemezhetőek. Ehhez hasonlóan a *Rumex acetosella* vizsgálata során negatív összefüggést mutattak ki a mag tömege és a csíranövény növekedési rátája között (HOUSSARD & ESCARRÉ 1991), és hasonló tendenciát figyeltek meg hét *Psychotria* (Rubiaceae) (PAZ *et al.* 2005) fajnál is. A *Quercus dealbata* és a *Q. griffithii* esetében a magtömeg növekedésének pozitív hatását mutatták ki a csíranövények növekedésére és túlélésére egyaránt (TRIPATHI & KHAN 1990). A *Rumex obtusifolius* nagyobb magokból fejlődött csíranövényei kezdetben erőteljesebb növekedést mutattak, mint a kisebb magokból fejlődöttek, de a vegetációs időszak végére méretbeli különbség nem volt kimutatható (CIDECIYAN & MALLOCH 1982). Száraz és bolygatott termőhelyeken a *Desmodium paniculatum* (Fabaceae) esetében a növekedés korai szakaszában előnyben voltak a nagyobb magokból fejlődött csíranövények, más termőhelyeken azonban ez a különbség nem volt kimutatható (WULFF 1986b). A magtömegnek nem volt szignifikáns hatása a csíranövények növekedésének ütemére a *Lolium perenne* (NAYLOR 1980), az *Impatiens capensis* (HOWELL 1981) és a *Banksia marginata* (Proteaceae) (VAUGHTON & RAMSEY 1998) esetében, továbbá a 33 nap után tapasztalható nagy méretkülönbségek ellenére a *Raphanus raphanistrum* esetében sem (CHOE *et al.* 1988). Nyolc esőerdei faj esetében az első évben tapasztalt relatív növekedési ráta sem állt összefüggésben a magtömeggel (BAROLOTO *et al.* 2005).

Általánosságban tehát úgy tűnik, hogy a magtömeg nincs szoros összefüggésben a növekedési rátával. Mivel azonban számos esetben kimutatták a magtömeg és a növekedési ráta között fennálló negatív kapcsolatot SHIPLEY & PETERS (1990) felvetették, hogy ez egy az állatoknál is megfigyelhető, a testméret és a növekedés üteme közötti általánosabb allometrikus kapcsolat speciális esete lehet. 204 növényfaj adatain alapulva az általános trend nagy hasonlóságot mutatott az állatoknál tapasztalttal: a növényi növekedési ráta adatok szorosan követték az állatok növekedési rátáján alapuló regressziót. Egy esőerdei fajokon alapuló metaelemzés alapján a magtömeg akkor határozta meg igazán erősen az egyes fajok életmenet-jellemzőit, amikor azok jó megvilágítás mellett nőttek, hiszen ekkor tudtak teljes növekedési kapacitással fejlődni. Erős megvilágítás mellett a magtömeg negatívan korrelált a növekedési rátával (RGR), a nettó asszimilációs rátával (NAR), az egységnyi tömegről eső levélfelület aránnyal (LAR), a specifikus levélfelülettel (SLA) és a levéltömeg aránnyal (LMF) is, míg gyenge megvilágítás mellett a magtömeg csak az egységnyi tömegről eső levélfelület aránnyal (LAR) és a specifikus levélfelülettel korrelált negatívan (POORTER & ROSE 2005).

A hajtás és a gyökér eltérő mértékű növekedési rátájának fontos szerepe lehet rossz vízellátottságú területeken, ahol a gyökérnek gyorsan mélyebb talajrétegekbe kell érnie, hogy megbízhatóbb vízellátáshoz jusson. JURADO & WESTOBY (1992) 32 ausztrál fajjal végeztek üvegházi kísérleteket annak a felvetésnek a vizsgálatára, hogy a szárazságnak kitett fajok

magjai azért nagyobbak, mert a nagyobb magvakból fejlődő csíranövények nagyobb arányú gyökérbiomasszát képesek létrehozni, mint a kisebb magvúak. Az előfeltételezéssel szemben azonban azt találták, hogy a nehezebb magvakból fejlődő csíranövények nem fordítottak arányaiban több forrást a gyökérzet fejlesztésére, mint a hajtás fejlesztésre. MARANON & GRUBB (1993) 27 egyéves mediterrán faj vizsgálata során szintén nem találtak összefüggést a relatív gyökértömeg és a magtömeg között, FENNER (1983) szerint viszont 24 fészkes faj esetében a kisebb magokból fejlődött csíranövények arányosan nagyobb gyökérbiomasszával rendelkeztek.

A nagy magtömeg a csíranövények túlélésre gyakorolt hatása úgy tűnik, hogy egyértelműen pozitív: az *Ipomoea indica*, a *Cleome viscosa* (Cleomaceae) és a *Digera muricata* (Amaranthaceae) (AZIZ & SHAUKAT 2010), a *Lupinus texensis* (SCHAAL 1980), az *Acacia nilotica subsp. indica* (SHAUKAT *et al.* 1999), az *Arum italicum* (MÉNDEZ 1997), az *Artocarpus heterophyllus* (Moraceae) (KHAN 2004) és a *Quercus semiserrata* (KHAN & SHANKAR 2001) esetében is pozitív összefüggést mutattak ki. Nyolc esőerdei fafaj esetében is – melyek úgy lettek kiválasztva, hogy reprezentálják az adott közösség fafajainak magtömeg-spektrumát – a nagyobb magokból fejlődő csíranövények nagyobb valószínűséggel éltek túl a csírázástól számított első évet, illetve az egytől öt éves korig tartó időtartamot is (BAROLOTO *et al.* 2005). TURNBULL *et al.* (1999) hét egyéves különböző magtömegű növényfaj magjait eltérő denzitásokban (0, 10, 50, 200 mag/faj), de egyenlő arányban vetették egy terepi kísérlet során. Azt feltételezték, hogy ha a nagymagvú fajok jó kompetítorok, akkor minél nagyobb a vetési denzitás, annál nagyobb arányban fogják ezek elfoglalni a potenciális helyeket. A három legnagyobb magvú faj az egyedek 49%-át tette ki alacsony denzitás mellett, míg magas denzitás mellett ugyanez a három faj az egyedek 83%-át adta. Az eredmények azt bizonyították, legalábbis a vizsgált növények esetében, hogy a csíranövények potenciális megtelepedési helyekért zajló versengésében a nagyobb magok és az azokból fejlődő csíranövények a kompetíció szempontjából előnyt élveznek.

MOLES *et al.* (2004a) 112 növényfaj adatai alapján megvizsgálták a felvetést, miszerint a magtömegben fennálló latitudinális gradiens teszi lehetővé a fajoknak, hogy a trópusokon megküzdjenek a rosszabb csírázási körülményekkel. Nem találtak szignifikáns összefüggést a szélességi kör és csíranövények túlélése között, és nem találtak bizonyítékot arra sem, hogy a trópusokon nagyobb magtömeg lenne szükséges egy adott túlélési arány eléréséhez. Az eredmények tehát nem konzisztensek azzal az elképzeléssel, hogy trópusi körülmények között nehezebb a csíranövények megtelepedése és túlélése. A magtömeg és a túlélési arány közti összefüggést MOLES & WESTOBY (2004b) foglalta össze 33 faj irodalmi adatainak feldolgozása nyomán. Nem találtak szignifikáns összefüggést a magtömeg és a túlélés valószínűsége között. Szignifikáns összefüggést mutattak ki viszont a magtömeg és a kedvezőtlen körülmények között (árnyékolás, szárazság, herbivória) fejlődő csíranövények túlélése között, tehát a legtöbb esetben a nagyobb magvakból fejlődő csíranövények jobban teljesítenek, mint a kisebb magvakból fejlődők. Állításuk szerint ez az előny azonban nem elég nagy ahhoz, hogy ellensúlyozza a kismagvú fajok által egy év alatt a lombzat egy négyzetméternyi felületén termelt magok nagyobb számát. Lehetséges, hogy a kismagvú fajok nagyobb magtermelését részben ellensúlyozza a nagyobb magvú fajok hosszabb reprodukív élettartama és nagyobb lombzata. Később a magtömeg és a növényi élettartam egyes stádiumainak túlélése közti kapcsolatot is számszerűsítették (MOLES & WESTOBY 2006). A kis magtömegű fajok nagyobb denzitásban találhatók meg a magesőben, de ez a számszerű előny a csíranövény állapot elérésének idejére eltűnik. A nagyobb magvakból fejlődő csíranövények túlélési aránya adott időtávon nagyobb, mint a kisebb magvakból fejlődő csíranövényeké. Ezt az előnyt azonban elveszítik azáltal, hogy több időre van szükségük a reprodukív állapot eléréséhez, így az adataik nem, vagy legfeljebb gyenge negatív összefüggést mutattak a magtömeg és a csírázástól a kifejlett állapot eléréséig tartó túlélés valószínűsége között.



