



1949

**BIODIVERZITÁS-DINAMIKAI FOLYAMATOK
VIZSGÁLATA TERMÉSZETSZERŰ
KÖZÖSSÉGEKBEN**

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

Szerző:

Teleki Balázs

Témavezető:

Prof. Dr. Török Péter, egyetemi tanár

DEBRECENI EGYETEM

Természettudományi és Informatikai Doktori Tanács

Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

Debrecen, 2021

*Ezen értekezést a Debreceni Egyetem Természettudományi és Informatikai Doktori Tanács **Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola Kvantitatív és Terresztris Ökológia** programja keretében készítettem a Debreceni Egyetem természettudományi doktori (PhD) fokozatának elnyerése céljából.*

Nyilatkozom arról, hogy a tézisekben leírt eredmények nem képezik más PhD disszertáció részét.

Debrecen, 2021. 05. 21.

.....
a jelölt aláírása

*Tanúsítom, hogy **Teleki Balázs** doktorjelölt 2019-2021 között a fent megnevezett Doktori Iskola **Kvantitatív és Terresztris Ökológia** programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Nyilatkozom továbbá arról, hogy a tézisekben leírt eredmények nem képezik más PhD disszertáció részét.*

Az értekezés elfogadását javasolom.

Debrecen, 2021. 05. 21.

.....
a témavezető aláírása

**BIODIVERZITÁS-DINAMIKAI FOLYAMATOK
VIZSGÁLATA TERMÉSZETSZERŰ
KÖZÖSSÉGEKBEN**

Értekezés a doktori (Ph.D.) fokozat megszerzése érdekében
a környezettudományok tudományágban

Írta: Teleki Balázs, okleveles biológia szakos tanár

Készült a Debreceni Egyetem Juhász-Nagy Pál Doktori Iskolája
(Kvantitatív és Teresztis Ökológia programja) keretében

Témavezető: Prof. Dr. Török Péter

Az értekezés bírálói:

Dr.
Dr.

A bírálóbizottság:

elnök: Dr.
tagok: Dr.
Dr.
Dr.
Dr.

Az értekezés védésének időpontja: 2021.

TARTALOMJEGYZÉK

1. Bevezetés és irodalmi áttekintés	9
1.1. A löszgyepek és az erdőssztyepp kérdésköre	12
1.2. A szárazgyepek cserjésedésének kutatási előzményei	18
1.3. Az erdők évtizedes változásai, kapcsolatuk a klímaváltozással .	23
2. Célkitűzések	27
2.1. A löszgyepek cserjésedése	27
2.2. A klímaváltozás hatása természetyszerű erdők fajkészletére	27
3. Anyag és módszer	29
3.1. A löszgyepek vizsgálatának módszerei	29
3.2. Az erdők vizsgálatának módszerei	33
4. Eredmények	43
4.1. A löszgyepek vizsgálatának eredményei	43
4.2. Az erdők vizsgálatának eredményei	49
5. Diskusszió és következtetések	53
5.1. A löszgyepek cserjésedése	53
5.2. Az erdők lombkoronájának mikroklímát és aljnövényzetet védő szerepe	54
5.3. A különböző elterjedésű aljnövényzeti fajok és a nitrogénkiülepedés	56
6. Összefoglalás	58
7. Summary	62
Köszönetnyilvánítás	65
Irodalomjegyzék	66
Függelék	84

1. BEVEZETÉS ÉS IRODALMI ÁTTEKINTÉS

A biológiai sokféleség csökkenésének problémája, a fajok tömeges kihalása napjaink egyik legégetőbb problémája, viszont pl. a globális éghajlatváltozáshoz képest jóval kevésbé van az általános figyelem középpontjában. Mégis többen (pl. Walther et al. 2002; Parmesan és Yohe 2003) figyelmeztetnek, hogy napjainkban egy újabb tömeges fajkihalási periódust élünk meg. A fajok ilyen nagyarányú eltűnése, ökoszisztémák kulcsfajainak elvesztése hosszabb távon az egész emberiségre beláthatatlan hatással lehet.

A globális éghajlatváltozás évtizedek óta igazolt tudományos tény, amelyet számos éghajlattani és meteorológiai kutatás támaszt alá, s főleg az IPCC jelentések tárgyalnak részletesen (pl. IPCC 2007, 2014). A változás egyik legfontosabb eleme a felmelegedés, amit főleg az üvegházhatású gázok kibocsátása okoz (Crowley 2000). A globális klímaváltozás természetéből is logikusan következik, hogy igen komoly hatással van az élővilágra, a biológiai sokféleségre. Az élővilág, az életközösségek éghajlatváltozásra adott válasza mára az ökológia egyik legintenzívebben kutatott területévé vált, több növény- és állatcsoportot is részletesen vizsgáltak a klímaváltozásra adott válaszuk szempontjából (pl. Walther et al. 2002; Parmesan és Yohe 2003; Root et al. 2003; Parmesan 2006; részletes hazai összefoglaló: Czucz et al. 2007).

A növényvilág igen jelentős mértékben függ a víztől, ezért fokozott mértékben ki van téve az éghajlatváltozás hatásainak. Post és Stenseth (1999) kimutatta, hogy a kora tavaszi fajok korábban hajtanak ki és virágoznak az éghajlatváltozás hatására, viszont a később virágzó fajok nem reagálnak ennyire intenzíven.

Egy tanulmány (Román-Palacios és Wiens 2020) bemutatta, hogy növény- és állatfajokat egyaránt drasztikus mértékben fenyeget a klímaváltozás miatti fajkihalás. Megbecsülték, milyen gyorsan képes egy

populáció elmenekülni, és arra jutottak, hogy a populációk jelentős része képtelen lenne erre, ha ilyen gyorsan folytatódik a hőmérséklet emelkedése. A fajok 50%-a lokálisan kihalhat, ha élőhelyének maximum hőmérséklete 0,5 °C-kal emelkedik. Ha pedig 2,9 °C-kal, akkor 95% lenne a kihalás mértéke. Talán meglepő módon, de nem az átlaghőmérséklet, hanem a maximum hőmérséklet emelkedése válthat ki ilyen drasztikus hatást (Román-Palacios és Wiens 2020). Viszont mégis logikus, hogy az extrém hőmérsékletek túlélése nagyobb problémát jelenthet, mintha csupán az átlag emelkedik.

Mivel – a fentiekből következően – a növényekre is erős hatással van a klímaváltozás, s fő meghatározói a társulásoknak, élőhelyeknek (pl. Braun-Blanquet 1932), ezért egész élőhelyekre jelentős hatással lehet az éghajlatváltozás, olyannyira, hogy egész élőhely-típusok eltűnhetnek, növényzeti övek eltolódhatnak (IPCC 2007). Ennek egy radikális következményeként pl. az erdők vagy egyáltalán a fák megmaradása is kérdésessé válhat egy területen, drasztikusan megváltoztatva ezáltal az élőhely (akár egész földrajzi öveget) jellegét (pl. Mátyás 2004; IPCC 2007). Az erdei fafajok pusztulása az utóbbi évtizedekben egy nagyon jellemző és jól kutatott folyamat (pl. Vajna 1989; Kolozs 2009), ez a pusztulás pedig az erdők szerkezetére, mikroklímájára és így egész élővilágára, fajgazdagságára negatív hatást gyakorol (Rackham 2008).

Az előrejelzések alapján, átlagosan 1 °C emelkedés esetén hazánk területének 70%-a az erdőssztyepp-zónába kerülne (Mátyás 2004). Mégis, sajnos az egyik leginkább fogyatkozó és veszélyeztetett élőhelytípus a Földön a sztyepp, illetve különösen az erdőssztyepp (Erdős et al. 2018a). S az éghajlatváltozás sem feltétlenül gyakorolna pozitív hatást az elterjedésükre, mivel a szárazodás miatt a sivatagok terjedése sokszor éppen a sztyepek rovására történik (pl. Mueller et al. 2007).

A klímaszcenáriók alapján a Kárpát-medencében a mediterrán hatások erősödése várható (pl. Bartholy et al. 2007). A PRUDENCE

projectben a regionális klímamodell szerint (RCMs) megállapítják, hogy a melegedési trend egyértelmű a Kárpát-medencében a 2070-2100-as időszakra, és a legnagyobb melegedés a nyári időszakra várható. Pieczka et al. (2010) szerint a nyári csapadékmennyiség szignifikánsan csökkenni fog, ezzel szemben a téli csapadék kifejezett növekedésére kell számítani a dunántúli régióban, ez pedig egyértelműen a mediterrán éghajlati hatások várható növekedését jelenti. Bár Thuiller et al. (2005) scenáriója szerint a Pannon régióban alacsonyabb mértékű lesz a fajok kihalása Európa többi régiójához képest, a fajkészlet várható kicserélődését vetíti előre oly módon, hogy kelet-mediterrán fajok léphetnek a pannon- és kontinentális elterjedésük helyébe.

A fentiek miatt van nagy szükség különböző életközösségek faji összetételének, fajszámának, biológiai sokféleségének vizsgálatára. A fent idézett tanulmányok alapján mind az erdők, mind a sztepp és erdőssztepp jellegű élőhelyek természetességére és egyáltalán létére veszélyt jelenthet a klímaváltozás épp úgy, mint az egyéb, közvetlen emberi beavatkozások (pl. kitermelés, felszántás). Azonban különösen a hazai, zonális lösz-erdősszteppekről, löszgyepekről nagyon hiányosak az ismereteink, mindaddig meglepően kevés tanulmány foglalkozott velük. Különösen kevés az átfogóbb, szintetizáló jellegű tanulmány (pl. Zólyomi és Fekete 1994; Horváth 2000, amelyek ritka kivételként részletesen szólnak a hazai löszgyepekről). Mint láttuk fentebb, nemzetközi tanulmányok alapján az erdőkre is jelentős negatív hatással lehet a klímaváltozás és egyéb emberi beavatkozások. A magyarországi erdők tudományos vizsgálata igencsak bőséges mind cönológiai, mind ökológiai szempontból. Néhány a legfontosabbak közül: Bartha et al. (2003) és Bartha (2005) az összes ismert hazai erdőtípus természetességét mérte fel, míg Kevey (2008) az eddigi legrészletesebb erdőtársulásokat leíró munka hazánkban. Azonban az erdők biológiai sokféleségének több évtizedes változását – különösen

az aljnövényzetre vonatkozóan – eddig még nem tárták fel országos léptékben.

Kutatásom során célul tűztem ki két nagyon eltérő élőhelytípus, a löszgyepek és a természetszerű erdők növényi fajösszetételének, és diverzitásának különböző hatásokra történő megváltozásának vizsgálatát.

1.1. A löszgyepek és az erdőssztyepp kérdésköre

A Kárpát-medence, így Magyarország jelentős része is az erdőssztyepp-zónában fekszik (Zólyomi 1957). A klímazonális erdőssztyepp a zárt erdő és a sztyepp klímaövek átmeneti éghajlati sávjában kialakult önálló vegetációs övezet (Zólyomi 1957; Borhidi 1961; Molnár és Kun 2000; Erdős et al. 2018a). Ezen átmenet többféleképpen valósulhat meg. Egyrészt térbeli átmenetként: erdő és sztyepp vegetációfoltok váltakozásával, érintkezésével, szomszédságával a tájban. Másrészt az erdő és a sztyepp jellemző fajainak egymás mellett élésével: sztyepei fajok előfordulása erdőben, illetve erdei fajok jelenléte gyepekben (Boros 1958; Horváth 2000). Külön probléma az ún. erdőssztyepp-fajok kérdése, amelyek átmenetet képviselnek az erdei és sztyeppi fajok között. Hogy mely fajok tartoznak ide és milyen kritériumok alapján, ez legalább olyan komoly értelmezési probléma, mint maga a teljes erdőssztyepp-jelenség. Mivel azonban magának az erdőssztyeppnek meghatározása is kérdéses, ebből következően e fajok besorolása sem lehet egyértelmű. Egyesek (Zólyomi 1957; Borhidi 1961; Fekete 1965; Molnár és Kun 2000) szerint ide olyan fajok tartoznak, amelyek erdőben és sztyepeken egyaránt előfordulnak. Mások (pl. Erdős et al. 2018a) valóban ezen átmeneti zónára jellemzőként definiálják e fajokat. Azonban előfordul az a jellegzetes eset, amikor tipikus sztyeppfajok fordulnak elő erdőben. Sőt, sokszor pont ennek segítségével lehet az erdőssztyeppet azonosítani. Erre megfigyelt példa a kónya zsálya

(*Salvia nutans*) előfordulása erdőben Moldova területén (Molnár et al. 2012).

A kérdéskör biogeográfiai oldala a növényi elterjedési típusok vizsgálata. Különösen a kontinentális fajok előfordulási mintázata érdekes, ugyanis biogeográfiai szempontból ezek elterjedési határa található a Kárpát-medencében (pl. már a keleti fajok itteni határára utal Kerner 1887; Soó 1933).

Kérdés: Mi határozza meg a korlátját az elterjedésnek? Véleményem szerint az elterjedési korlát lehet térbeli és időbeli. Térbeli korlát lehet egy vagy több környezeti tényező megváltozása a térben. Ez gyakran fokozatosan lesz egyre kedvezőtlenebb a faj számára a térben, míg egy (általában földrajzi) ponton túl már a faj jelenlétét ellehetetleníti a környezeti tényező kedvezőtlen értéke. Erre tipikus példa lehet a hőmérséklet, ami az Egyenlítőtől távolodva fokozatosan csökken. A Földön élő fajok túlnyomó többsége számára egyszerűen az alacsony hőmérséklet a fő limitáló tényező, hiszen triviális, hogy a trópusokon jóval több a faj, mint a mérsékelt övben, és még kevesebb a hideg égövön. Térbeli korlát lehet általában valamilyen természetföldrajzi tényező is, főképp geomorfológiai jelenség, amely akkor igazán feltűnő, ha hirtelen, mintegy határt, gátat (barriert) képezve jelentkezik. Például egy magashegység a síkság után. Ez esetben e térbeli választóvonalnál a faj hirtelen tűnhet el. Ha ez a térbeli akadály fokozatos, akkor a faj sem egy csapásra, hanem fokozatosan tűnik el a területről, így az elterjedési terület határa elmosódik.

A másik típusú korlát az időbeli korlát. Ez alatt azt értjük, hogy egyes fajok számára nincs elegendő idő arra, hogy megtelepedjenek, illetve visszatelepedjenek egy területen. Ebben az esetben vagy már, vagy még nem alkalmas egy élőhely arra, hogy egy faj megtelepedjen az élőhely közelében való jelenléte ellenére. Itt konkrétan a kutatási témámhoz legszorosabban kapcsolódóan a szukcesszióra és azon belül is főképpen a

másodlagos, parlagszukcesszióra gondolok. Ekkor egyrészt még nincs olyan állapotban az élőhely, hogy meg tudjon telepedni egy növényfaj, pl. még túl kevés a szabad földfelszín, ha egy monodomináns fűfaj, pl. a siska nádtippán vagy a fenyérfű sűrű szövedéke, gyökérszete nem engedi be az új magokat. Ezért szükség van ún. szukcessziós ablakokra (pl. Bartha et al. 2003). Vagy olyan is lehet, hogy éppen túl sok a szabad talajfelszín és ebből következően túl erős a közvetlen napsugárzás, amitől elpusztulhatnak a csíranövények (pl. Fekete és Virágh 1982; Matus 1996). Kíváncsiak voltunk arra, hogy van-e különbség az ősinek, illetve eredetinek tűnő erdőssztyepp-élőhelyek, illetve azok között, amelyek bizonyítottan másodlagosan, szántóföldek vagy szőlőültetvények és gyümölcsös regenerációja során jöttek létre

Földrajzi léptékben Ázsia távol-keleti részétől egészen a Kárpát-medencéig húzódik az erdőssztyepp-övezet, mintegy 8000 km hosszan (Molnár és Kun 2000; Erdős et al. 2018a). Dengler et al. (2014) nagy sztyeppokról szóló új szintézisében az erdőssztyeppet a sztyepp egy típusának tekinti. Ide sorolja a magyarországi erdőssztyepeket is a dolgozatomban tárgyát képező löszgyepekkel együtt. Egy még újabb tanulmány (Erdős et al. 2018a) viszont egyrészt önálló biomként határozza meg az erdőssztyeppet annak sajátos éghajlati és fiziognómiai viszonyai miatt, másrészt több típust is elkülönít a zóna teljes eurázsiai elterjedésén belül a fajkészlet, a fiziognómia, a domborzat és az éghajlat alapján. Az egyik típus a délkelet-európai erdőssztyepek, amelyhez a hazai állományok is tartoznak, a löszgyepeket és pl. a nem zonális homoki gyepet is beleértve. Magyar szempontból még a kelet-európainak nevezett típusnak lehet jelentősége, mivel részben ide tartozhatnak az erdélyi Mezőség erdőssztyeppjei (lásd Fekete et al. 2017), de a moldvai-moldovai állományok már mindenképp, amelyeknek viszont még vannak florisztikai kapcsolatai hazánkkal, pl. a borzas macskamenta (*Nepeta parviflora*) szigetszerű hazai, mezőföldi előfordulásával (Lendvai 1993),

amely érdekes módon az erdélyi Mezőségről hiányzik. Európában két fő típust különítenek el: a kontinentális- és a szubmediterrán erdőssztyeppet (Borhidi 1961; Fekete 1965; Molnár és Kun 2000). A szubmediterrán megfelel Erdős et al. (2018a) délkelet-európai (A) típusának, a kontinentális pedig nagyjából szintén utóbbi kelet-európai (B) egységének. A kontinentális esetében nagy, zárt, üde erdők találkoznak nagy területű sztyepekkel. Ezzel szemben a szubmediterrán típusnál kisebb léptékben mozaikol az erdő és a gyep, kis erdőfoltok sűrűbben váltakoznak gyepfoltokkal, s maga az erdőtag is szárazabb, hiszen sokkal nyíltabb, és alig fordulnak elő benne üde erdei fajok. Ez valószínűleg azzal magyarázható, hogy a kontinentális típusban a csapadékmaximum a nyári időszak közepére esik (június-július), így jobb a növényzet vízháztartása, mint a szubmediterrán esetében. Ez utóbbiban a kettős (késő tavasz-kora nyár, illetve késő ősz) csapadékmaximum mellett egy nyár közepi hosszán tartó aszályos időszak is van (július-augusztus), míg a kontinentális típus esetében ez körülbelül fele olyan hosszú. Mivel a szubmediterrán típus erdőtagja szárazabb, ezért ebben az erdőben gyakrabban is fordulnak elő szárazgyep/sztyepp fajok. Azonban a szubmediterrán típusú erdőssztyeppben jellemzőbbek a mediterrán jellegű flóraelemek is, úgymint a szubmediterrán, kelet-balkáni, de akár az illír vagy néha még valódi mediterrán fajok is. E típus jellemző a Kárpát-medence jelentős részére, de különösen annak nyugati részére (pl. Mezőföld, Tolnai-hegyhát, Baranyai-dombság, sőt a Bécsi-medence) (Molnár és Kun 2000). A Kárpát-medence nem csupán az erdő- és a sztyeppzóna, s így az atlantikus, illetve kontinentális hatások találkozási helye, de legalább ilyen markáns a szubmediterrán klímahatás is (Borhidi 1961). Ez nagy befolyással van az élővilágra, emiatt a területen a három fő elterjedési típus találkozása megy végbe. Mivel a kontinentális és szubmediterrán éghajlati hatások közös jellemzője a hosszú száraz periódus, illetve az alacsony évi csapadék, ezért mindkét éghajlati típus

által meghatározott területeken szárazságtűrő fajok a jellemzőek. Tehát e fajok elterjedési területe átfed ott, ahol e kétféle klíma találkozik. Mivel e jelenség a Kárpát-medencére igen jellemző, ezért e különböző elterjedési típusú fajok sokszor fordulnak elő egymás közelében, gyakran egy élőhelyen is. E két éghajlati típus hasonlósága miatt az ezekre jellemző élőhelyek is hasonlóak lehetnek nemcsak a megegyező viszonyok miatti közös életforma-típusok (pl. szukkulensek), hanem ugyanezen oknál fogva a közös fajok miatt is. Így pl. egy mész- és melegkedvelő tölgyes és egy a szubmediterrán erdőssztyepphez tartozó nyílt, tatárjuharos lösztölgyes mind fiziognómiában, mind fajkészletben annyira hasonló lehet, hogy sokszor csak néhány differenciális faj, s esetleg az alapkőzet segíthet a hovatartozásának eldöntésében (lásd Fekete et al. 1997).

