

## A VEGETÁCIÓ ÉGÉSEKOR KELETKEZŐ FÜST SZEREPE A NÖVÉNYEK REGENERÁCIÓJÁBAN

MOJZES Andrea, KALAPOŠ Tibor

ELTE TTK, Biológiai Intézet, Növényrendszertani, Ökológiai és Elméleti Biológiai Tanszék,  
1117 Budapest, Pázmány P. stny. 1/C, e-mail: mojzesandrea@gmail.com

**Kulcsszavak:** csírázás, életerély, füstvíz, karrikinolid, szemle, tűz

**Összefoglalás:** Ismétlődő tüzek – természetes vagy antropogén eredetűek – számos ökoszisztémában előfordulnak, különösen a szavannákon, mediterrán cserjésekben, mérsékeltövi gyepekben és tajgaerdőkben. Hazánkban is szerepet játszottak például a korai holocénben az alföldi nyílt erdőssztyep fenntartásában. Ma veszélyforrást jelentenek egyes élőhelyeken (pl. telepített fekete fenyvesekben, nyáras-borókásokban), sőt a klíma melegedésével, szárazodásával és szélsőségesebbé válásával a tűzveszély általános fokozódása várható a közeljövőben.

Az elmúlt két évtizedben számos, zömmel külföldi tanulmány számolt be a növényzet égésekor keletkező füstnek és vizes oldatának (az ún. füstvíznek) fajok regenerációs sikerére gyakorolt jótékony hatásáról. Jelen szemlében bemutatjuk e kutatások főbb eredményeit a jelenség előfordulásáról, élettani háttéréről, ökológiai jelentőségéről és gyakorlati alkalmazhatóságáról, ráirányítva a figyelmet az ilyen jellegű hazai vizsgálatok fontosságára.

Eddig több kontinens és filogenetikailag egymástól távoli növénycsalád több mint 1200 fajáról írták le, hogy a füst vagy a füstvíz serkenti a csírázásukat. Ez a jelenség különösen gyakori a mediterrán cserjésekben, egy- és kétszikű, egyéves és évelő fajoknál egyaránt, de kimutatható tűz nem járta felsivatagi növényzet egyes fajainál, szántóföldi gyomok és termesztett haszonnövények körében is. A szakirodalom alapján áttekintett, hazánkban is megtalálható természetes növényfajok (65 faj) kb. felénél (33 faj) és 8 haszonnövénynél kimutatható volt a füst aktív vegyületeinek csírázást fokozó hatása, míg negatív válasz a vizsgált fajok mindössze 10%-ánál (7 faj) fordult elő. A füst serkentő anyagai kedvezően befolyásolhatják a növények növekedését, életerélyét, virágzását és termésképzését is. Hatásuk valószínű mechanizmusa, hogy a növényben hasonló anyagcsere-folyamatokat indítanak be, mint a növény saját növekedésszabályozó anyagai, vagy módosítják e hormonok hatását, illetve olyan válaszokat váltanak ki, mint különböző környezeti stresszhatások (pl. vízhiány, szélsőséges hőmérséklet). A füstben található legfőbb serkentő anyagnak egy butenolid típusú vegyület, a karrikinolid (3-metil-2H-furo[2,3-c]piranon) tekinthető, amelynek vizes oldata a fajok széles körében, tág koncentrációtartományban ( $10^{-4}$ – $10^{-9}$  M) hatékony.

Az eddigi kutatási eredmények még nem elegendőek ahhoz, hogy becsülni tudjuk a füst serkentő hatásának szerepét a növényközösségek fajösszetételének és szerkezetének (pl. fajgazdagság, inváziós fajok, gyökér-gomba kapcsolatok) formálásában a tűz utáni regeneráció során. Ugyanakkor, a füstnek és vizes oldatának kedvező hatásai – már az eddig összegyűlt ismeretek alapján is – több alkalmazási lehetőséget kínálnak a természetvédelemben (pl. leromlott élőhelyek restaurációjánál, veszélyeztetett növényfajok ex-situ megőrzésében), valamint több haszonnövény természetkimélőbb módon történő és költséghatékonyabb termesztésére.

### Bevezetés

A visszatérő tüzek a földtörténeti ókor óta a vegetációdinamika természetes részét képezik, illetve emberi tevékenység nyomán váltak gyakorivá számos ökoszisztémában (PAUSAS és KEELEY 2009), mint például a szavannákon, az örökzöld mediterrán cserjésekben, a mérsékeltövi gyepekben, valamint a boreális fenyvesekben (BOND et al. 2005, CAHOON et al. 1992, DUCHESNE és HAWKES 2000, KEELEY et al. 2012, WADE et al. 2000). Hazánkban az erdőtüzek meghatározó szerepet játszottak a korai holocénben (kb. 7800 kalibrált BP évig) az Alföld nyílt erdőssztyep vegetációjának fenntartásában (MAGYARI et al. 2010). A későbbiekben a hazai vegetációdinamikában betöltött szerepük csökkent, ám napjainkban a szándékosan vagy gondatlanságból okozott tüzesetek komoly veszélyfor-

rást jelentenek egyes élőhelyeken, így például a dolomitsziklagyepek és karsztbokorerdők helyére telepített feketefenyvesekben, a száalkaperjés félszáraz gyepekben és magas-kórós szegélytársulásaikban, valamint a homoki nyáras-borókásokban (BORHIDI és SANTA 1999, CSERESNYÉS és CSONTOS 2004, ÓNODI 2011, VARGA 2001). Az ismétlődő tüzeknek kitett vegetációtípusokban (tűzjárta élőhelyek) intenzíven tanulmányozzák a növénytársulások és az őket alkotó fajok, fajcsoportok tűz utáni regenerációját. Különösen a másodlagos szukcesszió korai szakaszában – a földbeni vegetatív hajtásaikról újrasarjadó geofitonok, cserjék és évelő lágyszárúak mellett – a leégett terület újbóli benépesítésében fontos szerepet kaphatnak a magról kelő, főleg egyéves lágyszárú-, illetve (fél)cserjefajok (GHERMANDI et al. 2004, KEELEY et al. 1981, KEELEY et al. 2012, ÓNODI 2011). Más esetben éppen a talaj magbankjának kimerülése nehezíti az eredeti természetes gypalkotók tűz utáni visszatelepedését (CSONTOS et al. 1998), s ez a folyamat egy környező természetes gyepektől elszigetelt területen több mint tíz évig is elhúzódhat (TAMÁS és CSONTOS 2006). A magról újulás sikerességét a tűz után nagyban meghatározza egyrészt az, hogy a talaj vagy a lombkorona magbankjában őrzött, és a magesővel a területre érkező magvak mennyire maradnak csírázóképesek, illetve válnak azzá. Másrészt az is befolyásolja, hogy mennyiben állnak rendelkezésre a csírázáshoz és a csíranövények növekedéséhez szükséges környezeti feltételek.

A tűz mindkét módon, azaz a magok csírázóképességére közvetlenül hatva, illetve a környezeti körülmények módosításával közvetve is befolyásolja az újulat megjelenését (BASKIN és BASKIN 1998). A tűz hőhatása képes feloldani számos faj (pl. pillangósok) keményhéjú magjainak fizikai dormanciáját, amit hazai vizsgálatok is igazolnak (pl. BÓZSING et al. 2006), valamint előidézni termésekbe vagy tobozokba zárt érett magvak kiszóródását (pl. a Proteaceae, Ericaceae, Pinaceae család több fajánál). A tűzben felforrósodott (akár 500–600°C-os hőmérsékletű) talajfelszínen vagy az avarban fekvő magvak ugyanakkor többnyire elpusztulnak. Az élő és a holt fitomassza elégeése módosítja a mikrokörnyezetet (pl. növeli a talajfelszínre érkező fény mennyiségét, a vörös/távoli vörös fény arányát, a talajfelszín hőmérsékletét és annak napi ingadozását, egyes felvehető ásványi tápanyagok mennyiségét: BASKIN és BASKIN 1998, SNYMAN 2003), s ezáltal kedvezőbb feltételeket teremt bizonyos fajok csírázásához. Csökkentheti ugyanakkor a talaj nedvességtartalmát, s ezzel a csíranövények kelési és túlélési arányát. A csírázásra hatással lehetnek az égés során felszabaduló gázok (pl. etilén, ammónia, nitrogén-oxidok) és a füstben, illetve az elszenesedett faanyagban található egyéb vegyületek is (pl. BALDWIN et al. 1994), amelyek az esővízzel bemosódnak a talajba. Szemlénk a tűz egyik közvetlen szerepével, a növényzet égésekor keletkező füsttel, és annak a fajok regenerációs sikerére gyakorolt hatásaival foglalkozik. Megírását egyrészt az indokolta, hogy a külföldi szakirodalom egyre bővül a füst egyes fajok csírázására és növekedésére kifejtett jótékony hatásáról és ennek gyakorlati alkalmazási lehetőségeiről, másrészt hazánkban ez a téma Soós és BALÁZS (2008) érdekes közleményének megjelenése ellenére sem kapott eddig szélesebb körben figyelmet. A hazai kutatások elsősorban a füst csírázásra gyakorolt hatásainak molekuláris hátterére összpontosulnak. E vizsgálatok célja annak felderítése, hogy a füstben található serkentő anyagok hogyan befolyásolják a csírázásban szerepet játszó gének expresszióját haszonnövényeknél (Soós et al. 2009, 2010). Ökológiai és természetvédelmi szempontból Magyarországon a téma teljesen újszerű, a füst hatását a hazai természetes flóra fajainál – tudomásunk szerint – még nem tanulmányozták.

DE LANGE és BOUCHER (1990) fedezte fel, és kísérletsorozatában elsőként igazolta, hogy a környező vegetáció elégésével képződött füst és annak vizes oldata, az ún. füst-víz képes megindítani, illetve serkenteni a csírázást a dél-afrikai fynbos növényzet egy fenyegetett fajánál (*Audouinia capitata*). A növény természetes felújulása kifejezetten a bozóttüzekhez kötődik. A jelenség első leírását követően intenzív vizsgálatok kezdődtek előfordulási gyakoriságának, biokémiai hátterének, ökológiai jelentőségének és gyakorlati alkalmazhatóságának feltárására. Szemlénkben ezeket a kutatási irányokat és főbb eredményeiket mutatjuk be.

### A füst és vizes oldata hatásai

A füstnek több jótékony hatását is leírták, amelyek közül legjobban dokumentált a csírázás serkentése, elsősorban a csírázási arány növekedése révén (BALDWIN et al. 1994, BAXTER et al. 1994, BROWN et al. 1994, CLARKE és FRENCH 2005, COMMANDER et al. 2008, DE LANGE és BOUCHER 1990, DIXON et al. 1995, KEELEY és FOTHERINGHAM 1998, MERRITT et al. 2006, PIERCE et al. 1995, RAIZADA és RAGHUBANSHI 2010, ld. még az 1. táblázatban szereplő forrásokat). Kevesebb vizsgálat elemzi a csírázás sebességére és a megindulásához szükséges időre gyakorolt hatást. A füst serkentő anyagai a csírázás korábbi indulását idézhetik elő (CROSTI et al. 2006, DEMIR et al. 2012, DIXON et al. 1995, MAVI et al. 2010, RAIZADA és RAGHUBANSHI 2010, SOÓS et al. 2009), és gyorsabb lefutását is eredményezhetik (COMMANDER et al. 2008, DEMIR et al. 2009, 2012, MÄREN et al. 2010, MOREIRA et al. 2010, RAIZADA és RAGHUBANSHI 2010, READ et al. 2000, REYES és CASAL 2006b, SPARG et al. 2005), noha ennek ellenkezőjére is van példa (DAWS et al. 2007). A csírázás füst által kiváltott fokozódásának egy valószínű magyarázata, hogy a füstben lévő anyagok hatására olyan folyamatok indulnak be, amelyek hozzájárulnak a magnyugalom feloldásához. Ezt a feltételezést erősíti meg, hogy egyes fajok olyan esetben is nagyobb arányban csíráznak, amikor magjaik csak a csíráztatást megelőzően, a megfelelő hőmérsékleti és fényviszonyok mellett végzett rétegzés ideje alatt érintkeznek az aktív füstkomponensekkel, a csíráztatás folyamán nem (pl. *Eragrostis curvula*: LONG et al. 2011b). Több fajnál a csírázásra gyakorolt kedvező hatás – kizárólag vagy elsősorban – az optimálistól eltérő csírázási feltételek mellett mutatkozik meg: például alacsony vagy magas hőmérsékleten (JAIN et al. 2006, MAVI et al. 2010), illetve sötétben (BROWN et al. 2003, MERRITT et al. 2006, SPARG et al. 2005). Vagyis a füst aktív vegyületei szélesítik a környezeti tényezők csírázásra alkalmas tartományát a faj számára. A jótékony hatás mértéke emellett függhet a magok minőségétől is: kisebb életerélyű (pl. idősebb) magoknál fokozottabb lehet (DEMIR et al. 2009, MAVI et al. 2010). A csírázás fokozódását egy- és kétszikű fajok, valamint nyitvatermők friss és száraz leveleinek és kisebb ágainak, sőt papír, cellulóz és agar-agar elégetésekor felszabaduló füst is kiváltotta (VAN STADEN et al. 2000). E tekintetben különösen a cellulóznak van nagy jelentősége, amely minden növényi szervezet építőeleme, így a serkentő anyagok természetes körülmények között, tüzek alkalmával bármely növényzeti típusban keletkezhetnek.