SAVERIMUTTI & WESTOBY (1996) 22 ausztrál fajon vizsgálták a magtömeg hatását a csíranövények erős árnyékban történő túlélésére. Ha a csírázás után rögtön erős árnyékba helyezték a növényeket, szikleveles állapotban a nagyobb magtömegű fajok mutattak jobb túlélést. Ha azonban az első lomblevelek megjelenése után helyezték őket mélyárnyékba, akkor legtöbbször kevesebb ideig éltek túl, és a túlélés esély csökkenése a nagymagvú fajoknál arányaiban nagyobb volt. Ez az eredmény konzisztens azzal az elképzeléssel, hogy a nagy magokban található extra forrásmennyiség áll az erős árnyékban történő csírázás képességének hátterében, és mivel a lomblevelek megjelenésének idejére ez a többlet elfogy, a nagy magtömegű fajok ezután már nem élveznek előnyt az erős árnyékolás túlélése szempontjából. Egy másik hipotézis szerint viszont a nagyobb magokból fejlődő csíranövények azért képesek nagyobb arányban túlélni a kedvezőtlen körülményeket, mert a magvakban található források nagyobb hányada marad meg számukra a csírázás után, ami lehetővé teszi számukra, hogy megbirkózzanak a saját forrásaik csökkenésével járó kedvezőtlen környezeti körülményekkel. GREEN & JUNIPER (2004) ezt a hipotézist 32, Ausztráliában élő, raktározó sziklevelekkel rendelkező esőerdei faj vizsgálatával tesztelték, és úgy találták, hogy a sziklevelek a csíranövény teljes kifejlődésének idejére maradó átlagos tömege erősen korrelál a magtömeggel, ami alátámasztja a hipotézist. Ehhez hasonlóan KIDSON & WESTOBY (2000) megerősítették a hipotézist, miszerint a nagyobb magokból fejlődő csíranövények azért képesek túlélni különböző kedvezőtlen körülményeket, mert a magban felhalmozott forrásokat hosszabb időtartam alatt használják fel, és így a csíranövény fejlődésének későbbi időszakaiban is rendelkezésre állnak szükség esetére. Eredményeik szerint a nagyobb magvú fajok relatíve kevesebb forrást allokálnak a sziklevelek felületének növelésébe, míg a felületarányos tömegébe relatíve többet, ami raktározott metabolitok meglétére utal.

#### *A magtömeg hatása a kifejlett növényekre*

A növények fiatalkori sikeressége mellett a kifejlett növények életére is hatással lehet a mag tömege, így olyan jellemzőkre is, mint a kompetíciós készség vagy a reprodukív teljesítmény. A reprodukív teljesítmény – a csíranövény méretéhez hasonlóan – többféleképpen mérhető: általánosan használt például a reprodukív ráfordítás mértéke, a virágszám, a termésszám, a magszám, a termelt magok átlagos tömege. A *Desmodium paniculatum* (Fabaceae) egymással kompetícióban nevelt példányai esetében a nagyobb magokból fejlődött növények nagyobb reprodukív sikerrel voltak jellemezhetőek (WULFF 1986c). MAZER (1987) szerint a magtömeg pozitív hatással van a reprodukív teljesítményre a *Raphanus raphanistrum*-nál is, ugyanennél a fajnál STANTON (1985) vizsgálatai szerint pedig a magtömeg növekedésével aránytalanul nagymértékben nőtt a reprodukív teljesítmény. A *Primula farinosa* esetében is a nagyobb magból fejlődött növények általában több és nagyobb tömegű magot hoztak, mint a kisebb magokból fejlődöttek (TREMAYNE & RICHARDS 2000). A *Panicum dichotomiflorum*-nál viszont a magtömeg és a növények későbbi reprodukív teljesítménye között a vizsgált területek közül csak abban az esetben találtak összefüggést, ahol a csírázás után a növények erős abiotikus stresszhatásnak voltak kitéve. A magtömeg későbbi magprodukcióna gyakorolt hatásai is eltérőek voltak különböző környezetben (GROSS & SMITH 1991). Ezzel szemben a mag tömege és a belőle fejlődött növény reprodukív kapacitása között az *Impatiens capensis* (HOWELL 1981) és a *Lupinus texensis* (SCHAAL 1980) esetében semmilyen összefüggést nem tudtak kimutatni.

#### *A növényközösségek magtömeg-spektruma és ennek ökológiai háttere*

Az egyes növényközösségekben általában több nagyságrendnyi eltérés is tapasztalható az egyes növényfajok magtömegében (LEISHMAN & WESTOBY 1994b). A tény, hogy a növénykö-

zösségekben a magtömeg gyakran 3–5 nagyságrendnyi változatosságot mutat, az egyszerűbb, egyetlen optimális magtömeget jósoló evolúciós modellek megbízhatatlanságát mutatja. REES & WESTOBY (1997) modelleket alkottak, feltételezve egy, a magok tömege és száma között fennálló csereviszonyt, valamint hogy a magtömeg meghatározza a kompetitív képességeket. E modellek segítségével kimutatták, hogy egyetlen evolúciósan stabil magtömeg helyett a közösségben számos faj magtömege divergál, és minden egyes tartósan együtt élő faj más és más magtömeggel rendelkezik. Ez egyszerű magyarázatként szolgálhat a növényközösségekben megfigyelhető nagy magtömeg-változatosságra.

Annak érdekében, hogy kiderítse, a magok tömege és száma között fennálló csereviszony meghatározó-e a növényközösségek szerkezetének kialakításában, LEISHMAN (2001) négy hipotézist vizsgált meg, melyek közül három foglalkozott közvetlenül a magok méretével, illetve tömegével: (i) A nagyobb magok nagyobb valószínűséggel nyernek a kompetíció során, mint a kisebb magok. (ii) Adott mértékű reprodukív ráfordítás esetén csereviszony áll fenn a magok tömege és száma között. (iii) A kisebb magvak nagyobb számuk miatt jobb kolonizálók, mint a nagyobbak. Igazolta, hogy a növényközösségek összetételének kialakulására hatással van a nagyobb magokból fejlődő növények jobb kompetíciós készsége és a magok tömege és száma között fennálló csereviszony, de nem talált bizonyítékot arra, hogy a kisebb magvú növények jobb kolonizálók lennének. COOMES *et al.* (2002) a brit szigetek partjainál található homokdűnék egyéves fajain vizsgálták, hogy a közösség szerkezetének meghatározásában a fajok különböző magtömegének vagy inkább a környezeti tényezőknek van-e jelentősebb hatása. A dűnéken előforduló két legnagyobb magtömegű faj (*Erodium cicutarium* és *Geranium molle*) előfordulása negatívan korrelált a egy- és két éves csoport más tagjainak előfordulásával abban az évben, amelyikben a populációk denzitása nagyobb volt. Ez arra utal, hogy ezek lokálisan kizártak más, kisebb magtömegű egy- és két éves fajokat. Ez az eredmény a magtömeg a növényközösség szerkezetének kialakításában történő fontos szerepére utal. A környezeti tényezők fontosságát hangsúlyozza viszont az, hogy a populációméreték jelentősen különbözőek voltak a két évben. Az eredmények alapján a homokdűnék egyéves fajai különböző módon reagálnak a környezeti tényezők változására a magtömegük különbözőségének köszönhetően, és a magtömeg által meghatározott kompetíció/kolonizáció csereviszony kisebb szerepet játszik a közösség szerkezetének kialakításában, mint azt korábban gondolták.

