



# **ÁLLAT-NÖVÉNY INTERAKCIÓK SZEREPE A GYEPEK BIODIVERZITÁSÁNAK MEGŐRZÉSÉBEN**

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

GODÓ LAURA

Témavezető

dr. Deák Balázs  
tudományos tanácsadó

DEBRECENI EGYETEM  
Természettudományi és Informatikai Doktori Tanács  
Juhász Nagy Pál Doktori Iskola  
Debrecen, 2022



## A doktori értekezés betétlapja

*Ezen értekezést a Debreceni Egyetem Természettudományi és Informatikai Doktori Tanács a **Juhász Nagy Pál Doktori Iskola Kvantitatív és Terresztris Ökológia** programja keretében készítettem a Debreceni Egyetem természettudományi doktori (PhD) fokozatának elnyerése céljából. Nyilatkozom arról, hogy a tézisekben leírt eredmények nem képezik más PhD disszertáció részét.*

*Debrecen, 2022.02.23.*

.....  
a jelölt aláírása

*Tanúsítom, hogy **Godó Laura** doktorjelölt 2016-2020 között a fent megnevezett Doktori Iskola **Kvantitatív és Terresztris Ökológia** programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Nyilatkozom továbbá arról, hogy a tézisekben leírt eredmények nem képezik más PhD disszertáció részét. Az értekezés elfogadását javasolom.*

*Debrecen, 2022.02.23.*

.....  
a témavezető aláírása



**A doktori értekezés betétlapja**

**ÁLLAT-NÖVÉNY INTERAKCIÓK SZEREPE A GYEPEK  
BIODIVERZITÁSÁNAK MEGŐRZÉSÉBEN**

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

Írta: **Godó Laura** okleveles biológus-zoológus

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

Témavezető:

Dr. Deák Balázs .....

Az értekezés bírálói:

.....  
.....

A bírálóbizottság:

elnök: .....

tagok: .....

.....  
.....  
.....

Az értekezés védésének időpontja: .....



## Tartalomjegyzék

Általános bevezetés .....	9
Célkitűzések .....	13
1. fejezet .....	15
1.1 Összefoglaló .....	15
1.2 Bevezetés .....	15
1.3 Célkitűzés .....	16
1.4 Módszerek .....	17
1.5 Eredmények .....	19
1.6 Értékelés .....	23
2. fejezet .....	26
2.1 Összefoglaló .....	26
2.2 Bevezetés .....	27
2.3 Célkitűzés .....	27
2.4 Módszerek .....	28
2.5 Eredmények .....	31
2.6 Értékelés .....	38
3. fejezet .....	43
3.1 Összefoglaló .....	43
3.2 Bevezetés .....	44
3.3 Célkitűzés .....	44
3.4 Módszerek .....	45
3.5 Eredmények és értékelés .....	46
3.5.1. Kistestű növényevők általi magterjesztés .....	46
3.5.2 A környezeti tényezők és a biotikus interakciók hatása .....	55
3.5.3 Antropogén tényezők .....	58
3.5.4 A kistestű növényevők szerepe a magok terjedésében és a növények megtelepedésében ökológiai és evolúciós szempontból.....	62
3.6 Értékelés .....	66

Az értekezés legfőbb eredményei.....	71
Összefoglaló .....	73
Summary .....	77
Köszönetnyilvánítás .....	81
Irodalomjegyzék.....	82
Függelékek .....	110

## Általános bevezetés

A gyepek olyan élőhelyek, amelyeket lágyszárú fű- és kétszikű növényfajok együttese alkotják, és melyekben egyúttal alacsony a fásszárú növényfajok aránya. A természetes gyepekben a fásszárúak alacsony arányát okozhatja az, hogy a gyepes élőhely olyan éghajlaton vagy talajon alakult ki, amely nem teszi lehetővé a fásszárú fajok megtelepedését, de a fátlanságot okozhatják természetes zavarások is, mint például a periodikus tüzek vagy a legelés (Valkó & Deák 2021). Gyepek a világon mindenhol előfordulnak (kivéve az Antarktisz) és jelentős kiterjedésű területeket foglalnak el (Gibson 2009). Kis léptéken vizsgálva a világ legfajgazdagabb élőhelyei közé tartoznak (Chytrý et al. 2015). Az európai szárazgyepek kiemelkedő természeti értékkel bírnak, számos ritka és veszélyeztetett faj számára nyújtanak élőhelyet. Fontos szerepük van a biodiverzitás fenntartásában, ezért megőrzésük prioritást élvez a természetvédelemben (Dengler et al. 2014).

A természetközeli gyepek olyan élőhelyek, melyek emberi beavatkozás útján jöttek létre, például erdőirtás következtében vagy a felhagyott mezőgazdasági területek spontán szukcessziója vagy célzott helyreállítása révén (Crofts & Jefferson 1994). Kialakulásuk számos esetben a hagyományos, extenzív mezőgazdasági műveléshez köthető. Az antropogén eredetű természetközeli gyepek megőrzésében tehát kulcsfontosságú szerepet játszik a kezelés, mellyel biztosítható a kívánt állapot fenntartása (Poschlod et al. 2009). Ez hagyományosan az extenzív legeltetés és kaszálás. Míg a legeltetés már a Neolitikum óta jelen van a gyepi közösségekben, mikortájt a nagytestű legelő állatokat házasították, addig a kaszálás rövidebb múltra tekint vissza. Alkalmazásának kezdete a Római Birodalom fennállásának idejére tehető. A legeltetés és a kaszálás a középkortól kezdve vált az Európában létrejött vegyes gazdálkodási rendszer létfontosságú részévé (Poschlod & WallisDeVries 2002, Poschlod et al. 2009). Alkalmazásuk hosszú múltjára számos európai nyelv is enged következtetni, elkülönítve a legeltetéssel (pl. legelő, angol: pasture, német: Weide, francia: prairie) és a kaszálással (pl. kaszáló, angol: meadow, német: Wiese, francia: pré) hasznosított gyepterületeket (Gibson 2009). Mind a legeltetésnek, mind a kaszálásnak a legfontosabb hatása, hogy segítségével csökken a felszíni biomassza mennyisége, így elkerülhető az avar túlzott felhalmozódása, csökken az intra- és interspecifikus kompetíció, tehát az extenzív gyepekezelés segíthet a biodiverzitás helyreállításában,

megőrzésében vagy növelésében (Tälle et al. 2016). Ha azonban összehasonlítjuk a két kezelési módot, a legeltetésnek általában több pozitív hatása van a természetközeli gyepek biodiverzítására, igaz az eredmények nagyban függenek a gyeptípustól és a kezelés intenzitásától (Godó et al. 2017, Tälle et al. 2016, Tóth et al. 2018). Olyan esetek is előfordulnak, amikor a legeltetés és a kaszálás hatása szinte teljesen azonos (Tälle et al. 2016). A nagytestű növényevőkkel történő közepes intenzitású legeltetés egy heterogén szerkezetű, mozaikos élőhelyet eredményez, mivel a legelő állatok a növényi biomasszát szelektív módon távolítják el, vagyis a számukra kívánatos növényeket fogyasztják (Metera et al. 2010). Taposásuk révén nyílt mikroélőhelyek keletkeznek, melyekben az egy- és kétéves növényfajok meg tudnak telepedni (Deák et al. 2017, Godó et al. 2017, Tälle et al. 2016). A legelés hatásainak értékelésénél fontos viszont figyelembe venni a legelő állat méretét, az adott területre jutó állategységet és a talajviszonyokat. Így például a legtöbb esetben ideálisnak bizonyuló közepes intenzitású legeltetéshez képest a túllegtetés a talaj erózióját és a növényzet borításának csökkenését és fajkészletének kedvezőtlen átalakulását okozhatja (Godó et al. 2017, Metera et al. 2010, Tóth et al. 2018, Vavra 2005). Az alullegtetés következtében akár rövid időn belül is jelentős mennyiségű növényi biomassza halmozódhat fel, amely elősegíti az erős kompetitor fajok előretörését és visszaszorítja a nyílt élőhelystruktúrát igénylő egyéves fajokat (Metera et al. 2010). A biomassza eltávolításon túl a legelő állatok ürülékükkel tápanyagokat juttatnak vissza a talajba és fontos szerepük van a növényi magok terjesztésében is epi- vagy endozoochória révén, mellyel hatással vannak a növényközösségek összetételére (Deák et al. 2017, Kiss et al. 2021).

Ahogy az utóbbi évezredek alatt a gyepi élőhelyekről fokozatosan eltűntek a vadonélő nagytestű növényevők, szerepüket a háziállatok vették át, így ezeknek az élőhelyeknek a fennmaradása nagymértékben az embertől vált függővé. A 20. század végére azonban a legelő háziállatok száma is drasztikusan lecsökkent számos régióban (Kumm 2003). A fennmaradó állományok egyre nagyobb arányban istállóba kerültek, vagy legeltetésük a települések közvetlen környékére korlátozódott (Deák et al. 2017, Kamp et al. 2016.). Ezzel párhuzamosan, a természetközeli szárazgyepek kiterjedése is nagymértékben lecsökkent, köszönhetően az elmúlt évszázadok alatt végbement nagyléptékű tájtalalktató tevékenységnek. Ennek során hatalmas területeket vontak mezőgazdasági művelés alá, építettek

be vagy erdősítettek, emiatt a fennmaradó gyepterületek fragmentálódtak vagy akár izolálódtak egymástól (Deák et al. 2016a). A megmaradt gyepek fennmaradása sok esetben annak volt köszönhető, hogy olyan termőhelyen helyezkedtek el, amely alkalmatlan a szántóföldi művelésre (pl. a szikes talajokon kialakult gyepek), vagy mert feltörésük, megmunkálásuk technikai akadályokba ütközött (pl. utak mezsgyéi, meredek partoldalak, kunhalmok) (Deák et al. 2020). Számos, a legeltetésből felhagyott gyeppen a legeltetést kaszálással kezdték helyettesíteni (Isselstein et al. 2005). A kaszálással hasznosított gyepek arányának növekedése szorosan összefügg az istállóban tartott állatállományok takarmányozási igényeinek növekedésével (Ecsedi 2004, Widgren & Pedersen 2011). A kaszálás gyakoriságát és a tarló magasságát az egyéni kezelési célokhoz igazítják (Tälle et al. 2018). Alkalmazása során a növényzet mellett fontos szem előtt tartani a gyepekben élő védett állatfajok igényeit és érzékenységét is, hiszen az intenzív kaszálás során számos, akár védett faj pusztulhat el, vagy fészkeik, táplálkozóterületeik mehetnek tönkre, ha a gyepekezelést nem körültekintően végzik (Déri et al. 2007, Kőrösi et al. 2014, Lóránt & Vadász 2014, Torma et al. 2019). A kaszálás nem tekinthető teljes mértékben a legeltetést helyettesítő kezelési módnak, mivel nem szelektív, vagyis a kasza a pengéinek magasságában mindent elvág. Emiatt a legeltetéssel hasznosított területekkel szemben a kaszálás sokkal homogénebb szerkezetű gyepeket hoz létre, illetve tart fenn. A kaszálás vezethet jelentős tápanyagvesztéshez, ha a levágott szénát elhordják, mint az történik is a takarmánynak szánt széna esetén (Metera et al. 2010). A nehéz munkagépek ráadásul kedvezőtlenül befolyásolhatják a mikrotopográfiát és a túl alacsonyra helyezett kasza közvetlenül a talajba is belevághat, így roncsolva azt (Kotowski et al. 2013). A kaszálással fenntartott területek kezelése egyes esetekben sok nehézségbe ütközik, részben a kaszálás magas költségei miatt (Schreiber et al. 2009).

Az agrártájakba ágyazott kis kiterjedésű gyepi élőhelyszigetek esetén a nehéz megközelíthetőség sok esetben ellehetlenítheti a rendszeres, megfelelő módon kivitelezett kezelést, és gyakran a gyepek felhagyását eredményezi (Deák et al. 2016a, Godó et al. 2018). A felhagyás mellett annak ellentéte, a túl intenzív tájhasználat valamint a nem megfelelő kezelési mód is számos gyepterületet érint. Mind a felhagyásnak, mind a túl intenzív és nem megfelelő kezelésnek számos negatív következménye lehet az élővilágra, melyek súlyosan fenyegetik a még fennmaradt gyepi élőhelyek biodiverzitását és

fennmaradását. A felhagyás egyik legszembetűnőbb következménye a szukcesszió felgyorsulása (Gazol et al. 2012). A megváltozott élőhelyi körülmények és a nyílt mikroélőhelyek eltűnése miatt romlik a gyepi specialista fajok túlélési és megtelepedési esélye, egyre nagyobb teret nyernek a domináns kompetítor fajok és megkezdődik a cserjésedés, fásodás folyamata. Ezen folyamatok összességében a gyepi biodiverzitás csökkenéséhez vezetnek (Gazol et al. 2012, Godó et al. 2017, Kelemen et al. 2014, Metera et al. 2010).

A területek felhagyásának negatív következményei azonban nem merülnek ki ennyiben. A kezelés hiányából adódó növényzeti változásokon túl a magok terjedésének sikeressége is veszélybe kerülhet (Auffret 2011, Godó et al. 2018). A magterjedés egy olyan kulcsfontosságú folyamat, amely befolyásolja a növényfajok elterjedését, gyakoriságát és populációszerkezetét, tehát meghatározó szerepe van az élőhelyek biodiverzitásának fenntartásában és növelésében, segítségével csökkenthető a helyi kihalások esélye (Hanski 1999, van der Pijl 1969). Mivel a növények kifejlett egyedeinek mozgása limitált, terjedésük a szaporodóképleteik, leggyakrabban a magjaik mozgása révén valósul meg (Nathan 2006). A magok terjedése biztosíthatja a populációik stabilitását, a metapopulációs kapcsolat fenntartását és az új élőhelyek benépesítését (Auffret et al. 2015, Hanski 1999). Az élőhelyek folyamatos megszűnésével és fragmentálódásával e folyamat jelentősége még inkább felértékelődik, mivel a terjedés mind regionális, mind globális szinten befolyásolja a gyepek fajösszetételét és az ökoszisztémák működését (Deák et al. 2018, Fletcher et al. 2018). A nagy távolságokra terjedő fajok kevésbé vannak kitéve a fragmentáció negatív hatásainak, mivel képesek áthidalni a távolságot a fennmaradt élőhelyfoltok között és így funkcionális kapcsolatokat tudnak fenntartani a metapopulációik között (Auffret et al. 2015). A történelmi időkben a nagytestű növényevők rendkívül fontos szerepet tölthettek be a magok terjesztésében, mivel napi mozgásuk, valamint vándorlásuk során jelentősen hozzájárultak a növényi magok közép- és hosszútávú terjesztéséhez (Poschlod & WallisDeVries 2002, Traveset et al. 2007). A gyepekhez kötődő, elsősorban gyepekben mozgó legelő állatok ráadásul a magokat irányítottan terjesztették, vagyis az általuk endo- vagy epizoochóriával terjesztett magok nagy eséllyel gyepi élőhelyre kerültek (Deák et al. 2018, van der Pijl 1969). Nagy jelentőségük miatt a korábbi kutatások jelentős hányada a nagytestű növényevők magterjesztő szerepére fókuszált (lásd például Poschlod & WallisDeVries 2002, Traveset et al. 2007). A nagytestű legelő állatok

egyedszámának globális csökkenése azonban súlyosan veszélyezteti a magterjedési folyamatokat és így az ökoszisztémák stabilitását is (Cardillo et al. 2005, Farwig & Berens 2012, Ripple et al. 2015). E változások miatt más terjesztő vektorok, például a kistestű növényevők relatív jelentősége felértékelődhet a magterjesztési folyamatokban (Burney & Flannery 2005, Godó et al. 2022, Wotton & Kelly 2011).

## **Célkitűzések**

Az értekezés célja azoknak a természetvédelmi szempontból lényeges mechanizmusoknak, pontosabban állat-növény interakcióknak a mélyebb megismerése, melyek szerepet játszanak a szárazgyepek fajkészletének és szerkezetének kialakításában, valamint fenntartásában. A folyamatokat természetes és az emberi tevékenységek által jelentősen átalakított tájakban elhelyezkedő gyepi élőhelyeken vizsgáljuk, ahol a gyepek csak kis kiterjedésben és gyakran elszigetelve maradtak fenn. Az értekezés három fejezetből áll, melyek nemzetközi folyóiratokban megjelent, illetve bírálólat alatt álló közleményeken alapulnak.

### ***1. fejezet***

Egy hagyományos kezelési módot, a szarvasmarhával történő legeltetést vizsgáltuk három különböző szárazgyepi élőhelyen. Célunk a közepes legelési nyomással történő legeltetés, illetve a felhagyás hatásának vizsgálata volt a gyepi és gyomfajok dinamikájára különböző térbeli léptékekben. A vizsgálat eredményei alapján olyan gyakorlati ajánlásokat fogalmaztunk meg, amelyek elősegítik a vizsgált gyepi élőhelyek megfelelő kezelését, ezáltal biztosítva a gyep megfelelő állapotát és biodiverzitásának fenntartását.

### ***2. fejezet***

Ebben a részben a vörös róka általi talajbolygatás gyepekre gyakorolt hatását vizsgáltuk kis élőhelyszigeteken a táji környezet függvényében. Célunk a növényzet szerkezetének és fajösszetételének vizsgálata volt, különös tekintettel a gyepi és gyomfajok arányára.

### *3. fejezet*

A magok terjedésének egy sokáig alábecsült és kevésbé ismert módja volt a kistestű növényevők általi magterjesztés. Egy globális irodalmi áttekintés keretében ennek a csoportnak a magterjesztő szerepét tekintettük át. Értékeltek a csoport általi magterjesztési módokat, ismertettük azokat az abiotikus és biotikus környezeti tényezőket, melyek befolyásolhatják a terjedési folyamatokat. Ismertettük a kistestű növényevők azon élőhely-formáló viselkedési formáit, amelyek elősegítik a magok csírázását és lehetőséget nyújtanak a magok sikeres megtelepedésére. Kiemelt figyelmet fordítottunk a kutatási terület hiányosságainak hangsúlyozására és javaslatokat tettünk a jövőbeli kutatási irányokra.

## **1. fejezet**

### **A közepes intenzitású szarvasmarha legelés léptékfüggő hatása szikes- és homoki gyepek növényzetére**

#### **1.1 Összefoglaló**

Kutatásunk során a legeltetés két szikes és egy homoki gyeptípus fajszámára és fajösszetételére kifejtett léptékfüggő hatásait kívántuk feltárni a Hortobágyon és a Nyírségben. Minden gyeptípusban öt közepes nyomással legeltetett és öt nem kezelt állományt jelöltünk ki, melyekben egymásba ágyazott mintavételi egységekben mértük fel a növényzetet. Eredményeink alapján a legeltetés hatása eltért a szikes és a homoki gyepi közösségekben, ám mindkét élőhelyen már kis léptékben is számottevő hatással volt a növények fajszámára. A szikes gyeptípusokban az összfajszám különbsége a kezelt és kezeletlen mintavételi területek között egyaránt nőtt a kvadrátok méretének növekedésével. A legeltetett területek fajgazdagabbak voltak, mivel ezekben a gyepi specialista fajok száma jelentősen nagyobb volt a kezeletlen területekéhez képest. Ezzel ellentétben a homoki gyepekben a specialista fajok száma jelentősen kisebb, míg a gyomok száma nagyobb volt a legeltetett területeken, emiatt a teljes fajszám nem változott. Eredményeink azt mutatják, hogy a közepes nyomású, hagyományos legeltetési mód alkalmas lehet a szikes szárazgyepi közösségek biodiverzitásának fenntartására, míg homoki gyeptípusokban javasoljuk, hogy a legeltetés alacsonyabb nyomással vagy rövidebb időintervallumban történjen.

#### **1.2 Bevezetés**

A gyepek biodiverzitásának és természeti állapotának fenntartásához nélkülözhetetlen az élőhely megfelelő kezelése, mely hagyományosan az extenzív legeltetés vagy kaszálás. A gyakorlati természetvédelemben elsősorban olyan kezelési módszerek alkalmazására van szükség, melyek költséghatékonyak, tehát gazdaságilag fenntarthatók, ugyanakkor megfelelnek a természetvédelmi szempontoknak is (Tóth et al. 2018). Mivel a múltban a szárazgyepek jelentős részét extenzíven tartott, őshonos szarvasmarhafajtákkal legeltették, ez a kezelési mód alkalmas megoldás lehet a természetvédelmi célok eléréséhez ezeken az élőhelyeken (Kovácsné Koncz et al. 2020, Mann & Tischew 2010). A legeltetés számos folyamat kölcsönhatása révén befolyásolhatja a fajgazdagságot azáltal, hogy jelentős hatással van a

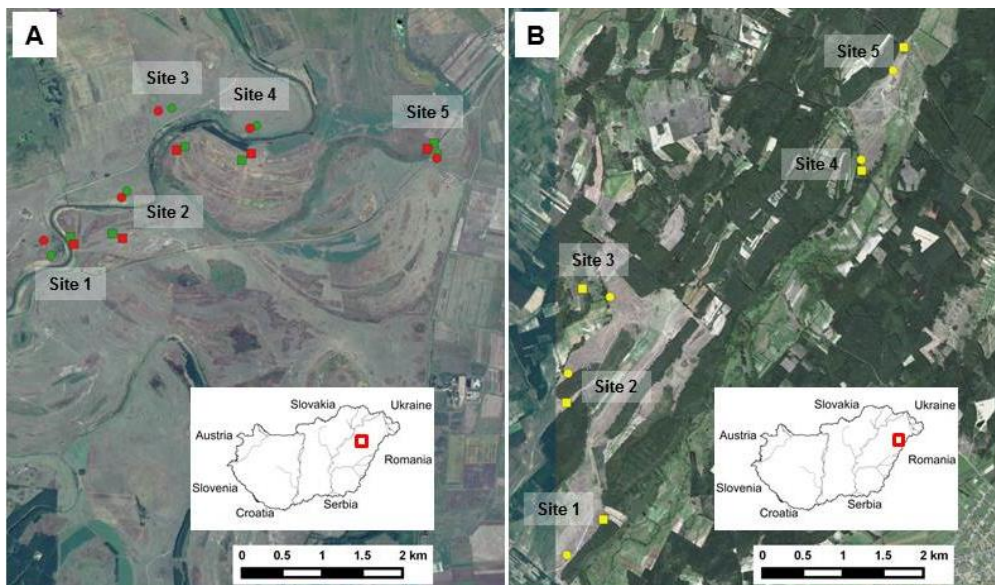
növényfajok túlélési és megtelepedési dinamikájára (Olf & Ritchie 1998). A közepes intenzitású legeltetés elősegítheti a fajszám növekedését, mivel sok esetben visszaszorítja a domináns kompetitor fajokat és hozzájárul a kevésbé jó kompetíciós képességű fajok fennmaradásához (de Bello et al. 2007, Metera et al. 2010). Olf & Ritchie (1998) szerint a legelés lehetővé teszi a fajok együttes előfordulását, ezáltal növeli a növényzet kis léptékű változatosságát. Mivel azonban a végeredmény jelentősen függ a legeltetett gyepterülettől, kulcsfontosságú, hogy átfogó, bizonyítékokon alapuló ismereteink legyenek a legeltetés gyepre kifejtett hatásairól a fajgazdagság változásai és a kezelés léptékfüggősége tekintetében (Godó et al. 2017, Tälle et al. 2016).