Több esetben, a füst vagy a füstvíz pozitív hatása nem, vagy nem csupán a csírázás serkentésében nyilvánul meg, hanem azt követően, a csiranövények gyorsabb növekedésében is (pl. nagyobb hajtásmagasság és -tömeg, hosszabb gyökérzet, nagyobb összes levélterület: JAIN et al. 2006, KULKARNI et al. 2007, 2008, MOREIRA et al. 2010, SPARG et al. 2005, SOÓS et al. 2009, 2010). Az életerély fokozódására szintén ismerünk adatokat (JAIN et al. 2006, KULKARNI et al. 2007, RAIZADA és RAGHUBANSHI 2010, SOÓS et al. 2009,

SPARG et al. 2005). Az aktív füstkomponensek növényi növekedésre és fejlődésre kifejtett hatásainak élettani mechanizmusairól még keveset tudunk. A nagyobb életerély háttérben állhat – többek között – a növény stressztűrő képességének növekedése (JAIN et al. 2006, JAIN és VAN STADEN 2007) a különböző (pl. magas hőmérsékletre vagy vízhiányra adott) stresszválaszokban is szerepet játszó gének túlműködése következtében (SOÓS et al. 2009, 2010). A füst legfontosabb serkentő anyaga, a karrikinolid (ld. a következő fejezetben) felerősítheti azokat a javító mechanizmusokat is, amelyek mérséklék a mag öregedése során bekövetkező életerély csökkenést. Ezáltal összehangoltabbá válhat a csírázás és a csíranövények növekedése (csökken méretbeli variációjuk: DEMIR et al. 2009). A csírázóképeség és az életerély növeléséhez hozzájárulhat a füst egyes kártevők elleni védelemben betöltött szerepe. NAUTYAL et al. (2007) kísérletesen igazolták, hogy fás-, illatos- és gyógynövények keverékének elégetésével 1 órán keresztül végzett füstölés markánsan csökkentette a levegőben található növényi kórokozó baktériumok számát, s ez a különbség 30 nap elteltével is kimutatható volt. Továbbá Soós et al. (2009) baktériumok és rovarkártevők által kiváltott stresszválaszokban szereplő gének fokozott kifejeződését mutatták ki füstvízzel kezelt kukoricaszemek csírázásának korai fázisában. Újabb vizsgálatok ugyanakkor arra hívják fel a figyelmet, hogy a füst anyagainak a növekedésre és életerélyre gyakorolt hatása ugyanazon fajnál különböző irányú is lehet a felvehető ásványi tápanyagok mennyiségétől függően (KULKARNI et al. 2012). Továbbá, a füst kedvezőtlenül is érintheti egyes fajok fiziológiai működését (CALDER et al. 2010). A szerzők vizsgálataiban szereplő, ismétlődő tüzekhez adaptálódott örökzöld nyitvatermő és lombhullató zárvatermő fajok többségénél a csemeték 20 perces füstkezelése rövid távon (30 perccel a kezelés után) csökkentette a levélszintű fotoszintézis egyensúlyi ütemét, noha nem okozta annak maradandó visszaesését, és nem vetette vissza a növekedést.

A füst pozitívan befolyásolhatja a reprodukív szervek fejlődését is. A fynbos egyik jellemző, dekoratív geofiton növénye, a *Cyrtanthus ventricosus*, amelynek virágzása obligát módon kötődik a tüzekhez, 24 órás füstkezelés hatására 3 napon belül virágzásnak indult, míg a kontroll növények egy hónap múlva is vegetatív állapotban maradtak (KEELEY 1993). Üvegházban elültetett paradicsommagok öntözése 1:500 v/v hígítású füstvízzel, gyorsította a palánták termésképzését és növelte a termések számát, ugyanakkor nem csökkentette a bogyók tömegét, méretét és tápértékét (KULKARNI et al. 2008).

A füstben található vegyületek – a magról történő felújulás mellett – serkenthetik a szomatikus embriogenezist is (JAIN et al. 2008, SENARATNA et al. 1999). A kerti muskátlinál például, az indukciós fázisban vagy azt megelőzően alkalmazott füstvizes kezelés növelte a hipokotil kultúrában regenerálódó embriók számát és fejlődésük sebességét (SENARATNA et al. 1999).

Az aktív füstkomponensek serkentő hatása a kezelést követően viszonylag tartósnak bizonyult. Kimutatható volt például füstvízzel kezelt talajba 53 nap múlva ültetett *Nicotiana attenuata* magok csírázási arányában (BALDWIN et al. 1994), valamint karrikinolid oldatban áztatott, majd 4 hónapig szárazon, szobahőmérsékleten tárolt paradicsommagokból kikelt palánták életerejében (JAIN és VAN STADEN 2007). Lényeges, hogy a füstben és vizes oldatában lévő aktív vegyületek csak nagyon kis mennyiségben ( $< 1$  pg/mag; BALDWIN et al. 1994) serkentő hatásúak mind a csírázásra, mind a növekedésre. Továbbá, az a koncentráció(tartomány), amelyben ez a jótékony hatás érvényesül, fajonként eltérő lehet, és függhet a füstvíz előállításának módjától (ADKINS és PETERS 2001). Nagyobb töménységű vagy hosszabb időtartamú kezelés gyakran visszafogja, vagy

gátolja a csírázást (ADKINS és PETERS 2001, DAYAMBA et al. 2010, DIXON et al. 1995, DREWES et al. 1995, KEELEY és FOTHERINGHAM 1998). Ez a csírázást gátló hatás azonban többnyire visszafordítható. Ha ugyanis a füstkezelést követően a magokat vízzel leöblítik, vagy a tömény füstoldat a természetben az esővízzel felhígul, akkor megindulhat a csírázás (pl. SPARG et al. 2005). Ez a késleltetett csírázási válasz biztosíthatja, hogy az adott faj csírázása a tűz után akkor következzen be, amikor a talaj nedvességellátottsága elérte a szükséges mértéket.

### A füstben található serkentő anyagok és hatásmechanizmusuk

Vajon minek köszönhető a füst csírázást és növekedést serkentő hatása? A kérdésre még ma sem teljesen egyértelmű a válasz. A csírázást fokozó hatás felfedezését követő több mint egy évtizedben számos kísérlet indult a füst serkentő anyagának (vagy anyagainak) kémiai azonosítására. BALDWIN et al. (1994) például, a füstben található több mint száz szerves és szervetlen vegyület, valamint hozzájuk szerkezetileg hasonló anyagok tiszta formájának és keverékének csírázásra gyakorolt hatását tanulmányozták. Ám a szerzők ezek egyikéről sem mutattak ki a füstoldathoz hasonló serkentő hatást, sőt egyes vegyületek gátló hatásának bizonyultak a csírázásra. A kromatográfiás elválasztás eredményei egynél több aktív struktúra létezésére utaltak. A kémiai szerkezet feltárására irányuló kísérletek során ugyanakkor fény derült a serkentő anyagok több fontos fizikai és kémiai tulajdonságára. Megállapították, hogy 160–200°C közötti hőmérsékleten keletkeznek, és 200°C felett valószínűleg elillannak (BROWN és VAN STADEN 1997, VAN STADEN et al. 2000), bár korábban BALDWIN et al. (1994) alacsonyabb (125–150°C) párolgási hőmérsékletet közöltek. Az aktív füstkomponensek képesek számos anyag, így a magok, talajszemcsék vagy más csírázási közeg felületén megkötődni (DIXON et al. 1995, KEELEY és FOTHERINGHAM 1998). Vízben oldódnak, így a többnyire a száraz évszakban képződő füst aktív vegyületei az esős évszakban a csapadékvízzel bemosódhatnak a talajba (ROCHE et al. 1997, STEVENS et al. 2007). Homoktalajban például, 16 mm csapadéknak megfelelő vízmennyiséggel bemosódott 2 g/ha serkentő anyag fokozta a *Brassica tournefortii* 18 cm mélyen fekvő magjainak csírázását (STEVENS et al. 2007). Sőt arra is van példa, hogy füsttel kezelt és elvetett magok felületéről a talajba bekerülő serkentő anyagok elősegítették a talaj magbankjában található más fajok csírázását; olyan fajokét, amelyek az elvetett magkeverékben nem voltak jelen (ROCHE et al. 1997, ROKICH et al. 2002). A füst vizes oldata stabil és hosszú ideig tárolható: 4°C-on legalább 4 évig (BROWN és VAN STADEN 1997), 10°C-on legalább 16 évig megőrizte a csírázást serkentő hatását (KULKARNI et al. 2011).

Az intenzív kutatómunka folyamán nagy áttörést jelentett, hogy 2004-ben dél-afrikai és ausztrál kutatók egymástól függetlenül azonosítottak egy füstben található vegyületet, amelyet mint a csírázást serkentő hatásért felelős legfőbb komponenst írtak le (FLEMATTI et al. 2004, LIGHT et al. 2009). Ez az anyag egy butenolid típusú vegyület, a 3-metil-2H-furo[2,3-c]piranon. Azóta e vegyület számos származékát előállították kémiai szintézissel, amelyek közül ötöt a füstből is izoláltak (FLEMATTI et al. 2009). Kimutatták, hogy noha ezek is hozzájárulhatnak egyes fajok csírázásának fokozásához, ma is az elsőként leírt butenolid tekinthető a füst legfőbb serkentő anyagának. Ez a fajok széles körében hatékonynak bizonyult, és a füstben viszonylag magas koncentrációban (40 µg/l) van jelen (míg származékai < 7 µg/l; FLEMATTI et al. 2009). Ezt a vegyületet – az ausztrál bennszülöttek „karrik” (= füst) szavából – karrikinolidnak (KAR<sub>1</sub>) nevezték, az öt származék-



kot ( $KAR_2$ - $KAR_6$ ) is magában foglaló vegyületszoportnak pedig a karrikin nevet adták. A karrikinolid egyik előnye, hogy nagyon kis koncentrációban ( $10^{-4}$ – $10^{-9}$  M) aktív (LIGHT et al. 2009). Hatékonysága többnyire hasonló a füstvízéhez, vagy meghaladja azt (FLEMMATTI et al. 2004, JAIN et al. 2006), és elérheti, vagy felül is múlhatja a gibberellinsavét (COMMANDER et al. 2008, DAWS et al. 2007, MERRITT et al. 2006, STEVENS et al. 2007). Újabb kutatási eredmények ugyanakkor arra hívják fel a figyelmet, hogy a karrikinolid nem tekinthető univerzális csírázást serkentő anyagnak a füstre választ adó fajok körében. Egyes fajoknál ugyanis, amelyek csírázókéességét a füstvíz fokozta, nem tapasztaltak nagyobb csírázási arányt karrikinolid hatására (pl. *Tersonia cyathiflora*: DOWNES et al. 2010, *Capsella bursa-pastoris*: DAWS et al. 2007). Ezeknél a fajoknál a csírázás fokozódását feltehetően a növényi anyag égésekor képződő füst más vegyülete(i) idézi(k) elő. Ilyen például a cianohidrinek csoportjába tartozó gliceritril, amelyről bebizonyosodott, hogy a spontán hidrolízisekor felszabaduló cianid több faj csírázását serkenti (NELSON et al. 2012). Egy további fontos eredmény, hogy a füstben kimutattak egy a karrikinoliddal rokon, ugyancsak butenolid típusú, de csírázást gátló vegyületet (3,4,5-trimetil-furanon), amely koncentrációjától függően ( $\geq 10 \mu\text{M}$ ) csökkenti a  $KAR_1$  serkentő hatását (LIGHT et al. 2010). Mindez arra utal, hogy a füst csírázásra és növekedésre gyakorolt hatása a benne található többféle serkentő és gátló anyag közötti bonyolult kölcsönhatások eredője.

