

**Spontán szukcesszió és növényi kölcsönhatások vizsgálata  
gyepek vegetációdinamikai folyamataiban**

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

ALBERT ÁGNES-JÚLIA

Témavezető  
Dr. Török Péter  
egyetemi docens

DEBRECENI EGYETEM  
Természettudományi Doktori Tanács  
Juhász Nagy Pál Doktori Iskola  
Debrecen, 2015



## A doktori értekezés betétlapja

Ezen értekezést a Debreceni Egyetem Természettudományi Doktori Tanács a **Juhász Nagy Pál Doktori Iskola Kvantitatív és Terresztris Ökológia** programja keretében készítettem a Debreceni Egyetem természettudományi doktori (PhD) fokozatának elnyerése céljából.  
Debrecen, 2015.

.....  
Albert Ágnes-Júlia

Tanúsítom, hogy **Albert Ágnes-Júlia** doktorjelölt 2011-2014 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. Az értekezés elfogadását javaslom.  
Debrecen, 2015.

.....  
Dr. Török Péter, témavezető



**A doktori értekezés betélapja**

**Spontán szukcesszió és növényi kölcsönhatások vizsgálata gyepek  
vegetációdinamikai folyamataiban**

**Spontaneous succession and plant interactions in the vegetation  
dynamics of grasslands**

Értekezés a doktori (Ph.D.) fokozat megszerzése érdekében  
a Környezettudomány tudományágban  
Írta: **Albert Ágnes-Júlia** okleveles ökológus

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

Témavezető:  
Dr. Török Péter .....

A doktori szigorlati bizottság:  
elnök: Dr. Vasas Gábor .....

tagok: Dr. Grigorszky István .....

Dr. Lukács Balázs András .....

A doktori szigorlat időpontja: 2015. február 27.

Az értekezés bírálói:  
.....  
.....

A bírálóbizottság:  
elnök: .....  
tagok: .....  
.....  
.....

Az értekezés védésének időpontja: 2015. ....



# Tartalomjegyzék

1. BEVEZETÉS	9
1.1. <i>A spontán szukcesszió szerepe gyepék helyreállításában</i>	9
1.2. <i>A szekunder szukcesszió általános menete és a növényi életformák</i>	13
1.2.1. Kezdeti szakasz: rövidéletű gyomok és természetes pionírok	13
1.2.2. Középszakasz: Évelő gyomok és tarackos fűvek	14
1.2.3. Késői szakasz: Évelő csomós fűvek és évelő kétszikű specialisták	16
1.3. <i>A szukcesszió sebessége és sikeressége</i>	16
1.3.1. Néhány európai tanulmány eredményeinek rövid áttekintése	18
1.3.2. Propagulum-limitáltság: térbeli terjedés és magbank	20
1.3.3. Facilitáció és kompetíció a spontán szukcesszió folyamatában	21
1.3.4. A növényi inváziók szerepe a spontán szukcesszió során	23
1.4. <i>Kérdések</i>	25
1.4.1. Spontán szukcesszió vizsgálata homoki parlagokon	25
1.4.2. Biotikus interakciók hatása a növények túlélésére és fejlődésére	25
1.4.3. A kompetíciós környezet hatása a parlagfű csírázására	25
2. ANYAG ÉS MÓDSZER	26
2.1. <i>Spontán szukcessziós vizsgálatok homoki parlagokon</i>	26
2.1.1. Vizsgálati területek	26
2.1.2. A céltársulások jellemzése	27
2.1.3. Mintavétel	29
2.1.4. Adatelemzés	30
2.2. <i>Biotikus interakciók hatása a növények túlélésére és fejlődésére</i>	32
2.2.1. Vizsgálati terület	32
2.2.2. Kísérleti berendezés, vizsgált fajok átültetése	32
2.2.3. Adatelemzés	33
2.3. <i>A kompetíciós környezet hatása a parlagfű csírázására</i>	34
2.3.1. A vizsgált faj	34
2.3.2. A kompetíciós környezet kialakítása	35
2.3.3. Adatelemzés	36
3. EREDMÉNYEK	37
3.1. <i>Spontán szukcessziós vizsgálatok homoki parlagokon</i>	37

3.1.1. A funkcionális csoportok dominanciaviszonyai	37
3.1.2. A célfajok megtelepedése	39
3.1.3. A referencia gyepek regenerálódása	41
3.1.4. A talajjellemzők funkcionális csoportokra gyakorolt hatása	43
3.2. <i>Biotikus interakciók hatása a növények túlélésére és fejlődésére</i>	45
3.2.1. Túlélés és virágzási siker	45
3.2.2. Földfelszín feletti biomassza és gyökér-hajtás arány	47
3.3. <i>A kompetíciós környezet hatása a parlagfű csírázására</i>	50
3.3.1. A kompetitív környezet hatása a parlagfű magjainak csírázási arányára	50
3.3.2. A parlagfű által alkalmazott csírázási stratégia változatos kompetíciós környezetben	53
4. DISZKUSSZIÓ	55
4.1. <i>Spontán szukcessziós vizsgálatok homoki parlagokon</i>	55
4.1.1. A funkcionális csoportok dominanciaviszonyai	55
4.1.2. A célfajok megtelepedése	57
4.1.3. A referencia gyepek regenerálódása	58
4.1.4. A talajjellemzők funkcionális csoportokra gyakorolt hatása	59
4.2. <i>Biotikus interakciók hatása a növények túlélésére és fejlődésére</i>	61
4.2.1. Túlélés és virágzási siker	61
4.2.2. Földfelszín feletti biomassza és gyökér-hajtás arány	63
4.3. <i>A kompetíciós környezet hatása a parlagfű csírázására</i>	63
4.3.1. A kompetitív környezet a parlagfű csírázására gyakorolt hatása	63
4.3.2. A parlagfű által alkalmazott csírázási stratégia változatos kompetíciós környezetben	65
KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	67
IRODALOMJEGYZÉK	68

# 1. Bevezetés

## 1.1. A spontán szukcesszió szerepe gyepek helyreállításában

A gyepek területe Európa-szerte csökken az intenzív mezőgazdasági művelésnek köszönhetően (Pullin és mtsai. 2009), a megmaradt gyepfragmentumok diverzitásának további elszegényedéséhez pedig a fokozott tápanyagbevitel, műtrágyázás, növényvédőszeres használata járul hozzá (Bakker és Berendse 1999; Öster és mtsai. 2009). Ezzel párhuzamosan számos szántóföld művelését hagyták fel a 90-es évektől kezdődően napjainkig. Az erre vonatkozó globális összefoglalást Ramankutty és Foley (1999) munkájában láthatjuk. Egy másik, közelmúltban készült elemzés szerint Közép- és Kelet-Európában a szántóföldi területek 10-20%-át hagyták fel (Hobbs és Cramer 2007). Magyarországon a szántóparlagok 351 000 hektár kiterjedésben vannak jelen egy közelmúltban megjelent tanulmány szerint (Seregélyes és mtsai. 2008). A parlagok megítélése természetvédelmi szempontból ellentmondásos. Egyrészt lehetővé tehetik természetközeli életközösségek kialakulását, és mentesíthetik a környező területeket az egykori szántóföldi művelés okozta környezeti terhelésektől (Csecserits és mtsai. 2007). Emellett a parlagok számos ritka gyomfaj (például farkasszem – *Lycopsis arvensis*, kalinca ínfű – *Ajuga chamaeypytis* vagy magas kígyószisz – *Echium italicum*) vagy gyomfajokhoz kötődő védett gerinctelen (például a bogáncsfajokon élő magyar virágbogár – *Protaetia ungarica*) számára nyújthatnak élőhelyet. Azonban a nem megfelelően kezelt parlagokon gyom- és inváziós fajok sűrű állományai telepedhetnek meg, amelyek propagulum-forrásként szolgálhatnak a nemkívánatos növények környező, természetes élőhelyeken bekövetkező terjedéséhez (Deák és Kapocsi 2010).

A fentiek alapján érthető, hogy kiemelt fontosságú lett az utóbbi évtizedekben a gyepek degradálódásának, biodiverzitásának, valamint vegetációdinamikájának kutatása (Walker és mtsai. 2004; Stadler és mtsai. 2007; Tschamtker és mtsai. 2011). A parlagok kiváló lehetőséget teremtenek a természetvédelmi szempontból indokolt aktív gyeprekonstrukciós beavatkozások kivitelezésére.

Az ökológiai gyeprekonstrukció megvalósulhat aktív, illetve passzív módon is. Az aktív gyepesítési módszerek közül elsősorban a technikai gyepesítési módszerek terjedtek el, melyek főképpen a különböző denzitású magkeverékekkel történő vetést, illetve a növényi anyag ráhordását jelentik. Ezeket a beavatkozásokat gyakran kiegészítik feltalaj-eltávolítással, valamint a tápanyag immobilizáció elősegítésével (Török és mtsai. 2011b). A technikai gyeprekonstrukció mellett ugyanakkor egyre kiemelkedőbb szerepet kap a spontán szukcessziós vizsgálatok eredményeinek beépítése a gyepek helyreállítási munkálataiba. A spontán

szukcesszió előtérbe kerülése elsősorban költséghatékonyságának és kis munkaigényének köszönhető (Prach és Hobbs 2008; Török és mtsai. 2011b). Közép- és Kelet-Európában pedig igencsak szűkösek a természetvédelmi beavatkozásokra költhető anyagi források. Érdemes tekintetbe venni a restauráció idején azt is, hogy milyen folyamatok mennek végbe spontán módon, illetve mikor szükséges aktívan is beavatkozni a hatékonyság növelése érdekében, például gyomirtó kaszálással, magvetéssel, vagy épp talajmunkával.

A spontán sukceszió eredményeképpen diverz, kísérőfajokban gazdag gyepek keletkezhetnek, amennyiben:

- (1) a helyreállítani kívánt terület kis kiterjedésű (Prach és Pyšek 2001; Lepš és mtsai. 2007);
- (2) a céltársulást alkotó természetes fajkészlet propagulumai a lokális magbankban megtalálhatóak (Hutchings és Booth 1996; Thompson és mtsai. 1997; Manchester és mtsai. 1999);
- (3) a parlagok közvetlen környezetében természetes állapotú gyepek vannak jelen, ahonnan további színező elemek is képesek betelepülni a területre (Halassy 2001; Ruprecht 2005).

Szerencsés eset lehet, amikor az adott terület előzetes művelése nem tartott hosszú ideig, és a természetes vegetációt alkotó bizonyos célfajok csíráképes propagulumai megmaradhattak a talajban (Jongepierová és mtsai. 2004). A gyeprekonstrukciót ezzel szemben nehezítheti a tartós mezőgazdasági művelés. Több vizsgálat rámutatott arra, hogy az intenzív és hosszú ideig tartó talajművelés a talaj magbank elszegényedését, összetételének nagymértékű megváltozását okozhatja, elsősorban a gyomfajok propagulumainak talajban történő feldúsulása révén (Hutchings és Booth 1996; Thompson és mtsai. 1997; Manchester és mtsai. 1999). Éppen ezért szükség van olyan természetközeli állapotban fennmaradt gyeppragmentumokra a parlagok közvetlen környezetében, ahonnan a természetes vegetáció célfajainak propagulumai bejuthatnak a területre (Simmering és mtsai. 2006). A továbbiakban a csíranövények megtelepedéséhez a kívánt környezeti feltételeket biztosító menedékhelyekre, ún. „safe-site”okra is szükség lehet (Harper 1977; Coulson és mtsai. 2001). A korábban említett feltételek hiányában a spontán sukceszió viszonylag lassú, és igencsak sztochasztikus folyamattá válhat (Prach és Pyšek 2001; Török és mtsai. 2009), aminek nehezen megjósolható a végkimenetele (Manchester és mtsai. 1999; Halassy 2001). Bizonyos vizsgálatokban azt is megfigyelték, hogy a spontán vegetációfejlődés megreked egy korai stádiumban, és sokáig fennmarad egy gyomok által dominált állapot (Collins és mtsai. 2001; Prach és Pyšek 2001).

A spontán vegetációfejlődés szempontjából fontos azt is számításba venni, hogy

milyen a korai stádiumban kolonizáló növényközösség fajösszetétele és dominanciaviszonyai (Li és mtsai. 2007). Rövidéletű kultúrák felhagyását követően a szukcesszió kezdeti szakaszát a pionír gyomfajok magas borítása jellemzi (Csecserits és Rédei 2001; Blumenthal és mtsai. 2005; Feng és mtsai. 2007). A legnagyobb fajgazdagságot általában a pionír stádium és az évelők dominanciájával jellemezhető állapot közti átmeneti fázisban figyelhetjük meg (Feng és mtsai. 2007; Prach és mtsai. 2007a). Az évelő, gyeperalkotó vázfajok dominanciájának erősödésével a rövidéletű, szerencsés esetben pedig az évelő gyomfajok is visszaszorulnak, ezzel párhuzamosan pedig a fajgazdagság is csökken (Prach és mtsai. 2007). Évelő kultúrák felhagyása során a vegetációfejlődési mintázat egészen más képet mutat, hiszen ilyenkor már a kezdeti stádiumban is magas az évelő fajok borítása, és alacsony az egyéves gyomok aránya (Török et al. 2011a).

A felhagyott parlagokon zajló „old-field” szukcesszió irodalma igen széles körű (lásd Rejmánek és Van Katwyk 2005 bibliográfiájában közölt több mint 1500 tanulmányt). Az ezzel kapcsolatos vizsgálatok zömében a gypesedés mechanizmusaira, sebességére és sikerességére vonatkozó kérdésekre kerestek választ (Prach 2003; Bartha 2010; Török et al. 2011b; Albert et al. 2014). Prach és Walker (2011) a spontán szukcessziós vizsgálatok fontosságát ezen kívül abban is látják, hogy választ kaphatunk általuk a biodiverzitás csökkenésével, klímaváltozással, valamint invazív fajok megtelepedésével és terjedésével kapcsolatos kérdésekre is. A szerzett ismeretek pedig felhasználhatóak a degradált területek restaurálási terveinek kidolgozásában is (Luken 1990; Prach és mtsai. 2001a).

A szukcessziós folyamatok leírásánál gyakran használják a fajok morfológiai tulajdonságait („plant trait”), ezáltal lehetővé válik a különböző fajkészlettel rendelkező területek összehasonlítása (Kazakou és mtsai 2006; Vile és mtsai 2006). Az egyik legrégebben és leggyakrabban használt növényi tulajdonság csoport a Raunkier-féle életforma kategóriák. Számos kutatásban vizsgálták az életforma kategóriák egymást követő sorrendjét a parlagos szukcesszió során. Számos megfigyelés mutatott rá arra, hogy az egy- és kétéves lágyszárú fajokat évelő lágyszárú, illetve a későbbiekben fásszárú fajok követik (Grime 1979; Bornkamm 1985). Gyepterületek regenerálódása során, parlagokon a szukcesszió első stádiumában a rövidéletű gyomok és természetes pionírok, ezt követően az évelő gyomok és tarackos fűvek, az utolsó stádiumban pedig az évelő csomós fűvek és az évelő kétszikű specialisták válnak dominánssá. Az életformák mellett gyakran használják a növényfajok környezeti igényeit is a szukcesszió jellemzésére (Řehouňková és Prach 2010). Más szerzők a fajok tulajdonságainak széles skáláját vetik össze a szukcesszió során mutatott sikerességükkel, ezek közül néhány:

megporzási típus, első virágzás időpontja, generatív, illetve vegetatív úton történő terjedési mód stb. (Prach és Pyšek 1999; Csecserits és mtsai. 2007; Řehounkova és Prach 2010). Prach és Pyšek (1999) 15 különböző szukcessziós adatsort használva arra a kérdésre kereste a választ, hogy a szukcesszió első éveiben mely tulajdonságok teszik sikeressé a domináns fajokat. Azt találták, hogy azok a magas, többnyire szélbeporzású, vegetatív terjedésre képes fajok válnak uralkodóvá, melyek tápanyagban gazdag és nedves termőhelyet igényelnek.

A funkcionális osztályozás révén általános érvényű és prediktálható válaszokat kaphatunk a kiválasztott fajok tulajdonságainak szukcesszió során játszott szerepéről. A jellegek legyenek olyan könnyen és pontosan mérhető jellemzők, amelyek segítségével a növényfajok terjedését, megtelepedését és megmaradását biztosító kulcsfontosságú életfolyamatok jól jellemezhetőek (Weiher és mtsai 1998). Ezek a jellegek például a következők: magtömeg, magalak, magméret, generatív és vegetatív terjesztési típus, fajlagos levélfelület („specific leaf area”- SLA), levél szárazanyag tartalom („leaf dry matter content”- LDMC), növénymagasság, föld feletti, illetve földalatti biomassa, életmenet stratégia, virágzás kezdete.

A növényi jellemzők figyelembe vétele, használata egyre inkább előtérbe kerül a korszerű növényökológiai vizsgálatokban, ezzel párhuzamosan pedig egyre több tudományos vita alakul ki helyes megválasztásukkal, illetve alkalmazásukkal kapcsolatban. Többen is próbálkoztak egy „alapvetően mérendő” tulajdonságlista megalkotásával. Ennek eredményeképpen született meg a három kulcsfontosságú jelleg, ún. „core-trait”-ek használatának javaslata (Weiher és mtsai 1998; Westoby 1998). Ezek a jellegek az alábbiak: specifikus levélfelület (SLA), növényzet magasság (canopy height, H) és magtömeg (S) (ún. „*LHS-strategy scheme*”).

Magyarországon a növényi tulajdonságok mérésével az utóbbi évtizedben kezdtek el behatóbban foglalkozni a növényökológusok. A legkorábbi munkák azonban már ennél korábban elkészültek a hazai fajok ökológiai igényeivel, mint faji tulajdonságokkal kapcsolatban, melyet Ellenberg mintája alapján több kutató is újraértelmezett, újraértékelt (Zólyomi és mtsai. 1967; Soó 1964–1980; Borhidi 1993, 1995). Ezeket az értékeket, valamint a növényfajok életforma kategóriáit, elterjedését, cönoszisztematikai besorolását és szociális magatartás típusait (Soó 1964–1980; Simon 1992; Borhidi 1993, 1995) megtalálhatjuk a Flóra adatbázisban (Horváth és mtsai. 1995). Papp (1994) saját megfigyelései alapján állította össze a hazai védett növényfajok termésérési idejének adatbázisát. Farkas (1999) a hazai védett növényfajokat bemutató könyvében a fajok rövid morfológiai leírása mellett a virágzási idejüket is megadja. Kalapos (1991), Kalapos és mtsai. (1997) publikálták saját méréseik alapján 200 faj fotoszintézis-típusát, melyekről korábban nem állt

rendelkezésre külföldi szakirodalom. Kovács és Bagi (2001), illetve Kovács és Szigetvári (2002) homoki gyepekben, illetve alföldi tölgyesben élő növényfajok mikorrhiza kapcsolatait publikálták. Csontos (2001), illetve Csontos és mtsai. (2002) elkészítette a hazai fajok egy részének magtömeg (kb. 1600 faj), magbank (kb. 440 faj), magterjesztés (kb. 1900 faj) és magalak (kb. 1600 faj) adatbázisát. A hazai magismeretet bővítette a továbbiakban Halassy (2001) és Matus és mtsai. (2003, 2005) munkája, akik hazai homokpusztagyepi fajok magjainak perzisztenciáját vizsgálták. Egy nemrégiben készült tanulmány pedig a Kárpát-medencében őshonos fajok magtömeg adatait tartalmazza 1405 taxonra, melyből 187 taxon (többnyire endemikus fajok, orchideák, illetve ponto-kászipi vagy kontinentális elterjedésű fajok) esetében ez számít az első adatközlésnek (Török és mtsai. 2013). Említésre méltó ugyanakkor az Új Magyar Fűvészkönyv is, mely számos növényi tulajdonságról (növényi élettformák, virágzási idő, egyedek átlagos magassága) tartalmaz hasznos információkat (Király 2009; Király és mtsai. 2011).

## 1.2. A másodlagos gyepesedés általános menete és a növényi életformák

### 1.2.1. Kezdeti szakasz: rövidéletű gyomok és természetes pionírok

A másodlagos gyepesedés általános menetét a különböző életformák cserélődésével, helyettesítődésével is leírhatjuk. Számos vizsgálatban kimutatták, hogy a szántóföldi művelés felhagyását követően, többnyire az első 3-5 évben rövidéletű ruderalis fajok, illetve széllal terjedő pionírok válhatnak dominánssá a növényközösségben (Ruprecht 2005, 2006; Csecserits és mtsai. 2007). Ezt gyakran emlegetik ruderalis fázisként, melyet többnyire egy gyomfajok és természetett növényfajok által dominált növényközösség előz meg, az ún. szeptális fázis. A két fázist azonban általában együtt kezelik, mivel a közöttük levő átmenet általában folyamatos, így kezdeti gyomfázisnak is tekinthetjük az együttesüket. Általánosan jellemző ezekre a rövidéletű fajokra, hogy a változásokra, zavarásokra sokkal gyorsabban válaszolnak, mint a hosszabb életű fajok, egyrészt rövid generációs idejük, valamint plasztikusságuk révén. Éppen ezért válhatnak uralkodóvá a szukcesszió kezdeti szakaszában, ahol a kompetíciótól mentes, zavart helyeket elsőként foglalják el (Pianka 1970).

Néhány gyomfaj a kezdeti fázisban meszes homoktalajokon: *Apera spica-venti*, *Capsella bursa-pastoris*, *Descurainia sophia*, *Lithospermum arvense*, *Medicago minima*, *Papaver rhoeas*, *Polygonum aviculare*, *Senecio vernalis*, *Sisymbrium orientale* (Csecserits és Rédei 2001; Halassy 2004; Albert és mtsai. 2013). Savanyú homoktalajon pedig az alábbi gyomok jellemzőek: *Amaranthus albus*, *A. retroflexus*, *Capsella bursa-pastoris*, *Descurainia sophia*, *Digitaria sanguinalis*, *Erodium*

*cicutarium*, *Polygonum aviculare*, *Portulaca oleracea*, *Sisymbrium altissimum* (Matus és Tóthmérész 1995; Török és mtsai. 2008, 2009). A pionírok közül fontos megemlíteni meszes homoktalajon a következő fajokat: *Anthemis ruthenica*, *Arenaria serpyllifolia*, *Bromus squarrosus*, *Bromus tectorum*, *Crepis rhoeadifolia*, *Plantago arenaria*, *Polygonum arenarium*, *Secale sylvestre*, *Silene conica* és *Stipa borysthénica*. Savanyú homoktalajon pedig az *Anthemis ruthenica*, *Bromus mollis*, *B. tectorum*, *Cerastium semidecandrum*, *Crepis tectorum*, *Erysimum diffusum* és a *Lepidium densiflorum* pionír fajok válhatnak dominánssá. A felhagyást követően természetű fajok egyedeivel is találkozhatunk, ezek közül az évelő fajok akár több évig is megmaradhatnak a vegetációban, mint például a *Medicago sativa* vagy akár a *Vitis vinifera* felhagyott szőlősök helyén (Halassy 2001; Ruprecht 2005; Török és mtsai. 2011a; Bartha és mtsai. 2010). A kezdeti szakaszban eltérő talajtípusra vagy növényközösségre jellemző fajokkal is találkozhatunk a fiatal parlagokon. Savanyú homokon például egy drasztikus denudációig tartó libalegeltetést követően a *Chamaenerion angustifolium* hegyvidéki vágásnövényzetre jellemző fajt találták meg (Matus és Tóthmérész 1995). Érdekes megfigyelés volt, amikor rövidéletű higrofitonokat (Latzel és mtsai. 2011) vagy nedvességkedvelő fajokat figyeltek meg a fiatal parlagok csupasz felszínein (Ruprecht 2005).

Jellemző ugyanakkor az is, hogy bizonyos rövidéletű invazív fajok is megtelepednek a fiatal parlagokon. A kiskunsági homoki parlagokon magas borításban lehet jelen helyenként a *Cenchrus incertus* és a *Tragus racemosus* is (Csecserits és Rédei 2001; Szigetvári 2002, 2006; Sipos 2004). Azonban a leggyakrabban megtelepedő rövidéletű, idegenhonos fajok homokterületeinken az *Ambrosia artemisiifolia* (Halassy 2001) és a *Conyza canadensis* voltak (Török és mtsai. 2008, 2009; Csecserits és mtsai. 2011). Gyakoriságuk és borításuk igen nagy lehet a felhagyást követő első néhány évben, főleg a laza talajú homoki területeken. Az *Ambrosia artemisiifolia* faj esetében megfigyelték azt is szántóföldi vizsgálatokban, hogy tömegessége a laza-homokos és savanyú talajon szignifikánsan nagyobb volt, mint a többi talajtípuson (Pinke és mtsai. 2011, 2012). Egy vizsgálatban kimutatták, hogy a rövidéletű inváziós fajok sikerességét a fényért folytatott kompetíció határozza meg (Fenesi és Botta-Dukát 2010). Így az évelő fajok betelepülését követően, a rövidéletű fajok többnyire kiszorultak a vegetációból (Csecserits és mtsai. 2011).

### **1.2.2. Középszakasz: Évelő gyomok és tarackos fűvek**

A rövidéletű fajok által dominált stádiumot többnyire nagytermetű, hatékony klonális terjedésre képes évelő gyomok és tarackos fűvek, valamint egyéb, rendszerint zavarástűrő évelő fajok követik, és válnak dominánssá, rendszerint a szukcesszió 3-10. évében (Prach és mtsai. 2001b; Ruprecht 2005, 2006; Csecserits

és mtsai. 2007; Török és mtsai. 2009, 2011a; Latzel és mtsai. 2011). A szukcesszió középső stádiumára jellemző pázsitfűvek közül említésre méltó fajok: *Elymus repens*, *Calamagrostis epigeios*, *C. villosa*, *Cirsium arvense*, *Cynodon dactylon*, *Poa angustifolia*, vagy az *Artemisia vulgaris*, *Bromus inermis* (Prach és mtsai. 2001b; Prach 2003; Ruprecht 2005; Ruprecht és mtsai. 2007; Török és mtsai. 2008, 2009; Bartha és mtsai. 2010). Az *Asteraceae* családba tartozó fajok közül bizonyos nagytermetű, szélmegporzású évelő fajok (*Artemisia vulgaris*, *Carduus acanthoides*, *Taraxacum officinalis*) szintén képesek legalább átmenetileg dominánssá válni a szukcesszió középszakaszában (Prach és mtsai. 2007a).

A kezdeti rövidéletű stádiumot gyakran követheti egy idegenhonos évelők dominanciájával jellemezhető szakasz. Homoki parlagokon nagyon gyakran megjelenhet az *Asclepias syriaca*, melynek borítása legtöbbször magasabb a parlagokon, mint a környező vegetációban, ilyenformán a felhagyott szántók gócpontokként szolgálhatnak a faj terjedésében (Csontos és mtsai. 2009; Csecserits és mtsai. 2011). A selyemkóróhoz hasonlóan hegyvidéki és csapadékosabb klímában a *Solidago canadensis* válhat dominánssá a középkorú parlagokon (Rejmánek és Rosén 1992). Őshonos fajok inváziója is akadályozhatja a szukcessziós folyamatokat. Ilyen például a *Calamagrostis epigeios*, mely agresszív terjedésével és hatékony kompetíciós stratégiájával képes akár 20-40 évig megmaradni abban a vegetációban, ahol sikeresen megtelepedett (Prach és Pyšek 2001; Prach 2003). Optimális esetben azonban ezeknek a fajoknak a borítása az első évtizedet követően lecsökken (Molnár és Botta-Dukát 1998; Prach és Pyšek 2001), hiszen sikerességükhöz általában nagyban hozzájárul a mezőgazdasági művelésből visszamaradt magasabb talajtápanyag tartalom is, mely a szukcesszió előrehaladásával általában csökken.

Kimutatták, hogy sok esetben a nagytermetű, szélmegporzású és hatékony klonális terjedésre képes fajok válnak dominánssá a másodlagos szukcesszió középső stádiuma során (Prach és Pyšek 1999). Ilyen fajok voltak Prach és Pyšek (1999) vizsgálatában az *Artemisia vulgaris*, *Calamagrostis epigeios* vagy a *Cirsium arvense*. Megfigyelték azt is, hogy több késői szakaszra jellemző csomós fűfaj megtelepedhet már a szukcesszió középső szakaszában is, mint például bizonyos *Festuca* fajok. Ezek közül említésre méltóak a *Festuca rupicola*, *F. wagneri*, a *F. pseudovina*, vagy a mélyebben fekvő parlagok esetében a *F. pratensis* (Molnár és Botta-Dukát 1998; Török és mtsai. 2011a). Csehországi vizsgálatokban a *Festuca* fajok mellett a *Poa angustifolia* megjelenését is detektálták a szukcesszió középső szakaszában (Prach 1990a). A középső és késői szakasz többnyire nem különíthető el egymástól élesen, de a késői szakaszban a tarackoló fajok aránya általában alacsonyabb lesz.