### 1.3 Célkitűzés

Kutatásunkban a legeltetés léptékfüggő hatását vizsgáltuk két szikes (ürmös szikes puszta – *Artemisio santonici-Festucetum pseudovinae*; cickafarkfüves szikes puszta – *Achilleo setaceae-Festucetum pseudovinae*) és egy homoki gyep típusban (homoki legelő – *Potentillo arenariae-Festucetum pseudovinae*). A következő kérdésekre kerestük a választ: (1) Különböző térbeli léptékben hogyan hat a hagyományos, közepes intenzitású legeltetés a szikes és homoki gyepek fajszámára? (2) Változik-e a legeltetés hatására a gyepi specialista, generalista és gyomfajok aránya az említett gyepi közösségekben?

## 1.4 Módszerek

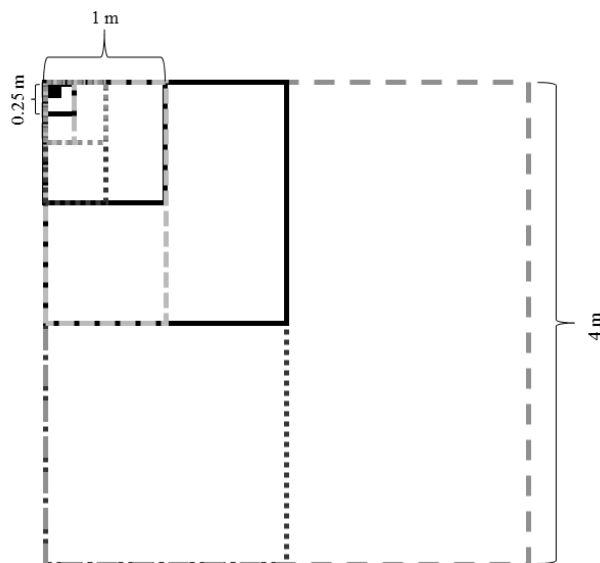
A felméréshez az Alföldön jelöltük ki a mintavételi területeket a Hortobágyon (N 47°34', E 21°9') és a Nyírségben (N 47°55', E 21°41') (1.1. ábra).



**1.1 ábra.** Mintavételi területek. A – Hortobágy; B – Nyírség. Ábramagyarázat: piros szimbólumok – ürmös szikespuszta, zöld szimbólumok – cickafarkfüves szikespuszta, sárga szimbólumok – homoki legelő; kör – legeltetett, négyzet – nem legeltetett (Térkép forrása: Google Earth Open Layers Plugin).

A Hortobágy egy természetközeli mozaikos táj, melyet nagy arányban természetes élőhelyek, mint a löszgyepek, száraz és nedves szikes gyepek, sós mocsarak valamint kisebb arányban szántóföldek alkotnak (Deák et al. 2014a). A Nyírség ezzel szemben egy ember által jelentősen átformált táj, kis méretű, savanyú homoktalajon kialakult homoki gyepekkel, nedves rétekekkel és homoki tölgyesekkel, melyeket mezőgazdasági területek, települések és a hozzájuk kapcsolódó infrastruktúra, valamint faültetvények vesznek körbe (Albert et al. 2014). A Hortobágy átlagos tengerszint feletti magassága 92 méter, az évi átlagos csapadékmennyiség 550 mm, az évi átlagos éves középhőmérséklet 9,5 °C (Deák et al. 2015). A Nyírség átlagos tengerszint feletti magassága 133 méter, az évi átlagos csapadékmennyiség 600 mm, az évi átlagos éves középhőmérséklet 10 °C (Novák et al. 2014). Kutatásunkban három gyepi közösség (ürmös szikes puszta, cickafarkfüves szikes puszta és homoki legelő) legeltetett és kezelésből felhagyott területeinek növényzetét mértük fel. A legelt területeken a gyepet közepes nyomású szarvasmarha legeltetéssel

kezelték (0,5 állategység/hektár). A legeltetés áprilistól szeptemberig tartott, a vizsgálatot megelőzően minimum öt éve, más kezelés nem történt a területen. A kezeletlen területek a kezeltetktől kevesebb, mint 500 méterre helyezkedtek el és a vizsgálatot megelőző legalább öt évben nem történt rajuk semmilyen kezelés. A három kiválasztott gyepi közösségben öt kezelt és öt kezeletlen mintavételi helyet jelöltünk ki és mértünk fel 2008 nyarának elején. Annak érdekében, hogy első kutatási kérdésünkre választ kapjunk, a kijelölt helyek vegetációját egymásba ágyazott kvadrátokkal mértük fel. Ezek méretei:  $0,1 \times 0,1$  m,  $0,25 \times 0,25$  m,  $0,25 \times 0,5$  m,  $0,5 \times 0,5$  m,  $0,5 \times 1$  m,  $1 \times 1$  m,  $1 \times 2$  m,  $2 \times 2$  m,  $2 \times 4$  m és  $4 \times 4$  m voltak (1.2. ábra).



**1.2. ábra.** Mintavételi elrendezés; egymásba helyezett kvadrátok.

Kvadrátonként feljegyeztünk minden jelenlévő edényes növényfajt. A *Festuco-Brometea*, *Koelerio-Coryneporetea* és *Puccinellio-Salicornietea* társulástani osztályok fajait a „gyepi specialista” kategóriába soroltuk (Borhidi 1995). A fajokat két további kategóriába (generalisták és gyomfajok) csoportosítottuk a Borhidi-féle szociális magatartástípus besorolás szerint (Borhidi 1995). A ruderális kompetitorokat (RC) és gyomokat (W) a „gyom” kategóriába soroltuk. Minden, a gyepi specialista vagy gyom kategóriába be nem sorolt fajt a „generalista” csoportba soroltuk. Kvadratikus regressziós modellek segítségével vizsgáltuk, hogy a kezelés és a kvadrátméret, illetve a két tényező interakciója hogyan hat a teljes fajszámra, valamint a gyepi specialisták, generalisták és gyomok fajszámára (R Core Team 2016). Az

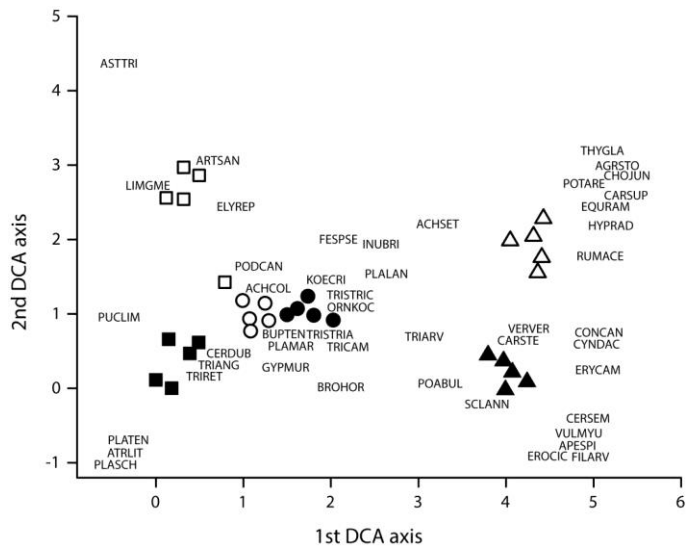
azonos gyepi közösségen belüli, megegyező méretű, de eltérő módon kezelt kvadrátok teljes fajszámának, továbbá a specialisták, generalisták és gyomok fajszámának különbségét Wilcoxon-teszttel vizsgáltuk (SPSS 20; Zar 1999).

## **1.5 Eredmények**

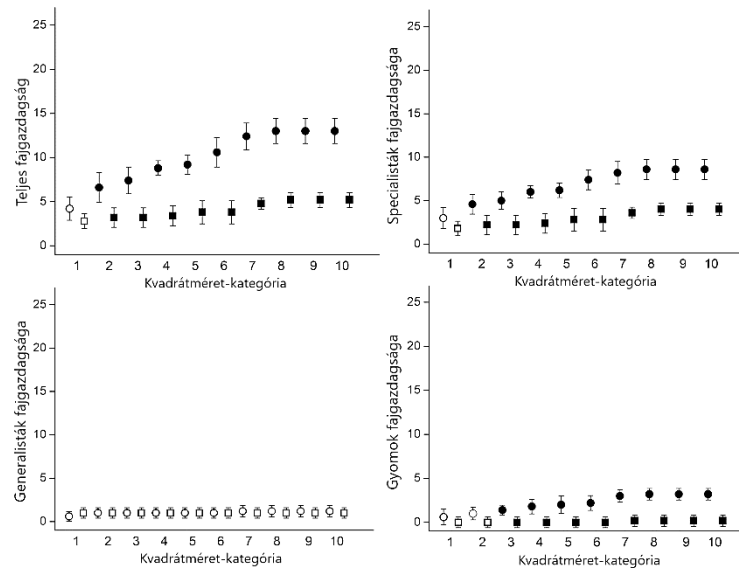
A vizsgált ürmös szikes pusztákon található mintavételi kvadrátokban összesen 24, a cickafarkfüves szikes pusztákon 41, és a homoki legelőkön 60 faj fordult elő. A legelt és kezeletlen cickafarkfüves szikes puszták növényzete a fajkészlet alapján kevésbé különült el, mint a másik két szárazgyepi közösség legelt és kezeletlen állománya (1.3. ábra). A cickafarkfüves pusztákon a legelt és kezeletlen állományokban a közös fajok aránya 43,5% volt, míg az ürmös szikes pusztánál ez az érték 29,2%, a homoki legelőnél 31,6% volt (Függelék 1. táblázat). Az ürmös szikes pusztákon a legeltetés és a növekvő kvadrátméret is növelte a teljes fajszámot, a specialisták és gyomok fajszámát, míg a generalisták fajszáma független volt a kezeléstől és a léptéktől (1.4. ábra). A cickafarkfüves szikes pusztákon a legeltetés és a kvadrátméret növekedése az összes csoport fajszámát növelte (1.5. ábra). A homoki legelőkön a legeltetés növelte a generalisták és a gyomok fajszámát, miközben csökkentette a specialisták fajszámát. A legelésnek a teljes fajszámra nem volt hatása (1.6. ábra). A kvadrátméret növekedése minden csoport esetén a fajszám növekedésével járt (1.4-1.6. ábra). A gyomok fajszáma szignifikánsan összefüggött a legeltetéssel és a kvadrátmérettel mindhárom gyep típus esetében (1.1. táblázat).

**1.1. táblázat.** A kvadrátméret és a legelés hatása a teljes fajszámra és a specialisták, generalisták és gyomok fajszámára a három felmért gyeptípus esetében (kvadratikus regresszió). Jelölések: n.s. – nem szignifikáns; \*\*\* –  $p < 0,001$ ; \*\* –  $p < 0,01$ ; \* –  $p < 0,05$ .

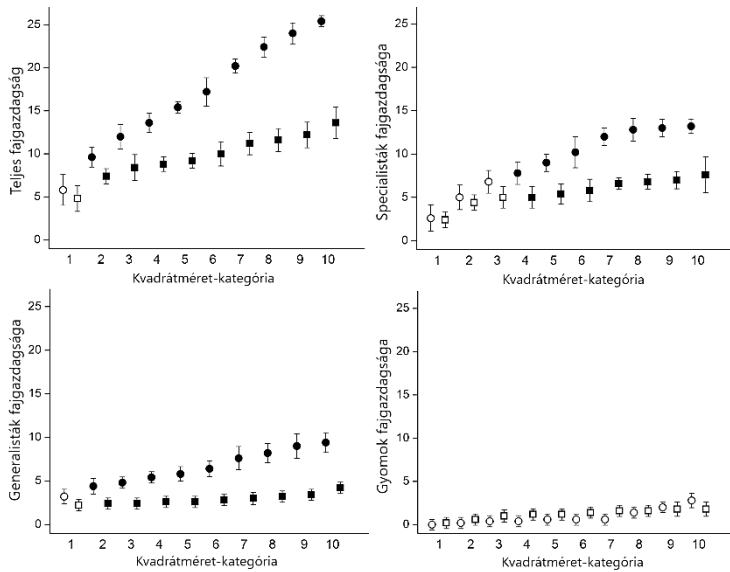
		Kvadrátméret			Legelés			Legelés × kvadrátméret		
		Estimate	t-érték	Sig.	Estimate	t-érték	Sig.	Estimate	t-érték	Sig.
<b>Ürmös szikespuszta</b>	Teljes fajszám	0,003	5,129	***	0,315	13,903	***	0,001	0,727	n.s.
	Specialisták fajszáma	0,001	4,828	***	0,001	11,273	***	0,001	0,015	n.s.
	Generalisták fajszáma	0,001	1,158	n.s.	-0,004	-0,382	n.s.	0,001	1,356	n.s.
	Gyomok fajszáma	0,002	3,084	**	0,416	15,207	***	0,001	2,153	*
<b>Cickafarkfüves szikespuszta</b>	Teljes fajszám	0,003	5,188	***	0,183	7,644	***	0,001	1,380	n.s.
	Specialisták fajszáma	0,003	4,570	***	0,158	5,358	***	0,001	1,003	n.s.
	Generalisták fajszáma	0,001	4,222	***	0,261	15,784	***	0,001	1,267	n.s.
	Gyomok fajszáma	0,002	2,993	**	-0,139	-4,702	***	0,001	3,420	***
<b>Homoki legelő</b>	Teljes fajszám	0,004	6,013	***	0,039	1,377	n.s.	-0,001	-0,977	n.s.
	Specialisták fajszáma	0,003	4,642	***	-0,257	-8,578	***	-0,001	-0,584	n.s.
	Generalisták fajszáma	0,003	4,460	***	0,068	2,339	*	0,001	0,303	n.s.
	Gyomok fajszáma	0,004	5,512	***	0,315	9,647	***	-0,001	-2,127	*



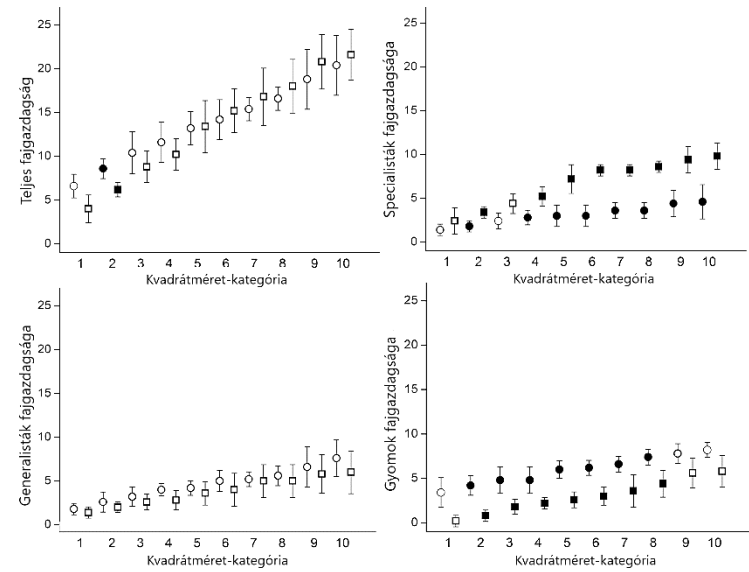
**1.3. ábra.** A legeltetés hatása a fajkészletre a három felmért gyeptípus esetében. Az ábrán a 4-es és 5-ös gyakoriságú fajokat jelenítettük meg (Függelék 1. táblázat). Az első és második tengelyek sajátértékei: 0,734 és 0,322. Az első és második tengely kumulatív magyarázóereje 22,4% és 32,3%. Jelölések: teli szimbólumok – legelt, üres szimbólumok – nem legelt; négyzet – ürmös szikespuszta; kör – cickafarfüves szikespuszta; háromszög – homoki legelő (DCA ordináció jelenlét-hiány adatok alapján számolva).



**1.4. ábra.** A legelés és a kvadrátméret hatása a teljes fajgazdagságra és a specialisták, generalisták és gyomok fajgazdagságára az ürmös szikes pusztá gyeptípusban. Jelölések: kör – legelt, négyzet – nem legelt. Az azonos méretű, legelt és nem-legelt kvadrátok közötti szignifikáns különbséget teli szimbólumokkal jelöltük. Az x tengely számozása az egyes kvadrátok méretét jelöli, növekvő sorrendben (Wilcoxon-teszt;  $p < 0,05$ ). A hibásávok a standard hibát jelölik.



**1.5. ábra.** A legelés és a kvadrátméret hatása a teljes fajgazdagságra és a specialisták, generalisták és gyomok fajgazdagságára a cickafarkfüves szikes puszta gyeptípusban. Jelölések: kör – legelt, négyzög – nem legelt. Az azonos méretű, legelt és nem-legelt kvadrátok közötti szignifikáns különbséget teli szimbólumokkal jelöltük. Az x tengely számozása az egyes kvadrátok méretét jelöli, növekvő sorrendben (Wilcoxon teszt;  $p < 0,05$ ). A hibásávok a standard hibát jelölik.



**1.6. ábra.** A legelés és a kvadrátméret hatása a teljes fajgazdagságra és a specialisták, generalisták és gyomok fajgazdagságára a homoki legelő gyeptípusban. Jelölések: kör – legelt, négyzög – nem legelt. Az azonos méretű, legelt és nem-legelt kvadrátok közötti szignifikáns különbséget teli szimbólumokkal jelöltük. Az x tengely számozása az egyes kvadrátok méretét jelöli, növekvő sorrendben (Wilcoxon teszt;  $p < 0,05$ ). A hibásávok a standard hibát jelölik.

## 1.6 Értékelés

Eredményeink alapján a legeltetés és a vizsgált térbeli lépték is szignifikáns hatással volt a szikes és homoki gyepi közösségek fajszámára. A legeltetés hatása hasonló volt a két szikes gyeptípusban (ürmös szikes puszták és cickafarkfüves szikes puszták), a homoki legelőkön azonban a legelés hatása erőteljesebb volt. Ezt a mintázatot magyarázhatják az egyes gyepekre jellemző eltérő élőhelyi jellemzők (pl. talaj sótartalom, nedvesség) valamint a különböző táji környezet (Deák et al. 2014a). Olf & Ritchie (1998) szerint kis térbeli léptékben a fajok száma magasabb lehet a legeltetett élőhelyeken, mint a nem legeltetett területeken, mivel a legelés hatására csökken a kompetíció és nyílt mikroélethelyek jönnek létre. Emellett azt feltételezték, hogy ez a jelenség az erősen stresszelt élőhelyeken (pl. sós talajon) kevésbé hangsúlyos, mivel az erős stressz elfedheti a legeltetés hatását. Így a legeltetés gyakran nincs hatással a fajok számára, vagy akár csökkenti azt. Vizsgálatunk eredményei nem igazolták ez utóbbi felvetést, mivel jelentős növekedést tapasztaltunk a két legeltetett szikes gyepi közösség teljes fajszámában a  $0,25 \times 0,25$  m-es kvadrátméret felett. A legeltetett területeken a biomassza eltávolítás, taposás és ürülék egyenlőtlen eloszlása által keletkezett mikroélethelyek és a megnövekedett élőhelyi heterogenitás lehetővé tette több faj együttélését kis térbeli léptékben is (lásd még Metera et al. 2010).

A legelő állatok magterjesztő szerepe ugyancsak hozzájárulhatott a magasabb fajszámhoz a legeltetett területeken, mivel átvihetik bizonyos fajok magjait a szomszédos területekre szőrzetükbe vagy patájukra tapadva, illetve az ürülékük által (Poschlod & WallisDeWries 2002). A gyepi specialisták fajösszetételében észlelt eltérések feltehetően a talajadottságokra vezethetők vissza. Amíg az ürömös szikes pusztákra a jó stressztűrő képességű fajok nagy száma volt jellemző, a cickafarkfüves szikes pusztákon a löszgyepi és a szikes élőhelyek fajai egyaránt előfordultak (Deák et al. 2014a, b). A taposás által felnyílt foltokban több kistermetű gyepi specialista faj megtelepedhetett, melyek szikes gyepeken fordulnak elő, mint például a *Plantago tenuiflora* és a *Puccinellia limosa*. Míg a nyílt foltok jelenléte elősegítette a gyepi specialista fajok fennmaradását és megtelepedését, a só okozta stressz miatt ezeken a nyílt talajfelszíneken a gyomok nem tudtak megtelepedni (Valkó et al. 2016a, b).

A generalisták és gyomok fajszáma az ürömös szikes pusztákon és cickafarkfüves szikes pusztákon kisebb volt, mint a homoki gyepeken. Ezt

indokolhatja a vizsgált gyepek jó természetességű táji környezete, valamint a szikes talaj által okozott abiotikus stressz is (Deák et al. 2014a). Az ürmös és cickafarkfüves szikes pusztai gyepeket összehasonlítva, a cickafarkfüves szikes pusztai gyepekben a generalisták fajszáma kissé magasabb volt mint az ürmösökben. A jelenséget a cickafarkfüves szikes pusztai gyepek tápanyagban gazdag felső talajrétege és az alsóbb talajrétegek alacsonyabb sótartalma magyarázhatja. Emellett a cickafarkfüves szikes pusztán a generalisták fajszáma magasabb volt a legeltetett területeken, még kis léptékben is, illetve kis számú gyom volt jellemző. A szikes gyepi közösségekkel ellentétben a homoki gyepekben a legeltetés nem befolyásolta a teljes fajszámot. Ez azzal magyarázható, hogy bár a gyepi specialisták fajszáma jelentősen csökkent a legeltetett területeken, a generalista és gyomfajok száma nagymértékben nőtt. Ennek oka, hogy a homoki gyepek specialista fajai kevésbé képesek tolerálni a legeltetés hatásait. A szikes, illetve homoki gyepi közösségekben a gyomosodás eltérő mértékét számos okra lehet visszavezetni. Egyrészt az élőhelyek talajtani adottságai eltérnek. Míg a szikes gyepek kompaktabb, tömörödött talaja ellenállóbb a taposás okozta erózióknak, a homoktalaj lazább struktúrája miatt az erózióknak jobban ki van téve (Morgan 2009). A legeltetett homoki területeken kialakuló zavart, erodált talajfelszínek alkalmasak a gyomfajok megtelepedésére (Tilman 1993). Másrészt, mivel a szikes gyepi közösségek specialista fajai rendszerint sekélyen, a talajfelszín közelében gyökereznek, a gyomok csíranövényeinek megtelepedési sikere alacsony a felszínközeli erős gyökérkompetíció miatt. Ellenben a mélyre nyúló gyökérral rendelkező homoki specialista fajok esetében a felszínközeli gyökérkompetíció mértéke kisebb, így kevésbé hatékonyan gátolják a gyomfajok betelepülését (Jentsch & Beyschlag 2003, Schenk 2006). A gyomok fajszámára a homoki gyepekben a legelés léptékfüggő hatást fejtett ki, a kvadrátméret növekedésével gyomok fajszáma közötti különbség a legelt és nem legelt területek között eltűnt. A homoki gyepi specialisták (*Carex stenophylla*, *Carex supina*, *Equisetum ramosissimum*, *Potentilla arenaria* és *Thymus glabrescens*) fajszámát a legeltetés jelentősen csökkentette. Valószínűleg a legelés és taposás okozta zavarás, valamint a gyepek közvetlen szomszédságában található nagy kiterjedésű antropogén élőhelyekről (szántók, parlagok) érkező mageső a gyomok fajgazdagságának növekedését okozta a legeltetett területeken. Fentiek következtében a felnyílt vegetációjú legeltetett négyzetekben előfordultak a környező szántóföldekre és parlagokra jellemző fajok, valamint a legelést jól toleráló gyomfajok. A gyomfajok döntő hányada,

különösen a legelt részeken előfordulók (mint az *Apera spica-venti*, *Conyza canadensis* és *Erodium cicutarium*) zoonozisokkal jól terjednek.