Egy adott közösségben a fajok jelenlétét vagy hiányát, illetve ritkaságát vagy gyakoriságát meghatározó folyamatok megértése az ökológia egyik alapvető problémája (REES 1995). E folyamatok fontos tényezője lehet a magtömeg, mivel igen nagy hatással van a fajok terjedési, megtelepedési, valamint kompetitív képességeire. REES (1995) brit homokdűnék növényközösségeiben mérte fel a kapcsolatot a közösség szerkezete és a fajok magtömege között. Erősen szignifikáns negatív korrelációt talált a fajok magtömege és relatív abundanciája, valamint a magtömeg és az elfoglalt kvadrátok aránya, illetve az elfoglalt kvadrátokban való átlagos abundancia között is. A nagymagvú fajok a közösség egyedeinek kis hányadát adták, és ritkák voltak azokban a kvadrátokban, amelyekben megjelentek. A magtömeg abszolút különbségeinek összehasonlítása során azt találták, hogy a gyakori fajok magtömege kevésbé variábilis, mint a ritka fajoké. AZCÁRATE *et al.* (2002) a magjellemzők (magtömeg, alak és terjesztőképletek) és az abundancia illetve, habitat-szegregáció kapcsolatát elemezték 85, mediterrán gyepi növényfajnál. A fajok abundanciáját a vizsgált területeken a lejtők alsó és felső zónájában külön mérték fel. Azt találták, hogy a felső lejtőzónában az abundancia negatívan korrelál a magtömeggel, az alsó lejtőzónában viszont egyik vizsgált jellemző sem korrelált az abundanciával. A habitat szegregáció főleg a magtömeggel állt összefüggésben, de néhány vegetatív jellemzővel is. Az egyéves, korai virágzású és kismagvú fajok relatíve gyakoribbak voltak a felső lejtőzónában. Az eredmények azt sugallják, hogy a

száraz mediterrán gyepekben sok faj gyakoriságát inkább a terjedés (sok, apró mag termelése) határozza meg, mint a kompetitív képességek.

Az abundancia pozitívan korrelált a magtömeggel hét, prérin előforduló évelő fűfaj esetében (RABINOWITZ 1978). Ez az eredmény az első kimutatott életmentjellemező-különbség egy adott közösség gyakori és ritka, rokon fajai között. A különbség legvalószínűbb okaként RABINOWITZ azt vetette fel, hogy a ritka fajok valószínűleg térben vagy időben ritkán megjelenő mikroélőhelyek kolonizálói, így ezek hosszabb távú terjedéshez adaptálódtak, mint a gyakori fajok. SAAR *et al.* (2012) kihalási adóssággal ('extinction debt') erősen sújtott meszes talajú gyepekben igyekeztek meghatározni azokat az életmenet-sajátságokat, amelyek e közösségek lokálisan kipusztult fajait jellemzik. A lokálisan kipusztult fajokra leginkább jellemző életmenet-jellemzők arra utalnak, hogy a kis magtömegű, hosszútávú terjedésre specializálódott, a lokális fennmaradásra és kompetícióra viszont kevésbé specializálódott fajok hátrányban vannak a fragmentált élőhelyeken. Az eredmények felhasználhatóak a jövőbeni lokális kipusztulással leginkább fenyegetett fajok meghatározására kevésbé degradált gyepekben is, ahol a kihalási adósság még nem érvényesült. FREITAS *et al.* (2013) azt vizsgálták, hogy a fajgazdagság, a magtömeg és a fajösszetétel milyen kapcsolatban állnak a fragmentációval Brazília atlantikus esőerdeiben. Úgy tűnik, hogy a fragmentek izolációja a nagymagvú fajokat érinti leginkább hátrányosan, valószínűleg azért, mert a terjesztőik ritkán keresztezik a fennmaradt fragmentek közötti fátlan területeket.

A növényközösségek átlagos magtömegét geográfiai tényezők (például a kitétségek) is befolyásolhatják. CSONTOS *et al.* (2004) négy, dolomit alapkőzetű gyepek északi és déli kitétségek oldalán található vegetáció magtömegeloszlását vizsgálták meg. Szignifikáns magtömeg-különbséget állapítottak meg a két kitétség között: a kis magtömegű fajok inkább a déli oldalon, a nagy magtömegű fajok az északi oldalon voltak gyakoribbak. A közepes magtömegű fajok előfordulása a két oldalon nem különbözött. Ezek a különbségek a napsugárzás, hőmérséklet és vízellátottság különbségei miatt alakulhattak ki.

### Összegzés és kitekintés

A magtömeg fajok közötti variabilitása kutatásának eddig is igen nagy figyelmet szenteltek a kutatók, azonban nem született konszenzus arról, hogyan és miért alakult ki és mi ennek a jelentősége. Mindenesetre kézenfekvőnek tűnik, hogy a magtömeg szoros összefüggésben áll az életformával és a testmérettel (például BAKER 1972, ROCKWOOD 1985, MOLES *et al.* 2005a és 2005b), valamint hogy a nagyobb magtömeg pozitív kapcsolatban áll az árnyékoltság mértékével (például SALISBURY 1942, 1974, BAKER 1972, CSONTOS 1998, CSONTOS & KALAPOS 1998). A fajok közötti magtömeg-variabilitás nagyléptékű geográfiai mintázatai közül a magtömeg sarkok felé tartó fokozatos csökkenése emelhető ki (MOLES & WESTOBY 2003). Több tanulmány foglalkozott a tengerszint feletti magassággal való összefüggés vizsgálatával is (például BAKER 1972, ROCKWOOD 1985, PLUESS *et al.* 2005), de ezek a kutatások meglehetősen ellentmondásos eredményeket hoztak. A magok tömege és száma között feltételezetten fennálló csereviszony (trade-off) tekintetében szintén igen ellentmondásos eredmények születtek (például SMITH & FRETWELL 1974, GERITZ 1995, REES & WESTOBY 1997, KAWANO 1981, SHIPLEY & DION 1992, JAKOBSSON & ERIKSSON 2000, LEISHMAN 2001).

A magtömeg fajok belüli variabilitása ugyan csekélyebb mértékű, mint a fajok közötti, jelentősége mégsem elhanyagolható. Az egyeden belüli variabilitás okai közül kézenfekvő, és számos esetben bizonyított az anyanövényen (például WALLER 1982, SUSKO & LOVETT-DOUST 2000, KLINKHAMER & DE JONG 1987) vagy természetben való elhelyezkedés hatása (például ROCHA & STEPHENSON 1990, STANTON 1984, CHOE *et al.* 1988). Ennek oka a legtöbb szerző szerint az anyai forrásokhoz való hozzáférés különbségeiben keresendő. Emellett a vegetációs periódus során különböző időpontokban képződő magok tömegében is jelentős különbségek lehetnek, ami

valószínűleg szintén a források időben eltérő mértékű hozzáférhetőségére vezethető vissza (például KLINKHAMER & DE JONG 1987, CAVERS & STEEL 1984). A magok tömege és száma között fennálló csereviszony a magtömeg fajon belüli variabilitására is nagy hatással lehet. E csereviszony meglétét azonban nem bizonyítják egyértelműen az eddigi vizsgálatok eredményei, mivel a két tényező közötti pozitív (BÓZSING *et al.* 2009) valamint negatív összefüggésre (például GALEN *et al.* 1985, MAZER 1987, GUNDEL *et al.* 2012) egyaránt akad példa, illetve egyes esetekben nem sikerült összefüggést kimutatni a két jellemző között (például WULFF 1986a, WINN & GROSS 1993).

A magtömeg terjedésre gyakorolt hatása a szél- és magpredátorok által terjesztett fajok esetén bizonyult a legkifejezettebbnek. Magpredátorok általi terjesztés esetén az állatok szelektív táplálkozásának jelentőségét mutatták ki, a magpredátorok ugyanis előnyben részesítenek bizonyos tömegű magokat (például VANDER WALL 2003, XIAO *et al.* 2005, JORDANO 1984). A szélterjesztésű fajok esetében a magtömeg többnyire meghatározza a mag zuhanási sebességét és terjesztés távolságát (például GREEN & JOHNSON 1993, GANESHIAH & SHAANKER 1991), bár nem minden esetben lehetett kimutatni a nagyobb magtömeg szél általi terjesztésre gyakorolt negatív hatását (JONGEJANS & TELENUS 2001).

A magpredátorok táplálkozásuk során előnyben részesítenek bizonyos tömegű magokat (például THOMPSON 1987, MITTELBACH & GROSS 1984), ami a magok tömegére erős szelekciós nyomást gyakorol, valamint a populációk felújulását is jelentősen befolyásolhatja (READER 1993, ALCÁNTARA *et al.* 2000), nagytestű magpredátorok hiányában pedig a kismagvú fajok előnyhöz jutását okozhatja (DIRZO & MENDOZA 2007).

A magtömeg és a magbank-képzés összefüggését vizsgálva az utóbbi idők legnépszerűbb gyakorlatközpontú kutatási iránya a magperzisztencia becslése a magtömeg és a magalak figyelembe vételével. Számos tanulmány szerint a magtömeg és a magalak együttesen jól használhatók a perzisztencia becslésére (például BEKKER *et al.* 1998, FUNES *et al.* 1999, THOMPSON *et al.* 1993, ZHAO *et al.* 2011), azonban egyes területek flórája esetében ez a becslési módszer nem tűnik minden esetben megbízhatónak (PECO *et al.* 2003, YU *et al.* 2007, LEISHMAN & WESTOBY 1998).