### 1.2.3. Késői szakasz: Évelő csomós füvek és évelő kétszikű specialisták

Az évelő gyomfajokat és tarackoló füveket követően, a szukcesszió késői szakaszában többnyire évelő csomós füvek és évelő kétszikű specialista fajok válhatnak dominánssá a vegetációban (Prach és mtsai. 2001b; Ruprecht 2005, 2006; Csecserits és mtsai. 2007). A zavarástűrő *Festuca*-fajokkal szemben a stressztűrő *Festuca vaginata* főképpen a szukcesszió késői szakaszában települhet be a parlagokra (Csecserits és mtsai. 2001). Ugyanígy a *Koeleria cristata* vagy a *Botriochloa ischaemum* is többnyire az idős parlagokon jelenik meg (Molnár 1998; Molnár és Botta-Dukát 1998). Idős homoki parlagokon már megjelenhet a *Stipa capillata* és a *S. borysthenica* is (Halassy 2001). A specialista kétszikű fajok közül homoki talajokon megtalálhatjuk az *Alkanna tinctoria*-t, *Dianthus serotinus*-t és a *Fumana procumbens*-t (Csecserits és mtsai. 2001; Halassy 2001). Molnár (1998) azt találta vizsgálatában, hogy ugyanazon faj kolonizációs sebessége igen eltérő lehet különböző talajtípusok esetében (példaként említhetjük, hogy homoki parlagokon a gyakran kolonizáló fajok között szerepelt az idézett vizsgálatban az *Asparagus officinalis*).

#### 1.3. A gyepesedés sebessége és sikeressége

A gyepesedés sebességét leírhatjuk egyrészt (1) a gyepi fajok százalékos borításának időbeli változásával, valamint (2) azzal az időintervallummal, ami egy adott referenciaállapotra (céltársulásnak tekinthető gyep) jellemző fajösszetétel eléréséhez szükséges (Lepš 1987; Prach 2003). A parlagok regenerációja során nyomon követhetőek a fajösszetételben bekövetkező spontán változások, melyeket többnyire két ellentétes hatású folyamat határoz meg, a kolonizáció és a kompetitív kizárás (Prach és mtsai. 2007a). Kisléptékű térskálán (általában mikro-léptékben,  $<0,25 \text{ m}^2$ ) a fajösszetételben bekövetkező változásokat főképpen a fajok együttélési, társulási képessége határozza meg (Bartha 2001; Bartha és mtsai. 2004), míg nagyobb léptékű térskálán ( $>0,25 \text{ m}^2$ ) a térbeli heterogenitás, valamint a térbeli terjedés limitáltságának szerepe válik hangsúlyossá (Prach és mtsai. 2007a).

Általánosságban azonban elmondható, hogy a gyepesedési folyamatok során, viszonylag gyorsan kialakulhat egy fajszegény, pázsitfüvek által dominált gyep, de ebből többnyire hiányoznak a kísérőfajok, vagy ha jelen is vannak, ezek általában zavarástűrő, generalista fajok. A kísérőfajok betelepülése a létrejövő pázsitfüv mátrixba általában hosszabb időt vesz igénybe (Matus és mtsai. 2005; Török és mtsai. 2008, 2009).

A legtöbb megfigyelés szerint a fajkicserélődés mértéke csökkenő tendenciát mutat a szukcesszió előrehaladásával, ez a „lassuló szukcesszió” jelensége (Lepš 1987; Prach és mtsai. 1993; Bartha és mtsai. 2003; Török és mtsai. 2008; Albert és mtsai. 2014). Bartha és mtsai. (2003) állandó kvadrátos vizsgálatukban kimutatták, hogy az élő fajok borításának növekedésével csökkent a fajkicserélődés mértéke. Ugyanakkor a fajkicserélődés mértéke erősen fluktuált: például egy, az extinkciós ráta lokális maximumát eredményező aszály után általában egy immigrációs maximum jelentkezett (Bartha és mtsai. 2003).

Megfigyelték, hogy a gyepesedés sebességét az abiotikus környezeti háttér, illetve az eltérő makroklimatikus környezet is erőteljesen befolyásolhatja. Osbornová és mtsai. (1990) egy komplex tanulmánykötetben összegezték a csehországi száraz és nedves parlagok szukcessziós mintázatait és a kialakításukért felelős biotikus és abiotikus tényezőket (Osbornová és mtsai. 1990). Azt találták, hogy a másodlagos szukcessziót irányító két legfontosabb tényező a talaj tápanyagtartalma és nedvességtartalma (Prach 1990 a,b; Prach és mtsai. 2003). Hasonló eredményeket közöltek Jentsch és Beyschlag (2003) savanyú homoktalajok spontán primer szukcessziója kapcsán, Szabó és Prach (2009) homoki és kötött talajú parlagokon zajló szekunder szukcesszió vizsgálata során, illetve Margóczy és mtsai. (2009) kötött talajú, eltérő nedvességviszonyokkal jellemezhető tiszántúli parlagokon végzett vizsgálatait során is. Prach és mtsai (2007b) ugyanakkor rámutattak arra, hogy a szukcesszió sebessége a domináns fajok fakicserélődésében mérve nagyobb volt síkvidéki területeken, mint hegyvidéken. Ugyanebben a vizsgálatban a szukcessziós folyamatok pH függésére is rámutattak, azonban meglepő módon a talaj tápanyagtartalom alárendelt szerepet töltött be a klimatikus hatásokhoz és a talaj kémhatásához képest (Prach és mtsai. 2007b).

Kevés vizsgálatban találunk konkrét számadatokat a gyepesedés sebességére vonatkozóan. Az eddigiekben áttekintett vizsgálatok többségében azt találták, hogy az élő, többnyire kompetitor fűfajok által dominált fajszegény gyepesek a felhagyást követő első évtizedben kialakulhatnak (Molnár és Botta-Dukát 1998; Ruprecht 2005, 2006; Csecserits és mtsai. 2007). A kísérőfajok betelepülése azonban általában hosszabb időt igényel, és bizonyos esetekben a felhagyást követő több évtized elteltével sem mutatható ki jelenlétük (Molnár és Botta-Dukát 1998). Számos célfaj spontán betelepülésére még rendelkezésre álló magforrások mellett is csak korlátozottan számíthatunk, ilyenkor megtelepedésükhöz aktív célzott betelepítés, illetve propagulum-bevitel lehet szükséges. A spontán szukcessziós folyamatok sikeréhez jelentős mértékben hozzájárulhat a terület megfelelő természetvédelmi kezelése legeltetés, illetve rendszeres kaszálás segítségével (Török és mtsai. 2011). A legeltetés különösen hatékony lehet abban az esetben, ha a

legeltetési rend úgy kerül megtervezésre, hogy a nap elején a természetes gyepekben legelő állatállományt hajtják át a gyepesedő parlagokra (Deák és mtsai. 2008).

### 1.3.1. Néhány közép-európai tanulmány eredményeinek rövid áttekintése

Szerencsés esetben, amikor a mezőgazdasági művelés rövid ideig tartott, az évelő gyepi fajok betelepülése már a szukcesszió első 2-5 évében is bekövetkezhet (Jongepierová és mtsai. 2004 az *Agrostis capillaris* dominanciáját figyelte meg már a szukcesszió második évében, amit néhány év múlva fokozatosan a *Festuca rubra* váltott fel). A legtöbb vizsgálat azonban azt mutatja, hogy az évelő pázsitfűfajokból álló gyep kialakulása rendszerint hosszabb időbe telik (Csecserits és Rédei 2001; Halassy 2001; Matus és mtsai. 2005; Ruprecht 2005; Csecserits és mtsai. 2007; Török és mtsai. 2011a). Egy németországi vizsgálatban azt találták, hogy az évelő fűborítás hozzávetőlegesen 15 év alatt jött létre száraz parlagokon (*Arrhenatherum elatius*, *Festuca rupicola* és *Poa angustifolia*; Latzel és mtsai. 2011). Stadler és mtsai. (2007) ranker talajokon (4,6-7,4 pH) vizsgálták a spontán gyepregenerációt. Azt találták, hogy a szárazgyepi fűvek többsége (*Agrostis tenuis*, *Arrhenatherum elatius*, *Dactylis glomerata*) már a felhagyást követő 10. évben betelepült a felhagyott területekre, azonban a vizsgált másodlagos gyep fajösszetételében nagy különbségeket mutatott a referencia gyephez képest (Stadler és mtsai. 2007). Becslésük szerint legalább 20 év szükséges a természetközeli állapotú száraz gyeptípusok (*Brachypodium pinnati*, *Euphorbio-Callunetum*, *Festucetum rupicolae* és *Thymo-Festucetum*) regenerálódásához a vizsgált parlagokon (Stadler és mtsai. 2007).

Csecserits és munkatársai (2011) azt találták magyarországi nyílt homoki gyepek regenerálódása kapcsán, hogy a specialista célfajok már a felhagyást követően, akár 10 éven belül is betelepülhetnek a területekre. Ilyenformán a referencia gyephez hasonló megjelenésű, *Festuca vaginata*, *Stipa borysthénica* pázsitfűfajok alkotta, viszont fajszegény gyepvegetáció jön létre (Csecserits és Rédei 2001; Csecserits és mtsai. 2007, 2011). Ehhez hasonló következtetésre jutott Matus és Tóthmérész (1990 a,b, 1994, 1995) a nyírségi homoki területeken zajló szekunder gyepregenerációt vizsgálva. Török és mtsai. (2008, 2009) az intenzív lúdlegeltetés felhagyását követő szekunder szukcessziót vizsgálva azt találta, hogy már az első 8-10 évben kialakulhat egy évelő generalista pázsitfűfajokból (*Cynodon dactylon*, *Poa angustifolia*, *P. pratensis*) álló zárt homoki gyepvegetáció (Török és mtsai. 2008, 2009). Hasonló következtetéseket vont le Molnár és Botta-Dukát (1998) fajszegény, zárt löszgyep vegetáció kialakulása kapcsán, itt a kialakuló gyepre a generalista *Festuca* fajok, valamint a *Koeleria cristata* és *Poa angustifolia* dominanciája volt jellemző. A kétszikű kísérőfajok betelepülését illetően azt figyelték meg, hogy

például az *Astragalus austriacus*, *Thymus glabrescens*, *Th. marschallianus* már a felhagyást követő 11. évben betelepült kis borítással, míg más élő löszgyepi fajok, mint például a *Salvia nemorosa*, amelyek a környező vegetációban jelen voltak, csupán a felhagyást követő 38. évben települt be. Bizonyos célfajok, mint például az *Elymus hispidus*, *Ornithogalum umbellatum*, *Phlomis tuberosa*, *Thalictrum minus* jelenlétét pedig 38 év múltán sem sikerült kimutatniuk (Molnár és Botta-Dukát 1998).

Török és mtsai. (2011a) löszös talajú lucernásokban végzett vizsgálatukban azt találták, hogy a *Bromus inermis* és a *Festuca rupicola* vázfajok már a felhagyást követő 5-10 évben jelen voltak. Emellett egyéb fűfajok (*Alopecurus pratensis*, *Elymus repens*, *Festuca pseudovina*, *Poa angustifolia*) is részt vettek a zárt gyepek kialakításában (Török és mtsai. 2011a). A gyepi vázfajok térhódítása mellett azonban csak néhány, többnyire kísérőfaj jelenlétét mutatták ki (*Galium verum*, *Koeleria cristata*, *Lathyrus tuberosus*, *Medicago minima*, *Trifolium angulatum*, *T. retusum*, *Vicia angustifolia*, *V. hirsuta*), míg egy néhány, a környező löszgyepekben jellemző kísérőfaj (*Ajuga genevensis*, *Euphorbia cyparissias*, *Pimpinella saxifraga*, *Salvia austriaca*, *S. nemorosa*, *Thymus degenianus*, *Veronica prostrata*) jelenlétét nem tapasztalták (Török és mtsai. 2011a).

Ruprecht (2005, 2006) csernozjom barna erdőtalajú parlagokon zajló spontán gyepregenerációt vizsgálva azt találta, hogy a kialakuló vegetáció fajösszetételében és mennyiségi viszonyaiban is nagyon hasonlónak vált a referencia gyepterülethez a felhagyást követő 14-20. év során. A kezdeti szakaszban uralkodó *Elymus repens*-t felváltotta a löszgyepekben jellemző *Festuca rupicola* a szukcesszió 14. évét követően (Ruprecht 2005). Számos, a környező vegetációban jelenlévő kétszikű faj (*Achillea collina*, *Cichorium intybus*, *Dorycnium herbaceum*, *Hieracium bauhinii*, *H. pilosella*, *Leontodon hispidus*, *Lotus corniculatus*, *Mentha longifolia*, *Plantago lanceolata*, *Potentilla argentea*, *Rapistrum perenne*, *Trifolium campestre*, *T. repens*) jelenlétét is észlelte az általa vizsgált agyagos talajú parlagokon már a szukcesszió 10. évében (Ruprecht 2005).

Matus és mtsai. (2005) lúdlegeltetés felhagyását követő gyepregenerációt vizsgáltak, és azt találták, hogy az élő fűvek betelepülését követően a homokterületen zajló gyepregeneráció nagyon lelassul, és további kísérő fajok betelepülése erősen korlátozottá válik. Bizonyos jellegzetes homoki fajok, úgymint *Iris arenaria* vagy *Onosma arenaria* subsp. *tuberculata* betelepülését pedig nem tapasztalták (Matus és mtsai. 2005). Csehországi mezofil gyepregenerálódását vizsgálva szántóterületeken, Lencová és Prach (2011) azt találták, hogy a kialakult másodlagos mezofil gyepregeneráció fajösszetétele a felhagyást követő 20. évben már nagyon hasonló a

természetközeli állapotú gyepek fajösszetételéhez.

### 1.3.2. Propagulum-limitáltság: térbeli terjedés és magbank

A spontán szukcesszió sebességét, irányát nagymértékben befolyásolja a lokálisan jelenlevő, illetve a területre jutó propagulum-készlet (Halassy 2001, 2004). Virágh és Gerencsér (1988) ösgyepekben végeztek egy olyan kutatást, mely során herbicidek által kiváltott bolygatást követő gyepregenerációt vizsgáltak. Azt találták, hogy közvetlenül a bolygatást követő kezdeti szakaszban a kialakuló fajösszetételt elsősorban a lokális, talajban található propagulum-készlet határozta meg (Virágh és Gerencsér 1988). Latzel és mtsai. (2011) spontán szekunder szukcessziós folyamatokat vizsgáltak, mely során azt tapasztalták, hogy a térbeli terjedés szerepe a kezdeti kolonizáció folyamataiban, míg a lokális propagulum-készlet (különösen a vegetatív propagulumbank) szerepe inkább a későbbi vegetációfejlődési folyamatokban válik hangsúlyossá.

Meddőhányok rekonstrukcióját vizsgálva arra a következtetésre jutottak, hogy a gyepi fajok propagulumainak bejutása a felhagyott területre a környező vegetációból egy mintegy 100 m-es távolságon belül hatékony (Prach és Hobbs 2008; Rehounková és Prach 2010). Azonban a propagulumterjesztés hatékonysága számos környezeti tényező és fajspecifikus sajátosság függvénye, amit az eddigiekben kevésbé vizsgáltak, így általános érvényű terjesztési távolság nehezen adható meg. A propagulumok korlátozott térbeli terjedése miatt éppen ezért a gyepregeneráció azokon a kis kiterjedésű parlagokon hatékony, ahol a közelben természetközeli állapotú gyepfoltok találhatóak (Prach és Pysek 2001). A sikeres gyepregeneráció azonban így is kérdéses, hiszen a lassabb terjedőképességű fajok, akár 50 évnél is hosszabb idő alatt, fokozatosan kolonizálhatják a parlag egész területét (Molnár és Botta-Dukát 1998). Időközben pedig jelentős hátrányba kerülnek a sokkal gyorsabb terjesztési módokkal jellemezhető, általában ruderális, természetes pionír és generalista fajokhoz képest (Prach 2003; Lindborg és mtsai. 2011). Természetesen a terjesztési mechanizmusokon túlmenően a megtelepedést a magprodukción és ingadozásai is erőteljesen befolyásolhatják.

A lokális magbank szerepe és megítélése a spontán gyepregeneráció során kettős. Amikor a szántóföldi művelés rövid ideig tart, a lokális magbanknak köszönhetően, a gyepi fajok egy része könnyen megjelenhet a területen (Jongepierová és mtsai. 2004). Jongepierová és mtsai. (2004) azt tapasztalták, hogy csupán két egyéves (*Persicaria* sp., *Veronica arvensis*) és egy évelő gyomfaj (*Cirsium arvense*) jelent meg a regenerálódó vegetációban a rövid időtartamú szántóföldi művelést követően. Azonban egy hosszú ideig tartó művelést követően számos zavarástűrő és gyomfaj

magjának jelentősen megnövekedhet a denzitása a talajmagbankban (Hutchings és Booth 1996; Bissels és mtsai. 2005; Török és mtsai. 2012). Ezeknek a fajoknak a megtelepedése gátolhatja a sikeres gyepregenerációs folyamatot (Prach és mtsai. 2007a). Nyílt homoki gyep regenerálódása során figyelték meg, hogy még a felhagyást követő 5. évben is gyomfajok domináltak a magbankban, annak ellenére, hogy már számos gyepalkotó faj magja is jelen volt (Halassy 2001). Bizonyos esetben azoknak a fajoknak a megsűrűsége növekedett meg idővel, amelyek nem célfajokként szerepelnek a restaurációs kezelésben. Ezek a fajok gyakran ruderalis vagy jó kompetíciós képességű fajok voltak (például a *Juncus effusus*, *J. bufonius*), melyek a szántóföldeken vagy egyéb zavart élőhelyeken fordulnak elő és jellemző rájuk a tartós magbank képzés (Bossuyt és Hermy 2003). Ezzel szemben bizonyos veszélyeztetett fajok, annak ellenére, hogy a vegetációban nagy számban voltak jelen, a magbankból magjaik hiányoztak, vagy kis számban voltak jelen (Bakker és Berendse 1999; Valkó és mtsai. 2011, 2012). Általános tapasztalat szerint a magbank összetételében legnagyobb mennyiségben a pionír közösségek fajainak perzisztens magvai vannak jelen, sokkal kisebb mennyiségben találhatjuk meg ellenben a késői szukcessziós stádiumok általában rövid ideig életképes magjait (Virágh és Gerencsér 1988; Csontos és mtsai. 1998; Jensen 1998; Halassy 2001; Matus és mtsai. 2001, 2003; Bossuyt és Hermy 2003). Éppen ezért a legtöbb esetben külső magforrások meglététől és a magterjesztők jelenlététől függ a regenerálódás sikere (Fischer és mtsai. 1996; Poschlod és mtsai. 1998; Couvreur és mtsai. 2004).

### **1.3.3. Facilitáció és kompetíció a spontán szukcesszió folyamatában**

A vegetációdinamikai folyamatok nagyban függenek a növényfajok közötti negatív (kompetíció) és pozitív (facilitáció) kölcsönhatások erősségétől (Grime 1973; Tilman 1988). A legtöbb vizsgálatban a föld feletti kompetíció növekedését mutatták ki a produktivitás növekedésével (Grime 1973; Tilman 1988; Kiær és mtsai. 2013). Ha figyelembe vesszük a földfelszín alatti kölcsönhatásokat is, akkor elmondható, hogy a kölcsönhatások kimenetele egyes esetekben nem változik a produktivitás növekedésével (Wilson és Tilman 1993). Ennek magyarázata, hogy a talajban levő forrásokért folyó kompetíció gyengül a tápanyagok, illetve víz elérhetőségének limitáltságának csökkenése miatt, viszont a földfelszín feletti, fényért folytatott versengés erősödik (Tilman 1988, Wilson és Tilman 1993). Egyes vizsgálatok szerint az abiotikusan erősen stresszelt környezetben élő növényközösségek esetében (pl. alpesi és sarkvidéki vagy arid és szemi-arid környezetben) a fajok közötti kölcsönhatások alárendelt szerepet töltenek be a környezeti kényszerfeltételekhez képest (Grime 1973). Mások szerint azonban az erősen stresszelt vagy zavart területek esetében nagy jelentőséggel bír a facilitáció (Bertness és Callaway 1994; Brooker és Callaghan 1998). Újabb tanulmányok

eredményei szerint a facilitáció fontos szerepet tölt be a közepes tápanyag ellátottságú élőhelyeken (Michalet és mtsai. 2006; Malkinson és Tielborger 2010; Le Bagousse-Pinguet és mtsai. 2014), illetve produktív élőhelyek esetében is (Holmgren és Scheffer 2010). Fontos vizsgálati kérdés, hogy a facilitáció és a kompetíció együttes jelenléte és hatása milyen szerepet tölt be a növényközösségek működésében. Fontos figyelembe venni, hogy a környező vegetáció növényegyedekre kifejtett hatása eltérő az adott egyed fenofázisának függvényében ("ontogenetic shift", Grubb 1977; Lamb és Cahill 2006). A csíranövények megtelepedésére és fejlődésére a környező vegetáció gyakran pozitívan hat (Ryser 1993; le Roux és mtsai. 2013), míg a későbbi fejlődés során a kompetíció hatása válik erőteljesebbé (Eckstein 2005; Liancourt és mtsai. 2005; le Roux és mtsai. 2013). Bár az "ontogenetic shift" jelenségét főképpen erősen stresszelt környezetben vizsgálták (e.g. Armas és Pugnaire 2009; Soliveres és mtsai. 2010; le Roux és mtsai. 2013), ez a jelenség igen fontos szerepet tölthet be produktív növényközösségek esetében is (Holmgren és Scheffer 2010; McIntrie és Fajardo 2013).

Nagyon érdekes, az utóbbi években előtérbe került kutatási kérdéskör a magok érzékenysége a környező vegetáció hatásaival szemben (Ryser 1993; Dyer és mtsai. 2000). Hiszen azon túlmenően, hogy a magvak csírázását több abiotikus tényező befolyásolhatja (hőmérséklet, a talaj nedvességtartalma, a fény minősége és intenzitása, tápanyagtartalom, lásd például Baskin és Baskin 1998), a magok közvetlen közelében levő növények szintén jelentős hatást gyakorolhatnak a csírázásukra (Ryser 1993; Dyer és mtsai. 2000). Egyrészt direkt módon a kémiai környezet alakításával (allelópátia vagy árnyékolás: Aphalo és mtsai. 1999; Prati és Bossdorf 2004) vagy indirekt módon a mag fizikai környezetének átalakításával (nedvesség-viszonyok megváltozása: Aphalo és Ballare 1995). Ezért a csírázás szempontjából igen jelentős a magok környezetében levő növényzet sűrűsége, a növények fejlettségi állapota és fajokészlete. Erős kompetíciós környezetben a magok két ellentétes stratégiát követhetnek: egyrészt korábban csíráznak mint vetélytársaik, így kompetíciós előnybe kerülnek (Black és Wilkinson 1963; Verdú és Traveset 2005; Orrock és Christopher 2010), vagy a csírázást eltolják a következő vegetációs periódusra (dormancia és magbank-képzés: Turkington és mtsai. 2005). A kompetíció típusa (fajon belüli vagy fajok közötti kompetíció) is befolyásolhatja a magból kicsírázó növényegyed fejlődését és növekedését: korábbi vizsgálatok kimutatták, hogy a más fajhoz tartozó egyedek jobban csökkenthetik a csírázás időtartamát, összehasonlítva az azonos fajok egyedeivel (azaz az interspecifikus kompetíció erősebb lehet, mint az intraspecifikus: Dyer és mtsai. 2000; Tielbörger és Prasse 2009).

A másodlagos gyepesedés első lépéseként a rövidéletű fajok megtelepedésére és

csírázására számíthatunk, melyek a nyílt, kompetíciómentes, zavart felszíneket kedvelik (Pianka 1970). A rövidéletű fajok csírázását viszont gátolja a szukcesszió előrehaladásával záródó évelő vegetáció. A kevesebb fény, a lécek hiánya, illetve az egyre produktívabb környezet a jó versenyképességű, évelő fajok térhódításának kedvez. Éppen ezért a szukcesszió előrehaladottabb stádiumaiban a növényfajok együttélését az egyre fokozódó kompetitív nyomás alakítja. A sikeres gyepregenerálódás szempontjából azonban fontos a kezdeti szakaszban domináns rövidéletű gyomok visszaszorítása, melyek hosszú időn keresztül jelen lehetnek a vegetációban. A gyomok visszaszorításában jelentős szerepet tölthet be az évelő, jó kompetítor fűfajok, illetve a nagy mennyiségű avar jelenléte (Török és mtsai. 2010), ez viszont akadályozhatja egyéb, természetes gyepekre jellemző fajok megtelepedését (Kelemen és mtsai. 2015). Az egykori szántóföldi művelésű területeken a talaj tápanyagtartalma magasabb, mint a természetes gyepké, éppen ezért a megtelepedő növényzet biomassza produkciója is nagyobb (Huston 1999). A nagyobb mennyiségű fitomassza és avarmennyiség különösen fontos szerepet játszik a propagulumok talajfelszínre jutása, a magok megtelepedése, csírázása és a csíranövények növekedése szempontjából. A nagyobb magvú fajok csírázása szempontjából sok esetben a sűrű vegetáció és az avarréteg által teremtett, nedvesebb, kiegyenlítettebb mikroklíma pozitív, segítő hatással bírhat (Xiong és Nilsson 1999), azonban a kisebb magvú fajok esetében az avarfelhalmozódás kifejezetten negatív hatású (Miglécz és mtsai. 2013).

#### **1.3.4. A növényi inváziók szerepe a spontán szukcesszió során**

A parlagokon zajló gyepszukcesszió sikeresnek tekinthető abban az esetben, ha az évelő vázfajok és kiserőfajok által alkotott gyeper regenerálódik. Természetvédelmi, restaurációs ökológiai szemszögből azonban fontos megvizsgálunk, hogy a regenerálódott gyeper fajösszetétele és tömegességi viszonyai megfelelnek a referencia gyepekben tapasztaltaknak. Amennyiben a spontán gyepregeneráció során hosszú időn keresztül sem alakul ki megfelelő állapotú gyeper, mérlegelnünk kell aktív gyepesítési beavatkozások szükségességét. Az aktív természetvédelmi beavatkozások elkerülhetetlenek, amennyiben például nem őshonos fajok válnak tartósan uralkodóvá az adott területen. Csecserits és mtsai. (2011) megfigyelték, hogy a természetközeli homokpusztagyepkehez képest, a parlagokon sokkal gyakoribb az évelő ruderalis gyomfajok jelenléte. A felhagyott területek pedig alapvetően zavartak, így kevésbé ellenállóak a nem őshonos fajok inváziójával szemben (Bastl és mtsai 1997).

A szukcesszió kezdeti szakaszában számos rövidéletű invazív faj (*Cenchrus incertus*, *Tragus racemosus*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Conyza canadensis*)

megtelepedhet a homoki parlagokon, megmaradásuk azonban többnyire nem tartós az őshonos, évelő gyepi fajok betelepülését követően, melyek kompetíciós előnnyel bírnak velük szemben. A parlagfü (*Ambrosia artemisiifolia*), mint a másodlagos, zavart termőhelyek pionír domináns faja, gátolhatja ezeknek a területeknek a regenerációját rövidtávon (Halassy 2001; Csecserits és mtsai. 2011). Hosszútávon azonban a fényért való versengésben hátrányba kerül, és kiszorul a záródó vegetációból (Fenesi és mtsai. 2012). Ugyanakkor számításba kell venni azt is, hogy a talajmagbankban nagy mennyiségben és tartósan fennmaradhat a faj, ami egy potenciális zavarás esetén újra megjelenhet, és tömegessé válhat a felszín feletti vegetációban (Szigetvári és Benkő 2004).