Eredményeink alapján a szarvasmarhával történő extenzív legeltetés (0,5 állategység/hektár) alkalmas kezelési mód lehet a szikes élőhelyek biodiverzitásának fenntartására és növelésére. A homoki gyepekben a gyepek jó természeti állapotának megőrzése érdekében ennél kisebb legelési nyomás vagy rövidebb ideig tartó legeltetés ajánlott.

## 2. fejezet

### A vörös róka (*Vulpes vulpes* L.) talajbolygatásának hatása a szárazgyepi közösségek növényzetének fajösszetételére

#### 2.1 Összefoglaló

A természetes élőhelyek megszűnése és átalakítása, valamint az egyre intenzívebbé váló tájhasználat következtében az európai szárazgyeppek sokszor csak kis kiterjedésű, elszigetelt foltokban tudtak fennmaradni. Magyarország mezőgazdasági területein a mezsgyéknek és a kurgánoknak jelentős szerepe van a szárazgyepi élőhelyfragmentumok fenntartásában. A kurgánok vegetációjának fajösszetételére jelentős hatással van a környező táj összetétele, illetve a halmok területén előforduló természetes eredetű zavarások. Kutatásunkban azt vizsgáltuk, hogy a halmon található gyepi élőhelyfolt izoláltsága és a rókák okozta talajbolygatás hogyan hat a rókakotorékokon a gyepi specialista növények és gyomok fajgazdagságára és borítására. Kutatásunk során öt szántókkal és öt gyepekkel körülvett, rókák lakta kurgán vegetációját vizsgáltuk. A terepi felmérés során felmértük a rókakotorékok és a közvetlenül mellettük található bolygatatlan gyepek növényzetét. Kimutattuk, hogy a rókakotorékokon kisebb volt a vegetáció borítása, valamint az avar térfogata, mint a környező bolygatatlan gyepekben. A kotorékokon a jó tápanyagellátottság, valamint a csíranövények fejlődését gátló növényzet és avar mennyiségének csökkenése miatt számos gyomfaj telepedett meg. Emellett nőtt a nagy tápanyagtartalmú talajokra jellemző karakterfajok aránya is. Kis számban néhány specialista faj is megjelent a kotorékokon, mint az *Agropyron cristatum*, *Elymus hispidus* és *Stipa capillata*. Az elszigetelt, szántókkal körülvett halmokon a gyomok borítása alacsonyabb volt, mint a gyepekkel körülvetteken. Ez valószínűleg az elszigetelt gyepi élőhelyszigetekre jellemző száraz termőhelyi adottságokkal magyarázható. A megfigyelt mintázatok alapján a róka ökoszisztéma mérnökként jelentős hatást gyakorol a kurgánok vegetációjának dinamikájára. A kotorékok talaját jellemző magas tápanyagtartalom elősegíti a gyomosodást, ugyanakkor a nyílt talajfelszínnek egyes gyepi specialista növényfajok megtelepedését is lehetővé teszi.

## 2.2 Bevezetés

Az elmúlt évszázadok alatt végbement nagyléptékű tájatalaktó tevékenységek következtében a természetközeli szárazgyepek kiterjedése napjainkra jelentősen lecsökkent. A fennmaradó gyepterületek fragmentálódtak és sok esetben izolálódtak egymástól. A fennmaradt kis kiterjedésű élőhelyszigetek kezelését gyakran felhagyták, amely veszélyezteti a gyepi specialista növényfajok fennmaradását (Deák et al. 2016a). A kis kiterjedésű árokpartokon, utak mezsgyéiben vagy a kurgánokon fennmaradt gyepi élőhelyek, jelentős szerepet játszhatnak a gyepi specialista fajok fennmaradásában (Deák et al. 2016a, Fekete et al. 2017). A kurgánok gyakran vannak kitéve különböző antropogén vagy természetes eredetű zavarásoknak, utóbbira jó példa a kotoréklakó állatok által okozott talajbolygatás (Sudnik-Wójcikowska & Moysiyenko 2008). A kotoréklakó állatok okozta talajbolygatás jelentős hatással van a talaj tulajdonságaira azáltal, hogy szabad mikroélőhelyeket hoz létre így jelentősen befolyásolhatja a növényzet szerkezetét (Wilkinson et al. 2009). A vörös róka (*Vulpes vulpes* L.) Európa szerte elterjedt kotoréklakó faj, mely előszeretettel készíti üregét nyílt élőhelyek közelében található magaslati, lejtős pontokon, például kurgánokon (Deák et al. 2016a, Uraguchi & Takahashi 1998). A rókák aktivitása megváltoztathatja a kurgánok talajának tulajdonságait, nyílt mikroélőhelyeket hozhat létre a kotorékok közelében és a magterjesztésben is szerepük lehet (Kurek et al. 2014, Macdonald 1979; Monclús et al. 2009), így számos módon befolyásolhatják a vegetációfejlődést az elhagyott kotorékokon.

## 2.3 Célkitűzés

Kutatásunkban azt vizsgáltuk, hogy a rókák általi talajbolygatás hogyan hat a kurgánokon található gyepi élőhelyek abiotikus tulajdonságaira és fajösszetételére természetközeli és agrártájakban. Kérdéseink a következők voltak: (1) A rókakotorékok hogyan hatnak a szárazgyepi élőhelyek jellemzőire? (2) A kotorékok alkalmas élőhelyet biztosítanak-e a szárazgyepi fajok visszatelepedésére, vagy gyomfajok jelennek meg rajtuk? (3) A kotorékokon megtelepedő vegetációra hatással van-e a táji környezet?

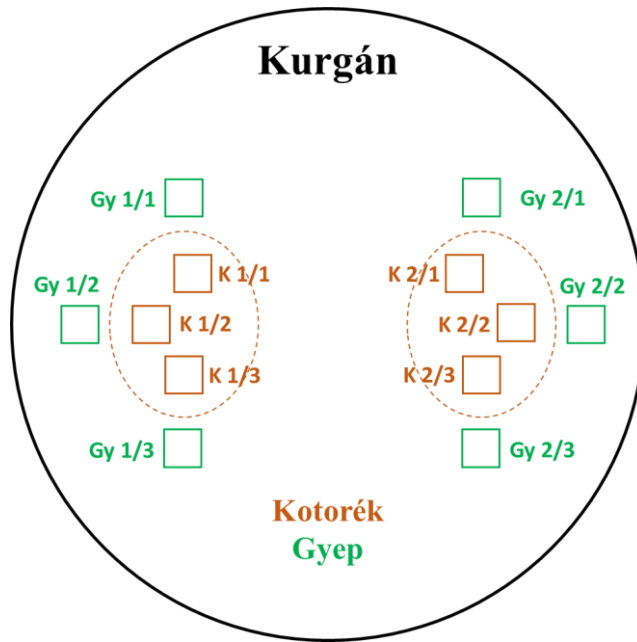
## 2.4 Módszerek

A vizsgálatba bevont kurgánok a Hortobágyi Nemzeti Parkban találhatók. A vizsgált területet kontinentális klíma jellemzi, az átlagos középhőmérséklet  $9,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ , az átlagos évi csapadékmennyiség  $550\text{ mm}$ . A tengerszint feletti magasság  $88$  és  $102$  méter között van. A nemzeti park védett területein elsődlegesen természetes, szikes- és löszgyepek, szikes rétek és mocsarak találhatók. Ezzel szemben a nem védett ember által átformált területeken elsősorban olyan mezőgazdasági kultúrák találhatók, melyeket több száz éve művelnek.

Kutatásunkban olyan szárazgyepekkel borított kurgánokat vizsgáltunk, melyeken minimum két, már legalább egy éve nem lakott rókakotorék volt jelen. Mivel a kotorékokon a zavarás utáni szukcessziót kívántuk vizsgálni, a felmérésbe nem vontuk be azokat a kotorékokat, melyeken a nyomok rókák jelenlétére engedtek következtetni, vagyis, ha ürüléket, vagy friss lábnyomokat és ásást találtunk. Öt természetközeli és öt agrártájban található, szárazgyeppel borított kurgánon mértük fel a rókák általi zavarás hatását. Azokat a kurgánokat kezeltük „természetközeli tájban találhatóként”, amelyek  $200$  méteres környezetében nagyobb volt a szárazgyepek aránya mint  $20\%$  ugyanakkor kicsi volt a szántók aránya. Ezeket a kurgánokat szarvasmarhával legeltették. Az olyan kurgánokat, amelyek  $200$  méteres környezetében  $20\%$ -nál kisebb volt a szárazgyepek és a féltermészetes élőhelyek aránya, valamint nagyobb kiterjedésű szántóföldek helyezkedtek el, „agrártájban találhatóként” kezeltük. Ezeken a gyepeket nem kezelték. A felmért gyepekben nem találtuk jelentős antropogén zavarás (például építkezés, szántás, égetés) nyomait. A kurgánok átlagos magassága  $4,5 \pm 0,7\text{ m}$ , átmérője  $43,4 \pm 4,7\text{ m}$  volt. A természetközeli tájakban a réti szolonyec, az agrártájokban a csernozjom talajtípus dominált. Az általános trendek vizsgálatához, illetve, hogy az eltérő talajtípusokhoz kötődő gyeptípusok részben különböző fajkészlete ne legyen hatással eredményeinkre, főként az egyes növényi funkcionális csoportok eloszlásának és az ökológiai indikátorértékek változásainak vizsgálatára fektettük a hangsúlyt.

Minden kurgánon két mintavételi egységet jelöltünk ki. Egy mintavételi egység egy kotorékból és a közvetlenül mellette elhelyezkedő bolygatatlan gyeptől állt. Mintavételi egységenként  $3-3$  darab  $50 \times 50\text{ cm}$ -es négyzetet jelöltünk ki a kotorékon, és attól  $1-1,5\text{ m}$  távolságra a gyepeken (2.1. ábra).

Kurgánonként összesen 12 négyzetet mértünk fel (6-6 darabot mintavételi egységként), összesen pedig 120-at.



## 2.1. ábra. Mintavételi elrendezés az egyes kurgánoknál.

A felmérést 2017 júniusában végeztük. Feljegyeztük a négyzetekben az edényes növényfajokat és százalékos borításértékeiket. Felmértük az avar vastagságát és százalékos borítását is, amely alapján kiszámoltuk az avertérfogatot minden négyzetre. A négyzetekben három véletlenszerű helyen megmértük a talaj felső 20 centiméterének nedvességtartalmát egy FieldScout TDR 300 talajnedvességmérő műszer segítségével. A botanikai felméréssel egyidőben a kurgánok 200 méteres sugarú körzetében élőhelytérképet készítettünk. Az élőhelytérképek előkészítéséhez a QGIS OpenLayers pluginjának ortofotóit használtuk fel. A terepi térképeket QGIS 2.2 programmal digitalizáltuk (QGIS Development Team 2017).

Az adatok feldolgozása során a fajokat ökológiai funkcionális csoportokba soroltuk, melyek a szárazgyepi fajok és a gyomok voltak, a későbbiekben ezek fajgazdagságát és százalékos borításértékeit vettük alapul a számolásokhoz. Szárazgyepi fajoknak a *Festuco-Brometea* és a *Puccinellio-Salicornetea* fitocönológiai csoportokba sorolt fajokat tekintettük. A gyomfajok csoportosítását a szociális magatartástípus kategóriák alapján végeztük

(Borhidi 1995). Gyomfajokként kezeltük a ruderalis kompetitor, az adventív kompetitor, illetve a gyom kategóriákba tartozó fajokat, melyek az élőhely leromlását jelzik. A fajokat négy egyszerűsített életforma kategóriába soroltuk: rövidéletű fűvek és rövidéletű kétszikűek, valamint évelő fűvek és évelő kétszikűek. Borhidi (1995) relatív ökológiai indikátorértékeit használtuk az ökológiai indikáció meghatározásához. Az elemzésekhez a talajvíz, illetve talajnedvesség-igény (WB; továbbiakban nedvességigény) és a tápanyag-igény (NB; továbbiakban tápanyagigény) borítással súlyozott relatív értékeit használtuk.

A rókakotorékoknak a vegetáció fajösszetételére kifejtett hatásait detrendált korrespondencia analízis (DCA) segítségével vizsgáltuk. Az ordinációban az egyes mintaterületeken található fajok átlagolt borításértékeit használtuk. Az értékeket a számolás előtt log-transzformáltuk. A terepen mért talajnedvesség értékeket, az avar térfogatát, valamint a borítással súlyozott WB és NB értékeket rávetítettük az ordinációs ábrára (passzív, unconstrained ordináció). A számolásokat a CANOCO 5 programban végeztük (Ter Braak & Šmilauer 2012). A természetközeli, gyepekkel határolt és a mezőgazdasági tájakban található szántókkal körülvett kurgánok intakt gyepeinek és a kotorékokon kialakult növényzet karakterfajainak kimutatását indikátorfaj elemzéssel végeztünk (Dufrêne & Legendre 1997). A számoláshoz R programozási környezetben a 'labdsv' programcsomagot használtuk (R Core Team 2016).

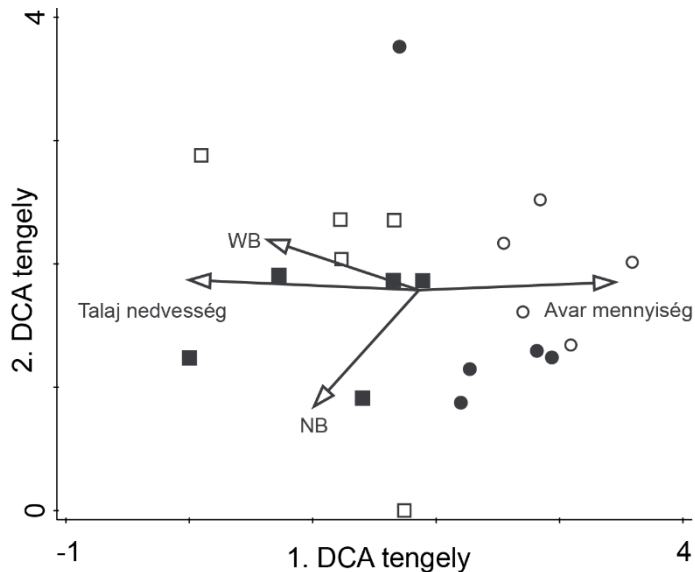
A rókák tevékenységének és a táji környezetnek az avar mennyiségére, a talajnedvességre és a növényzetre kifejtett hatását általánosított lineáris kevert modellekkel vizsgáltuk (Zuur et al. 2009). A mikroélőhely típusa (kotorék vs. gyepe), a táji környezet (természetközeli vs. ember által átformált mezőgazdasági táj) illetve a mikroélőhely típus és táji környezet interakciója független változóként, a mintavételi hely pedig random faktorként szerepelt az elemzésekben. A vizsgálatban használt függő változók az alábbiak voltak: a talajnedvesség értéke, az avar térfogata, az ökológiai indikátorértékek, a növényzet teljes fajgazdagsága és százalékos borítása, a szárazgyepi és gyomfajok valamint a rövidéletű és évelő fűvek és kétszikűek fajgazdagsága és százalékos borítása. A fajgazdagságot kifejező értékek esetében a modellekben Poisson eloszlást és log link funkciót használtunk. A többi függő változó esetében a modellekben normál eloszlást használtunk és az egyes változók log-transzformált értékeivel számoltunk. A páronkénti összehasonlítás során a Fisher-féle LSD (Least Significant Difference) tesztet

alkalmaztuk. Az általánosított lineáris kevert modellek és a páronkénti összehasonlítások számolásához az SPSS 20.0 programot használtuk.

## 2.5 Eredmények

A felmért kvadrátokban összesen 127 edényes növényfajt találtunk, ezekből 38 volt szárazgyepi faj. A természetközeli tájban elhelyezkedő kurgánok gyepi kvadrátjainak karakterfajai az *Alopecurus pratensis*, *Poa angustifolia*, *Achillea collina*, *Convolvulus arvensis*, *Cruciata pedemontana*, *Galium verum*, és *Trifolium striatum* voltak. A természetközeli tájban elhelyezkedő kurgánok kotorékjaira a ruderalis fajok voltak jellemzők (például *Bromus mollis*, *B. tectorum*, *Capsella bursa-pastoris*, *Chenopodium album*, *Polygonum aviculare* és *Torilis arvensis*), de több szárazgyepi fűfaj (például *Agropyron cristatum*, *Elymus hispidus* és *Stipa capillata*) és szárazgyepi kétszikű faj (*Falcaria vulgaris* és *Salvia austriaca*) is megtalálható volt (Függelék 2. táblázat). Az ember által átformált tájban elhelyezkedő kurgánok gyepi kvadrátjaiban több szárazgyepi fajt is találtunk, mint például a *Carex praecox*, *Euphorbia cyparissias*, *Phlomis tuberosa*, és *Salvia nemorosa*. Az ember által átformált tájban található kurgánok kotorékjainak legjellemzőbb fajai a *Cynodon dactylon*, *Phragmites australis*, *Carduus acanthoides*, *Fallopia convolvulus* és a *Papaver rhoeas* voltak. A DCA ordináción a felmért mintanegyzetek vegetációja a táji környezet és a mikroélőhely típusa szerint is jelentősen elkülönült egymástól (2.2. ábra).

A természetközeli tájban lévő kurgánokon a talaj nedvességtartalma nagyobb volt, mint az ember által átformált tájban lévő kurgánokon (2.1. táblázat, 2.3. ábra). A vizsgált független változók nem befolyásolták jelentősen a növényzet borítással súlyozott nedvességigény (WB) értékeit. A gyeppen a vegetáció NB értéke kisebb volt (azaz átlagosan kisebb tápanyagigényű növényfajok fordultak elő), mint a kotorékokon. Az avar térfogata nagyobb volt a gyeppen, mint a kotorékokon, és kisebb volt a természetközeli tájakban található kurgánokon, mint az ember által átformált tájak kurgánjain. A növényzet összborítása jelentősen nagyobb volt a gyeppen, mint a kotorékokon. A borításbeli különbség kisebb volt a természetközeli tájakban található kurgánokon, mint az ember által átformált tájakban elhelyezkedő kurgánokon. Az ember által átformált tájak kurgánjain a vegetáció fajszerkezete nagyobb volt, mint a természetközeli tájakban. A kotorékokon kevesebb faj volt megtalálható, mint a gyeppen, melyet a táji környezet milyensége nem befolyásolt.

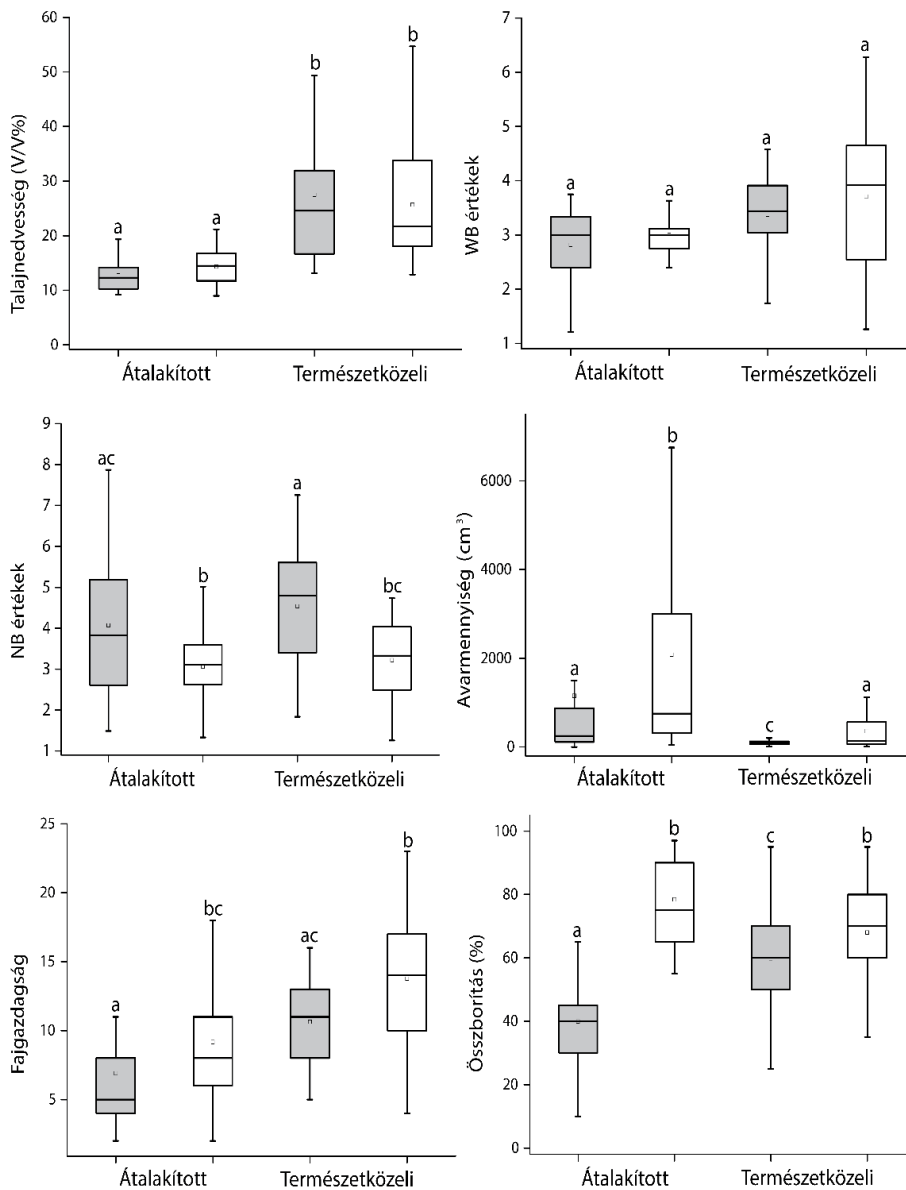


**2.2. ábra.** A felmért élőhelyek kvadrátjainak fajösszetételét ábrázoló DCA ordináció. Az avar mennyiség, a talajnedvesség és a borítással súlyozott nedvességgigény (WB) valamint tápanyagigény (NB) ökológiai indikátor értékeket passzívan vetítettük az ordinációra. Az első és második tengely sajátértékei: 0,488 és 0,355. Az első két tengely kumulatív magyarázó ereje 22,40%. Jelölések: teli szimbólumok – rókakotorék; üres szimbólumok – gyepek; kör – ember által átformált tájban található kurgán; négyzet – természetközeli tájban található kurgán.