A karrikinolid felfedezésével nagyobb lehetőség nyílt a serkentő hatás élettani és biokémiai mechanizmusának tanulmányozására is, amelyről ugyancsak nagyfokú komplexitás mondható el. Az ilyen kutatásokban gyakran jutottak arra a megállapításra, hogy a füstben lévő serkentő vegyületek hasonló funkciót töltenek be, mint a növény egyes belső növekedésszabályozó anyagai, illetve befolyásolják e növényi hormonok hatását. Például több, gibberellinsavra választ adó faj csírázókéességét, illetve csíranövényeinek növekedését a karrikinolid is fokozta (COMMANDER et al. 2008, DAWS et al. 2007, MERRITT et al. 2006, STEVENS et al. 2007). JAIN et al. (2008) vizsgálataiban a  $KAR_1$  citokininekhez (kinetin) vagy az auxinhoz bizonyult hasonló hatásúnak: serkentette a szójabab kallusz sejtosztódását és a mungóbab gyökerezését, a legnagyobb válaszokat pedig e növényi hormonokkal együtt alkalmazva (a megfelelő koncentrációban) váltotta ki. A karrikinolid és az említett hormonok hatása közötti hasonlóság azonban önmagában még nem jelenti hatásmechanizmusuk azonosságát. Ennek mélyebb tanulmányozásához újabb genetikai vizsgálatokat végeznek különböző növényi hormonok metabolizmusában vagy jelátvitelében hibás mutánsok bevonásával, elsősorban *Arabidopsis thaliana*-val. Ilyen kísérletekben kimutatták például, hogy a karrikinolid csírázást növelő hatásának érvényre jutásához gibberellinsav bioszintézisre van szükség (NELSON et al. 2009, 2012). Már a karrikinolid felfedezésekor felfigyeltek arra, hogy a vegyület kémiai szerkezete nagy hasonlóságot mutat a sztrigolaktonekival, amelyek több gyökérelősködő növény csírázását serkentik (DAWS et al. 2008, FLEMMATTI et al. 2004, LIGHT et al. 2009). *Arabidopsis thaliana* mutánsok vizsgálatával kapott újabb eredmények arra utalnak, hogy a sztrigolaktonek és a karrikinének szignáltranszdukciós útvonala – legalábbis részben – közös, és képesek hasonló választ kiváltani a növényben a csírázás és a csíranövények kezdeti fejlődése idején, ám később eltérő, specifikus egyedfejlődési folyamatokat indítanak be (NELSON et al. 2012). A szerzők mindkét vegyületszoport esetében további intenzív kutatásokat folytatnak a jelátviteli folyamatban résztvevő receptorok és a teljes útvonal megismerésére, valamint más jelátvivő rendszerekkel való kölcsönhatások feltárására. A növényi növekedésszabályozókkal analóg folyamatok beindítása mellett az aktív füstkomponen-

sek hatásának egy másik fontos mechanizmusa lehet, hogy olyan válaszokat váltanak ki a növényben, mint amelyeket a növény egyes környezeti stresszhatásokra (pl. vízhiány, alacsony hőmérséklet) ad. A karrikinolidos kezelés növelte például a reaktív oxigéngyökökkel szembeni védelemért felelős kataláz enzim aktivitását a sárgadinnye és zsálya csírázó magjaiban (DEMIR et al. 2012, MAVI et al. 2010). Soós et al. (2009) abszcizinsav-függő gének fokozott működését mutatták ki füstvízzel kezelt kukoricaszemek csírázásának korai szakaszában, ami hozzájárulhatott a fiatal növény stressztűrő képességének és életerejének növekedéséhez. Mindezeket megerősítik Soós et al. (2010) kukoricánál leírt újabb molekuláris genetikai eredményei, amelyek szerint füstvíz és karrikinolid hatására egyaránt a stresszválaszokban, a hormonális változásokban, valamint a csírázásban és a sejtnövekedésben szerepet játszó gének csoportjai fejeződnek ki a kontrollhoz képest nagyobb mennyiségben. A szerzők vizsgálatai arra is rámutatnak, hogy a túltermelő konkrét gének – hasonló funkciójuk ellenére – eltérően füstvíz és KAR<sub>1</sub> hatására, aminek oka feltehetően a füstben található többféle serkentő és gátló anyag együttes jelenléte. Feltételezik, hogy a füst aktív komponenseit olyan receptor érzékeli, amelyet más környezeti jeleket (pl. stressz, fény) feldolgozó jelátvivő rendszer is használ; vagy a tűzadaptált növényeknél az evolúció során egy speciális, füstre érzékeny receptor fejlődött ki, amelynek ősi formája a növényvilág több képviselőjénél is megtalálható (Soós et al. 2010). Mindezek lehetséges magyarázatai annak, hogy a serkentő hatás széles körben, tűz nem járta élőhelyek fajainál is kimutatható.

### **Mely fajok csírázását segíti a füst vagy vizes oldata?**

DE LANGE és BOUCHER (1990) közleménye óta számos (összesen több mint 1200), filogenetikailag egymástól távoli növény családba tartozó, több kontinens tűzjárta és tűz nem járta élőhelyén jellemző fajról, továbbá több termesztett haszonnövényről kimutatták, hogy csírázásukat serkenti a füst (BROWN és VAN STADEN 1997, KULKARNI et al. 2011, VAN STADEN et al. 2000). A füstre adott pozitív csírázási válasz előfordul egyes nyitvatermő fajoknál (BASKIN és BASKIN 1998), és szélesen elterjedt a zárvatermők törzsfáján az ősibb növény családotól (pl. Aizoaceae) a levezetett csoportok (pl. Poaceae, Restionaceae) egyes képviselőiig (PAUSAS és KEELEY 2009). Máig is vitatott, hogy ez vajon arra utal-e, hogy e tulajdonság már a magvas növények fejlődésének korai szakaszában kialakult és a csírázás legalapvetőbb lépésein keresztül valósul meg, vagy pedig konvergens evolúció útján többször megjelent az egymástól távoli leszármazási vonalakon (KEELEY et al. 2012, PAUSAS és KEELEY 2009). A kérdés eldöntéséhez várhatóan hozzásegít majd a füstben található serkentő anyagok és hatásmechanizmusuk mélyebb megismerése, ugyanis jelenleg még nem tisztázott, hogy ezek mennyire egységesek a füstre választ adó fajok körében. A füst csírázást serkentő hatását elsőként olyan fajoknál írták le, amelyek élőhelyén az ismétlődő tüzek a vegetáció természetes dinamikájának részét képezték az evolúció során, illetve ma is ez jellemző rájuk. Közülük több faj csírázása más körülmények között (tűz, illetve füst hiányában) nehezen, vagy nem is indul meg. Különösen igaz ez a mediterrán örökzöld, szklerofill bozótcserjésekben, mint amilyen a chaparral Kaliforniában (KEELEY és FOTHERINGHAM 1998), a fynbos Dél-Afrikában (BROWN et al. 1994, 2003, DE LANGE és BOUCHER 1990) és a kwongan Nyugat-Ausztráliában. DIXON et al. (1995) vizsgálatában szereplő 94 nyugat-austráliai őshonos faj csaknem fele pozitív csírázási választ adott a füstre. BASKIN és BASKIN (1998) összegyűjtötte a mediterrán cserjések azon fajait, amelyekről bebizonyosodott, hogy csírázásukat serkenti a füst vagy a füstvíz. Kimutatták a

füst jótékony hatását száraz Eucalyptus-erdők és erdőssztyepek (CLARKE és FRENCH 2005, PENMAN et al. 2008, READ et al. 2000, ROCHE et al. 1997), mérsékeltövi gyepek és szavannák (BAXTER et al. 1994, JEFFERSON et al. 2008) fajainál is. Noha arra is van példa, hogy visszatérő tüzeknek kitett élőhelyen a vizsgált fajok többsége nem reagált az alkalmazott füstvizes kezelésre (DAYAMBA et al. 2010).

A füst által serkentett csírázás egyaránt megfigyelhető volt egy- és kétszikű, a tűz után magról újuló egyéves és hosszú életű, föld alatti vegetatív szerveikről újrasarjadó élőlények körében, és több életformánál az egyévesektől a fákig (BROWN et al. 2003, DIXON et al. 1995, KEELEY és FOTHERINGHAM 1998, PENMAN et al. 2008, READ et al. 2000, ROCHE et al. 1997, VAN STADEN et al. 2000). Mediterrán cserjésekben továbbá, a serkentő hatás nem függött a mag méretétől és alakjától, és előfordult olyan fajoknál is, amelyek magjai a nyugalmi állapotot a lombkoronában töltik. Egy fynyosban végzett, 221 fajra kiterjedő vizsgálat szerint a fajok életformája és magterjesztésük módja (pl. szél, víz, hangyák, madarak) alapján csak csekély megbízhatósággal jósolhatjuk meg füstre adott csírázási válaszukat (BROWN et al. 2003). A szerzők eredményei szerint a füst legnagyobb valószínűséggel az élő légyszárúak csírázását serkenti, amelyek magjai passzív úton vagy szél által terjednek (BROWN et al. 2003, VAN STADEN et al. 2000). Egyedül a geofitonokról állítható nagy bizonyossággal, hogy csírázásukat a füst nem befolyásolja lényegesen.

A füst csírázást serkentő hatását feltáró kutatások később kiterjedtek tűz nem járt élőhelyek fajaira is. Az első ilyen vizsgálatban PIERCE et al. (1995) megállapították, hogy a Mesembryanthemaceae családban a füstvíz – a család fynyosban élő számos képviselője mellett – a szukkulensek által uralt félsivatagi növényzet (karoo) több fájának csírázókéességét is fokozza. Chile mediterrán szklerofill vegetációjában azonban – ahol az ismétlődő tüzek csak az elmúlt néhány évszázadban váltak gyakorivá emberi tevékenység nyomán, és a növényzet természetes dinamikájának eredetileg nem képezték részét – a füst visszavetette, vagy nem befolyásolta számottevően a vizsgált őshonos fás- és légyszárú fajok többségének csírázását (FIGUEROA és CAVIERES 2012, FIGUEROA et al. 2009, GÓMEZ-GONZÁLEZ et al. 2008). Szántóföldi gyomnövényeknél az alkalmazott koncentrációjú füstvíz – fajtól függően – serkentette, csökkentette, vagy nem befolyásolta a csírázást és a csiranövények növekedését (ADKINS és PETERS 2001, DAWS et al. 2007, STEVENS et al. 2007). Hasonló változatosságot tapasztaltak MERRITT et al. (2006) is Nyugat-Ausztrália tűz nem járt, száraz területein őshonos efemer fészkesvirágzatú fajok füstvízre adott csírázási válaszában. Ugyanakkor több gazdasági növénynél is kimutatták a füst vagy a benne található legfőbb serkentő anyag kedvező hatását a csírázásra (1. táblázat).

Az eddigi vizsgálatok arra is rámutattak, hogy a csírázást fokozó hatás különbözhet ugyanazon faj eltérő földrajzi területről, illetve évből származó populációjánál (BALDWIN et al. 1994, DIXON et al. 1995, FIGUEROA és CAVIERES 2012, LONG et al. 2011a,b; STEVENS et al. 2007). Ennek oka lehet, hogy több fajnál a magnyugalmat befolyásolják a termőhelyi feltételek, amelyek a mag fejlődése alatt az anyanövényt érik (pl. ásványi tápanyag- és vízellátottság), klimatikus tényezők és a múltbeli égési rendszer, amelyek helyi adaptációhoz vezethetnek, valamint a genotípusos variáció. Emellett, a csírázást serkentő anyagokkal szemben mutatott fogékonyságot módosíthatják a magok nyugalmi állapotának évszakos változásai (LONG et al. 2011a). Ezért egy adott faj választását csak több lokalitásról és évből gyűjtött magminta elemzésével ismerhetjük meg alaposan.