A legtöbb kísérletes bizonyíték talán a magtömeg csírázásra és megtelepedésre gyakorolt hatásáról áll rendelkezésre, azonban ebben a témakörben is számos bizonytalanság áll fent. Bár a magtömeg és a csírázási arány kapcsolatáról is születtek ellentmondásos eredmények, azonban a nagyobb magtömeg csírázásra gyakorolt pozitív hatásról beszámoló cikkek nagy száma miatt kijelenthető, hogy a magtömeg növekedése pozitív hatást gyakorol a csírázási sikerre. A magtömeg és a növekedési ráta között szoros összefüggés nem állapítható meg egyértelműen, mivel pozitív és negatív kapcsolatról, valamint a kettő közötti kapcsolat hiányáról egyaránt számos tanulmány számolt be. SHIPLEY & PETERS (1990) azonban matematikai modellek segítségével az állatoknál megfigyelhető, a testméret és a relatív növekedési ráta között fennálló allometrikus kapcsolathoz hasonló összefüggést mutattak ki a két tényező között. A nagyobb magtömeg túlélésre gyakorolt hatása azonban a rendelkezésre álló bizonyítékok alapján (például KHAN & SHANKAR 2001, SCHAAL 1980, AZIZ & SHAIKAT 2010) valószínűleg pozitív.

Több vizsgálat is kimutatta, hogy a magtömeg-variabilitásnak nagy szerepe lehet a növényközösségek szerkezetének kialakulásában (például REES & WESTOBY 1997, LEISHMAN 2001). Ennek ellenére nincs konszenzus a magok tömegének a növényközösségek szerkezetének kialakításában betöltött pontos szerepéről, illetve arról, hogy milyen hatással van a magtömeg az egyes fajok gyakoriságára. Egyes eredmények szerint a nagy magtömegű fajok ritkábbak, és egy adott közösség kisebb hányadát adják (REES 1995), mások szerint viszont éppen a kisebb magvú fajok ritkábbak egy adott közösségben (RABINOWITZ 1978).

Az eddigi eredmények ismeretének tükrében megfogalmazhatunk néhány javaslatot a további kutatások irányát illetően. Hazai viszonylatban a magtömeg és az életforma össze-

függéséről már rendelkezünk adatokkal: CSONTOS *et al.* (2007) és TÖRÖK *et al.* (2013) is megállapították, hogy a magtömeg a magyar flóra esetében is a – világ többi részén kimutatott mintázatoknak megfelelően – nő a lágyszárúaktól a fák felé haladva, azonban a magtömeg fajok közötti variabilitását okozó egyéb tényezőkről hazai adatok nem állnak rendelkezésünkre. Ugyanezen okból a magok tömege és száma között feltételezetten fennálló csereviszony is tovább vizsgálendő. A magtömeg terjedésben betöltött szerepe kapcsán leginkább a szél- és magpredátorok által terjesztett fajokat vizsgálták, a magtömeg egyéb terjesztési módok hatékonyságára kifejtett hatásáról keveset tudunk. A magok tömegének csírázásban és megtelepedésben betöltött szerepéről a csíranövények növekedési üteme kapcsán születtek a leginkább ellentmondásos eredmények, így ezen a téren lehet szükség további vizsgálatokra. Hasonlóan ellentmondásos téma az egyes fajok magtömege és gyakorisága közötti összefüggés, így e téma tisztázása is további vizsgálatokat igényel.

### Köszönetnyilvánítás

A szerzők ezúton szeretnék kifejezni köszönetüket a lektoroknak, Cseresnyés Imrének és Ruprecht Eszternek a kéziratához írt részletes és nagyon hasznos lektori észrevételeikért. A kézirat elkészítése a TÁMOP-4.2.4.A/2-11/1-2012-0001 azonosító számú Nemzeti Kiválóság Program – Hazai hallgatói, illetve kutatói személyi támogatást biztosító rendszer kidolgozása és működtetése konvergencia program című kiemelt projekt keretében zajlott. A projekt az Európai Unió támogatásával, az Európai Szociális Alap társfinanszírozásával valósul meg. A szerzőket az OTKA K 108992 (MVA) és az OTKA PD 100 192 (TP) támogatta.

### Irodalom

- AKER, C. L. (1982): Regulation of flower, fruit and seed production by a monocarpic perennial, *Yucca whipplei*. – *Journal of Ecology* 70: 357–372.
- ALCÁNTARA, J. M., REY, P. J., SANCHEZ-LAFUENTE, A. M. & VALERA, F. (2000): Early effects of rodent post-dispersal seed predation on the outcome of the plant – seed disperser interaction. – *Oikos* 88: 362–370.
- ANDREWS, M., DOUGLAS, A., JONES, A. V., MILBURN, C. E., PORTER, D. & MCKENZIE, B. A. (1997): Emergence of temperate pasture grasses from different sowing depths: importance of seed weight, coleoptile plus mesocotyl length and shoot strength. – *Annals of Applied Biology* 130: 549–560.
- ARDITTI, J. & GHANI, A. K. A. (2000): Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. – *New Phytologist* 145: 367–421.
- AUGSPURGER, C. K. & HOGAN, K. P. (1983): Wind dispersal of fruits with variable seed number in a tropical tree (*Lonchocarpus pentaphyllus*: Leguminosae). – *American Journal of Botany* 70: 1031–1037.
- AULD, T. D. (1983): Seed predation in native legumes of south-eastern Australia. – *Australian Journal of Ecology* 8: 367–376.
- AZCÁRATE, F. M., SÁNCHEZ, A. M., ARQUEROS, L. & PECO B. (2002): Abundance and habitat segregation in Mediterranean grassland species: the importance of seed weight. – *Journal of Vegetation Science* 13: 159–166.
- AZIZ, S. & SHAUKAT, S. S. (2010): Effect of seed mass variations on the germination and survival of three desert annuals. – *Pakistan Journal of Botany* 42: 2813–2825.
- ÅGREN, J. (1989): Seed size and number in *Rubus chamaemorus*: Between-habitat variation, and effects of defoliation and supplemental pollination. – *Journal of Ecology* 77: 1080–1092.
- BAKER, H. G. (1972): Seed weight in relation to environmental conditions in California. – *Ecology* 53: 997–1010.
- BANOVETZ, S. J. & SCHEINER, S. M. (1994): The effects of seed mass on the seed ecology of *Coreopsis lanceolata*. – *American Midland Naturalist* 131: 65–74.
- BAÑUELOS, M. J. & OBESO, J. R. (2003): Maternal provisioning, sibling rivalry and seed mass variability in the dioecious shrub *Rhamnus alpinus*. – *Evolutionary Ecology* 17: 19–31.
- BAROLOTO, C., FORGET, P. & GOLDBERG, D. E. (2005): Seed mass, seedling size and neotropical tree seedling establishment. – *Journal of Ecology* 93: 1156–1166.
- BASKIN, C. C. & BASKIN, J. M. (2001): *Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. – Academic Press, San Diego, California, 666 pp.