Az erdő és sztyepp átmenetének másik megjelenési formája a dinamikai átmenet, amikor a szukcesszió során az erdő- és sztyepp vegetációtípusok átalakulnak egymásba. Ez legfőképpen a másodlagos (szekunder) szukcesszió során alakul ki, amikor egy addig többnyire legeltetett, esetleg kaszált gyepek kezelését felhagyják. Ez Magyarországon a rendszerváltást követően zajlott le igen jelentős mértékben, amikor a legeltetett állatok létszáma nagymértékben csökkent. Bár valószínűleg nem is magának a legeltetésnek, hanem a cserjék pásztorok általi irtásának megszűntét követően. Ugyanis a legelés hatására még nőhet is a cserjesűrűség, hiszen az állatok a szúrós növényzetet jellemzően nem legelik (pl. Bartha et al. 2003). Ilyenkor az erdőssztyepp övben található száraz és félszáraz gyepek jórészt nagyméretű cserjefajokkal; egybibés galagonyával, kökénnyel és vadrózsa-fajokkal cserjésednek. Kérdés, hogy ez a típusú szukcessziós dinamika, cserjésedés mennyire volt jellemző eredetileg az erdőssztyepp-övön. Ugyanis a Kárpát-medence erdőssztyepp zónájában található száraz és félszáraz gyeptípusok évszázadokon vagy sokszor évezredekken keresztül, akár a jégkorszak óta folyamatosan legelve, majd legeltetve voltak mind a mai napig. A jégkorszakban és a

korai holocénben olyan vadon élő emlősfajok fordultak elő itt, amelyek egyértelműen nagy kiterjedésű nyílt élőhelyekhez kötődnek, pl. vadló, vadszamar (Molnár és Kun 2000). Ezek a legelő állatok s a tűz már a jégkorszak vége óta fenntarthatta a tájban a sztyeppeket, s akadályozta az erdősödést. Ehhez járulhatott a későbbiekben az emberi hatás is. Ugyanis, ha csak a makroklíma hatását vennénk figyelembe, akkor számos szárazgyep helyén ma zártabb, fás vegetáció lenne, amint azt e területek művelés (legeltetés, kaszálás) alól való felhagyása is mutatja.

Az említett, száraz és félszáraz gyepterületek felhagyása miatti erdősödés és cserjésedés ma igen aktuális probléma (pl. Zagyvai 2011). Egyrészt egy gyakorlati, természetvédelmi problémát hordoz e kérdés, miszerint ezen értékes, sok ritka és endemikus fajnak otthont adó gyepek eltűnéséhez vezethet e folyamat. A másik kérdés ezzel összefügg, ugyanis ez egy vegetációdinamikai jellegű probléma. E dinamika, a gyepek fásszárúak általi benövése, másodlagos szukcessziója, s főleg ennek hosszú távú kimenetele kevésbé ismert folyamat. Ez a fásszárú szukcesszió mind a mai napig kevésbé kutatott, főleg hazánkban (lásd pl. Virágh és Bartha 2003; Zagyvai 2011; Bartha et al. 2014). A gyepek dinamikai jellegű vizsgálata, a másodlagos szukcesszió kutatása viszont meglehetősen intenzív Magyarországon (pl. Fekete és Virágh 1982; Virágh 1987; Papp 1987; Bartha 1993; Bartha et al. 2003; Bartha et al. 2014; Virág és Bartha 2003). Azonban a gyeperdő átmenetek és így a térbeli léptékváltás vizsgálata ehhez képest alulreprezentált. Természetes jelenségnek tűnhet a száraz és félszáraz gyepek őshonos fásszárúakkal való szukcessziója. Azonban figyelembe véve az említett múltbéli tényeket (évezredes fátlanság), ez már kevésbé egyértelmű. Ha egy adott, természetközeli gyeppátlomány helyén a múltban nem volt erdő olyan időszakban, amikor a mainak megfelelő környezeti viszonyok uralkodtak, akkor a mai fásodási tendencia természetessége még őshonos megtelepülő fásszárúak esetén is kétséges lehet. Ugyanis, ha pl. a legelő állatok és a tűz

évezredekken át fenntartott egy ökológiai rendszert, ez ilyen viszonyok között alakult stabil életközösséggé. Még ha volt is a környéken propagulum-forrás, az említett tényezők megakadályozhatták a fásszárúak térnyerését.

1.2. A szárazgyepek cserjésedésének kutatási előzményei

A cserjésedés egy világszerte igen elterjedt jelenség a legkülönbélebb nyílt élőhely-típusokban, a lágyszárúak által dominált különféle gyepektől a növényzetben igen szegény sivatagi tájakon át a vizes élőhelyekig (Naito és Carns 2011; D'Odorico et al. 2012). Több kutatás hívja fel a figyelmet arra, hogy a cserjésedés jelenségét több tényező befolyásolja. Ezek a következők lehetnek: 1. az általános éghajlatváltozás, 2. növekvő légköri CO₂-koncentráció, 3. légköri nitrogén-kiülepedés (szárazföldi eutrofizáció), 4. a természetes bolygatási intenzitás és frekvencia megváltozása (pl. tűz okozta zavarás megváltozott dinamikája, vadonélő legelő állatok populációinak változása, mivel a legelés erőteljesen befolyásolja a cserjeborítás mértékét), továbbá 5. a területkezelési módok megváltozott gyakorisága és intenzitása (Archer et al. 1995; Briggs et al. 2005; Köchy és Wilson 2001; Knapp et al. 2008).

A cserjésedés életközösségek szerkezetére és működésére gyakorolt erőteljes hatása jól dokumentált (Dullinger et al. 2003; Komac et al. 2013). E folyamat gyakran eredményezi az ökoszisztémák degradációját a biodiverzitás csökkenésével egyetemben, és jelentékeny hatással van az elsődleges produkcióra, a víz és a tápanyagok körforgására, valamint a szén-egyensúlyra (Lett és Knapp 2005; Knapp et al. 2008; Kesting et al. 2009; Maestre et al. 2009). Több vizsgálat is fókuszál a szemiáridtől a szemi-humid területekig a cserjésedés problémájára Észak-Amerikából, Dél-Afrikából és Ausztráliából (Cabral et al. 2003; Maestre et al. 2009; D'Odorico et al. 2012), azonban az egész palearktikus régió

meglehetősen alulkutatott a cserjésedés jelensége szempontjából. Néhány kivétel például Kesting et al. (2009, 2015) és Komac et al. (2013).

A világon az egyik legjellemzőbb száraz gyeptípus a sztyepp, amely hozzávetőlegesen 8,9 millió km² területet foglal el a Palearktikum középső- és keleti részén (Török et al. 2016; Wesche et al. 2016). A Nyugat-Palearktikum sztyeppjei, amelyek különösen magas humusztartalmú, magas biológiai produktív csernozjom talajokon fejlődtek, sajnos, éppen e kivételes talajadottságok miatt, mára mintegy 90%-ban megsemmisültek, mivel helyükön szántóföldeket alakítottak ki (Wesche et al. 2016). Főleg az alföldi területeken csupán kis fragmentumokban maradt fenn e gyeptípus (pl. útszéli mezsgyéken, kurgánokon, meredek oldalú löszvölgyekben) (Zólyomi 1969; Deák et al. 2016). E drasztikus élőhely-fogyatkozáson túl, a legfontosabb hatótényező e száraz gyeptípusok biodiverzitásának csökkenésében a használati módok megváltozása (Török et al. 2018). A Nyugat-Palearktikum legtöbb régiójában, a magas biológiai produktív gyeptípusokban a használat intenzitásának növekedése tapasztalható, mely főként a gyepek túllegetetésében nyilvánul meg. Ezzel szemben, a fragmentált és izolálódott gyepekben a használat gyakran veszteségessé vált, ezért e helyeken a gyepek használatának felhagyása figyelhető meg (Török és Dengler 2018). A használat intenzívebbé válásának és a felhagyásnak egyaránt lehet cserjésedés a következménye (Ratajczak et al. 2012; Fischer és Wipf 2002). Közép-Európában a legtöbb másodlagos gyepi közösség biológiai sokfélesége veszélyeztetett a cserjésedés különböző típusai által, az alacsony intenzitású legeltetés vagy kaszálás felhagyásának következtében (WallisDeVries et al. 2002; Elias et al. 2018).

Számos szerző (pl. Sengl et al. 2016, 2017) kételkedik abban, hogy a hagyományos használati módok visszaállítása önmagában elegendő lenne a gyepek biodiverzitásának helyreállításához, főleg az eredeti fajkészlet spontán visszatelepüléséhez, ha már egyszer azok kipusztultak

a területről, és az egyébként is ritka, specialista fajok még lassú terjedőképességgel is rendelkeznek. Sok esetben segítségre lehet szükség a jellemző fajok visszatelepüléséhez pl. mesterséges felülvetéssel vagy az inváziós és/vagy fásszárú fajok irtása révén (pl. Török et al. 2011; Kiehl et al. 2010). Restaurációs szemszögből nézve nagyon fontos tudni, hogy mennyire ellenálló a száraz gyepek biológiai sokfélesége a cserjésedéssel szemben, és nagyon fontosak az esettanulmányok, hogy támogatni tudják a döntési folyamatokat a konzervációs és restaurációs prioritások során (Török és Helm 2017).

Egy további szempont, hogy a restaurációs projekteknek figyelembe kellene venni a gyepek eredetét is. Pl. Bartha et al. (2003), valamint Virágh és Bartha (2003) hangsúlyozza, hogy míg az ősgyepek sokszor magasan szervezettek, sok faj együttélésével és nagy stabilitással kis térléptékben is, addig a másodlagos gyepek kisebb rezisztenciával rendelkeznek, és a fajkészletük sokkal sérülékenyebb a különféle zavarásokkal és az idegen fajok beáramlásával szemben. E jelenség alapján arra lehet következtetni, hogy talán a cserjésedés hatására is eltérő mértékben reagálhatnak az ősi, illetve a másodlagos gyepek.

Az ősi és másodlagos gyepek fajkészletében megmutatkozó jelentős különbségekről Magyarországon elsőként Molnár (1998) számolt be. Kimutatta, hogy több érzékeny növényfaj évtizedek múltán sem képes visszatérni a parlagokra. Azonban ősi és másodlagos területek fajösszetételének, vegetációjának kvantitatív összehasonlítására, a fent hivatkozottakat kivéve még alig történt kísérlet. Stadler et al. (2007) felhagyott területeken spontán regenerálódott gyepeket hasonlított össze a közvetlen közelben lévő ősi gyepekkel. Tíz év alatt bejutottak szárazgyepi fajok és növekedett a fajszám, de még mindig jelentős különbség volt az ősi gyepekhez képest. Felhívják a figyelmet arra, hogy a teljes regeneráció nagyon hosszú időbe telhet, akár 20 évnél is tovább. Véleményünk szerint ez így is nagyon optimista becslés, bár a szerzők nem utaltak az ősi

gyepektől való távolság mértékére. Poschlod et al. (2008) elkülönít „ancient” és „recent” grassland-indikátor fajokat. Többek között a *Prunella grandiflora*-t, *Asperula cynanchica*-t, *Teucrium chamaedrys*-t említik, mint ősi gyepeket indikáló fajokat. A fajszámokat szignifikánsan magasabbnak találták az ősi, mint a “recent” gyepekben. Csecserits et al. (2011) kimutatták, hogy az elsődleges területeken jóval nagyobb a természetességet jelző karakterfajok száma, míg a másodlagosokon az inváziós és gyomfajok jóval nagyobb arányban vannak jelen.

Egy másodlagos terület regenerációjának sebességét és kimenetelét sok minden befolyásolhatja. Már McClanahan (1986) bizonyította, hogy egyes esetekben a propagulumforrás távolsága fontosabb tényező, mint a terület szukcessziós kora. Külszíni bányák meddőhányói esetében mutatták ki, hogy ha elegendően közel van a természetes növényzeti folt és elég nagy kiterjedésű, akkor az eredetihez hasonló vegetáció gyorsan helyreállhat (Sindelar és Plantenberg 1978). A regenerálódó terület és a potenciális propagulum-forrásként szolgáló élőhely alakja is fontos tényező lehet (Wiens et al. 1985; Hardt és Forman 1989). Novák és Prach (2003) kimutatta, hogy a makroklíma (átlagos évi csapadék és hőmérséklet) szignifikáns befolyással van a szukcesszió lefolyására. Prach és Rehoukova (2006) több tanulmány eredményét összesítette, amelyek a szukcesszió lefolyásában szerepet játszó tényezőket vizsgálták. Ezen összesítő tanulmány kimutatta, hogy ugyan a legfontosabb tényező a parlag kora, viszont pl. a környező vegetáció is szignifikáns hatással van a szukcesszió kimenetelére. E tanulmány szerint sokváltozós módszerek felfedték, hogy a fajszám és a faj-átrendeződések (turnover) aránya pozitívan korrelált a talaj pH-jával és az évi középhőmérséklettel, míg negatívan a tengerszint feletti magassággal és a csapadékkal. Viszont az erdei fajok borítása arányosan növekedett a tengerszint feletti magassággal és a csapadék mennyiségével. Azonban a makroklíma hatását direkt összehasonlító adatok híján nehéz vizsgálni (Walker és del Moral 2003).

Otto et al. (2006) eredményei szerint Tenerife szigetén a magasabb csapadékkal rendelkező zónákban nő az inváziós növényfajok száma, míg a fajgazdagság csökken, ami a száraz szukcessziós szakaszokban a legmagasabb. Prach et al. (2007) kimutatta, hogy a klíma szignifikáns hatással van a szukcessziós folyamatokra bázikus talajon, míg savanyú talajon nem volt szignifikáns összefüggés. Bázikus talajon, száraz klímában növekedett a fajszám a szukcesszió előrehaladtával. A szukcesszió sokkal gyorsabb volt az alföldön, mint a hegyvidéken.

Mind a cserjésedés szárazgyepek biodiverzitására gyakorolt általános hatása, mind a különböző (ősi és másodlagos) gyepek cserjésedésre adott válaszai rendkívüli fontosságúak a gyakorlati természetvédelmi szakemberek és döntéshozók szempontjából is. E jelenségek, vagyis a cserjésedés és a gyepek különböző eredetének hatása a fajkészletre, a biodiverzitásra, mind a mai napig alig ismertek, szinte a legalapvetőbb információk is alig állnak erről rendelkezésre a Nyugat-Palearktisz sztyepp és erdőssztyepp zónájából. Ilyen körülmények között pedig e jelenségek gyakorlati, természetvédelmi következményeit is nehéz felmérni. Nehéz megállapítani, hogy mekkora veszélyt jelent a cserjésedés a gyepekre, illetve veszélyt jelent-e egyáltalán. Hiszen egy alacsony mértékű cserjésedés akár még növelheti is a biodiverzitást, az élőhelyek változatosságának növekedése által (lásd pl. Illyés és Bölöni 2007).

A kárpát-medencei löszvegetáció természetközeli állományai csak igen elszigetelt, kis fragmentumokban maradtak meg (Boros 1953, 1959; Zólyomi 1969; Deák et al. 2016), mivel ezek termőhelye az Alföld 200 m alatti löszhátaikhoz kötött, melyeket kiváló csernozjom talajuk miatt jórészt beszántottak. Ezek nagy része mezsgyéken, kurgánokon és földvárakon található. Nagyobb állományaik azokon a területeken maradtak fenn, ahol a löszhátakba meredek löszvölgyek vágódtak be. Ezek meredek oldalait nem tudták beszántani, így itt a löszvegetációnak nagyobb kiterjedésű állományai tudtak fennmaradni. E területek főként a Mezőföldön (Boros

1953, 1959; Zólyomi 1958; Kereszty 1977; Farkas 1990, 1994; Horváth 20001), a középhegység lábánál (Vojtkó és Farkas 1999), az erdélyi Mezőségben (Soó 1927), a Bácskában (Parabučki 1982; Parabučki és Butorac 1993), valamint a Völgységben és a Tolnai-hegyháton (Teleki 2009, 2012) találhatóak. Azonban mind a meredek völgyoldalak állományaiban, mind a kisebb fragmentumok esetében igaz az, hogy alföldi jellegű, főként 200 m alatti területeken jellemzőek, mivel itt állnak rendelkezésre olyan klimatikus adottságok a Kárpát-medencében, amelyek kialakulásukat lehetővé teszik (Zólyomi 1958; Boros 1959). Alapvetően klímazonális társuláscsoportról van szó, ezért is fordulnak elő állományaik zonális helyzetben. Jobbára síkvidéki területeken fordulnak elő, s e tájak kisebb meredekségéből is következik könnyebb megművelhetőségük. Ehhez járul még az értékes, szerves tápanyagokban gazdag talajtípus. E két fő okra vezethető vissza az, hogy e területeket több mint 90%-ban beszántották. Ebből egyenesen következik ezen élőhelyek rendkívüli ritkasága, elszigeteltsége. Ez viszont nemcsak természetvédelmi jelentőségüket határozza meg nagymértékben, hanem kutathatóságukat is nagyon megnehezíti. E területek nagyfokú rejtettsége miatt a puszta megtalálásuk is nagy nehézségekbe ütközik. E tényezők is magyarázzák a löszevegetáció kutatottságának hiányosságát.

1.3. Az erdők évtizedes változásai, kapcsolatuk a klímaváltozással

Napjainkban az egész Föld nagy környezeti változások színtere. Ezek közül az egyik legismertebb az éghajlat megváltozása, amely az élővilágra is komoly hatást fejt ki (pl. IPCC 2014; Pecl et al. 2017; Perring et al. 2018). Ennek következtében már a biotopok határainak átrendeződését is meg lehet figyelni, ami az ökoszisztémák szerkezetének és működésének rendkívül drasztikus megváltozását jelenti, s ennek már komoly hatása van az emberiség jólétére, az emberi társadalmak működésére is (pl. IPCC 2014; Scheffers et al. 2016; Pecl et al. 2017). Az

ismereteink és előrejelzéseink az ember okozta klímaváltozással összefüggésben megjelenő biotikus reakciókkal kapcsolatban jelentős részben azokon a hőmérsékleti adatokon alapulnak, amelyek a meteorológiai állomások méréseiből származnak. Ezek jelentős részben nyílt területekről származnak, körülbelül 1,5 m-rel a talajszint felettől (Moritz és Agudo 2013), így makroklimatikus adatokat szolgáltatnak. Ezzel szemben a földi élővilág túlnyomó többsége olyan hőmérsékleti viszonyok között él, amelyek különböznek a makroklimától. A domborzat (különösen a mikrodomborzat) és a vegetáció elrendeződése különböző mikroklimatikus zugokat hoz létre, amelyeket pl. még az eltérő besugárzás, a levegő keveredése és az evapotranszspiráció, vagyis a felszín és a növényzet párologtatása is befolyásol (Geiger et al. 2003; Potter et al. 2013). A klíma e helyi módosulása magyarázhatja, hogy miért válaszolnak az életközösségek és ökoszisztéma-folyamatok gyakran részben a makroklimatikus változásokkal ellentétes irányban (Fadrique et al. 2018; Moritz és Agudo 2013; Alexander et al. 2018; Bertrand et al. 2011).

Manapság gyakran megfigyelhető folyamat az elterjedési területek északra, illetve magasabb tengerszint feletti övezetekbe tolódása több faj, sőt ökoszisztéma esetében is (Fadrique et al. 2018; Chen et al. 2011). Ez főleg annak tudható be, hogy a számukra alkalmas hőmérsékleti tartomány is északabbra tolódott (Lenoir és Svenning 2015). Ha egy élőhely hőmérséklete emelkedik, akkor a magasabb hőmérséklethez alkalmazkodott fajok abundanciája (számaránya, egyedsűrűsége) is emelkedik. Ezzel párhuzamosan az alacsonyabb hőmérséklethez alkalmazkodott fajok száma csökken, vagy akár el is tűnhetnek. Azt a jelenséget, ahogy az életközösségek összetétele eltolódik a melegkedvelő fajok javára, "termofilizációnak" nevezi a nemzetközi szakirodalom. E jelenséget egyre nagyobb arányban dokumentálják mind tengeri, mind szárazföldi növény- és állatfajok, ökoszisztémák esetében (Devictor et al. 2012; De Frenne et al. 2013; Fadrique et al. 2018). Egyelőre azonban

számos biológiai közösség termofilizációja nem képes lépést tartani az egyidejű makroklimatikus változással. Ez a közösségek makroklimatikus változásokra adott válaszában késéséhez vezet (Fadrique et al. 2018; Alexander et al. 2018; Bertrand et al. 2011; Devictor et al. 2012). Ez a késési jelenség lehet, hogy elkerülhetetlen következménye a fajok lassú diszperziós és terjedési képességének és hosszú élettartamának (Bertrand et al. 2016), de akár a különböző mikroklímával rendelkező helyek eltérő felmelegedési rátájából is következhet. Összességében, a mikroklíma változatossága a topográfiaileg heterogén tájakon belül olyan mikroklíma-zugokat hoz létre, amelyek refúgiumként szolgálhatnak, védelmet nyújtva egyes élőlénycsoportoknak a számukra hátrányosan megváltozó makroklimával szemben (Scherrer és Körner 2011; Suggitt et al. 2018). Sok fajnak csak így lehet esélye a túlélésre, és a mikroklíma ezen hatása így csökkentheti a makroklima melegedése által kiváltott kihalási kockázatot (Scherrer és Körner 2011; Suggitt et al. 2018).