A gyepekben a szárazgyepi fajok fajszáma és borítása nagyobb, a gyomfajok fajszáma és borítása pedig kisebb volt, mint a rókakotorékokon. A természetközeli tájban található kurgánokon szárazgyepi fajok borítása kisebb, a gyomok fajgazdasága és borítása nagyobb volt, mint az ember által átformált tájak kurgánjain. A kotorékokon kisebb volt az évelő füvek és kétszikűek fajszáma és borítása. A természetközeli tájakban nagyobb volt a rövidéletű füvek borítása, valamint a rövidéletű kétszikűek borítása és fajgazdagsága, mint az ember által átformált tájak kurgánjain. A természetközeli tájak gyepeiben a rövidéletű füvek borítása kisebb volt, mint a kotorékokon. Az ember által átformált tájak gyepeiben a rövidéletű kétszikűek fajszáma jelentősen kisebb volt, mint a kotorékokon (2.2. táblázat, 2.4. és 2.5 ábra).

**2.1. táblázat.** A rókakotorékok és a táji környezet (független változók) hatása a kurgánokon található élőhely és növényzet jellemzőire (GLMM; n = 120). Független változók rövidítései: „élőhely” – mikroélőhely típus (rókakotorék, gyep), „táj” – táji környezet (természetközeli, ember által átformált táj). A vastagon szedett értékek a szignifikáns eredményeket jelölik ( $p < 0,05$ ).

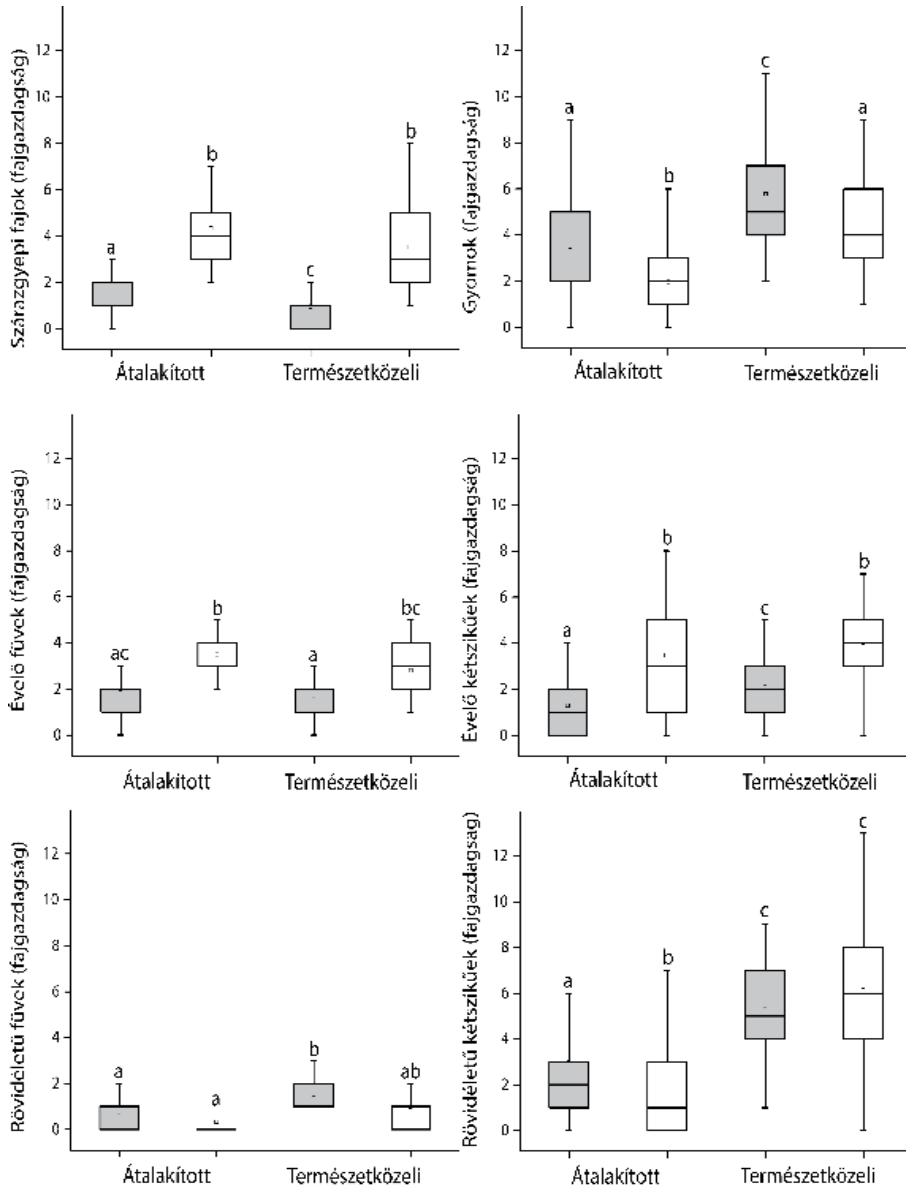
Függő változó	Független változó	Koefficiens ± SE	t	p
Talaj nedvességtartalma	Élőhely	0,012 ± 0,025	0,489	0,626
	<b>Táj</b>	<b>-0,219 ± 0,054</b>	<b>-4,072</b>	<b>0,001</b>
WB értékek	Élőhely × Táj	-0,061 ± 0,035	-1,720	0,880
	Élőhely	-0,020 ± 0,021	-0,976	0,331
	Táj	-0,047 ± 0,038	-1,256	0,212
NB értékek	Élőhely × Táj	-0,009 ± 0,029	-0,321	0,749
	<b>Élőhely</b>	<b>0,114 ± 0,025</b>	<b>4,626</b>	<b>0,001</b>
	Táj	-0,013 ± 0,043	-0,295	0,769
Avar térfogata	Élőhely × Táj	-0,032 ± 0,035	-0,925	0,357
	<b>Élőhely</b>	<b>-0,306 ± 0,122</b>	<b>-2,514</b>	<b>0,013</b>
	<b>Táj</b>	<b>0,718 ± 0,213</b>	<b>3,366</b>	<b>0,001</b>
Növényzet összborítása	Élőhely × Táj	-0,148 ± 0,172	-0,856	0,394
	<b>Élőhely</b>	<b>-0,072 ± 0,032</b>	<b>-2,246</b>	<b>0,027</b>
Növényzet fajgazdagsága	Táj	0,065 ± 0,042	1,551	0,124
	<b>Élőhely × Táj</b>	<b>-0,250 ± 0,045</b>	<b>-5,499</b>	<b>0,001</b>
	<b>Élőhely</b>	<b>-0,258 ± 0,075</b>	<b>-3,465</b>	<b>0,001</b>
	<b>Táj</b>	<b>-0,479 ± 0,188</b>	<b>-2,549</b>	<b>0,012</b>
	Élőhely × Táj	-0,026 ± 0,118	-0,218	0,828



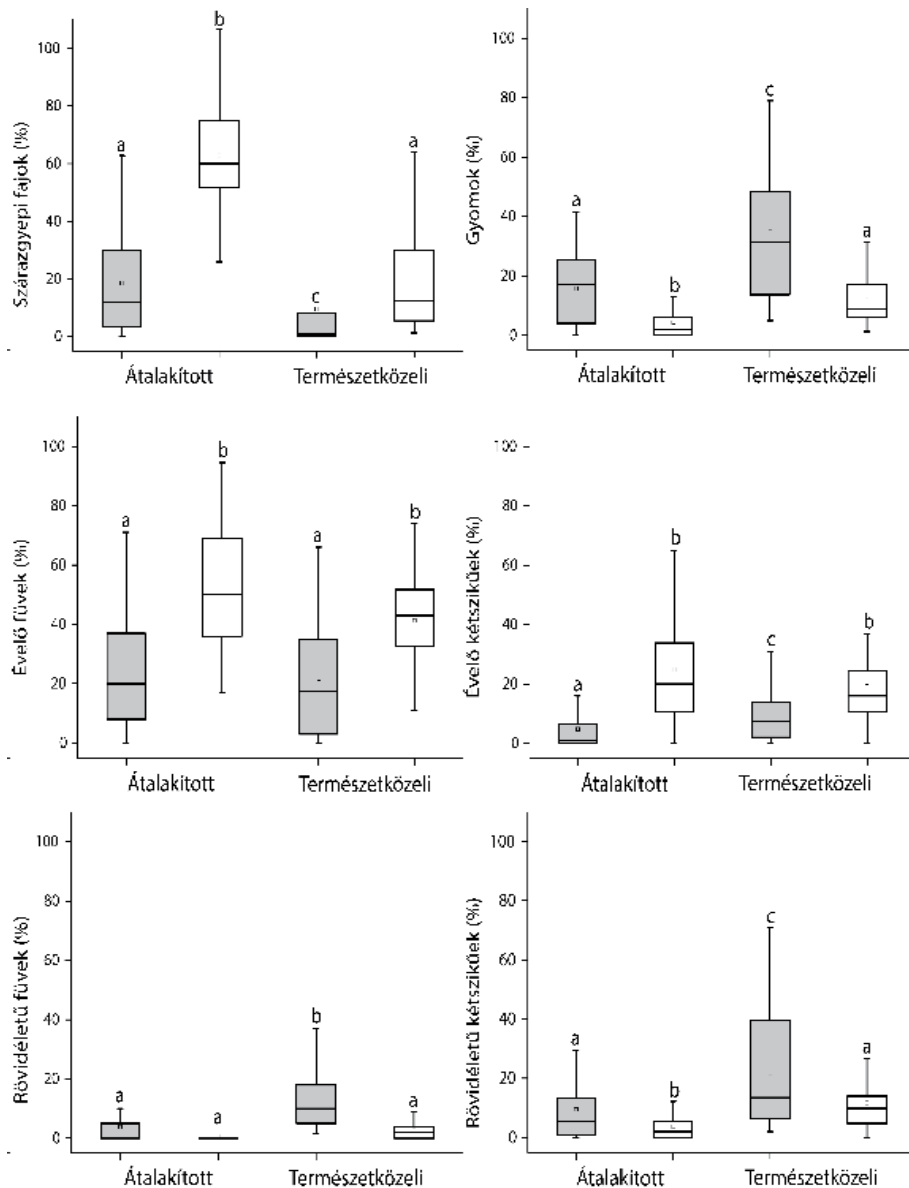
**2.3. ábra.** Talajnedvesség, borítással súlyozott nedvesség- (WB) és tápanyagigény (NB) indikátor értékek, avarmennyiség, a vegetáció fajgazdagsága valamint összborítása a vizsgált élőhelytípusokban. Jelölések: szürke – rókakotorék növényzete; fehér – gyp növényzete. A szignifikánsan különböző csoportokat eltérő betűk jelzik (Fisher-féle LSD teszt;  $p < 0,05$ ;  $n = 120$ ).

**2.2. táblázat.** A rókakatorékok és a táji környezet (független változók) hatása a kurgánokon található ökológiai és funkcionális csoportok fajgazdagságára és százalékos borításértékeire (GLMM; n = 120). Független változók rövidítései: „élőhely” – mikroélőhely típus (rókakatorék, gyep), „táj” – táji környezet (természetközeli, ember által átformált táj). A vastagon szedett értékek a szignifikáns eredményeket jelölik ( $p < 0,05$ ).

	Függő változó	Független változó	Koefficiens ± SE	t	p
Fajgazdagság	Szárazgyepi fajok	<b>Élőhely</b>	<b>-1,296 ± 0,210</b>	<b>-6,185</b>	<b>0,001</b>
		Táj	0,205 ± 0,138	1,477	0,142
		Élőhely × Táj	0,399 ± 0,265	1,503	0,136
	Gyomok	<b>Élőhely</b>	<b>0,241 ± 0,115</b>	<b>2,100</b>	<b>0,038</b>
		<b>Táj</b>	<b>-0,910 ± 0,247</b>	<b>-3,678</b>	<b>0,001</b>
		Élőhely × Táj	0,336 ± 0,199	1,687	0,094
	Évelő kétszikűek	<b>Élőhely</b>	<b>-0,653 ± 0,155</b>	<b>-4,201</b>	<b>0,001</b>
		Táj	-0,191 ± 0,205	-0,932	0,353
		Élőhely × Táj	-0,328 ± 0,244	-1,347	0,181
	Évelő fűvek	<b>Élőhely</b>	<b>-0,499 ± 0,178</b>	<b>-2,811</b>	<b>0,006</b>
		Táj	0,225 ± 0,163	1,380	0,170
		Élőhely × Táj	-0,061 ± 0,240	-0,252	0,801
	Rövidéletű kétszikűek	Élőhely	-0,146 ± 0,108	-1,349	0,180
		<b>Táj</b>	<b>-1,370 ± 0,335</b>	<b>-4,087</b>	<b>0,001</b>
		<b>Élőhely × Táj</b>	<b>0,578 ± 0,197</b>	<b>2,938</b>	<b>0,004</b>
Rövidéletű fűvek	Élőhely	0,358 ± 0,230	1,558	0,122	
	Táj	-0,283 ± 0,269	-1,054	0,294	
	Élőhely × Táj	-0,478 ± 0,375	-1,276	0,205	
Százalékos borítás	Szárazgyepi fajok	<b>Élőhely</b>	<b>-0,568 ± 0,099</b>	<b>-5,726</b>	<b>0,001</b>
		<b>Táj</b>	<b>0,622 ± 0,167</b>	<b>3,723</b>	<b>0,001</b>
		Élőhely × Táj	-0,205 ± 0,140	-1,461	0,147
	Gyomok	<b>Élőhely</b>	<b>0,411 ± 0,073</b>	<b>5,621</b>	<b>0,001</b>
		<b>Táj</b>	<b>-0,480 ± 0,141</b>	<b>-3,409</b>	<b>0,001</b>
		Élőhely × Táj	0,086 ± 0,103	0,836	0,405
	Évelő kétszikűek	<b>Élőhely</b>	<b>-0,329 ± 0,105</b>	<b>-3,134</b>	<b>0,002</b>
		Táj	0,079 ± 0,133	0,595	0,553
		Élőhely × Táj	-0,449 ± 0,149	-3,026	0,003
	Évelő fűvek	<b>Élőhely</b>	<b>-0,537 ± 0,097</b>	<b>-5,532</b>	<b>0,001</b>
		Táj	0,115 ± 0,134	0,855	0,394
		Élőhely × Táj	-0,005 ± 0,137	-0,040	0,968
	Rövidéletű kétszikűek	<b>Élőhely</b>	<b>0,217 ± 0,092</b>	<b>2,364</b>	<b>0,020</b>
		<b>Táj</b>	<b>-0,481 ± 0,143</b>	<b>-3,365</b>	<b>0,001</b>
		Élőhely × Táj	0,024 ± 0,130	0,188	0,851
Rövidéletű fűvek	<b>Élőhely</b>	<b>0,573 ± 0,084</b>	<b>6,818</b>	<b>0,001</b>	
	<b>Táj</b>	<b>-0,341 ± 0,103</b>	<b>-3,296</b>	<b>0,001</b>	
	<b>Élőhely × Táj</b>	<b>-0,314 ± 0,119</b>	<b>-2,645</b>	<b>0,009</b>	



**2.4. ábra.** Az ökológiai és funkcionális csoportok fajgazdagsága ember által átformált, illetve természetközeli tájak kurgánjain található kotorékokon és gyepekben. Jelölések: szürke – rókakotorék növényzete; fehér – gyepek növényzete. A szignifikánsan különböző csoportokat eltérő betűk jelzik (Fisher-féle LSD teszt;  $p < 0,05$ ;  $n = 120$ ).



**2.5. ábra.** Az ökológiai és funkcionális csoportok százalékos borítása ember által átformált, illetve természetközeli tájak kurgánjain található kotorékokon és gyepekben. Jelölések: szürke – rókakotorék növényzete; fehér – gyepek növényzete. A szignifikánsan különböző csoportokat eltérő betűk jelzik (Fisher-féle LSD teszt;  $p < 0,05$ ;  $n = 120$ ).

## 2.6 Értékelés

Vizsgálatunk eredményei alapján a rókák a talaj bolygatása révén új mikroélőhelyeket hoztak létre a kurgánokon, mivel hatással voltak a talaj tápanyagtartalmára, az avar térfogatára és a vegetáció összborítására. A környező táj is hatással volt az élőhelyek jellemzőire így a talaj nedvességtartalmára és az avar térfogatára. A táji környezet a rókák tevékenységének hatását is befolyásolta, ez a katorékokon található vegetáció összborításában nyilvánult meg.

A felmért kurgánokon a gyeppen és a katorékokon mért talajnedvesség értékek közel azonosak voltak. Ezt a jelenséget Guo et al. (2002) eredményei jól magyarázhatják, miszerint a bolygatás után a talaj felső szintjének nedvességtartalma nagyon dinamikusan változik. A felszínre kerülő mélyebb talajrétegek kezdetben nedvesebbek mint a környező feltalaj, de a kopár felületekre jellemző magas besugárzási szint és az emiatt erősebb párologás révén nedvességtartalmuk gyorsan csökken. Tehát a bolygatást követően a különbség hamar megszűnik a bolygatott és a bolygatatlan gyeptalajnedvesség értékei között (Zhang et al. 2003). A bolygatással szemben a táji környezet jelentősen befolyásolta a kurgánok felső talajszintjének nedvességtartalmát. A természetközeli tájakban elhelyezkedő kurgánok talajának nedvességtartalma nagyobb volt, mint az ember által átformált tájakban elhelyezkedő kurgánoké. Ezt az okozhatja, hogy az ember által átformált tájak kurgánjait művelt területek veszik körbe, melyek vízmegkötő képessége a periodikus növényzeti borítás és a mélyszántás miatt csekély (Schwartz 2003). A különbségeket tovább fokozhatja, hogy az ember által átformált tájakban főként a csernozjom típusú talaj fordul elő a vizsgált területen, amely kevésbé nedves élőhelyre utal, mint a természetközeli tájak réti szolonyec talaja. Ezt a mintázatot a DCA ordináció is jól mutatta.

A talajnedvességben észlelt eltéréseket nem figyeltük meg a különböző táji környezetben elhelyezkedő kurgánok növényzetének borítással súlyozott WB értékei esetében. Ezt az okozhatta, hogy táplálékbőség idején az állatok a legeléssel töltött idő és az elfogyasztott növényzet minőségének kiegyensúlyozása érdekében szelektíven fogyasztják azokat a fajokat, amelyeknek tápanyagdús, nagy víztartalmú és széles leveleik vannak (Price 1991). A felmért élőhelyeken a legelés során előnyben részesített növényfajok általánosságban nagy WB értékkel jellemezhetők (Rutter 2006). Ezek borítását

és így a borítással súlyozott WB értékeket a szelektív legelés nagymértékben csökkentette a természetközeli tájak kurgánjain. A nagy NB értékkel rendelkező fajok (mint az *Amaranthus retroflexus*, *Arctium lappa*, *Carduus acanthoides*, *Hyoscyamus niger* és *Onopordum acanthium*), melyek a nagy tápanyagtartalmú talajokra jellemzők, jelentősen nagyobb fajszámmal és borítással jelentek meg a kotorékokon, amit feltehetően a rókák ürüléke miatt megnőtt talaj tápanyagtartalom és a bolygatás miatt létrejött nyílt felszínek magyaráznak (Deák et al. 2016a, Kurek et al. 2014, Monclús et al. 2009).

A kotorékokon észlelt kis avartérfogatot okozhatta, hogy az állatok a kotorék ásásakor a vegetációval együtt az avart is eltávolították, illetve, hogy a kialakuló, gyepphez képest alacsonyabb borítású másodlagos növényzet miatt kevesebb avar termelődik a vegetációfejlődés korai stádiumában (Bartha 2001, Zimmermann et al. 2014). Az ember által átformált tájak kurgánjain az avar térfogata nagyobb volt, mint a természetközeli tájak kurgánjain (lásd még Deák et al. 2016a, Godó et al. 2017, Tälle et al. 2016). Ezt az magyarázza, hogy az átformált tájban található kurgánokon a legeltetés hiányában az avar jobban fel tudott halmozódni, mivel azt nem csökkentette a legelés, illetve a taposás okozta fizikai degradáció (Shariff et al. 1994).

Az élőhely átalakult körülményei befolyásolták a vegetáció fajösszetételét is a rókakotorékokon, ami a szárazgyepi és gyomfajok fajszámára és százalékos borítására hatott. Ugyan a táji környezet a szárazgyepi fajok fajszámát nem, de a többi, fent említett csoportot befolyásolta a tájhasználatbeli eltérések és a betelepülési mintázatok révén.