Számos fajt magában foglaló interspecifikus összehasonlításokban többnyire azt ta-



pasztalták, hogy a fajok rendszertani hovatartozásától független a füstre adott csírázási válasz iránya és mértéke (CLARKE és FRENCH 2005, DIXON et al. 1995, KEELEY és FOTHERINGHAM 1998, PENMAN et al. 2008). Ennek egy magyarázata lehet, hogy a fajok érzékenységét a füst aktív komponenseire feltehetően elsősorban a magnyugalom és a magbank típusa határozza meg. Mégis, egyes növénycsaládokban a vizsgált fajok jelentős részénél tapasztaltak csírázást serkentő hatást (pl. Ericaceae: BASKIN és BASKIN 1998, BROWN et al. 2003; Restionaceae: BROWN et al. 1994; Orobanchaceae: DAWS et al. 2008). Ugyanakkor más családok képviselői között ritkábban fordult elő pozitív csírázási válasz (pl. a keményhéjú magokkal bíró pillangósok: MOREIRA et al. 2010, REYES és TRABAUD 2009, ROCHE et al. 1997, Proteaceae: DIXON et al. 1995, ROCHE et al. 1997). A harmadik eset, hogy egy családon belül az egyes fajok között igen nagy a változatosság abban, hogy a füst anyagai serkentik-e a csírázásukat (Poaceae: áttekinti LONG et al. 2011b, továbbá vö. pl. ADKINS és PETERS 2001, CLARKE és FRENCH 2005, DAYAMBA et al. 2010 és JEFFERSON et al. 2008 eredményeit; Mesembryanthemaceae: PIERCE et al. 1995). Számos rokonsági körre, különösen a fajgazdag növénycsaládokra vonatkozóan azonban még kevésbé ismert, hogy közöttük mennyire széles körben fordul elő a füst csírázást fokozó hatása. Ilyen jellegű kutatások csak az utóbbi években kezdődtek (pl. Solanaceae: COMMANDER et al. 2008; Asteraceae: JEFFERSON et al. 2008, MERRITT et al. 2006; Brassicaceae: LONG et al. 2011a; Pinaceae: REYES és CASAL 2006a). Közülük az erdeifenyő-félék családja képviselőinek füstre adott csírázási válasza azért is érdemel különös figyelmet, mert természetes vagy telepített állományaik dinamikájának jellemző elemét jelentik a visszatérő tüzek (CSERESNYÉS és CSONTOS 2004, DUCHESNE és HAWKES 2000, TAMÁS 2001).

A fentiek alapján bizonyára sokunkban felmerül a kérdés, hogy vajon kimutatható-e és mennyire gyakori jelenség a magyar flórában, hogy a füst, illetve a benne található vegyületek jótékony hatással vannak a csírázásra? Az 1. táblázat áttekinti a hazai természetes flóra, valamint termesztett haszonnövényeink azon tagjait, amelyek füstre, füstvízre vagy a karrikinolidra adott csírázási válaszáról a szakirodalom közöl adatot. A táblázatban feltüntettük saját vizsgálataink előzetes eredményeit is (MOJZES és KALAPOS nem publikált eredmények). Pozitív a válasz, ha az adott kísérletsorozatban (közleményben) volt olyan töménységű füst vagy oldat, amely a vizsgálatban szereplő feltételek valamelyike mellett fokozta az adott faj csírázókéességét. Több fajnál előfordult, hogy más szerzők ennek ellentmondó eredményre jutottak („0” vagy „-” jel a táblázatban). Az itt szereplő 65 természetes növényfaj körülbelül felénél (33 faj) és 8 haszonnövénynél kimutatható volt csírázást serkentő hatás, míg negatív válasz a vizsgált fajok mindössze 10%-ánál (7 faj) fordult elő. Azon családok közül, amelyeket 7 vagy több faj képvisel a táblázatban, a csírázást fokozó hatás legnagyobb gyakorisággal a Brassicaceae családban (a fajok 75%-ánál) jelentkezett, ezt a Poaceae (56%) és az Asteraceae (43%) családok követték. Mellettük érdemes kiemelni még az Orobanchaceae családot, amelyben a karrikinolid mind az 5 hazánkban is élő faj csírázását serkentette. Természetesen ezek a gyakoriságok a jövőben jelentősen módosulhatnak, ha a vizsgálatok nagyobb fajkészletre terjednek ki. Továbbá, ez az áttekintés is megerősíti azt a megállapítást, hogy a csírázást növelő hatás nem feltétlenül érvényesül minden körülmények között, hanem egy adott faj válasza függhet az alkalmazott füst vagy oldat koncentrációjától, valamint a magok csírázási és a csírázást megelőző tárolási feltételeitől. LONG et al. (2011b) fűfajok eltérő érzékenységét tapasztalták a kísérletükben használt töménységű karrikinolid oldatokra különböző csírázási hőmérsékleti és fényviszonyok mellett, illetve frissen gyűjtött és utóérlelt magoknál.

Egyes fajok magjai csak a talajban eltöltött bizonyos idő után válnak fogékonnyá a füstre, s az a frissen gyűjtött vagy a laboratóriumban szárazon tárolt magokra nincs hatással (KEELEY és FOTHERINGHAM 1998, ROCHE et al. 1997). LONG et al. (2011a) a karrikinolidra adott csírázási válasz három típusát különbözteti meg: az „azonnali”, a „kiváltható” és a „nem ismert” kategóriát. Az azonnali választ adó fajok frissen (az érett magok betakarítását követő egy hónapon belül) csíráztatott magjai a számukra megfelelő környezeti feltételek mellett, karrikinolid hatására nagyobb arányban csíráznak (pl. *Raphanus raphanistrum*). A fajok más részénél ilyen serkentő hatás csak abban az esetben váltható ki, ha a magok nyugalmi állapota a karrikinolidos kezelést megelőzően legalább részben megszűnik. Ez bekövetkezhet a természetben (pl. a talajban elfekve), vagy laboratóriumi körülmények között, különböző feloldó mechanizmusok (pl. rétegzés, száraz utóérlelés, száraz és nedves közegben tartás váltogatása) révén (pl. *Heliophila pusilla*). Ilyen utókezelések ugyanakkor csökkenthetik az azonnali választ adó fajok csírázókéességét. A harmadik csoport tagjairól csak annyit állíthatunk, hogy csírázásukat a karrikinolid az eddigi vizsgálati körülmények között nem befolyásolta lényegesen. Pozitív válasz nem zárható ki tehát azon fajok esetében sem, amelyekről az 1. táblázatban szereplő adatok alapján eddig nem mutattak ki csírázást serkentő hatást. Ezért is lényeges hasonló vizsgálatokat végezni a magyar flóra képviselőinek hazai populációin a külföldi eredmények megerősítésére, illetve bővítésére.

1. táblázat A füst, füstvíz vagy a karrikinolid hatása Magyarország területén megtalálható egyes őshonos, adventív vagy termesztett növényfajok csírázókéességére az ebben a szemlében áttekintett szakirodalom adatai és saját vizsgálataink előzetes eredményei alapján. A jövevényfajokat \* jelöli. A kérdőjel nem egyértelmű eredményt jelent. A kontrollhoz viszonyított csírázási arány vagy azzal rokon mennyiség a kezelés hatására szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) magasabb (+), alacsonyabb (-), vagy nem különbözik (0). A fajok nevezéktana KIRÁLY (2009) munkáját követi, a családok szerinti besorolást PODANI (2007) alapján végeztük.

Table 1. Influence of smoke, smoke-water or karrikinolide on the germinability of certain native, adventive or cultivated plant species in the Hungarian flora based on literature data and our own unpublished results. Asterisk indicates adventive species. Question mark denotes an ambiguous result. Germination percentage or a related parameter significantly ( $p < 0.05$ ) increased (+), decreased (-) or did not change (0) compared to control. Nomenclature follows KIRÁLY (2009), taxonomy according to PODANI (2007).

Faj (Species)	Füst (Smoke)	Füstvíz (Smoke-water)	Karrikinolid (Karrikinolide)	Forrás (Reference)
Természetes fajok (Natural species)				
Amaranthaceae				
<i>Chenopodium album</i>		+	0	DAWS et al. (2007)
Apiaceae				
<i>Angelica sylvestris</i>		0		ADKINS és PETERS (2001)
<i>Anthriscus caucalis</i>	0			FIGUEROA et al. (2009)
	+			FIGUEROA és CAVIERES (2012)
<i>Heracleum sphondylium</i>		0		ADKINS és PETERS (2001)

1. táblázat folytatása

Contd. Table 1.

<i>Faj (Species)</i>	<i>Füst (Smoke)</i>	<i>Füstvíz (Smoke- water)</i>	<i>Karrikinolid (Karrikinolide)</i>	<i>Forrás (Reference)</i>
Asteraceae				
<i>Achillea millefolium</i>	0			FIGUEROA és CAVIERES (2012)
<i>Hypochoeris radicata</i>		0		COATES (2003)
<i>Rudbeckia hirta</i> *	0			JEFFERSON et al. (2008)
<i>Senecio jacobaea</i>		0	+	DAWS et al. (2007)
	+			PÉREZ-FERNÁNDEZ és RODRÍGUEZ-ECHEVERRÍA (2003)
<i>Sonchus oleraceus</i>		+		COATES (2003)
<i>Thrinia nudicaulis</i>	0			FIGUEROA et al. (2009)
Betulaceae				
<i>Alnus glutinosa</i>	+			CROSTI et al. (2006)
Brassicaceae				
<i>Arabidopsis thaliana</i>			+	NELSON et al. (2009)
<i>Capsella bursa- pastoris</i>		+	0	DAWS et al. (2007)
	0			FIGUEROA és CAVIERES (2012)
<i>Cardamine hirsuta</i>	0			FIGUEROA és CAVIERES (2012)
<i>Raphanus raphanistrum</i>			+	LONG et al. (2011a)
		+	+	STEVENS et al. (2007)
<i>Rapistrum rugosum</i> *			+	LONG et al. (2011a)
<i>Sinapis arvensis</i>		0		ADKINS és PETERS (2001)
<i>Sisymbrium orientale</i>			+	LONG et al. (2011a)
		-	+	STEVENS et al. (2007)
Caryophyllaceae				
<i>Stellaria media</i>		+	+	DAWS et al. (2007)
	0			FIGUEROA és CAVIERES (2012)
Ericaceae				
<i>Calluna vulgaris</i>		+		MÄREN et al. (2010)
Euphorbiaceae				
<i>Mercurialis annua</i>		0		ADKINS és PETERS (2001)
Fabaceae				
<i>Anthyllis vulneraria</i>	0			REYES és TRABAUD (2009)
<i>Medicago polymorpha</i> *	0			FIGUEROA et al. (2009)
Fagaceae				
<i>Quercus robur</i>	0			REYES és CASAL (2006b)

1. táblázat folytatása

Contd. Table 1.

<i>Faj (Species)</i>	<i>Füst (Smoke)</i>	<i>Füstvíz (Smoke- water)</i>	<i>Karrikinolid (Karrikinolide)</i>	<i>Forrás (Reference)</i>
Gentianaceae				
<i>Centaurium erythraea</i>	0			PENMAN et al. (2008)
Geraniaceae				
<i>Erodium cicutarium</i>	0			FIGUEROA et al. (2009)
	0			FIGUEROA és CAVIERES (2012)
Juncaceae				
<i>Juncus bufonius</i>	0			FIGUEROA et al. (2009)
Lamiaceae				
<i>Lamium purpureum</i>		-		ADKINS és PETERS (2001)
Malvaceae				
<i>Malva neglecta</i>		+		ADKINS és PETERS (2001)
		0	+	DAWS et al. (2007)
Myrsinaceae				
<i>Anagallis arvensis</i>	+			READ et al. (2000)
Oleaceae				
<i>Fraxinus ornus</i>	-			CROSTI et al. (2006)
Orobanchaceae				
<i>Lathraea squamaria</i>			+	DAWS et al. (2008)
<i>Orobanche caryophyllacea</i>			+	DAWS et al. (2008)
<i>Orobanche cernua</i>			+	DAWS et al. (2008)
<i>Orobanche minor</i>			+	DAWS et al. (2008)
			?	NELSON et al. (2009)
<i>Orobanche purpurea</i>			+	DAWS et al. (2008)
Papaveraceae				
<i>Papaver rhoeas</i>		0	+	DAWS et al. (2007)
Pinaceae				
<i>Pinus nigra</i> *	0			REYES és CASAL (2006a)
<i>Pinus sylvestris</i>	0			REYES és CASAL (2006a)
Plantaginaceae				
<i>Veronica hederifolia</i>		0		ADKINS és PETERS (2001)
<i>Veronica persica</i> *		+		ADKINS és PETERS (2001)
Poaceae				
<i>Alopecurus myosuroides</i> *		+		ADKINS és PETERS (2001)
		0	0	DAWS et al. (2007)

1. táblázat folytatása

Contd. Table 1.