- BEAULIEU, J. M., MOLES, A. T., LEITCH, I. J., BENNETT, M. D., DICKIE, J. B. & KNIGHT, C. A. (2007): Correlated evolution of genome size and seed mass. – *New Phytologist* 173: 422–437.
- BEKKER, R. M., BAKKER, J. P., GRANDIN, U., KALAMEES, R., MILBERG, P., POSCHLOD, P., THOMPSON, K. & WILLEMS, J. H. (1998): Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. – *Functional Ecology* 12: 834–842.
- BOLMGREN, K. & COWAN, P. D. (2008): Time – size tradeoffs: a phylogenetic comparative study of flowering time, plant height and seed mass in a north-temperate flora. – *Oikos* 117: 424–429.
- BOND, W. J., HONIG, M. & MAZE, K. E. (1999): Seed size and seedling emergence: an allometric relationship and some ecological implications. – *Oecologia* 120: 132–136.
- BÓZSING, E., CSONTOS, P. & CSERESNYÉS, I. (2006): Hőkezelés hatása a nyúlzapuka (*Anthyllis vulneraria* L.) magvainak csírázóképeségére. – *Acta Agronomica Óváriensis* 48: 19–30.
- BÓZSING, E., CSERESNYÉS, I. & CSONTOS, P. (2009): Az *Astragalus onobrychis* L. magprodukciónak vizsgálata különböző termőhelyi adottságok mellett. – *Botanikai Közlemények* 96: 49–56.
- BU, H., CHEN, X., XU, X., LIU, K., JIA, P. & DU, G. (2007): Seed mass and germination in an alpine meadow on the eastern Tsinghai–Tibet plateau. – *Plant Ecology* 191: 127–149.
- CASTRO-DÍEZ, P., MONTERRAT-MARTÍ, G. & CORNELISSEN, J. H. C. (2003): Trade-offs between phenology, relative growth rate, life form and seed mass among 22 Mediterranean woody species. – *Plant Ecology* 166: 117–129.
- CAVERS, P. B. & STEEL, M. G. (1984): Patterns of change in seed weight over time on individual plants. – *The American Naturalist* 124: 324–335.
- CERABOLINI, B., CERIANI, R. M., CACCIANIGA, M., DE ANDREIS, R. & RAIMONDI, B. (2003): Seed size, shape and persistence in soil: a test on Italian flora from Alps to Mediterranean coasts. – *Seed Science Research* 13: 75–85.
- CHOE, H. S., CHU, C., KOCH, G., GORHAM, J. & MOONEY, H. A. (1988): Seed weight and seed resources in relation to plant growth rate. – *Oecologia* 76: 158–159.
- CIDECIYAN, M. A. & MALLOCH, A. J. C. (1982): Effects of seed size on the germination, growth and competitive ability of *Rumex crispus* and *Rumex obtusifolius*. – *Journal of Ecology* 70: 227–232.
- COOMES, D. A., REES, M., GRUBB, P. J. & TURNBULL, L. (2002): Are differences in seed mass among species important in structuring plant communities? Evidence from analyses of spatial and temporal variation in dune-annual populations. – *Oikos* 96: 421–432
- CORNELISSEN, J. H. C. (1999): A triangular relationship between leaf size and seed size among woody species: allometry, ontogeny, ecology and taxonomy. – *Oecologia* 118: 248–255.
- CSONTOS, P. (1998): The applicability of a seed ecological database (SEED) in botanical research. – *Seed Science Research* 8: 47–51.
- CSONTOS, P., TAMÁS, J. & BALOGH, L. (2003): Thousand seed weight records of species from the flora of Hungary, I. Monocotyledonopsida. – *Studia Botanica Hungarica* 34: 121–126.
- CSONTOS, P., TAMÁS, J. & PODANI, J. (2004): Slope aspect affects the seed mass spectrum of grassland vegetation. – *Seed Science Research* 14: 379–385.
- CSONTOS, P., TAMÁS, J. & BALOGH, L. (2007): Thousand seed weight records of species from the flora of Hungary, II. Dicotyledonopsida. – *Studia Botanica Hungarica* 38: 179–189.
- CSONTOS, P., BÓZSING, E., CSERESNYÉS, I. & PENKSZA, K. (2009): Reproductive potential of the alien species *Asclepias syriaca* (Asclepiadaceae) in the rural landscape. – *Polish Journal of Ecology* 57: 383–388.
- CSONTOS, P. & KALÁPOS, T. (2012): More lightweight and isodiametric seeds for C4 than for C3 grasses are associated with preference for open habitats of C4 grasses in a temperate flora. – *Grass and Forage Science* 68: 408–417.
- DAWSON, T. E. & EHLERINGER, J. R. (1991): Ecological correlates of seed mass variation in *Phoradendron juniperinum*, a xylem-tapping mistletoe. – *Oecologia* 85: 332–342.
- DE JONG, T. J., VAN DIJK, H. & KLINKHAMER, P. G. L. (2005): Hamilton's rule, imprinting and parent–offspring conflict over seed mass in partially selfing plants. – *Journal of Evolutionary Biology* 18: 676–682.
- DIRZO, R., MENDOZA, E. & ORTÍZ, P. (2007): Size-related differential seed predation in a heavily defaunated neotropical rain forest. – *Biotropica* 39: 355–362.
- DOLAN, R. W. (1984): The effect of seed size and maternal source on individual size in a population of *Ludwigia leptocarpa* (Onagraceae). – *American Journal of Botany* 71: 1302–1307.
- EASTON, L. C. & KLEINDORFER, S. (2009): Effects of salinity levels and seed mass on germination in Australian species of *Frankenia* L. (Frankeniaceae). – *Environmental and Experimental Botany* 65: 345–352.

- ERIKSSON, O. (1999): Seed size variation and its effect on germination and seedling performance in the clonal herb *Convallaria majalis*. – *Acta Oecologica* 20: 61–66.
- ERIKSSON, O. (2000): Seed dispersal and colonization ability of plants – Assessment and implications for conservation. – *Folia Geobotanica* 35: 115–123.
- ESCUDERO, A., NÚÑEZ, Y. & PÉREZ-GARCÍA, F. (2000): Is fire a selective force of seed size in pine species? – *Acta Oecologica* 21: 245–256.
- FENNER, M. (1983): Relationships between seed weight, ash content and seedling growth in twenty-four species of Compositae. – *New Phytologist* 95: 697–706.
- FREITAS, C. G., DAMBROS, C. & CAMARGO, J. L. C. (2013): Changes in seed rain across Atlantic forest fragments in Northeast Brazil. – *Acta Oecologica* 53: 49–55.
- FUNES, G., BASCONCELO, S., DÍAZ, S. & CABIDO, M. (1999): Seed size and shape are good predictors of seed persistence in soil in temperate mountain grasslands of Argentina. – *Seed Science Research* 9: 341–345.
- GALEN, C., PLOWRIGHT, R. C. & THOMPSON, J. D. (1985): Floral biology and regulation of seed set and seed size in the lily, *Clintonia borealis*. – *American Journal of Botany* 72: 1544–1552.
- GANESHIAH, K. N. & SHAANKER, R. U. (1991): Seed size optimization in a wind dispersed tree *Butea monosperma*: a trade-off between seedling establishment and pod dispersal efficiency. – *Oikos* 60: 3–6.
- GERITZ, S. A. H. (1995): Evolutionary stable seed polymorphism and small-scale spatial variation in seedling density. – *The American Naturalist* 146: 685–707.
- GÓMEZ, J. M. (2004): Bigger is not always better: Conflicting selective pressures on seed size in *Quercus ilex*. – *Evolution* 58: 71–80.
- GRAAE, B. J., VERHEYEN, K., KOLB, A., VAN DER VEKEN, S., HEINKEN, T., CHABRERIE, O., DIEKMANN, M., VALTINAT, K., ZINDEL, R., KARLSSON, E., STRÖM, L., DECOCQ, G., HERMY, M. & BASKIN, C. C. (2009): Germination requirements and seed mass of slow- and fast-colonizing temperate forest herbs along a latitudinal gradient. – *Ecoscience* 16: 248–257.
- GREENE, P. T. & JUNIPER, P. A. (2004): Seed – seedling allometry in tropical rain forest trees: seed mass-related patterns of resource allocation and the 'reserve effect'. – *Journal of Ecology* 92: 397–408.
- GREENE, D. F. & JOHNSON, E. A. (1993): Seed mass and dispersal capacity in wind-dispersed diaspores. – *Oikos* 67: 69–74.
- GREIPSSON, S. & DAVY, A. J. (1995): Seed mass and germination behaviour in populations of the dune-building grass *Leymus arenarius*. – *Annals of Botany* 76: 493–501.
- GROSS, K. L. (1984): Effects of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. – *Journal of Ecology* 72: 369–387.
- GROSS, K. L. & KROMER, M. L. (1986): Seed weight effects on growth and reproduction in *Oenothera biennis* L.. – *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 113: 252–258.
- GROSS, K. L. & SMITH, A. D. (1991): Seed mass and emergence time effects on performance of *Panicum dichotomiflorum* Michx. across environments. – *Oecologia* 87: 270–278.
- GUNDEL, P. E., GARIBALDI, L. A., MARTÍNEZ-GHERSA, M. A. & GHERSA, C. M. (2012): Trade-off between seed number and weight: Influence of a grass – endophtye symbiosis. – *Basic and Applied Ecology* 13: 32–39.
- GUO, H., MAZER, S. J. & DU, G. (2010): Geographic variation in seed mass within and among nine species of *Pedicularis* (Orobanchaceae): effects of elevation, plant size and seed number per fruit. – *Journal of Ecology* 98: 1232–1242.
- HANLEY, M. E., UNNA, J. E. & DARVILL, B. (2003): Seed size and germination response: a relationship for fire-following plant species exposed to thermal shock. – *Oecologia* 134: 18–22.
- HARDIN, E. D. (1984): Variation in seed weight, number per capsule and germination in *Populus deltoides* Bartr. trees in southeastern Ohio. – *American Midland Naturalist* 112: 29–34.
- HAREL, D., HOLZAPFEL, C. & STERNBERG, M. (2011): Seed mass and dormancy of annual plant populations and communities decreases with aridity and rainfall predictability. – *Basic and Applied Ecology* 12: 674–684.
- HENDRIX, S. D. (1984): Variation in seed weight and its effects on germination in *Pastinaca sativa* L. (Umbelliferae). – *American Journal of Botany* 71: 795–802.
- HENDRIX, S. D. & SUNG, I. (1989): Inter- and intraspecific variation in seed mass in seven species of umbellifer. *New Phytologist* 112: 445–451.
- HINTZE, C., HEYDEL, F., HOPPE, C., CUNZE, S., KÖNIG, A. & TACKENBERG, O. (2013): D3: The Dispersal and Diaspore Database – Baseline data and statistics on seed dispersal. – *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15: 180–192.