A növényzet teljes fajszáma a természetközeli tájakban található kurgánokon nagyobb volt, mint az ember által átformált tájak kurgánjain. A megfigyelt jelenségnek számos oka lehet. Az átformált tájakban kicsi a fajok táji szintű változatossága, amely csökkenti a kurgánokra lehetségesen betelepülő fajok számát (Gazol et al. 2012), melyet a speciális élőhelyi feltételek (pl. a szárazságstressz) tovább szűkítenek (Deák et al. 2016b, 2018, Lavoirel et al. 1997). Ezen kívül a hosszútávú magterjesztő vektorok hiánya is hozzájárulhat a fajok kicsi abszolút számához (Auffret et al. 2015). Az Alföldön a növényfajok hosszútávú terjedése korábban elsősorban a nagytestű legelő állatok mozgása révén valósult meg, ezek száma azonban jelentősen lecsökkent az ember által átformált tájakban (Mihók et al. 2017, Varga et al. 2016). Ezzel szemben a természetközeli tájakban ezek a terjesztő vektorok

még mindig jelen vannak, az epi- és endozoochória révén jelentős mennyiségű propagulumot juttathatnak a kurgánokra, melyek egyaránt lehetnek szárazgyepi- vagy gyomfajok magjai (Metera et al. 2010, Poschlod és WallisDeVries 2002). A rókáknak is lehet szerepük a magok terjesztésben, főként az epizoochória révén (Kurek et al. 2014). A rókák a legelő állatokkal szemben mindkét típusú táji környezetben szerepet játszhatnak a propagulumok terjesztésében. A terjesztett növényfajok körét a táji környezet valószínűleg nagyban meghatározza, így gyepes tájban a rókák gyepi növényfajokat is terjeszthetnek (Hovstad et al. 2009, Kurek et al. 2014). A rókák a magok terjesztésén túl a magbankban található fajok megtelepedését is elősegíthetik, mivel járatkészítésük során a talaj mélyebb rétegeiből áshatnak elő régen eltemetett, hosszú ideig csíráképes (perzisztens) magokat (Jalloq 1975).

Az ember által átformált tájak izolált kurgánjainak gyepjeiben nagyobb borítással találtunk szárazgyepi fajokat, mint a természetközeli tájak kurgánjain. Ezt magyarázhatja, hogy az ember által átformált tájak kurgánjainak talaja sokkal szárazabb, mint a természetközeli tájak kurgánjaié. A száraz élőhelyi körülmények elősegítették a szárazgyepi növényfajok megtelepedését és fennmaradását, miközben a környező szántóföldről érkező erős propagulum beáramlás mellett is képesek voltak megakadályozni a gyomfajok megtelepedését a kedvezőtlen élőhelyeken (Deák et al. 2016b, Janišová et al. 2014). A szántóföldekbe ágyazott kis kiterjedésű élőhelyszigetek kapcsán már több alkalommal igazolták, hogy a száraz élőhelyi körülmények elősegíthetik a szárazgyepi közösségek fennmaradását (Cousins 2006, Lindborg et al. 2014). A bolygatott felszíneken a gyomfajok megtelepedési aránya általában nagyobb, mint a szárazgyepi növényfajoké, mivel az egyedfejlődés korai stádiumában a bolygatott mikroélőhelyeken a gyomfajok csíranövényei előnybe kerülnek a szárazgyepi fajok csíranövényeivel szemben, köszönhetően gyors növekedésüknek, a fényért történő sikeresebb versengésüknek és mert előnyben részesítik a zavart és tápanyagban gazdag talajokat (Deák et al. 2016c, Marvier 2004, Valkó et al. 2017). Ráadásul a szárazgyepi fajokat kis sűrűségű, tranzien magbank jellemzi, ezért megfelelő mag-utánpótlás nélkül rossz eséllyel települnek vissza (Csontos et al. 2016, Thompson et al. 1997). Vizsgálatunk során viszont azt figyeltük meg, hogy a kotorékok bolygatott felszínén a szárazgyepi fajok aránya ugyan kisebb lett, de ennek ellenére több szárazgyepi kétszikű

(*Falcaria vulgaris*, *Salvia austriaca* és *S. nemorosa*) és fűfaj (mint például az *Agropyron cristatum*, *Elymus hispidus* és *Stipa capillata*) volt jelen. A felhagyott kotorékok benépesítésekor a fűfajok voltak a legsikeresebbek, köszönhetően erőteljes, csomós növekedésüknek és jó versenyképességüknek (Janeček et al. 2007).

A kotorékokon létrejött szabad mikroélőhelyek több gyomfaj megtelepedését is elősegítették, köszönhetően a megváltozott talaj tápanyagtartalomnak (Kurek et al. 2014, Müller et al. 2014), a csökkent avartérfogatnak (Bartha 2001, Foster & Gross 1998, Xiong & Nilson 1999) és a kompetitor fajok visszaszorulásának (Whitford & Kay 1999). A jó versenyképességű, klonális növekedésű füvek, mint az *Alopecurus pratensis* vagy a csenkesz fajok (*Festuca* spp.) borításának csökkenése pozitívan hatott a rossz versenyképességű, r-stratégista gyomok terjeszkedésére a kotorékokon, melyek egyrészt a perzisztens magbankból, másrészt a közeli területekről érkező propagulumok révén telepedhettek meg (Renne & Tracy 2013). A kisebb avartérfogat szintén elősegíthette a gyomok megtelepedését, mivel árnyékoló hatásának hiányában nem akadályozta a csírázásukhoz sok fényt igénylő gyomfajok megtelepedését, illetve fizikai akadályt sem szabott a fejlődő csíranövényeknek (Deák et al. 2011).

A bolygatatlan, gyepes részeken az avar jelentősen gátolta a gyomok megjelenését azáltal, hogy elfedte a megtelepedésükhöz szükséges nyílt talajfelszíneket (Bartha 2001). A limitált elérhetőségű szabad talajfelszín és a gyepi fajok erős versenyképessége révén az ember által átformált tájakban lévő kurgánok gyepjeiben a mageső ellenére is alacsony fajszámmal és borítással voltak jelen a gyomok (Bullock et al. 1995, Sudnik-Wójcikowska & Moysiyenko 2010). A kezeletlen, ember által átformált tájak gyepjeiben a gyomok kisebb arányban voltak jelen, mint a természetközeli tájak gyepjeiben, mivel ez utóbbi élőhelyeken a legeltetés és az állatok taposása miatt bolygatott felszínű, szabad talajfelszín alakulnak ki, amelyek alkalmasak a gyomok megtelepedésére (Hulme 2002). Az ember által átformált és a természetközeli tájak kurgánjain előforduló gyomok fajkészlete eltérő volt. Előbbiben főként a szántóföldek karakterfajai (például *Fallopia convolvulus* és *Papaver rhoeas*) és a nád (*Phragmites australis*) volt megtalálható, ami jól jelezte az intenzív mezőgazdasági tájhasználatot és a gyepkezelés hiányát. A természetközeli tájakban a jelenlegi tájhasználatra, elsődlegesen a legelőkre jellemző

karakterfajok voltak jelen (*Bromus mollis*, *B. tectorum*, *Elymus repens*, *Hordeum murinum* és *Polygonum aviculare*) (Függelék 2. táblázat).

A kurgánokat lakóhelyül használó vörös rókák azzal, hogy módosítják az élőhely abiotikus jellemzőit (avar térfogata, szabad talajfelszín kiterjedése, talaj tápanyagtartalma) nagy hatást gyakorolnak a vegetáció fajösszetételére, fajszáma, szerkezetére, illetve a növényfajok megtelepedési mintázatára. Kutatásunk bebizonyította, hogy a rókák általi talajbolygatás és jelenlétükhöz kötődő egyéb tevékenységeik elősegítik a szárazgyepek zavarást tűrő elemeinek fennmaradását. A bolygatott talajokon a zavarás után kezdetben gyomfajok jelennek meg, de a kotorékok szárazgyepi klonális növekedésű fűfajok számára is megfelelő életteret nyújtottak. Ez arra utal, hogy a bolygatás után átmenetileg növekedés figyelhető meg a gyomok fajgazdagságában és borításában, de a bolygatott foltokba az idő múlásával visszatelepedhetnek a szárazgyepi növények, főként a csomós növekedésű fűfajok. A táji környezet nagyban befolyásolja a kurgánok növényzetét, mivel alapjaiban határozza meg a kurgánokon az élőhelykezelés módját, és a környezetből betelepülni képes fajok listáját. Eredményeink szerint a vörös rókák mérsékelt intenzitású aktivitása valószínűleg nincs hatással, vagy akár pozitívan is hathat a kurgánok élőhelyi változatosságára. Szabad mikroélőhelyek létrehozásával elősegíthetik a gyepi fajok megtelepedését, ezzel növelve a kurgánon található fajok számát. Az intenzív aktivitás azonban ellenkezőleg hathat, elmosva az eltérő tulajdonságú mikroélőhelyek közötti finom különbségeket, ami az ezekhez kötődő növényfajok és végső soron a kurgán növényzeti változatosságának csökkenését okozhatja.

### 3. fejezet

## Kistestű növényevők szerepe a magok terjedésében és a növények megtelepedésében

### 3.1 Összefoglaló

A zoothória ökológiai és evolúciós szempontból egyaránt fontos magterjedési mód. A magterjesztésben fontos szerepet játszó nagytestű növényevők egyedszáma azonban számos régióban jelentősen lecsökkent, mely veszélyezteti az ökoszisztémák stabilitását. Ennek következtében a kistestű növényevők magterjesztő jelentősége felértékelődhet, mivel széles körben elterjedtek, nagy faj- és egyedszámmal vannak jelen a legtöbb szárazföldi ökoszisztémában. Egy globális léptékű, átfogó szakirodalmi keresésre alapozva, mintegy 600 szakcikk alapján tekintettük át a kistestű növényevők magterjesztésben betöltött szerepét. Az epi- és endozoothória esetükben egy keveset kutatott, mégis általánosan jellemző magterjesztési mód, mely a kistestű növényevők kis mozgáskörzete, rövid szőrzete és kis testmérete miatt főleg a kisméretű magok rövidtávú terjedését biztosíthatja. A csoport sajátosságai révén egyéb magterjesztési módok, így a szünzoothória is jellemző rájuk. A kistestű növényevők általi magterjesztés leginkább az adott élőhelyen belüli terjedést szolgálja, ezzel elősegítve a növényfajok populációinak lokális fennmaradását. A kistestű növényevők a magok terjesztésén túl azok megtelepedésében is fontos szerepet játszhatnak, és hozzájárulhatnak ahhoz, hogy a magok túléljenek bizonyos sztochasztikus eseményeket. Az áttekintett tanulmányok alapján a kistestű növényevők szempontjából a fásszárú növények szünzoothória általi terjedése egy már viszonylag jól feltárt folyamat. Ezzel szemben más, a kistestű növényevőkhöz kapcsolódó potenciális mechanizmusokkal, mint az epi- és endozoothóriával, kaliochóriával, valamint a magterjesztésnek a gyepekre és az átalakított élőhelyekre kifejtett hatásával alig foglalkoztak az eddigi kutatások. Mindezeket túl rávilágítottunk azokra az ökoszisztéma szolgáltatásokra, melyek a különböző magterjesztő mechanizmusokhoz kapcsolódnak, kiemeltük szerepüket és jelentőségüket az élőhelyek megőrzésében és helyreállításában.

## 3.2 Bevezetés

Miközben a nagytestű vadon élő és háziasított növényevők számos területről eltűntek, a kistestű növényevők csoportjának képviselői, mely a Rodentia és Lagomorpha rendeket foglalja magába (kb. 5 kg-os testtömegig), napjainkban is jelen vannak a természetközeli- és az agrár-ökoszisztémákban egyaránt (Chapman & Flux 2008, Fischer et al. 2018, Ripple et al. 2015). A csoport tagjai sokkal kevésbé érzékenyek az élőhelyek fragmentációjára és kevésbé fenyegeti őket a kihalás veszélye, mint a nagytestű növényevőket (Cardillo et al. 2005, Ripple et al. 2015). Az Antarktisz kivételével az összes kontinenst benépesítik, nagy fajgazdagság és egyedsűrűség jellemző rájuk (Chapman & Flux 2008, Single et al. 2001), éppen ezért fontos szerepet töltenek be az ökoszisztémában (Alves et al. 2008, Ferguson-Lees & Christie 2001, Jansen et al. 2012, Milton et al. 1997, Wu et al. 2015). Számos fajuk jelentős arányban fogyaszt növényi magokat, ennek ellenére a magterjesztésben játszott szerepüket hosszú időn át alábecsülték (de lásd pl. Brewer & Rejmánek 1999, Reynolds & Glendening 1949). Sőt, a korábbi kutatások nagy része azt találta, hogy az elfogyasztott magok minden esetben elvesztik életképességüket (Vander Wall et al. 2005a). Mára ezt megcáfolták és egyre több tanulmány alátámasztotta, hogy a kistestű növényevőknek is fontos szerepe lehet a magterjesztésben (Pires et al. 2014, van Leeuwen et al. 2020).

## 3.3 Célkitűzés

Kutatásunk célja egy olyan átfogó, globális léptékű tanulmány készítése volt, mely összefoglalja a kistestű növényevők szerepét a magok terjesztésében és a növények megtelepedésében. Ennek érdekében áttekintettük a kistestű növényevők és a magok közötti interakciókat vizsgáló tanulmányokat. Ezek a tanulmányok az állatok táplálkozását (endozoochória), külső tulajdonságait (epizoochória), fészeképítését (kaliochória), gyűjtögető-raktározó (szünzoochória) és „fosztogató” viselkedését és járatkészítő tevékenységét vizsgálták, melyek befolyásolhatják a magterjedési és megtelepedési mintázatokat. Az áttekintett irodalmi adatok felhasználásával lépésről lépésre követtük a magterjedés folyamatát, mely magában foglalja az állattal való találkozást, az új helyre való érkezés módját, valamint a kistestű növényevőkre jellemző tevékenységeket és környezeti tényezőket, melyek befolyásolhatják a magok megtelepedését. Kutatásunk során a következő kérdésekre kerestük a választ: (1) Melyek a kistestű növényevők által biztosított magterjedés fő

típusai? (2) Mely környezeti tényezők befolyásolják a magok és a kistestű növényevők közötti kölcsönhatások kimenetelét? (3) Hogyan befolyásolják a kistestű növényevők a magok csírázását és megtelepedését? További fontos célként tűztük ki, hogy rávilágítsunk a kutatási terület hiányosságaira és ezek alapján új kutatási irányokat javasoljunk.

### 3.4 Módszerek

Összefoglaló tanulmányunkba a Glires csoport (Placentalia: Euarchontoglires) tagjait vontuk be, mely csoportra a továbbiakban „kistestű növényevőkként” utalunk. E csoportot számos viselkedésbeli és funkcionális adaptáció köti össze, mint a táplálkozás módja, valamint a koponya és állkapocs alaktani sajátosságai (Fostowicz-Frelik 2017). Ezek a sajátosságok alkalmassá teszik őket a táplálék aprítására vagy megrágásra, de meg kell jegyezni, hogy több rágcsáló faj morfológiailag átmeneti fenotípust képvisel, így mindkettőre képes. Ezáltal generalista táplálkozás jellemzi őket és legalább részben magokkal és/vagy növényi részekkel táplálkoznak (kivéve pár obligát ragadozó fajt; Fostowicz-Frelik 2017, Maestri et al. 2016). A kistestű növényevők fogazata, állkapcsa és rágóizmái is úgy fejlődtek, hogy képesek legyenek a legkeményebb növényi részekkel is megbirkózni, pl. a vastag héjú magvakkal vagy fás részekkel (Corlett 2017, Smith et al. 2018). Mivel a táplálkozás módja és a fogak morfológiája jelentősen befolyásolja, hogy a magok mekkora eséllyel roncsolódnak a rágás során, a kistestű növényevők és a magok közötti interakcióknak más kimenetele lehet, mint a más adaptációkkal és/vagy testmérettel rendelkező csoportok esetén (Corlett 2017, Malo and Suárez 1995).

Az irodalmi keresést az ISI Web of Science Core Collection adatbázisában végeztük 2021.01.25-én. A kistestű növényevőkre, a magterjesztésre és a különböző magterjesztési típusokra vonatkozó kulcsszavakat kombináltuk a zárójelekben az „OR” (vagy) és az „AND” (és) szavakkal elválasztva. A csillagot (\*) helyettesítő karakterként használtuk, ami révén a többféle szóvégződés is lehetségessé vált, pl. scatter-ward\* esetén scatter-ward, scatter-warded és scatter-warding. A kifejezések körüli idézőjelek (") pedig korlátozták a találatokat, hogy csak azok jelenjenek meg, ahol pontosan az adott kifejezés található meg. A keresés a következő kulcsszavakkal történt: ((TS=(("rodent\*" OR "mammal\*" OR "Rodentia") AND ("seed dispersal" OR "dispersal vector\*" OR "dispers\*") AND ("scatter-ward\*" OR "larder-

hoard\*" OR "nest material" OR "caching" OR "cache" OR "burrow\*" OR "feed\*")))) and ((TS=(("lagomorph" OR "rabbit" OR "pika" OR "hare") AND ("seed dispers\*" OR "epizoochor\*" OR "endozoochor\*" OR "burrow\*")))). A keresés időtartama pedig a teljes időtartamra ("All years (1975-2021)") volt állítva.

Az irodalmi keresés összesen 1468 cikket eredményezett. A találatokat több lépcsőben értékeltük. Számításba vettünk minden olyan cikket, mely a kistestű növényevőkkel foglalkozott, tekintettel a magok predálására, elmozdítására vagy gyűjtésére, endo- és epizoochóriára, fészeképítésre és járatásásra. Első körben a cím alapján zártuk ki a számunkra irreleváns cikkeket, majd a bent maradókat az absztraktjuk alapján szűkítettük tovább. Végül, a megfelelő cikkeket teljes terjedelmükben értékeltük. Ennek során külön figyelmet fordítottunk rá, hogy a cikkekben található releváns idézett irodalmakat is kigyűjtsük, melyeket esetleg a korábban ismertetett kereséssel nem találtunk meg. Mivel a beállítások miatt a Web of Science csak 1975 után megjelent publikációkat jelenítette meg, a keresést a Google Tudósban is megismételtük, hogy azt kiegészítsük és az 1975 előtt publikált cikkeket is megtaláljuk. Ezek eredményeként 583 cikket dolgoztunk fel, de számításba vettük a témában korábban megjelent áttekintő tanulmányokat és könyveket is.

## 3.5 Eredmények és értékelés

### 3.5.1. Kistestű növényevők általi magterjesztés

A kistestű növényevők általi magterjesztést négy fő típusba sorolhatjuk. Ezek közül néhány jellemző a nagytestű növényevőkre is (endo-, epizoochória), míg más, speciálisabb magterjesztési típusok (szünzoochória, kaliochória) kimondottan csak néhány gerinces csoportra jellemzők, pl. egyes madárfajokra.

#### *Endozoochória*

Az endozoochória az állatok által megemésztett, de még életképes magok terjedését jelenti. Számos növényfaj magja képes állatok ürülékéből csírázni (Traveset et al. 2007). Ez a mechanizmus már jól ismert és sokat vizsgált a madarak (Herrera 2002, Lovas-Kiss et al. 2019, Vander Wall et al. 2005b) és a nagytestű növényevők esetében (D'hondt et al. 2011, Metera et al. 2010, Pakeman et al. 2002). Ismert ugyan a kistestű növényevők esetében is, de

sokkal kevésbé kutatott. A nagytetű növényevők ugyanis nagyobb magokat, nagyobb mennyiségben és hosszabb távon képesek terjeszteni, mint a kisebb tetű növényevők (Ripple et al. 2015). Emellett van Leeuwen et al. (2020) kiemeli, hogy az endozoochóriát tárgyaló irodalom nagy részét a vastag gyümölcs hússal rendelkező magok terjedéséről szóló cikkek teszik ki, miközben a vastag gyümölcs hús nélküli magok is jó eséllyel terjedhetnek endozoochória segítségével.

A kisméretű, kemény héjú magok például képesek sértetlenül átjutni a kistetű növényevők emésztőrendszerén, tehát terjedhetnek is ezáltal (Cousens et al. 2010, Pakeman et al. 2002). Elméletileg bármely kistetű növényevő (kb. 2050 rágcsáló faj és 91 nyúlalakú; Chapman & Flux 2008, Single et al. 2001), mely magokat is tartalmazó növényi részekkel táplálkozik, potenciális magterjesztő. Ennek ellenére az endozoochóriát csak nagyon kevés fajnál vizsgálták, leggyakrabban a vándor- és házi patkány (*Rattus norvegicus* és *R. rattus*) esetén és az üregi nyúlnál (*Oryctolagus cuniculus*) (3.1. táblázat). A vándorpatkány és az üregi nyúl világszerte gyakori és széles körben elterjedt fajok, és számos régióban dinamikusan terjedő invazív fajként vannak jelen (Bobadilla et al. 2020, Duron et al. 2017, Riofrío-Lazo & Páez-Rosas 2015, Shiels 2011). A magok predálása mellett számos kismagvú növényfaj magja sértetlenül átjut az emésztőrendszerükön. Például a patkányok esetén az endozoochória által terjesztett magok átmérője elérheti a 1,5 millimétert (Shiels 2011), míg az üregi nyúl esetén az 5 millimétert (Mancilla-Leytón et al. 2013, Perea et al. 2013).

Számos kistetű növényevő faj (pl. *Akodon torques*, *Calomys sorellus*, *Microroryzomys minutus*, *Oligoryzomys andinus*, *Thomasomys kalinowskii*, *T. oreas*, *T. aureus*, *Oryctolagus cuniculus*) ürülékében találtak ép, csíráképes magokat (Castro et al. 2008, Sahley et al. 2016). Ennek ellenére Fischer & Türke (2016) felhívja rá a figyelmet, hogy egyes pocok fajok (*Microtus arvalis*, *Myodes glareolus*) esetén, még az ürülékben talált ép magok sem közvetlen bizonyítékai a magterjesztésnek, hiszen vizsgálatukban azok nem csíráztak. Fontos azonban kiemelni, hogy ez utóbbi vizsgálatban nagyon kis mintaszámmal (n=5) dolgoztak.

Az elfogyasztott magok különböző hatásoknak vannak kitéve az állatok emésztőrendszerében, amely befolyásolja a magok terjedését és a csíráképeséget (Campos et al. 2020, Cosyns et al. 2005, Mancilla-Leytón et

al. 2013). Több taxon esetén bizonyított, hogy kapcsolat van az alapanyagcsere sebessége és a retenciós idő között. Vagyis, a lassú alapanyagcserével rendelkező fajoknak általában hosszabb a retenciós idejük. Ha a magok hosszabb ideig tartózkodnak az emésztőrendszerben, jobban ki vannak téve a különböző fizikai és kémiai hatásoknak, amely jelentősen befolyásolhatja a szkarifikáció mértékét, ezáltal a megemésztett magok élet- és csíráképségét (Campos et al. 2020, Cosyns et al. 2005, Varela & Bucher 2006, Van Leeuwen et al. 2016, Peinetti et al. 1993). A kistestű növényevők – a nagytestű növényevőkhöz képest – jelentősen nagy változatosságot mutatnak az alapanyagcseréjük sebességében, az extrém gyorstól (aranyhörcsög *Mesocricetus auratus*) az egészen lassúig (néhány sivatagi rágsáló faj, pl. a Tristram-versenyegér *Meriones tristrami*; Careau et al. 2009, Clarke et al. 2010). Vagyis, az eltérő alapanyagcsere sebességgel rendelkező kistestű növényevő fajok különbözőképpen befolyásolhatják az azonos növényfajok magjainak csíráképségét. Mivel egyetlen cikket sem találtunk, amely a kistestű növényevők alapanyagcsere sebességének függvényében vizsgálta volna az állatok ürülékében az életképes, majd a kicsírázott magok arányát, a jövőben ezt az aspektust is érdemes lenne figyelembe venni a magterjedés vizsgálatok során.