<i>Faj (Species)</i>	<i>Füst (Smoke)</i>	<i>Füstvíz (Smoke-water)</i>	<i>Karrikinolid (Karrikinolide)</i>	<i>Forrás (Reference)</i>
<i>Avena fatua</i>		+		ADKINS és PETERS (2001)
		-	+	DAWS et al. (2007)
			+	LONG et al. (2011b)
		+	+	STEVENS et al. (2007)
<i>Avena ludoviciana</i> *		+		ADKINS és PETERS (2001)
<i>Briza media</i>	0			RIVAS et al. (2006)
<i>Bromus sterilis</i>		-	0	DAWS et al. (2007)
<i>Bromus tectorum</i>		0	0	DAWS et al. (2007)
<i>Dactylis glomerata</i>	+			PÉREZ-FERNÁNDEZ és RODRÍGUEZ-ECHEVERRÍA (2003)
<i>Danthonia decumbens</i>	0			RIVAS et al. (2006)
<i>Eragrostis cilianensis</i>	+			READ et al. (2000)
<i>Holcus lanatus</i>	0			PÉREZ-FERNÁNDEZ és RODRÍGUEZ-ECHEVERRÍA (2003)
	0			RIVAS et al. (2006)
<i>Melica ciliata</i>	+			REYES és TRABAUD (2009)
<i>Melica transsilvanica</i>		0		MOJZES és KALAIPOS (nem publikált eredmények)
<i>Poa annua</i>	+			FIGUEROA et al. (2009)
	0			FIGUEROA és CAVIERES (2012)
<i>Sorghum halepense</i> *		+		ADKINS és PETERS (2001)
		0	+	DAWS et al. (2007)
<i>Vulpia bromoides</i>		-		COATES (2003)
	-			FIGUEROA et al. (2009)
	0			FIGUEROA és CAVIERES (2012)
Polygonaceae				
<i>Fallopia convolvulus</i>		+		ADKINS és PETERS (2001)
<i>Persicaria maculosa</i>		+		ADKINS és PETERS (2001)
<i>Polygonum aviculare</i>		0		ADKINS és PETERS (2001)
		0	0	DAWS et al. (2007)
<i>Rumex obtusifolius</i>		0	0	DAWS et al. (2007)
Ranunculaceae				
<i>Clematis vitalba</i>	+			CROSTI et al. (2006)
Rosaceae				



1. táblázat folytatása

Contd. Table 1.

<i>Faj (Species)</i>	<i>Füst (Smoke)</i>	<i>Füstvíz (Smoke- water)</i>	<i>Karrikinolid (Karrikinolide)</i>	<i>Forrás (Reference)</i>
<i>Aphanes arvensis</i>	0			FIGUEROA et al. (2009)
	0			FIGUEROA és CAVIERES (2012)
Rubiaceae				
<i>Galium aparine</i>		+		ADKINS és PETERS (2001)
		0	0	DAWS et al. (2007)
	0			FIGUEROA et al. (2009)
	0			FIGUEROA és CAVIERES (2012)
Solanaceae				
<i>Solanum nigrum</i>	-			READ et al. (2000)
Urticaceae				
<i>Urtica urens</i>	0			FIGUEROA és CAVIERES (2012)
Termesztett növények (Cultivated plants)				
Asteraceae				
<i>Lactuca sativa</i>		+		DREWES et al. (1995)
		+	+	FLEMATTI et al. (2004)
Brassicaceae				
<i>Sinapis alba</i>		0	+	DAWS et al. (2007)
Cucurbitaceae				
<i>Cucumis melo</i>			+	MAVI et al. (2010)
Lamiaceae				
<i>Thymus vulgaris</i>		+		MOREIRA et al. (2010)
		0		MOJZES és KALAIPOS (nem publikált eredmények)
Poaceae				
<i>Zea mays</i>		+		SOÓS et al. (2009)
		+	+	SOÓS et al. (2010)
Solanaceae				
<i>Capsicum annuum</i>			+	DEMIR et al. (2012)
<i>Lycopersicon esculentum</i>			+	JAIN et al. (2006)
<i>Solanum melongena</i>			+	DEMIR et al. (2009)
Violaceae				
<i>Viola hederacea</i>	0			PENMAN et al. (2008)

**A füstre adott válasz jelentősége a növényközösségekben**

Ahogy ismereteink fokozatosan bővülnek a füstben található serkentő anyagok növényfajokra gyakorolt hatásairól, egyre inkább felvetődik a kérdés, hogy vajon a füstre adott csírázási válaszok fajonként sok esetben eltérő volta mekkora szerepet játszhat a növényközösségek összetételének és szerkezetének alakításában a visszatérő tüzek hatásának kitett élőhelyek tűz utáni regenerációja során. A füst csírázást serkentő hatásának egy előnye az lehet, hogy jelzi a növény számára, ha a csírázáshoz és a csíranövények növekedéséhez kompetíciótól mentes környezeti feltételek állnak rendelkezésre. Hiszen az eredeti vegetáció és a felhalmozódott avar leégése után több lesz a megtelepedésre alkalmas nyílt talajfelszín, valamint nagyobb mennyiségben válhatnak hozzáférhetővé bizonyos források (pl. fény, egyes ásványi tápanyagok; BASKIN és BASKIN 1998, SNYMAN 2003). Ennek alapján azt várhatjuk, hogy a leégett terület másodlagos szukcessziójának kezdeti szakaszában nagyobb sikerrel telepednek meg olyan fajok, amelyek felújulását segíti a füst. BROWN et al. (2003) szerint viszont a füstre adott pozitív csírázási válasz gyakori előfordulása egymástól távoli növénycsaládokban, ugyanakkor sok esetben nem egységes megléte egy családon vagy nemzetségen belül arra utal, hogy valószínűleg nem hat rá erős szelekciós nyomás, inkább neutrális tulajdonság lehet. KEELEY et al. (2012) hangsúlyozzák, hogy e sajátság adaptív jellegének megítélésakor lényeges megkülönböztetni az obligát füstfüggő fajok kizárólag füst hatására meginduló csírázását a fajok szélesebb körében előforduló, füst által serkentett csírázástól.

A téma újszerűségéből adódóan eddig kevés kutatás terjedt ki a füstre adott fajspecifikus válaszok közösségi hatásaira. Ezért fontos kiemelni az ilyen irányú kutatások szükségességét, amelyek vélhetően közelebb visznek ahhoz, hogy becsüljük e sajátság jelentőségét a társulás fajösszetételére, szerkezetére és dinamikájára. Több vizsgálatban tapasztalták például, hogy természetes nyílt erdők talajának kezelése füsttel vagy füstvízzel növelte a kicsírázott növényegyedek számát és a diverzitást (LLOYD et al. 2000, READ et al. 2000, ROCHE et al. 1997, ROKICH et al. 2002). Bolygatott élőhelyeken, például felhagyott bányaterületeken, amelyekre helyreállításuk céljából a közeli természetes erdőtől származó feltalajt terítettek, ugyanakkor ez a hatás kisebb mértékű volt (ROCHE et al. 1997, ROKICH et al. 2002), vagy nem volt szignifikáns (COATES 2003). Ennek egy lehetséges magyarázata, hogy a feltalaj áthelyezése a degradált területre, mint bolygatás, önmagában, azaz a kontroll területen is növelte a benne őrzött fajok csírázási sikerét. Az ilyen kutatások lényeges részét képezi, hogy a közösséget alkotó főbb funkciós csoportok (pl. pázsitfűvek, pillangósok, egyéb kétszikűek) és életforma-típusok (pl. egyévesek, évelő lágyszárúak, fásszárúak) között van-e különbség a füst(víz) serkentő hatásában. READ et al. (2000) vizsgálataiban a füst a fűvek csírázását serkentette legnagyobb mértékben, és nem befolyásolta lényegesen más egyszikűek és a cserjék csíranövényeinek denzitását. BROWN et al. (2003), már említett elemzésük során ugyanakkor, többnyire csak marginálisan szignifikáns összefüggéseket találtak a fynbos fajok életformája, illetve magterjesztésük módja és a füst által serkentett csírázás előfordulási gyakorisága között. Több esetben ugyanis egy funkciós típuson belül is jelentős különbségek mutatkoznak az egyes fajok füstre adott csírázási válaszában (pl. szántóföldi gyomoknál: ADKINS és PETERS 2001, DAWS et al. 2007; évelő pázsitfűveknél: CLARKE és FRENCH 2005; szklerofill fásszárúaknál: GÓMEZ-GONZÁLEZ et al. 2008).

A füstnek a fajok sikerességére gyakorolt hatása gyakran függ más, a regenerációs képességet ugyancsak befolyásoló ökológiai tényezőktől is (pl. hőmérsékleti- és fényviszonyok, ásványi tápanyagok hozzáférhetősége). A füst sokszor e tényezőkkel kölcsönhatásban alakítja a tűz után felújuló növényzet összetételét. Bediffundálva, vagy a csapadékvízzel bemosódva a talaj mélyebb rétegeibe, ahová kevesebb fény és hő jut le, a füst kedvező hatással lehet egyes fényérzékeny, vagy magas hőmérsékleten csírázó fajok mélyen eltemetett magjaira is, amelyek így jelentősebb talajbolygatás nélkül is kikelhetnek (DIXON et al. 1995, SPARG et al. 2005). Olyan fajoknál, amelyek magjai rosszul tűrik a növényzet égésekor keletkező magas hőmérsékletet (pl. DAYAMBA et al. 2010, KEELEY és FOTHERINGHAM 1998), csak ilyen esetben érvényesülhet a füst jótékony hatása. Amennyiben a füst és a magas hőmérséklet egyaránt serkenti a csírázást, akkor hatásuk erősítheti egymást (CLARKE és FRENCH 2005, THOMAS et al. 2003). Arra is van példa, hogy e két tényező egymás hatását kiegészítve, más-más fajcsoport képviselőinek felújulását ösztönzi, s így növelheti a társulás fajgazdagságát. READ et al. (2000) kísérleteiben, száraz eukaliptusz erdőben a feltalaj magbankjának füstkezelése elsősorban az élő füvek, míg a hőkezelés legnagyobb mértékben a cserjék fajgazdagságára volt kedvező hatással. Chile örökzöld, mediterrán cserjés vegetációjában (matorral) ugyanakkor, a talaj füstölése, valamint a füstölés és a magas hőmérsékleti kezelés kombinációja nem befolyásolta lényegesen a magbankból csírázó fajok átlagos számát (FIGUEROA és CAVIERES 2012, FIGUEROA et al. 2009). Egyes fajok csak a füst és a magas hőmérséklet együttes hatására mutatnak nagyobb csírázási hajlandóságot, a két tényező külön-külön hatástalan marad (CLARKE és FRENCH 2005, THOMAS et al. 2003). Az idézett vizsgálatok arra is felhívják a figyelmet, hogy a magas hőmérsékletre adott csírázási válasz iránya és mértéke – a füstéhez hasonlóan – függ a hatás intenzitásától (azaz a hőfoktól), valamint az időtartamától. Erre mutatnak rá BÓZSING et al. (2006) vizsgálatai is. Az a tartomány, amelyen belül a jótékony hatás érvényesül, fajonként eltérő lehet. Egyik vagy másik tényezőnek (füst, illetve magas hőmérséklet) csak egy szűk tartományában megmutatkozó pozitív válasz az adott faj regenerációs niche-ének korlátozott voltát jelentheti (pl. a *Baeckea imbricata* cserjénél: THOMAS et al. 2003). Így a tűz jellege (intenzitása, hevessége, terjedési sebessége stb.), s ennek térbeli és időbeli heterogenitása maga is befolyásolhatja a növény-társulás tűz utáni szukcesszióját és diverzitását. A nagy mennyiségű száraz avar táplálta tűz, amely gyorsan és magas lánggal terjed – különösen erős hátszél esetén (CSERESNYÉS és CSONTOS 2004) – és nagyobb terület leégését eredményezi (ÓNODI 2011), feltehetően más fajok felújulását segíti (vagy éppen gátolja), mint a kisebb, nedves avartömeg lassú, füstölő égése. A különböző gyakoriságú és intenzitású tüzek hosszú távon eltérő módon befolyásolhatják a felvehető ásványi tápanyagok mennyiségét is a talajban (különösen a nitrogénét: RICHARDS et al. 2011), amelyek nemcsak önmagukban, hanem a füst anyagaival kölcsönhatásban is fontos meghatározói lehetnek a tűz utáni növényzet tömegességi viszonyainak. KULKARNI et al. (2012) üvegházi kísérleteiben például, a dél-afrikai gyepek gyakori leégése utáni tápanyagszegény élőhelyen domináns fűfajnál (*Themeda triandra*), N hiányos táptalajon, az alkalmazott koncentrációjú füst- és karrikinolid oldatok növelték a csíranövények tömegét, illetve életerejét a desztillált vízzel öntözött kontrollhoz viszonyítva, míg megfelelő ásványi tápanyag (NPK) ellátás mellett többnyire elmaradt a serkentő hatás. A fűfaj nitrogénigényes kompetitorának (*Eragrostis curvula*) N megvonással nevelt csíranövényei ugyanakkor, füstvíz vagy KAR<sub>1</sub>-oldat hatására visszafogott növekedést és életerőt mutattak.