- HODGSON, J. G. & MACKEY, J. M. L. (1986): The ecological specialization of dicotyledonous families within a local flora: Some factors constraining optimization of seed size and their possible evolutionary significance. – *New Phytologist* 104: 497–515.
- HODKINSON, D. J., ASKEW, A. P., THOMPSON, K., HODGSON, J. G., BAKKER, J. P. & BEKKER, R. M. (1998): Ecological correlates of seed size in the British flora. – *Functional Ecology* 12: 762–766.
- HOU, J. & ROMO, J. T. (1998): Seed weight and germination time affect growth of 2 shrubs. – *Journal of Range Management* 51: 699–703.
- HOUSSARD, C. & ESCARRÉ, J. (1991): The effects of seed weight on growth and competitive ability of *Rumex acetosella* from two successional old-fields. – *Oecologia* 86: 236–242.
- HOWE, H. F. & RICHTER, W. M. (1982): Effects of seed size on seedling size in *Viola surinamensis*; a within and between tree analysis. – *Oecologia* 53: 347–351.
- HOWELL, N. (1981): The effect of seed size and relative emergence time on fitness in a natural population of *Impatiens capensis* Meerb. (Balsaminaceae). – *American Midland Naturalist* 105: 312–320.
- JACQUEMYN, H., BRYN, R. & HERMY, M. (2001): Within and between plant variation in seed number, seed mass and germinability of *Primula elatior*: Effect of population size. – *Plant Biology* 3: 561–568.
- JAKOBSSON, A. & ERIKSSON, O. (2000): A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. – *Oikos* 88: 494–502.
- JANSEN, P. A., BONGERS, F. & HEMERIK, L. (2004): Seed mass and mast seeding enhance dispersal by a Neotropical scatter-hoarding rodent. – *Ecological Monographs* 74: 569–589.
- JANZEN, D. H. (1969): Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. – *Evolution* 23: 1–27.
- JONGEJANS, E. & TELENUS, A. (2001): Field experiments on seed dispersal by wind in ten umbelliferous species (Apiaceae). – *Plant Ecology* 152: 67–78.
- JORDANO, P. (1984): Seed weight variation and differential avian dispersal in blackberries *Rubus ulmifolius*. – *Oikos* 43: 149–153.
- JURADO, E. & WESTOBY, M. (1992): Seedling growth in relation to seed size among species of arid Australia. – *Journal of Ecology* 80: 407–416.
- KAHMEN, S. & POSCHLOD, P. (2008): Does germination success differ with respect to seed mass and germination season? Experimental testing of plant functional trait responses to grassland management. – *Annals of Botany* 101: 541–548.
- KALISZ, S. (1989): Fitness consequences of mating system, seed weight, and emergence date in a winter annual, *Collinsia verna*. – *Evolution* 43: 1263–1272.
- KATTGE, J., OGLE, K., BÖNISCH, G., DÍAZ, S., LAVOREL, S., MADIN, J., NADROWSKI, K., NÖLLERT, S., SARTOR, K. & WIRTH, C. (2011a): A generic structure for plant trait databases. – *Methods in Ecology and Evolution* 2: 202–213.
- KATTGE, J., DÍAZ, S., LAVOREL, S. *et al.* (2011b): TRY – a global database of plant traits. – *Global Change Biology* 17: 2905–2935.
- KAWANO, S. (1981): Trade-off relationships between some reproductive characteristics in plants with special reference to life-history strategy. – *The botanical magazine = Shokubutsu-gaku-zasshi* 94: 285–294.
- KELLY, C. K. (1996): Seed mass, habitat conditions and taxonomic relatedness: a re-analysis of Salisbury (1974). – *New Phytologist* 135: 169–174.
- KHAN, M. I. (2004): Effects of seed mass on seedling success in *Artocarpus heterophyllus* L., a tropical tree species of north-east India. – *Acta Oecologica* 25: 103–110.
- KHAN, M. I. & SHANKAR, U. (2001): Effect of seed weight, light regime and substratum microsite on germination and seedling growth of *Quercus semiserrata* Roxb. – *Tropical Ecology* 42: 117–125.
- KIDSON, R. & WESTOBY, M. (2000): Seed mass and seedling dimensions in relation to seedling establishment. – *Oecologia* 125: 11–17.
- KLEYER, M., BEKKER, R. M., KNEVEL, I. C. *et al.* (2008): The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. – *Journal of Ecology* 96: 1266–1274.
- KLINKHAMER, P. G. L. & DE JONG, T. J. (1987): Plant size and seed production in the monocarpic perennial *Cynoglossum officinale* L. – *New Phytologist* 106: 773–783.
- KRANNITZ, P. G. (1997): Seed weight variability of antelope bitterbrush (*Purshia tridentata*: Rosaceae). – *American Midland Naturalist* 138: 306–321.
- LEISHMAN, M. R. (2001): Does the seed size/number trade-off model determine plant community structure? An assesment of the model mechanisms and their generality. – *Oikos* 93: 294–302.
- LEISHMAN, M. R. & WESTOBY, M. (1994a): The role of seed size in seedling establishment in dry soil conditions - Experimental evidence from semi-arid species. – *Journal of Ecology* 82: 249–258.