Az évelő invazív fajok megtelepedése a parlagokon általában komolyabb problémát jelent, mint a rövidéletű fajok megtelepedése. Magyarországi homoki parlagokon az egyik leggyakrabban előforduló évelő, idegenhonos faj az *Asclepias syriaca*. Borítása általában sokkal magasabb a felhagyott területeken, mint a környező vegetációban, így potenciális veszélyforrást jelenthet a parlagokról történő továbbterjedése. Európa-szerte problémát okoz egy másik évelő, parlagokon is agresszíven terjedő invazív faj, a *Solidago canadensis*. Optimális esetben ezeknek a gyomfajoknak a borítása lecsökken a felhagyást követő első évtized után, viszont számos esetben akár 20-40 évig is meghatározóak lehetnek a vegetációban (Rejmánek és Rosén 1992; Prach és Pyšek 2001). Fenesi és mtsai. (2015) egy nemrégiben készült tanulmányban arra a következtetésre jutottak, hogy a kanadai aranyvessző (*Solidago canadensis*) inváziója erőteljes úgy a fiatal, mint a középidős és idős parlagokon. Ez az agresszíven terjedő faj negatívan hat az őshonos vegetáció fajgazdagságára és az őshonos beporzó rovarközösségek beporzási tevékenységére is (Fenesi és mtsai. 2015).

Az invazív fajok többféleképpen befolyásolhatják az előzőlött területek növényközösségeit. Az általuk lecsökkentett hozzáférhető fény-, tápanyag- és vízmennyiség, továbbá nagyarányú területfoglalásuk (Parker és mtsai. 1999; Siemens és Blossey 2007; Werner és mtsai. 2010) mind hozzájárulnak a befogadó közösség fajgazdagságának csökkenéséhez. Allelopatikus anyagok kibocsátása révén pedig gátolhatják az őshonos fajok csírázását, megtelepedését, szaporodását, és túlélését (Ridenour és Callaway 2001; Callaway és mtsai. 2006). Újabb kutatások eredményei arra mutattak rá, hogy a klímaváltozás is hatással lehet az invázió kimenetelére: egyes fajok térhódítását segítheti, másokét korlátozhatja (Vila és mtsai. 2006; Thuiller és mtsai. 2007). Éppen ezért kiemelt fontosságú az idegenhonos fajok vizsgálata és monitorozása a gyorsan változó klimatikus körülmények között, valamint különböző természetvédelmi beavatkozások tervezése, melyekkel visszaszoríthatóak az invazív fajok, vagy terjedésük féken

tartható.

#### 1.4. Kérdések

##### 1.4.1. Spontán szukcessziós vizsgálatok homoki parlagokon

Tér-idő-helyettesítéses módszert (*space for time substitution*) alkalmazva, a következő kérdésekre kerestük a választ:

1. Milyen a célfajok betelepülésének dinamikája a szukcesszió előrehaladtával?
2. Hogyan változik a különböző funkcionális csoportok aránya a szukcesszió során?
3. Mennyire hatékony a gyepek regenerálódása a szekunder szukcesszió során?
4. Milyen kapcsolat figyelhető meg a különböző talajjellemzők és a funkcionális csoportok között?

##### 1.4.2. Biotikus interakciók hatása a növények túlélésére és fejlődésére

Három faj fiatal egyedeit (*transzplantok*) ültettük ki egy nedves gyepebe, ahol három kezelés (műtrágyázás, kaszálás és a domináns faj eltávolítása) kombinációit alkalmaztuk. Az egyedeket mesterségesen kialakított lécekbe, illetve intakt vegetációba ültettük. A biotikus környezet hatását vizsgáltuk a kiültetett egyedek túlélésére, fitomassza produkciójára és virágzási sikerére a következő kutatási kérdéseken keresztül:

1. Milyen hatása van a produktivitás növekedésének és a különböző kezeléseknél a kiültetett növényegedek és a biotikus környezet kölcsönhatására?
2. Hogyan függ a kiültetett növényegedek és a biotikus környezet kölcsönhatása a transzplantok fenológiai állapotától?

##### 1.4.3. A kompetíciós környezet hatása a parlagfű csírázására

Az egyéves fajok csírázását jelentősen befolyásolhatja az őshonos növényközösség összetétele, szerkezete. Erre vonatkozó kérdéseink a parlagfű csírázási viselkedését vizsgálva a következők voltak:

1. Befolyásolja-e a magok csírázási arányát az őshonos fajok kompetíciójának erősödése, vagy független attól?

2. Képes-e az inváziós faj magja időben eltolni csírázását (előre hozni és/vagy legalább egy évig késleltetni) az őshonos fajok kompetíciójának erősödése hatására?

## 2. Anyag és módszer

### 2.1. Spontán szukcessziós vizsgálatok homoki parlagokon

#### 2.1.1. Vizsgálati területek

A parlagok regenerációjára jellemző legfőbb trendek jól jellemezhetőek a regeneráció szempontjából releváns fajcsoportok fajszerkezetének és tömegességének vizsgálatával. A homoki parlagokon lejátszódó szekunder szukcesszió lehetséges útvonalainak vizsgálata során a szántóföldek felhagyása után bekövetkező fajösszetétel-változásokat különböző korú parlagok növényzetének összehasonlításával elemeztük. Kutatási területeink a Kiskunság, illetve a Nyírség homoki területein voltak. A kiskunsági parlagok a Fülöpházi buckavidék területén, Fülöpháza, Izsák, Orgovány és Ágasegyháza közigazgatási határában helyezkednek el. A nyírségi területek Álmosd, Bagamér, Fülöp, Létavértes, Martinka, Újléta és Vámospércs közigazgatási határában helyezkednek el. Mindkét régióban ismert előtörténetű parlagokat vizsgáltunk, referenciaként a parlagok közelében levő nyílt és zárt, természetes állapotú gyepekben végeztünk mintavételezést.

Mindkét terület klímája kontinentális, azzal az eltéréssel, hogy a Kiskunságban ez párosul egy erős szubmediterrán hatással. Az évi átlagos hőmérséklet mindkét régióban 10°C, az évi csapadékmennyiség azonban eltérést mutat a két térségben. A Kiskunságra átlagosan évi 500-550 mm csapadékmennyiség jellemző, egy késő nyári aszályos periódussal. Extrémén száraz években az évi csapadékmennyiség 300 mm-re is lecsökkenhet. A Nyírségben magasabb, 600 mm-es évi átlagos csapadékmennyiség jellemző. Az alapkőzet úgy a Kiskunságban, mint a Nyírségben az ősz-Duna üledéke, melyet pleisztocén és holocén eredetű homok borít. A Kiskunságban meszes homoktalajok a jellemzőek (átlagos pH: 8; CaCO<sub>3</sub>-tartalom: 7,3%; Csecserits és mtsai. 2011), míg a Nyírségben savanyú homoktalajokat találunk (pH: 4,01–5,88; CaCO<sub>3</sub>-tartalom: < 0.01%; Török és mtsai. 2009). A homokdűnéket mindkét régióban az uralkodó északnyugati szél formálta a Würm eljegesedés során, és a holocén folyamán, több fázison keresztül (Újházi és mtsai 2003).

### 2.1.2. A céltársulások jellemzése

A homoki gyepek jellemző társulásainak képviselői legnagyobb kiterjedésben a Kiskunságban lelhetők fel, a Nyírségben, a Dél-Mezőföldön, Belső-Somogyban és a Kisalföldön csak töredékeik maradtak fenn (Borhidi 1999). Kialakulásukban a futóhomok mozgása, illetve a szélsőséges mikroklimatikus viszonyok játszottak főszerepet, és biztosítják napjainkban is a gyepek fennmaradásának lehetőségét (Borhidi 1999). A nyílt homokpusztagyepek a Kiskunság esetében a *Festucetum vaginatae* típusba tartoznak, ezzel szemben a Nyírség homoki régiójában a *Festuco vaginatae* – *Corynephoretum* gyeptípus a jellemző. A gyeplet alkotó növényzet hasonló szerkezetű mindkét területen, viszont fajösszetételükben jelentős eltéréseket mutatnak. A mélyebb fekvésű, homokbuckák közti területeken a *Galio veri* – *Holoschoenetum vulgare* zárt homokpusztagyeptípust találjuk a Kiskunságban, míg a Nyírségben a degradációt jelző *Cynodonti* – *Festucetum pseudovinae* növénytársulás a jellemző.

A nyílt homokpusztagyepek szárazabb és tápanyagban szegényebb homoktalajokon, általában a buckák tetején találhatóak a zárt homokpusztagyepekkel szemben, melyeket a nedvesebb, mélyebb fekvésű és tápanyaggal jobban ellátott részekben találhatjuk. Éppen ennek köszönhetően a zárt homokpusztagyepek területének jelentős részét felszántották jó minőségű talajuk miatt, emiatt mára már csupán kevés állomány maradt belőlük, azok is többnyire kis kiterjedésű és erősen degradált állapotú, kiszáradt foltok (Csecserits és Rédei 2001). Nyílt homokpusztagyepek viszont még ma is viszonylag nagy kiterjedésben találhatóak főképpen a Kiskunságban, a Nyírségben a természetes állapotú gyepek aránya jóval kisebb. Az 1960-as évektől kezdődően a szántóföldi művelés felhagyása egyre elterjedtebb lett, és a tendencia a szocializmus bukása után egyre inkább felerősödött, és a mai napig is tart (Biró és mtsai. 2008; Török és mtsai. 2008).

### Kiskunság

#### *Nyílt évelő mészkedvelő homokpusztagyepek*

Intrazonális élőhelyek, nagyobb kiterjedésű állományokban is előforduló endemikus növénytársulások (Borhidi 1999). Származási kapcsolatban állnak a Középhegység dolomit sziklagyepeivel és sziklafüves lejtőivel (Ősmátra elmélet újraértelmezése: Borhidi 1997). A gyeplet alkotó fajok egy része endemikus-szubendemikus (például kései szegfű – *Dianthus serotinus*, homoki vértő – *Onosma arenaria* és homoki varjúháj – *Sedum urvillei* subsp. *hillebrandtii*), illetve pontusi-kontinentális elem (például homoki árvalányhaj – *Stipa borystenica*; homoki csüdfű – *Astragalus*

*varius*), de pontusi-mediterrán-szubmediterrán fajok (például a báránypirosító – *Alkanna tinctoria*) is megtalálhatóak. A gyepek talaja rossz vízgazdálkodású homoktalaj. A nyílt homokpusztagyepek alkotják a futóhomok megkötésének első stádiumát, a homokborítást is elviselő, stressztűrő fajokkal. Társulásalkotó fűfajok a magyar csenkesz (*Festuca vaginata*) és a homoki árvalányhaj (*Stipa borystenica*). Túllegeltetés során felszaporodhatnak a homok specialista gyomfajai, mint a fedél rozsnok (*Bromus tectorum*), vagy az inváziós fajok, mint a selyemkóró (*Asclepias syriaca*).

#### *Zárt szürke kákás homoki gyepek*

Eredetileg a kis buckaközi lápszemek vagy mocsarak parti zónájának kákás vegetációja, amely a buckaközi mélyedések növényzetét keskeny szalagszerű övként veszi körül. Reliktum jellegű társulás, állományai egyre inkább eltűnőben vannak (Borhidi 1999). Zárt homoki gyepek finomabb szemcséjű, kevésbé meszes, kötöttebb homokján található meg. Vegetációja kétszintű, laza szerkezetű. Felső szintjét csaknem kizárólag a szürke káka (*Holoschoenus romanus*), alsó szintjét a kákatövek között fellelhető homokpusztagyep elemeinek laza mintázatú közössége alkotja. Gyakran alkot mozaikszerű komplexet a rozmaringlevelű fűz (*Salix rosmarinifolia*) buckaközi cserjésével. A társulás átmeneti helyzeténél fogva igen érzékeny a talajvíz mozgására. Ezt a tulajdonságát jelzi a pionír homoki gyepek egyéves fajainak előfordulása, mint a homoki keserűfű (*Polygonum arenarium*) és a fedélrozsnok (*Bromus tectorum*). Fejlett mohaszintjét a homokpusztai mohák és zuzmók alkotják.

#### **Nyírség**

##### *Nyílt évelő mézskerülő homokpusztagyepek*

A Nyírség területén egykor gyakoriak voltak a nyílt, mozgó homokfelszínek, viszont ezek idővel visszaszorultak, mára el is tűntek. Feltételezések szerint a nyílt homoki vegetáció ezen a területen csupán az erdőirtásoknak, legeltetésnek és szántásoknak köszönhető, bár a flóra gazdagsága arra enged utalni, hogy mindig is voltak őshonos, nyílt foltok, melyeknek a fennmaradását talán épp az emberi beavatkozás tette lehetővé. A savanyú nyírségi homok növényzete elűt a Duna-Tisza közére jellemző vegetációtól. Jellemző állományalkotó füvei a magyar csenkesz (*Festuca vaginata*) és az ezüstperje (*Corynephorus canescens*). Ezen kívül megtalálhatjuk a kékcskillagot (*Jasione montana*), a juhsóskát (*Rumex acetosella*), a homoki pipitért (*Anthemis ruthenica*), hiányzik viszont a naprózsa (*Fumana procumbens*), a báránypirosító (*Alkanna tinctoria*), a szamárkönyér (*Echinops ruthenicus*) és a

Kiskunságra olyannyira jellemző borókás-törpenyáras buckás táj (csupán 2 helyről ismert a boróka - *Juniperus communis*). A legeltetett, másodlagosan füvesedő területeken a homok megkötését segíti a fedélrozsok (*Bromus tectorum*), a csillagpázsit (*Cynodon dactylon*) és a homoki keserűfű (*Polygonum arenarium*).

### *Homoki száraz legelő*

A kötöttebb talajú homokbuckák legeltetése során keletkező másodlagos növénytársulás, amely többnyire semleges vagy enyhén savanyú, humuszos, közepesen kötött talajokon alakul ki. A trágyázás miatt a talaj nitrogéntartalma viszonylag magas. Gyepalkotó fajai a veresnadrágcsenkesz (*Festuca pseudovina*) és a csillagpázsit (*Cynodon dactylon*). Ezen kívül megtalálhatjuk a gumós perjét (*Poa bulbosa*), puha rozsnokot (*Bromus mollis*), keskenylevelű sást (*Carex stenophylla*). Gyakran találkozhatunk olyan kísérőfajokkal, mint a homoki pimpó (*Potentilla arenaria*), az ezüstpimpó (*Potentilla argentea*), a farkaskutyatej (*Euphorbia cyparissias*) vagy a juhsóska (*Rumex acetosella*). A legeltetés következtében ebből a társulásból a homokpusztagyep igényesebb fajai eltűntek, és többnyire zavarástűrő fajok vették át a helyüket (*Eryngium campestre*, *Rumex acetosa*).

### **2.1.3. Mintavétel**

Jelen kutatásunkban a Kiskunságban 20, illetve a Nyírségben 12 különböző korú homoki parlagot vizsgáltunk. A vizsgált parlagokat négy korcsoportba soroltuk a Kiskunság esetében, ezek az alábbiak voltak: 10 évnél fiatalabb, 10-20 év közötti, 20-40 év közötti, illetve 40 évnél idősebb korcsoportú parlagok. Minden korcsoport esetében 5-5 parlagon végeztük a vizsgálatokat. A nyírségi régióban a parlagokat három korcsoportra osztottuk: 10 évnél fiatalabb, 10-20 év közötti, illetve 20-40 év közötti korcsoportra, mindegyik korcsoport esetében 4 parlagot vizsgáltunk. Minden parlagon kijelöltünk egy 5×20 m-es mintaterületet. Ezen belül 5 db 2×2 m-es kvadrátban feljegyeztük az edényes növényfajok százalékos borításértékeit. Két mintavételi időpontban végeztük vizsgálatainkat 2012-ben: egy kora tavaszi (április végi) és egy nyári (július eleji) felmérést készítettünk, hogy mindkét aspektus jellemző fajait megtaláljuk. Ugyanezzel a mintavételi elrendezéssel vizsgáltuk a nyílt és zárt homokpusztagyep (referencia gyep) vegetációját, típusonként 3-3 állományt vizsgálva. Mintaterületeinkről talaj átlagmintákat is vettünk a Kiskunságban; a mintaterületek talajjellemzőit az 1. táblázat foglalja össze.

**1. táblázat.** A különböző korú kiskunsági parlagok, illetve a nyílt és zárt referencia gyepek talajjellemzői (átlag ± szórás).

Korcsoport	<10 éves	10-20 éves	20-40 éves	>40 éves	nyílt referencia	zárt referencia
pH (KCl)	7,51±0,17	7,59±0,08	7,58±0,07	7,55±0,14	7,73±0,06	7,64±0,10
Szénsavas mész [m/m%]	5,57±3,65	7,99±0,52	7,58±1,49	8,10±2,89	8,16±3,12	8,44±0,96
Humusz [m/m%]	0,94±0,41	0,86±0,24	1,49±0,64	1,34±0,44	0,87±0,19	1,35±0,69
Nitrogén-nitrit+nitrát [mg/kg] (KCl-oldható)	1,00±0,69	1,30±0,91	1,77±0,88	1,87±0,55	1,54±0,10	1,75±0,84
Foszfortartalom	94,38±49,55	97,36±93	60,39±19	57,82±30,18	29,00±4,00	31,00±4,11

#### 2.1.4. Adatelemzés

A két mintavételi időpont adatai közül minden fajnál azt az adatot vettük figyelembe, amikor a faj legnagyobb borításban volt jelen. A vizsgálati területen előforduló fajokat életforma-típusok szerint soroltuk be az alábbi kategóriákba: félcserjék (chamaephyták – Ch), évelő lágyszárúak (hemikryptophyták – H), hagymás-gumós évelők (geophyták – G), rövid-életűek (therophyták – Th és hemitherophyták – TH). Az Ellenberg-féle nitrogén-igény értékek magyarországi viszonyokhoz adaptált változatát (Borhidi-féle nitrogén-igény, NB érték: Borhidi 1995) az elemzésekben súlyoztuk az egyes fajok százalékos borításával. A rövidéletű fajokat tovább csoportosítottuk tavasszal, illetve ősszel csírázó fajokra Ujvárosi (1957) és Hunyadi (1988) alapján. A célfajokat a Borhidi-féle (1995) cönoszisztematikai affinitás szerint osztályoztuk, célfajnak tekintettük a Festuco-Brometea társuláscsoportba kötődő fajokat. A lokálisan inváziós fenyérfű (*Botriochloa ischaemum*) esetében módosítottuk a besorolást, és a fajt nem tekintettük célfajnak. A klonálisan terjedő fajokat hat csoportba osztottuk a CLO-PLA adatbázis alapján, a terjedési sebességet figyelembe véve (Klímešová és de Bello 2009; <http://clopla.butbn.cas.cz/>). A vizsgálati területeinken előforduló fajok az adatbázisban szereplő 17 klonális terjedési kategóriából mindössze 10 kategóriába voltak besorolhatóak. A vizsgált fajokat az alábbi csoportokba soroltuk (az egymást követő kategóriák fajai potenciálisan egyre növekvő vegetatív terjedési sebességre képesek; az adatbázisban lévő eredeti számokat zárójelbe tettük): Clo 1:

nincs vegetatív növekedés (0); Clo 2: lassú terjedés rizómákkal (9); rövid internódiumokkal, gyökérhasadással (14); Clo 3: hajtás eredetű, földalatti gumókkal (12), illetve hagymákkal (13), vagy gyökérgumókkal (16) történő lassú terjedés; Clo 4: hosszú rizómákkal, tarackokkal való terjedés (10), valamint gyökérrügyekkel való terjedés (15); Clo 5: gyors terjedést elősegítő föld feletti indával (1); Clo 6: sarjgumókkal, sarjgumókkal terjedő növények (4). A fajokat három további csoportba soroltuk az évenkénti klonális terjedési távolságok alapján. A három kategória az alábbi volt: (1)  $<0,01$  m/év; (2)  $0,01-0,25$  m/év; (3)  $>0,25$  m/év (Klimešová és de Bello 2009; <http://clopla.butbn.cas.cz/>). A propagulumok terjesztési módja szerint úgyszintén három csoportba soroltuk a fajokat: zoochor, anemochor propagulum terjesztési típusú, illetve semmilyen terjesztő képlettel, függeléssel nem rendelkező fajok által alkotott csoportokba. Ezen kívül összegyűjtöttük a fajok átlagos magtömeg adatait, forrásként saját adatbázist használva (Török és mtsai. 2013), illetve a fajok átlagos magasságát az Új Magyar Fűvészkönyvből (Király 2009).

A fajok borításában és fajszámban megfigyelhető vegetációs változásokat egyutas általános lineáris modellel (GLM) elemeztük. (Zar 1999). Az általunk használt GLM analízisben a korcsoport volt a fix faktor, a mintavételi terület volt a random faktor. A függő változók a következők voltak: az egyes életforma-csoportok borításai, a rövidéletű és évelő inváziós fajok borítása, a célfajok borítása, a klonális csoportok borításai, illetve a borításokkal súlyozott NB értékek, valamint a laterális terjedési távolságra, propagulum terjesztési módra, illetve az átlagos magtömeg és magasság adatokra vonatkozó borítások, illetve fajszámok. A szignifikánsan elváló csoportok detektálásához egyutas ANOVA-t használtunk, post-hoc tesztként Tukey-tesztet alkalmaztunk. A parlagokon, illetve referencia gyepekben előforduló vegetációt klaszteranalízissel osztályoztuk, Rogers-Tanimoto indexet (Ward-féle fúziós algoritmus) használva. A parlagok és referencia gyepek fajösszetételét borításadatokon alapuló NMDS ordinációval hasonlítottuk össze a Hellinger hasonlósági függvény használatával (Legendre és Legendre 1998). Kanonikus korrespondencia analízissel (CCA) vizsgáltuk meg a mintavételi területek vegetációs változásait a talajparaméterek függvényében. A statisztikai elemzéseket az SPSS 17.0 (SPSS Inc. Released 2008. SPSS Statistics for Windows, Version 17.0. Chicago: SPSS Inc.), Canoco (4.0 verzió, ter Braak és Šmilauer 2002) és az R statisztikai környezetben végeztük (R Development Core team 2010). A nevezéktan a fajok esetében Király (2009) és Király és mtsai. (2011) munkáját, a társulások esetében pedig Borhidi (1995) munkáját követi.

## 2.2. Biotikus interakciók hatása a növények túlélésére és fejlődésére

### 2.2.1. Vizsgálati terület

Mintaterületünk Dél-Csehországban, Ohrazení település közelében (N 48°57' E 14°35', 510 m) helyezkedik el. A vizsgált területen az átlagos évi középhőmérséklet 7,8 °C, míg az évi átlagos csapadékmennyiség 620 mm. A mintavételi területen található nedves gyep talaj tápanyagtartalma alacsony (össznitrogén: 6-8 g/kg, összfoszfor: 400-500 mg/kg, C/N arány: 4/5; bővebb jellemzés lásd Lepš 1999; Kotorová és Lepš 1999; Lepš 2004; Špačková és Lepš 2004; Lepš és mtsai. 2011; Mason és mtsai. 2011). A gypet hagyományosan, évi egyszeri vagy kétszeri kaszálással kezelték az 1980-as évek végéig. A terület jellemző vegetációja a kékperjés láprét (*Molinion* típus), *Violion caninae* elemekkel. A gypet alkotó uralkodó fűvek a *Molinia coerulea*, *Nardus stricta*, *Festuca rubra* és a *Holcus lanatus*. A fajgazdag kaszálórét több tíz sásfajnak (ilyenek például a *Carex panicea*, *C. hartmanii*, *C. nigra*, *C. palescens*, *C. pilulifera*, *C. pulicaris*), illetve számos kétszikű fajnak ad otthont. A vizsgált növényközösségben a fajdenzitás átlagosan 30 edényes növényfaj/m<sup>2</sup>.

1994-ben egy hosszútávú manipulációs kísérlet kezdődött, mely során kombinált kaszálást, műtrágyázást és a domináns faj (*Molinia coerulea*) eltávolítását alkalmazták teljes faktoriális elrendezésben. A nyolcféle kezeléskombinációt három ismétlésben alkalmazták (24 darab 2×2 m-es kvadrát). A kísérlet indításakor a műtrágyázást NPK alapműtrágyával végezték 65 g/m<sup>2</sup> mennyiségben, melynek összetétele az alábbi volt: 12 m/m% N (nitrát és ammónium), 19 m/m% P (P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> formájában) és 19 m/m% K (K<sub>2</sub>O formájában). A műtrágyát őszi (50 g/m<sup>2</sup>) és tavasszal (15 g/m<sup>2</sup>) juttatták ki. 1997-től 50 g/m<sup>2</sup> mennyiséget alkalmaztak, és a teljes mennyiséget tavasszal juttatták ki.

### 2.2.2. Kísérleti berendezés, vizsgált fajok átültetése

A kísérlet során három, különböző növekedési formájú, a területen gyakori évelő növényfaj fiatal egyedeit ültették ki a kísérleti területre. Az egyik közülük a közönséges lizinka (*Lysimachia vulgaris*), rizómákkal is hatékonyan szaporodó faj, melynek átlagos hajtásmagassága elérheti az 50-150 cm-es nagyságot is. Gyakori nedves gyepi faj, mely a vizsgálati terület vegetációjában a három kiültetett faj közül a leggyakoribb volt. A másik két faj a *Prunella vulgaris*, illetve a *Plantago lanceolata* volt. Míg a közönséges gyíkfűre (*Prunella vulgaris*) a kúszó, vagy részben elfekvő, átlagosan mintegy 5-30 cm magasságot elérő hajtások a jellemzőek, addig a lándzsás útifű (*Plantago lanceolata*) tölevélrózsát és 10-40 cm magas,

levéltelen tőkocsányokat fejleszt. Az előbbi faj a mezofil gyepekben és nedves erdőszéli vegetációban gyakori, az utóbbi viszont számos gyeptípusban előfordul, beleértve a zavart termőhelyeket is. A kiválasztott fajokat tőzeg-granulátummal megtöltött edényekben nevelték, amíg megközelítőleg azonos nagyságot értek el (a *Plantago lanceolata* esetében megközelítőleg 4 cm-es nagyságú levelekkel, a *Prunella vulgaris* és *Lysimachia vulgaris* esetében pedig mintegy 1,5 cm-es nagyságú hajtásokkal), majd kiültették őket a vizsgálati területre. A kiültetés 2000 április közepén történt. Mindhárom faj esetében négy növényegyedet ültettek ki minden 2×2 m-es kvadrátba. A kvadrátok középső, 1×1m-es részének vegetációs változásait hosszú távon monitorozzák, ezért az egyedeket minden esetben ezen a részen kívülre ültették. Két egyedet a kvadrátban jelen levő vegetációba, két egyedet pedig 15 cm átmérőjű, mesterségesen kialakított szabad talajfelszínre, lékekbe (“gap”) ültettek. A lékeket kézi gyomlálással alakították ki, anélkül, hogy az ott lévő növények gyökérzetét megbolygatták volna. Minden kvadrátba 12 növényegyedet ültettek el (3 faj × 2 típusú biotikus környezet (lék vagy vegetáció) × 2 ismétlés), ez összességében 288 fiatal egyedet jelentett (12 egyed kvadrátonként × 24 kvadrát). Azokat az egyedeket, melyek közvetlenül az átültetés után elpusztultak, rögtön helyettesítették újabb egyedekkel (T0 állapot). A túlélési arányt két alkalommal: május 25.-én (T1) és július elsején (T2) jegyezték fel. A második mintavétel (T2) alkalmával minden életben maradt egyedeltávolítottak, és lemérték az életben maradt egyedek földfelszín feletti és – alatti szárazanyag tömegét (48 óráig tartó, 80°C-on történő szárítást követően). Ezen kívül feljegyezték a *Plantago lanceolata* esetében a virágzó hajtások jelenlétét/hiányát (ez volt az egyetlen faj, aminek voltak virágzó hajtásai). Jelen vizsgálathoz az adatelemzés pillanatától csatlakozhattam, a University of South Bohemia Botanikai Tanszékén, České Budějovice-ban, Csehországban megrendezésre került kvantitatív ökológia képzés keretében, 2013-2014 téli félév során.