Nincs, vagy kevés tudásunk van arról, hogy az aktív füstkomponensek hogyan befolyásolják a közösség szerveződésének több fontos elemét, így például inváziós fajok terjedését vagy a gyökér-gomba kapcsolatokat. Ez utóbbi kérdést összetettebbé teszi, hogy egyes talajban élő mikroorganizmusok is termelnek butenolid típusú vegyületeket, amelyek mikotoxikus hatásúak (LIGHT et al. 2009). A füst özönfajokra gyakorolt hatásának megismerése azért is lényeges, mert eluralkodásuk (nagy tömegű gyúlékony avarjuk) sok esetben pozitív visszacsatolással erősíti az ismétlődő tüzek tartós fennmaradását, ami ökoszisztémák átalakulásához vezethet (pl. erdőkből gyepek: D'ANTONIO és VITUSEK 1992). Több vizsgálatban tapasztalták, hogy a füst(víz) fokozza egyes inváziós fajok csírázóképeségét (ADKINS és PETERS 2001, FIGUEROA és CAVIERES 2012, FIGUEROA et al. 2009, RAIZADA és RAGHUBANSHI 2010). Ám például a chilei matorralban a talaj füstkezelése nem befolyásolta a magbankból kihajtott idegenhonos fajok átlagos számát, és nem volt jelentős hatással az őshonos fajokéra sem (FIGUEROA és CAVIERES 2012, FIGUEROA et al. 2009).

### **A füst és a füstvíz hasznosítása a természetvédelemben és a növénytermesztésben**

Noha a füstben található, csírázásra és növekedésre ható anyagokat, illetve ezek egyedi és együttes szerepét tekintve még sok a bizonytalanság, a füst jótékony hatásai jelenleg is számos lehetőséget kínálnak a természetvédelmi és a mezőgazdasági gyakorlatban. Hasznos eszköz lehet például olyan leromlott élőhelyek restaurációjánál, amelyek rendszeres felégetése nem kívánatos. Az ilyen élőhelyekről gyűjtött talajminták füstölésével vagy füstvizes öntözésével majd üvegházi hajtásával, viszonylag kis munka- és anyagi befektetés árán információt szerezhetünk a talaj magbankjának fajösszetételéről, különös tekintettel a gyomokra (RUTHROF et al. 2011). Ez megkönnyítheti a megfelelő természetvédelmi kezelési mód kiválasztását a helyreállítani kívánt területen. Több esetben, ilyen füstkezelést *in situ*, a szomszédos természetes élőhelyről ráhordott feltalajon végeznek, hogy így segítsék elő az eredeti növényzet magbankban megőrződött fajainak felújulását. Egy másik lehetőség, hogy füsttel, illetve a füst vizes oldatával átitatott magvakat vetnek el a leromlott élőhely diverzitásának növelése érdekében. Az eddigi vizsgálatok alapján ezek a módszerek eredményesek lehetnek például ausztráliai bányaterületek rehabilitációja során (READ et al. 2000, ROCHE et al. 1997, ROKICH et al. 2002). Kiritkult, degradált erdőben a füstvizes kezelés – a talajban elfekvő magvak csírázását serkentve – elősegítheti a cserjék és az aljnövényzet domináns fajainak felnövekedését a lombkorona lékekben, s ezáltal a zártabb, többszintű lombosító kialakulását (LLOYD et al. 2000). A kezelések hatékonysága azonban nagyban függ a talaj magbankjának fajösszetételétől, s benne az adott töménységű füstre vagy füstvízre fogékony fajok arányától. Idegenhonos fajok vagy gyomok pozitív csírázási válasza például megnehezítheti a természetes növénytakaró helyreállítását a leromlott területen (READ et al. 2000, RUTHROF et al. 2011). Fontos továbbá a füstkezelés megfelelő időzítése. Ha ugyanis a csíranövények a kedvezőtlen környezeti feltételek (pl. aszály) miatt elpusztulnak, az a magbank kimerüléséhez vezethet.

Szántóföldeken – különösen az organikus gazdaságokban – ugyanakkor éppen a talaj magbankjának kimerítése lehet az egyik célja a füstvíz használatának. Segítségével megvalósítható lenne az agresszív egyéves gyomnövények összehangolt csíráztatása, majd a csíranövények elpusztítása még a haszonnövények elvetése előtt. STEVENS et al. (2007) terepi kísérletében viszonylag kis mennyiségű (2–20 g/ha) karrikinolid egyszeri kijuttatása a talaj felszínére, elősegítette egyes gyomfajok (*Avena fatua*, *Raphanus raphanistrum*, *Brassica tournefortii*, *Arctotheca calendula*) talajban nyugvó magjainak csírázását.

A füst és oldatának alkalmazása költséghatékony módszere lehet olyan őshonos gyógynövények nevelésének, amelyek természetes, vad állományai a túlhasznosítás miatt jelentősen megfogyatkoztak (SPARG et al. 2005). Emellett segítheti más ritka vagy veszélyeztetett növényfajok *ex-situ* megőrzését és szaporítását. A hosszúfűvű prérin JEFFERSON et al. (2008) által vizsgált 37 faj közül a füst hatására nagyobb csírázási arányt mutatók csaknem mindegyike (12 faj) fenyegetett az USA egy vagy több államában. COCHRANE et al. (2002) Nyugat-Ausztráliában 201 ritka vagy fenyegetett taxon (faj, alfaj, változat) 24%-ánál a magok füstvízben áztatása hatására tapasztalták a legnagyobb (7–100%-os) csírázóképeséget. Bár vizsgálataikban ennek eléréséhez emellett a legtöbb esetben más kezelésre (gibberellinsav hozzáadása, illetve a maghéj részleges vagy teljes eltávolítása) is szükség volt. Magok vagy föld alatti hajtások (pl. hagymák) füstkezelése révén könnyebbé válhat olyan dísnövények szaporítása is, amelyeket kertészetben más körülmények között nem, vagy csak nehezen lehet csírázásra, illetve virágzásra bírni (BROWN et al. 2003, IMANISHI és FORTANIER 1982, KEELEY 1993).

Távoli kontinensek egyes tájain a tűz és a füst használatának a bennszülött őslakosság által folytatott élelemszerzési és -termelési gyakorlatban komoly hagyománya van. Az ausztráliai vadászó és gyűjtögető bennszülöttek rendszeresen felégettek kisebb (< 1 km<sup>2</sup>) területeket, hogy megkönnyítsék a számukra hasznosítható növények és állatok megszerzését. Ilyen tüzeset képes volt például mintegy nyolcvanszorosára növelni a bozótparadicsom (*Solanum centrale*) termés hozamát (O'CONNELL et al. 1983). Erről a fajról későbbi vizsgálatok során bebizonyosodott, hogy csírázóképeségét fokozza a füstvíz (COMMANDER et al. 2008). A dél-afrikai és az északkelet-indiai farmerek ma is a kandalló fölött tárolják a kukoricacsöveket, ahol a felszálló füst és a hő védelmet jelenthet a kártevők és a kórokozók ellen (CHHETRY és BELBAHRI 2009, KULKARNI et al. 2011). Ugyancsak Északkelet-Indiában alkalmazott módszer gallyak és fenyőtűavar lassú égetése vékony talajréteg alatt, ami gyakran kedvezően hat a burgonya- és a gyömbértermés minőségére. KULKARNI et al. (2011) áttekintik azokat az ígéretes kutatási eredményeket, amelyek a füst és a füstből származó vegyületek szántóföldi- és zöldségnövények csírázását és növekedését fokozó hatásáról szólnak, s lehetőséget adnak ezen anyagok alkalmazására a mezőgazdaságban és a kertészetben. A szerzők kiemelik használatuk előnyeit, melynek révén kisebb anyagi ráfordítással és természetkimélőbb módon lehetne növelni számos haszonnövény termés hozamát. Például, a füst anyagai alacsony koncentrációban aktívak, használatuk mellett kevesebb szintetikus vegyszer (pl. műtrágya, rovar- és gombaölő-szer) szükséges, és csökkenthetik a növény öntözővíz-igényét, ami különösen a tartós vagy gyakori aszályok esetén lényeges száraz és félszáraz klímájú területeken. Az eddigi vizsgálatok során nem mutattak ki mutagén vagy más genotoxikus hatást az alkalmazott töménységű füstvíz és (10<sup>-4</sup>–10<sup>-10</sup> M koncentrációtartományban) a karrikinolid oldat esetében. A szerzők ugyanakkor hangsúlyozzák, hogy további kutatások szükségesek a füst segítségével történő termésnövelés lehetőségeinek mélyebb megismeréséhez, a környezetre gyakorolt hatások feltárásához és a modern gazdálkodásban alkalmazható, szabványos módszerek kidolgozásához. Ez utóbbit segítik a kereskedelmi forgalomban kapható füst kivonatok, amelyek lehetnek koncentrált oldat (pl. Regen 2000 Smokemaster, Grayson Australia – Tecnica Propriety Limited, Bayswater, Australia), vagy dehidratált formájúak (pl. füstoldattal átitatott nedvszívó papír: Kirstenbosch Instant Smoke Plus Seed Primer, South African National Biodiversity Institute, Cape Town, South Africa). A hagyományos füstvízhez képest hatékonyságuk nagyobb, ezért kisebb mennyiség is



eleendő belőlük (pl. 500 l/ha Regen 2000 oldat, szemben 10 ezer l/ha hagyományos füst-vízzel: LLOYD et al. 2000). Az ilyen füst kivonatok megfelelő hígításával az adott töménységű füstoldat egyszerű és biztonságos módon elkészíthető. A sokféle komponensből álló és változatos összetételű füsttel és vizes oldatával szemben több szerző a karrikinolid alkalmazását javasolja (DAWS et al. 2007, LIGHT et al. 2009, STEVENS et al. 2007). A KAR<sub>1</sub> oldata széles koncentrációtartományban egyformán aktív, kémiai szintézissel előállított formájának pedig a tisztasága is biztosított.

### Záró gondolatok

Szemlénkben igyekeztünk rámutatni arra, hogy a füst a növényzet égésének egy értékes velejárója. Jelentőségét tovább növeli, hogy a klímaváltozással a Föld számos területén – így hazánkban is – a csapadék mennyiségének csökkenése, valamint az aszályok és a szélsőségesen magas hőmérsékletek gyakoribb, illetve tartósabb előfordulása várható az elkövetkező évtizedekben (BARTHOLY et al. 2010, IPCC 2012), aminek egyik következménye lehet a tűzveszély fokozódása (IPCC 2012, PECHONY és SHINDELL 2010). Ezáltal a füst képződése gyakoribbá válhat tűznek jelenleg kevésbé kitett élőhelyeken is. Másrészt, az említett klimatikus változások nyomán fokozottabbá váló szárazság- és hőmérsékleti stressz, valamint a vízhiány miatt az ásványi tápanyagok hozzáférhetőségének csökkenése vélhetően korlátozni fogják a növények megtelepedését és növekedését, illetve viszszevetik a produktivitást. Ilyen körülmények között a füst kedvező hatása a növények csírázására és a környezeti terheléssel szembeni tűrőképességére fontos szerepet játszhat a közeljövőben a természetes növényzet egyes alkotóinak fennmaradásában és több kultúrnövény eredményesebb termesztésében.