- LEISHMAN, M. R. & WESTOBY, M. (1994b): Hypothesis on seed size: tests using the semiarid flora of Western New South Wales, Australia. – *The American Naturalist* 143: 890–906.
- LEISHMAN, M. R. & WESTOBY, M. (1998): Seed size and shape are not related to persistence in soil in Australia in the same way as in Britain. – *Functional Ecology* 12: 480–485.
- LEWIS, E. J. & GARCIA, J. A. (1979): The effect of seed weight and coleoptile tiller development on seedling vigour in tall fescue, *Festuca arundinacea* Schreb. – *Euphytica* 28: 393–402.
- MARANON, T. & GRUBB, P. J. (1993): Physiological basis and ecological significance of the seed size and relative growth rate relationship in Mediterranean annuals. – *Functional Ecology* 7: 591–599.
- MAZER, S. J. (1987): The quantitative genetics of life history and fitness components in *Raphanus raphanistrum* L. (Brassicaceae): Ecological and evolutionary consequences of seed-weight variation. – *The American Naturalist* 130: 891–914.
- MAZER, S. J. (1989): Ecological, taxonomic, and life history correlates of seed mass among Indiana dune angiosperms. – *Ecological Monographs* 59: 153–175.
- MAZER, S. J. (1990): Seed mass of Indiana Dune genera and families: Taxonomic and ecological correlates. – *Evolutionary Ecology* 4: 326–357.
- MCGINLEY, M. A., TEMME, D. H. & GEBER, M. A. (1987): Parental investment in offspring in variable environments: theoretical and empirical considerations. – *The American Naturalist* 130: 370–398.
- MCGINLEY, M. A. & CHARNOV, E. L. (1988): Multiple resources and the optimal balance between size and number of offspring. – *Evolutionary Ecology* 2: 77–84.
- MCGINLEY, M. A., SMITH, C. C., ELLIOT, P. F. & HIGGINS, J. J. (1990): Morphological constraints on seed mass in lodgepole pine. – *Functional Ecology* 4: 183–192.
- MCWILLIAMS E. L., LANDERS, R. Q. & MAHLSTEDTE, J. P. (1968): Variation in seed weight and germination in populations of *Amaranthus retroflexus* L. – *Ecology* 49: 290–296.
- MELZACK, R. N. & WATTS, D. (1982): Variations in seed weight, germination and seedling vigour in the yew (*Taxus baccata* L.) in England. – *Journal of Biogeography* 9: 55–63.
- METCALFE, D. J. & GRUBB, P. J. (1995): Seed mass and light requirements for regeneration in Southeast Asian rain forest. – *Canadian Journal of Botany* 73: 817–826.
- MÉNDEZ, M. (1997): Sources of variation in seed mass in *Arum italicum*. – *International Journal of Plant Sciences* 158: 298–305.
- MICHAELS, H. J., BENNER, B., HARTGERINK, A. P., LEE, T. D., RICE, S., WILLSON, M. F. & BERTIN, R. I. (1988): Seed size variation: magnitude, distribution and ecological correlates. – *Evolutionary Ecology* 2: 157–166.
- MIGLÉCZ, T., TÓTHMÉRÉSZ, B., VALKÓ, O., KELEMEN, A. & TÖRÖK, P. (2013): Effects of litter on seedling establishment: An indoor experiment with short-lived Brassicaceae species. – *Plant Ecology* 214: 189–193.
- MITTELBACH, G. G. & GROSS, K. L. (1984): Experimental studies of seed predation in old-fields. – *Oecologia* 65: 7–13.
- MOLES, A. T., HODSON, D. W. & WEBB, C. J. (2000): Seed size and shape and persistence in the soil in the New Zealand flora. – *Oikos* 89: 541–545.
- MOLES, A. T. & WESTOBY, M. (2003): Latitude, seed predation and seed mass. – *Journal of Biogeography* 30: 105–128.
- MOLES, A. T. & WESTOBY, M. (2004a): Seed mass and seedling establishment after fire in Ku-ring-gai Chase National Park, Sydney, Australia. – *Austral Ecology* 29: 383–390.
- MOLES, A. T. & WESTOBY, M. (2004b): Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. – *Journal of Ecology* 92: 372–383.
- MOLES, A. T. & WESTOBY, M. (2006): Seed size and plant strategy across the whole life cycle. – *Oikos* 113: 91–105.
- MOLES, A. T., WARTON, D. I. & WESTOBY, M. (2003a): Seed size and survival in the soil in arid Australia. – *Austral Ecology* 28: 575–585.
- MOLES, A. T., WARTON, D. I. & WESTOBY, M. (2003b): Do small-seeded species have higher survival through seed predation than large-seeded ones? – *Ecology* 84: 3148–3161.
- MOLES, A. T., FALSTER, D. S., LEISHMAN, M. R. & WESTOBY, M. (2004a): Small-seeded species produce more seeds per square metre of canopy per year, but not per individual per lifetime. – *Journal of Ecology* 92: 384–396.
- MOLES, A. T., WARTON, D. I., STEVENS, R. D. & WESTOBY, M. (2004b): Does a latitudinal gradient in seedling survival favour larger seeds in the tropics? – *Ecology Letters* 7: 911–914.
- MOLES, A. T., ACKERLEY, D. D., WEBB, C. O., TWEDDLE, J. C., DICKIE, J. B. & WESTOBY, M. (2005a): A brief history of seed size. – *Science* 307: 576–580.
- MOLES, A. T., ACKERLEY, D. D., WEBB, C. O., TWEDDLE, J. C., DICKIE, J. B., PITTMAN, A. J. & WESTOBY, M. (2005b): Factors that shape seed mass evolution. – *PNAS* 102: 10540–10544.

- MURRAY, B. R., BROWN, A. H. D., DICKMAN, C. R. & CROWTHER, M. S. (2004): Geographical gradients in seed mass in relation to climate. – *Journal of Biogeography* 31: 379–388.
- NAKAMURA, R. R. (1988): Seed abortion and seed size variation within fruits of *Phaseolus vulgaris*: pollen donor and resource limitation effects. – *American Journal of Botany* 75: 1003–1010.
- NAVARRO, L. (1996): Fruit-set and seed weight variation in *Anthyllis vulneraria subsp. vulgaris* (Fabaceae). – *Plant Systematics and Evolution* 201: 139–148.
- NAYLOR, R. E. L. (1980): Effects of seed size and emergence time on subsequent growth of perennial ryegrass. – *New Phytologist* 84: 313–318.
- NORDEN, N., DAWS, M. I., ANTOINE, C., GONZALEZ, M. A., GARWOOD, N. C. & CHAVE, J. (2009): The relationship between seed mass and mean time to germination for 1037 tree species across five tropical forests. – *Functional Ecology* 23: 203–210.
- OBESO, J. R. (1993): Seed mass variation in the perennial herb *Asphodelus albus*: sources of variation and position effect – *Oecologia* 93: 571–575.
- PAZ, H., MAZER, S. J. & M. MARTÍNEZ-RAMOS (2005): Comparative ecology of seed mass in *Psychotria* (Rubiaceae): within- and between-species effects of seed mass on early performance. – *Functional Ecology* 19: 707–718.
- PECO, B., TRABA, J., LEVASSOR, C., SÁNCHEZ, A. M. & AZCÁRATE, F. M. (2003): Seed size, shape and persistence in dry Mediterranean grass and scrublands. – *Seed Science Research* 13: 87–95.
- PLUESS, A. R., SCHÜTZ, W. & STÖCKLIN, J. (2005): Seed weight increases with altitude in the Swiss Alps between related species but not among populations of individual species. – *Oecologia* 144: 55–61.
- POORTER, L. & ROSE, S. A. (2005): Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: a meta-analysis for rain forest tree species. – *Oecologia* 142: 378–387.
- QUERO, J. L., VILLAR, R., MARAÑÓN, T., ZAMORA, R. & POORTER, L. (2007): Seed-mass effects in four Mediterranean *Quercus* species (Fagaceae) growing in contrasting light environments. – *American Journal of Botany* 94: 1795–1803.
- RABINOWITZ, D. (1978): Abundance and diaspore weight in rare and common prairie grasses. – *Oecologia* 37: 213–219.
- READER, R. J. (1993): Control of seedling emergence by ground cover and seed predation in relation to seed size for some old-field species. – *Journal of Ecology* 81: 169–175.
- REES, M. (1993): Trade-offs among dispersal strategies in British plants. – *Nature* 366: 150–152.
- REES, M. (1995): Community structure in sand dune annuals: Is seed weight a key quantity? – *Journal of Ecology* 83: 857–863.
- REES, M. & WESTOBY, M. (1997): Game-theoretical evolution of seed mass in multi-species ecological models. – *Oikos* 78: 116–126.
- ROCHA, O. J. & STEPHENSON, A. G. (1990): Effect of ovule position on seed production, seed weight, and progeny performance in *Phaseolus coccineus* L. (Leguminosae). – *American Journal of Botany* 77: 1320–1329.
- ROCKWOOD, L. L. (1985): Seed weight as a function of life form, elevation and life zone in Neotropical forests. – *Biotropica* 17: 32–39.
- SAAR, L., TAKKIS, K., PÄRTEL, M. & HELM, A. (2012): Which plant traits predict species loss in calcareous grasslands with extinction debt? – *Diversity and Distributions* 18: 808–817.
- SALISBURY, E. J. (1942): *The reproductive capacity of plants*. – Bell, London, 244 pp.
- SALISBURY, E. J. (1974): Seed size and mass in relation to environment. – *Proceedings of the Royal Society of London ser. B* 186: 83–88.
- SAVERIMUTTI, T. & WESTOBY, M. (1996): Seedling longevity under deep shade in relation to seed size. – *Journal of Ecology* 84: 681–689.
- SCHAAL, B. A. (1980): Reproductive capacity and seed size in *Lupinus texensis*. – *American Journal of Botany* 67: 703–709.
- SCHIMPF, D. J. (1977): Seed weight of *Amaranthus retroflexus* in relation to moisture and length of growing season. – *Ecology* 58: 450–453.
- SCHMITT, J., NILES, J. & WULFF, R. D. (1992): Norms of reaction of seed traits to maternal environments in *Plantago lanceolata*. – *The American Naturalist* 139: 451–466.
- SEIBERT, A. C. & PEARCE, R. B. (1993): Growth analysis of weed and crop species with reference to seed weight. – *Weed Science* 41: 52–56.
- SHAUKAT, S. S., SIDDIQUI, Z. S. & AZIZ, S. (1999): Seed size variation and its effects on germination, growth and seedling survival in *Acacia nilotica subsp. indica* (Benth.) Brenan – *Pakistan Journal of Botany* 31: 253–263.