Mindezek ellenére, nagyon keveset tudunk arról, hogy a mikroklíma hogyan változik az időben, illetve milyen makroklimatikus változások történtek az évszázadok alatt, vagy akár a megfigyelt globális éghajlatváltozással párhuzamosan, az utóbbi 50-60 évben. Továbbá, azt sem tudjuk, hogy van-e időbeli változás a termofilizációs rátákban, és az életközösségek fent említett változásának késésében.

A mikroklíma fontossága talán sehol sem olyan evidens, mint az erdőkben, ahol a háromdimenziós lombkorona-struktúra következtében árnyékolás, levegő-keveredés, valamint evapotranszpirációs hűlés történik (Geiger et al. 2003; Potter et al. 2013). A lombkorona védelmezi az aljnövényzetet az extrém felmelegedéssel szemben (Bertrand et al. 2011). Ez a pufferoló kapacitás állandóan változik a fák növekedése és pusztulása következtében. Ez egy dinamikus mikroklímához vezet térben és időben (Jucker et al. 2018). Az már ismert, hogy a lombkorona és a mikroklíma közötti kapcsolat vagy erősíti vagy gyengíti a

makroklimatikus melegedés hatását az életközösségekben (Jucker et al. 2018), azonban e hatásoknak hosszú távú, nagy térléptékű, több élőlénycsoporton végzett vizsgálata még mindig hiányzik.

Dolgozatomban bemutatom az első, az erdők több évtizedes léptékű mikroklimatikus változását vizsgáló tanulmányt (a társszerzőként jegyzett Zellweger et al. 2020 alapján).

2. CÉLKITŰZÉSEK

2.1. A löszgyepek cserjésedése

A kutatásban célul tűztem ki a löszgyepek őshonos fászszerű fajokkal való cserjésedésének vizsgálatát, e jelenség szárazgyepi növényfajok diverzitására, valamint a gyepek fajkompozíciójára gyakorolt hatását a Dunántúl keleti felében. Ehhez a cserjésedettség különböző fokozatainak megállapítására és vizsgálatára volt szükség. Ősi és másodlagos gyepet egyaránt vizsgáltam a következő kutatási kérdésekkel:

1. A cserjésedettség növekedése csökkenti-e a gyepek diverzitását és a szárazgyepi növényfajok gazdagságát?
2. A gyp-eredetnek (elsődleges vagy másodlagos) van-e hatása a diverzitási mintázatokra a vizsgált gypállományokban?

2.2. A klímaváltozás hatása természetszerű erdők fajkészletére

Több évtizeddel ezelőtti erdei cönológiai felvételek megismétlését tűztük ki célul Európa több országában, amihez én személyesen magyarországi felvételekkel járultam hozzá különböző domborzati és éghajlati viszonyok között kialakult erdőtársulásokban.

E nemzetközi léptékű vizsgálatokban a következő kérdésekre kerestük a választ:

1. Van-e kimutatható szerepe a lombkoronaszintnek az erdei aljnövényzet éghajlati szélsőségekkel, különösen a megnövekedett hőmérséklettel szembeni védelme szempontjából?
2. Az erdő aljnövényzetére a mikroklíma vagy a makroklíma gyakorol nagyobb hatást? A mikroklíma vagy a makroklíma

megváltozását tolerálják jobban az aljnövényzet növényfajai?

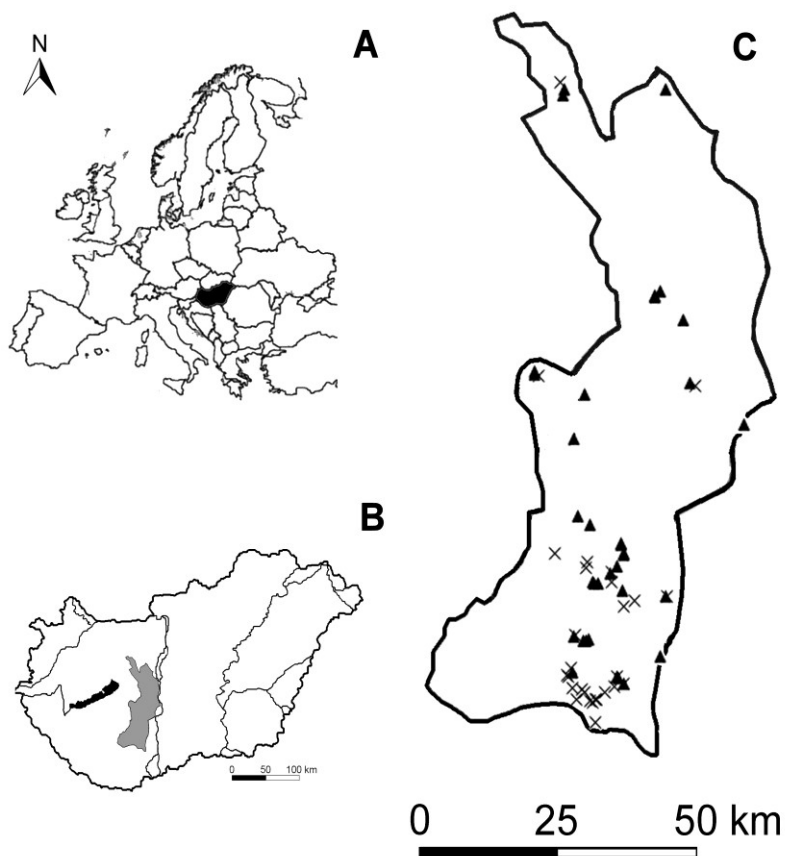
3. Van-e összefüggés az erdei növényfajok elterjedési területének mérete és a kipusztulásuk valószínűsége között? A kis áréával rendelkező fajoknak nagyobb esélye van a kihalásra, mint a széles elterjedésű fajoknak?
4. Van-e hatása a megnövekedett nitrogén-ülepedésnek a különböző nagyságú elterjedési területtel rendelkező fajok előfordulási gyakoriságára?

3. ANYAG ÉS MÓDSZER

3.1. A löszgyepek vizsgálatának módszerei

3.1.1. Vegetáció-felvételi adatok

A vizsgálati terület Magyarországon, a Dunántúl keleti részén helyezkedik el, Siófok, Székesfehérvár, Dunaújváros, Paks, Szekszárd és Pécs 50 km-es körzetében. (1. ábra).



1. ábra. A teljes kutatási mintaterület elhelyezkedése Magyarországon (szürke terület), valamint a mintaterületen belül a cönológiai felvételek GPS-koordináták alapján (▲: ősi, x: másodlagos gyepek). (Teleki et al. 2020)

A terület éghajlata mérsékelt kontinentális, az évi középhőmérséklet 10-11 °C, az évi csapadékmennyiség 550-600 mm. Egy igen száraz, aszályos nyári periódus következik be július-augusztusban (Mezősi 2017). A vizsgált gyeptípusok a 6250 pannon lösz-sztyeppék típusába tartoznak az EU Natura 2000 besorolása szerint. Ezekre számos növényi életforma jellemző, úgy mint a csomós, zombékoló és tarackos pázsitfűvek (pl. *Agropyron cristatum*, *Bothriochloa ischaemum*, *Brachypodium pinnatum*, *Bromus erectus*, *B. inermis*, *Chrysopogon gryllus*, *Festuca pseudovina*, *F. rupicola* és *Stipa* spp.), és nagy fajgazdagsággal jelennek meg a kétszikűek (*Euphorbia glareosa*, *Adonis vernalis*, *Salvia pratensis*, *S. nemorosa*, *Inula germanica*, *I. hirta*, *Thalictrum minus*, *Viola ambigua*, *Taraxacum serotinum*, *Thymus* spp.) (Illyés és Bölöni 2007).

Összesen 63 helyszínt mértünk fel, ebből 35 volt ősi és 28 másodlagos gyepterület. Területük 0,5 ha-tól 5 ha-ig terjedt. A legtöbb gyepterület, különösen az ősgyep korábbi használata alacsony intenzitású legeltetés volt, többnyire marhával, illetve juhval. Ezek többségének legeltetését évekkel, gyakran évtizedekkel a vizsgálat megkezdése előtt beszüntették. Az összes vizsgált gyepterületen 400 m²-es cönológiai felvételeket végeztünk, amelyek száma gyeppálmányonként 1-től 10-ig terjedt, a gyepterület méretétől függően.

Arra is figyelemmel voltunk a mintavételnél, hogy hozzávetőlegesen egyenletesen legyenek reprezentálva az adatbázisban a tájra jellemző különböző égtáji kitettségű, eltérő lejtőszögű és tengerszint feletti magasságú gyeppálmányok, hogy elkerüljük ezen faktorok befolyásoló hatását. Összesen 110 felvételt készítettünk és vettünk be az elemzésbe. Minden kvadrátban rögzítettük a fűszárúak fajösszetételét és borítását a cserjeszintben, valamint a lágyszárú szintben felírtuk a jelenlévő összes edényes növényfajt és borítását Braun-Blanquet módszerrel. A borítást százalékos skálában becsültük (Dierschke 1994).

Az ősi és másodlagos gyepeket történeti térképek alapján különítettük el. Ezek közül a legfontosabb a második katonai felmérés volt, melynek főként legkönnyebben elérhető, digitalizált változatát használtuk (Timár et al. 2006, <http://mapire.eu/hu/map/secondsurvey>). Egy gyepet ősinek minősítettünk, ha legalább a második katonai felmérés (1863-64) óta bizonyíthatóan gyep. A többi térkép a Tolna Megyei Levéltár archívumából származik, beleértve néhány még régebbi, kéziratos térképet is a 18. századból.

A vizsgált löszgyepek ebben a régióban jó minőségű csernozjom talajokon vannak, amely lösz alapkőzeten fejlődött. A löszgyepek eredetileg az erdőssztyepp-zóna mozaikos tájába voltak beágyazottak (Erdős et al. 2018a). E történeti tájnak részei voltak a száraz löszgyepek (platókon, délies és nyugatias lejtőkön) és a félszáraz löszgyepek (északi és keleti kitettségekben). Mindkét gyeptípusnak lehettek valószínűleg cserjésebb és cserjementesebb változatai. Ezek mellett nyílt és zártabb sztyeppcserjések és erdőfoltok fragmentumai boríthatták a tájat.

3.1.2. Adatelemzés a löszgyepek cserjésedésének vizsgálatánál

Többféle statisztikai módszerrel elemeztük az adatokat, kapcsolatot keresve a cserjésedés és a gyep kora, illetve a különféle diverzitási mutatók, a gyepszint teljes fajgazdagsága és a szárazgyepi fajok diverzitása között. A felvételekben a cserjeborítottság mértékét úgy osztályoztuk, hogy 0-tól 5-ig terjedő, így összesen 6 féle borítottsági kategóriát (továbbiakban cserjésedettség-csoport) állítottunk fel, ordinális skálán. 0-val jelöltük, ahol nem találtunk cserjét, ez 5 ősi és 5 másodlagos állomány esetében fordult elő. Az 1-es csoportba kerültek a legalacsonyabb cserjeborítottságú területek, míg az 5-ös csoportba a legmagasabb cserjeborítottságúak (1. táblázat).

1. táblázat. Az egyes cserjésedettségi ordinációs csoportokhoz tartozó átlagos, minimális és maximális fásszárú borítási értékek százalékban megadva. (Teleki et al. 2020)

Cserje- borítottsági csoport	Felvételek száma	Fásszárú fajok átlagos borítási értéke (%±SE)	Fásszárú fajok minimális borítási értéke (%)	Fásszárú fajok maximális borítási értéke (%)
1	22	13,50±1,32	3,97	23,17
2	20	28,47±0,68	23,18	32,28
3	18	42,50±1,28	32,44	52,00
4	20	58,30±0,85	52,19	64,00
5	20	76,67±2,43	64,1	97,18

A cserjésedés mértéke és a gyepek eredete (ősi vagy másodlagos) közötti kapcsolatot, esetleges összefüggéseket az általánosított lineáris vegyes modellekkel (Generalized Linear Mixed Modells (GLMM); Zuur et al. 2009) teszteltük SPSS 20.0 statisztikai programmal. Az elemzésben a cserjésedés mértéke (ordinális skála) és a gyp-eredet (nominális skála) voltak a fix faktorok, míg a felvételi hely egyedisége (site identity) volt a random faktor. A függő változók a következők voltak: fajszám (diverzitás) és borítás az összes növényfaj tekintetében, szárazgyepi fajok diverzitása és borítása, az erdei és indifferens fajok diverzitása és borítása, Shannon diverzitás, faj egyenletesség és a Berger-Parker Diverzitás (domináns fajokra érzékeny). Az egyes változók páronkénti összefüggéseinek vizsgálatához a Fisher-féle legkisebb szignifikáns különbséget (Fisher's Least Significant Difference: LSD) használtuk. A megfelelő faj-abundanciáknak a teljes fajszámmal és a cserjésedés mértékével való korrelációját DCA-ordinációval végeztük a Canoco 4.5 (Lepš és Šmilauer

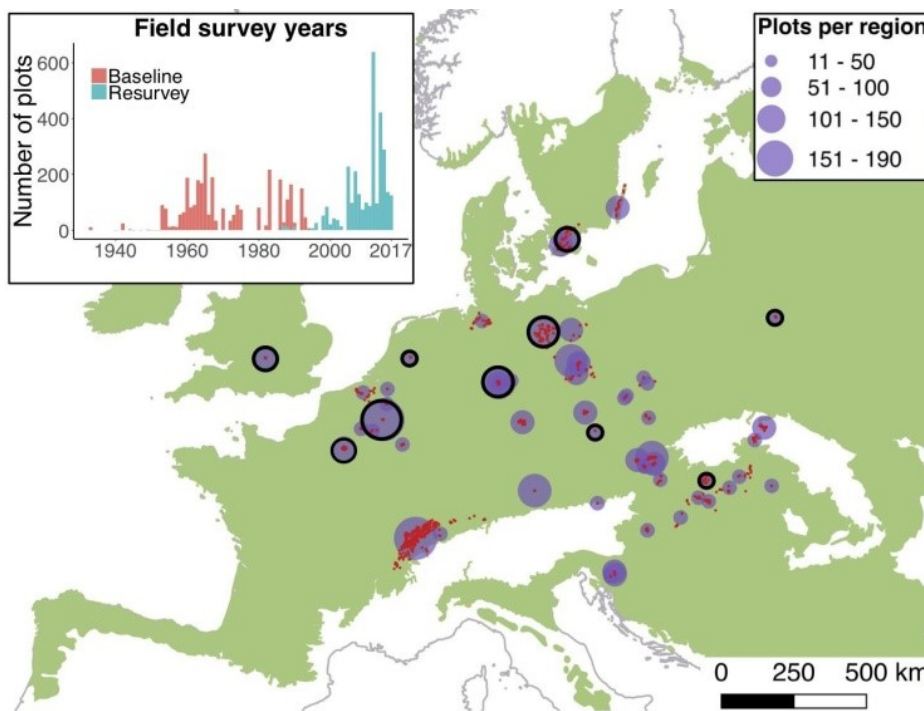
2003) programcsomaggal. Az egyes faj-abundanciák, valamint a teljes fajgazdagság (total species richness) és a cserjésedés mértéke (woody encroachment) közötti korreláció elemzéséhez Spearman-féle Rank-korrelációt használtunk a 25 legnagyobb abundanciájú fajra vonatkoztatva. Az egyes felvételek közötti vegetáció-kompozíció összehasonlítására NMDS-ordinációt számoltunk Bray-Curtis-féle hasonlósági index-szel az R statisztikai programcsomag „vegan” csomagjának használatával. A növényfajok megnevezése Király (2009) alapján történt.

3.2. Az erdők vizsgálatának módszerei

3.2.1. Vegetáció-felvételi adatok

A nemzetközi ForestREplot megismételt felvételeit használtam a mérsékelt övi lomberdők övéből 15 európai országból. 2955 erdei növénytársulástani felvételi helyszín (továbbiakban kvadrát) felvétele lett megismételve Európában a 12-66 évvel ezelőtti periódusból. 230 saját ilyen ismétlést dolgoztam fel Magyarországról. Az összesen 2955 kvadrát 56 régióban oszlik el (2. ábra). Mindegyik kétszer lett felvéve, a két időpont közti medián intervallum 38 év, ez alatt az idő alatt már elég megbízhatóan látszódik az aljnövényzeti változások iránya (De Frenne et al. 2013). Az összes kvadrát helyszíne ősi (ancient) vagy természetszerű (near-natural) erdő (FAO 2015). Ezen kívül az alap és a megismételt felvételek közötti időben bizonyítottan nem történt fakitermelés, vagyis az eredeti állományban dolgoztunk. A kvadrátok mérete az európai adatbázisban 25 és 1300 m² között változott, Magyarországon 10 m x 10 m és 20 m x 20 m területűekkel dolgoztunk. A kvadrátméreték nem álltak összefüggésben sem a mikroklimatikus változással, sem a termofilizációval, sem a klimatikus kiséssel (vegyes hatású modellek (mixed effects models), összes $p > 0,05$), tehát a kvadrátméreték nem

befolyásolhatták az eredményeket és a konklúziókat. A felvételek az erdő összes szintjéről készültek, az adott területen megtalált összes fajt felírtuk. A borítási értékek az alap-felvételekben többnyire A-D értékben, a megismételt felvételekben viszont százalékban lettek megadva.



2. ábra: Az újrafelvételezett erdei kvadrátok elhelyezkedése Európában. A térkép mutatja a mindösszesen 2955 felvételt (régi-és újrafelvételek együtt) az 56 régióban (a lila körök a méretükkel jelzik e régiókban lévő felvételek számát, amit a jobb oldali kép részletez). Mikroklimatikus hőmérsékletet 10 régióban (fekete körök), s ezeken belül 10-10 kvadrátban mértünk a maximum (makroklimatikus) hőmérsékleti pufferoló hatás, mint a lombkorona-borítás egy funkciója becsléséhez (lásd Anyag és módszer). Bal mellékábra: A vegetációs felvételek minden kvadrát esetében kétszer történtek, valamikor 1934 és 2017 között. Az időbeli különbség mediánja az alap és megismételt felvételek között 38 év volt (12-66). (Zellweger et al. 2020)

Itt bemutatjuk az első, az erdők több évtizedes léptékű mikroklimatikus változását vizsgáló tanulmányt (a társszerzőként jegyzett Zellweger et al. 2020 alapján), ahol összevetjük az antropogén eredetű makroklimatikus éghajlatváltozás mértékét a meteorológiai állomások mért adatai alapján a lombkoronaborítás dinamikus változása által kiváltott mikroklimatikus változásokkal. Kombináltuk a lombkorona alatt mért hőmérsékleti értékeket az egész Európában a mérsékeltövi erdőbiomban készült közel 3000 megismételt (12-66 évvel ezelőtti) cönológiai felvétellel. Hogy előrejelezzük a várható maximális alnövényzeti hőmérséklet-változási rátákat, felépítettünk egy kapcsolatot a lombkorona borítás és a lombkorona makroklimatikus hőmérsékletet pufferoló hatása között. Hogy fényt derítsünk arra, hogy az erdei életközösség hogyan válaszol a klímaváltozásra, elemeztük a mikro- és makroklíma változási ráta hatását a termofilizációs rátára a gyepszint növényközösségeiben, és teszteltük, milyen a klimatikus késés mértéke e közösségekben a mikroklimatikus dinamika hatására.

Az egykori cönológiai helyszínek azonosítása, a felvételek kvadrátjának kitűzése

A magyarországi helyszínek földrajzi adatai és cönológiai táblázatai a következő munkákból származnak:

Horvát Adolf Olivérnek a Mecsekről és környékéről szóló monográfiájában (Horvát 1942), Pócs és munkatársainak az Őrség vegetációját (1958), valamint Fekete (1965) Gödöllői-dombság növényzetét tárgyaló köteteiben, Horánszky András Visegrádi-hegységről szóló monográfiájában (Horánszky 1964), továbbá Borhidi (1984) Zselic erdeiről szóló tanulmányában és Zólyomi et al. (2013) lösztölgyes felvételeket összefoglaló és bemutató közleményében található. Ezekon kívül felkerestük még az országhatáron kívülről Neuhäusl és

Neuhäuslová-Novotná (1964) felvételi helyszíneit a Kis-Kárpátokból, a Garam-menti dombságról.