### Irodalom

- ADKINS S.W., PETERS N.C.B. 2001: Smoke derived from burnt vegetation stimulates germination of arable weeds. *Seed Sci. Res.* 11: 213–222.
- BALDWIN I.T., STASZAK-KOZINSKI L., DAVIDSON R. 1994: Up in smoke: I. Smoke-derived germination cues for postfire annual, *Nicotiana attenuata* TORR. ex. WATSON. *J. Chem. Ecol.* 20: 2345–2371.
- BARTHOLY J., PONGRÁCZ R., TORMA Cs. 2010: A Kárpát-medencében 2021–2050-re várható regionális éghajlatváltozás RegCM-szimulációk alapján. „KLÍMA-21” füzetek: klímaváltozás-hatások-válaszok 60: 3–13.
- BASKIN C.C., BASKIN J.M. 1998: Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. Academic Press, San Diego, California, pp. 114–119., pp. 133–137., p. 260., pp. 292–293., pp. 339–347., pp. 398–399., pp. 412–413.
- BAXTER B.J.M., VAN STADEN J., GRANGER J.E., BROWN N.A.C. 1994: Plant-derived smoke and smoke extracts stimulate seed germination of the fire-climax grass *Themeda triandra*. *Envir. Exp. Bot.* 34: 217–223.
- BOND W.J., WOODWARD F.I., MIDGLEY G.F. 2005: The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytol.* 165: 525–538.
- BORHIDI A., SANTA A. 1999: Vörös Könyv Magyarország növénytársulásairól 2. TermészetBÚVÁR Alapítvány Kiadó, Budapest, pp. 24–66., pp. 233–244., pp. 273–276.
- BÓZSING E., CSONTOS P., CSERESNYÉS I. 2006: Hőkezelés hatása a nyúlzapuka (*Anthyllis vulneraria* L.) magvairól csírázóképeségére. *Acta Agron. Óvár.* 48: 19–30.
- BROWN N.A.C., JAMIESON H., BOTHA P.A. 1994: Stimulation of germination in South African species of Restionaceae by plant-derived smoke. *Plant Growth Regul.* 15: 93–100.
- BROWN N.A.C., VAN STADEN J. 1997: Smoke as a germination cue. A review. *Plant Growth Regul.* 22: 115–124.

- BROWN N.A.C., VAN STADEN J., JOHNSON T., DAWS M.I. 2003: A summary of patterns in the seed germination response to smoke in plants from the Cape Floral Region In: SMITH R.D., DICKIE J.B., LINNINGTON S.H., PRITCHARD H.W., PROBERT R.J. (eds.) Seed conservation: Turning science into practice. Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 563–574.
- CAHOON D.R., STOCKS B.J., LEVINE J.S., COFER III W.R., O'NEILL K.P. 1992: Seasonal distribution of African savanna fires. *Nature* 359: 812–815.
- CALDER W.J., LIFFERTH G., MORITZ M.A., ST. CLAIR S.B. 2010: Physiological effects of smoke exposure on deciduous and conifer tree species. *Int. J. Forest. Res.* 2010, article ID 438930, 7 pages, doi:10.1155/2010/438930.
- CHHETRY G.K.N., BELBAHRI L. 2009: Indigenous pest and disease management practices in traditional farming systems in north east India. A review. *J. Plant Breed. Crop Sci.* 1: 28–38.
- CLARKE S., FRENCH K. 2005: Germination response to heat and smoke of 22 Poaceae species from grassy woodlands. *Aust. J. Bot.* 53: 445–454.
- COATES T.D. 2003: The effect of concentrated smoke products on the restoration of highly disturbed mineral sands in southeast Victoria. *Ecol. Manag. Restor.* 4: 133–139.
- COCHRANE A., KELLY A., BROWN K., CUNNEEN S. 2002: Relationships between seed germination requirements and ecophysiological characteristics aid the recovery of threatened native plant species in Western Australia. *Ecol. Manag. Restor.* 3: 47–60.
- COMMANDER L.E., MERRITT D.J., ROKICH D.P., FLEMATTI G.R., DIXON K.W. 2008: Seed germination of *Solanum* spp. (Solanaceae) for use in rehabilitation and commercial industries. *Aust. J. Bot.* 56: 333–341.
- CROSTI R., LADD P.G., DIXON K.W., PIOTTO B. 2006: Post-fire germination: the effect of smoke on seeds of selected species from the central Mediterranean basin. *Forest Ecol. Manag.* 221: 306–312.
- CSERESNYÉS I., CSONTOS P. 2004: Feketefenyvesek tűzveszélyességi viszonyainak elemzése McArthur modelljével. *Tájékol. Lapok* 2: 231–252.
- CSONTOS P., TAMÁS J., KALAPOS T. 1998: A magbank szerepe a dolomitnövényzet regenerálódásában korábban feketefenyvessel borított területeken. In: CSONTOS P. (szerk.) Sziklagyepek szünbotanikai kutatása. Scientia Kiadó, Budapest, pp. 183–196.
- D'ANTONIO C.M., VITOUSEK P.M. 1992: Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 23: 63–87.
- DAWS M.I., DAVIES J., PRITCHARD H.W., BROWN N.A.C., VAN STADEN J. 2007: Butenolide from plant-derived smoke enhances germination and seedling growth of arable weed species. *Plant Growth Regul.* 51: 73–82.
- DAWS M.I., PRITCHARD H.W., VAN STADEN J. 2008: Butenolide from plant-derived smoke functions as a strigolactone analogue: Evidence from parasitic weed seed germination. *S. Afr. J. Bot.* 74: 116–120.
- DAYAMBA S.D., SAWADOGO L., TIGABU M., SAVADOGO P., ZIDA D., TIVEAU D., ODEN P.C. 2010: Effects of aqueous smoke solutions and heat on seed germination of herbaceous species of the Sudanian savanna-woodland in Burkina Faso. *Flora* 205: 319–325.
- DE LANGE J.H., BOUCHER C. 1990: Autecological studies on *Audouinia capitata* (Bruniaceae). I. Plant-derived smoke as a seed germination cue. *S. Afr. J. Bot.* 56: 700–703.
- DEMIR I., LIGHT M.E., VAN STADEN J., KENANOGLU B.B., CELIKKOL T. 2009: Improving seedling growth of unaged and aged aubergine seeds with smoke-derived butenolide. *Seed Sci. Technol.* 37: 255–260.
- DEMIR I., OZUAYDIN I., YASAR F., VAN STADEN J. 2012: Effect of smoke-derived butenolide priming treatment on pepper and salvia seeds in relation to transplant quality and catalase activity. *S. Afr. J. Bot.* 78: 83–87.
- DIXON K.W., ROCHE S., PATE J.S. 1995: The promotive effect of smoke derived from burnt native vegetation on seed germination of Western Australian plants. *Oecologia* 101: 185–192.
- DOWNES K.S., LAMONT B.B., LIGHT M.E., VAN STADEN J. 2010: The fire ephemeral *Tersonia cyathiflora* (Gyrostemonaceae) germinates in response to smoke but not the butenolide 3-methyl-2H-furo[2,3-c]pyran-2-one. *Ann. Bot.* 106: 381–384.
- DREWES F.E., SMITH M.T., VAN STADEN J. 1995: The effect of a plant-derived smoke extract on the germination of light-sensitive lettuce seed. *Plant Growth Regul.* 16: 205–209.
- DUCHESNE L.C., HAWKES B.C. 2000: Fire in northern ecosystems. In: BROWN J.K., SMITH J.K. (eds.) Wildland fire in ecosystems: effects of fire on flora. General Technical Report RMRS-GTR-42-vol. 2. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Ogden, UT, pp. 35–52.
- FIGUEROA J.A., CAVIERES L.A. 2012: The effect of heat and smoke on the emergence of exotic and native seedlings in a Mediterranean fire-free matorral of central Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 85: 101–111.
- FIGUEROA J.A., CAVIERES L.A., GÓMEZ-GONZÁLEZ S., MONTENEGRO M.M., JAKSIC F.M. 2009: Do heat and smoke increase emergence of exotic and native plants in the matorral of central Chile? *Acta Oecol.* 35: 335–340.

- FLEMATTI G.R., GHISALBERTI E.L., DIXON K.W., TRENGOVE R.D. 2004: A compound from smoke that promotes seed germination. *Science* 305: 977.
- FLEMATTI G.R., GHISALBERTI E.L., DIXON K.W., TRENGOVE R.D. 2009: Identification of alkyl substituted 2H-furo[2,3-c]pyran-2-ones as germination stimulants present in smoke. *J. Agric. Food Chem.* 57: 9475–9480.
- GHERMANDI L., GUTHMANN N., BRAN D. 2004: Early post-fire succession in northwestern Patagonia grasslands. *J. Veg. Sci.* 15: 67–76.
- GÓMEZ-GONZÁLEZ S., SIERRA-ALMEIDA A., CAVIERES, L.A. 2008: Does plant-derived smoke affect seed germination in dominant woody species of the Mediterranean matorral of central Chile? *Forest Ecol. Manag.* 255: 1510–1515.
- IMANISHI H., FORTANIER E.J. 1982: Effects of an exposure of bulbs to ethylene and smoke on flowering of Dutch iris. *Bull. Univ. Osaka Pref., Ser. B.* 34: 1–5.
- IPCC 2012: Summary for policymakers. In: FIELD C.B., BARROS V., STOCKER T.F., QIN D., DOKKEN D.J., EBI K.L., MASTRANDREA M.D., MACH K.J., PLATTNER G.K., ALLEN S.K., TIGNOR M., MIDGLEY P.M. (eds.) *Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation. A special report of Working Groups I and II of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Cambridge University Press, Cambridge and New York, pp. 1–19.
- JAIN N., KULKARNI M.G., VAN STADEN J. 2006: A butenolide, isolated from smoke, can overcome the detrimental effects of extreme temperatures during tomato seed germination. *Plant Growth Regul.* 49: 263–267.
- JAIN N., STIRK W.A., VAN STADEN J. 2008: Cytokinin- and auxin-like activity of a butenolide isolated from plant-derived smoke. *S. Afr. J. Bot.* 74: 327–331.
- JAIN N., VAN STADEN J. 2007: The potential of the smoke-derived compound 3-methyl-2H-furo[2,3-c]pyran-2-one as a priming agent for tomato seeds. *Seed Sci. Res.* 17: 175–181.
- JEFFERSON L.V., PENNACCHIO M., HAVENS K., FORSBERG B., SOLLENBERGER D., AULT J. 2008: Ex situ germination responses of Midwestern USA prairie species to plant derived smoke. *Am. Midl. Nat.* 159: 251–256.
- KEELEY J.E. 1993: Smoke-induced flowering in the fire-lily *Cyrtanthus ventricosus*. *S. Afr. J. Bot.* 59: 638.
- KEELEY J.E., BOND W.J., BRADSTOCK R.A., PAUSAS J.G., RUNDEL P.W. 2012: *Fire in Mediterranean ecosystems: ecology, evolution and management.* Cambridge University Press, New York, 528 pp.
- KEELEY J.E., FOTHERINGHAM C.J. 1998: Smoke-induced seed germination in California chaparral. *Ecology* 79: 2320–2336.
- KEELEY S.C., KEELEY J.E., HUTCHINSON S.M., JOHNSON A.W. 1981: Postfire succession of the herbaceous flora in southern California chaparral. *Ecology* 62: 1608–1621.
- KIRÁLY G. 2009: Új magyar fűvészkönyv. Magyarország hajtásos növényei. Határozókulcsok. Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság, Jósvafő, 616 pp.
- KULKARNI M.G., ASCOUGH G.D., VAN STADEN J. 2007: Effects of foliar applications of smoke-water and a smoke-isolated butenolide on seedling growth of okra and tomato. *HortScience* 42: 179–182.
- KULKARNI M.G., ASCOUGH G.D., VAN STADEN J. 2008: Smoke-water and a smoke-isolated butenolide improve growth and yield of tomatoes under greenhouse conditions. *HortTechnology* 18: 449–454.
- KULKARNI M.G., GHEBREHIWOT H.M., KIRKMAN K.P., VAN STADEN J. 2012: Response of grass seedlings to smoke-water and smoke-derived butenolide in the absence of macronutrients (nitrogen, phosphorus, and potassium). *Rangeland Ecol. Manage.* 65: 31–38.
- KULKARNI M.G., LIGHT M.E., VAN STADEN J. 2011: Plant-derived smoke: Old technology with possibilities for economic applications in agriculture and horticulture. *S. Afr. J. Bot.* 77: 972–979.
- LIGHT M.E., BURGER B.V., STAERK D., KOHOUT L., VAN STADEN J. 2010: Butenolides from plant-derived smoke: natural plant-growth regulators with antagonistic actions on seed germination. *J. Nat. Prod.* 73: 267–269.
- LIGHT M.E., DAWS M.I., VAN STADEN J. 2009: Smoke-derived butenolide: towards understanding its biological effects. *S. Afr. J. Bot.* 75: 1–7.
- LLOYD M.V., DIXON K.W., SIVASITHAMPARAM, K. 2000: Comparative effects of different smoke treatments on germination of Australian native plants. *Austral Ecol.* 25: 610–615.
- LONG R.L., STEVENS J.C., GRIFFITHS E.M., ADAMEK M., GORECKI M.J., POWLES S.B., MERRITT D.J. 2011a: Seeds of Brassicaceae weeds have an inherent or inducible response to the germination stimulant karrikinolide. *Ann. Bot.* 108: 933–944.
- LONG R.L., STEVENS J.C., GRIFFITHS E.M., ADAMEK M., POWLES S.B., MERRITT D.J. 2011b: Detecting karrikinolide responses in seeds of the Poaceae. *Aust. J. Bot.* 59: 609–619.
- MAGYARI E.K., CHAPMAN J.C., PASSMORE D.G., ALLEN J.R.M., HUNTLEY J.P., HUNTLEY B. 2010: Holocene persistence of wooded steppe in the Great Hungarian Plain. *J. Biogeogr.* 37: 915–935.
- MAVI K., LIGHT M.E., DEMIR I., VAN STADEN J., YASAR F. 2010: Positive effect of smoke-derived butenolide priming on melon seedling emergence and growth. *New Zeal. J. Crop Hort.* 38: 147–155.