### 2.2.3. Adatelemzés

Az egyedek kezelésekre (kaszálás, műtrágyázás, domináns faj eltávolítása) és a különböző típusú biotikus környezetre (lék vagy vegetáció) adott túlélési válaszát általánosított lineáris kevert modellek (GLMM) segítségével elemeztük, binomiális eloszlást alkalmazva (logit link függvény). A modellek parametrizálását a REML módszerrel (Restricted Maximum Likelihood) végeztük. Két különböző modellt használtunk a növények első (T0-T1 között), illetve a második időszakban (T1-T2 között) mutatott túlélésének jellemzésére. Az egyedek túlélése mindkét modell esetében függő változóként szerepelt. Az adott faj (*Lysimachia vulgaris*, *Plantago lanceolata*, *Prunella vulgaris*), a különböző típusú környezet (lék vagy vegetáció) és a kezelések (műtrágyázás, kaszálás és a domináns faj eltávolítása) jelenléte vagy

hiánya voltak a fix faktorok, míg a mintavételi elrendezés a random faktor. A szignifikáns hatótényezők kiválasztását a „likelihood ratio test” (LRT) nevű statisztikai módszerrel végeztük. A *P. lanceolata* virágzási sikerét szintén általánosított lineáris kevert modellek (GLMM) segítségével elemeztük, binomiális eloszlást alkalmazva, a korábbiakban leírtak szerint. A virágos hajtások jelenléte/hiánya volt a függő változó. A különböző típusú biotikus környezet, a kezelések jelenléte vagy hiánya voltak a fix faktorok, míg a mintavételi elrendezés a random faktor. A kezelések és a különböző típusú biotikus környezet hatását a földfelszín feletti biomasszára és a gyökér-hajtás arányra általános lineáris kevert modellek segítségével elemeztük, a változók logaritmálását követően. Ez utóbbi elemzést mindössze két faj esetében (*Plantago lanceolata*, *Prunella vulgaris*) végeztük el, mivel a közönséges lizinka, *Lysimachia vulgaris* túlélő egyedeinek száma túl alacsony volt (mindössze 17 egyed a 96-ból). Az adott faj, a különböző típusú biotikus környezet, illetve a kezelések jelenléte vagy hiánya jelen esetben is a fix faktorok voltak, a mintavételi elrendezés pedig random faktor. Az általánosított lineáris kevert modellek alkalmazása, melyek révén az egyedek túlélését, illetve a *P. lanceolata* reprodukciós sikerét vizsgáltuk, az lme4 csomagban található *glmer* függvényvel történt (Bates és mtsai. 2013), R 3.02 statisztikai környezetben (R Development Core Team 2013). A logaritmált biomassza, illetve gyökér-hajtás arány adatok esetében használt általános lineáris kevert modelleket a STATISTICA 10.0 programmal (StatSoft Inc., Tulsa, OK, USA) végeztük.

### 2.3. A kompetíciós környezet hatása a parlagfű csírázására

#### 2.3.1. A vizsgált faj jellemzése

Az ürömlevelű parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia*) Észak-Amerikában őshonos, szélbeporzású, egylaki, váltivarú, egyéves faj. Magját a 19. század második felében hurcolták be Európába. Fokozatosan elterjedt Dél-Európában, Oroszország déli területein, Ukrajnában, a Balkán-félszigeten, Közép- és Dél-Amerikában, Ázsiában és Ausztráliában. Agresszíven terjed Ausztriában, Szlovákiában, Lengyelországban, Törökországban és a Koreai-félszigeten is (Makra és mtsai 2005). Az 1996 és 1997 évben végzett felmérések szerint a legnagyobb borítással rendelkező szántóföldi gyom Magyarországon, melyet nem csupán versenyképességével magyaráznak, hanem herbicidrezisztens biotípusának megjelenésével és allelopátiára való képességével úgyszintén (Brückner 2001). Legnagyobb borítást a fiatal parlagokon ér el. Ott, ahol a szukcesszió előrehaladtával a másodlagos gyepek záródnak, a parlagfű mennyisége is csökken. A szántóterületre telepített erdőkben szintén nagy borítással lehet jelen (Csecserits és mtsai 2009). Pollenje rendkívül allergén, így humánegészségügyi problémákat okoz (Makra és mtsai. 2005).

### 2.3.2. A kompetíciós környezet kialakítása

#### *Magvakból és csíranövényekből álló kompetíciós környezet kialakítása*

144 darab, 1 literes (kb.  $10 \times 10 \times 10 \text{ cm}^3$ ) cserepet töltöttünk meg kertészeti virágfölddel 2011-ben, melyeket egy szabadtéri kísérleti területre helyeztünk ki (Babes-Bolyai Tudományegyetem, Alexandru Borza Botanikus Kert, Kolozsvár). Minden földdel töltött cserep tetejére 20 db parlagfű magot helyeztünk el. A parlagfű magok csírázásához kompetíciós környezetet alakítottunk ki úgy, hogy a 20 db parlagfű mag mellé három faj (egynyári seprence - *Erigeron annuus*, egyéves; vadmurok - *Daucus carota*, kétéves; négyélű fűzike - *Epilobium tetragonum*, évelő) egyikének magjait szórtuk el. Hasonló kísérleti körülmények mellett, a már előkészített 20 parlagfű mag mellé további parlagfű magokat helyeztünk el (intraspecifikus kompetíciós környezet). A kompetítor fajok magjait három denzitásban szórtuk el: (1) kontroll, a parlagfű magok mellé nem kerültek más magok, (2) alacsony denzitás, 20 *Ambrosia/Daucus* mag vagy 40 *Erigeron/Epilobium* mag került a 20 *Ambrosia* mag mellé (a számbeli különbség oka a magok eltérő mérete), (3) magas denzitás, 40 *Ambrosia/Daucus* mag vagy 80 *Erigeron/Epilobium* mag került a 20 *Ambrosia* mag mellé. Minden kísérleti felálláshoz 16 ismétlést állítottunk össze. A magvakat a Kisbács falu (Kolozs megye, Románia) melletti parlagterületről gyűjtöttük 2010-2011 során, majd 10 hétig tartó hidegkezelésnek vetettük alá  $4 \text{ }^\circ\text{C}$ -on, 2011 februártól kezdődően. A cserepek felénél (minden kísérleti felállítás esetén 8 ismétlés) a kompetítor fajok csíráit a csírázás legelső jelénél eltávolítottuk (mag – mag kompetíció mérése). A cserepek másik felénél a csíranövényeket nem távolítottuk el (mag – csíranövény kompetíció mérése). Intraspecifikus kompetíció esetén 20 mag mellett vékony drótot helyeztünk el, és csupán ezeket vettük figyelembe az elemzéskor. Minden kezelés esetén NPK műtrágyával gazdagítottuk a talaj tápanyagtartalmát, és rendszeresen öntöztük a cserepeket. A magvak csírázását kétnaponta ellenőriztük az aktív csírázási periódus egész időtartama alatt. A kísérletet 2011 június 25.-én fejeztük be, akkor, amikor már két hete nem csírázott újabb parlagfű mag. A csíranövények földfeletti biomasszájának tömegét szárítás után ( $85 \text{ }^\circ\text{C}$ -on 48 órán keresztül) lemértük. A nem csírázó magvakat visszanyertük a talajból egy kb. 5 cm mélységbe helyezett géz segítségével, majd az ép magvak életképességét tetrazolium-klorid vizes oldatával teszteltük.

#### *Felnőtt növényekből álló kompetíciós környezet kialakítása*

Ehhez a kísérlethez hasonló méretű cserepeket és ugyanolyan kísérleti

körülményeket alkalmaztunk, mint az előzőekben leírtak. A 20 parlagfű mag kiszórása előtt 1 (alacsony denzitás) vagy 3 (magas denzitás) *Ambrosia*, *Daucus*, *Epilobium* vagy *Erigeron* egyedét ültettünk el az 1 literes, kertészeti virágfölddel töltött cserepekbe. Minden denzitás és faj esetén 8 ismétlést állítottunk össze. A növényeket ugyanarról a területről gyűjtöttük, a gyökereik átmosása után pedig elültettük őket a kísérleti cserepekbe. Az *Erigeron* és *Epilobium* 5 cm-es átmérőjű áttelelő tölevélrózsáit, a *Daucus* esetén az 5-8 cm-es csíranövényeket, míg az *Ambrosia*-t kétleveles állapotban gyűjtöttük be. Mire a parlagfű magok csírázni kezdtek, valamennyi faj lendületes növekedésnek indult, és jelentős szármagasságot ért el. A csírázó parlagfüveket nem távolítottuk el, és mindenben hasonlóan jártunk el, mint a fentebb részletezett kísérlet esetén.

#### *A dormáns magvak arányának tesztelése*

Egy harmadik típusú csíráztatásos kísérlet keretén belül azt teszteltük, hogy megfelelő, kompetíciómentes környezetben lévő magvak milyen arányban csíráznak, illetve milyen arányban maradnak dormánsak. 1 literes cserepek felszínére 20 parlagfű magot helyeztünk el, és hasonló körülmények között tartottuk őket, mint a korábbi kísérleti elrendezések esetén. A különbség az volt, hogy a magvakat a legelső csírázási jel esetén eltávolítottuk, így biztosítva a lehető legkevesebb interakciót a magvak között. A kicsírázott magvak számát rögzítettük, a nem csírázott magvakat visszanyertük a talajból, és megvizsgáltuk életképességüket.

#### **2.3.3. Adatelemzés**

A parlagfű magok csírázását két változóval jellemeztük: (1) a *csírázási arány*: a csírázó és a kiszórt magvak cserepenkénti hányadosa százalékban kifejezve, (2) a *csírázás átlagos ideje* (napok). Az általunk használt képlet:

$\Sigma(i \times n_i) / \Sigma n_i$ , ahol  $i$  a magszórástól számított napokat, míg  $n_i$  az  $i$ -edik napon számolt új csíranövények számát jelenti (Tielbörger és Prasse 2009). A csíranövények fejlettségét az átlagos biomasszával jellemeztük. Ezt a három változót függő változóknak tekintettük a statisztikai analízisek során. Teljes faktoriális általános lineáris modellt (LM) építettünk mindhárom függő változó esetén, hogy a három kezelési faktor (a kompetítorok identitása (4 faj), azok életszakasza (mag, csíranövény, felnőtt) és a denzitás (magas, alacsony)) hatását és a közöttük fellépő interakciókat teszteljük. Modellszelekciós eljárásként a lépésenkénti kihagyás módszerét alkalmaztuk (Zuur és mtsai. 2009). Az összehasonlításokat egy faktoros varianciaanalízisekkel (ANOVA) és páronkénti kontrasztok segítségével értékeltük ki. Az egy faktoros ANOVA-kat külön számoltuk az alacsony és magas denzitású kísérleti felállások esetén, míg a másik két kezelésből (faj és életszakasz) egy

összetett változót hoztunk létre ennek a két faktornak a kombinálásával, mely fix faktorként szerepelt a modellekben. Ugyanazon függő változókat használtuk, melyeket a korábbi elemzéseknél is. A kezelések hatását a talajban maradt dormáns magvakkal szemben általánosított lineáris modell segítségével (negatív binomiális eloszlás) elemeztük, majd a *glht* függvényt használtuk a kezelési szintek közötti kontrasztok kiszámolására. A három felnőtt kompetitor allelopatikus hatásának tesztelését egy faktoros ANOVA segítségével végeztük, ahol a függő változók ugyancsak az előbbieken felsoroltak voltak. Az adatok elemzéséhez az R statisztikai környezetet (R Development Core Team 2009) használtuk.

### 3. Eredmények

#### 3.1. Spontán szukcessziós vizsgálatok homoki parlagokon

##### 3.1.1. A funkcionális csoportok dominanciaviszonyai

Kiskunsági mintaterületeinken összesen 108 edényes növényfajt találtunk, ebből 63 faj fordult elő a fiatal, 57 faj a középidős, 58 faj pedig az idős parlagokon. A nyílt referencia gyepekben 31, míg a zárt referencia gyepekben 50 faj fordult elő. A nyírségi mintaterületeinken összesen 127 edényes növényfaj fordult elő. A fiatal parlagokon 70, a középidős parlagokon 66, az idős parlagokon 71, a nyílt referencia gyepekben 44, a zárt referencia gyepekben pedig 48 edényes növényfajt találtunk.

Azt találtuk, hogy a hemikriptofitonok és geofitonok borítása növekedett a szukcessziós kor előrehaladásával, ez szignifikáns volt a hemikriptofitonok esetében mindkét régióban, a geofitonok esetében mindössze a savanyú homoki régióban (2. táblázat). Az évelő fajok borítása az idős parlagokon pozitívan korrelált az adott faj fiatal parlagokon tapasztalt borításértékeivel mindkét régióban. A rövid életű fajok borítása csökkent a szukcesszió során mindkét régióban (2. táblázat). A rövidéletű fajok közül alig néhány faj volt jelen a középidős és idős parlagokon a meszes homoki régióban. Bizonyos rövidéletű fajok a nyílt referencia gyepekben is jelen voltak (pl. berzedt rozsnok – *Bromus squarrosus*, homoki seprőfű – *Kochia laniflora*, pusztai ternye – *Alyssum desertorum* és homoki keserűfű – *Polygonum arenarium*). A savanyú homoki régió középidős- és idős homoki parlagjain előforduló rövidéletű fajok többnyire nem célfajok voltak (pl. fedélrozsnok – *Bromus tectorum* és szöszös bükköny – *Vicia villosa*). A fiatal parlagokon előforduló rövidéletű fajok nagy része őszi csírázási maximummal jellemezhető. Az őszi csírázású rövidéletű fajok borítása majdnem tízszer kisebb volt a középidős és idős parlagokon, mint a fiatal parlagokon. A tavaszi csírázású rövidéletű fajok

borítása is jelentősen csökkent a szukcesszió során, bár a különbség kevésbé volt kifejezett, mint az őszi csírázású rövidéletű fajok esetében. A klonális terjedési képességgel nem rendelkező fajok (Clo 1) borítása csökkent mindkét régió esetében. A klonális terjedési képességgel rendelkező fajok borítása pedig növekedett a szukcessziós kor előrehaladásával (2. táblázat). A klonális terjedési kategóriák közül a Clo 2-es kategóriába sorolható fajok borítása növekedett szignifikánsan a meszes homoki régió esetén, míg a savanyú homoki régióban a növekedés a Clo 2-es és Clo 4-es kategóriák esetében volt szignifikáns. A leggyakoribb klonális terjedési kategória a Clo 2 volt a meszes homoki régióban, míg a Clo 4 a savanyú homoki régióban volt jelen nagyobb gyakorisággal. A rövidéletű inváziós fajok átlagos borítása szignifikánsan csökkent a szukcesszió során, ez mindössze a meszes homoki régióban volt szignifikáns. Az élől inváziós fajok közül csak egy faj (selyemkóró – *Asclepias syriaca*) volt jelen a mintaterületeken mindkét régióban. Borítása szignifikánsan csökkent a parlagok korának növekedésével a Kiskunságban. A Nyírségben ezzel szemben szignifikánsan növekedett a borítása a szukcesszió során (2. táblázat).

**2. táblázat.** A különböző funkcionális csoportok százalékos borításértékeiben történő változások (átlag±SE). Klonális terjedési kategóriák: Clo 1: nincs vegetatív növekedés; Clo 2: lassú terjedés rizómákkal, rövid internódiumokkal, gyökérhasadással; Clo 3: hajtás eredetű, földalatti gumókkal, illetve hagymákkal, vagy gyökérgumókkal történő lassú terjedés; Clo 4: hosszú rizómákkal, tarackokkal való terjedés, valamint gyökérrügyekkel való terjedés; Clo 5: gyors terjedést elősegítő föld feletti indával való terjedés; Clo 6: sarjhagymákkal, sarjgumókkal terjedő növények. NB: Borhidi-féle nitrogén-igény, NB érték (Borhidi 1995). A korcsoportok közötti szignifikáns különbségeket általános lineáris modell és Tukey-teszt segítségével határoztuk meg (n.s.- nem szignifikáns; \*- $p<0.05$ ; \*\*- $p<0.01$ ; \*\*\*- $p<0.001$ ).

	<i>p</i>	F	Fiatal	Középidős	Idős
<b>Meszes homoki régió (Kiskunság)</b>					
<b>Chamaefitonok</b>	n.s.	2,59	1,86±2,96	3,48±1,47	0,15±0,09
<b>Hemikriptofitonok</b>	***	8,61	26,76±4,86 <sup>a</sup>	52,30±5,04 <sup>b</sup>	60,55±4,22 <sup>b</sup>
<b>Geofitonok</b>	n.s.	0,31	6,48±1,57	5,73±2,35	7,74±1,79
<b>Rövidéletűek</b>	***	20,47	27,13±5,91 <sup>a</sup>	8,87±1,51 <sup>b</sup>	4,39±1,05 <sup>b</sup>
<b>Őszi csírázású rövidéletűek</b>	***	35,18	21,61±4,31 <sup>a</sup>	1,90±0,73 <sup>b</sup>	1,83±0,60 <sup>b</sup>
<b>Tavaszi csírázású rövidéletűek</b>	***	4,82	5,52±1,93 <sup>ab</sup>	6,97±1,46 <sup>a</sup>	2,56±0,81 <sup>b</sup>
<b>Rövidéletű invazívok</b>	*	4,57	0,95±0,59 <sup>ab</sup>	1,00±0,32 <sup>a</sup>	0,01±0,08 <sup>b</sup>
<b>Élől invazívok</b>	***	10,57	10,43±2,01 <sup>a</sup>	0,70±0,40 <sup>b</sup>	2,33±1,05 <sup>b</sup>

<b>Clo 1</b>	***	23,05	32,62±5,54 <sup>a</sup>	8,94±1,39 <sup>b</sup>	5,89±1,53 <sup>b</sup>
<b>Clo 2</b>	***	8,84	6,17±2,08 <sup>a</sup>	37,11±5,08 <sup>b</sup>	37,12±4,03 <sup>b</sup>
<b>Clo 3</b>	n.s.	2,92	0,00±0,00	0,02±0,02	0,12±0,05
<b>Clo 4</b>	n.s.	1,31	19,92±3,18	19,87±2,22	25,51±3,50
<b>Clo 5</b>	n.s.	0,03	3,54±1,35	4,42±2,38	4,21±1,25
<b>Clo 6</b>	n.s.	1,96	0,00±0,00	0,02±0,02	0,00±0,00
<b>Célfajok</b>	***	16,43	19,72±4,80 <sup>a</sup>	59,05±3,52 <sup>b</sup>	51,57±3,53 <sup>b</sup>
<b>NB</b>	***	25,70	2,47±0,16 <sup>a</sup>	1,11±0,11 <sup>c</sup>	1,43±0,07 <sup>b</sup>
<b>Savanyú homoki régió (Nyírség)</b>					
<b>Kamefitonok</b>	n.s.	2,021	0,01±0,04	0,13±0,08	0,01±0,01
<b>Hemikriptofitonok</b>	**	5,443	31,70±7,22 <sup>a</sup>	47,72±3,85 <sup>ab</sup>	55,48±3,27 <sup>b</sup>
<b>Geofitonok</b>	*	3,698	3,30±2,07 <sup>a</sup>	8,96±2,63 <sup>ab</sup>	14,83±2,75 <sup>b</sup>
<b>Rövidéletűek</b>	***	14,161	26,92±5,06 <sup>a</sup>	8,87±2,10 <sup>b</sup>	3,45±0,91 <sup>b</sup>
<b>Őszi csírázású rövidéletűek</b>	*	3,235	3,02±0,63 <sup>a</sup>	2,58±0,40 <sup>a</sup>	1,38±0,45 <sup>a</sup>
<b>Tavaszi csírázású rövidéletűek</b>	***	12,046	23,90±5,15 <sup>a</sup>	6,29±2,09 <sup>b</sup>	2,08±0,76 <sup>b</sup>
<b>Rövidéletű invazívok</b>	n.s.	2,975	2,94±0,63	1,13±0,21	1,21±0,45
<b>Évelő invazívok</b>	**	5,175	0,01±0,01 <sup>ab</sup>	0,00±0,00 <sup>a</sup>	1,70±0,62 <sup>b</sup>
<b>Clo 1</b>	***	12,147	26,63±5,12 <sup>a</sup>	9,84±2,25 <sup>b</sup>	4,50±0,88 <sup>b</sup>
<b>Clo 2</b>	*	4,193	3,37±0,85 <sup>a</sup>	18,88±2,80 <sup>b</sup>	12,04±3,19 <sup>ab</sup>
<b>Clo 3</b>	n.s.	0,487	0,00±0,00	0,016±0,02	0,13±0,02
<b>Clo 4</b>	***	10,098	23,29±5,93 <sup>a</sup>	29,57±4,05 <sup>a</sup>	52,26±4,90 <sup>b</sup>
<b>Clo 5</b>	n.s.	0,76	8,59±3,02	7,42±2,41	4,84±1,51
<b>Clo 6</b>	n.s.	2,425	0,05±0,04	0,00±0,00	0,01±0,01
<b>Célfajok</b>	n.s.	1,652	23,27±5,91	29,11±4,44	36,21±4,03
<b>NB</b>	n.s.	1,471	3,98±0,16	3,38±0,27	4,02±0,35

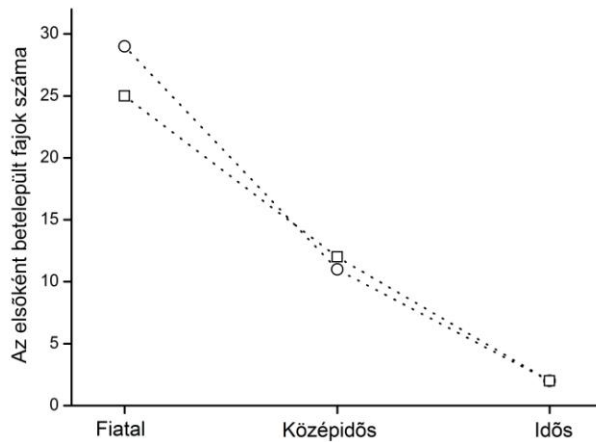
### 3.1.2. A célfajok megtelepedése

A célfajok átlagos borítása magasabb volt a két idősebb korcsoportba tartozó parlagok esetében, viszont ez csupán a meszes homoki régió esetében volt szignifikáns. A célfajok többsége már a fiatal, illetve a középidős parlagokra is betelepült (3. táblázat, 1. ábra). Az újonnan megtelepedett célfajok (olyan fajok, amelyek azt adott korcsoportban jelentek meg először) száma, vagyis a célfajok betelepülési rátája jelentősen csökkent a szukcesszió során (1. ábra). Számos referencia gyepekre jellemző célfaj azonban nem tudott megtelepedni még a középidős és idős meszes homoki parlagokon sem. Ilyen fajok voltak például bizonyos félcserjék, mint az *Astragalus varius*, *Sedum urvillei* subsp. *hillebrandtii*, *Teucrium chamaedrys*, *Thymus glabrescens* és bizonyos sásfajok, mint a *Carex distans*, *C. flacca*, *C. liparicarpos*, *C. praecox* és *C. supina*. A savanyú homoki

régióban pedig a referencia gyepek állományalkotó fűfajai közül a *Festuca vaginata* és a *Koeleria cristata* szintén hiányoztak a parlagokról (3. táblázat). A borítással súlyozott NB-értékek szignifikánsan csökkentek a szukcessziós korról a meszes homoki régióban, viszont a savanyú homoki régióban nem találtunk ehhez hasonló trendet.

**3. táblázat.** Az eltérő korú parlagokon, illetve referencia gyepekben megtelepedett célfajok. Az egyes fajokat annál a kategóriánál tüntettük fel, ahol a szukcesszió során elsőként megtelepedtek.

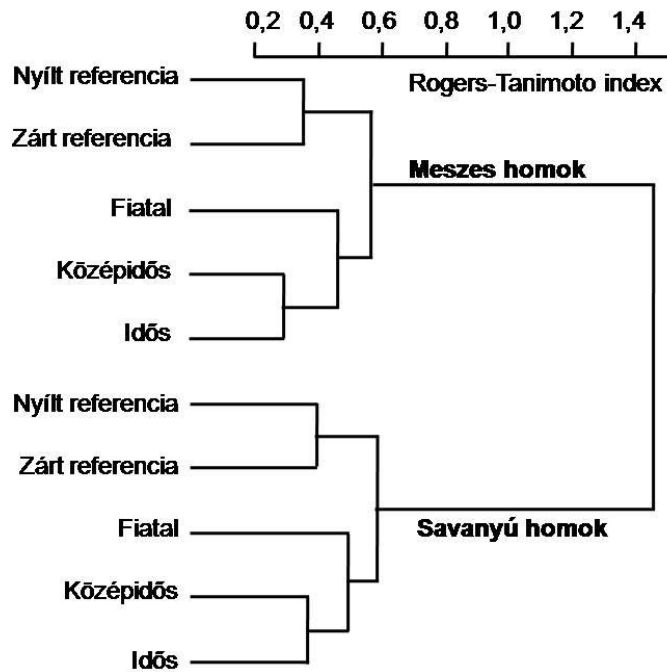
<b>Meszes homoki régió (Kiskunság)</b>	
<b>Fiatal</b>	<i>Alyssum tortuosum, Arenaria serpyllifolia, Artemisia campestris, Bromus squarrosus, Centaurea arenaria, Cerastium semidecandrum, Crepis rhoeadifolia, Cynoglossum hungaricum, Equisetum ramosissimum, Euphorbia segetaria, Festuca vaginata, Festuca wagnerii, Fumana procumbens, Gypsophila paniculata, Kochia laniflora, Minuartia glomerata, Poa angustifolia, Polygonum arenarium, Scabiosa ochroleuca, Secale sylvestris, Silene conica, Stipa borystenica, Stipa capillata, Syrenia cana, Taraxacum laevigatum, Tragopogon floccosus, Tunica prolifera, Verbascum lychnitis, Vicia lathyroides</i>
<b>Középidős</b>	<i>Achillea collina, Carex stenophylla, Dianthus serotinus, Euphorbia cyparissias, Koeleria glauca, Linaria genistifolia, Medicago falcata, Muscari comosum, Poa bulbosa, Silene borystenica, Solidago virga-aurea</i>
<b>Idős</b>	<i>Alyssum alyssoides, Galium verum</i>
<b>Referencia gyepek</b>	<i>Alkanna tinctoria, Asparagus officinalis, Astragalus varius, Carex distans, Carex flacca, Carex liparicarpos, Helianthemum ovatum, Holoschoenus romanus, Plantago indica, Populus alba, Potentilla arenaria, Salix rosmarinifolia, Sedum hillebrandtii, Teucrium chamaedrys, Thymus glabrescens</i>
<b>Savanyú homoki régió (Nyírség)</b>	
<b>Fiatal</b>	<i>Achillea collina, Agrostis stolonifera, Arenaria serpyllifolia, Briza media, Carex stenophylla, Cerastium semidecandrum, Equisetum ramosissimum, Erophila verna, Erysimum diffusum, Euphorbia cyparissias, Festuca pseudovina, Filago arvensis, Holcus lanatus, Hypochaeris radicata, Jasione montana, Luzula campestris, Myosotis stricta, Tunica prolifera, Poa angustifolia, Poa bulbosa, Potentilla argentea, Rumex acetosella, Silene otites, Veronica triphyllos, Vicia lathyroides</i>
<b>Középidős</b>	<i>Centaurea biebersteinii, Corynephorus canescens, Festuca rupicola, Gypsophila paniculata, Hieracium pilosella, Muscari comosum, Poa pratensis, Scabiosa ochroleuca, Verbascum lychnitis, Viola kitaibeliana</i>
<b>Idős</b>	<i>Potentilla arenaria, Veronica prostrata</i>
<b>Referencia gyepek</b>	<i>Carex praecox, Carex supina, Chrysopogon gryllus, Cruciatia pedemontana, Festuca vaginata, Kochia laniflora, Koeleria cristata, Ornithogalum umbellatum, Teucrium chamaedrys, Thymus glabrescens, Verbascum phoeniceum, Veronica verna</i>



**1. ábra.** Az újonnan betelepült célfajok a különböző korú parlagokon a kiskunsági meszes homoki régióban (○), illetve a nyírségi savanyú homoki régióban (□).