A fenti forrásokból azokat a felvételeket választottuk ki, amelyek helyéről elegendő földrajzi információnk volt. Ez azt jelenti, hogy a községhatár, az adott tulajdonnevű domborzati forma (völgy tető, árok stb.) vagy az erdő nevének megadásán túl megadták a tengerszint feletti magasságot, az égtáji kitettséget, a lejtőfokot, és esetenként egy adott ponttól (pl. erdészháztól) való helyzetet is. Így az esetek többségében csak egy olyan – 1 ha-nál kisebb – terület adódott, amelyen belül az eredeti felvétel készült.

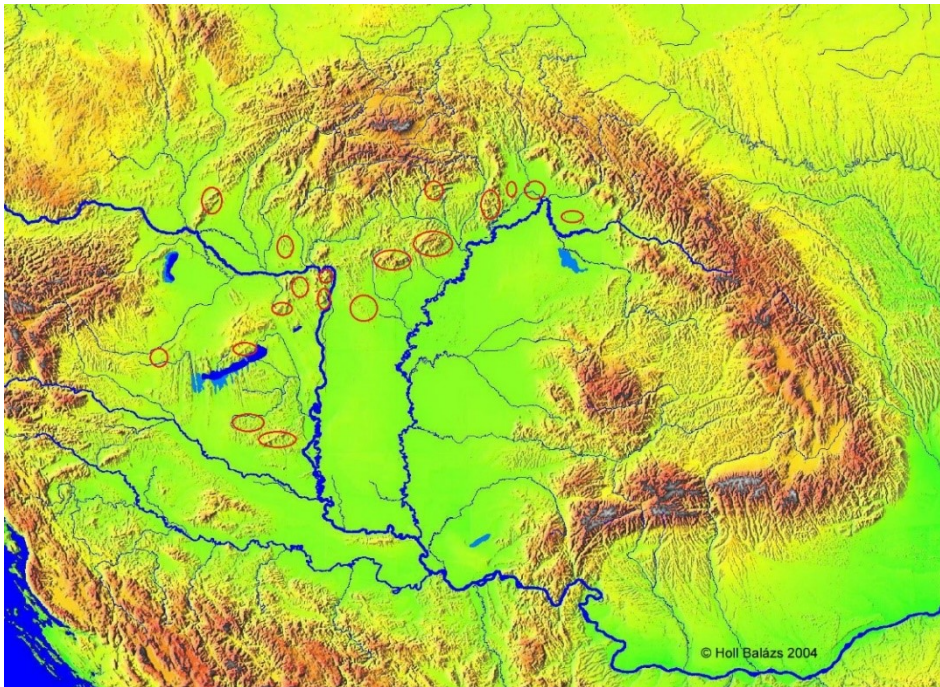
Kvadrátjaink kijelölését az Őrségben és a Gödöllői-dombságban elősegítette egyrészt az eredeti vegetációtérkép, másrészt az is, hogy az egykori cönológiai tabellákon szerepelt az akkori faállomány magassága és átmérője is.

Az egyes megtalált helyszíneken az 5-6 évtizeddel korábbi erdőállomány állapotához képest a jelen állapotra 3 eshetőség adódott:

1. Áll még az eredeti faállomány, amely értelemszerűen 5-6 évtizeddel idősebb.
2. Nem áll már az eredeti faállomány, helyén az eredeti állományhoz hasonló természetességű és fafaj-összetételű utóerdő áll.
3. Nem áll már az eredeti faállomány, hanem helyén az eredetihez képest eltérő fafaj-összetételű (jellemzően idegenhonos vagy tájidegen) erdő áll.

A 2. esetben, ha az utóerdő még túl fiatal, és a 3. esetben is a szomszédos vagy közeli – az eredetihez hasonló termőhelyű és fafaj-összetételű – erdőfoltban készítettünk cönológiai felvételt. Ennek kora (értelemszerűen) közelebb állt az 5-6 évtizede felvett társuláséhoz, mint az 1. és 2. esetben.

Igyekeztünk lehetőleg az elődök kvadrátnagyságaival dolgozni (ez 10 m x 10 m, illetve 20 m x 20 m volt). A vizsgált helyszíneink elhelyezkedését a Kárpát-medencében a 3. ábra mutatja.



3. ábra. A megismételt erdei felvételeink elhelyezkedése a Kárpát-medencében.

3.2.2. A lombkorona aljnövényzetet védő hatásának vizsgálati módszerei

Makroklimatikus hőmérsékleti adatok

Az összeurópai cönológiai adatbázist összevetettük a lombkorona alatt mérhető hőmérsékleti adatokkal. Hogy kvantifikáljuk a makroklimatikus hőmérséklet-változási rátát az alap és a megismételt felvételek között, becsültük a havi átlagos maximum-hőmérséklet adatokat a nyári hónapokban. Az interpolált adatoknak két forrását használtuk: TerraClimate és Climatic Research Unit (CRU, TS v.4.03). A TerraClimate adatbázis havi éghajlati adatokat nyújt 1958 és 2017 között, $1/24^\circ$ térbeli felbontással (kb. 4 km) a Föld teljes szárazföldi felszínéről. Mivel ez sokkal pontosabb és precízebb, ezért alapvetően ezt használtuk. Mivel 1958 előtt ez még nem működött, ezért az ennél korábbi felvételeknél a CRU-t használtuk. Ez grid-alapú (gridded) klímaadatbázisokat nyújt $0,5^\circ$ felbontással (kb. 50 km) 1901 óta, havonta végzett megfigyelésekkel az egész világ meteorológiai állomásairól.

Minden egyes kvadrátra becsültünk egy maximumhőmérséklet-változási rátát az alap és megismételt felvételek között, az átlagos nyári maximumhőmérsékletek különbségeként, az alap és megismételt felvételeket megelőző 5 év folyamán (a fokokat celsius per dekádban kifejezve) (De Frenne et al. 2013). Teszteltük a durva léptékű CRU-adatok kizárásának hatását (pl. ha kvadrát-szintű változásokat elemzünk kizárólag a teljes TerraClimate-lefedettséggel) a mikro- és makroklíma változás közötti kapcsolatra és a termofilizációra. Azt találtuk, hogy a mikroklíma-változás hatása a termofilizációra így is erősebb maradt (scaled slope estimate 0,039, 95th confidence interval (CI): 0,024-0,052, $p < 0,001$), mint a makroklimatikus változás befolyása (scaled slope estimate 0,002, CI: -0,025-0,029, $p = 0,914$).

Hogy teszteljük a termofilizációt minden egyes helyen azon fajok esetében, amelyek a régi és új felvételekben is megvoltak, az ismert

elterjedési területükből következtettünk a hőmérsékleti toleranciájukra, és ebből kalkuláltuk a közösségi szintű florisztikus hőmérséklet-változás arányát az alap és megismételt felvételek között. Ez a megközelítés széleskörűen használt a klímaváltozás közösségi szintű hatásainak becslésére különféle élőlénycsoportok esetén (Fadrique et al. 2018; Devictor et al. 2012; De Frenne et al. 2013).

Mikroklimatikus hőmérséklet mérése és pufferoló hatás

Az összesen 56 európai régióból 10 régió lett kiválasztva, hogy reprezentatív mikroklíma-adatok álljanak rendelkezésre a teljes megismételt vegetációfelvételi kvadráthálózatra vonatkozóan. Minden így kiválasztott régióból 10 kvadrátot választottunk ki, ahol egy teljes évben, minden órában léghőmérsékleti adatokat mértünk (2017. február 22-től 2018. február 21-ig), minden kvadrátban egy Lascar EasyLog EL-USB-1 hőmérsékleti adatrögzítőt használva, melynek pontossága +/- 0,5 °C. A készülékek 25 cm-nél nagyobb átmérőjű fatörzsekre lettek kihelyezve, 1 m magasságban a talajszint fölé. Hogy a lehetséges hibákat minimalizáljuk (pl. direkt napfény), a műszereket egy 15 cm hosszú PVC védőpajzsba helyeztük, amely a fák északi oldalára lett rögzítve.

A maximumhőmérsékletek a nyár folyamán gyakran jelentősen alacsonyabbak az erdő belsejében, mint kívül, a fák és cserjék hőmérsékleti pufferoló hatásának köszönhetően (De Frenne et al. 2019). Hogy kvantifikáljuk a lombkorona-borítottság pufferoló képességének mértékét, összehasonlítottuk a mikroklíma adataink mért napi maximumhőmérsékletét a kvadráthoz legközelebb található meteorológiai állomás adataival (makroklimatikus adatok). A hőmérsékleti pufferoló hatás úgy fejezhető ki, hogy a mért mikroklimatikus maximumhőmérsékletből kivonjuk a makroklimatikus maximumhőmérsékletet. Ez az analízis felfedte a pozitív, nem-lineáris kapcsolatot a hőmérsékleti pufferoló hatás és a lombkorona borítottság között. A kereszt-validációt alapul véve, ha

kombináljuk a modellben a lombkorona-borítottságot a tengerparttól való távolsággal, hogy előre jelezzük a pufferoló hatást, akkor azt találtuk, hogy az előrejelzési pontosság R-négyzet értéke 0,33 (az R-négyzet értéke a teljes modellben kereszt-validáció nélkül 0,38 volt). Konzervatív kereszt-validációs eljárást alkalmaztunk blokkolt adatfelosztással, figyelembe véve a hierarchikus mintavételi elrendezést (a „régiók” random hatásként lettek figyelembe véve) (Roberts et al. 2017). Összességében 10 különböző modell lett kalibrálva, mindegyik 9 régió adatait felhasználva, és validálva pedig a 10. kihagyott régió előrejelzései (predikciói) alapján.

3.2.3. Az elterjedési terület és kipusztulások közti összefüggés vizsgálatának módszerei (Staude et al. 2020 alapján)

Faj szintű változók

Faj-trajektóriák

Minden egyes helyi, nemzeti vizsgálatban meghatároztuk a fajok trajektóriáit. A fajok jelenlétét az alap felvételben osztályoztuk, de ha a megismételt felvételben nem volt jelen, akkor kipusztultként vettük figyelembe. Ha mindkét felvételben jelen volt, akkor túlélő (perzisztáló) fajnak tekintettük. Ha hiányzott az alap felvételtől, de megjelent az újban, akkor kolonizáló fajnak minősítettük. A részlegesen állandó kvadrátok (semi-permanent plots) ismétlései mindig kihagyhatnak fajokat vagy tartalmazhatnak újakat a régióhoz képest akkor is, ha valójában a pontos eredeti helyen nem történne változás. Ez az ál-(pszeudo) kolonizáció és kihalás jelensége, amely a módszer hibája, és főleg a ritka fajok számát csökkentheti az ismétlésekben (Beck et al. 2018). Bár a szerzők biztosítanak egy módszert e hibák becslésére és korrigálására, viszont mi nem tartjuk helyesnek e módszert a kolonizáció és kipusztulás becslésére, ugyanis mi ki tudtuk igazítani az ún. iniciális (kezdeti) abundanciát (lokális okkupancia) a modellünkben, amely erősen korrelált az egyéb hasonló

hibákkal (biasokkal). Ez azt jelenti, hogy a kezdeti abundancia kipusztulásokban játszott szerepe a mi becslésünkben lehet, hogy jelentősen csökken.

Lokális okkupancia

A fentihez hasonló módon, a kezdeti abundancia mellett meghatároztuk a lokális okkupanciát is minden helyi vizsgálatban. Ez azon felvételek száma, ahol egy faj megjelent az adott helyi vizsgálatban (site) tartozó alap felvételekben, osztva a helyi vizsgálatban elvégzett összes felvétel számával. A lokális okkupancia közelíti a lokális abundanciát, mivel a tapasztalat azt mutatja, hogy ez a két mutató lokálistól regionális léptékig erősen pozitívan korrelál egymással (Hanski 1982; Wright 1991).

Elterjedési terület mérete

A fajok area-méretének becsléséhez a GBIF-adatbázis (gbif.org 2019) előfordulási-pont-rekordjait használtuk: összesen 100 millió georeferált rekord volt elérhető 1165 fajjal az európai adatbázisban. A rekord egy hexagonális gridbe lett aggregálva (ISEA3H) 3 térléptékben: 3,6; 10,7 és 32 km². A cellák mérete bármilyen hozzáadott fajnál, amely megjelenik egy adott grid-ben, reprezentálja az adott faj elterjedési területének méretét. Az elterjedési terület mértéke lett ezért az area of occupancy (AOO). Az eredményeink ezért a közepes térlépték alapján (10,7 km²) becsülik az elterjedési terület méretét.

Azért választottuk az AOO-t az elterjedési terület kiterjedése (extent of occurrence, EOO) helyett, mivel az AOO sokkal erősebb jelzője az átlagos lokális abundanciának és populációméretnek (Gaston et al. 2000; Gaston és Fuller 2009). Éppen emiatt az AOO az IUCN vörös listáinak is kritériuma (Gaston 2003). Amíg az AOO-t a GBIF-előfordulási adatbázisokból egyre növekvő mértékben használják a nemzetközi tudományos irodalomban, a digitális biodiverzitási adatok inkomplett

térbeli átlagai az elterjedési terület méretének jelentős alulbecsléséhez tudnak vezetni, főleg olyan fajok esetében, ahol jelentősen hiányosak a rendelkezésre álló adatok az elterjedési területükről (Isaac és Pocock 2015). Ez problémás lehet a tér-idő helyettesítéses elemzésekben, globális skálán. A mi elemzésünkben használt újrafelvételezéses (resurvey) adatok az egyik legjobban megmintázott és dokumentált tér-idő helyettesítéses vizsgálsorozatokat jelentik a világon (Meyer et al. 2016).

Légköri nitrogén-kiülepedés hatásának vizsgálata a faj-elterjedésekre

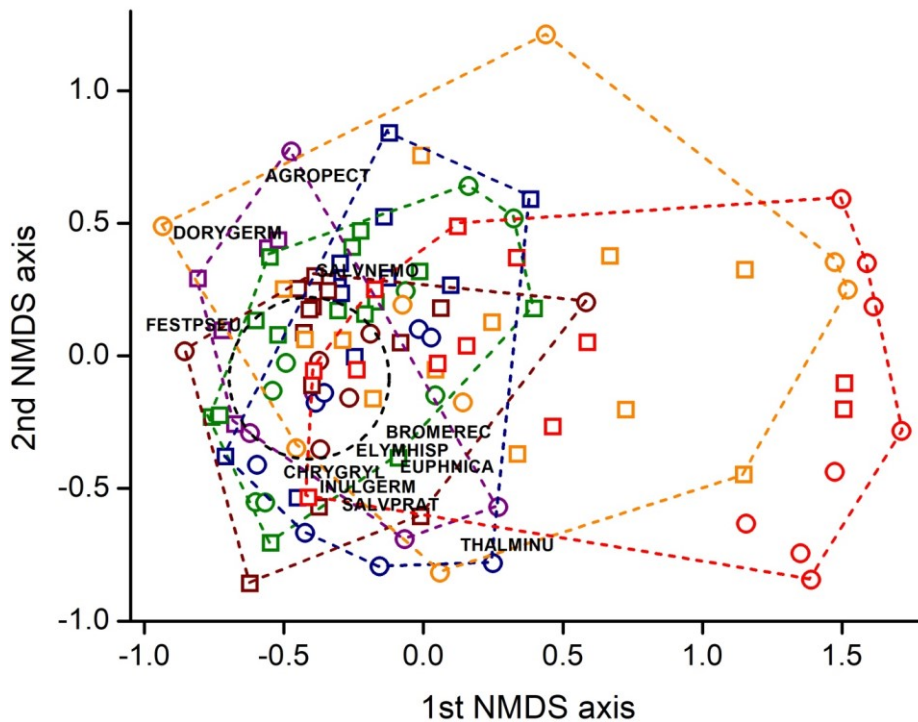
A légköri nitrogén-kiülepedést az EMEP-adatbázis használatával kvantifikáltuk (<http://www.emep.int>), 50 km-es térbeli felbontással, Bernhardt-Römermann et al. (2015) módszere alapján. Először kvantifikáltuk a kumulatív nitrogén-ülepedés mértékét 1900 és az alap (baseline) felvétel között (N_{t1}), majd ugyanezt 1900 és a megismételt (resurvey) között (N_{t2}). Ezután pedig kiszámítottuk a kettő közti különbséget ($N_{t2}-N_{t1}$), hogy a két felvételi időpont között számszerűsítsük a nitrogén-ülepedés mértékét (inter-census nitrogén-ülepedés, vagy ΔN).

Az aljnövényzeti vegetációt a tápanyagigény szempontjából az Ellenberg-féle indikátorértékek segítségével osztályoztuk (Ellenberg 1992). Az elemzéshez R-statisztikai programcsomagot használtunk. Először az elterjedés mérete, a kihalás, fennmaradás (perzisztálás) és kolonizálás közötti összefüggést vizsgáltuk, ahol a faj-trajektóriák lokális (study) skálán voltak definiálva. Mivel az elterjedési terület mérete nem mutatott normál eloszlást, ezért az adatok „normalizálásához” ORQ-normalizációt használtunk (Peterson 2018). Az elterjedési terület (r_i) változását trajektóriákkal jeleztük előre.

4. EREDMÉNYEK

4.1. A löszgyepek vizsgálatának eredményei

Összesen 346 fajt találtam a vizsgált gyepállományokban végzett cönológiai felvételezés kvadrátjaiban, ebből 113 szárazgyepi faj. Az ordináció eredménye szerint a 0-3 cserjésedettségi csoportban nagyon hasonló a fajösszetétel az egyes felvételekben, viszont a 4-es és 5-ös csoportokban a fajkompozíció már heterogénebb (4. ábra).



4. ábra: Az NMDS-ordináció eredménye a vizsgált gyepi helyszíneken, különböző cserjésedettségi szintek esetében (NMDS-ordináció a gyepszint borítási értékei alapján, és Bray-Curtis hasonlóságot alkalmazva). Jelölések: gyep-eredet: négyzet = ősgyepek, kör = másodlagos gyep; cserjésedettségi csoport: lila = 0 csoport (cserjementes kontroll gyep), zöld = 1-es cserjésedettségi csoport, kék = 2-es csoport, borbarna = 3-as csoport, narancs = 4-es csoport, piros = 5-ös csoport. (Teleki et al. 2020)

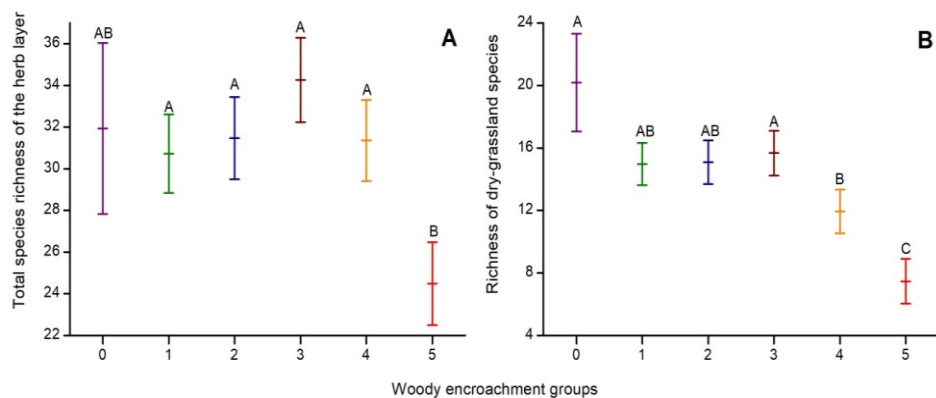
A 25 legmagasabb borítási értékű szárazgyepi fajból 10 korrelált pozitívan a teljes fajszámmal, és negatív korrelációt nem találtunk (lásd: Függelék a disszertáció végén). Ezzel szemben, ugyanabból a fajcsoportból 12 faj korrelált negatívan a cserjésedéssel, és nem találtunk pozitív korrelációt (lásd: Függelék). Ezt a trendet NMDS-ordinációval is megjelenítettem a 4. ábrán, ahol a 25 szárazgyepi faj a 0-3 cserjésedettségi csoport pontfelhőjében látható. A cserjésedetség szintjének jelölései: lila = 0 cserjésedettségi ordinációs csoport (cserjementes kontroll gyepek), zöld = 1-es cserjésedettségi csoport, kék = 2-es csoport, borbarna = 3-as csoport, narancs = 4-es csoport, piros = 5-ös csoport.