Riofrío-Lazo & Páez-Rosas (2015) és Sahley et al. (2015, 2016) szintén kiemeli a kistestű növényevők, mint potenciális endozoochór magterjesztők szerepét, és javasolják, hogy a jövőben több figyelmet fordítsanak erre a csoportra. Az ürülék jellemzői (tápanyag és nedvesség tartalom, esetleges káros vegyületek) és az abban jelenlévő magok száma és denzitása szintén fontos tényezők, mivel befolyásolják a magok túlélését és csírázását (Traveset et al. 2007), ennek ellenére nem találtunk olyan tanulmányt, amely ezt vizsgálta.

### *Epizoochória*

Az epizoochória, vagyis a magoknak az állatok kültakaróján (pl. szőrzet, pata, csőr) történő terjedése széles körben hatékony és hosszútávú magterjedési módként ismert (Manzano & Malo 2006, Nathan 2006). A terjedés hatékonyságának növelésére a növények számos képletet fejlesztettek ki, melyek segítségével sikeresebben ragadhatnak a terjesztő vektorhoz (van der Pijl 1969, Poschlod & WallisDeVries 2002). Az epizoochóriával terjedő magok nem tartalmaznak jelentős mennyiségű tápanyagot, amely attraktívá

tehetné őket, tehát az állatok általában akaratlanul és véletlenül terjesztik őket. A magok tapadásának sikerességét számos tényező befolyásolja, pl. a csapadék, a növényzet szerkezete, a szőrzet tulajdonságai, a vedlés és a tisztálkodás (Cousens et al. 2010, Couvreur et al. 2004, Sorensen 1986, Will & Tackenberg 2008).

Számos kutatás foglalkozott eddig a gerincesek általi epizoochóriával, ezen belül főként a nagytestű növényevőkkel (Couvreur et al. 2004, Schulze et al. 2014). Emellett más csoportokat, pl. a rókákat (Hovstad et al. 2009) vagy egyes madárfajokat (Costa et al. 2014) is többször említ az irodalom. A kistestű növényevők viszont ebből a szempontból alig kaptak figyelmet (3.1. táblázat), pedig számos alacsony növésű, ragadós magvú lágyszárú növény van jelen a talajközelen, melyet általában nagy számban népesítenek be a különböző kistestű növényevők (Sorensen 1986). Tehát a kistestű növényevők által, epizoochóriával történő magterjesztés valószínűleg sokkal elterjedtebb és általánosabb jelenség, mint azt az eddigi kutatások bizonyították. Így például, egyes nyúl-fajok (*Lepus capensis*, *Sylvilagus floridanus*) nagyon hatékonyan terjeszthetik a bundájukba ragadt magokat, mivel élőhelyükön elterjedtek, és kis testméretük miatt szinte minden mikroélőhelyet érintenek a talajközelen (Agnew & Flux 1970, Couvreur et al. 2008).

A rágcsálók epizoochória általi magterjesztéséről csupán egyetlen tanulmányt találtunk, eszerint viszont a sárganyakú erdei egerek (*Apodemus flavicollis*) meglepően hatékony magterjesztők lehetnek. A kisméretű magokat általában sokkal hatékonyabban terjesztették, mint a nagyokat, de a függelékekkel rendelkező nagyobb magok is jelentős ideig a bundájukon maradtak. A potenciálisan elérhető maximális terjesztési távolság 26 méter volt, egyes magok majdnem tíz percig maradtak az állatok bundáján (Kiviniemi & Telenius 1998). Ezek alapján a kistestű növényevők főként a magok lokális terjedését segítik elő, egy néhány tíz méteres sugarú körön belül. Ez biztosíthatja, hogy a terjesztett magok ugyanazon az élőhelyen belül maradjanak, mint ahol az állat összegyűjtötte őket, így az új hely is valószínűleg alkalmas lesz a magok megtelepedéséhez. Tehát kis mozgáskörzetük révén, a rövid szőrzettel és kis testmérettel rendelkező kistestű növényevők hatékonyak lehetnek a kis magok rövidtávú, epizoochóriával történő terjedésében. Ezek ellenére fontos lenne a téma további kutatása és mélyebb megismerése, más fajokat is bevonva a vizsgálatokba.

**3.1. táblázat.** A cikkek száma és megoszlása a vizsgált tevékenység, az élőhelytípus, a legtöbbet vizsgált állat taxon, a vizsgálat helyszíne (kontinens) és a kísérleti elrendezés szerint csoportosítva.

		<b>Cikkek száma</b>	<b>Összes cikk %-a</b>
<b>Összes cikk</b>		<b>583</b>	<b>100</b>
Tevékenység	epizoochória	5	0,86
	endozoochória	51	8,75
	szünzoochória (mag elmozdítása és szünzoochória; esély a magterjedésre)	402	68,95
	mag megtalálása/predációja/visszatalálása, csíranövények fogyasztása (nincs magterjesztés)	81	13,89
	mikroélőhely létrehozása (járatkészítés és herbivória)	50	8,58
Élőhelytípus	fás élőhelyek	441	75,64
	nyílt élőhelyek	91	15,61
	laboratóriumi kísérlet	27	4,63
	több típus egyszerre	24	4,12
Legtöbbet vizsgált állat taxon	<i>Sciurus</i> spp.	79	13,55
	<i>Tamias</i> spp.	112	19,21
	<i>Dipodomys</i> spp.	50	8,58
	<i>Peromyscus</i> spp.	61	10,46
	<i>Apodemus</i> spp.	136	23,33
	<i>Rattus</i> spp.	45	7,72
	<i>Niviventer</i> spp.	57	9,78
	<i>Dasyprocta</i> spp.	43	7,38
	<i>Oryctolagus</i> sp.	36	6,17

		<b>Cikkek száma</b>	<b>Összes cikk %-a</b>
Kontinens	Afrika	25	4,29
	Ázsia	183	31,39
	Ausztrália	13	2,23
	Európa	96	16,47
	Észak-Amerika	164	28,13
	Közép- és Dél-Amerika	102	17,50
Kísérleti elrendezés a magelmozdítást, magpredációt vagy szünzoochóriát vizsgáló cikkek esetén	Több növényfaj – több állatfaj	115	19,73
	Több növényfaj – egy állatfaj	71	12,18
	Egy növényfaj – több állatfaj	143	24,53
	Egy növényfaj – egy állatfaj	93	15,95

### *Szünzoochória*

A raktárakat készítő állatok tevékenysége általi magterjesztést szünzoochóriának nevezzük. A jelenség akkor fordul elő, amikor az állatok táplálék raktárakat készítenek a szűkös időszakokra, de elfeledkeznek néhányról, így az azokban elrejtett magok túlélhetnek (Vander Wall 1990). A magok kezelése és az állatok viselkedése nagyon változó lehet, mivel a raktárak elkészítéséhez sok különálló lépés vezet, melyeket számos, egymással kölcsönható tényező befolyásol. Ilyen tényező lehet az állat motivációja a táplálék megszerzésére, a táplálék minősége, a másodlagos anyagcseretermékek emésztésének a költsége, a táplálék elfogyasztására vagy raktározására fordított kezelési idő, az elmulasztott táplálékszerzési lehetőségek költsége, anyagcsere költségek, a táplálék romlandósága, a raktárak kifosztásának lehetősége és a predációs veszély (Lichti et al. 2017). A raktárkészítő állat magterjesztő hatékonyságát és a magok végleges sorsát tehát ezeknek a tényezőknek a kölcsönhatása határozza meg (Schupp et al. 2010). Ezek révén a magok és a kistestű növényevők közötti kölcsönhatások nem kizárólag pozitívak (magterjesztés) vagy negatívak (magok predációja), hanem valahol egy mutualizmus-antagonizmus kontinuumon helyezkednek el, vagyis a raktárkészítő állatokat kondicionális mutualistáknak tekinthetjük (Gómez et al. 2019, Theimer 2005). Zwolak & Crone (2012) szerint a kölcsönhatások

végkimenetele enyhén a mutualizmus felé tolódik el, de nagyban függ a kontextustól.

A raktárkészítés a rágcsálókra és a nyúlalakúakra jellemző tevékenység. Két fő típusa van: az „elszórt raktárak” (scatter-hoarding) és az „éléskamrák” (larder-hoarding) létrehozása. Az elszórva raktározó fajok sok sekély raktárt hoznak létre, melyekbe csak egy-egy vagy maximum pár magot rejtenek és néhány milliméteres-centiméteres földréteggel vagy egyszerűen csak avarral fedik be (Vander Wall 1990). Az így raktározott magok olyan környezetbe kerülnek, mely alkalmas lehet a csírázásra, habár a raktárak jelentős mértékben ki vannak téve a kifosztásnak (Perea et al. 2016). Az éléskamrát készítő állatok inkább csak egy nagyobb raktárt hoznak létre, mely a magok forrásától távolabb található, általában üregekben, mint a mély (több tíz cm) földalatti járatok vagy fák odvai. Mivel ezek az üregek nem biztosítanak alkalmas környezetet a magok csírázásához és a növények megtelepedéséhez, az éléskamra készítés önmagában nem tekinthető sikeres magterjesztési módnak (Benvenuti et al. 2001, Vander Wall et al. 2005b).

A raktárkészítésnek egy kevésbé megszokott módja, mely pl. a pocoknyúl fajoknál (*Ochtonota* spp.) fordul elő, amikor a raktár hatalmas méreteket ölt, de nem feltétlenül van földréteggel vagy bármi mással befedve. A pocoknyulak nagyméretű növényraktárakat építenek (melyeket „szénakazalnak” neveznek) a hegyi füves élőhelyeiken (Broadbrooks 1965). Ezek a kazalok elérhetik akár a 6000 grammos tömeget (Millar & Zwickel 1972). Az idő múlásával a lebomló kazlak helyén tápanyagdús foltok jönnek létre, ennek révén a pocoknyulak lokálisan megnövelik a növények számára a tápanyagok elérhetőségét (Aho et al. 1998). Ez a fajta „szénaszállítás” hatékony eszköze lehetne a magterjesztésnek is, miközben alkalmas mikroélőhelyet biztosít a terjesztett magok csírázásához. Egy másik faj, a güzüegér (*Mus spicilegus*) ősszel halmokat készít, melyben magokat raktároz el. E halmok egyenként akár több mint tíz kilogramm magot is tartalmazhatnak, melyeket vékony földréteg borít; eddig több, mint 84 növényfaj magját mutatták ki ezekből (Sokolov et al. 1998). Az elraktározott növényi anyag nem kizárólag táplálékként szolgál, hanem fontos hőszigetelő szerepe is van, mely megnöveli annak az esélyét, hogy a magok túléljenek a következő tavaszig (Szenczi et al. 2012). Csupán közvetett bizonyítékok állnak arról rendelkezésünkre, hogy ezek a tevékenységek is szerepet játszhatnak a magok terjedésében (pl. a halmok magtartalma), viszont mivel a raktárakat készítő kistestű növényevők

széles körben elterjedtek, számos ökoszisztémában lehet jelentős szerepük (Coroiu et al. 2018).

A fenti példák jól mutatják, hogy még mindig számos kérdés merül fel a raktározó viselkedés megterjesztésben betöltött szerepe kapcsán. Annak ellenére, hogy e tevékenység a leginkább kutatott kistestű növényevők általi magterjesztési mód, sok vizsgálatban csak a magok elmozdítására vagy elraktározására fókuszálnak, anélkül, hogy foglalkoznának a magok végleges sorsával, beleértve a csírázást és megtelepedést és a vizsgált állatfaj szerepének kvantitatív becslését (Aliyu et al. 2014, Morán-López et al. 2015). A megfelelő magkövetési módszer kiválasztása lehetővé teszi, hogy a folyamatot a végső szakaszig kövessük (végződjön az a mag predálásával vagy a növény megtelepedésével), megbecsüljük a költségeket és a hasznot, így egy sokkal teljesebb képet alkothassunk a kistestű növényevők általi magterjesztés hatékonyságáról (lásd még Elwood et al. 2018, Forget & Wenny 2005, Hirsch et al. 2012, Rosin & Poulsen 2017, Yi et al. 2008, Zwolak & Crone 2012).

### *Kaliochória*

A kaliochória az a folyamat, melynek során a magok az állatok által összegyűjtött fészekanyagokkal terjednek (Camacho et al. 2019). Számos kistestű növényevő faj növényi anyagokat használ a fészkéhez (Farkas et al. 2018, Hansell 1993). Gyakran gyűjtenek be és szállítanak akár egész növényeket vagy egyes részeket, hogy abból építsék fel, vagy azzal béleljék ki fészüküket, ezzel biztosítva annak hőszigetelését. A fészek bélése gyakran hosszú, rostos növényi részekből áll (Blom et al. 1996, Farkas et al. 2018). Azáltal, hogy egész növényi részeket használnak, csökken a magok károsodásának esélye és lehetőség nyílik arra, hogy ép magok szállítódjanak. Mivel az üregek általában túl mélyen találhatóak, nem alkalmasak a magok csírázására (Benvenuti et al. 2001). Ennek ellenére a fészeképítési folyamatnak lehet szerepe a magterjesztésben, például az építési fázis alatt és ha a fészekbe került magok epizoochória révén kijutnak az üregből (Kiviniemi & Telenius 1998, Laughlin 2003). Míg a kaliochória szerepéről születtek már publikációk a madarak esetén (Camacho et al. 2019, Dean et al. 1990), a fészeképítési folyamat során történő magterjesztésre nincs közvetlen bizonyíték, ezért további kutatások szükségesek a témában.

### *A kistestű növényevők általi magterjesztés jellemzői*

A kistestű növényevők általi magterjesztés általában a táplálkozási szokásaikkal és napi mozgásukkal hozható kapcsolatba. Amikor tehát a magterjesztésben betöltött szerepüket vizsgáljuk, figyelembe kell vennünk, hogy (i) az évek közötti eltérések és a szezonális (pl. alternatív táplálékforrások elérhetősége, raktárkészítési kényszer) jelentősen befolyásolja a magok elmozdítását és a sorsukat (Feer & Forget 2002). (ii) A nagytestű növényevőkhöz (mint a tatárantilop Európában vagy a gnú Afrikában, Wilcove & Wikelski 2008) vagy számos madárfajhoz (pl. lilealakúak, Lovas-Kiss et al. 2019) képest a kistestű növényevők általában nem vándorolnak hosszútávon, ezért inkább a rövid- és középtávú magterjesztésben van szerepük (Jansen et al. 2012, Santini et al. 2013). Akad azonban kivétel is, mint a lemmingek (*Dicrostonyx* spp., *Lemmus* spp.), melyek nagy számban vándorolnak nagy távolságokat megtéve (Hansson 1999). Egy másik speciális eset a diplozoohória, mikor is egy nagy mozgáskörzetű ragadozó olyan kistestű növényevőt fogyaszt el, amely előtte magokkal volt kapcsolatban (pl. elfogyasztotta őket), így a magok akár nagy távolságokra is eljuthatnak (Hämäläinen et al. 2017). (iii) A kistestű növényevők napi mozgáskörzete szintén kisebb, mint a nagytestű növényevőké vagy a madaraké, általában pár száz és pár tízezer négyzetméter közötti nagyságú, mely terület összefüggésben van az állat testméretével és mozgékonyásával (Bowman et al. 2002, Couvreur et al. 2008, Merceron et al. 2017, Rühle & Hohmann 2004, Santini et al. 2013). Mindezeket számításba véve feltételezhetjük, hogy a kistestű növényevőknek ún. kiegészítő magterjesztő szerepük van, mellyel meghatározzák a magok végleges sorsát (Hämäläinen et al. 2017). Ez azt jelenti, hogy a nagytestű növényevők és madarak inkább a távoli élőhelyfoltok között terjesztenek magokat, hozzájárulva a metapopulációs dinamika fenntartásához. A kistestű növényevők kiegészítik ezt és más magterjedési folyamatokat azzal, hogy (i) az élőhelyen belül, rövidtávon terjesztenek magokat (Schupp et al. 2010), (ii) másodlagosan terjesztik a magokat (elmozdítják a más módon már terjesztett magokat, pl. amiket egy állat elejtett, megevett és kiürített, visszaköpetelt, vagy egyéb módon terjedt elsődlegesen) (Enders & Vander Wall 2012, Freire Filho et al. 2021, Johnson et al. 2003, Vander Wall et al. 2005b). Az eddigi kutatások szerint ez a folyamat segíthet a magoknak, hogy elkerüljenek azokról a mikroélőhelyekről, amelyek alkalmatlanok a csírázáshoz és a növény

megtelepedéséhez (Enders & Vander Wall 2012, Hämäläinen et al. 2017, Vander Wall et al. 2005b). Emellett a már terjesztett magok predációja is ismert (Bradford & Westcott 2010, Velez et al. 2016), mely magával vonja, hogy a másodlagos magterjesztők és predátorok, mint a kistestű növényevők szerepét sokkal nagyobb hangsúllyal kell kezelni a magterjedést vizsgáló kutatásokban.

### **3.5.2 A környezeti tényezők és a biotikus interakciók hatása**

A különböző abiotikus és biotikus tényezők (pl. tűzrendszerek, klíma, fajok közötti és fajon belüli interakciók) jelentős hatással lehetnek a magok és a gyümölcsök morfológiájára, meghatározzák a kapcsolatot, melyben a növények koevolválódnak terjesztőikkel és befolyásolják az állatok döntéseit (Beck & Vander Wall 2010, Hollander & Vander Wall 2009, Rusch et al. 2014). A magok jellemzőinek hatását a kistestű növényevők preferenciáira tovább módosítják a különböző környezeti tényezők. Lichti et al. (2017) tanulmányukban raktárakat készítő rágcsálókkal foglalkozó cikkek eredményeit dolgozták fel. Ezek alapján azonosítottak számos változót, melyek befolyásolják az állatok döntését, vagyis kontextus-függővé teszik a magterjesztési folyamatot. Céljuk ezáltal az volt, hogy létrehozhassanak egy átfogó mechanisztikus mag-sors modellt, amely prediktálja a magok mozgását és túlélését. Az alábbiakban azokkal a tényezőkkel foglalkozunk, melyeket Lichti et al. (2017) nem tárgyalt részletesen.

#### *Talaj tulajdonságok*

A talaj tulajdonságainak figyelemreméltó hatása lehet a magterjedési folyamatokra. A rágcsálók nagyon jó térbeli memóriával rendelkeznek és vizuális jeleket használnak a magok visszatalálásakor. Viszont, a raktárakat készítő madarakkal ellentétben kiváló szaglásukat is használják, hogy megtalálják az elásott magokat, mellyel növelik hatékonyságukat. Száraz körülmények között azonban a szaglás kevésbé hatékonyan működik (Vander Wall & Jenkins 2011), mint amikor a talaj nedvességtartalma nagy (Downs & Vander Wall 2009). A szaglásuk szintén kevésbé hatékony olyan leégett területeken, ahol hamu van jelen (Briggs & Vander Wall 2004). Mivel a "naív egyedek" és a "tolvajok", mint pl. a fiatal állatok csak a szaglásukat használják a magok megtalálására (kivéve, ha éppen látják, ahogyan egy másik egyed raktárt készít), a talaj nedvességtartalmának változásai időszakosan képtelenné tehetik őket a más egyedek által létrehozott raktárak megtalálására,

ami révén csökken a raktárak kifosztásának az esélye is (Briggs & Vander Wall 2004, Ribeiro & Vieira 2016). Egyes növényfajok magjai úgy fejlődtek, hogy szag alapján kevésbé legyenek észlelhetők, amely csökkenti az esélyt, hogy a raktárakat felfedezzék (Longland & Dimitri 2018, Vander Wall 2010). Ezáltal, ezeket a magokat, ha egyszer már elásták, nagyon kevés eséllyel találják vissza. A talaj típusa és struktúrája gyakran befolyásolja a raktár mélységét. A rágcsálók sekélyebb üregeket ásanak, ha a talaj nagyon tömör, és ha lehetséges, kerülnek is az ilyen közeget és másikat keresnek helyette (Vander Wall 1993).

### *Élőhelyszerkezet*

Az élőhely szerkezete nagyon fontos tényező, mely meghatározza a magterjesztés milyenségét (Hulme 1994, Miguel et al. 2017). A mag elmozdítása gyakran függ a biztonságos mikroélőhelyek (pl. bokrok) elérhetőségétől és térbeli eloszlásától, melyek védelmet nyújtanak a mag kezelése közben (Sun & Zhang 2013). A közönséges erdeieger (*Apodemus sylvaticus*) esetén azt figyelték meg, hogy fedezékben sokkal kifinomultabban választott magot. A biztonságos mikroélőhely miatt inkább a növény faji hovatartozása, mint a mag mérete határozta meg, hogy melyik magot választotta, tehát a választás kockázat-függő volt (Perea et al. 2011a). A biztonságos mikroélőhelyeken azt is megfigyelték, hogy az állatok több magot visznek el és nagyobb raktárakat készítenek, viszont a magterjesztés rövidebb távú és nagy a raktárak visszatalálásának az esélye (Perea et al. 2011b, Ribeiro és Vieira 2016, Rusch et al. 2014). Ezzel szemben a nyílt élőhelyeken vagy a növényzet nyiladékaiban, a magok elmozdítása sokkal kevésbé valószínű vagy gyorsabban történik, kifinomult válogatás nélkül, mivel a magterjesztő egyed könnyen egy ragadozó prédájává válhat (Gallego et al. 2017, Morán-López et al. 2018, Seiwa et al. 2002). Mivel e veszély csökkenti a raktárak kifosztásának esélyét a nyiladékokban, a legértékesebb magokat előszeretettel raktározzák el ezeken a helyeken, amely elősegíti a természetes megújulást, mivel a növekvő csíranövénynek kevésbé kell versengenie (Muñoz & Bonal 2011, Perea et al. 2011b, Seiwa et al. 2002). Lichti et al. (2020) rámutatott, hogy ez az elkerülő mechanizmus a rágcsálók részéről irányíthatja a magok jellemzőinek evolúcióját. A fényigényes növények több energiát fektetnek a terjesztőik számára értékes (nagyobb vagy tápanyagdúsabb) magok előállításába, így ezek a magok kevésbé árnyékolt helyen kerülhetnek egy raktárba.