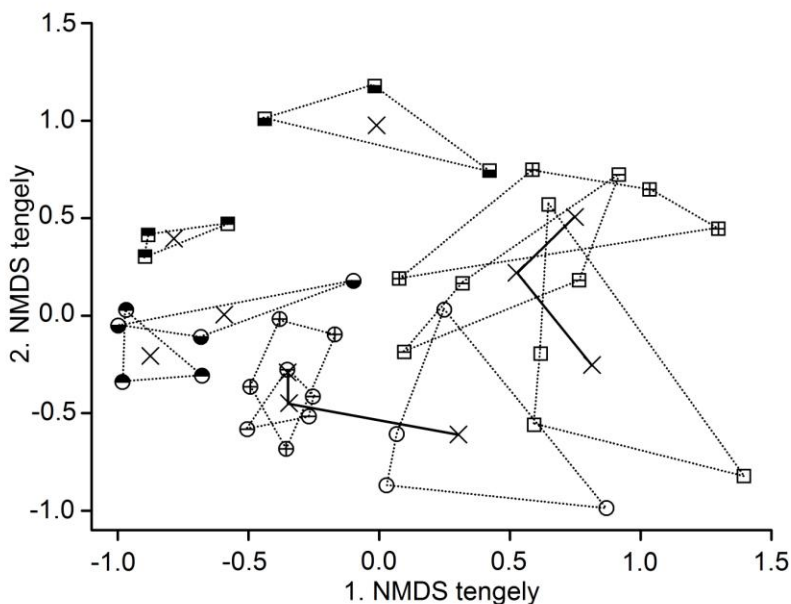
### 3.1.3. A referencia gyepek regenerálódása

Megfigyeltük, hogy a parlagokon zajló vegetációfejlődés a referencia gyepek irányába vezetett. A klaszteranalízisen látható, hogy a két régió parlag- és referencia gyepterületei elkülönülnek egymástól. Jól látható, hogy a parlagok is elkülönülnek a referencia gyepektől mindkét régióban (2. ábra). A középidős és idős parlagok fajkészlete hasonló összetételű volt, a középidős és idős korcsoportba tartozó parlagok jól láthatóan elkülönülnek a fiatal parlagoktól.



**2. ábra.** A parlagok, illetve referencia gyepek vegetációjának osztályozása klaszteranalízissel. A klaszteranalízis Rogers-Tanimoto különbségen alapul (Ward-féle fúziós algoritmus).

Az ordinációs ábrán is látszik, hogy a középidős- és idős parlagok jobban hasonlítanak a referencia gyepekhez, mint a fiatal parlagokhoz. A fiatal parlagok pontfelhőinek konvex burka nagyobb volt, mint a közép-idős és idős parlagok illetve referencia gyepek konvex burka (3. ábra).



**3. ábra** A különböző korú parlagok és a referencia gyepek borítás alapú NMDS ordinációja, Hellinger-féle hasonlóság használatával. Jelmagyarázat: ○ – fiatal (<10 éves) parlagok a meszes homoki régióban; ⊕ – középkorú (10-20 éves) parlagok a meszes homoki régióban; ⊕ – idős (20-40 éves) parlagok a meszes homoki régióban; ○ – nyílt referencia gyepek a meszes homoki régióban, ● – zárt referencia gyepek a meszes homoki régióban. □ – fiatal (<10 éves) parlagok a savanyú homoki régióban, ⊕ – középkorú (10-20 éves) parlagok a savanyú homoki régióban, ⊕ – idős (20-40 éves) parlagok a savanyú homoki régióban, □ – nyílt referencia gyepek a savanyú homoki régióban, ■ – zárt referencia gyepek a savanyú homoki régióban.

### 3.1.4. A talajjellemzők funkcionális csoportokra gyakorolt hatása

A talajminták pH, CaCO<sub>3</sub>, N, P és humusz-tartalom értékeit az 1. táblázat tartalmazza. A nitrogén különböző formái szignifikáns hatással voltak a különböző laterális terjedési típust képviselő fajok borítására (4. táblázat).

**4. táblázat** (a.) A különböző funkcionális csoportok százalékos borításértékei (átlag±SE). Jelmagyarázat: H- hemikryptophytonok, Th- rövidéletűek. A különböző funkcionális csoportok borításértékei (b.), illetve fajsza (c.) (átlag±SE), csak a célfajok figyelembe vételével. A korcsoportok, illetve referencia gyepek közötti szignifikáns különbségeket általános lineáris modell és Tukey-teszt segítségével határoztuk meg (n.s.- nem szignifikáns; \*- $p<0.05$ ; \*\*- $p<0.01$ ; \*\*\*- $p<0.001$ ). (d., e., f.) A talaj foszfor és nitrogén tartalmának funkcionális csoportokra gyakorolt hatása.

a.	Sig.	F	1. korcsoport	2. korcsoport	3. korcsoport	4. korcsoport	Referencia gyepek
H	**	4,36	0,27±0,29	0,72±0,16	0,87±0,10	0,75±0,18	0,80±0,16
Th	*	5,23	0,51±0,28	0,18±0,13	0,06±0,05	0,12±0,10	0,01±0,02
Magtömeg	*	2,89	2,70±1,36	6,14±1,88	3,90±2,19	4,35±1,19	4,68±1,54

b.	Sig.	F	1. korcsoport	2. korcsoport	3. korcsoport	4. korcsoport	Referencia gyepek
H	*	4,86	0,27±0,39	0,82±0,20	0,95±0,05	0,82±0,17	0,79±0,20
Th	**	5,32	0,45±0,32	0,07±0,08	0,02±0,02	0,06±0,09	0,01±0,01

c.	Sig.	F	1. korcsoport	2. korcsoport	3. korcsoport	4. korcsoport	Referencia gyepek
H	*	5,01	0,32±0,09	0,54±0,08	0,60±0,09	0,57±0,05	0,53±0,09
Th	*	5,39	0,53±0,08	0,35±0,04	0,28±0,10	0,27±0,05	0,24±0,09

d.	Foszfor		Nitrogén	
	Sig.	F	Sig.	F
H	n.s.	2,58	n.s.	0,42
Th	n.s.	8,35	n.s.	1,23
Magtömeg	n.s.	0,16	n.s.	0,40
Laterális terjedés	n.s.	3,60	*	5,29

e.	Foszfor		Nitrogén	
	Sig.	F	Sig.	F
H	*	9,40	n.s.	1,67
Th	***	16,68	*	4,47
Laterális terjedés	*	4,73	*	6,51

f.	Foszfor		Nitrogén	
	Sig.	F	Sig.	F
H	n.s.	2,66	n.s.	0,92
Th	n.s.	3,92	n.s.	0,77
Zoochoria	*	5,92	**	8,23

Összesen 61 célfajt, illetve 60 nem célfajt találtunk a vizsgálati területeinken. A hemikryptophyton célfajok borítása, illetve fajszáma is növekedett, míg a rövidéletűek esetében ez ellentétes trendet mutatott a szukcessziós idő előrehaladásával (4. táblázat). A rövidéletűek borításértékeit ugyanakkor szignifikánsan befolyásolta a talaj foszfor-, illetve nitrogén-tartalma; a hemikryptophytonok borításértékei esetében csupán a foszfor szignifikáns hatását észleltük (4. táblázat). A különböző laterális terjedési típussal rendelkező célfajok borításértékeit szignifikánsan befolyásolta úgy a talaj nitrogén-, mint foszfor-tartalma is. A változó nitrogén- és foszfor-tartalom pedig a zoonóriával jellemezhető célfajok fajszám értékeire is szignifikáns hatással volt (4. táblázat).

### 3.2. Biotikus interakciók hatása a növények túlélésére és fejlődésére

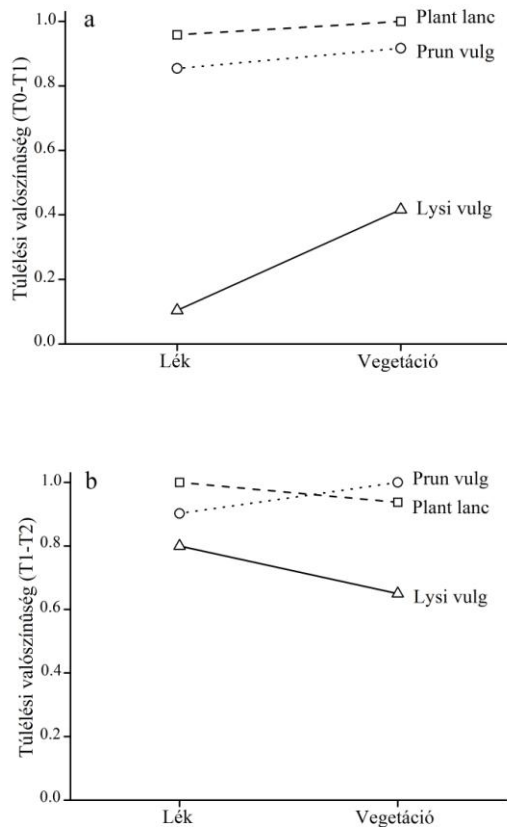
A biotikus környezetnek (lék/vegetáció) szignifikáns hatása volt mind a fajok túlélésére, fejlődésére és virágzási sikerére, kihangsúlyozva a fajok közötti kölcsönhatások fontosságát. Az átültetett egyedek biomasszáját emellett leginkább a műtrágyázás befolyásolta. A kaszálás, illetve a domináns faj eltávolítása nem befolyásolta szignifikánsan az egyedek túlélését, biomasszáját, illetve virágzási sikerét. A kezelésekre adott válaszok fajfüggőek voltak.

#### 3.2.1. Túlélés és virágzási siker

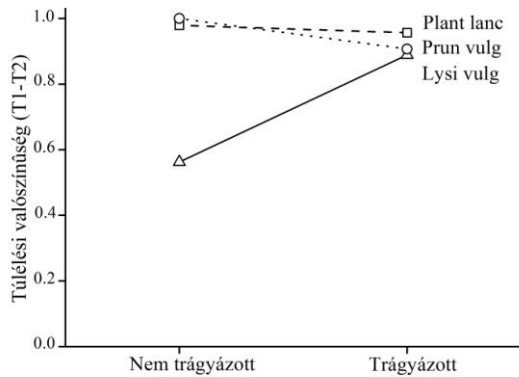
A fajok túlélési sikere különbözött egymástól, a legnagyobb mortalitási arányt a közönséges lizinka (*Lysimachia vulgaris*) esetében tapasztaltuk, mindkét mintavételi periódusban. Az első időintervallumban az egyedek túlélése nagyobb volt a vegetációban, mint a lékekben, mindhárom faj esetében. A második időintervallumban a produktivitás, illetve a biotikus környezet hatással volt az egyedek túlélésére, de a hatás mértéke fajonként eltérő volt (5b. ábra, 6. ábra, 6. táblázat). A közönséges lizinka túlélése jelentősen alacsonyabb volt a nem trágyázott foltokban, viszont a másik két faj esetében nem találtunk szignifikáns összefüggést (6. ábra). Az egyetlen faj, amely eljutott a virágzás állapotába, a lándzsás útifű volt, és szinte kizárólagosan a lékekben virágzott.

**6. táblázat.** A GLMM elemzések szignifikáns eredményei a növények túlélésére vonatkozóan. SS – négyzetösszeg.

	Df	SS	F	p
<b>T0-T1 glmer</b>				
Fajok	2	5,32	2,66	<0,001
Biotikus környezet	1	0,67	0,67	<0,001
<b>T1-T2 glmer</b>				
Fajok	2	7,56	3,78	<0,001
Fajok*biotikus környezet	3	0,28	0,09	<0,01
Fajok*műtrágyázás	3	2,53	0,84	<0,05



**5. ábra** A *Lysimachia vulgaris*, *Plantago lanceolata*, *Prunella vulgaris* túlélésének valószínűsége T0 és T1 (a), illetve T1 és T2 időintervallumok között (b) különböző típusú biotikus környezetben (lék, vegetáció).



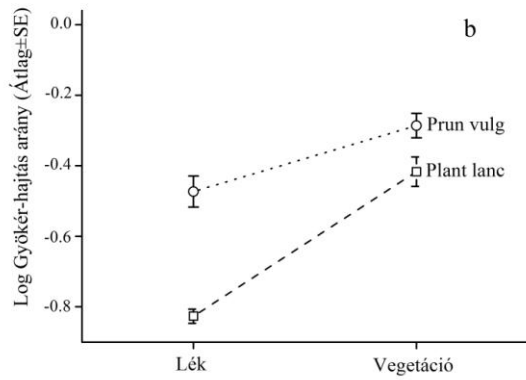
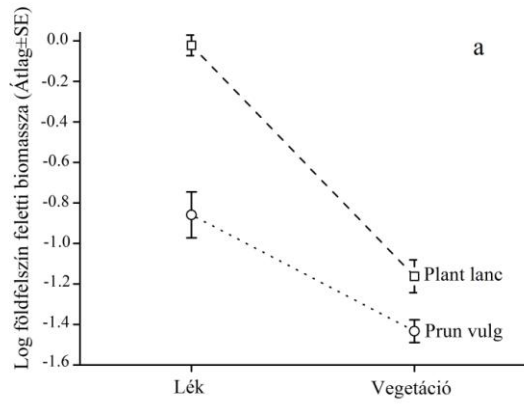
**6. ábra** A *Lysimachia vulgaris*, *Plantago lanceolata* és *Prunella vulgaris* túlélésének valószínűsége T1 és T2 közötti időintervallumon a nem trágyázott, valamint trágyázott kvadrátokban.

### 3.2.2. Földfelszín feletti biomassa és gyökér-hajtás arány

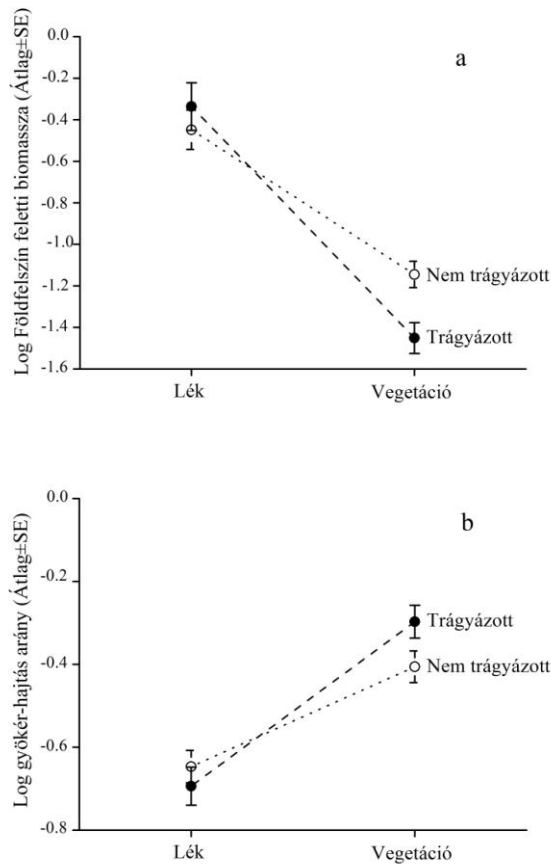
A földfelszín feletti biomassa nagyobb, míg a gyökér-hajtás arány kisebb volt a lékekben, mint a vegetációban, mindhárom faj esetében (7. ábra, 8. ábra). A lékekben, illetve vegetációban mért földfelszín feletti biomassa és gyökér-hajtás arány értékei közötti különbségek nagyobbak voltak a lándzsás útifű esetében (Fig.3), mint a közönséges gyíkfü esetében tapasztaltak. A műtrágyázás és a biotikus környezet interakciójának szignifikáns hatása volt mind a földfelszín feletti biomassa, mind a gyökér-hajtás arány esetében (7. táblázat). A földfelszín feletti biomassa alacsonyabb volt a vegetációba ültetett egyedek esetén a trágyázott foltokban, mint a nem trágyázott foltokban (8a. ábra). A gyökér-hajtás arány esetében a korábban leírt eredményekkel ellentétes trendeket tapasztaltunk (8b. ábra).

**7. táblázat** A GLMM révén kapott szignifikáns eredmények a növények földfelszín feletti biomasszájára, illetve gyökér-hajtás arányára vonatkozóan

	<b>SS</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<b>Földfelszín feletti biomassza</b>			
<b>Fajok</b>	11.69	58.64	<0.001
<b>Biotikus környezet</b>	28.14	97.59	<0.001
<b>Fajok×Biotikus környezet</b>	3.46	11.14	<0.01
<b>Mútrágyázás×Biotikus környezet</b>	1.90	6.57	<0.05
<b>Gyökér-hajtás arány</b>			
<b>Fajok</b>	2.15	30.21	<0.001
<b>Biotikus környezet</b>	3.35	79.19	<0.001
<b>Fajok×Biotikus környezet</b>	0.51	10.18	<0.01
<b>Mútrágyázás×Biotikus környezet</b>	0.28	6.71	<0.05



**7. ábra** Földfelszín feletti biomasza (a) és gyökér-hajtás arány (b) a *Plantago lanceolata* és a *Prunella vulgaris* esetében különböző típusú biotikus környezetben (lék, vegetáció).



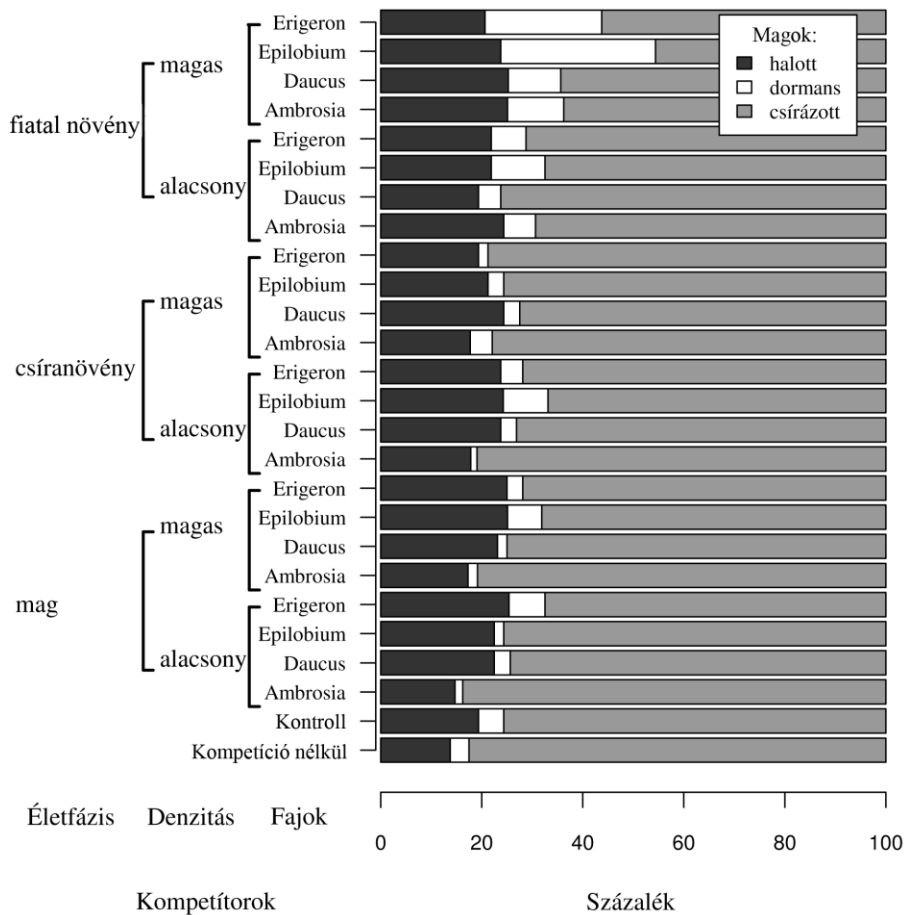
**8. ábra** Földfelszín feletti biomasza (a) és gyökér-hajtás arány (b) műtrágyázás jelenlétében, illetve hiányában különböző típusú biotikus környezetben (lék, vegetáció).

### 3.3. A kompetíciós környezet hatása a parlagfű csírázására

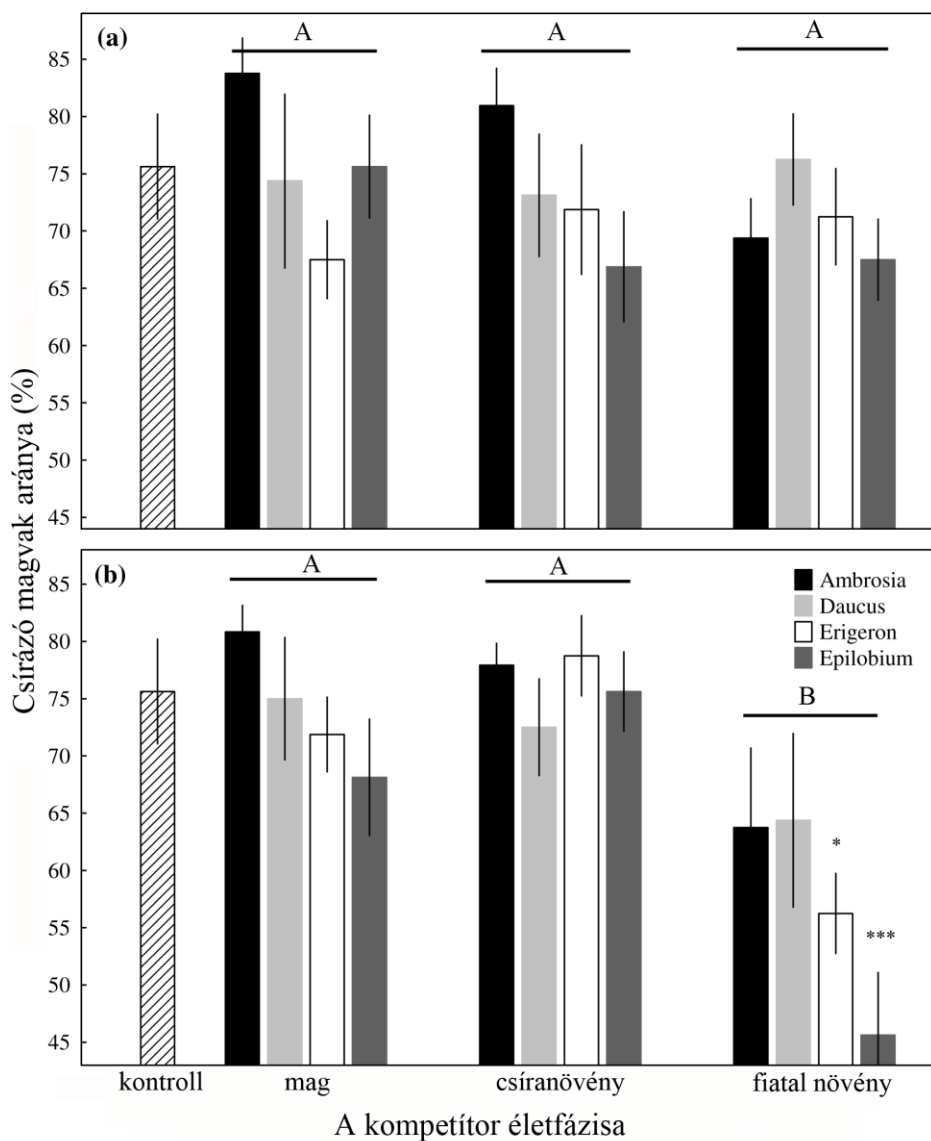
#### 3.3.1. A kompetitív környezet hatása a parlagfű magjainak csírázási arányára

Azt tapasztaltuk, hogy a parlagfű magok zöme már az első évben csírázott megfelelő, kompetíciómentes környezetben, csupán egy nagyon kis százalékuk maradt dormáns állapotban ( $3,75 \pm 5,82\%$ ; 9. ábra). Ugyanakkor a magvak csírázási arányát szignifikánsan befolyásolta a szomszédos növények életfázisa, denzitása és a kompetítor identitása is (8. táblázat; 9. ábra). Az életfázis  $\times$  denzitás interakció szignifikáns hatása rámutat arra, hogy a magas denzitásban levő felnőtt

kompetítorok hatása volt kiemelkedő a magok csírázási arányának csökkenésében (8. táblázat, 10. ábra). A csírázási arány csökkenése a magok dormáns állapotba való kerülését jelentette, amit a nem csírázott magvak életképesség vizsgálatával bizonyítottunk (8. táblázat). A kompetítorok életfázisa és denzitása mellett a versenytárs identitása is jelentősen befolyásolta a parlagfű magvak csírázási arányát. Azt tapasztaltuk, hogy az *Epilobium* jelenléte szignifikánsan csökkentette ezt az arányt, és ebben az esetben is bizonyítottuk, hogy a csökkenés a magvak másodlagos dormanciájának kialakulása miatt volt (10. ábra). Ezzel szemben a legmagasabb csírázási arányt az intraspecifikus kompetíciós környezet esetében tapasztaltuk.



**9. ábra** Az elpusztult, a dormáns és a csírázó parlagfű magvak százalékos aránya a kísérlet során különböző kompetitív környezetben, ahol a versenytársak életfázisa, denzitása és a fajok változtak.



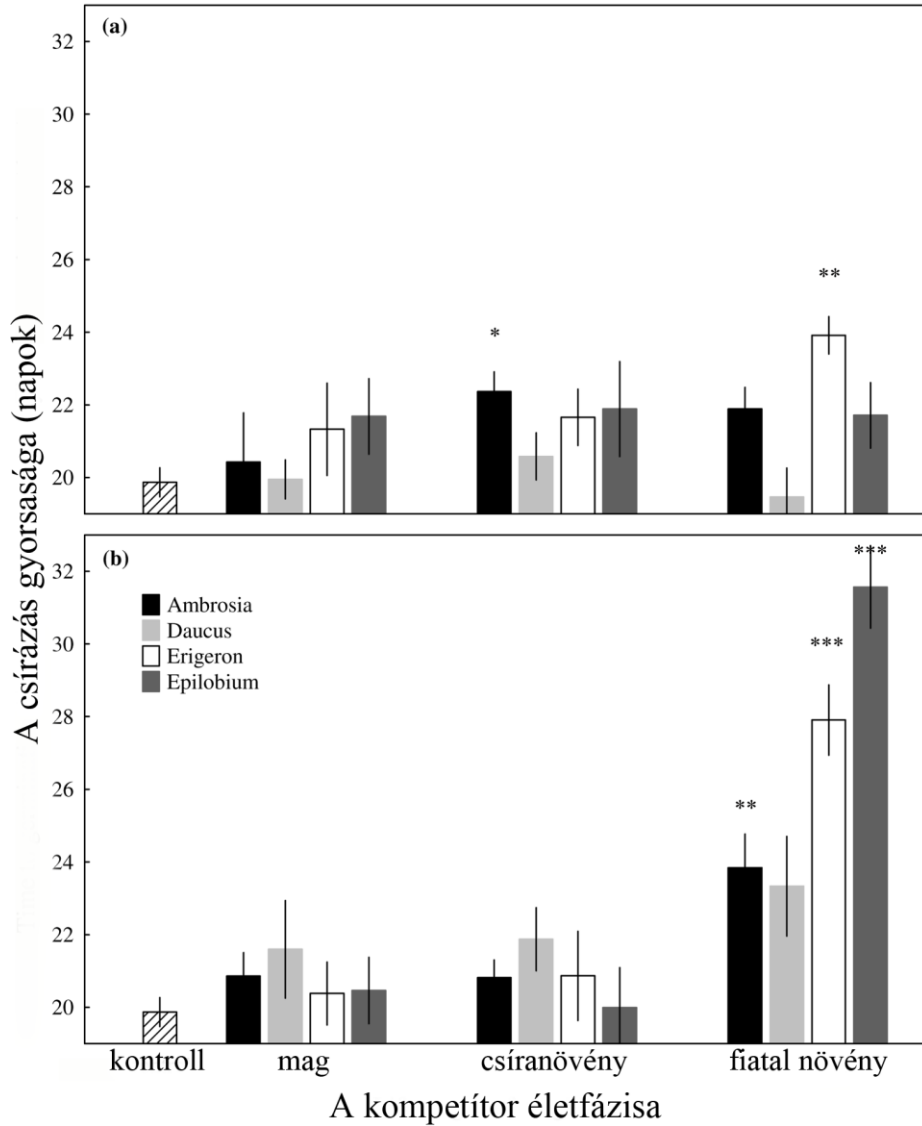
**10. ábra** A parlagfű magvak csírázási aránya (átlag ± átlag szórása) a kontroll esetén és különböző kompetíciós környezetben, a kompetitorok alacsony (a) és magas (b) denzitása mellett. A szignifikáns eltérések a kontrollhoz viszonyított páronkénti összehasonlítás eredményét mutatják (\*\*\* $p < 0.001$ , \* $p < 0.05$ ), a nagy betűk pedig a denzitás × életfázis interakció szignifikáns eredményeit tüntetik fel, vagyis a betűjelzések mindkét ábrán belül és az ábrák között is érvényesek.