Az egyes cserjésedettségi csoportokhoz tartozó borítási százalékok az 1. táblázatban láthatók (lásd Anyag és módszer), a szárazgyepi fajok listája a függelékben szerepel. Az összes fajt nem lehetett megjeleníteni, a fekete körben viszont a következő 14 faj szerepel: FESTRUPI = *Festuca rupicola*, BOTRISCH = *Botriochloa ischaemum*, BRACPINN = *Brachypodium pinnatum*, GALIVERU = *Galium verum*, AGRIEUPA = *Agrimonia eupatoria*, THEUCHAM = *Theucium chamaedris*, BROMINER = *Bromus inermis*, MEDIFALC = *Medicago falcata*, CHAMAUST = *Chamaecytisus austriacus*, CENTSPIN = *Centaurea spinulosa*, FRAGVIRI = *Fragaria viridis*, CARECARY = *Carex caryophyllae*, THYMGLAB = *Thymus glabrescens* és SCABOCHR = *Scabiosa ochroleuca*.

A teljes fajszámra és a szárazgyepi fajok számára egyaránt szignifikáns hatással volt a cserjésedés (2. táblázat, 4. ábra). A teljes fajszám inkább unimodális (humped-back) kapcsolatot mutat, a legalacsonyabb értékek az 5-ös cserjésedettségi csoportban voltak tapasztalhatóak (5. a ábra). A szárazgyepi fajok száma folyamatos csökkenést mutatott a növekvő cserjésedéssel összefüggésben, erőteljesen fokozódó csökkenéssel a 4-5 cserjésedettségi csoportnál (5. b ábra).

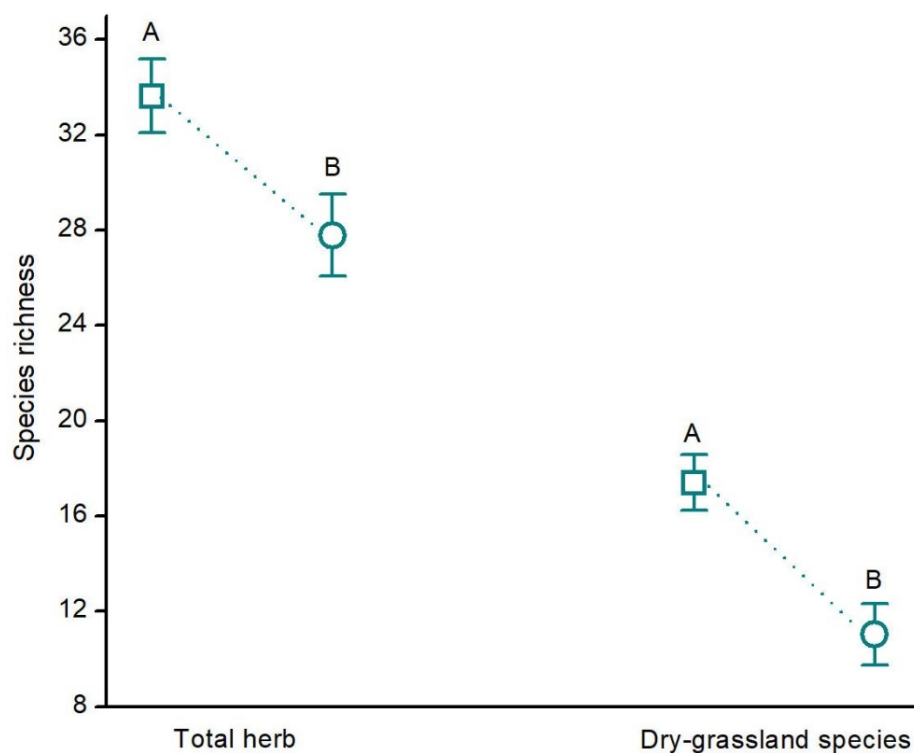
2. táblázat: A cserjésedés és a gyep-eredet hatása a vizsgált gyepék diverzitási és egyéb jellemzőire. A szignifikáns hatások (félkövér) Általánosított Lineáris Vegyes Modellekkel (Generalised Linear Mixed Modells, rövid: GLMM) lettek kimutatva, ahol a cserjésedés (ordinális skála) és a gyep-eredet (nominális skála) voltak a fix faktorok, míg a mintavételi hely (site identity) (= kvadrátok elhelyezkedése a gyepállományokban) a random faktor volt. A teljes fajszám (total species richness) mutatja az összes edényes növényfaj számát a felvételen. (Teleki et al. 2020)

Jellemző	Cserjésedés		Gyep-eredet		Interakció	
	$F_{5,98}$	p	$F_{1,98}$	p	$F_{5,98}$	p
Fajszám						
Teljes fajszám	2,919	0,017	7,303	0,008	3,858	0,003
Szárazgyepi fajok száma	6,713	<0,001	15,778	<0,001	3,428	0,007
Shannon diverzitás	0,492	0,781	8,100	0,005	0,677	0,642
Faj-egyenletesség	0,470	0,798	4,088	0,048	0,401	0,847
Berger-Parker dominancia	0,554	0,735	5,726	0,019	0,869	0,505

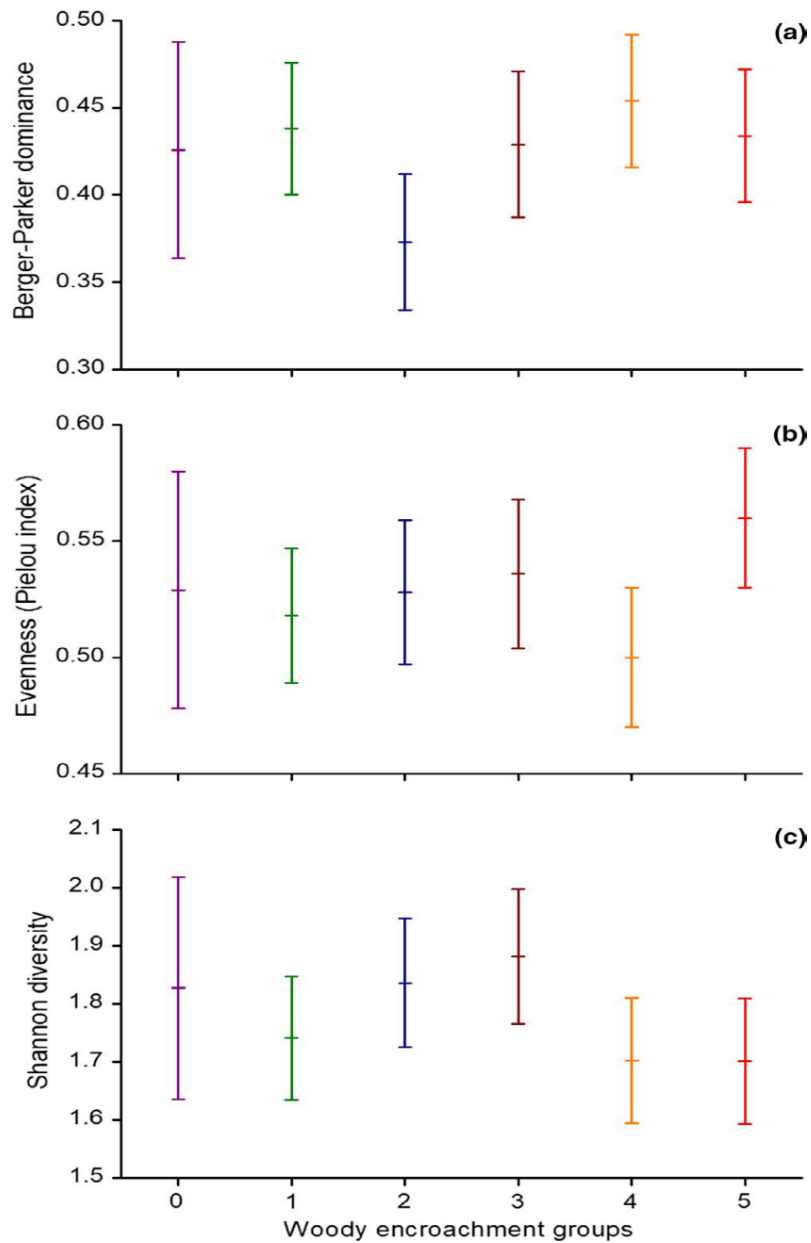


5. ábra. Becsült átlagok a fajszámra (\pm SE) a különböző cserjésedettségű csoportokban. Panelek: A: teljes fajszám, B: szárazgyepi fajok száma. A színek az egyes eltérő cserjésedettségű csoportoknak felelnek meg, lásd: 4. ábra. (Teleki et al. 2020)

A teljes fajszámra és a szárazgyepi fajok számára is hatással volt a gyep-eredet, mindkét kategóriában a másodlagos gyepekben voltak alacsonyabbak a fajszámok (6. ábra). A cserjésedés sem a választott diverzitási mutatókra, sem az egyenletességi értékekre nem volt hatással (2. táblázat, 7. ábra).

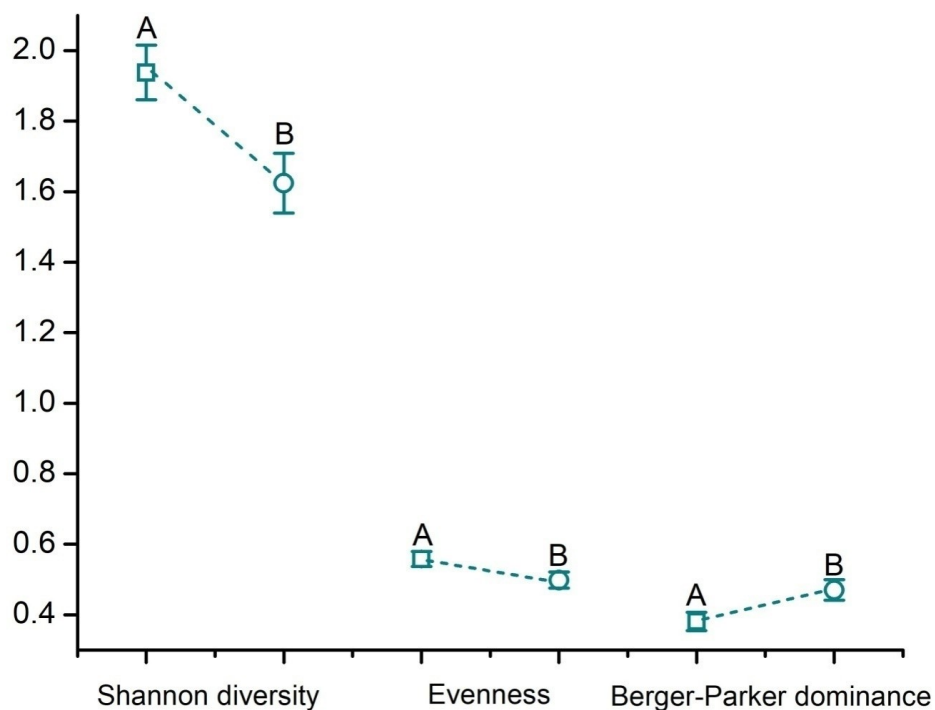


6. ábra. Becsült átlagok (\pm SE) a fajszámra az egyes lágyszárú csoportokhoz tartozóan (összes lágyszárú, szárazgyepi fajok), az ősi és másodlagos gyepekre vonatkozóan. gyep-eredet: négyzet = ősgyep, kör = másodlagos gyep. (A szignifikáns különbségeket eltérő betűkkel jelöltük a GLMM és LSD-teszt alapján, $p < 0,05$.) (Teleki et al. 2020)



7. ábra. Becsült átlagok (\pm SE) a Berger-Parker dominanciára, az egyenletességre (Pielou-index) és a Shannon-diverzitásra a gyepszintben, a különböző cserjésedettségi csoportok esetén (a csoportok színeit lásd a 4. ábrán). (Teleki et al. 2020)

A gyep-eredet szignifikáns hatással volt a Shannon-diverzitásra, a faj-egyenletességre és a Berger-Parker dominanciára (2. táblázat). A másodlagos gyepéknél a Shannon-diverzitás és a faj-egyenletesség alacsonyabb volt, a Berger-Parker dominancia pedig magasabb, mint az ősi gyepék esetében (8. ábra).



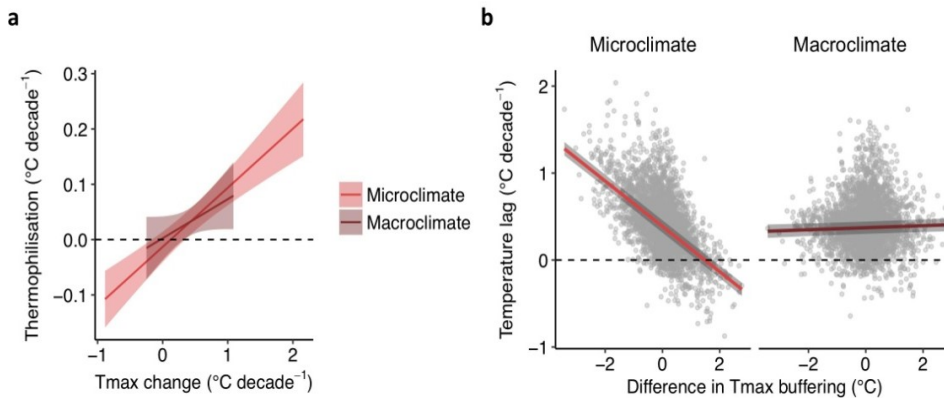
8. ábra. Becsült átlagok (\pm SE) a Shannon-diverzitásra, faj-egyenletességre és Berger-Parker dominanciára az eltérő eredetű gyepállományok esetén (kör = másodlagos gyepék, négyyszög = ősi gyepék). (A szignifikáns különbségeket eltérő betűkkel jelöltük a GLMM és LSD-teszt alapján, $p < 0,05$.) (Teleki et al. 2020)

4.2. Az erdők vizsgálatának eredményei

4.2.1. *A lombkorona hőmérsékleti pufferoló hatása és az aljnövényzet közötti összefüggés*

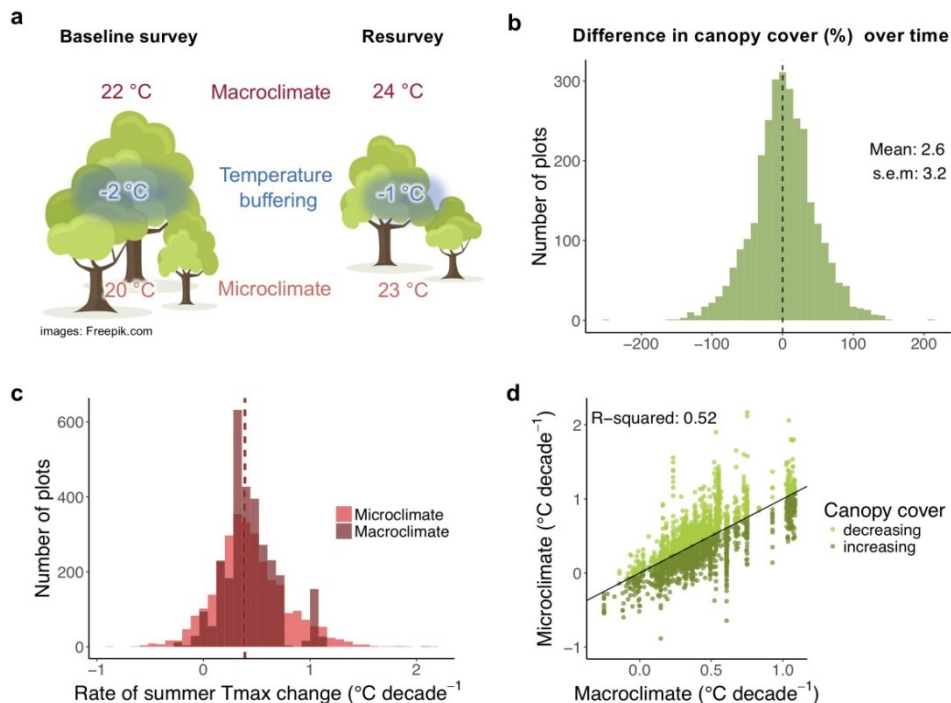
Az eredményeink szerint az általános, világszinten megfigyelhető makroklimatikus változásokat az erdők aljnövényzete gyakran késéssel követi. E késés pedig jelentős részben annak köszönhető, hogy az aljnövényzet sokkal inkább az erdő helyi mikroklímája által szabályozott, és nem a jóval nagyobb térléptékben érvényesülő makroklíma által. E mikroklimatikus szabályozás pedig jelentős részben a záródó lombkoronának köszönhető. Sikerült mérésekkel igazolni, hogy jelentős különbség van az erdőbelső aljnövényzeti szintjének hőmérséklete, és az erdőn kívüli környezet hőmérséklete között. Azt találtuk, hogy az időbeli változások a lombkoronában nagyon különbözőek az 56 európai régióban. A maximum hőmérsékletek az erdő aljnövényzetében szignifikánsan növekedtek az elmúlt évtizedekben hasonló átlagokkal, az átlag standard hiba rátái ($p < 0.001$). A mikroklimatikus változás jóval variábilisabb, mint a makroklimatikus. A makroklimatikus változás szignifikáns ($p < 0,001$) kapcsolatban állt a mikroklimatikus változással, azonban a mikroklimatikus melegedésben tapasztalható variancia 48%-a így még mindig megmagyarázhatatlan maradt. A dekádonkénti termofilizációs ráta $-1,03$ °C-tól $1,54$ °C-ig terjedt, $0,03 \pm 0,01$ °C-kal átlagosan (\pm standard hiba) dekádonként, ami szignifikánsan nagyobb volt, mint zéró ($p < 0,001$), demonstrálva a meleghez alkalmazkodott fajok növekvő dominanciáját. Feltűnő, hogy az erdei gyepszint-vegetáció termofilizációja csak a mikroklímával volt kapcsolatba hozható, a makroklímával nem. A termofilizáció ugyan pozitívan korrelált mind a mikro-, mind a makroklíma változásával, de a mikroklíma változása erősebb volt (9. a ábra).

Ha a mikro- és makroklíma hatását is bevesszük a modellbe, egyedül a mikroklimatikus hatás szignifikáns: $p < 0,001$ és $p = 0,124$.



9. ábra. Az erdei növényközösségek a mikroklimára és nem a makroklímára válaszolnak. a, A termofilizációs ráták növekednek a növekvő mikro- és makroklimatikus melegedéssel. b, Mikroklimatikus dinamikák mutatják, hogy a klimatikus késések az erdei növényközösségekben a lombkorona-dinamikák által mediált hőmérsékleti pufferoló hatástól függenek. (Zellweger et al. 2020)

A lombkorona-borítás csökkenésének következtében helyileg növekvő hőség komoly kihívásokat jelent az életközösségek számára, és hogy válaszoljanak rá, ennek ellenében magasabb termofilizációs arány alakul ki, növekvő mikroklimatikus melegedéssel (9. a ábra). Ezzel szemben, a csökkenő mikroklimatikus melegedési rátákat növekvő lombkorona-záródás követi, ami csökkenti a klimatikus kérés mértékét, és ez hatékonyan ellensúlyozza a makroklimatikus melegedési nyomást (10. b ábra).



10. ábra. A lombkorona hőmérsékleti pufferoló hatása az elsődleges felvételek (baseline survey) és megismételt felvételek (resurvey) között. Mivel a régi, elsődleges felvételek idejében még jóval sűrűbb volt a lombkorona, ezért kétszer olyan mértékben volt képes csökkenteni a mikroklímátikus hőmérsékletet az erdő alján a makroklímához képest, mint napjaink megismételt felvételei esetében. A b, c, és d ábrák a lombkorona, mikro- és makroklíma változásait mutatják az elsődleges és másodlagos felvételek között eltelt idő alatt. Az eltelt évtizedek alatt, a csökkenő lombkorona borítással párhuzamosan jelentősen nőtt a mikroklíma hőmérséklete is. (Zellweger et al. 2020)

4.2.2. Az elterjedési terület mérete és a kipusztulások közötti összefüggés

A vizsgálati eredmények szerint a kis elterjedési területtel rendelkező fajok tűntek el, ezzel szemben a nagy áréával rendelkezők még sok esetben növelték is elterjedési területüket.

Az egyes fajok terjedési képességének mértéke erőteljes jelzőszáma volt a kipusztulás valószínűségének. A felvételek átlagos 38 éves időintervallumában egy átlagos terjedőképességű fajnak 10% esélye volt a kihalásra, míg egy alacsony terjedőképességűnek már 60%.

Az elterjedési terület mérete negatív hatást gyakorolt a kihalás valószínűségére. A két felvételsoport (eredeti, megismételt) közötti növekvő kumulatív nitrogén-ülepedés is erősen növelte a kipusztulás valószínűségét egy adott területről.