### *Biotikus interakciók*

Más állatok jelenléte és gyakorisága, vagyis az intra- és interspecifikus interakciók szintén befolyásolják a magok kezelésének módját. A fajtársak általi fosztogatás arra kényszeríti a kistestű növényevőket, hogy elkerülő műveleteket végezzenek, megváltoztatva ezzel a magterjedés mintázatát, amely pozitív, de negatív következményekkel is járhat a növény megtelepedése szempontjából (Lichti et al. 2020). Erdei élőhelyeken egyes patások (pl. vaddisznók – *Sus scrofa* és gímszarvasok – *Cervus elaphus*) szintén versengenek a kistestű növényevőkkel a magokért, tehát jelenlétük megváltoztathatja a raktározási mintázatot és serkentheti a magok elhordását, raktározását és visszatalálását, mely megnöveli a raktárak kifosztásának esélyét is (Muñoz & Bonal 2007). A fajtársak fokozott jelenléte és a kifosztás kockázata miatt ilyenkor a raktárak elszórtabban helyezkednek el (Puerta-Piñero et al. 2010) és a kistestű növényevők elkerülik a bokrokat (biztonságos helyek) a raktározáskor (Muñoz & Bonal 2007). A magok rövidtávú visszatalálási aránya majdnem tizenötszöröse volt azokon a helyeken, ahol a patások jelen voltak, itt csupán az elraktározott magok 1,4%-át nem találták vissza, miközben patások jelenléte nélkül ez az érték elérte a 19,9%-ot (Muñoz & Bonal 2007). Táplálkozásakor az egerek inkább az élelem felhalmozására koncentráltak az elővigyázatos viselkedés kárára (Gallego et al. 2017). Mindezeket befolyásolva, a magokért versengő patások megváltoztathatják a kistestű növényevők magterjesztő potenciálját.

Az indirekt interakciók, például mikor több ízletes növényfaj együttes előfordulása befolyásolja az állatok viselkedését, kontextus-függő magterjedéshez vezetnek. A szimpatikus növényfajok elősegíthetik vagy gátolhatják más fajok magjainak elmozdítását és megtelepedését azzal, hogy jelenlétükben egyes fajok magjai kívánatosabbá válnak a másikénál. Például, a keleti fehér tölgy (*Quercus aliena*, közepes méretű makkal) jelenlétében a paráskérgű tölgy (*Q. variabilis*, nagyméretű makkal) makkjait nagyobb arányban raktározták el a csinos tarkamókusok (*Callosciurus erythraeus*), miközben a serrata tölgy (*Q. serrata* var. *brevipetiolata*, kisméretű makkal) makkjainak elmozdítása lecsökkent. Ezáltal a közepes méretű makkot termelő tölgyfaj közvetett módon elősegítette a nagy makkot termelő tölgyfaj csíranövényeinek megtelepedését, de gátolta a kisméretű makkot termelő tölgyfaj terjedését (Yi & Wang 2015). Továbbá, Xiao et al. (2013) azt találta, hogy a rövid dormanciájú, vagy dormanciával egyáltalán nem rendelkező

magok segítik a hosszú dormanciával rendelkező magok túlélését, mivel a dormáns magok kevésbé vonzóak az azonnali fogyasztás szempontjából, viszont szívesen raktározzák el őket hosszú távra. Egy másik esetben, két különböző fajhoz tartozó makk együttes előfordulása (Henry-gesztenye, *Castanea henryi* és paráskérgű tölgy), melyek egyformán vonzóak a kistestű növényevők számára, megnövekedett terjedési sikert eredményezett mindkét faj számára (Xiao & Zhang 2016). A különböző fajokhoz tartozó magok együttes előfordulása miatt kialakult interakciók eredménye megváltoztathatja a nagy mennyiségben történő magtermelés mintázatát: a különböző fajok egyidejű, nagy mennyiségű magtermelése megnövelheti a terjedés hatékonyságát, amely hosszú távon befolyásolhatja a szinkronitást vagy aszinkronitást egyes szimpatrikus fajok között (Lichti et al. 2014, Yang et al. 2020).

### **3.5.3 Antropogén tényezők**

Globális szinten számos ökoszisztémában következik be gyors és nagyarányú pusztulás és átalakulás, amelyek felerősítve a klímaváltozás okozta hatásokkal, az egyik legnagyobb fenyegetést jelentik a biodiverzításra (Segan et al. 2016). Az emberi tevékenységek egyaránt veszélyeztetik a féltermészetes élőhelyeket és a magterjesztő közösségeket és így megváltozott magterjedési mintázatokat eredményezhetnek.

#### *Élőhelyvesztés és degradáció*

Fentebb kiemeltük az élőhely szerkezetének fontosságát a kistestű növényevők általi magterjesztés kapcsán. Erdőirtás után, az állatok sokkal kitettebbé válnak a ragadozóknak a fennmaradó erdőfoltokban, amely kevesebb mozgáshoz és így a magterjesztő szolgáltatás romlásához vezet (Morán-López et al. 2015, 2018). A kínai fehérhasú patkányok (*Niviventer confucianus*) alig mozogtak át az utakon és a fragmentált foltokban maradtak, így fragmentáció akadályozta a hosszabb távú magterjesztést (Niu et al. 2018). Ehhez hasonlóan, Chen et al. (2019) azt találta, hogy a magok többségét az utak mentén raktározták el az állatok és a legtöbb felnőtt faegyed kora megfelelt az út korának, jelezve, hogy az út áthatolhatatlan akadályt jelentett a magok mozgása során. Így az utak miatt nem csak a magterjesztés távolsága csökkent, hanem egyfajta váltás volt megfigyelhető az elszórva raktározásról az éléskamrákra, ezzel csökkentve a rágcsálók által fenntartott magterjesztés hatékonyságát és megszakítva a

megújulás dinamikáját, amely nélkülözhetetlen folyamat az erdei ökoszisztémák diverzitásának fenntartásához.

Az élőhelyek fragmentációja jelentősen megváltoztathatja az interakciókat a magok és a kistestű növényevők között, mivel mind a növények, mind az állatok fragmentációra és a fennmaradt élőhely méretére adott válaszai különbözhetnek (Lai et al. 2014, Theimer 2005, Zhang et al. 2016). A két véglet, amikor az erős magpredáció gátolja a növények sikeres megtelepedését az erdőfragmentekben (Yang & Yi 2011) és amikor a magok elmozdítása teljesen megszűnik (Galetti et al. 2006). Egy másik lehetséges végkifejlet, hogy a magok eredeti elmozdítási rátája megmarad, de az nem vezet sikeres magterjedéshez a résztvevő állatfaj eltérő magkezelési viselkedése miatt (Goheen & Swihart 2003). A legvalószínűbb forgatókönyv, hogy a kisebb fragmentekben az elmozdított magok aránya hasonló marad, vagy megnő, de a magok predációja intenzív lesz, így az elraktározott magok aránya lecsökken. Ezekhez a változásokhoz társul még az élőhelyfragmentumon belül jelentősen lecsökkent terjesztési távolság, amellyel az állatok a rájuk nehezedő predációs veszélyt próbálják csökkenteni (Aliyu et al. 2014, Jorge & Howe 2009, Morán-López et al. 2015, Yang & Yi 2011). A fragmentált élőhelyeken az állatok sokkal válogatósabbá válnak, hogy biztosan a legértékesebb táplálékokat gyűjtsék össze adott idő alatt (Morán-López et al. 2018). Továbbá, mivel az állatok egyedeinek személyisége is befolyásolja a mag kezelését, bárminemű élőhely-átalakítás, mely megváltoztatja a személyiségek eloszlását a populációban, tovább befolyásolhatja a magterjedést (Brehm et al. 2019). Néhány növényfajnál adaptív válaszok figyelhetők meg a fragmentáció kapcsán, melyek szintén befolyásolhatják az interakciókat. Költségesebb, tehát több vagy nagyobb mag termelése olyan adaptív stratégia lehet, amellyel a növények mérsékelhetik a magok nagyobb arányú elmozdítása okozta negatív hatásokat a fragmentált élőhelyeken (Andreazzi et al. 2012, Morán-López et al. 2018).

A különböző élőhelyhasználati és kezelési módok és a hozzájuk köthető zavarások jelentősen befolyásolhatják a kistestű növényevők populációit és az általuk biztosított magterjesztést is. A szelektív fakitermelés és a szálalás csökkenti a kistestű növényevők számát és diverzitását, miközben jelentősen megnöveli a magok predációjának rátáját. A predációs veszély megnövekedése csökkenti a sikeres magterjesztés esélyét és a terjesztési távolságot akár meg is felezheti (Gutiérrez-Granados 2011, Yu et al. 2017, Zhang et al. 2016). Az

élőhely regenerációját követően azonban a magterjesztési folyamatok is helyreállhatnak, öt évvel a kis intenzitású fakitermelés (150 szál/ha) után, a terjedési távolság ( $4,44 \pm 0,36$  m) majdnem elérte a zavartalan erdőrészekben mért terjedési távolságot ( $5,75 \pm 0,41$  m) (Yu et al. 2017). Az izolált élőhelyfoltokban a kistestű növényevők kis mozgáskörzete hasznos lehet a terjesztett élőhelyspecialista növényfajok számára, mivel az állatok valószínűleg az adott alkalmas élőhelytípuson belül terjesztik a magokat és nem viszik át őket a szomszédos, számukra kedvezőtlen környezetbe (Deák et al. 2018, Nathan 2006). A gyepkezelési módszerek, mint a legeltetés és a kaszálás segítenek fenntartani az élőhely heterogenitását a biomassza eltávolítás és taposás révén (Poschlod & WallisDeVries 2002), amely nélkülözhetetlen a kistestű növényevők számára. Miguel et al. (2017) és Zhang et al. (2009) szerint a legeltetés kedvezően hat a magterjesztésre mint ökoszisztéma szolgáltatásra. A rágcsálók által történő magelmozdítás és raktározás mértéke nőtt és a legeltetett területeken koncentráltabbá vált a nem legeltetett területekhez képest. Habár a kaszálás is gyakran alkalmazott kezelési mód, a kistestű növényevők nyújtotta magterjesztő szolgáltatásra gyakorolt hatásáról nem találtunk vizsgálatokat.

### *Idegenhonos fajok*

Az idegenhonos növényfajok jelenléte megváltoztathatja az őshonos fajok magjainak elmozdítási, terjesztési és megtelepedési rátáját (Sommers & Chesson 2016). A nemesített közönséges diófa (*Juglans regia*) magjait előnyben részesítették raktározáskor a vad mandzsúriai dió (*J. mandshurica*) magjaival szemben. Ellenben, a terjedésbeli előny később kiegyenlítődött, mivel az állatok magas arányban visszatalálták a mandzsúriai dió magokat (Zhang et al. 2017). Egy másik esetben, a kistestű növényevők ugyan előnyben részesítették az őshonos amerikai gesztenyét (*Castanea dentata*) a hibrid gesztenyével (*Castanea dentata* × *C. mollissima*) szemben, de több energiát fektettek a hibrid gesztenye kezelésébe, mivel messzebbre elhordták magjait és elásták azokat (Blythe et al. 2015). Ezek alapján a behurcolt és nemesített növényfajok „attraktívabb” magjai képesek megváltoztatni az állatok preferenciáját, megosztják figyelmüket és energiabefektetésüket, amely csökkentheti az őshonos fajok terjedési rátáját.

Európai tölgyerdőkben egyes kistestű növényevők (közönséges erdeiegér, közönséges mókus (*Sciurus vulgaris*) és patkányok (*Rattus* spp.)) elhordták

mind az őshonos tölgyfajok (*Quercus* spp.) makkjait, mind az idegenhonos vörös tölgy (*Quercus rubra*) makkjait (Bieberich 2016, Merceron et al. 2017). A preferencia hiánya azt sugallja, hogy az állatok elősegíthetik az idegenhonos faj terjedését ebben az erdei ökoszisztémában. Ezzel szemben Bogdziewicz et al. (2019) azt találta, hogy két tölgyfaj, az őshonos kocsánytalan tölgy (*Q. petraea*) és a tájidegen vörös tölgy együttes előfordulása esetén az erdeiegér fajok (*Apodemus* spp.) inkább az őshonos faj makkjait raktározta el. Így ebben az esetben az erdeiegerek inkább gátolták, mint elősegítették a vörös tölgy terjedését az európai erdei ökoszisztémákban. Az ellentmondó eredményeket magyarázhatják a tanulmányozott magterjesztő állatcsoportok közötti különbségek, mivel a magok iránti preferencia és kezelésük jelentősen eltérő lehet a fajok között (Lichti et al. 2017). A növényevők különböző mértékben képesek megbirkózni a terjesztett magokban jelen lévő másodlagos anyagcseretermékekkel (Onodera et al. 2017) és a magok egyéb jellemzőivel (pl. magméret, Shimada et al. 2015), amelyek befolyásolhatják a kölcsönhatások kimenetelét. Továbbá, az őshonos és tájidegen tölgyfajok aránya is befolyásolhatja, hogy makkjaikat milyen arányban rejtik el az állatok. Például, ha a vörös tölgy dominánssá válik egy élőhelyen, makkjainak nagy arányú jelenléte tovább gyorsíthatja terjedését, mivel az őshonos faj makkjaival kisebb eséllyel találkozhatnak az állatok (Bogdziewicz et al. 2019).

Az idegenhonos kistestű növényevők terjedése szintén jelentősen megváltoztathatja a magok elmozdításának rátáját, a magok elérhetőségét és a magok és csíranövények túlélését is (Riofrío-Lazo & Páez-Rosas 2015, Rumeu et al. 2011, Shiels & Drake 2015). A patkányok például, amelyek világszinten egyre inkább elterjedtek, őshonos fajok magjait is terjeszthetik endozoochória révén. Bár előfordulhat, hogy a patkányok kevésbé hatékony magterjesztők, mint az őshonos gyümölcssevő fajok, melyek egyes növényfajok terjesztésére specializálódtak. Duron et al. (2017) eredményei szerint a patkányok több magot pusztítottak el a rágás során és nem szkarifikálták a magokat, ami alacsonyabb csírázási arányt és elnyújtott csírázást eredményezett a túlélő magoknál, hasonlóan a nem kezelt magokhoz (ld. Endozoochória alfejezet). Ugyanígy a behurcolt üregi nyúl tönkre teheti a magterjedési rendszereket a szigetek ökoszisztémáiban, mivel az őshonos növények elfogyasztott magjainak nagy százalékát károsítja (Rumeu et al. 2011).

Egy speciális eset, amikor az idegenhonos állat- és növényfaj mutualista kölcsönhatásba lép egymással. Ezt figyelték meg a Franciaországhoz tartozó

mediterrán szigeteken, ahol kristályvirágok (*Carpobrotus* spp.) és patkányok is előfordulnak. A patkányok a növény egyik elsődleges magterjesztői, a tápcsatornájukon áthaladó magok nagyobb arányban csíráznak és a csírázás sebessége is nagyobb, mivel részben megemésztik a kemény maghéjat (Stebbins 1971). A növény ellentételezésképp vízben és tápanyagban gazdag táplálékforrást nyújt a patkányoknak a száraz évszak alatt (Bourgeois et al. 2005). Hasonló kapcsolatot figyeltek meg Argentínában üregi nyulak és rózsafajok (*Rosa rubiginosa* és *R. canina*) között. A nyulak emésztőrendszerén történő áthaladás nem csökkenti a rózsamagok életképességét. Miközben a termések eleségül szolgáltak a nyulaknak, a nyulak elősegíthetik a magok terjedését, mely felgyorsíthatja minkét résztvevő csoport inváziós folyamatának sebességét (Bobadilla et al. 2020).

### **3.5.4 A kistestű növényevők szerepe a magok terjedésében és a növények megtelepedésében ökológiai és evolúciós szempontból**

#### *A kistestű növényevők hatása a magok megtelepedésére*

A kistestű növényevők számos módon segítik elő a terjesztett magok megtelepedését. Több kutatás bebizonyította, hogy a járatokat készítő rágcsálók és nyúlalakúak befolyásolják a talaj struktúráját és mikrotopográfiáját és ezáltal hatással vannak a növényzet fajösszetételére (Davidson et al. 2012, Gálvez et al. 2008, Wu et al. 2015). A járatásás elősegíti a növények megtelepedését, mivel az avarréteg eltávolítása révén nyílt mikroélőhelyek jönnek létre (Davidson & Lightfoot 2008, Milton et al. 1997, de lásd Gurney et al. 2015). Az ásás megváltoztatja a talaj fizikai szerkezetét, csökkenti a tömörödöttségét. Optimális környezetet teremt a növények számára, mivel tápanyagban gazdag talaj kerül a felszínre (Andersen & MacMahon 1985, Walker et al. 2015). Továbbá, a járatásás során mélyre temetődött magok kerülhetnek a felszínre, melyek így képesek kicsírázni (Valkó et al. 2021). Lovegrove & Jarvis (1986) azt találta, hogy egy földikutya faj (*Spalax ehrenbergi*) a táplálkozása közben elejti a gumók egy részét a járataiban, amelyekből táplálkozik. Az elejtett darabok pedig képesek terjedni a járatrendszerben, mikor az állatok mozgatják a földet.

A raktározás és a talajbolygatások biztonságos helyet nyújthatnak a magoknak, hogy túléljenek bizonyos sztochasztikus eseményeket és meghatározzák számos növényfaj zavarás utáni demográfiáját. Azokban az ökoszisztémákban, ahol a tüzek periodikusan előfordulnak, a magok rendszeresen ki vannak téve

intenzív hőimpulzusoknak, mely egyes őshonos növényfajok számára hátrányos lehet (Scott et al. 2010). Ezeknek a kevésbé hőtoleráns fajoknak a kistestű növényevők által készített raktárak elég mélyek lehetnek, hogy biztonságos helyet nyújtsanak, melyben a magok túlélhetik még a nagyobb tüzeseteket is (Moore & Vander Wall 2015, Rusch et al. 2014). A raktárak gyakran olyan mélységben helyezkednek el, ami már elégséges, hogy a magok elkerüljék a tűz okozta hő sokkot és csírázhatnak a tüzeset után (Moore & Vander Wall 2015). Andersen & MacMahon (1985) eredményei szerint egy vulkánkitörés után a növényfajok diverzitása és borítása nagyobb volt a kistestű növényevők által létrehozott halmokon, mint egyéb felszíneken. A sztochasztikus események okozta környezeti változások így a magterjesztési mechanizmust egy kulcsfontosságú eseménnyé alakítják, mely szükséges bizonyos növényfajok túléléséhez, ezáltal hatással lehetnek a növények életmenetének evolúciójára (Parker 2015).

### *Fajok közötti kapcsolatok*

Jelenlegi tudásunk szerint, mely leírja a kistestű növényevők és magok közötti kölcsönös fenológiai és fiziológiai adaptációkat, a kapcsolatok széles skálájára következtethetünk, a teljesen véletlenszerű interakcióktól egészen a lazább koevolúciós, mutualista kapcsolatokig. A kistestű növényevők egyedi mag preferenciái (pl. tápanyag tartalom), képességei (pl. szaglás) és szükségletei (pl. jóllakottság érzése) aktívan befolyásolják a növények evolúcióját, hogy azok képesek legyenek terjesztőik viselkedését befolyásolni és így megnövelni a sikeres terjedésük esélyét. Vander Wall (2010) négy módot említ, amely elősegítheti a raktározó viselkedést és az elraktározott magok túlélését: (1) attraktív magok termelése, (2) „szagtalan” magok termelése, (3) mennyiségi magtermelés („masting”) és (4) kezelési költségek megnövelése (pl. vastag maghéj vagy másodlagos anyagcseretermékek jelenléte). A kémiai vegyületek jelentős szerepet játszhatnak a magok általános predációs szintjének csökkentésében, viszont nem képesek a vegyületekhez részben vagy teljesen alkalmazkodott kistestű növényevők viselkedését precízen irányítani. Egyes rágcsáló fajok elkerülő mechanizmusokat alkalmaznak, pl. kiköpik a magokat, melyek toxikus reakciókat okoznának (Samuni-Blank et al. 2012), míg mások élettanilag toleránssá váltak és erősebb méregtelenítő mechanizmus figyelhető meg náluk, pl. tannin-kötő nyálfehérjéket választanak ki emésztőrendszerükben (mint a prolin-gazdag fehérjék), hogy megbirkózzanak a tanninnal. A prolin-gazdag fehérjék

hatékonyan csapják ki a tannint, de ennek intenzitása igen eltérő a fajok között. A tanninok bevitele által kiváltott fehérjeszintézist kizárólag a rágcsálóknál igazolták. A fehérjéket számos mindenevő és gyümölcssevő faj kiválasztja, így patkányok, egerek, erdei egerek, hörcsögök és egyes pocok fajok, de a kizárólag zöld növényi részekkel táplálkozó fajok, mint a legtöbb pocok faj, nem (Lichti et al. 2017, Shimada 2006). Az arany tuskésegér (*Acomys russatus*), amely egy toxinokhoz adaptálódott faj, mikrobiális  $\beta$ -glükozidáz szintje ötszörösére nő, amikor aktivált toxinokkal van etetve, szemben más *Acomys* fajokkal (*A. cahirinus*, *A. minous*), amelyeknél csak enyhe növekedés volt tapasztalható (Kohl et al. 2016). A tanninok nem befolyásolják a keleti szürkemókusok emésztőrendszerét, így nincsenek hatással a táplálékpreferenciájukra, de úgy tűnik egyfajta jelzéseként szolgálnak a mag tartósságáról, amely hasznos információ a raktározás szempontjából, ezáltal az állatok elkerülhetik a romlékony magok elraktározását (Hadj-Chikh et al. 1996). Egyes földikutyá fajok anyagcseréje úgy adaptálódott, hogy megbirkózzon a geofita növények olyan kémiai vegyületeivel, amelyek általánosságban toxikusak más emlősök számára; ez kompetitív előnyt nyújt a földikutyák számára (Lovegrove & Jarvis 1986). Onodera et al. (2017) világít rá, hogy a toxinokkal szembeni tolerancia nagyon eltérő lehet még a közel rokon fajok esetén is, és sok tanulmány ezt a képességet nem vette eddig figyelembe. Kiemelik annak a fontosságát, hogy a magok másodlagos anyagcseretermék tartalma és a rágcsáló fajok toleranciája együttesen legyen vizsgálva, ugyanis ezek határozzák meg a magok termelésének mintázatát (pl. mennyiségi magtermelés) és összefüggésben állnak a rágcsálók populációdinamikájával.