**8. táblázat** A kompetíciós környezet jellemzőinek (faj, denzitás, életfázis) hatása a parlagfű magok csírázási arányára, csírázási sebességére és a csíranövények biomasszájára (minimum adekvát modellek eredményei, F-statisztikák és p-értékek feltüntetésével), valamint a dormáns magvak számára (általánosított lineáris modell, negatív binomiális eloszlás,  $\chi^2$  és p-értékek feltüntetésével). A faj  $\times$  denzitás interakció egyetlen esetben sem volt része a legegyszerűbb adekvát modellnek.

Prediktorok	Csírázási arány		Csírázási idő		Átlagos biomassza		Dormans magvak száma	
	F	p	F	p	F	p	$\chi^2$	p
<b>Fajok (F)</b>	4,66	0,003	9,77	<0,001	4,38	0,005	332,72	0,03
<b>Denzitás (D)</b>	4,44	0,036	24,25	<0,001	12,37	<0,001	309,73	<0,001
<b>Életfázis (Éf)</b>	13,38	<0,001	346,13	<0,001	28,94	<0,001	238,55	<0,001
<b>F <math>\times</math> Éf</b>			4,83	<0,001	4,54	<0,001	214,14	<0,001
<b>D <math>\times</math> Éf</b>	6,9	0,001	19,66	<0,001	20,34	<0,001		
<b>F <math>\times</math> D <math>\times</math> Éf</b>					3,31	0,004	198,11	0,03

### 3.3.2. A parlagfű által alkalmazott csírázási stratégia változatos kompetíciós környezetben

Azt tapasztaltuk, hogy a parlagfű magvak esetében a versenytársak jelenléte nem sietette a magvak csírázását egyetlen kísérleti felállásban sem. A felnőtt versenytársak jelenléte és a magas denzitás viszont jelentősen csökkentette a parlagfű magvak csírázásának sebességét (8. táblázat). A denzitás  $\times$  életfázis interakció rámutatott arra, hogy a magas denzitású felnőtt egyedek tolták ki jelentősen a csírázás idejét, míg az alacsony denzitásnak és más életfázisoknak nem volt hatása (11. ábra). A felnőtt versenytársak közül az *Erigeron* és *Epilobium* fajoknak jelentős késleltető hatása volt a *Daucus*-al szemben; a *Daucus* egyetlen kísérleti felállítás esetén sem változtatta a csírázási sebességet a kontrollhoz képest (11. ábra). A faj  $\times$  életfázis interakció hatása alapján látható, hogy csak a nagy denzitásban lévő felnőtt kompetítorok hatottak negatívan a parlagfű magvak csírázási sebességére, átlagosan 12 (*Epilobium*) illetve 7 nappal (*Erigeron*) késleltetve azt (11. ábra). A dormáns magvak aránya pedig épp azon kezelések esetében volt a legmagasabb, ahol a legkésőbb csíráztak a magvak.



**11. ábra** A parlagfű magvak csírázási sebessége (átlag  $\pm$  átlag szórása) kompetíciós környezet nélkül (kontroll) és különböző kompetíciós környezetben, a kompetítorok alacsony (a) és magas (b) denzitása mellett. A csillagok a kontrollhoz viszonyított páronkénti összehasonlítás eredményét mutatják (‘\*\*\*’  $p < 0.001$ , ‘\*\*’  $p < 0.01$ , ‘\*’  $p < 0.05$ ).

## 4. Diszkusszió

### 4.1. Spontán szukcessziós vizsgálatok homoki parlagokon

#### 4.1.1. A funkcionális csoportok dominanciaviszonyai

Számos spontán szekunder szukcessziós vizsgálatban mutattak rá, hogy a rövidéletű fajok csupán kevés ideig, a szukcesszió első 3-5 évében vannak jelen tömegesen a parlagokon (Molnár és Botta-Dukát 1998; Prach és Pyšek 2001; Matus és mtsai. 2003, 2005; Török és mtsai. 2008; Prévosto és mtsai. 2011). A rövidéletűek sikerének kulcsa a szukcesszió kezdeti szakaszában több okra vezethető vissza: (i) a rövidéletű szegétális fajok már a szántóföldi kultúrákban is magas borításban vannak jelen, így (ii) nagy denzitású perzisztens magbankkal rendelkezhetnek (Bekker és mtsai. 1998). (iii) Magas magprodukciójuknak (Harper 1977; Coomes és Grubb 2003) és általában kis tömegű magjaiknak köszönhetően hatékony térbeli terjedés jellemzi őket. (iv) A rövidéletű fajok gyakran gyors növekedésűek, epigeikus csírázásúak, és fotoszintetizáló, zöld szikleveleik vannak, melyek lehetővé teszik számukra a hatékony megtelepedést a szabad talajfelszíneken is (Gross 1984; Coomes és Grubb 2003). Eredményeink alapján a tavaszi csírázású, rövidéletű fajok borítása kevésbé csökkent, mint az őszi csírázásúaké a szekunder szukcesszió során. Ennek a különbségnek a magyarázata az lehet, hogy tavasszal több, a rövidéletű fajok csírázásához szükséges szabad talajfelszín (mikro-élőhely) található a középídős és idős parlagokon, mint ősszel.

Azt találtuk, hogy a rövidéletű fajok borítása magas volt a fiatal parlagokon, viszont fokozatosan csökkent a szukcessziós korról. A rövidéletű idegenhonos faj, a parlagfű, *Ambrosia artemisiifolia* borítása magas volt a fiatal és középídős parlagokon mindkét régióban. Számos vizsgálatban mutattak rá korábban, hogy bizonyos rövidéletű invazív fajok (pl. *Ambrosia artemisiifolia*: Halassy 2001, *Coryza Canadensis*: Török és mtsai. 2008, 2009; Csecserits és mtsai. 2011; *Cenchrus incertus* és *Tragus racemosus*: Csecserits és Rédei 2001) borítása igencsak magas lehet a szukcesszió kezdetén. Szántóföldi vizsgálatokban kimutatták, hogy a parlagfű borítása magasabb volt a laza szerkezetű, savanyú homoktalajokon, mint a többi talajtípus esetében, mindezekből következően magasabb borításra ilyen talajú parlagok esetében számíthatunk leginkább (Pinke és mtsai. 2011, 2012). A rövidéletű invazív fajok sikerességét - a többi rövidéletű fajhoz hasonlóan - főként a fényért folytatott versengés határozza meg (Fenesi és Botta-Dukát 2010). Borításuk a szukcesszió során általában csökken, mialatt az évelő fajok borítása és árnyékolása növekszik (Osbornová és mtsai. 1990; Grime 2002).

Vizsgálatunkban kimutattuk, hogy a hemikriptofitonok és geofitonok borítása növekedett a szukcesszió során. Eredményeinkkel összhangban számos vizsgálat kimutatta, hogy a szukcesszió során a parlagokon a rövidéletű fajokat fokozatosan felváltják az évelők (Ruprecht 2005, 2006; Csecserits és mtsai. 2007; Török és mtsai. 2009; Latzel és mtsai. 2011), amely leginkább az évelők jobb kompetíciós képességének köszönhető (Gross 1980).

Rámutattunk arra, hogy a klonális terjedési képességgel nem rendelkező fajok borítása (Clo 1) csökkent a szukcesszió során, nem meglepő módon, hiszen ezeknek a fajoknak a többsége rövidéletű volt. A Clo 2-es kategóriába tartozó klonálisan terjedő fajok átlagos borítása a meszes homoki régió esetében, a Clo 2-es, illetve Clo 4-es kategóriába sorolt fajok borítása pedig a savanyú homoki régió esetében növekedett szignifikánsan. A leggyakoribb stratégiának a rizómákkal és rövid internódiumokkal terjedő fajok stratégiája (Clo 2) bizonyult a meszes homoki régió idősebb parlagjain. A savanyú homoki régióban viszont a hosszú rizómákkal, tarackokkal, valamint gyökérrügyekkel való terjedési stratégiát mutató fajok (Clo 4) rendelkeztek a legnagyobb borításértékekkel. A Clo 4-es kategóriát gyorsabb klonális terjedés jellemzi; a savanyú homoki régióban mutatott gyakoribb előfordulását valószínűleg a csapadékosabb klímának köszönheti (Török és mtsai. 2009). Latzel és mtsai. (2011) a növények vegetatív és reprodukív terjedési tulajdonságait vizsgálták a szekunder szukcesszió különböző szakaszaiban, mely során azt találták, hogy míg a magról történő megtelepedés főként a szukcesszió kezdeti szakaszában érvényesül (lásd a rövidéletű fajok borítását), addig a klonális terjedéssel betelepülő fajok főképpen a szukcesszió későbbi stádiumaiban jellemzőek. A klonális szervekkel történő térbeli terjedés nem csupán a fajok betelepülése szempontjából fontos, hanem a későbbi fennmaradásuk és a kolonizált területen való terjedésük szempontjából is (Latzel és mtsai. 2011; Lindborg és mtsai. 2011). Megfigyeltük, hogy az idősebb parlagok fjai közül azok voltak a sikeresebbek, amelyek magasabb borításban fordultak elő már a fiatal parlagokon is. Ez összhangban van az Egler-féle „kezdeti florisztikai összetétel” („*initial floristic composition*”) elmélettel, és felhívja a figyelmet az alapító hatás jelentőségére is (Egler 1954; Grime 1998).

A vizsgált parlagokon mindössze egy évelő invazív faj, a selyemkóró (*Asclepias syriaca*) jelent meg. Bár a faj minden korcsoportban előfordult a meszes homoki régióban, borítása szignifikánsan csökkent az őshonos évelő fajok növekvő kompetíciójával párhuzamosan az idősebb parlagokon (Osbornová és mtsai. 1990; Grime 2002). A jelenségre további magyarázatot adhat az is, hogy a talaj nitrogéntartalma csökkent a szukcessziós korrallal (Osbornová és mtsai. 1990). Bár a selyemkóró elsősorban parlagokon fordul elő, igen súlyos természetvédelmi

problémákat okozhat, hiszen ezek a területek gócpontokként szolgálhatnak a további terjedéshez, veszélyeztetve a környezetükben levő természetes gyepek őshonos növényközösségeit (Csontos és mtsai. 2009; Csecserits és mtsai. 2011). Emellett a selyemkóróval erősen fertőzött parlagokon a szukcesszió megragadhat egy inváziós fajok által dominált stádiumban, ami a továbbiakban gátolhatja a homokpuszta gyepek kialakulását. A savanyú homoki régióban a selyemkóró átlagos borítása az idős parlagokon volt a legmagasabb, de ez műtermék is lehet, hiszen a faj előfordulása ebben a régióban meglehetősen szórványos (Csontos és mtsai. 2009).

Eredményeink alapján látható, hogy a borítással súlyozott Borhidi-féle N-igény jelentősen csökkent a szukcesszió során a meszes homoki régióban. A fiatal parlagok talajában a magasabb N-értékek a korábbi szántóföldi művelésnek köszönhetőek (Jongepierová és mtsai. 2004). A művelés abbahagyását követően a rendelkezésre álló tápanyagok mennyisége csökken (Osbornová és mtsai. 1990), és a talaj alacsonyabb N-tartalma a célfajok megtelepedésének kedvez (Osbornová et al. 1990; Jentsch és Beyschlag 2003; Szabó és Prach 2009).

#### **4.1.2. A célfajok megtelepedése**

A meszes homoki régió esetében a homokpusztagyepekre jellemző célfajok borítása fokozatosan növekedett a szukcessziós korról. A savanyú homoki régióban a parlagok és a referencia gyepek esetében a célfajok borítása közel azonos volt a nem célfajok borításával. Ezek az eredmények utalhatnak arra, hogy a célfajok betelepítése kevésbé hatékony ebben a degradáltabb táji környezettel jellemezhető nyírségi régióban. A szántóföldi művelésbe vont területek aránya a vizsgált területek közelében magasabb volt a nyírségi savanyú homoki régióban, mint a meszes homoki régióban. Mindemellett a Nyírségben számos libalegelőként hasznosított terület volt a múltban, melyek jelentős mértékben hozzájárultak a természetes homokpusztagyep degradálódásához (Török és mtsai. 2008). A parlagokon megtelepedett célfajok többsége már a fiatal parlagokon is jelen volt, az idős parlagokon ehhez képest csupán néhány új célfaj jelent meg (lásd Csecserits és mtsai. 2011; 3. táblázat). Ez a megtelepedési dinamika valószínűleg egy propagulum-limitált folyamat, amely a környező természetes gyepek fajkészletétől nagymértékben függhet (Prach és Řehouňková 2008; Tschamtké és mtsai. 2011). Korábbi vizsgálatokban kimutatták, hogy a gyepi fajok többsége kevesebb, mint 100 m-es távolságra tud hatékonyan terjedni (Novák és Konvička 2006; Diacon-Bolli és mtsai. 2012). Ez lehet az egyik fő magyarázata a célfajok csökkenő mértékű megtelepedésének, mindamelllett, hogy a célfajok megtelepedését az évelő-borítás növekedésével kialakuló mikroélőhely-limitáltság is gátolhatja (Coulson és mtsai. 2001; Hölzel 2005). Korábbi vizsgálatokban rámutattak arra is, hogy a gyepekben

előforduló specialista fajok terjedése sokkal lassúbb, fokozatosabb, mint a generalista fajoké (Cousins és Lindborg 2008). Ezzel összefüggésben vizsgálatainkban rámutattunk arra, hogy a parlagokon meg nem települt fajok elsősorban a referencia gyepek évelő, stressztűrő, specialista fajai voltak.

#### 4.1.3. A referencia gyepek regenerálódása

Eredményeink szerint a középídős és idős parlagok fajösszetétele hasonlóbb volt a referencia gyepekhez, mint a fiatal parlagok fajösszetétele, mindkét homoki régió esetében. Ehhez hasonló trendeket találtak korábbi vizsgálatokban is (Csecserits és Rédei 2001; Csecserits és mtsai. 2007, 2011; Török és mtsai. 2011). A homoki gyepek regenerációja viszonylag gyors; már a szukcesszió első 10-20 évében számos homoki gyepekre jellemző célfaj megjelent a parlagokon (Csecserits és mtsai. 2007, 2011). A középídős parlagok jobban hasonlítottak fajkészletük és borításértékeik tekintetében az idős parlagokra, mint a fiatal parlagokra, mindkét régióban. Ez a jelenség összefüggésben áll a “lassuló szukcesszió” elméletével, amely a növekvő niche-kihasználtsággal és a fajok átlagos élettartamának növekedésével magyarázható (lásd Lepš 1987; Myster és Pickett 1994; Foster és Tilman 2000). Több vizsgálatban is azt találták, hogy a gyepregeneráció sikeres volt a szukcesszió első 15-20 évében, miközben a parlagi vegetáció hasonlóvá vált a homokpusztagyepi vegetációhoz (Matus és mtsai. 2003, 2005; Ruprecht 2005, 2006; Török és mtsai. 2008, 2009; Csecserits és mtsai. 2011). Más vizsgálatok szerint a sikeres gyepregeneráció 40 év alatt se következett be a specialista célfajok lassú kolonizációs rátájának következtében, amit valószínűleg a megtelepedési-, illetve terjedési limitáltságuk okozhat (Molnár és Botta-Dukát 1998).

Eredményeink szerint a referencia gyepek fajkészlete sikeresebben regenerálódott a meszes homoki régióban, mint a savanyú homoki régió esetében. Ez a jelenség valószínűleg inkább a savanyú homoki régió degradáltabb táji környezetének köszönhető, mintsem a különböző talajtípusoknak. A célfajok borítása a parlagokon (az idős parlagokat is beleértve) jelentősen eltért a referencia gyepekben tapasztalt borításértékektől. A referencia gyepek domináns fajainak (pl. *Festuca vaginata*) borításértékei alacsonyok voltak a parlagokon, viszont ígéretes trendeket tapasztaltunk a meszes homoki régió esetében. Kimutattuk, hogy bár a homokpuszta gyepekre jellemző fajösszetétel viszonylag gyorsan kialakul a parlagszukcesszió során, a homokpuszta gyepekre jellemző tömegességi viszonyok kialakulása jóval hosszabb időt vesz igénybe. A sikeres gyepregenerációt gátolhatja őshonos (*Botriochloa ischaemum* és *Calamagrostis epigeios*), illetve idegenhonos kompetitor fajok (*Asclepias syriaca*) tömeges jelenléte. Számos közép-európai vizsgálatban kimutatták, hogy ezek a fajok hosszútávon akadályozhatják a sikeres

vegetációfejlődést (Prach és Pyšek 2001; Prach 2003; Házi és mtsai. 2011).

#### 4.1.4. A talajjellemzők funkcionális csoportokra gyakorolt hatása

Eredményeink szerint a rövidéletűek borítása csökkent, míg a hemikryptophytonok borítása növekedett a szukcessziós korrallal. Több vizsgálat is rámutatott, hogy a rövidéletűeket fokozatosan felváltják az évelő fajok a szekunder szukcesszió során (Grime 1979, Bornkamm 1985). A rövidéletű fajok ugyanis sokkal hatékonyabban tudnak válaszolni a különböző zavarásokra, plaszticitásuk és rövid élettartamuk révén. A fiatal parlagok kiváló élőhelyként szolgálnak számukra, hiszen a rövidéletű fajok képesek a zavart, kompetíciómentes élőhelyeken gyorsan megtelepedni (Pianka 1970). A parlagokon zajló szekunder szukcesszió során kezdetben magas a talajban levő tápanyagtartalom, illetve még alacsony a kompetíciós kölcsönhatások mértéke a betelepülő fajok között; egészen addig, míg a borításnövekedéssel ezek a kölcsönhatások felerősödnek. A magas tápanyagigényű, rövidéletű fajok által dominált növényközösséget felváltja az évelők, főképpen fűvek által dominált közösség, melynek alkotó fajai hatékonyabban hasznosítják a tápanyagokat (Kovářová és Brabec 1990). Megfigyelték, hogy ezek az évelők többnyire magas termetűek, illetve hatékony klonális terjedésre képes, gyepalkotó fajok (Prach et al. 2001b; Ruprecht 2005, 2006; Latzel és mtsai. 2011). Vizsgálatunkban a hemikryptophyton fajok között számos, a szukcesszió középstádiumában uralkodó, gyepalkotó faj szerepelt (például: *Festuca vaginata*, *Koeleria cristata*, *Stipa capillata*). Meglepő módon Prach és mtsai (1997) semmiféle trendet nem találtak a hemikryptophytonok előfordulási gyakoriságával kapcsolatban a szukcesszió során. Megfigyelések szerint a kezdeti siker azokkal a sajátságokkal függ össze, melyek a fajok megtelepedését segítik elő, mint például az anemochoria (Řehouňková 2007). A perzisztens megtelepedéssel összefüggésben lévő tulajdonságok, amilyen a vegetatív szaporodásra való képesség, illetve a jó kompetíciós képesség jelentősége a későbbi szukcessziós stádiumokban növekszik meg (Grime 2002). A szukcesszió kezdeti stádiumában uralkodó rövidéletűek jellemzően nagy mennyiségű propagulumot képeznek r-stratégistaként, a későbbiekben viszont a kisebb mennyiségű, de nagyobb méretű propagulumok képzése illetve ennek vegetatív szaporodási módokkal történő kiegészítése előnyösebbé válik (Fenner 1985). Felhagyott homokkőbányák helyén a szukcessziósor elején a nitrogénszegény, savanyú élőhelyeket kedvelő, anemochor, kis tömegű propagulumokkal jellemezhető stressztűrő fajok megtelepedését figyelték meg (Řehouňková 2007). A későbbiekben az árnyékkedvelő, nitrofil, nedves élőhelyekre jellemző fajok jelentősége növekedett meg, melyeknek propagulumai nagyobb tömegűek voltak (többnyire phanerophytonok, illetve geophytonok), és gyakran intenzív vegetatív szaporodással, illetve magas pH igényekkel rendelkeztek (Řehouňková 2007). Primer

szukcesszió esetében azt találták, hogy a kis tömegű propagulumokkal bíró, szélterjesztésű fajok a korai szukcessziós stádiumokra jellemzőek; míg a későbbi stádiumokban a zoochóriával, illetve autochóriával jellemezhető fajok kerülnek előtérbe (Rydin és Borgegård 1991). A kis tömegű propagulumok ugyanis előnyösek a hosszútávú terjesztésben, míg a nagyobb tömegű propagulumok nagyobb eséllyel tudnak megtelepedni, illetve csírázni egy már záródott vegetációban, a későbbi szukcessziós stádiumok esetében (Schippers és mtsai. 2001; Verheyen és mtsai. 2003). Ez összefüggésben áll az általunk kapott eredményekkel is, miszerint a nagyobb tömegű propagulumokat képező fajok borítása növekedett a szukcessziós korrall.

Eredményeink szerint a különböző laterális terjedési típussal rendelkező célfajok borításértékeit, illetve az összes faj esetében a fajszámukat is szignifikánsan befolyásolta a talaj nitrogén-és foszfor-tartalma. Jiao és mtsai. (2013) azt találták, hogy a talajban levő növények által elérhető és össznitrogén tartalom növekedett (a legmagasabb értékekkel a 20 éves parlagok esetében) a szukcessziós korrall. Hasonló eredményeket találtunk mi is; a talaj nitrogéntartalma növekvő tendenciát mutatott a szukcessziós korrall (1. táblázat). Egyes kutatások szerint a talaj foszfortartalma csökken a szukcessziós korrall (Jiao és mtsai. 2013), bár a téma még vitatott (Vitousek és mtsai. 2010). Eredményeink szerint a foszfor mennyisége szintén csökkenő tendenciát mutatott a szekunder szukcesszió során. Jiao és mtsai. (2013) eredményei szerint a növények számára elérhető foszfortartalom a felhagyást követő első évben volt a legmagasabb; a N:P arány viszont növekedett a felhagyást követő évek során, sugallva a felvehető P csökkenő mennyiségét. Alday és mtsai. (2011) azt találták, hogy az elérhető foszfor koncentráció a bányaművelés felhagyását követő tizedik évben érte el a maximumot ( $12 \text{ mg kg}^{-1}$ ), majd fokozatosan lecsökkent  $4.4 \text{ mg kg}^{-1}$  mennyiségre a 32. évre; ezzel szemben az össznitrogén koncentráció esetükben növekedett a szukcessziós korrall. Kovářová (1990) eredményei szerint a fiatalabb parlagok talajában magasabb arányban található a növények által elérhető formában a foszfor, mint az idősebb parlagok esetében, ahol a foszfor többnyire kötött formában található, és nem érhető el a növények számára. Kovářová (1990) megfigyelései szerint bizonyos örökzöld fűfajok (pl. *Festuca rupicola*) kiemelkedően jól viselik az alacsony tápanyagtartalmú (itt: foszfortartalom) talajokat, mivel a hosszú élettartam előnyt jelent azáltal is, hogy a tápanyagokat hatékonyan hasznosítják ezek a fajok; eredményeik alátámasztják azt az elméletet, miszerint ezek az áttelelő fűvek dominánssá válnak a kevésbé tápanyagdús talajokkal jellemezhető középídős parlagokon. Alday és mtsai. (2011) azt találták bányaművelés felhagyását követő vizsgálatuk során, hogy az élő lágyszárúak fajszáma szignifikáns összefüggést mutatott az össznitrogén, illetve az elérhető foszfor mennyiségével. Az egyéves fajok borítása pedig szignifikánsan összefüggött

az elérhető foszfor mennyiségével (Alday és mtsai. 2011). Vizsgálatunkban szintén szignifikáns összefüggést találtunk a rövidéletű és hemikryptophyton fajok borítása és a talaj foszfortartalma között, míg a rövidéletű célfajok esetében a fajszám tekintetében is összefüggés mutatkozott a talajban levő nitrogén tartalommal. A kezdeti magasabb foszforkoncentráció, illetve alacsonyabb nitrogénkoncentráció (1. táblázat) vélhetően nagyban elősegíti a rövidéletű fajok sikeres megtelepedését a szukcesszió kezdeti stádiumában. Rámutattak ugyanakkor arra is, hogy a propagulumok terjesztési módja fontosabb a növények megtelepedése szempontjából a szukcesszió során, mint a tápanyagok elérhetősége (Martineau és Saugier 2007). Esetünkben szignifikáns összefüggés mutatkozott a zoochor célfajok száma, illetve a talaj foszfor- és nitrogéntartalma között is. Alday és mtsai. (2011) megfigyelései szerint az elérhető foszformennyiség nem mutatott összefüggést semmilyen propagulum terjesztési típussal, míg az össznitrogén koncentráció mindössze az anemochor terjesztési típust képviselő fajok számával korrelált (Alday és mtsai. 2011). A korábbiakban tárgyalt megfigyelések fényében valószínűleg a kezdeti magas foszforkoncentráció, illetve alacsony nitrogénkoncentráció kedvez a szélterjesztésű, rövidéletű fajok megtelepedésének, a tápanyagok időbeli mennyiségi változásai (nitrogénkoncentráció növekedése, foszforkoncentráció csökkenése) pedig összefüggésben állhatnak a későbbiekben dominánssá váló zoochor propagulum terjesztésű, illetve vegetatív szaporodásra is képes fajokkal. A részletesebb következtetések megfogalmazásához azonban további vizsgálatok elvégzése szükséges.

#### *4.2. Biotikus interakciók hatása a növények túlélésére és fejlődésére*

Célkitűzésünk volt annak megállapítása, hogy a növényfajok közötti kölcsönhatások miként változnak a növények egyedfejlődése során, és hogyan befolyásolják ezeket a kölcsönhatásokat a különböző kezelések. Azt találtuk, hogy a fiatal egyedek esetében a környező növényzet hatása pozitív (facilitáció), és a vegetáció jelenléte segíti az egyedek túlélését. A negatív kölcsönhatások (kompetíció) dominánssá válását a későbbi egyedfejlődési stádiumokban észleltünk, hatása pedig erőteljesebb volt tápanyagban gazdagabb feltételek mellett. Sem a pozitív, sem a negatív kölcsönhatások intenzitása nem változott a kaszálás, illetve a domináns faj eltávolításának hatására. Eredményeink rámutattak arra, hogy a környező vegetáció, fiatal növényekre gyakorolt pozitív hatása az egyedek növekedése során negatívba megy át („ontogenetic shift”), és ez a jelenség kifejezettebb produktív környezetben.

##### **4.2.1. Túlélés és virágzási siker**

A fiatal átültetett egyedek túlélése az első időintervallumban növekedett a környező

vegetáció jelenlétében, elsősorban a közönséges lizinka esetében. Ez az eredmény jól mutatja a környező vegetáció facilitációs hatását. Bár a legtöbb korábbi vizsgálatban azt találták, hogy a facilitáció jelentősége nő az abiotikus stressz és/vagy zavarás növekedésével (Bertness és Callaway 1994; Brooker és Callaghan 1998), az utóbbi időben rámutattak arra is, hogy a facilitáció produktívabb környezetben is jelentős lehet (Holmgren és Scheffer 2010). Az élő vagy holt növényi anyag jelenléte az abiotikusan stresszelt környezetben nedvesebb mikroklimát alakíthat ki (Holmgren és mtsai. 2012), azáltal hogy kiegyensúlyozza a napsugárzás, hőmérséklet szélsőségeit (Lepš 1999; Eckstein 2005). A facilitáció ugyanakkor előfordulhat produktív környezetben is, amikor a kiszáradás elleni védelemben játszott szerepe felülkerekedik a vegetáció negatív árnyékoló hatásán (Holmgren és mtsai. 1997). Ilyenformán a facilitáció a közepesen árnyékoló vegetáció esetén lehet kiemelkedő jelentőségű a fiatal egyedek szempontjából (Semschenko és mtsai. 2012; McIntire és Fajardo 2013). A szomszédos növényzet facilitáló hatását a növények túlélésében, illetve megtelepedésben már régóta felismerték (Grubb 1977). Eredményeink rámutattak, hogy a facilitáció erőssége, amit a vegetációba ültetett egyedek túlélési arányának növekedése jelzett a lékekbe ültetett növények túléléséhez képest, különbözött a vizsgált fajok esetében. A fajok kölcsönhatásokra adott válaszát nagyban befolyásolhatja a stressztűrő képességük, erőteljes facilitációs kölcsönhatásokat elsősorban a stresszre legérzékenyebb fajok esetében tapasztalhatunk (Liancourt és mtsai. 2005). A fajok közötti facilitációt számos közösségben kimutatták, például szubalpin gyepek (Choler és mtsai. 2001; Gross és mtsai. 2010), fajgazdag mészkő sziklagyepek (Liancourt és mtsai. 2005), illetve makrofita növényközösségek esetében (Le Bagousse-Pinguet és mtsai. 2012). Megfigyeléseink szerint a környező vegetáció pozitív hatása (facilitáció) erőteljes volt a korai egyedfejlődési stádiumokban, majd hatása csökkent idővel, és a környező növényzet kompetíciója vált domináns kölcsönhatássá. Egyik magyarázat az “ontogenetic shift”-re az, hogy a kompetíció méretfüggő (Grubb 1977). A kompetíció erőteljesebb a magasabb egyedek között, mivel ők több tápanyagot és helyet használnak alacsonyabb társaikkal szemben (Grubb 1977). A fiatal egyedek pedig jóval érzékenyebbek lehetnek a stresszre, mint a felnőtt egyedek (Eckstein 2005; Liancourt és mtsai. 2005), ezért a fiatal egyedek szűkebb niche-t tudnak használni, mint a felnőtt egyedek, így erősebb lehet a környező vegetáció rájuk gyakorolt pozitív hatása, a környezeti feltételek javításán keresztül (Choler és mtsai. 2001; McIntire és Fajardo 2013).