Az elterjedési terület mérete és a nitrogén-ülepedés között negatív kapcsolat van. A legkisebb áréájú fajok kihalási valószínűsége 4-ről 27%-ra nőtt, ahogy a nitrogén-kiülepedés 45-ről 721 kg/ha-ra nőtt a két felvételsoport (átlagos) időpontjai között. A nagy elterjedési területtel rendelkező fajok kihalási kockázata ezzel szemben jóval alacsonyabb.

A magas nitrogén-kiülepedés gátolja a kis áréájú fajokat, azokat kiszorítják a nagy áréájú fajok. Tehát ezen keresztül, közvetve hat negatívan a nitrogén-ülepedés a ritka fajok előfordulására. A növekvő kumulatív nitrogén-ülepedés az alap és megismételt felvételek időpontja között növelte a kipusztulások valószínűségét. Ez a növekvő kipusztulási valószínűség aránytalan mértékben sújtotta a szűk elterjedésű fajokat, ami negatív kapcsolatot mutat a fajok elterjedési területének mérete és a nitrogén-ülepedés között.

5. DISZKUSSZIÓ ÉS KÖVETKEZTETÉSEK

5.1. A löszgyepek cserjésedése

A cserjésedés komoly veszélyt jelenthet a gyepek biodiverzitására, főleg a mezofil gyepek esetében a hegyvidéki régióban, ahogy Valkó et al. (2011) Közép-Európa vonatkozásában ezt kimutatta. A mi vizsgálatunkban is sikerült kimutatni a cserjésedés biodiverzitásra gyakorolt negatív hatását, de főleg a magas arányban cserjésedett gyepek esetében. Egyéb kutatások eredményei szerint viszont gyakran még emeli is a biodiverzitást a növekvő cserjésedés az élőhelyi heterogenitás növelése miatt (lásd pl. Kesting et al. 2015). E megfigyelések felhívják a figyelmet arra, hogy az őshonos fajokkal lezajló enyhe mértékű cserjésedést nem lehet degradációs folyamatként, leegyszerűsítve kezelni, hanem a folyamat kimenetele nagyban függ a fásszárú borítottság növekedésének intenzitásától, ha ez őshonos fajokkal történik. Viszont, ha tájidegen, sőt, özönfajok jelenlétéről van szó, akkor teljesen más a helyzet, mivel ezek kezdeti, kis mennyiségű megjelenését is jelentős veszélyforrásként kell kezelni. Azonban jelen munkában kizárólag az őshonos fásszárú fajok gyepeken való megjelenéséről értekeztem. E fajok pedig sokkal árnyaltabb megközelítést igényelnek. Egy erdőssztyepp-tájban, és ilyen élőhelyen, amilyen a vizsgált terület is a fásszárú fajok jelenléte teljesen természetes jelenség, ami még biodiverzitás növelő hatású is (lásd pl. Erdős et al. 2015, 2018a,b). A probléma akkor kezdődik, ha a gyepeken a fásszárúak felszínborítása már meghaladja az 50%-ot. Tehát az irtásuk megkezdése – eredményeink szerint – csak ilyen mértékű felszínborítottság esetén javasolható. Ugyanis maga az irtás is kockázattal járhat, hiszen e munkák során jelentősen nőhet a szabad földfelszín aránya, amely jelentős mértékben kedvez a gyomok, ruderalis, sőt, inváziós fajok megjelenésének.

5.2. Az erdők lombkoronájának mikroklímát és aljnövényzetet védő szerepe

A nemzetközi, erdőkben végzett vizsgálataink alapján a lombkorona-változási dinamikák kiváltják a mikroklimatikus változásokat, és ez jelentősen eltérhet a makroklimatikus változásoktól. A mikroklimatikus változásokban tapasztalható lokális változatosság ilyen módon növelheti a komplexitást a további (pl. aljnövényzeti) szintek regionális klímaváltozási sebességekre adott válaszában. Az erdőaljnövényzet melegedési ráták ennek ellenére lehet, hogy néha még túl is léphetik a regionális felszínre jellemző általános melegedési rátát az erdőtlenítések (pl. tarvágások) következtében (De Frenne et al. 2019; Lejeune et al. 2018). Ezzel szemben, az erdő újra növést, illetve az erdősítések követő csökkenő lokális melegedési ráták a maximum-hőmérsékletek csökkenéséhez vezethetnek (10. c ábra). Ez egy fontos utalás arra, hogy így módon előre tudjuk jelezni a biodiverzitási válaszokat a klímaváltozásra, valamint a tájhasználat megváltozására vonatkozólag. A hőingások előrejelzett növekedésével, és a fajok hőséggel szembeni érzékenységét figyelembe véve, sok faj valószínűleg nagyon meg fogja szenvedni a lombkorona-borítás csökkenéséből következő megnövekedett faanyag termelést. Ennek hatása igen komoly, nemcsak azért, mert az erdő az egyik legfontosabb fenntartója a szárazföldi biodiverzitásnak, hanem azért is, mert számos ökoszisztéma-szolgáltatást is nyújt az emberiség számára. Az erdőkezelőknek és a politikusoknak ezért meg kellene fontolniuk, hogy a fakivágások hatása a helyi mikroklímán keresztül az erdei biodiverzitásra és ökoszisztéma-szolgáltatásokat nyújtó funkcióira is negatív hatást tud gyakorolni egy egyre inkább melegedő világban.

Eredményeink megerősítik azt a hipotézist, hogy a termofilizáció jelensége az erdei növényközösségekben elsődlegesen a mikroklimatikus változások által irányított (Fadrique et al. 2018; Bertrand et al. 2011). Ez

a megállapítás tapasztalati bizonyítékot nyújt arra, hogy végeredményben a mikroklimatikus változások a közvetlen kiváltói az élővilág klímaváltozásra adott válaszainak. Ezt a jelenséget gyakran nem veszik figyelembe, amikor a makroklimatikus adatokat használják az éghajlatváltozásra adott biotikus válaszok vizsgálatához (Potter et al. 2013; Bramer et al. 2018). A mikroklíma térbeli és időbeli variabilitásának kvantifikálására szolgáló eszközök és módszerek elérhetőségének növekedése nagyon ígéretes távlatokat nyit az éghajlatváltozás biodiverzitásra gyakorolt hatásának vizsgálatában.

A fentiek ellenére nagy változatosságot találtunk a termofilizációs rátákban, amelyek nem egyedül a mikroklimatikus változás számlájára írhatóak. Pl. a növényfajok elterjedését limitálhatják biotikus interakciók is. Ezen kívül a talajnedvesség, kémhatás és tápanyagtartalom változásai is kiválthatják az életközösségek válaszait a klímaváltozásra, és növelhetik a termofilizációs rátát is. Ezen kívül az egyéb mikroklimatikus hőmérsékleti paraméterek dinamikái, úgymint az átlagos és minimumhőmérséklet változásai (mi főként a maximum-változást vizsgáltuk), melyek itt nem voltak céljai a vizsgálatnak, további tanulmányozást, és részletes elemzést igényelnének.

A lokális hőmérséklet-növekedés a lombkorona-szint borításának csökkenésével egyetemben drasztikusan meg tudja változtatni a hőmérsékleti viszonyokat az erdő alján, így az aljnövényzet összetételére is radikális hatással van.

Az eredmények alapján, amit az egyes fajok ismert hőmérsékleti toleranciája alapján számoltunk, már több faj kívül került ezen a tartományon. Ezért azok a fajok tudnak hosszabb távon megmaradni, amelyek magasabb hőmérsékleti optimummal rendelkeznek. Ez a termofilizáció jelensége. A termofilizációs rátában nagy változékonyságot találtunk. Ennek oka lehet, hogy a mikroklímán kívül több egyéb tényező is befolyásolja e jelenséget.

5.3. A különböző elterjedésű aljnövényzeti fajok és a nitrogén-ülepedés

Eredményeink szerint (Staude et al. 2020) a légköri nitrogén kiülepedés hatására a vizsgált európai erdőkben visszaszorultak a kis elterjedésű, nitrogénre érzékeny fajok, és átadták helyüket a széles elterjedésű, nitrogéntűrő vagy egyenesen nitrogénkedvelő, sokszor adventív vagy inváziós fajoknak. Noha kialakult egy egyensúly, ami fenntartotta az egyes helyi szinten meglévő összefajsámokat, a béta-diverzitás értéke csökkenő trendet mutat, mivel a gyengébb kolonizációs képességű kis elterjedésű fajokat kiszorítják a nagy elterjedésűek. Ez a biotikus homogenizáció párhuzamos azzal az abiotikus homogenizációval, amit pl. a légköri nitrogén-kiülepedés okoz Európa-szerte.

A széles elterjedési területtel rendelkező fajok általában, logikusan a környezeti tényezők jóval szélesebb spektrumát tudják elviselni, ezért tágtűrésűek. Emiatt lehetséges, hogy a nitrogén-kiülepedés magasabb szintjét, a nagyobb nitrogén-koncentrációt is jobban tűrik. A kis elterjedési területtel rendelkező fajok visszaszorulása arra a jelenségre is visszavezethető, hogy a speciális élőhelyigényű fajokat (amelyek keskeny niche-sel rendelkeznek) kevésbé specializáltak váltják fel. Egyéb vizsgálatok is dokumentáltak hasonló átmeneteket, miszerint több nitrofil faj jelent meg gyepi és erdei ökoszisztémákban (Bobbink et al. 2010; Verheyen et al. 2012; Dirnböck et al. 2014; Bernhardt-Römermann et al. 2015). Tapasztalataik azt mutatják, hogy a kompetíció gyakran erősíti ezt a folyamatot. Tápanyagban gazdag élőhelyeken, főleg, ha növekszik a nitrogén-koncentráció, gyakran alulmaradnak a nitrofil fajokkal folytatott versenyben azok a fajok, amelyek nitrogénben szegény talajokhoz alkalmazkodtak (Grime 1977; Hautier et al. 2009). A fajok elterjedési területe addig növekszik, amíg el nem éri az előfordulásuk legvégső pontját a nitrogén-grádiens mentén (Sonkoly et al. 2017). Ez egy válasz lehet a nitrofil fajok gyorsabb növekedésére (Bartelheimer és Poschlod

2016). A gyorsan növekvő fajoknak általában kisebb magjaik vannak (Grotkopp et al. 2002) és ez megengedi, hogy e fajok még gyorsabban is terjedjenek (Fenner és Thompson 2005). A nagyobb diszperziós képességű fajoknak pedig szélesebb elterjedési területe is van (der Veken et al. 2007). Tehát a nitrofil fajoknak sokszor lehet, hogy kisebb magjuk is van, s ez is segítheti talán a nagyobb, illetve gyorsabb terjedőképességüket. Ez pedig hozzájárulhat ahhoz, hogy kiszorítsák a kompetícióban a kis elterjedésű, nitrogén-kerülő fajokat.

6. ÖSSZEFOGLALÁS

Célul tűztük ki két eltérő élőhelytípusban; az erdőkben és a löszgyepekben a biológiai sokféleség változásainak vizsgálatát. A löszgyepek esetében tér-idő helyettesítéssel, eltérő szukcessziós stádiumú gyeppálmányokat kutattunk. Vizsgáltuk az őshonos fásszárúakkal történő cserjésedés hatására bekövetkező változásokat az össz fajszámban, és külön a szárazgyepi fajok számában, valamint diverzitásában különböző diverzitási mutatók segítségével (Shannon-diverzitás, faj-egyenletesség, Berger-Parker dominancia). Ehhez 5+1 csoportra osztottuk a gyepeket a cserjésedettség mértéke szerint. Ezen kívül megvizsgáltuk azt is, hogy van-e különbség az ősi és másodlagos gyepek cserjésedésre adott válaszában, a fenti diverzitási mutatókkal. Összesen 63 löszgyeppálmányt vizsgáltunk, ahol 400 m²-es cönológiai felvételeket végeztünk, Braun-Blanquet módszerével, százalékos borítási becsléssel. Összesen 110 cönológiai felvételt vettünk fel. A kutatást a Dunántúl keleti felében: a Mezőföldön és a Tolnai-hegyháton végeztük.

Fontos eredménye a kutatásnak, hogy a löszgyepek viszonylag jól tűrik az őshonos fásszárúak térhódítását. Viszont a magas fásszárú borítottságú kategóriákban (4, 5), 52%-nál nagyobb borításnál már határozottan csökkent az össz fajszám és a szárazgyepi karakterfajok száma.

Összesen 346 fajt találtam a vizsgált löszgyeppálmányokban végzett cönológiai felvételezés kvadrátjaiban, ebből 113 szárazgyepi faj. Az ordináció eredménye szerint 0-3 cserjeordinációs csoportban nagyon hasonló a fajösszetétel az egyes felvételekben, viszont a 4-es és 5-ös cserjésedettségi csoportokban a fajkompozíció már heterogénebb.

A teljes fajszámra és a szárazgyepi fajok számára egyaránt szignifikáns hatással volt a cserjésedés.

A szárazgyepi fajok száma folyamatos csökkenést mutat a növekvő cserjésedéssel összefüggésben, erőteljesen fokozódó csökkenéssel a 4-5 cserjésedettségi csoportnál.

A cserjésedés sem a választott diverzitási mutatókra, sem az egyenletességi értékekre nem volt hatással.

A teljes fajszámra és a szárazgyepi fajok számára is hatással volt a gyep-eredet, mindkét kategóriában a másodlagos gyepekben voltak alacsonyabbak a fajszámok.

A gyep-eredet szignifikáns hatással volt a Shannon-diverzitásra, a faj-egyenletességre és a Berger-Parker dominanciára. A másodlagos gyepекnél a Shannon-diverzitás és a faj-egyenletesség alacsonyabb volt, a Berger-Parker dominancia pedig magasabb, mint az ősi gyepек esetében.

Az erdők esetében több évtizeddel ezelőtti cönológiai felvételeket ismételtünk meg, tehát ez valós időbeli ismétlésnek számít. A nemzetközi vizsgálatokban arra kerestük a választ, hogy van-e kimutatható szerepe a lombkoronaszintnek az erdei aljnövényzet éghajlati szélsőségekkel, különösen a megnövekedett hőmérséklettel szembeni védelme szempontjából. Valamint van-e hatása a megnövekedett nitrogén-kiülepedésnek a különböző nagyságú elterjedési területtel rendelkező fajok erdőkben való előfordulására.

A nemzetközi, több európai országban végzett vizsgálataink eredménye szerint az általános, világszinten megfigyelhető makroklimatikus változásokat az erdők aljnövényzete gyakran késéssel követi. E késés pedig jelentős részben arra vezethető vissza, hogy az aljnövényzet sokkal inkább az erdő helyi mikroklímája által szabályozott, és nem a jóval nagyobb térléptékben érvényesülő makroklíma által. E mikroklimatikus szabályozás pedig jelentős részben a záródó lombkoronának köszönhető. Sikeresült mikroklimatikus mérésekkel igazolni, hogy a lombkorona védelmet biztosít az aljnövényzet fajai

számára a megemelkedett makroklimatikus hőmérséklet káros hatásaival szemben.

Azt találtuk, hogy az időbeli változások a lombkoronában nagyon különbözőek az 56 európai régióban. Hogy előrejelezzük, hogy az aljnövényzetben hogyan változott a mikroklíma minden kvadrát esetében, az alap és megismételt felvételek között, egy statisztikai modellt alkalmaztunk a lombkoronaszint hőmérsékleti pufferoló hatásának becslésére. A maximum hőmérsékletek az erdő aljnövényzetében szignifikánsan növekedtek az elmúlt évtizedekben ($p < 0,001$). A mikroklimatikus változás jóval variábilisabb, mint a makroklimatikus. A makroklimatikus változás szignifikáns ($p < 0,001$) kapcsolatban állt a mikroklimatikus változással, azonban a mikroklimatikus melegedés 48%-a így még mindig megmagyarázhatatlan maradt.

A termofilizációs arány -1,03-tól 1,54-ig terjedt, $0,03 \pm 0,01$ °C-kal átlagosan (\pm standard hiba) dekádonként, ami szignifikánsan nagyobb volt, mint zéró ($p < 0,001$), demonstrálva a növekvő dominanciáját a meleghez alkalmazkodott fajoknak. Feltűnő, hogy az erdei gypszint-vegetáció termofilizációja csak a mikroklímával volt kapcsolatba hozható, a makroklímával nem. A termofilizáció ugyan pozitívan korrelált mind a mikro-, mind a makroklíma változásával, de a mikroklíma változása erősebb volt. Ha a mikro- és makroklíma hatását is bevesszük a modellbe, egyedül a mikroklimatikus hatás szignifikáns ($p < 0,001$ és $p = 0,124$).

A lombkorona-borítás csökkenésének következtében helyileg növekvő hőség komoly kihívásokat jelent az életközösségek számára, és hogy válaszoljanak rá, ennek ellenében magasabb termofilizációs arány alakul ki, növekvő mikroklimatikus melegedéssel. Ezzel szemben, a csökkenő mikroklimatikus melegedési rátákat növekvő lombkoronazáródás követi, ami csökkenti a klimatikus késés mértékét, és ez hatékonyan ellensúlyozza a makroklimatikus melegedési nyomást.

Az aljnövényzet kis földrajzi elterjedéssel rendelkező fajai eredményeink szerint nitrogén-kiülepedés hatására átadják a helyüket a nagyobb elterjedésű, generalista, szélesebb ökológiai toleranciájú gyakori fajoknak. Ez a kumulatív nitrogén-kiülepedésre adott válasz lehet, amelynek hatására jobban terjednek, kolonizálnak a nagyobb elterjedési területtel rendelkező fajok (köztük számos adventív), amelyek gyakran jól tűrik a magasabb nitrogén-ellátottságot. Annak ellenére, hogy a szűk elterjedésű fajok átadták a helyüket a széles elterjedésűeknek, a legtöbb európai vizsgált helyszínen az össz fajszám nem csökkent.

7. SUMMARY

We aimed to investigate the biodiversity changes in two different habitat-types: loess-grasslands and forests. In loess-grasslands we investigated different successional stages of grasslands with space-for-time substitutions. We studied the effect of native woody encroachment on grassland plant biodiversity in loess steppe fragments by analysing the vegetation composition of grasslands subjected to increasing levels of encroachment. We studied both remnant and recovered grasslands with the following research hypotheses: 1.: the increase of woody encroachment decreases total diversity, and the species richness of dry-grassland species; 2.: both grassland origin and woody cover affect grassland biodiversity in the studied grasslands. The grasslands are situated in the eastern part of Transdanubia in the Mezőföld and Tolnai Hegyhát, Hungary. Altogether 63 loess grassland fragments were selected for the study. The percentage cover of trees, shrubs and herbaceous vegetation were recorded in 400-m²-sized plots (n=110). The effects of woody encroachment and grassland origin on diversity, total species richness of the herb layer, and richness of dry-grassland species were analysed.

We found that woody encroachment affected the total richness of the herb layer and the species richness of dry-grassland species. For most of the listed variables we found the lowest values at the highest woody encroachment groups. Grassland origin affected the species richness of the herb layer and that of dry-grassland species, lower values were detected in recovered grasslands. In recovered grasslands, Shannon diversity and species evenness were lower, while Berger-Parker dominance was higher than in remnant grasslands. Both species composition and richness displayed a relatively high resistance to moderate woody encroachment; the highest decrease in diversity was detected at high level of woody encroachment (> 52% of woody cover).

Altogether 346 species, including 113 dry-grassland species were found in the herb layer of the studied grassland plots. In the ordination we found that the species composition of the plots in woody encroachment groups 0 to 3 were very similar, but in groups 4 and 5 the species composition became more heterogeneous.

Total species richness and the species richness of dry-grassland species were significantly affected by woody encroachment.

The richness of dry-grassland species showed a continuous decrease along increasing woody encroachment, with a sharp decline at the encroachment groups 4 and 5.

The total species richness and the richness of dry-grassland species were affected by grassland origin; lower values for both were found in the recovered grasslands.

None of the selected diversity and evenness values were affected by woody encroachment.

Grassland origin significantly affected Shannon diversity, species evenness and Berger-Parker dominance. In recovered grasslands, Shannon diversity and species evenness were lower, and the Berger-Parker dominance was higher than in remnant grasslands.

In the forests, our study aimed to demonstrate changes of herb layer of near-natural forests in the last 5-6 decades. The old recordings we selected were made between 1953 and 1969. Repeated coenological records (resurveys) were made between 2014 and 2020, and the weather for this 7-year period was also different (3 years were wetter, 4 were drier than the average). Furthermore we used 68 vegetation resurvey studies of European temperate forests (cc. 3000 plots).

We could confirm that canopy cover be able to save understorey vegetation against extreme effects of macroclimatic changes, especially extreme warming.