- SHELEF, O., HELMAN, Y., FRIEDMAN, A., BEHAR, A. & RACHMILEVITCH, S. (2013): Tri-party underground symbiosis between a weevil, a bacteria and a desert plant. – *PLOS One* 8: e76588
- SHIPLEY, B. & PETERS, R. H. (1990): The allometry of seed weight and seedling relative growth rate. – *Functional Ecology* 4: 523–529.
- SHIPLEY, B. & PARENT, M. (1991): Germination responses of 64 wetland species in relation to seed size, minimum time to reproduction and seedling relative growth rate. – *Functional Ecology* 5: 111–118.
- SHIPLEY, B. & DION, J. (1992): The allometry of seed production in herbaceous angiosperms. – *The American Naturalist* 139: 467–483.
- SILVERTOWN, J. (1980): Leaf-canopy induced seed dormancy in a grassland flora. – *New Phytologist* 85: 109–118.
- SILVERTOWN, J. W. (1981): Seed size, life span, and germination date as coadapted features of plant life history. – *The American Naturalist* 118: 860–864.
- SILVERTOWN, J. (1989): The paradox of seed size and adaptation. – *Trends in Ecology & Evolution* 4: 24–26.
- SMITH, C. C. & FRETWELL, S. D. (1974): The optimal balance between size and number of offspring. – *The American Naturalist* 108: 499–506.
- SORENSEN, F. C. & MILES, R. S. (1978): Cone and seed weight relationship in Douglas-fir from western and central Oregon. – *Ecology* 59: 641–644.
- STANTON, M. L. (1984): Developmental and genetic sources of seed weight variation in *Raphanus raphanistrum* L. (Brassicaceae). – *American Journal of Botany* 71: 1090–1098.
- STANTON, M. L. (1985): Seed size and emergence time within a stand of wild radish (*Raphanus raphanistrum* L.): the establishment of a fitness hierarchy. – *Oecologia* 67: 524–531.
- STROMBERG, J. C., BOUDEL, J. A. & HAZELTON, A. F. (2008): Differences in seed mass between hydric and xeric plants influence seed bank dynamics in a dryland riparian ecosystem. – *Functional Ecology* 22: 205–212.
- SUSKO, D. J. & LOVETT-DOUST, L. (2000): Patterns of seed mass variation and their effects on seedling traits in *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). – *American Journal of Botany* 87: 56–66.
- TAUTENHAHN, S., HEILMEIER, H., GÖTZENBERGER, L., KLOTZ, S., WIRTH, C. & KÜHN, I. (2008): On the biogeography of seed mass in Germany – distribution patterns and environmental correlates. – *Ecography* 31: 457–468.
- TEMME, D. H. (1986): Seed size variability: a consequence of variable genetic quality among offspring? – *Evolution* 2: 414–417.
- THOMPSON, J. N. (1984): Variation among individual seed masses in *Lomatium grayi* (Brassicaceae) under controlled conditions. – *Ecology* 65: 626–631.
- THOMPSON, K. (1987): Seeds and seed banks. – *New Phytologist* 106: 23–34.
- THOMPSON, K. & RABINOWITZ, D. (1989): Do big plants have big seeds? – *The American Naturalist* 133: 722–728.
- THOMPSON, K. & HODKINSON, D. J. (1998): Seed mass, habitat and life history: a re-analysis of Salisbury (1942, 1974). – *New Phytologist* 138: 163–167.
- THOMPSON, K., BAND, S. R. & HODGSON, J. G. (1993): Seed size and shape predict persistence in the soil. – *Functional Ecology* 7: 236–241.
- THOMPSON, K., BAKKER, J. P., BEKKER, R. M. & HODGSON, J. G. (1998): Ecological correlates of seed persistence in soil in the north-west European flora. – *Journal of Ecology* 86: 163–169.
- THOMSON, F. J., MOLES, A. T., AULD, T. D. & KINGSFORD, R. T. (2011): Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. – *Journal of Ecology* 99: 1299–1307.
- TÖRÖK P., MIGLÉCZ T., VALKÓ O., TÓTH K., KELEMEN A., ALBERT Á. J., MATUS G., MOLNÁR V. A., RUPRECHT E., PAPP L., DEÁK B., HORVÁTH O., TAKÁCS A., HÜSE B. & TÓTHMÉRÉSZ B. (2013): New thousand-seed weight records of the Pannonian flora and their application in analysing social behaviour types. – *Acta Botanica Hungarica* 55: 429–472.
- TREMAINE, M. A. & RICHARDS, A. J. (2000): Seed weight and seed number affect subsequent fitness in outcrossing and selfing *Primula* species. – *New Phytologist* 148: 127–142.
- TRIPATHI, R. S. & KHAN, M. L. (1990): Effects of seed weight and microsite characteristics on germination and seedling fitness in two species of *Quercus* in a subtropical wet hill forest. – *Oikos* 57: 289–296.
- TURNBULL, L. A., REES, M. & CRAWLEY, M. J. (1999): Seed mass and the competition/colonization trade-off: a sowing experiment. – *Journal of Ecology* 87: 899–912.
- VANDER KLOET, S. P. (1984): Effects of pollen donors on seed production, seed weight, germination and seedling vigor in *Vaccinium corymbosum* L. – *American Midland Naturalist* 112: 392–396.
- VANDER WALL, S. B. (2003): Effects of seed size of wind-dispersed pines (*Pinus*) on secondary seed dispersal and the caching behavior of rodents. – *Oikos* 100: 25–34.
- VAUGHTON, G. & RAMSEY, M. (1997): Seed mass variation in the shrub *Banksia spinulosa* (Proteaceae): resource constraints and pollen source effects. – *International Journal of Plant Sciences* 158: 424–431.

- VAUGHTON, G. & RAMSEY, M. (1998): Sources and consequences of seed mass variation in *Banksia marginata* (Proteaceae). – *Journal of Ecology* 86: 563–573.
- VERKAAR, H. J., SCHENKEVELD, A. J. & VAN DE KLASHORST, M. P. (1983): The ecology of short-lived forbs in chalk grasslands: dispersal of seeds. – *New Phytologist* 95: 335–344.
- WALLER, D. M. (1982): Factors influencing seed weight in *Impatiens capensis* (Balsaminaceae). – *American Journal of Botany* 69: 1470–1475.
- WARRINGA, J. W., DE VISSER, R. & KREUZER, A. D. H. (1998): Seed weight in *Lolium perenne* as affected by interactions among seeds within the inflorescence. – *Annals of Botany* 82: 835–841.
- WESTOBY, M., JURADO, E. & LEISHMAN, M. (1992): Comparative evolutionary ecology of seed size. – *Trends in Ecology & Evolution* 7: 368–372.
- WILLSON, M. F., RICE, B. L. & WESTOBY, M. (1990): Seed dispersal spectra: a comparison of temperate plant communities. – *Journal of Vegetation Science* 1: 547–562.
- WINN, A. A. (1985): Effects of seed size and microsite on seedling emergence of *Prunella vulgaris* in four habitats. – *Journal of Ecology* 73: 831–840.
- WINN, A. A. (1991): Proximate and ultimate sources of within-individual variation in seed mass in *Prunella vulgaris* (Lamiaceae). – *American Journal of Botany* 78: 838–844.
- WINN, A. A. & GROSS, K. L. (1993): Latitudinal variation in seed weight and flower number in *Prunella vulgaris*. – *Oecologia* 93: 55–62.
- WULFF, R. D. (1986a): Seed size variation in *Desmodium paniculatum*: I. Factors affecting seed size. – *Journal of Ecology* 74: 87–97.
- WULFF, R. D. (1986b): Seed size variation in *Desmodium paniculatum*: II. Effects on seedling growth and physiological performance. – *Journal of Ecology* 74: 99–114.
- WULFF, R. D. (1986c): Seed size variation in *Desmodium paniculatum*: III. Effects on reproductive yield and competitive ability. – *Journal of Ecology* 74: 115–121.
- XIAO, Z., ZHANG, Z. & WANG, Y. (2005): Effects of seed size on dispersal distance in five rodent-dispersed fagaceous species. – *Acta Oecologica* 28: 221–229.
- YU, S., STERNBERG, M., KUITEL, P. & CHEN, H. (2007): Seed mass, shape and persistence in the soil seed bank of Israeli coastal sand dune flora. – *Evolutionary Ecology Research* 9: 325–340.
- ZHAO, L., WU, G. & CHENG, J. (2011): Seed mass and shape are related to persistence in a sandy soil in northern China. – *Seed Science Research* 21: 47–53.