Megfigyeltük, hogy az “ontogenetic shift” erősebb volt a műtrágyázással kezelt területeken. Ez amiatt volt megfigyelhető, mert a fényért történő versengés erőteljesebb volt a magasabb és sűrűbb vegetációval jellemezhető, produktívabb környezetben (Lepš 1999). A növények virágzási sikere nagyban függ az egyedek

méretétől (Eckstein 2005; le Roux és mtsai. 2013), amely csökkent az erősödő kompetícióval, így hogy virágzó egyedeket szinte csak a lékekben találtunk (lásd Lamb és Cahill 2006).

Eredményeink rámutattak, hogy a környező vegetáció növényegyedekre gyakorolt hatása nagyban függ az egyed fejlődési stádiumától, és az egyed életkorának növekedésével pozitívból negatív irányba tolódik el. Ezek az eredmények fontosak lehetnek a gyepök vegetációdinamikájának mélyebb megértése szempontjából, ezen kívül természetvédelmi jelentősége is nagy, főleg a növényegyedek vetésével vagy kiültetésével végrehajtott gypeprekonstrukciók szempontjából.

#### **4.2.2. Földfelszín feletti biomassza és gyökér-hajtás arány**

A műtrágyázás szignifikáns hatással volt az “ontogenetic shift” intenzitására, lecsökkentve a vegetációba ültetett egyedek biomasszáját. Ezzel szemben a gyökér-hajtás arány növekedett a műtrágyázás hatására, jelezve a földfelszín feletti kompetíció felerősödését a talaj tápanyagtartalom növekedésével (Grime 1973). Rámutattak arra, hogy a földfelszín feletti kompetíció fontosabb szerepet tölthet be produktív környezetben, mint a földfelszín alatti versengés (Grime 1973), azonban a két különböző típusú kölcsönhatás egyforma jelentőségű is lehet (Twolan-Strutt és Keddy 1996). A környező vegetációba ültetett egyedek földfelszín feletti biomasszájának csökkenése műtrágyázás hatására inkább a fényért való versengésre utal, mintsem a földfelszín alatti tápanyagokért folyó versengésre (Lepš 1999). A gyökér-hajtás arányt leginkább a földfelszín feletti biomasszában történő változások befolyásolták, valószínűleg azért, mert a gyökereknek nem volt elég ideje a növekedésre a három hónapig tartó vizsgálat során. A kaszálás, illetve a *Molinia coerulea* eltávolítása sem volt hatással a növények közötti kölcsönhatásokra. Mivel az évi egyszeri kaszálásra a mintavételezés befejezését követően került sor (késő júniusban vagy korai júliusban minden évben; Lepš 1999), a kaszálás nem volt hatással a kiültetett növények biomasszájára. A *Molinia* eltávolítása 1994-ben kezdődött (és folytatódott a későbbiekben), azóta a *Molinia* helyét más fajok (főleg füvek) foglalták el, amelyek hatása hasonló lehetett az átültetett egyedekre, mintha *Molinia* lett volna a környezetükben.

#### *4.3. A kompetíciós környezet hatása a parlagfű csírázására*

##### **4.3.1. A kompetitív környezet hatása a parlagfű magjainak csírázási arányára**

A megfelelő környezeti tényezőknek csírázást beindító hatása lehet, de ha ezek a tényezők nem tartósak, a csíranövény pusztulásához vagy csökkent reprodukciós

sikerhez vezethetnek. Ennek megfelelően, a változékony, kiszámíthatatlan környezet két csírázási stratégia szelekcióját segíti elő: (1) a magok egy bizonyos része megfelelő körülmények között is dormáns marad (kockázat-elosztó csírázási stratégia) vagy (2) azáltal, hogy a mag képes a környezet jelzéseit pontosan érzékelni, „prediktálhatja” a csíranövény fejlődési feltételeit és ennek megfelelően csírázik, vagy újra dormáns állapotba lép (plasztikus csírázási stratégia: Petru és Tielbörger 2008). Valószínűleg a két stratégia együttese biztosít sikeres hosszú távú csírázást és perzisztenciát egy változó környezetben (Donohue és mtsai. 2010).

Eredményeink értelmében a kockázat-elosztó csírázási stratégia, ha létezik is, csak másodlagos stratégia lehet a parlagfű esetében, hiszen a magok zöme már az első évben csírázott megfelelő, kompetíciómentes környezetben és csupán egy nagyon kis százalékuk maradt dormáns állapotban. Egy korábbi, átfogó vizsgálat, mely kilenc populációban értékelte a magbankban található parlagfű magvak állapotát csírázás előtt, hasonló eredményre jutott: a magvak nagyon kis hányada volt csak dormáns a talaj felső rétegeiben, ahonnan a magvak csíráznak természetes körülmények között. A kockázat-elosztó csírázási stratégiát („bet-hedging germination”) sivatagi növényeknél mutatták ki több kísérletben, és azoknál a dormáns magvak aránya sokkal nagyobb volt, mint a jelen vizsgálatban tapasztaltak (Venable 2007). Bár ez a 2-3%-os arány nagyon kevésnek tűnik ahhoz, hogy a parlagfű erre alapozza hosszú távú sikerességét, figyelembe véve a faj rendkívül nagy magtermelését (Fumanal és mtsai. 2007), ez az arány is jelentős elfekvő magkészletet jelenthet, mely néhány éven belül jelentős magbank kialakulásához vezethet. Bár ez a kísérlet nem megfelelő arra, hogy bizonyítsa azt, hogy ez a néhány dormáns mag egy hosszú távú adaptációs folyamat eredménye, mégis jó kiindulópontnak számít további kutatások tervezéséhez (Hiero és mtsai. 2009). Az előbbiekkal szemben, a jelen kísérletsorozat eredményei bizonyítják, hogy a parlagfű magvak érzékelik környezetük állapotát és a várható kompetíciós nyomást, és ennek megfelelő csírázási választ adnak, azaz plasztikus csírázási stratégiával rendelkeznek. Ugyanis, a magvak csírázási arányát szignifikánsan befolyásolta, többnyire csökkentette a szomszédos növények életfázisa, denzitása és a kompetítor identitása is. A csírázási arány csökkenése valójában azt jelentette, hogy a magok másodlagos dormancia állapotába kerültek. Eredményeink szerint a nagy denzitású felnőtt versenytársak mellett jelentős csírázáscsökkenés volt tapasztalható. Korábbi kísérletek eredményeként tudjuk, hogy a parlagfű magvak megfelelő hőmérséklet mellett, de fény hiányában is másodlagos dormancia állapotba kerülnek, és ugyancsak ez történik, ha a késő tavaszi hőmérséklet meghaladja a 20 °C-ot (Baskin és Baskin 1980). A fény függvényében történő csírázás egy nagy magvú fajnál az üres talajfelszínnek detektálását jelentheti zárt növényzet esetén (Rice 1985; Olf és mtsai. 1994; Kotorová és Lepš 1999), vagyis a kompetíció-mentes

mikrokörnyezetet. Ezzel a stratégiával a magvak elkerülik azt, hogy olyan helyen csírázzanak, ahol a csíranövényeknek kis esélyük van a túlélésre a megtelepedett szomszédos növények forráselvonása miatt. Ilyen módon a parlagfű magvak kompetíció elkerülő stratégiát alkalmaznak nem megfelelő mikrokörnyezetben, ahol jelentős kompetíciós túlerőre számíthatnak. Ez az eredmény magyarázza azt is, hogy miért tűnik el nagyon hamar a parlagfű a felhagyott szántókon a szukcesszió kezdeti stádiumai után: valószínűleg az évelő növények előretörésével egyre árnyékosabb lesz a talajfelszín, ahol ezek a magvak csírázhatnak.

Ezzel szemben, a magvakból és csíranövényekből álló kompetíciós környezet nem befolyásolta a magvak csírázási arányát. A parlagfű csíranövényekről tudjuk, hogy sikeresen elnyomják a velük egykorú és hasonló méretű növények egyedeit, viszont rá ezek a szomszédok nem hatnak negatívan (Miller és Werner 1987), a parlagfű magvak valószínűleg biztonságosnak érzékelik más magvak vagy csíranövények „társaságát” és maximalizálják csírázási arányukat. A megtelepedett növényekkel szemben, ahol a legjobb stratégia a kompetíció elkerülése volt, ebben az esetben a parlagfű a kompetitív konfrontációs stratégiát (Novoplansky 2009) választja. A mag – mag kompetíciós interakcióval csupán az utóbbi időben foglalkoznak a növényökológusok úgy, hogy elválasztják a mag és a csírázó magvak hatását egymástól. Ilyen jellegű vizsgálatok bizonyították, hogy a magvak érzékelik egymás jelenlétét és befolyásolhatják egymás csírázását (Tielbörger és Prasse 2009). Ennek ellenére, a parlagfű magvak csírázását nem befolyásolták sem a szomszédos magvak, sem a szomszédos csíranövények, sem alacsony, sem magas denzitás esetén.

#### **4.3.2. A parlagfű által alkalmazott csírázási stratégia változatos kompetíciós környezetben**

A parlagfű csírázási viszonyait vizsgálva, Miller (1987) azt találta, hogy a csupán három nappal későbbi csírázás 97%-os végső biomassza-csökkenést eredményezett természetes körülmények között. Így érthető, ha az evolúció „segíti” olyan finomléptékű képesség fejlődését, mely segítségével a csírázás előtt álló mag nemcsak, hogy érzékeli környezetét, de módosíthatja csírázásának idejét. Kompetitív környezetben a korai csírázás járhat jelentős előnnyel (Verdú és Traveset 2005; Orrock és Christopher 2010). Ennek ellenére, eredményeink alapján ez nem érvényes a parlagfű magvak esetén: a versenytársak jelenléte nem siettette a magvak csírázását egyetlen kísérleti felállásban sem. A felnőtt versenytársak jelenléte és a magas denzitás viszont jelentősen csökkentette a parlagfű magvak csírázásának sebességét. Valószínűleg a parlagfű magvak esetén hiányzik a korai csírázást elősegítő szelekciós nyomás, vagy a szelekció más irányba hat. Erősen

kompetitív környezetben élő és alacsony másodlagos dormanciával rendelkező évelő fajok esetén várható, hogy erős szelektív nyomás hatására korábban csírázzanak a magvak, és ezáltal lefoglalják a fejlődéshez szükséges forrásokat a versenytársak elől (Miller 1987; Dyer és mtai. 2000). Mivel a szelekció nem hathat párhuzamosan két ellentétes irányú folyamatra (korai csírázás és késleltetett csírázás), a parlagfű esetén az éles környezeti érzékelés fejlődését és a dormancia mechanizmusának tökéletesedését segíti elő. Ennek a csereviszonynak a kiváló bizonyítéka, hogy a dormáns magvak aránya épp azon kezeléseknél volt a legmagasabb, ahol a legkésőbb csíráztak a magvak.

## Köszönetnyilvánítás

Köszönöm szépen témavezetőmnek, Török Péternek, illetve Tóthmérész Bélának a munkám során nyújtott hozzáértő felügyeletét, a kutatási közösség és helyszín biztosítását, a konferenciákon és találkozókön való megjelenési lehetőségeket. Köszönettel tartozom kollégáimnak: Valkó Orsolyának, Kelemen Andrásnak, Deák Balázsnak, Miglécz Tamásnak munkám során nyújtott nélkülözhetetlen segítségükért és támogatásukért. Köszönet illeti továbbá Balogh Nórát, Bartha Sándort, Besnyői Verát, Csecserits Anikót, Kelbert Bernadettet, Lorenzo Lazzaro-t, Rédei Tamást, Tóth Katalint.

Köszönöm szépen Ruprecht Eszter és Fenesi Annamária szakmai tanácsait, biztatását, illetve családom, barátaim munkám során nyújtott megértését, támogatását!

Köszönöm szépen az Oktatási és Kulturális Minisztérium „Balassi-ösztöndíj”-ának a PhD képzésem során nyújtott anyagi támogatását. A dolgozat elkészülését segítették a TÁMOP 4.2.1./B-09/1/KONV-2010-0007, TÁMOP-4.2.2\_B-10\_1-2010-0024, TÁMOP 4.2.4.A/2-11-1-2012-0001 pályázatok. A TÁMOP-4.2.4.A/2-11/1-2012-0001 azonosító számú pályázat a Nemzeti Kiválóság Program – *Hazai hallgatói, illetve kutatói személyi támogatást biztosító rendszer kidolgozása és működtetése konvergencia program* című kiemelt projekt keretében zajlott. A projekt az Európai Unió támogatásával, az Európai Szociális Alap társfinanszírozásával valósul meg. Ezúton is köszönöm a projekt által biztosított támogatást. A Campus Hungary Program Ösztöndíjbizottságának pedig köszönöm, hogy lehetővé tette a South Bohemia egyetem Botanikai tanszékén, České Budějovice-ban, Csehországban megrendezésre került kvantitatív ökológiai képzésen való részvételt, 2013-2014 téli félév során. Köszönöm a csehországi egyetem Botanikai tanszékén oktató Jan Lepš, illetve a további tutoraink (Francesco De Bello, Yoann Le Bagousse-Pinguet, Lars Götzenberger) szakmai segítségét, támogatását!

## Irodalomjegyzék

- Albert Á.-J., Tóthmérész B. & Török P. 2013: Parlagokon zajló spontán gyepesedési folyamatok restaurációs ökológiai szempontú értékelése. *Botanikai Közlemények* 100 (1–2): 201–216.
- Albert Á.-J., Kelemen A., Valkó O., Miglécz T., Csecserits A., Rédei T., Deák B., Tóthmérész B. & Török P. 2014: Trait-based analysis of spontaneous grassland recovery in sandy old-fields. *Applied Vegetation Science* 17: 214–224.
- Alday J. G., Pallavicini Y., Marrs R. H. & Martínez-Ruiz C. 2011: Functional groups and dispersal strategies as guides for predicting vegetation dynamics on reclaimed mines. *Plant Ecology* 212:1759–1775.
- Aphalo P.J. & Ballare C.L. 1995: On the importance of information-acquiring systems in plant–plant interactions. *Functional Ecology* 9: 5–14.
- Aphalo P.J., Ballare C.L. & Scopel A.L. 1999: Plant–plant signaling, the shade avoidance response and competition. *Journal of Experimental Botany* 50: 1629–1634.
- Armas C. & Pugnaire F. I. 2009: Ontogenetic shifts in interactions of two dominant shrub species in a semi-arid coastal sand dune system. *Journal of Vegetation Science* 20: 535–546.
- Bakker J.P. & Berendse F. 1999: Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 63–68.
- Bartha S. 2001: Spatial relationships between plant litter, gopher disturbance and vegetation at different stages of old-field succession. *Applied Vegetation Science* 4: 53–62.
- Bartha S. 2010: A természetvédelmi kezeléseket megalapozó vegetációkutatásokról. In: Válogatás az első tizenhárom MÉTA-túrafüzetből 2003 – 2009 (szerk.: Molnár Cs., Molnár Zs., Varga A.). MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete, Vácrátót, pp. 42–70.
- Bartha S., Meiners S.J., Pickett S.T.A. & Cadenasso M.L. 2003: Plant colonization windows in a mesic old field succession. *Applied Vegetation Science* 6: 205–212.
- Bartha S., Campetella G., Canullo R., Bódis J. & Mucina L. 2004: On the Importance of Fine-Scale Spatial Complexity in Vegetation Restoration Studies. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 30: 101–116.
- Bartha S., Dancza I., Házi J., Horváth A., Margóczy K., Molnár Cs., Molnár Zs., Óvári M., Purger D. & Schmidt D. 2010: A parlagszükscesszió

- jellegzetességei: ismétlődés és változatosság. Válogatás az első tizenhárom MÉTA-túrafüzetből 2003 – 2009 (szerk.: Molnár Cs., Molnár Zs., Varga A.). MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete, Vácrátót, pp. 480-482.
- Baskin J.M. & Baskin C.C. 1980: Ecophysiology of secondary dormancy in seeds of *Ambrosia artemisiifolia*. *Ecology* 61: 475–480.
- Baskin J.M. & Baskin C.C. 1998: Seeds: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. Academic Press, San Diego.
- Bastl M., Kocár P. Prach K. & Pyšek, P. 1997: The effect of successional age and disturbance on the establishment of alien plants in man-made sites: an experimental approach. In: Brock, J.H., Wade, M. Pyšek, P. & Green, D. (szerk.) Plant invasions: studies from North America and Europe. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands. pp.191-201.
- Bates D., Maechler M., Bolker B. & Walker S. 2013: lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.0-5. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Bekker R.M., Bakker J.P., Grandin U., Kalamees R., Milberg P., Poschlod P., Thompson K. & Willems J.H. 1998: Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. *Functional Ecology* 12: 834–842.
- Bertness M.D. & Callaway R. 1994: Positive interactions in communities. – *Trends in Ecology and Evolution* 9: 191–193.
- Biró M., Révész A., Molnár Zs., Horváth F. & Czúcz B. 2008: Regional habitat pattern of the Duna-Tisza köze in Hungary II. The sand, the steppe and the riverine vegetation; degraded and ruined habitats. *Acta Botanica Hungarica* 50: 21–62.
- Bissels S., Donath T.W., Hölzel N. & Otte A. 2005: Ephemeral wetland vegetation in irregularly flooded arable fields along the northern Upper Rhine: The importance of persistent seed banks. *Phytocoenologia* 35: 469-488.
- Black J.N. & Wilkinson G.N. 1963: The role of time to emergence in determining the growth of individual plants in swards of sub terreanean clover (*Trifolium subterraneum* L.). *Australian Journal of Agricultural Research* 14:628–638.
- Blumenthal D.M., Jordan N.R. & Svenson E.L. 2005: Effects of prairie restoration on weed invasions. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 107: 221-230.
- Borhidi A. 1993: Characteristics of the climate of the Danube- Tisza Mid-region. In: Szujkó-Lacza, J. & Kováts, D. (eds). The flora of the Kiskunság National Park, pp. 9–20. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest.
- Borhidi A. 1995: Social behaviour types, the naturalness and relative ecological indicator values of the higher plants in the Hungarian Flora. *Acta Botanica Hungarica* 39 (1–2): 97–181.
- Borhidi A. 1997: Gondolatok és kételyek: Az Ösmátra-elmélet. *Studia Phytologica Jubilaria*, Pécs, pp. 161-188.

- Borhidi A. 1999: Vörös Könyv Magyarország növénytársulásairól. TermészetBÚVÁR Alapítvány Kiadó, Budapest.
- Bornkamm R. 1985: Vegetation changes in herbaceous communities. In: White, J. (szerk.) *The population structure of vegetation*. Dr. W. Junk Publisher, Dordrecht. pp. 89-109.
- Bossuyt B. & Hermy M. 2003: The potential of soil seedbanks in the ecological restoration of grassland and heathland communities. *Belgian Journal of Botany* 136: 23-34.
- ter Braak C.J.F. & Šmilauer P. 2002: CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows. Software for Canonical Community Ordination (version 4. 5). Centre for Biometry Wageningen/Microcomputer Power, Wageningen, NL/Ithaca.
- Brooker R. W. & Callaghan T. V. 1998: The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. – *Oikos* 81: 196–207.
- Brückner D. 2001: Az ürömlevelű parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia* L.) allelopátiája – közvetlen és közvetett hatások. PhD értekezés, Keszthely.
- Callaway R.M., Kim J. & Mahall B.E. 2006: Defoliation of *Centaurea solstitialis* stimulates compensatory growth and intensifies negative effects on neighbours. *Biological Invasion* 8:1389–1397.
- Choler P., Michalet R. & Callaway R. M. 2001: Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology* 82: 3295–3308.
- Collins B., Wein G. & Philippi T. 2001: Effects of disturbance intensity and frequency on early old-field succession. *Journal of Vegetation Science* 12: 721–728.
- Coomes D.A. & Grubb P.J. 2003: Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 283–291.
- Coulson S.J., Bullock J.M., Stevenson M.J. & Pywell R.F. 2001: Colonization of grassland by sown species: dispersal versus microsite limitation in responses to management. *Journal of Applied Ecology* 38: 204–216.
- Cousins S.A.O. & Lindborg R. 2008: Remnant grassland habitats as source communities for plant diversification in agricultural landscapes. *Biological Conservation* 141: 233–240.
- Couvreux M., Christiaen B., Verheyen K. & Hermy M. 2004: Large herbivores as mobile links between isolated nature reserves through adhesive seed dispersal. *Applied Vegetation Science* 7: 229–236.
- Cseceserits A. & Rédei T. 2001: Secondary succession on sandy old-fields in Hungary. *Applied Vegetation Science* 4: 63–74.
- Cseceserits A., Szabó R., Halassy M. & Rédei T. 2007: Testing the validity of

- successional predictions on an old-field chronosequence in Hungary. *Community Ecology* 8: 195–207.
- Csecserits A., Szabó R. & Czúcz B. 2009: Növényi tulajdonságok, tulajdonság-adatbázisok és ezek felhasználása az ökológiai kutatásokban. *Botanikai Közlemények* 96(1-2): 1–17.
- Csecserits A., Czúcz B., Halassy M., Kröel-Dulay G., Rédei T., Szabó R., Szitár K. & Török K. 2011: Regeneration of sandy old-fields in the forest steppe region of Hungary. *Plant Biosystems* 145: 715–729.
- Csontos P., Tamás J. & Kalapos T. 1998: A magbank szerepe a dolomitnövényzet regenerálódásában korábban feketefenyvessel borított területeken. In: Csontos, P. (szerk.) Sziklagyeppek szünbotanikai kutatása. Scientia Kiadó, Budapest, pp. 183–196.
- Csontos P. 2001: A természetes magbank kutatásának módszerei (Methods of seed bank research, in Hungarian). Scientia Kiadó, Budapest, Hungary.
- Csontos P., Tamás J. & Tobisch T. 2002: A magyar flóra magterjesztési-mód adatbázisának bemutatása, elemzési példákkal: a szociális magatartási típusok értékelése. In: Salamon- Albert, É. (szerk.) Magyar botanikai kutatások az ezredfordulón. Tanulmányok Borhidi Attila 70. születésnapja tiszteletére. PTE Növénytani Tanszék, Pécs, pp. 557–569.
- Csontos P., Bózsing E., Cseresnyés I. & Penksza K. 2009: Reproductive potential of the alien species *Asclepias syriaca* (Asclepiadaceae) in the rural landscape. *Polish Journal of Ecology* 57: 383–388.
- Deák B., Török P., Kapocsi I., Lontay L., Vida E., Valkó O., Lengyel S. & Tóthmérész B. 2008: Szik- és löszgyep-rekonstrukció vázfajokból álló magkeverék vetésével a Hortobágyi Nemzeti Park területén (Egyek-Pusztakócs). *Tájökológiai lapok* 6: 323–332.
- Deák B. & Kapocsi I. 2010: Természetvédelmi célú gyepesítés a gyakorlatban: Mennyibe kerül egy hektár gyep? *Tájökológiai lapok* 8: 395–409.
- Diacon-Bolli J., Dalang T., Holderegger R. & Bürgi M. 2012: Heterogeneity fosters biodiversity: linking history and ecology of dry calcareous grasslands. *Basic and Applied Ecology* 13: 641–653.
- Donohue K., de Casas R.R., Burghardt L., Kovach K. & Willis C.G. 2010: Germination, postgermination adaptation, and species ecological ranges. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 41:293–319.
- Dyer A.R., Fenech A. & Rice K.J. 2000: Accelerated seedling emergence in interspecific competitive neighbourhoods. *Ecology Letters* 3:523–529.
- Eckstein R. L. 2005: Differential effects of interspecific interactions and water availability on survival, growth and fecundity of three congeneric grassland herbs. *New Phytologist* 166: 525–536.
- Egler F.E. 1954: Vegetation science concepts I: Initial floristic composition, a factor

- in old-field vegetation development. *Vegetatio* 4: 412–417.
- Farkas S. 1999: Magyarország védett növényei. Mezőgazda Kiadó, Budapest, 420 pp.
- Feng D., Hong-Bo S., Lun S., Zong-Suo L. & Ming-Ana S. 2007: Secondary succession and its effects on soil moisture and nutrition in abandoned old-fields of hilly region of Loess Plateau. *China Colloids and Surfaces B: Biointerfaces* 58: 278–285.
- Fenesi A. & Botta-Dukát Z. 2010: Do short-lived and long-lived alien plant species differ regarding the traits associated with their success in the introduced range? *Biological Invasions* 12: 611–623.
- Fenesi A. & Botta-Dukát Z. 2012: Phenotypic divergences induced by different residence time in invasive common ragweeds. *Journal of Plant Ecology* 5:174–181.
- Fenesi A., Vágási C.I., Beldean M., Földesi R., Kolcsár L.-P., Shapiro J.T., Török E. & Kovács-Hostyánszki A. 2015: *Solidago canadensis* impacts on native plant and pollinator communities in different-aged old fields. *Basic and Applied Ecology* (in press).
- Fenner M. 1985: Seed Ecology. Chapman and Hall, London.
- Fischer S.F., Poschlod P. & Beinlich B. 1996: Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. *Journal of Applied Ecology* 33:1206–1222.
- Foster B. L. & Tilman D. 2000: Dynamic and static views of succession: testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology* 146: 1–10.
- Fumanal B., Chauvel B. & Bretagnolle F. 2007: Estimation of pollen and seed production of common ragweed in France. *Annals of Agricultural and Environmental Medicine* 4:233–236.
- Grime J. P. 1973: Competitive exclusion in herbaceous vegetation. – *Nature* 242: 344–347.
- Grime J.P. 1979: Plant strategies and vegetation processes. Chichester: Wiley.
- Grime J.P. 1998: Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86: 902–910.
- Grime J.P. 2002: Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties. 2nd ed. JohnWiley & Sons, Chichester, UK.
- Gross, K.L. 1980. Colonization by *Verbascum thapsus* (mullein) of an old-field in Michigan: experiments on the effects of vegetation. *Journal of Ecology* 68: 919–927.
- Gross K.L. 1984: Effects of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. *Journal of Ecology* 72: 369–387.
- Gross N., Liancourt P., Choler P., Suding K. N. & Lavorel S. 2010: Strain and vegetation effects on local limiting resources explain the outcomes of biotic

- interactions. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12: 9-19.
- Grubb P. J. 1977: The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. – *Biological Reviews* 52: 107–145.
- Halassy M. 2001: Possible role of the seed bank in the restoration of open sand grassland in old fields. *Community Ecology* 2: 101–108.
- Halassy M. 2004: Crossing the edge: Colonisation dynamics of fallow land in the sandy regions of Hungary. In: *Proceedings of the 16th International Conference of the Society for Ecological Restoration*, Victoria, Canada: 1-10.
- Harper J.L. 1977: Population biology of plants. Academic Press, London, UK.
- Házi J., Bartha S., Szentes S., Wichmann B. & Penksza K. 2011: Seminatural grassland management by mowing of *Calamagrostis epigejos* in Hungary. *Plant Biosystems* 145: 699–707.
- Hierro J.L., Özkan E., Khetsuriani L., Diaconu A., Török K., Montesinos D., Andonian K., Kikodze D., Janoian L., Villarreal D., Estanga-Mollica & M.E. Callaway R.M. 2009: Germination responses of an invasive species in native and non-native ranges. *Oikos* 118:529–538.
- Hobbs R.J. & Cramer V.A. 2007: Why Old Fields? Socioeconomic and Ecological Causes and Consequences of Land Abandonment. In: Cramer, V.A. & Hobbs, R.J. (eds.) *Old fields: dynamics and restoration of abandoned farmland*, pp. 1–15. Island Press, Washington, DC, US.
- Holmgren M., Scheffer M. & Huston M.A. 1997: The Interplay of Facilitation and Competition in Plant Communities. *Ecology* 78: 1966–1975.
- Holmgren M. & Scheffer M. 2010: Strong facilitation in mild environments: the stress gradient hypothesis revisited. *Journal of Ecology* 98: 1269–1275.
- Holmgren M., Gómez-Aparicio L., Quero J. L. & Valladares F. 2012: Non-linear effects of drought under shade: reconciling physiological and ecological models in plant communities. *Oecologia* 169:293–305.
- Hölzel N. 2005: Seedling recruitment in flood-meadow species: The effects of gaps, litter and vegetation matrix. *Applied Vegetation Science* 8: 115–124.
- Horváth F., Dobolyi Z.K., Morschhauser T., Lökös L., Karas L. & Szerdahelyi T. 1995: Flóra adatbázis. MTA ÖBKI, Vácrátót.
- Hunyadi K. (szerk.) 1988: Szántóföldi gyomnövények és biológiájuk. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest.
- Huston M.A. 1999: Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos* 86: 393–401.
- Hutchings M.J. & Booth K.D. 1996: Studies on the Feasibility of Re-Creating Chalk Grassland Vegetation on Ex-Arable Land. I. The Potential Roles of the Seed Bank and the Seed Rain. *Journal of Applied Ecology* 33: 1171-1181.