Herb layer species with small geographic ranges are being replaced by more widely distributed species able to thrive across a broad set of ecological conditions. These replacements respond to cumulative nitrogen (N) deposition which acts to accelerate colonization by broadly distributed, nitrogen-demanding species including several alien species. Despite no net change in species richness at most resurvey sites, narrow-ranged species are commonly lost. Nitrogen-deposition is thus one mechanism driving changes in biodiversity at various spatial scales in European forests.

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Hálás köszönetemet fejezem ki témavezetőmnek, dr. Török Péternek, valamint dr. Tóthmérész Bélának, a doktori iskola vezetőjének a sok segítségért, amelyet munkám során nyújtottak. Köszönettel tartozom korábbi főnökömnek, dr. Berki Imrének is, aki az erdőkre vonatkozó kutatásaink ötletgazdája és e kutatási téma vezetője is volt egyben. Hálás köszönetemet fejezem ki dr. Sonkoly Juditnak és dr. Erdős Lászlónak a dolgozat részletes átnézéséért és építő kritikai észrevételeikért. Köszönet illeti barátomat, Csathó András Istvánt, akitől először hallottam a löszgyepekről, és több érdekes kérdésre is felhívta a figyelmemet e témával kapcsolatban. A Mezőföldi löszgyepekre és a cserjésedés problémájára is dr. Horváth András hívta fel a figyelmemet, akinek ezúton mondok köszönetet. Köszönettel tartozom dr. Csiky Jánosnak, akinek segítségével először dolgozhattam ki részletesebben a cserjésedés kutatási témáját. Itt kell megemlítem dr. Virágh Klárát és dr. Bartha Sándort is, akik a kutatás kezdetén szintén sok hasznos tanácsot adtak a vegetációdinamikai kérdések vonatkozásában. Tóth István Zsoltnak is nagy hálával tartozom, hogy sokszor segítségemre volt a mintaterületek felkeresésében. Köszönettel tartozom dr. Csiszár Ágnesnek, korábbi témavezetőmnek, és dr. Bartha Dénesnek, akik a Soproni Egyetemen lehetővé tették doktori kutatásaim elkezdését. Nagyon hálás vagyok szüleimnek, akik a kezdetektől a mai napig lelkesen és kitartóan támogatnak céljaim elérése érdekében. Nagyon hálás vagyok dr. Papp Dalmának a sok technikai segítségért, amelyekkel szinte bármikor a rendelkezésemre állt.

Munkám intézményi háttérét a Debreceni Egyetem Ökológiai Tanszéke, az MTA-DE Lendület Funkcionális és Restaurációs Ökológiai Kutatócsoport, a Soproni Egyetem Növénytan és Természetvédelmi Intézete, valamint Környezet- és Földtudományi Intézete biztosította.

IRODALOMJEGYZÉK

- Alexander J.M., Chalmandrier L., Lenoir J., Burgess T.I., Essl F., Haider S., Kueffer C., McDougall K., Milbau A., Nuñez M.A., Pauchard A., Rabitsch W., Rew L.J., Sanders N.J., Pellissier L. (2018): Lags in the response of mountain plant communities to climate change. *Global Change Biology* 24, 563–579.
- Archer S., Schimel D.S., Holland E.A. (1995): Mechanisms of shrubland expansion: land use, climate or CO₂? *Climatic Change* 29, 91–99.
- Bartelheimer M., Poschlod P. (2016): Functional characterizations of Ellenberg indicator values – a review on ecophysiological determinants. *Functional Ecology* 30, 506–516.
- Bartha D. (2005): A magyarországi erdők természetességének vizsgálata. MTA Doktori Értekezés, Sopron
- Bartha D., Bölöni J., Ódor P., Standovár T., Szmorad F., Tímár G. (2003): A magyarországi erdők természetességének vizsgálata. *Erdészeti Lapok* 138, 73–75.
- Bartha S. (1993): Gyomnövényközösségek szünmorfogenezise külszíni szénbánya meddőhányóin. Kandidátusi értekezés, MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete, Vácrátót
- Bartha S., Meiners S.J., Pickett S.T.A., Cadenasso M., Marrs R.H. (2003): Plant immigration windows in a mesic old field succession. *Applied Vegetation Science* 6, 205–212.
- Bartha S., Szentes Sz., Horváth A., Házi J., Zimmermann Z., Molnár Cs., Dancza I., Margóczy K., Pál R.W., Purger D., Schmidt D., Óvári M., Komoly C., Sutyinszki Zs., Szabó G., Csathó A.I., Juhász M., Penksza K., Molnár Zs. (2014): Impact of mid-successional dominant species on the diversity and progress of succession in regenerating temperate grasslands. *Applied Vegetation Science* 17, 201–213.

- Bartholy J., Pongrácz R., Gelybó Gy. (2007): Regional climate change expected in Hungary for 2071-2100. *Applied Ecology and Environmental Research* 5, 1–17.
- Beck J., Takano H., Ballesteros-Mejia L., Kitching I.J., McCain C.M. (2018): Field sampling is biased against small-ranged species of high conservation value: a case study on the sphingid moths of East Africa. *Biodiversity and Conservation* 27, 3533–3544.
- Bernhardt-Römermann M., Baeten L., Craven D., De Frenne P., Hédli R., Lenoir J. (2015): Drivers of temporal changes in temperate forest plant diversity vary across spatial scales. *Global Change Biology* 21, 3726–3737.
- Bertrand R., Lenoir J., Piedallu C., Riofrío-Dillon G., de Ruffray P., Vidal C., Pierrat J.-C., Gégout J.-C. (2011): Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature* 479, 517–520.
- Bertrand R., Riofrío-Dillon G., Lenoir J., Drapier J., de Ruffray P., Gégout J.-C., Loreau M. (2016): Ecological constraints increase the climatic debt in forests. *Nature Communications* 7, 12643. doi: 10.1038/ncomms12643
- Bobbink R., Hicks K., Galloway J., Spranger T., Alkemade R., Ashmore M. (2010): Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecological Applications* 20, 30–59.
- Borhidi A. (1961): Klimadiagramme und klimazonale Karte Ungarns. *Annales Universitatis Budapest, Sectio Biologica* 4, 21–50.
- Borhidi A. (1984): *A Zselic erdei*. Dunántúli Dolgozatok (A) Természettudományi Sorozat 4, Pécs
- Boros Á. (1953): A Mezőföld növényföldrajzi vázlata. *Földrajzi Értesítő* 2, 234–250.
- Boros Á. (1958): A magyar puszta növényzetének származása. *Földrajzi Értesítő* 7, 33–52.

- Boros Á. (1959): A Mezőföld növényföldrajza. In: Ádám L., Marosi S., Szilárd J. (szerk.): *A Mezőföld természeti földrajza*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 362–383.
- Braun-Blanquet J. (1932): *Plant Sociology*. McGraw-Hill Book Company, New York
- Bramer I., Anderson B.J., Bennie J., Bladon A.J., De Frenne P., Hemming D., Hill R.A., Kearney M.R., Körner C., Korstjens A.H., Lenoir J., Maclean I.M.D., Marsh C.D., Morecroft M.D., Ohlemüller R., Slater H.D., Suggitt A.J., Zellweger F., Gillingham P.K. (2018): Advances in Monitoring and Modelling Climate at Ecologically Relevant Scales. *Advances in Ecological Research* 58, 101–161.
- Briggs J.M., Knapp A.K., Blair J.M., Heisler J.L., Hoch G.A., Lett M.S., McCarron J.K. (2005): An ecosystem in transition: causes and consequences of the conversion of mesic grassland to shrubland. *Bioscience* 55, 243–254.
- Cabral A., Miguel J., Rescia A., Schmitz M., Pineda F. (2003): Shrub encroachment in Argentinean savannas. *Journal of Vegetation Science* 14, 145–152.
- Chen I.-C., Hill J.K., Ohlemüller R., Roy D.B., Thomas C.D. (2011): Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science* 333, 1024–1026.
- Crowley T.J. (2000): Causes of climate change over the past 1000 years. *Science* 289, 270–277.
- Csecserits A., Czúcz B., Halassy M., Kröel-Dulay Gy., Rédei T., Szabó R., Szitár K., Török K. (2011): Regeneration of sandy old-fields in the forest-steppe region in Hungary. *Plant Biosystems* 145(3), 715–729.
- Czúcz B., Kröel-Dulay Gy., Rédei T., Botta-Dukát Z., Molnár Zs. (2007): Éghajlatváltozás és biológiai sokféleség – elemzések az adaptációs stratégia tudományos megalapozásához. Kutatási jelentés, kézirat. MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete, Vácrátót

- Deák B., Tóthmérész B., Valkó O., Sudnik-Wójcikowska B., Moysiyenko I.I., Bragina T.M., Apostolova I., Dembicz I., Bykov N.I., Török P. (2016): Cultural monuments and nature conservation: a review of the role of kurgans in the conservation and restoration of steppe vegetation. *Biodiversity and Conservation* 25, 2473–2490.
- De Frenne P., Rodríguez-Sánchez F., Coomes D.A., Baeten L., Verstraeten G., Vellend M., Bernhardt-Römermann M., Brown C.D., Brunet J., Cornelius J., Decocq G.M., Dierschke H., Eriksson O., Gilliam F.S., Hédli R., Heinken T., Hermy M., Hommel P., Jenkins M.A., Kelly D.L., Kirby K.J., Mitchell F.J.G., Naaf T., Newman M., Peterken G., Petřík P., Schultz J., Sonnier G., Van Calster H., Waller D.M., Walther G.-R., White P.S., Woods K.D., Wulf M., Graae B.J., Verheyen K. (2013): Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110, 18561–18565.
- De Frenne P., Zellweger F., Rodríguez-Sánchez F., Scheffers B.R., Hylander K., Luoto M., Vellend M., Verheyen K., Lenoir J. (2019): Global buffering of temperatures under forest canopies. *Nature Ecology & Evolution* 3, 744–749.
- Dengler J., Janišová M., Török P., Wellstein C. (2014): Biodiversity of Palaearctic grasslands: a synthesis. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 182, 1–14.
- Devictor V., van Swaay C., Brereton T., Brotons L., Chamberlain D., Heliölä J., Herrando S., Julliard R., Kuussaari M., Lindström Å., Reif J., Roy D.B., Schweiger O., Settele J., Stefanescu C., Van Strien A., Van Turnhout C., Vermouzek Z., WallisDeVries M., Wynhoff I., Jiguet F. (2012): Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nature Climate Change* 2, 121–124.
- Dierschke H. (1994): *Pflanzensoziologie – Grundlagen und Methoden*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart
- Dirnböck T., Grandin U., Bernhardt-Römermann M., Beudert B., Canullo R., Forsius M., Grabner M.-T., Holmberg M., Kleemola S., Lundin

- L., Mirtl M., Neumann M., Pompei E., Salemaa M., Starlinger F., Staszewski T., Uziębło A.K. (2014): Forest floor vegetation response to nitrogen deposition in Europe. *Global Change Biology* 20, 429–440.
- D'Odorico P., Okin G.S., Bestelmeyer B.T. (2012): A synthetic review of feedbacks and drivers of shrub encroachment in arid grasslands. *Ecohydrology* 5, 520–530.
- Dullinger S., Dirnböck T., Grabherr G. (2003): Patterns of shrub invasion into high mountain grasslands of the northern calcareous Alps, Austria. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 35, 434–441.
- Elias D., Hölzel N., Tischew S. (2018): Goat paddock grazing improves the conservation status of shrub-encroached dry grasslands. *Tuexenia* 38, 215–233.
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulißen D. (1992): *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa* – 2nd edition. *Scripta Geobotanica* 18, Göttingen
- Erdős L., Ambarli D., Anenkhonov O.A., Bátori Z., Cserhalmi D., Kiss M., Kröel-Dulay Gy., Liu H., Magnes M., Molnár Zs., Naqinezhad A., Semenishchenkov Y.A., Tölgyesi Cs., Török P. (2018a): The edge of two worlds: A new review and synthesis on Eurasian forest-steppes. *Applied Vegetation Science* 21, 345–362.
- Erdős L., Kröel-Dulay Gy., Bátori Z., Kovács B., Németh Cs., Kiss P.J., Tölgyesi Cs. (2018b): Habitat heterogeneity as a key to high conservation value in forest-grassland mosaics. *Biological Conservation* 226, 72–80.
- Erdős L., Tölgyesi Cs., Körmöczi L., Bátori Z. (2015): The importance of forest patches in supporting steppe-species: a case study from the Carpathian Basin. *Polish Journal of Ecology* 63, 213–222.
- Fadrique B., Báez S., Duque Á., Malizia A., Blundo C., Carilla J., Osinaga-Acosta O., Malizia L., Silman M., Farfán-Ríos W., Malhi Y., Young K.R., Cuesta C.F., Homeier J., Peralvo M., Pinto E., Jadan O., Aguirre N., Aguirre Z., Feeley K.J. (2018): Widespread but

- heterogeneous responses of Andean forests to climate change. *Nature* 564, 207–212.
- FAO (2015): *Global Forest Resources Assessment 2015*. Food and Agricultural Organization of the United Nations, Rome
- Farkas S. (1990): *Kézikönyv a Tolna megyében észlelt védett növényfajok felismeréséhez*. Babits Füzetek 4, Szekszárd
- Farkas S. (1994): Bölske község határának természetes növénytakarója, florisztikai értékei. *Bölskei tanulmányok* 1, 37–54.
- Fekete G. (1965): *Die Waldvegetation im Gödöllőer Hügelland*. Akadémiai Kiadó, Budapest
- Fekete G., Király G., Molnár Zs. (2017): A Pannon vegetációrégió lehatárolása. *Botanikai Közlemények* 104(1), 85–108.
- Fekete G., Molnár Zs., Horváth F. (1997): *A magyarországi élőhelyek leírása, határozója és a Nemzeti Élőhely-osztályozási Rendszer*. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest
- Fekete G., Virágh K. (1982): Vegetációdinamikai kutatások és a gyepek degradációja. *MTA Biológiai Tudományok Osztálya Közleményei* 25, 415–420.
- Fenner M., Thompson K. (2005): *The ecology of seeds*. Cambridge University Press, Cambridge
- Fischer M., Wipf S. (2002): Effect of low-intensity grazing on the species-rich vegetation of traditionally mown subalpine meadows. *Biological Conservation* 104, 1–11.
- Gaston, K.J. (2003): *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press, Oxford
- Gaston K.J., Blackburn T.M., Greenwood J.J.D., Gregory R.D., Quinn R.M., Lawton J.H. (2000): Abundance – occupancy relationships. *Journal of Applied Ecology* 37, 39–59.
- Gaston K.J., Fuller R.A. (2009): The sizes of species' geographic ranges.

Journal of Applied Ecology 46, 1–9.

Geiger R., Aron R.H., Todhunter P. (2003): *The climate near the ground*. Rowman and Littlefield, Oxford

Grime J.P. (1977): Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111, 1169–1194.

Grotkopp E., Rejmánek M., Rost T.L. (2002): Toward a causal explanation of plant invasiveness: seedling growth and life-history strategies of 29 pine (*Pinus*) species. *The American Naturalist* 159, 396–419.

Hanski I. (1982): Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos* 38, 210–221.

Hardt R.A., Forman R.T.T. (1989): Boundary Form Effects on Woody Colonization of Reclaimed Surface Mines. *Ecology* 70, 1252–1260.

Hautier Y., Niklaus P.A., Hector A. (2009): Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science* 324, 636–638.

Horánszky A. (1964): *Die Wälder des Szentendre-Visegráder Gebirges*. Akadémiai Kiadó, Budapest

Horvát A.O. (1942): *A Mecsekhegység és déli síkjának növényzete*. Ciszterci rend, Pécs

Horváth A. (2000): A mezőföldi löszvegetáció términtázati szerveződése. PhD Értekezés, Szeged

Illyés E., Bölöni J. (szerk.) (2007): *Lejtősztyepek, löszgyepek és erdőssztyepprétek Magyarországon*. Budapest

IPCC (2007): *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation, and Vulnerability*. Cambridge University Press, Cambridge

IPCC (2014): *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability*. Cambridge University Press, Cambridge

Isaac N.J.B., Pocock M.J.O. (2015): Bias and information in biological records. *Biological Journal of the Linnean Society* 115, 522–531.

- Jucker T., Hardwick S.R., Both S., Elias D.M.O., Ewers R.M., Milodowski D.T., Swinfield T., Coomes D.A. (2018): Canopy structure and topography jointly constrain the microclimate of human-modified tropical landscapes. *Global Change Biology* 24, 5243–5258.
- Kereszty Z. (1977): Florisztikai és cönológiai adatok az Észak-Mezőföldről. *Botanikai Közlemények* 64, 203–210.
- Kerner A. (1887): *Allgemeine Naturkunde. Pflanzenleben.* Bibliographisches Institut, Leipzig
- Kesting S., Petersen U., Isselstein J. (2015): Humped-back shaped response of plant species richness to increasing shrub encroachment in calcareous grasslands. *Community Ecology* 16, 189–195.
- Kesting S., Wrage N., Isselstein J. (2009): Herbage mass and nutritive value of herbage of extensively managed temperate grasslands along a gradient of shrub encroachment. *Grass and Forage Science* 64, 246–254.
- Kevey B. (2008): *Magyarország erdőtársulásai.* Tilia 14, Sopron
- Kiehl K., Kirmer A., Donath T.W., Rasran L., Hölzel N. (2010): Species introduction in restoration projects – Evaluation of different techniques for the establishment of semi-natural grasslands in Central and Northwestern Europe. *Basic and Applied Ecology* 11, 285–299.
- Király G. (szerk.) (2009): Új magyar fűvészkönyv I. Magyarország hajtásos növényei, Határozókulcsok. Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság, Jósvafő
- Knapp A.K., Briggs J.M., Collins S.L., Archer S.R., Bret-Harte M.S., Ewers B.E., Peters D.P., Young D.R., Shaver G.R., Pendall E., Cleary M.B. (2008): Shrub encroachment in North American grasslands: shifts in growth form dominance rapidly alters control of ecosystem carbon inputs. *Global Change Biology* 14, 615–623.
- Kolozs L. (szerk.) (2009): Erdővédelmi Mérő- és Megfigyelő Rendszer (EMMRE) 1988-2008. MGSZH Erdészeti Igazgatóság, Budapest

- Komac B., Kefi S., Nuche P., Escós J., Alados C.L. (2013): Modelling shrub encroachment in subalpine grasslands under different environmental and management scenarios. *Journal of Environmental Management* 121, 160–169.
- Köchy M., Wilson S.D. (2001): Nitrogen deposition and forest expansion in the northern Great Plains. *Journal of Ecology* 89, 807–817.
- Lejeune Q., Davin E.L., Gudmundsson L., Winckler J., Seneviratne S.I. (2018): Historical deforestation locally increased the intensity of hot days in northern mid-latitudes. *Nature Climate Change* 8, 386–390.
- Lendvai G. (1993): Régi-új elem a magyar flórában: a borzas macskamenta (*Nepeta parviflora* M. Bieb.). *Botanikai Közlemények* 80, 99–102.
- Lenoir J., Svenning, J.-C. (2015): Climate-related range shifts – a global multidimensional synthesis and new research directions. *Ecography* 38, 15–28.
- Lepš J., Šmilauer P. (2003): *Multivariate Analysis of Ecological Data Using CANOCO*. Cambridge University Press, Cambridge
- Lett M.S., Knapp A.K. (2005): Woody Plant Encroachment and Removal in Mesic Grassland: Production and Composition Responses of Herbaceous Vegetation. *The American Midland Naturalist* 153, 217–231.
- Maestre F.T., Bowker M.A., Puche M.D., Hinojosa M.B., Martínez I., García-Palacios P., Castillo A.P., Soliveres S., Luzuriaga A.L., Sánchez A.M., Carreira J.A., Gallardo A., Escudero A. (2009): Shrub encroachment can reverse desertification in semi-arid Mediterranean grasslands. *Ecology Letters* 12, 930–941.
- Matus G. (1996): Pionír szekunder szukcessziók elemzése kelet-magyarországi homok- és lösztalajok gyomközösségein. Kandidátusi Értekezés tézisei, Debrecen

- Mátyás Cs. (2004): A természetes növénytakaró, az erdő klímaérzékenysége. *Természet Világa* 135(2), 70–73.
- McClanahan T.R. (1986): Quick population survey method using faecal droppings and a steady state assumption. *African Journal of Ecology* 24, 37–39.
- Meyer C., Weigelt P., Kreft H. (2016): Multidimensional biases, gaps and uncertainties in global plant occurrence information. *Ecology Letters* 19, 992–1006.
- Mezősi G. (2017): *The physical geography of Hungary* – 1st edition. Springer, Berlin
- Molnár Cs., Csathó A.I., Türke I.J. (2012): Újabb botanikai tanulmányút Etelközbe. Összehasonlító erdőssztyepp-tanulmányok III. *Botanikai Közlemények* 99(1–2), 17–45.
- Molnár Zs. (1998): Másodlagos löszpusztagyeppek fejlődése felhagyott szántókon II. A fajkészlet. *Crisicum* 1, 84–99.
- Molnár Zs., Kun A. (szerk.) (2000): *Alföldi erdőssztyepp-maradványok Magyarországon*. WWF-füzetek 15. WWF Magyarország, Budapest
- Moritz C., Agudo R. (2013): The future of species under climate change: resilience or decline? *Science* 341, 504–508.
- Mueller T., Olson K.A., Fuller T.K., Schaller G.B., Murray G.M., Leimgruber P. (2007): In search of forage: predicting dynamic habitats of Mongolian gazelles using satellite-based estimates of vegetation productivity. *Journal of Applied Ecology* 45, 649–658.
- Naito A.T., Cairns D.M. (2011): Patterns and processes of global shrub expansion. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment* 35, 423–442.
- Neuhäusl R., Neuhäuslová-Novotná Z. (1964): Vegetationsverhältnisse am Südrand des Schemnitzer Gebirges. *Biologické Práce SAV* 10, 1–77.