- MÄREN I.E., JANOVSKÝ Z., SPINDELBÖCK J.P., DAWS M.I., KALAND P.E., VANDVIK V. 2010: Prescribed burning of northern heathlands: *Calluna vulgaris* germination cues and seed-bank dynamics. *Plant Ecol.* 207: 245–256.
- MERRITT D.J., KRISTIANSEN M., FLEMATTI G.R., TURNER S.R., GHISALBERTI E.L., TRENGOVE R.D., DIXON K.W. 2006: Effects of a butenolide present in smoke on light-mediated germination of Australian Asteraceae. *Seed Sci. Res.* 16: 29–35.
- MOREIRA B., TORMO J., ESTRELLES E., PAUSAS J.G. 2010: Disentangling the role of heat and smoke as germination cues in Mediterranean Basin flora. *Ann. Bot.* 105: 627–635.
- NAUTIYAL C.S., CHAUHAN P.S., NENE Y.L. 2007: Medicinal smoke reduces airborne bacteria. *J. Ethnopharmacol.* 114: 446–451.
- NELSON D.C., FLEMATTI G.R., GHISALBERTI E.L., DIXON K.W., SMITH S.M. 2012: Regulation of seed germination and seedling growth by chemical signals from burning vegetation. *Annu. Rev. Plant Biol.* 63: 107–130.
- NELSON D.C., RISEBOROUGH J.-A., FLEMATTI G.R., STEVENS J., GHISALBERTI E.L., DIXON K.W., SMITH S.M. 2009: Karrikins discovered in smoke trigger Arabidopsis seed germination by a mechanism requiring gibberellic acid synthesis and light. *Plant Physiol.* 149: 863–873.
- O'CONNELL J.F., LATZ P.K., BARNETT P. 1983: Traditional and modern plant use among the Alyawara of Central Australia. *Econ. Bot.* 37: 80–109.
- ÓNODI G. 2011: Legeltetés és tűz, mint gypedinamikai tényezők: kísérletes vizsgálatok nyílt élő homokpusztagyepekben. Doktori (PhD) értekezés, ELTE Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék, Budapest – MTA ÖBKI, Vácrátót, 131 pp.
- PAUSAS J.G., KEELEY J.E. 2009: A burning story: the role of fire in the history of life. *BioScience* 59: 593–601.
- PECHONY O., SHINDELL D.T. 2010: Driving forces of global wildfires over the past millennium and the forthcoming century. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107: 19167–19170.
- PENMAN T.D., BINNS D.L., ALLEN R.M., SHIELDS R.J., PLUMMER S.H. 2008: Germination responses of a dry sclerophyll forest soil-stored seedbank to fire related cues. *Cunninghamia* 10: 547–555.
- PÉREZ-FERNÁNDEZ M.A., RODRÍGUEZ-ECHEVERRÍA S. 2003: Effect of smoke, charred wood, and nitrogenous compounds on seed germination of ten species from woodland in central-western Spain. *J. Chem. Ecol.* 29: 237–251.
- PIERCE S.M., ESLER K., COWLING R.M. 1995: Smoke-induced germination of succulents (Mesembryanthemaceae) from fire-prone and fire-free habitats in South Africa. *Oecologia* 102: 520–522.
- PODANI J. 2007: A szárazföldi növények evolúciója és rendszertana. Második, bővített kiadás. ELTE Eötvös Kiadó, Budapest, 300 pp.
- RAIZADA P., RAGHUBANSHI A.S. 2010: Seed germination behaviour of *Lantana camara* in response to smoke. *Trop. Ecol.* 51: 347–352.
- READ T.R., BELLAIRS S.M., MULLIGAN D.R., LAMB D. 2000: Smoke and heat effects on soil seed bank germination for the re-establishment of a native forest community in New South Wales. *Austral Ecol.* 25: 48–57.
- REYES O., CASAL M. 2006a: Can smoke affect the germination of *Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *P. uncinata* and *P. pinaster*? *Forest Ecol. Manag.* 234S: S184.
- REYES O., CASAL M. 2006b: Seed germination of *Quercus robur*, *Q. pyrenaica* and *Q. ilex* and the effects of smoke, heat, ash and charcoal. *Ann. For. Sci.* 63: 205–212.
- REYES O., TRABAUD L. 2009: Germination behaviour of 14 Mediterranean species in relation to fire factors: smoke and heat. *Plant Ecol.* 202: 113–121.
- RICHARDS A.E., COOK G.D., LYNCH B.T. 2011: Optimal fire regimes for soil carbon storage in tropical savannas of northern Australia. *Ecosystems* 14: 503–518.
- RIVAS M., REYES O., CASAL M. 2006: Do high temperatures and smoke modify the germination response of Gramineae species? *Forest Ecol. Manag.* 234S: S192.
- ROCHE S., KOCH J.M., DIXON K.W. 1997: Smoke enhanced seed germination for mine rehabilitation in the southwest of Western Australia. *Rest. Ecol.* 5: 191–203.
- ROKICH D.P., DIXON K.W., SIVASITHAMPARAM K., MENY K.A. 2002: Smoke, mulch, and seed broadcasting effects on woodland restoration in Western Australia. *Rest. Ecol.* 10: 185–194.
- RUTHROF K.X., CALVER M.C., DELL B., HARDY G.E.St.J. 2011: Look before planting: using smokewater as an inventory tool to predict the soil seed bank and inform ecological management and restoration. *Ecol. Manage. Restor.* 12: 154–157.

- SENARATNA T., DIXON K., BUNN E., TOUCHELL D. 1999: Smoke-saturated water promotes somatic embryogenesis in geranium. *Plant Growth Regul.* 28: 95–99.
- SNYMAN H.A. 2003: Short-term response of rangeland following an unplanned fire in terms of soil characteristics in a semi-arid climate of South Africa. *J. Arid Environ.* 55: 160–180.
- SOÓS V., BALÁZS E. 2008: Füstből születő élet. A karrikinek különleges hatása. *TermészetBÚVÁR* 2008/5: 2–5.
- SOÓS V., SEBESTYÉN E., JUHÁSZ A., LIGHT M.E., KOHOUT L., SZALAI G., TANDORI J., VAN STADEN J., BALÁZS E. 2010: Transcriptome analysis of germinating maize kernels exposed to smoke-water and the active compound KAR<sub>1</sub>. *BMC Plant Biol.* 10: 236–252.
- SOÓS V., SEBESTYÉN E., JUHÁSZ A., PINTÉR J., LIGHT M.E., VAN STADEN J., BALÁZS E. 2009: Stress-related genes define essential steps in the response of maize seedlings to smoke-water. *Funct. Integr. Genomics* 9: 231–242.
- SPARG S.G., KULKARNI M.G., LIGHT M.E., VAN STADEN J. 2005: Improving seedling vigour of indigenous medicinal plants with smoke. *Bioresource Technol.* 96: 1323–1330.
- STEVENS J.C., MERRITT D.J., FLEMATTI G.R., GHISALBERTI E.L., DIXON K.W. 2007: Seed germination of agricultural weeds is promoted by the butenolide 3-methyl-2H-furo[2,3-c]pyran-2-one under laboratory and field conditions. *Plant Soil* 298: 113–124.
- TAMÁS J. 2001: Tűz utáni szukcesszió vizsgálata feketefenyvesekben. Egyetemi doktori értekezés, ELTE, Budapest, 140 pp.
- TAMÁS J., CSONTOS P. 2006: Dolomitterületek vizsgálata a Budai-hegységben – milyen a növényzet erdőtűz után tíz évvel? In: KALAPOS T. (szerk.) *Jelez a flóra és a vegetáció. A 80 éves Simon Tibort köszöntjük.* Scientia Kiadó, Budapest, pp. 105–115.
- THOMAS P.B., MORRIS E.C., AULD T.D. 2003: Interactive effects of heat shock and smoke on germination of nine species forming soil seed banks within the Sydney region. *Austral Ecol.* 28: 674–683.
- VAN STADEN J., BROWN N.A.C., JÄGER A.K., JOHNSON T.A. 2000: Smoke as a germination cue. *Plant Spec. Biol.* 15: 167–178.
- VARGA Z. 2001: Féliszáraz és szekunder gyepek ökológiai és cönológiai viszonyai az Aggteleki-karszton. In: BORHIDI A., BOTTA-DUKÁT Z. (szerk.) *Ökológia az ezredfordulón II. Esettanulmányok.* MTA, Budapest, pp. 187–221.
- WADE D.D., BROCK B.L., BROSE P.H., GRACE J.B., HOCH G.A., PATTERSON III W.A. 2000: Fire in eastern ecosystems. In: BROWN J.K., SMITH J.K. (eds.) *Wildland fire in ecosystems: effects of fire on flora.* General Technical Report RMRS-GTR-42-vol. 2. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Ogden, UT, pp. 53–96.



## THE ROLE OF SMOKE DERIVED FROM BURNING VEGETATION IN THE REGENERATION OF PLANTS

A. MOJZES and T. KALAPOS

Department of Plant Systematics, Ecology and Theoretical Biology, Institute of Biology,  
Eötvös Loránd University, Pázmány P. s. 1/C., H-1117 Budapest, Hungary;  
e-mail: mojzesandrea@gmail.com

**Keywords:** fire, germination, karrikinolide, review, seedling vigour, smoke-water

Recurrent fires, natural or anthropogenic, occur in a number of ecosystems, particularly in savannas, Mediterranean shrublands, temperate grasslands and boreal forests. In Hungary, fires might have played an important role in maintaining the openness of the forest steppe on the Hungarian Great Plain during the early Holocene. Recently, fires pose a threat to certain habitats, such as Austrian pine plantations and juniper-poplar steppe woodlands. Furthermore, under a warmer, dryer and more variable climate projected for the near future, fire risk in general is expected to increase.

During the last two decades, numerous, mostly foreign studies reported that smoke derived from burning vegetation and its aqueous solution (smoke-water) had beneficial effects on the regeneration of a range of species. Here we review the main results of these studies on the prevalence, physiological mechanism, ecological significance and potential for practical use of this phenomenon, and highlight the importance of such investigations in Hungary.

To date, smoke or smoke-water has been shown to stimulate seed germination for more than 1200 species from phylogenetically distant plant families and different continents. The phenomenon is particularly frequent in Mediterranean shrublands, for both dicotyledons and monocotyledons, annuals and perennials, but it has also been recorded for species from non-fire prone semi-deserts, numerous arable weeds and cultivated plants. Based on literature data, enhanced germination in response to the active compounds of smoke has been detected for about half (33) of 65 natural species in the Hungarian flora and for 8 cultivated plants, while negative effects were found for 7 species (10%) only. In addition, smoke can improve seedling growth and vigour, and promote flowering and fruiting. The most probable mechanism of smoke action is that it performs similar functions than endogenous plant growth regulators do or interacts with these hormones, and/or induces stress-like responses similar to that of certain environmental stresses (e.g. drought or temperature extremes). The germination stimulating capacity is mainly attributed to karrikinolide (3-methyl-2H-furo[2,3-c]pyran-2-one, KAR<sub>1</sub>), a butenolide-type compound identified in smoke. The aqueous solution of KAR<sub>1</sub> is effective over a wide range of concentrations (from 10<sup>-4</sup> to 10<sup>-9</sup> M) for many species.

Further studies are needed to assess the significance of the promotive effects of smoke in the composition and structure of plant communities (e.g. diversity, invasive species, fungal colonization of roots) during postfire succession. The beneficial effects of smoke and smoke-water enable the application of smoke-technology in conservation (e.g. habitat restoration, ex-situ conservation of threatened species) and cultivation of several crops and vegetables with lower costs and smaller impacts on the environment.