- Jensen K. 1998: Species composition of soil seed bank and seed rain of abandoned wet meadows and their relation to aboveground vegetation. *Flora* 193: 345–359.
- Jentsch A. & Beyschlag W. 2003: Vegetation ecology of dry acidic grasslands in the lowland area of Central Europe. *Flora* 198: 3–25.
- Jiao F., Wena Z-M., An S-S. & Z. Yuan 2013: Successional changes in soil stoichiometry after land abandonment in Loess Plateau, China. *Ecological Engineering* 58: 249–254.
- Jongepierová I., Jongepier J.W. & Klimes L. 2004: Restoring grassland on arable land: an example of a fast spontaneous succession without weed-dominated stages. *Preslia* 76: 361–369.
- Kalapos T. 1991: C3 and C4 grasses of Hungary: environmental requirements, phenology and role in the vegetation. *Abstracta Botanica*. 15: 83–88.
- Kalapos T., Baloghné-Nyakas A. & Csontos P. 1997: Occurrence and ecological characteristics of C4 dicot and Cyperaceae species in the Hungarian flora. *Photosynthetica* 33(2): 227–240.
- Kazakou E., Vile D., Shipley B., Gallet C. & Garnier E. 2006: Co-variations in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean old-field succession. *Functional Ecology* 20: 21–30.
- Kelemen A., Török P., Valkó O., Deák B., Tóth K. & Tóthmérész B. 2015: Both facilitation and limiting similarity shape the species coexistence in dry alkali grasslands. *Ecological Complexity* 21: 34–38.
- Kiær L. P., Weisbach A. N. & Weiner J. 2013: Root and shoot competition: a meta-analysis. *Journal of Ecology* 101: 1298–1312.
- Király G. (eds.) 2009: Új Magyar Fűvészkönyv. Magyarország hajtásos növényei. Határozókulcsok. [New Hungarian Herbal. The Vascular Plants of Hungary. Identification keys.]. Aggtelek National Park Directorate, Jósvalfő. [In Hungarian].
- Király G., Virók V. & Molnár V.A. (eds.) 2011: Új Magyar Fűvészkönyv. Magyarország hajtásos növényei. Ábrák. [New Hungarian Herbal. The Vascular Plants of Hungary, Figures]. Aggtelek National Park Directorate, Jósvalfő. [In Hungarian].
- Klimešová J. & de Bello F. 2009: CLO-PLA: the database of clonal and bud bank traits of Central European flora. *Journal of Vegetation Science* 20: 511–516.
- Kotorová I. & Lepš J. 1999: Comparative ecology of seedling recruitment in an oligotrophic wet meadow. *Journal of Vegetation Science* 10: 175–186.
- Kovács G. & Bagi I. 2001: Mycorrhizal status of plants in a mixed deciduous forest from the Great Hungarian Plain with special emphasis on the potential mycorrhizal partners of *Terfezia terfezioides* (Matt.) Trappe (*Pezizales*). *Phyton* 41 (2): 161–168.

- Kovács G. & Szigetvári Cs. 2002: Mycorrhizae and other root-associated fungal structures of the plants of a sandy grassland on the Great Hungarian Plain. *Phyton* 42 (2): 211-223.
- Kovárová M. 1990: Water and nutrient economy. *In: Succession in Abandoned Fields: Studies in Central Bohemia, Czechoslovakia* (szerk.: Osbornová J., Kovárová M., Leps J., Prach K.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 127-134.
- Kovárová M. & Brabec E. 1990: Effects of phosphorus addition on interactions between the plant dominants. *In: Succession in Abandoned Fields: Studies in Central Bohemia, Czechoslovakia* (szerk.: Osbornová J., Kovárová M., Leps J., Prach K.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 127-134.
- Lamb E.G. & Cahill J.F. 2006: Consequence of differing competitive abilities between juvenile and adult plants. *Oikos* 112: 502–512.
- Latzel V., Klimešová J., Doležal J., Pyšek P., Tackenberg O. & Prach K. 2011: The association of dispersal and persistence traits of plants with different stages of succession in Central European man-made habitats. *Folia Geobotanica* 46: 289–302.
- Le Bagousse-Pinguet Y., Liancourt P., Gross N. & Straile D. 2012: Indirect facilitation promotes macrophyte survival and growth in freshwater ecosystems threatened by eutrophication. *Journal of Ecology* 100: 530–538.
- Le Bagousse-Pinguet Y., Xiao S., Brooker R.W., Gross N., Liancourt P., Straile D. & Michalet R. 2014: Facilitation displaces hot-spots of diversity and allows communities to persist in heavily stressed and disturbed environments. *Journal of Vegetation Science* 25: 66–76.
- Legendre P. & Legendre L. 1998: Numerical Ecology. Elsevier, Amsterdam, NE.
- Lencová K. & Prach K. 2011: Restoration of hay meadows on ex-arable land: commercial seed mixtures vs. spontaneous succession. *Grass and Forage Science* 66: 265-271.
- Lepš J. 1987: Vegetation dynamics in early old field succession: a quantitative approach. *Vegetatio* 72: 95-102.
- Lepš J. 1999: Nutrient status, disturbance and competition: an experimental test of relationships in a wet meadow. *Journal of Vegetation Science* 10: 219–230.
- Lepš 2004: Variability in population and community biomass in a grassland community affected by environmental productivity and diversity. *Oikos* 107: 64–71.
- Lepš J., Doležal J., Bezemer T.M., Brown V.K., Hedlund K., Igual A.M., Jörgensen H.B., Lawson C.S., Mortimer S.R., Peix G.A., Rodríguez B.C., Santa R.I., Šmilauer P. & van der Putten W. 2007: Long-term effectiveness of sowing high and low diversity seed mixtures to enhance plant community development on ex-arable fields. *Applied Vegetation Science* 10: 97–110.

- Lepš J., de Bello F., Šmilauer P. & Doležal J. 2011: Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography* 34: 856–863.
- le Roux P. C., Shaw J. D. & Chown S. L. 2013: Ontogenetic shifts in plant interactions vary with environmental severity and affect population structure. *New Phytologist* 200: 241–250.
- Li J.-H., Xu D.-H. & Wang G. 2007: Weed inhibition by sowing legume species in early succession of abandoned fields on Loess Plateau, China. *Acta Oecologica* 30: 1–5.
- Liancourt P., Callaway M. & Michalet R. 2005: Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology* 86: 1611–1618.
- Lindborg R., Helm A., Bommarco R., Heikkinen R.K., Kühn I., Pykälä J. & Pärtel, M. 2011: Effect of habitat area and isolation on plant trait distribution in European forests and grasslands. *Ecography* 34: 1-8.
- Luken J.O. 1990: Directing ecological succession. Chapman & Hall, London.
- Makra L., Juhász M., Béczi R. & Borsos E. 2005: The history and impacts of airborne *Ambrosia* (Asteraceae) pollen in Hungary. *Grana* 44: 57-64.
- Malkinson D. & Tielbörger K. 2010: What does the stress-gradient hypothesis predict? Resolving the discrepancies. *Oikos* 119: 1546–1552.
- Manchester S.J., McNally S., Treweek J.R., Sparks T.H. & Mountford J.O. 1999: The cost and practicality of techniques for the reversion of arable land to lowland wet grassland - an experimental study and review. *Journal of Environmental Management* 55: 91–109.
- Margóczy K., Fehér M., Hrtyan M. & Gradzikiewicz M. 2009: Parlagok és természetvédelmi célú gyesítések értékelése Ásotthalom, Tiszaalpár és Kardoskút határában. *Természetvédelmi Közlemények* 15: 182-192.
- Martineau U. & Saugier B. 2007: A process-based model of old field succession linking ecosystem and community ecology. *Ecological Modelling* 204: 399–419.
- Mason N. W. H., de Bello F., Doležal J. & Lepš J. 2011: Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities. *Journal of Ecology* 3: 788–796.
- Matus G. & Tóthmérész B. 1990a: The effect of cattle grazing on a sandy grassland. *Acta Biologica Debrecina* 22: 67-68.
- Matus G. & Tóthmérész B. 1990b: Study of the vegetation of a sandy grassland after goose breeding: A preliminary study. *Acta Biologica Debrecina* 22: 77-78.
- Matus G. & Tóthmérész B. 1994: Correlation of indicator values with meteorological and pedological records in ruderal succession. *Abstracta Botanica* 18: 7-12.

- Matus G. & Tóthmérész B. 1995: Pioneer phase of succession in a ruderal weed community. *Acta Botanica Hungarica* 39: 51-70.
- Matus G., Tóthmérész B. & Papp M. 2003: Restoration prospects of abandoned species-rich sandy grassland in Hungary. *Applied Vegetation Science* 6: 169-178.
- Matus G., Papp M. & Tóthmérész B. 2005: Impact of management on vegetation dynamics and seed bank formation of inland dune grassland in Hungary. *Flora* 200: 296-306.
- McIntire E.J.B. & Fajardo A. 2013: Facilitation as a ubiquitous driver of biodiversity. *New Phytologist* 201: 403-416.
- Michalet R., Brooker R. W., Cavieres L. A., Kikvidze Z., Lortie C. J., Pugnaire F. I., Valiente-Banuet A. & Callaway R. M. 2006: Do biotic interactions shape both sides of the humpedback model of species richness in plant communities? *Ecology Letters* 9: 767-773.
- Miglécz T., Tóthmérész B., Valkó O., Kelemen A. & Török, P. 2013: Effects of litter on seedling establishment: an indoor experiment with short-lived Brassicaceae species. *Plant Ecology* 214: 189-193.
- Miller T.E. 1987: Effects of emergence time on survival and growth in an early old-field plant community. *Oecologia* 72:272-278.
- Miller T.E. & Werner P.A. 1987: Competitive effects and responses between plant species in a first-year old-field community. *Ecology* 68:1201-1210.
- Molnár Zs. 1998: Másodlagos löszipusztagyepék fejlődése felhagyott szántókon II. fajkészlet. *Crisicum* 1: 84-99.
- Molnár Zs. & Botta-Dukát Z. 1998: Improved space-for-time substitution for hypothesis generation: secondary grasslands with documented site history in SE-Hungary. *Phytocoenologia* 28: 1-29.
- Myster R.W. & Pickett S.T.A. 1994: A comparison of rate of succession over 18 yr in 10 contrasting old fields. *Ecology* 75: 387-392.
- Novák J. & Konvička M. 2006: Proximity of valuable habitats affects succession patterns in abandoned quarries. *Ecological Engineering* 26: 113-122.
- Novoplansky A. 2009: Picking battles wisely: plant behaviour under competition. *Plant, Cell and Environment* 32: 726-741.
- Olf H., Pegtel D.M., van Groenendael J.M. & Bakker J.P. 1994: Germination strategies during grassland succession. *Journal of Ecology* 82: 69-77.
- Orrock J.L. & Christopher C.C. 2010: Density of intraspecific competitors determines the occurrence and benefits of accelerated germination. *American Journal of Botany* 97: 694-699.
- Osbornová J., Kovárová M., Leps J. & Prach K. [eds.] 1990: Succession in Abandoned Fields. Studies in Central Bohemia, Czechoslovakia. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 170 pp.

- Öster M., Ask K., Cousins S.A.O. & Eriksson O. 2009: Dispersal and establishment limitation reduces the potential for successful restoration of semi-natural grassland communities on former arable fields. *Journal of Applied Ecology* 46: 1266-1274.
- Papp L. 1994: Védett harasztok és virágos növények spóra- és termésérési időszakai (fenofázisai) hazánkban. *Calandrella* VIII.(1-2): 26-53.
- Parker I.M., Simberloff D., Lonsdale W.M., Goodell K., Wonham M., Kareiva P.M., Williamson M.H., Von Holle B., Moyle P.B., Byers J.E. & Goldwasser L. 1999: Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions* 1:3-19.
- Petru M. & Tielbörger K. 2008: Germination behaviour of annual plants under changing climatic conditions: separating local and regional environmental effects. *Oecologia* 155:717-728.
- Pianka E.R. 1970: On r- and k-selection. *American Naturalist* 104: 592-597.
- Pinke Gy., Karácsony P., Czúcz B. & Botta-Dukát Z. 2011: Determining the importance of environmental and land-use variables for the abundance of *Ambrosia artemisiifolia* in arable fields of Hungary. *Preslia* 83: 219-235.
- Pinke Gy., Karácsony P., Czúcz B., Botta-Dukát Z. & Lengyel A. 2012: The influence of environment, management and site context on species composition of summer arable weed vegetation in Hungary. *Applied Vegetation Science* 15: 136-144.
- Poschold P., Kiefer S., Tränke U., Fischer S. & Bonn S. 1998: Plant species richness in calcareous grasslands as affected by dispersability in space and time. *Applied Vegetation Science* 1: 75-90.
- Prach K. 1990a: Plant populations. In: Succession in Abandoned Fields: Studies in Central Bohemia, Czechoslovakia (szerk.: Osbornová J., Kovárová M., Leps J., Prach K.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 23-32.
- Prach K. 1990b: Vegetational dynamics. In: Succession in Abandoned Fields: Studies in Central Bohemia, Czechoslovakia (szerk.: Osbornová J., Kovárová M., Leps J., Prach K.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 127-134.
- Prach K. 2003: Spontaneous succession in Central-European man-made habitats: What information can be used in restoration practice? *Applied Vegetation Science* 6: 125-129.
- Prach K., Pyšek P. & Šmilauer P. 1993: On the rate of succession. *Oikos* 66: 343-346.
- Prach K., Pyšek P. & Šmilauer P. 1997: Changes in species traits during succession: a search for pattern. *Oikos* 79: 201-205.
- Prach K. & Pyšek P. 1999: How do species dominating in succession differ from others? *Journal of Vegetation Science* 10: 383-392.
- Prach K. & Pyšek P. 2001: Using spontaneous succession for restoration of human-

- disturbed habitats: Experience from Central Europe. *Ecological Engineering* 17: 55-62.
- Prach K., Bartha S., Joyce C.B., Pyšek P., van Diggelen R. & Wiegleb G. 2001a: The role of spontaneous vegetation succession in ecosystem restoration: A perspective. *Applied Vegetation Science* 4: 111-114.
- Prach K., Pyšek P. & Bastl M. 2001b: Spontaneous vegetation succession in human-disturbed habitats: A pattern across seres. *Applied Vegetation Science* 4: 83-88.
- Prach K., Lepš J. & Rejmánek M. 2007a: Old Field Succession in Central Europe: Local and Regional Patterns. *In: Old fields: dynamics and restoration of abandoned farmland* (szerk.: Cramer V.A., Hobbs R.J.). Island Press, Washington, DC, pp. 180-202.
- Prach K., Pyšek P. & Jarošík V. 2007b: Climate and pH as determinants of vegetation succession in Central European man-made habitats. *Journal of Vegetation Science* 18: 701-710.
- Prach K. & Hobbs R.J. 2008: Spontaneous succession versus technical reclamation in the restoration of disturbed sites. *Restoration Ecology* 16: 363-366.
- Prach K. & Řehouňková K. 2008: Spontaneous vegetation succession in gravel–sand pits: a potential for restoration. *Restoration Ecology* 16: 305–312.
- Prach K. & Walker K.J. 2011: Four opportunities for studies of ecological succession. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 119-123.
- Prati D., Bossdorf O. 2004: Allelopathic inhibition of germination by *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 91:285–288.
- Prévosto B., Kuiters L., Bernhardt-Römermann M., Dölle M., Schmidt W., Hoffmann M., van Uytvanck J., Bohner A., Kreiner D., Stadler J., Klotz S. & Brandl, R. 2011: Impacts of land abandonment on vegetation: successional pathways in European habitats. *Folia Geobotanica* 46: 303-325.
- Pullin A.S., Báldi A., Can O.E., Dieterich M., Kati V., Livoreil B., Lövei G., Mihók B., Nevin O., Selva N. & Sousa-Pinto I. 2009: Conservation focus on Europe: major conservation policy issues that need to be informed by conservation science. *Conservation Biology* 23: 818-824.
- Ramankutty N. & Foley J.A. 1999: Estimating historical changes in global land cover: croplands from 1700 to 1992. *Global Biogeochemical Cycles* 13: 997-1027.
- R Development Core Team (2009, 2010, 2013). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Řehouňková K. 2007: Variability of spontaneous vegetation succession in disused gravel-sand pits: importance of environmental factors and surrounding vegetation. *PhD-thesis*.

- Řehouňková K. & Prach K. 2010: Life-history traits and habitat preferences of colonizing plant species in long-term spontaneous succession in abandoned gravel-sand pits. *Basic and Applied Ecology* 11: 45-53.
- Rejmánek M. & Rosén E. 1992: Cycles of heterogeneity during succession: apremature generalization? *Ecology* 73: 2329-2331.
- Rejmánek M. & Van Katwyk P. 2005: <http://botanika.bf.jcu.cz/suspa/pdf/BiblioOF.pdf>.
- Rice K.J. 1985: Responses of *Erodium* to varying microsites: the role of germination cueing. *Ecology* 66:1651-1657.
- Ridenour W.M. & Callaway R.M. 2001: The relative importance of allelopathy in interference: the effects of an invasive weed on a native bunchgrass. *Oecologia* 126:444-450.
- Ruprecht E. 2005: Secondary succession in old-fields in the Transylvanian Lowland (Romania). *Preslia* 77: 145-157.
- Ruprecht E. 2006: Successfully recovered grassland: A promising example from Romanian old-fields. *Restoration Ecology* 14: 473-480.
- Ruprecht E., Bartha S., Botta-Dukát Z. & Szabó A. 2007: Assembly rules during old field succession in two contrastig environments. *Community Ecology* 8: 31-40.
- Rydin H. & Borgegård S. O. 1991: Plant characteristics over a century of primary succession on islands: lake Hjälmaren. *Ecology* 72: 1089-1101.
- Ryser P. 1993: Influences of neighbouring plants on seedling establishment in limestone grassland. *Journal of Vegetation Science* 4: 195-202.
- Schippers P., Groenendaal J. M., Vleeshouwers L. M. & Hunt R. 2001: Herbaceous plant strategies in disturbed habitats. *Oikos* 95: 198-210.
- Semchenko M., Lepik M., Götzenberger L. & Zobel K. 2012: Positive effect of shade on plant growth: amelioration of stress or active regulation of growth rate? *Journal of Ecology* 100: 459-466.
- Seregélyes T., Molnár Zs., Bartha S. & Csomós Á. 2008: Regeneration potential of the Hungarian (semi-)natural habitats. *Acta Botanica Hungarica* 50: 229-248.
- Siemens T.J. & Blossey B. 2007: An evaluation of mechanisms preventing growth and survival of two native species in invasive Bohemian knotweed (*Fallopia x bohemica*, Polygonaceae). *American Journal of Botany* 4:776-783.
- Simmering D., Waldhardt R. & Otte A. 2006: Quantifying determinants contributing to plant species richness in mosaic landscapes: a single- and multi-patch perspective. *Landscape Ecology* 21: 1233-1251.
- Simon T. 1992: A magyarországi edényes flóra határozója. Tankönyvkiadó, Budapest.
- Sipos F. 2004: Inváziós növények elleni tevékenységek a nemzeti park igazgatóságokban: Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatóság. In: Özönnövények

- (szerk.: Mihály B. és Botta-Dukát Z.). A KvVM Természetvédelmi Hivatalának Tanulmánykötetei 9, Budapest, pp. 399-405.
- Soliveres S., DeSoto L., Maestre F.T. & Olano J.M. 2010: Spatio-temporal heterogeneity in abiotic factors modulate multiple ontogenetic shifts between competition and facilitation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12: 227–234.
- Soó R. 1964–1980: Synopsis systematic-geobotanica florum vegetationisque Hungariae, I-VI. Akadémiai Kiadó, Budapest, HU.
- Špačková I. & Lepš J. 2004: Variability of seedling recruitment under dominant, moss, and litter removal over four years. *Folia Geobotanica* 29(1): 41–55.
- Stadler J., Trefflich A., Brandl R. & Klotz S. 2007: Spontaneous regeneration of dry grasslands on set-aside fields. *Biodiversity and Conservation* 16: 621-631.
- Szabó R. & Prach K. 2009: Old-field succession related to soil nitrogen and moisture, and the importance of plant species traits. *Community Ecology* 10: 65-73.
- Szigetvári Cs. 2002: Distribution and phytosociological relations of two introduced plant species in an open sand grassland area in the Great Hungarian Plain. *Acta Botanica hungarica* 44: 163-183.
- Szigetvári Cs. 2006: Átotüske (*Cenchrus incertus* M.A. Curtis). In: Özönnövények II (szerk.: Botta-Dukát Z. és Mihály B.). A KvVM Természetvédelmi Hivatalának Tanulmánykötetei 10., Budapest, pp. 385-394.
- Szigetvári Cs. & Benkő Zs. R. 2004: Ürömlevelű parlagfű, p. 333-366. In: Mihály B. & Botta-Dukát Z. (szerk.). Biológiai inváziók Magyarországon. Özönnövények. TermészetBÚVÁR Alapítvány Kiadó, Budapest.
- Thompson K., Bakker J.P. & Bekker R.M. 1997: Soil seed banks of North West Europe: Methodology, density and longevity. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Thuiller W., Richardson D.M. & Midgley G.F. 2007: Will climate change promote alien plant invasion? In: Nentwig N (szerk.) Biological invasions, Ecological Studies, Vol. 193. Springer-Verlag, Berlin, 197–211 oldal.
- Tielbörger K. & Prasse R. 2009: Do seeds sense each other? Testing for density-dependent germination in desert perennial plants. *Oikos* 118:792–800.
- Tilman D. 1988: Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Török P., Matus G., Papp M. & Tóthmérész B. 2008: Secondary succession in overgrazed Pannonian sandy grasslands. *Preslia* 80: 73-85.
- Török P., Matus G., Papp M. & Tóthmérész B. 2009: Seed bank and vegetation development of sandy grasslands after goose breeding. *Folia Geobotanica* 44: 31-46.
- Török P., Deák B., Vida E., Valkó O., Lengyel Sz. & Tóthmérész B. 2010:

- Restoring grassland biodiversity: Sowing lowdiversity seed mixtures can lead to rapid favourable changes. *Biological Conservation* 148: 806–812.
- Török P., Kelemen A., Valkó O., Deák B., Lukács B. & Tóthmérész B. 2011a: Lucerne dominated fields recover native grass diversity without intensive management actions. *Journal of Applied Ecology* 48: 257-264.
- Török P., Vida E., Deák B., Lengyel Sz. & Tóthmérész B. 2011b: Grassland restoration on former croplands in Europe: an assessment of applicability of techniques and costs. *Biodiversity and Conservation* 20: 2311-2332.
- Török P., Miglécz T., Valkó O., Kelemen A., Deák B., Lengyel Sz. & Tóthmérész B. 2012: Recovery of native grass biodiversity by sowing on former croplands: Is weed suppression a feasible goal for grassland restoration? *Journal for Nature Conservation* 20: 41-48.
- Török P., Miglécz T., Valkó O., Tóth K., Kelemen A., Albert Á., Matus G., Molnár V.A., Ruprecht E., Papp L., Deák B., Horváth O., Takács A., Hüse B. & Tóthmérész B. 2013: New thousand-seed weight records of the Pannonian flora and their application in analysing Social Behaviour Type *Acta Botanica Hungarica* 55:(3-4) pp. 429-472.
- Tscharntke T., Batáry P. & Dormann C.F. 2011: Set-aside management: How do succession, sowing patterns and landscape context affect biodiversity? *Agriculture, Ecosystems & Environment* 143: 37-44.
- Turkington R., Goldberg D.E., Olsvig-Whittaker L. & Dyer A.R. 2005: Effects of density on timing of emergence and its consequences for survival and growth in two communities of annual plants. *Journal of Arid Environments* 61: 377–396.
- Twolan-Strutt L. & Keddy P. 1996: Above- and belowground competition intensity in two contrasting wetland plant communities. *Ecology* 77: 259–270.
- Újházi K., Gábris G.Y. & Frechen M. 2003: Ages of periods of sand movement in Hungary determined through luminescence measurements. *Quaternary International* 111(1): 91- 100.
- Ujvárosi M. 1957: Gyomnövények, gyomirtás. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest. 788 p.
- Valkó O., Török P., Tóthmérész B. & Matus G. 2011: Restoration potential in seed banks of acidic fen and dry-mesophilous meadows: Can restoration be based on local seed banks? *Restoration Ecology* 19: 9-15.
- Valkó O., Török P., Matus G. & Tóthmérész B. 2012: Is regular mowing the most appropriate and cost-effective management maintaining diversity and biomass of target forbs in mountain hay meadows? *Flora* 207: 303-309.
- Venable D.L. 2007: Bet hedging in a guild of desert annuals. *Ecology* 88:1086–1090.
- Verdú M. & Traveset A. 2005: Early emergence enhances plant fitness: a

- phylogenetically controlled meta-analysis. *Ecology* 86:1385–1394.
- Verheyen K., Honnay O., Motzkin G., Hermy M. & Foster D. R. 2003: Response of forest plant species to land-use change: a life-history trait-based approach. *Journal of Ecology* 91: 563–577.
- Vila K., Corbin J.D., Dukes J.S., Pino J. & Smith S. 2006: Linking plant invasion to environmental change. In: Candell J, Pataki D, Pitelka L (szerk.) *Terrestrial ecosystems in a changing world*. Springer, Berlin, pp 115–124.
- Vile D., Shipley B. & Garnier E. 2006: Structural equation model to integrate changes in functional strategies during old-field succession. *Ecology* 87 (2): 504–517.
- Virág K. & Gerencsér L. 1988: Seed bank in the soil and its role during secondary successions induced by some herbicides in a perennial grassland community. *Acta Botanica Hungarica* 34: 77–121.
- Vitousek P.M., Porder S., Houlton B.Z. & Chadwick O.A. 2010: Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications* 20: 5–15.
- Walker K.J., Stevens P.A., Stevens D.P., Mountford J.O., Manchester S.J. & Pywell R.F. 2004: The restoration and re-creation of species-rich lowland grassland on land formerly managed for intensive agriculture in the UK. *Biological Conservation* 119: 1–18.
- Weiher E., Clarke G.D.P. & Keddy P.A. 1998: Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos* 81: 309–322.
- Werner C., Zumkier U., Beyschlag W. & Máguas C. 2010: High competitiveness of a resource demanding invasive acacia under low resource supply. *Plant Ecology* 206:83–96.
- Westoby M. 1998: A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213–227.
- Wilson S. D. & Tilman D. 1993: Plant Competition and Resource Availability in Response to Disturbance and Fertilization. *Ecology* 74: 599–611.
- Xiong S. & Nilsson C. 1999: The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology* 87: 984–994.
- Zar J.H. 1999: *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, University of Michigan, Michigan, US.
- Zólyomi B., Baráth Z., Fekete G., Jakucs P., Kárpáti I., Kovács M. & Máthé I. 1967: Einreihung von 1400 Arten der ungarischen Flora in ökologische Gruppen nach TWR-Zahlen. *Fragmenta Botanica* 4: 101–142.
- Zuur A.F., Ieno E.N. & Walker N.J. 2009: *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer, New York, USA.