- Novák J., Prach K. (2003): Vegetation succession in basalt quarries: Pattern on a landscape scale. *Applied Vegetation Science* 6, 111–116.
- Otto R., Krüsi B.O., Burga C.A., Fernandez-Palacios J.M. (2006): Old-field succession along a precipitation gradient in the semi-arid coastal region of Tenerife. *Journal of Arid Environments* 65, 156–178.
- Papp M. (1987): A six year study of a secondary succession after deforestation in North Hungary. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 22, 405–413.
- Parabućski S. (1982): Some features of steppe vegetation in Voivodina (in Croatian with English summary). *Glasnik Republičkog zavoda za zaštitu prirode i Prirodnjačkog muzeja u Titogradu* 15, 147–162.
- Parabućski S., Butorac B. (1993): Steppe vegetation of NE Bačke (in Croatian with English summary). *Glasnik Instituta za botaniku i Botaničke bašte Universiteta u Beogradu* 24–25, 55–81.
- Parmesan C. (2006): Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematic* 37, 637–669.
- Parmesan C., Yohe G. (2003): A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37–42.
- Pecl G.T., Araújo M.B., Bell J.D., Blanchard J., Bonebrake T.C., Chen I.-C., Clark T.D., Colwell R.K., Danielsen F., Evengård B., Falconi L., Ferrier S., Frusher S., Garcia R.A., Griffis R.B., Hobday A.J., Janion-Scheepers C., Jarzyna M.A., Jennings S., Lenoir J., Linnetved H.I., Martin V.Y., McCormack P.C., McDonald J., Mitchell N.J., Mustonen T., Pandolfi J.M., Pettorelli N., Popova E., Robinson S.A., Scheffers B.R., Shaw J.D., Sorte C.J.B., Strugnell J.M., Sunday J.M., Tuanmu M.-N., Vergés A., Villanueva C., Wernberg T., Wapstra E., Williams S.E. (2017): Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. *Science* 355. doi: 10.1126/science.aai9214

- Perring M.P., Bernhardt-Römermann M., Baeten L., Midolo G., Blondeel H., Depauw L., Landuyt D., Maes S.L., De Lombaerde E., Carón M.M., Vellend M., Brunet J., Chudomelová M., Decocq G., Diekmann M., Dirnböck T., Dörfler I., Durak T., De Frenne P., Gilliam F.S., Hédli R., Heinken T., Hommel P., Jaroszewicz B., Kirby K.J., Kopecký M., Lenoir J., Li D., Máliš F., Mitchell F.J.G., Naaf T., Newman M., Petřík P., Reczyńska K., Schmidt W., Standovár T., Świerkosz K., Van Calster H., Vild O., Wagner E.R., Wulf M., Verheyen K. (2018): Global environmental change effects on plant community composition trajectories depend upon management legacies. *Global Change Biology* 24, 1722–1740.
- Peterson R.A. (2018): bestNormalize: Normalizing Transformation Functions, R package version 1.2.0.
- Pieczka I., Bartholy J., Pongrácz R., Hunyady A. (2010): Climate Change Scenarios for Hungary Based on Numerical Simulations with a Dynamical Climate Model. In: Lirkov I., Margenov S., Wasniewski J. (eds.): LSSC 2009, LNCS 5910, 613–620.
- Pócs T., Domokosné-Nagy É., Pócsné-Gelencsér I., Vida G. (1958): *Vegetationsstudien im Őrség*. Akadémia Kiadó, Budapest
- Poschold P., Karlík P., Baumann A., Wiedmann B. (2008): The history of dry calcareous grasslands near Kallmünz (Bavaria) reconstructed by the application of palaeoecological, historical and recent-ecological methods. In: Szabó P., Hédli R. (eds.): *Human Nature: Studies in Historical Ecology and Environmental History*. Institute of Botany of the Czech Academy of Sciences, Průhonice, 130–143.
- Post E., Stenseth N.C. (1999): Climatic variability, plant phenology, and northern ungulates. *Ecology* 80, 1322–1339.
- Potter K.A., Woods H.A., Pincebourde S. (2013): Microclimatic challenges in global change biology. *Global Change Biology* 19, 2932–2939.
- Prach K., Lepš J., Rejmánek M. (2007): Old field succession in Central-Eastern Europe: local and regional patterns. In: Cramer V.A., Hobbs

- R.J. (eds.): *Old fields: dynamics and restoration of abandoned farmland*. Island Press, Washington D.C.
- Prach K., Řehounková K. (2006): Vegetation succession over broad geographical scales: Which factors determine the pattern? *Preslia* 78(4), 469–480.
- Rackham O. (2008): Ancient woodlands: modern threats. *New Phytologist* 180, 571–586.
- Ratajczak Z., Nippert J.B., Collins S.L. (2012): Woody encroachment decreases diversity across North American grasslands and savannas. *Ecology* 93, 697–703.
- Roberts D.R., Bahn V., Ciuti S., Boyce M.S., Elith J., Guillera-Arroita G., Hauenstein S., Lahoz-Monfort J.J., Schröder B., Thuiller W., Warton D.I., Wintle B.A., Hartig F., Dormann C.F. (2017): Cross-validation strategies for data with temporal, spatial, hierarchical, or phylogenetic structure. *Ecography* 40, 913–929.
- Román-Palacios C., Wiens J.J. (2020): Recent responses to climate change reveal the drivers of species extinction and survival. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 117(8), 4211–4217.
- Root T.L., Price J.T., Hall K.R., Schneider S.H., Rosenzweig C., Pounds J.A. (2003): Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421, 57–60.
- Scheffers B.R., De Meester L., Bridge T.C.L., Hoffmann A.A., Pandolfi J.M., Corlett R.T., Butchart S.H.M., Pearce-Kelly P., Kovacs K.M., Dudgeon D., Pacifici M., Rondinini C., Foden W.B., Martin T.G., Mora C., Bickford D., Watson J.E.M. (2016): The broad footprint of climate change from genes to biomes to people. *Science* 354. doi: 10.1126/science.aaf7671
- Scherrer D., Körner C. (2011): Topographically controlled thermal-habitat differentiation buffers alpine plant diversity against climate warming. *Journal of Biogeography* 38, 406–416.

- Sengl P., Magnes M., Erdős L., Berg C. (2017): A test of naturalness indicator values to evaluate success in grassland restoration. *Community Ecology* 18, 184–192.
- Sengl P., Magnes M., Wagner V., Erdős L., Berg C. (2016): Only large and highly-connected semi-dry grasslands achieve plant conservation targets in an agricultural matrix. *Tuexenia* 36, 167–190.
- Sindelar B.W., Plantenberg P.L. (1978): *Establishment, succession, and stability of vegetation on surface mined lands in eastern Montana*. Annual progress report, March 1, 1977 – February 29, 1978, Bozeman
- Sonkoly J., Deák B., Valkó O., Molnár V.A., Tóthmérész B., Török P. (2017): Do large-seeded herbs have a small range size? The seed mass–distribution range trade-off hypothesis. *Ecology and Evolution* 7, 11204–11212.
- Soó R. (1927): *Geobotanische monographie von Kolozsvár (Klausenburg)*. Studium Könyvkiadó, Budapest
- Soó R. (1933): Floren- und Vegetationskarte des historischen Ungarns. *A Debreceni Tisza István Tudományos Társaság Honismertető Bizottságának Kiadványai* 30, 1–35.
- Stadler J., Trefflich A., Brandl R., Klotz S. (2007): Spontaneous regeneration of dry grassland on set-aside fields. *Biodiversity and Conservation* 16, 621–630.
- Staude I.R., Waller D.M., Bernhardt-Römermann M., Bjorkman A.D., Brunet J., De Frenne P., Hédl R., Jandt U., Lenoir J., Máliš F., Verheyen K., Wulf M., Pereira H.M., Vangansbeke P., Ortmann-Ajkai A., Pielech R., Berki I., Chudomelová M., Decocq G., Dirnböck T., Durak T., Heinken T., Jaroszewicz B., Kopecký M., Macek M., Malicki M., Naaf T., Nagel T.A., Petřík P., Reczyńska K., Schei F.H., Schmidt W., Standovár T., Świerkosz K., Teleki B., Van Calster H., Vild O., Baeten L. (2020): Replacements of small-

- by large-ranged species scale up to diversity loss in Europe's temperate forest biome. *Nature Ecology & Evolution* 4, 802–808.
- Suggitt A.J., Wilson R.J., Isaac N.J.B., Beale C.M., Auffret A.G., August T., Bennie J.J., Crick H.Q.P., Duffield S., Fox R., Hopkins J.J., Macgregor N.A., Morecroft M.D., Walker K.J., Maclean I.M.D. (2018): Extinction risk from climate change is reduced by microclimatic buffering. *Nature Climate Change* 8, 713–717.
- Teleki B. (2009): A löszflóra jellemzése a Völgység keleti felében. *Botanikai Közlemények* 96(1–2), 83–94.
- Teleki B. (2012): Növényföldrajzi adatok a Völgység és a Tolnai-hegyhát keleti felére jellemző klímazonális vegetáció meghatározásához. *Tájökológiai Lapok* 10, 25–40.
- Teleki B., Sonkoly J., Erdős L., Tóthmérész B., Prommer M., Török P. (2020): High resistance of plant biodiversity to moderate native woody encroachment in loess steppe grassland fragments. *Applied Vegetation Science* 23, 175–184.
- Thuiller W., Lavorel S., Araújo M.B., Sykes M.T., Prentis I.C. (2005): Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102(23), 8245–8250.
- Timár G., Molnár G., Székely B., Biszak S., Varga J., Jankó A. (2006): *Digitized maps of the Habsburg Empire – The map sheets of the second military survey and their georeferenced version*. Arcanum, Budapest
- Török P., Dengler J. (2018): Palaeartic grasslands in transition: overarching patterns and future prospects. In: Squires V.R., Dengler J., Feng H., Hua L. (eds.): *Grasslands of the world: diversity, management and conservation*. CRC Press, Boca Raton
- Török P., Helm A. (2017): Ecological theory provides strong support for habitat restoration. *Biological Conservation* 206, 85–91.
- Török P., Penksza K., Tóth E., Kelemen A., Sonkoly J., Tóthmérész B. (2018): Vegetation type and grazing intensity jointly shape grazing

- effects on grassland biodiversity. *Ecology and Evolution* 20, 10326–10335.
- Török P., Vida E., Deák B., Lengyel S., Tóthmérész B. (2011): Grassland restoration on former croplands in Europe: an assessment of applicability of techniques and costs. *Biodiversity and Conservation* 20, 2311–2332.
- Török P., Wesche K., Ambarli D., Kamp J., Dengler J. (2016): Step(pe) up! Raising the profile of the Palaeartic natural grasslands. *Biodiversity & Conservation* 25, 2187–2195.
- Vajna L. (1989): A kocsánytalan tölgy pusztulásának kórok- és járványtani kérdései. *Erdészeti Lapok* 124, 169–175.
- Valkó O., Török P., Tóthmérész B., Matus G. (2011): Restoration potential in seed banks of acidic fen and dry-mesophilus meadows: can restoration be based on local seed banks? *Restoration Ecology* 19, 9–15.
- Van der Veken S., Bellemare J., Verheyen K., Hermy M. (2007): Life-history traits are correlated with geographical distribution patterns of western European forest herb species. *Journal of Biogeography* 34, 1723–1735.
- Verheyen K., Baeten L., De Frenne P., Bernhardt-Römermann M., Brunet J., Cornelis J., Decocq G., Dierschke H., Eriksson O., Hédli R., Heinken T., Hermy M., Hommel P., Kirby K., Naaf T., Peterken G., Petřík P., Pfadenhauer J., Van Calster H., Walther G.-R., Wulf M., Verstraeten G. (2012): Driving factors behind the eutrophication signal in understorey plant communities of deciduous temperate forests. *Journal of Ecology* 100, 352–365.
- Virág K. (1987): The effects of herbicides on vegetation dynamics. A five year study of temporal variation of species composition in permanent grassland plots. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 22, 385–405.
- Virág K., Bartha S. (2003): Species turnover as a function of vegetation pattern. *Tiscia* 34, 47–56.

- Vojtkó A., Farkas T. (1999): Löszpusztáktól a Bükk-fennsíkig. Sztyepprétek növényföldrajzi és cönológiai elkülönítése. *Kitaibelia* 4, 191–192.
- Walker L.R., del Moral R. (2003): *Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation*. Cambridge University Press, Cambridge
- WallisDeVries M.F., Poschlod P., Willems J.H. (2002): Challenges for the conservation of calcareous grasslands in northwestern Europe: integrating the requirements of flora and fauna. *Biological Conservation* 104, 265–273.
- Walther G.-R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T.J.C., Fromentin J.-M., Hoegh-Guldberg O., Bairlein F. (2002): Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389–395.
- Wesche K., Ambarli D., Kamp J., Török P., Treiber J., Dengler J. (2016): The Palaearctic steppe biome: a new synthesis. *Biodiversity & Conservation* 25, 2197–2231.
- Wiens J.A., Crawford C.S., Gosz J.R. (1985): Boundary dynamics: a conceptual framework for studying landscape ecosystems. *Oikos* 45, 421–427.
- Wright D.H. (1991): Correlations between incidence and abundance are expected by chance. *Journal of Biogeography* 18, 463–466.
- Zagyvai G. (2011): Felhagyott mezőgazdasági területek fásszárú szukcessziójának vizsgálata cserhádi mintaterületeken. Doktori értekezés, Sopron
- Zellweger F., De Frenne P., Lenoir J., Vangansbeke P., Verheyen K., Bernhardt-Römermann M., Baeten L., Hédli R., Berki I., Brunet J., Van Calster H., Chudomelová M., Decocq G., Dirnböck T., Durak T., Heinken T., Jaroszewicz B., Kopecký M., Máliš F., Macek M., Malicki M., Naaf T., Nagel T.A., Ortmann-Ajkai A., Petřík P., Pielech R., Reczyńska K., Schmidt W., Standovár T., Świerkosz K., Teleki B., Vild O., Wulf M., Coomes D. (2020): Forest

- microclimate dynamics drive plant responses to warming. *Science* 368, 772–775.
- Zólyomi B. (1957): Der Tatarenahorn-Eichen-Lösswald der zonalen Waldsteppe. *Acta Botanica Hungarica* 3, 401–424.
- Zólyomi B. (1958): Budapest környékének természetes növénytakarója. In: Pécsi M. (szerk.): *Budapest természeti képe*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 509–642.
- Zólyomi B. (1969): Földvárak, sáncok, határmezsgyék és a természetvédelem. *Természet Világa* 100, 550–553.
- Zólyomi B., Fekete G. (1994): The Pannonian loess steppe: differentiation in space and time. *Abstracta Botanica* 18, 29–41.
- Zólyomi B., Horváth A., Kevey B., Lendvai G. (2013): Steppe woodlands with Tatarian Maple (*Aceri tatarici-Quercetum pubescentis-roboris*) on the great Hungarian plain and its neighbourhood. An unfinished synthesis with supplementary notes. *Acta Botanica Hungarica* 55(1–2), 167–189.
- Zuur A., Ieno E., Walker N., Saveliev A., Smith G. (2009): *Mixed effects models and extensions in ecology*. Springer, New York

FÜGGELÉK

A szárazgyepi fajok (Festuco-Brometea) korrelációs mátrixa a cserjeborítottsággal és a lágyszárú szint teljes fajszámával. A legnagyobb adundanciájú 25 faj a fajok borításának csökkenő sorrendjében lett tesztelve. A 4. ábrán (lásd eredmények) szerepel e függelék fajneveinek rövidítése. Az egyes fajok korrelációi a cserjésedéssel és a teljes fajszámmal (az edényes növényfajok teljes száma a lágyszárú szintben) Spearman-fél rang-korrelációval lettek tesztelve (n.s.= nem szignifikáns, dőlt szám: marginálisan szignifikáns, félkövér szám: szignifikáns). A cserjésedés és a lágyszárú szint teljes fajszáma között nem volt szignifikáns korreláció (N=110, R=-0,13, $p=0,180$), viszont a cserjésedés negatív hatást gyakorolt a szárazgyepi fajok számára (N=110, R=-0,39, $p<0,001$). (Teleki et al. 2020)

Fajok	Rövidítés	Átlag- borítás	Felvételek, ahol a faj borítása >0%	Cserjésedés		Teljes fajszám	
				R	<i>p</i>	R	<i>p</i>
		%	(max. 110)				
<i>Festuca rupicola</i>	FESTRUPI	16,60	75	-0,18	0,055	0,21	0,030
<i>Bothriochloa ischaemum</i>	BOTRISCH	9,51	53	-0,27	0,004	0,26	0,005
<i>Brachypodium pinnatum</i>	BRACPINN	6,43	41	-0,20	0,035	0,21	0,031
<i>Chrysopogon gryllus</i>	CHRYGRYL	5,88	48	-0,26	0,007	0,13	n.s.
<i>Elymus hispidus</i>	ELYMHISP	4,83	34	-0,12	n.s.	0,12	n.s.
<i>Galium verum</i>	GALIVERU	3,41	83	-0,27	0,005	0,33	<0,001
<i>Agrimonia eupatoria</i>	AGRIEUPA	3,18	86	-0,15	0,108	0,31	<0,001
<i>Festuca pseudovina</i>	FESTPSEU	2,33	19	-0,10	n.s.	0,14	n.s.
<i>Agropyron cristatum</i>	AGROCRIS	1,83	43	0,01	n.s.	0,20	0,041
<i>Teucrium chamaedrys</i>	THEUCHAM	1,31	62	-0,31	0,001	0,15	n.s.

Fajok	Rövidítés	Átlag- borítás	Felvételek, ahol a faj borítása >0%	Cserjésedés		Teljes fajszám	
<i>Bromus erectus</i>	BROMEREC	1,23	30	-0,08	n.s.	0,02	n.s.
<i>Bromus inermis</i>	BROMINER	1,20	50	-0,24	0,013	0,13	n.s.
<i>Medicago falcata</i>	MEDIFALC	1,01	57	-0,20	0,041	0,29	0,002
<i>Chamaecytisus austriacus</i>	CHAMAUST	0,98	20	-0,08	n.s.	0,12	n.s.
<i>Inula germanica</i>	INULGERM	0,94	14	-0,02	n.s.	0,02	n.s.
<i>Euphorbia nicaeensis</i>	EUPHNICA	0,81	21	0,01	n.s.	0,06	n.s.
<i>Dorycnium germanicum</i>	DORYGERM	0,71	21	-0,05	n.s.	0,11	n.s.
<i>Centaurea scabiosa</i> subsp. <i>spinulosa</i>	CENTSPIN	0,69	31	-0,25	0,009	0,02	n.s.
<i>Thalictrum minus</i>	THALMINU	0,62	17	-0,01	n.s.	0,05	n.s.
<i>Fragaria viridis</i>	FRAGVIRI	0,60	48	-0,27	0,004	0,41	<0,001
<i>Salvia pratensis</i>	SALVPRAT	0,57	44	-0,29	0,002	0,15	n.s.
<i>Carex caryophyllea</i>	CARECARY	0,52	34	-0,26	0,007	-0,08	n.s.
<i>Thymus glabrescens</i>	THYMGLAB	0,46	32	-0,32	<0,001	0,12	n.s.
<i>Salvia nemorosa</i>	SALVNEMO	0,43	35	-0,16	0,098	0,19	0,048
<i>Scabiosa ochroleuca</i>	SCABOCHR	0,40	31	-0,11	n.s.	0,31	0,001