Kisebb léptékben, a magterjesztő közösségbeli eltérések regionális különbségekhez is vezethetnek a növényi tulajdonságokban, mint például a japán dió (*Juglans ailanthifolia*) esetében is. A japán mókus (*Sciurus lis*) a nagyobb diókat preferálja, gyakrabban és messzebbre viszi el ezeket, ezzel szemben a japán erdei egér (*Apodemus speciosus*) a kisebb diókat preferálja, ezeket hordja el nagyobb valószínűséggel és nagyobb távolságra (Tamura & Havashi 2008). Ennek eredményeképp, a japán diófák nagyobb diókat termelnek ott, ahol a mókusok a gyakoribbak, és kisebbeket, ahol az egerek fordulnak elő sűrűbben (Tamura & Havashi 2008). Chen & Chen (2011) egy hasonló kutatásban azt találta, hogy azokban a régiókban, ahol gyakori a fenyőszajkó (*Nucifraga caryocatactes*), a fenyőfákon kisebb tobozok

találhatók, melyekben kisebbek a magok és azoknak vékonyabb a maghéja is, míg azokban a régiókban, ahol a fenyőszajkó ritka, a fenyőfákon nagyobb tobozok és azokban nagyobb magok vannak, amely elősegítheti a magok rágcsálók általi elraktározását. A rágcsálók által terjesztett észak-amerikai csikófark (*Ephedra*) fajoknak feltűnő magjaik vannak, melyek attraktívak a raktárakat készítő állatok számára. Ez a magtípus nem figyelhető meg más kontinenseken, valószínűleg a raktárakat készítő rágcsáló fajok kisebb diverzitása miatt (Hollander & Vander Wall 2009).

### *Ökoszisztéma szolgáltatások és károkozások*

A kistestű növényevők szabályozó ökoszisztéma szolgáltatásokat nyújthatnak mezőgazdasági területeken azáltal, hogy nagymennyiségű gyommagvat fogyasztanak. Ez a tevékenységük felülmúlja azt a kárt, melyet az endozoochória általi gyomterjesztés okoz (Fischer & Türke 2016). A csoport ígéretes az élőhelyek spontán helyreállítása szempontjából is (de Almeida et al. 2018), mivel néhány esetben a raktározó rágcsáló fajok elősegíthetik a cél növényfajok terjedését és megtelepedését a regenerálódó élőhelyeken (Longland & Ostoja 2013, Suárez-Esteban et al. 2013, Xiao et al. 2004, Yoshihara et al. 2009). Suárez-Esteban et al. (2013) szerint számos, jó természetességű élőhelyre jellemző őshonos növényfaj terjesztői, mint az üregi nyúl, előnyben részesíti az útszegélyeket táplálkozásukkor. Ezáltal a nyulak hozzájárulhatnak az útszegélyek vegetációjának helyreállításához. Habár ennek az ellenkezőjét is bizonyították már. A terjesztés utáni magpredáció vagy az elvetett célfajok magjainak a kistestű növényevők általi predációja propagulum-limitáltságot eredményezhet, csökkentheti a csírázási arányt és így a megtelepedő növények számát, tehát gátolhatja az élőhely természetes regenerációját vagy a helyreállításra tett erőfeszítéseket (Bricker et al. 2010, Hulme 1994, Maron et al. 2012, Pearson et al. 2019). A növekvő csíranövények vagy fiatal növények fogyasztása hasonlóan negatív hatással van a növényzet fejlődésére (Watts 2010). Hoffmann et al. (1995) és Maron et al. (2012) szerint a magok elfogyasztása pozitívan korrelált azok méretével, viszont a magok sűrűsége nem befolyásolta azok megtalálásának esélyét. Hulme (1994) azonban azt találta, hogy az egyesével elhelyezkedő magokat kevesebb, mint fele olyan gyakran találták meg, mint a csoportosan elhelyezkedő magokat. Ez arra enged következtetni, hogy a „csali” magok (könnyen és gazdaságosan beszerezhető magok, melyeket a kistestű növényevők szívesen fogyasztanak a célfajok magjai helyett) alkalmazása

hatékony technika lehet az élőhely helyreállító program céljainak eléréséhez (Longland & Bateman 1998). A célfajok magjainak másodlagos anyagcseretermékekkel (pl. kapszaicin, ami a chili paprika *Capsicum* spp. aktív hatóanyaga) történő bevonása is jó megoldás lehet (Pearson et al. 2019, Taylor et al. 2020).

### 3.6 Értékelés

Áttekintő tanulmányunk rámutatott, hogy széles körben elterjedt, nagy faj és egyedszámmal jellemezhető, és funkcionálisan is diverz csoportot alkotó kistestű növényevőknek esszenciális szerepük van a magterjesztésben és a növények megtelepedésében világszinten (Chapman & Flux 2008, Gómez et al. 2019). Ezt mutatja az a tény is, hogy a témában publikált cikkek száma növekvő tendenciát mutat. A kistestű növényevők számos módon vesznek részt a magok terjesztésében, ezek között olyan terjesztési módok is előfordulnak, melyek az emlősök között főleg erre a csoportra jellemzők (pl. szünzoochória, kaliochória). A terjedési folyamat számos egyedi lépésből áll, melyek nagyon változatosak lehetnek. A magterjesztés folyamatát olyan tényezők befolyásolják, mint a magok jellemzői, abiotikus környezeti körülmények és biotikus kölcsönhatások (Lichti et al. 2017). Az emberi tevékenységek által előidézett folyamatok, mint az idegenhonos fajok terjedése, helytelen tájhasználat, élőhelyvesztés és degradáció szintén jelentősen befolyásolja a terjedési folyamatokat. Rávilágítottunk, hogy a kistestű növényevők általi magterjesztés több térbeli léptékben történik, beleértve a rövid- (epizoochória) és középtávú (endozoochória, raktározás) terjesztést, bár egyes adatok szerint extrém ritka esetben a hosszútávú magterjedéshez (diplozoochória) is hozzájárulhatnak.

Áttekintő tanulmányunkra alapozva az alábbi fő ismerethiányokat azonosítottuk, amelyekre kiemelt figyelmet kell fordítani a jövőbeni kutatásokban.

#### *A kistestű növényevők általi magterjesztés globális mintázata*

A Glires csoport több mint 2100 kistestű növényevő fajából, mely jelenleg a Földön él, a magterjesztési potenciált mindössze kb. 250 fajnál vizsgálták. A legtöbbet vizsgált nemzetségek közé tartozik az *Sciurus*, *Tamias*, *Dipodomys*, *Peromyscus*, *Apodemus*, *Rattus*, *Niviventer*, *Dasyprocta* és *Oryctolagus* (3.1. táblázat) Vagyis, még mindig távol állunk attól, hogy általános

következtetéseket vonhassunk le az összes kistestű növényevő faj magterjesztő képességéről. Mivel a fajok többségét szőr borítja és legalább részben növényi részekkel táplálkoznak, ami magokat tartalmazhat, feltételezhetjük, hogy többségük legalább alkalomszerűen részt vesz a magterjesztésben epi- vagy endozoochória által. Ennek ellenére, ezeket a magterjesztési módokat nagyon kevés esetben vizsgálták a kistestű növényevők esetében (epizoochória: 4 faj, endozoochória: >30 faj, Godó et al. 2022). Annak érdekében, hogy meghatározzuk az epi- és endozoochória általi magterjesztés jelentőségét, célzott kutatások elvégzése lenne szükséges a fent említett taxonok esetében és azoknál is, melyeket eddig nem kutattak, különös hangsúlyt fektetve a globális léptékben jelentős és elterjedt nemzetségekre.

Saját eredményeink és Gómez et al. (2019) eredményei is rámutatnak arra, hogy számottevő hiányosságok vannak a tudásunkban földrajzi szempontból a kistestű növényevők általi magterjesztéssel kapcsolatban, még a leginkább vizsgált szünzoochória tekintetében is. Ezek a hiányosságok valószínűleg inkább a kutatások hiányának tudhatók be, mintsem az egyes terjedési módok ritkaságának. Az elérhető cikkek aggregált mintázatot mutatnak, főként a fás élőhelyekre koncentrálnak. Az országok szempontjából sem volt egyenlő az eloszlás, Kínában, az USA-ban és Spanyolországban zajlott a vizsgálatok nagy része. A kistestű növényevők magterjesztésben való szerepének globális becsléséhez célzott kutatásokra lenne szükség az eddig lefedetlen régiókból. Ilyen pl. az Afrotrópusi régió és a Palearktisz számos része, amelyek mind a kistestű növényevők diverzitási forró pontjaiként vannak számontartva (Amori & Gippoliti 2001), viszont nagyon kevés tanulmány érhető el innen (3.1. táblázat).

#### *Mutualista és antagonista kapcsolatok a kistestű növényevők és a növények között*

Első lépésként szükséges lenne meghatározni az interakciókban résztvevő kistestű növényevők és a növényfajok között a kapcsoltság mértékét. Ezáltal azonosíthatók lennének azok a tulajdonságok, melyek meghatározzák az endo- és epizoochória általi magterjedési szindrómákat és megbecsülhetők a kapcsolatok a kölcsönhatásban lévő partnerek között. Így az események antagonista, neutralista és mutualista kimenetelének relatív gyakorisága megállapítható lenne és tovább növelhetnénk ismereteinket a kistestű növényevők általi magterjesztés hatékonyságáról. A növények és állatok

közötti koevolúciót tanulmányozva új izgalmas utak nyílhatnak meg, amelyek segítenek abban, hogy megérthessük a növények és állatok közötti azon kölcsönös adaptációkat, melyek elősegítik a növényfajok terjedését.

#### *A kistestű növényevők szerepe a magterjesztésben füves élőhelyeken*

Erős növekvő tendencia figyelhető meg a fás élőhelyek vizsgálatával kapcsolatban, miközben a nyílt élőhelyek, mint a gyepek és az ember által létrehozott ökoszisztémák számos típusa eddig kevésbé vizsgált (3.1. táblázat, Godó et al. 2022) annak ellenére, hogy számos kistestű növényevő faj él bennük, melyek nagy egyedsűrűségben fordulnak elő (Gibb et al. 2020). A nagytestű növényevőkhöz és háziállatokhoz kötődő epizoochória sokat tanulmányozott jelenség a nyílt élőhelyeken (Will & Tackenberg 2008). A növények evolúciós adaptációi, melyek elősegítik a nagytestű növényevők általi, epizoochóriával történő terjedésüket, akár elősegíthetik a kistestű növényevők általi terjedést is. Mivel a gyepekben a talajközelen sűrű, ragadós magokkal rendelkező növényzet található, a kistestű növényevők általi epizoochória jelentős folyamat lehet (Agnew & Flux 1970, Laughlin 2003, Sorensen 1986, Willson et al. 1990); ugyanakkor erre alig van bármilyen bizonyíték. Ráadásul számos rágcsáló faj, mely hatékony szünzoochór magterjesztő és gyakran vizsgált a fás élőhelyeken, mint az erdeiegerék (*Apodemus* spp.), egerek (*Mus* spp.) és pockok (*Microtus* spp.) (Lichti et al. 2017) a fátlan élőhelyeken szintén nagy számban vannak jelen (Aulagnier et al. 2018). Mindezek ellenére a szünzoochóriát vizsgáló kutatások ritkák a nyílt élőhelyeken és gyakran csak a magok elmozdítására és predációjára fókuszálnak anélkül, hogy kiderülne a magok végleges sorsa (pl. Janzen 1982, Murillo et al. 2007, Laborde & Thompson 2009).

#### *A kistestű növényevőkre jellemző magterjesztési típusok*

Az univerzális magterjedési típusokon kívül, mint az epi- és endozoochória, vannak alternatív utak, melyeken a kistestű növényevők magokat terjeszthetnek. Számos rágcsáló faj, különösen a Marmotini nemzetség tagjai jelentős mennyiségű növényi anyagot mozgatnak meg fészeképítés és táplálkozás közben. Ennek ellenére eddig csak nagyon keveset tudunk a fészeképítéshez használt növényi anyagok magtartalmáról és az sem ismert, hogy az elmozdított magoknak van-e esélye csírázni és megtelepedni. A kaliochóriára fókuszáló kutatások egy új és feltehetően fontos magterjedési folyamatot vizsgálnak. Az üreglakó rágcsálók és nyulak számos

ökoszisztémában jelen vannak, melyekben fontos ökoszisztéma mérnökök, tehát tevékenységük nagy területekre van hatással, főként a száraz élőhelyeken (Davidson et al. 2012, Gálvez et al. 2008, Zhao et al. 2020). Az üregek bejárata körüli növényzet gyakran olyan egyedi fajösszetétellel rendelkezik, amely különbözik a környező területek növényzetétől (Valkó et al. 2021). Fontos lenne vizsgálni a kistestű növényevők általi magterjesztés szerepét az üregek feletti növényzet szukcessziójában. Szintén fontos lenne számításba venni a diplozoochóriát, vagyis a kistestű növényevőkkel táplálkozó ragadozók általi másodlagos magterjesztést. Mivel a ritka eseményeknek időnként jelentős szerepe lehet a magterjedésben (Fridriksson 1987, Nathan et al. 2002), a diplozoochória szintén működhet kiegészítő magterjesztési szolgáltatásként, megnövelve a terjedési távolságot és elősegítve az új alkalmas élőhelyekre való betelepülést a fragmentált tájakban (Hämäläinen et al. 2017, Schupp et al. 2010).

*A kistestű növényevők, mint magterjesztő vektorok jelentősége az élőhelyek megőrzésének és helyreállításának szempontjából*

A magterjesztő nagytestű növényevők számának globális csökkenése jelentősen veszélyezteti az ökoszisztémák stabilitását (Farwig & Berens 2012, Ripple et al. 2015). A nagytestű növényevők populációinak eltűnése miatt egyes élőhelyeken más terjesztő vektorok jelentősége felértékelődhet (Burney & Flannery 2005, Godó et al. 2022, Wotton & Kelly 2011). A közelmúltban a nagytestű növényevők egyedszámai jelentősen lecsökkentek a Palearktisz füves élőhelyein. Az orvvadászat miatt a vadon élő legelő vadállatok populációi fogyatkoztak meg, a legeltetett háziállatok mozgása pedig a települések környékére korlátozódott. Ezáltal hatalmas füves területeken szűnt meg az élőhelyekre korábban jellemző legelés (Kamp et al. 2016). Dél-Amerikában a Gran Chaco területén a tájhasználat felgyorsult változása, az élőhelyvesztés és a vadászat egyre súlyosabb mértékben veszélyeztetik a nagytestű növényevők funkcionális diverzitását és a hozzájuk kapcsolódó magterjedési rendszereket, amely megváltoztathatja a szavanna növényzetének fajkompozícióját (Periago et al. 2015). Az ilyen ökoszisztémákban kiemelkedően fontos, hogy megértsük a kistestű növényevők, mint helyettesítő magterjesztő vektorok szerepét, hiszen fajgazdagságuknak és nagy egyedsűrűségüknek köszönhetően képesek lehetnek ellensúlyozni a nagytestű növényevők populációinak csökkenését (lásd még Jansen et al. 2012, Valkó et al. 2021). Néhány tanulmányban már

megemlítették a kistestű növényevők magterjesztő szerepét a degradált élőhelyek helyreállítása kapcsán, miszerint költséghatékonyan segíthetik elő a célfajok terjedését (de Almeida et al. 2018, Longland & Ostojka 2013, Suárez-Esteban et al. 2013), de ez a szerep máig alig ismert. További kutatások szükségesek, hogy választ kaphassunk azokra a kérdésekre, hogy a kistestű növényevők képesek-e elősegíteni a célfajok terjedését, megtelepedését és fennmaradását az élőhely-helyreállítási projekteken. Az ENSZ „Ökoszisztéma Restauráció Évtizede” (UN Decade on Ecosystem Restoration) kiváló lehetőség lenne ezeknek a kutatásoknak a megvalósítására.

## Az értekezés legfőbb eredményei

- Az extenzív legeltetés pozitív hatással van a szikes szárazgyepek fajgazdagságára, mivel ezeken az élőhelyeken a legelés hatására csökken a kompetíció mértéke és a fajok megtelepedésére alkalmas mikroélőhelyek jönnek létre. A nagy sótartalmú talajokon kialakult erősen stresszelt élőhelyeken a fajgazdagság növekedés elsősorban a jó stressztűrő képességű gyepi specialista fajok arányának növekedéséhez köthető, mivel a stresszelt élőhelyen a gyomok kevésbé sikeresen tudnak megtelepedni.
- A legeltetés hatására a fajgazdagság nem változott a vizsgált homoki gyepekben. Ez annak köszönhető, hogy a legeléssel járó biomasszaeltávolításra és taposásra érzékeny homoki gyepi specialisták fajszáma jelentősen csökkent, ugyanakkor a zavarástűrő generalista és gyomfajok száma nőtt. Tehát homoki gyepekben a legelési nyomást körültekintően kell megválasztani, annak érdekében, hogy a gyep természetessége fenntartható legyen.
- A vizsgált szikes gyepekben a legeltetésnek a teljes fajgazdagságra kifejtett hatása léptékfüggő. Itt már a legkisebb kvadrátméretnél is megmutatkozik a legelés hatása, ami nagyobb léptékben is jól érvényesül. Ezzel szemben a homoki gyepekben a legelt és nem legelt állományok növényzetének összfajszáma nem tér el a legtöbb vizsgált térléptéken.
- A járatokat, kotorékokat készítő állatok a talajbolygatásuk által jelentősen befolyásolhatják a kis élőhelyszigetek gyepi növényközösségeit. Az állatok jelenlétéből és tevékenységeiből adódó zavarás szabad nyílt mikroélőhelyeket teremt és lokálisan megnöveli a talaj tápanyagtartalmát, ezáltal a növények megtelepedéséhez alkalmas felszint hoznak létre.
- A zavart felszíneken a gyomfajok megtelepedési sikere nagyobb, mint a szárazgyepi fajoké, azonban egyes jó kompetíciós képességű szárazgyepi fajok már a szukcesszió kezdeti fázisában is kolonizálhatják a bolygatott területet.
- Az ember által átalakított mezőgazdasági tájakban a felhagyott izolált gyepi élőhelyeken a kezelés elmaradásának következtében avarosodás figyelhető meg. A szántóföldekkel körülvett gyepi élőhelyszigetek talaja szárazabb, mint a vizsgált, természetes élőhelyekkel körülvett hasonló gyepi állományoké. Az avar mennyisége és a talajnedvesség jelentős hatással van a növények betelepülési mintázataira és az állatok talajbolygatásának növényzetre kifejtett hatására.

- Az áttekintett tanulmányok alapján a kistestű növényevőknek jelentős szerepük van a magok szün- és endozoochóriával történő terjesztésében. A magterjesztési folyamatok hatékonyságát számos abiotikus és biotikus környezeti tényező befolyásolhatja, ezért további részletes, kontextusfüggő kutatásokra van szükség a folyamat pontos értékeléséhez.
- A kistestű növényevők és az általuk terjesztett növények között számos esetben megfigyelhető bizonyos erősségű koevolúciós kapcsolat, mely rávilágít a magterjesztésben betöltött globális szinten is jelentős szerepükre. Ennek ellenére a folyamatot vizsgáló kutatások számos potenciálisan fontos fajt, mechanizmust (epizoochória, kaliochória) és élőhelyet (gyepek, újszerű élőhelyek) nem, vagy csak alig tárgyalnak.
- A kistestű növényevők a magok terjesztése mellett elősegíthetik a csíranövények megtelepedését is, mivel a járatkészítés vagy a magok elásása által a csírázásra alkalmas mikroélőhelyet biztosítanak a növények számára. E tevékenységek továbbá elősegíthetik a kedvezőtlen időszakok és a sztochasztikus események túlélését a magok számára.
- A nagytestű növényevők megfogyatkozásával, magterjesztő szerepének csökkenésével a kistestű növényevők magterjesztő szerepe felértékelődhet a jövőben. Egyes ökoszisztémákban a kistestű növényevők általi magterjesztés mérsékelheti a nagytestű magterjesztők visszaszorulásával járó negatív következményeket.
- A kistestű növényevők elősegíthetik a természetes élőhelyek megőrzését vagy akár helyreállítását a célfajok magjainak terjesztése által, így költséghatékonyan járulhatnak hozzá a kívánt természeti állapot eléréséhez. Ezt a szerepet azonban még nem ismerjük teljes részleteiben, jelentősége miatt azonban szükség lenne a mielőbbi részletes feltárására célzott vizsgálatok segítségével.

## Összefoglaló

Az európai szárazgyepek kiemelkedő természeti értékkel bírnak. Jelentőségük ellenére a korábban nagy kiterjedésű szárazgyepeket számos tényező fenyegeti Európa-szerte, mint az élőhelyek átalakítása, az élőhelyfoltok közötti kapcsolatok megszűnése, a legeltetési rendszerek átalakulása, és az idegenhonos fajok terjedése.

Az értekezés célja azoknak a természetvédelmi szempontból lényeges mechanizmusoknak, pontosabban állat-növény interakcióknak a mélyebb megismerése, melyek szerepet játszanak a szárazgyepek fajkészletének és szerkezetének kialakításában, valamint fenntartásában.

### **A közepes intenzitású szarvasmarha legelés léptékfüggő hatása szikes- és homoki gyepek növényzetére**

Egy hagyományos kezelési módot, a szarvasmarhával történő legeltetést vizsgáltuk három különböző szárazgyepi élőhelyen. Célunk a közepes legelési nyomással történő legeltetés illetve a felhagyás gyepi- és gyomfajok fajgazdagságára gyakorolt hatásának vizsgálata volt különböző térbeli léptékben.

Eredményeink alapján a legelésnek eltérő hatása volt a különböző gyeptípusokban és jelentősen befolyásolta a növényzet fajgazdagságát már kis térbeli léptékben is. A szikes gyeptípusokban a teljes fajgazdagság összességében nagyobb volt a legeltetett mintaterületeken, és hasonló módon nőtt a kezeletlen és a legeltetett élőhelyeken a mintanegyzetek méretének növekedésével. A legelés növelte a specialisták fajgazdagságát, miközben a sóstressz következtében a gyomok kevésbé sikeresen tudtak megtelepedni. A homoki gyepekben nem észleltük a legeltetés teljes fajgazdagságra gyakorolt hatását, valószínűleg a specialisták és a gyomok fajgazdagságára kifejtett ellentétes hatása miatt. A szikes gyepekkel ellentétben a legeltetett homoki gyepekben általánosságban a mintavétel léptékének növelése nem volt hatással a teljes fajgazdagságra. Miközben a specialisták fajgazdagsága jelentősen csökkent a legeltetett kvadrátokban, addig a legeltetés hatására nőtt a gyomok fajgazdagsága. A homoki gyepekre jellemző specialisták fajgazdagságának csökkenése a legeltetett területeken valószínűleg a legeltetéshez való evolúciós alkalmazkodásuk hiányára vezethető vissza. A legelés és taposás okozta bolygatás, valamint a szomszédos antropogén élőhelyekről érkező

propagulumnyomás a gyomok fajgazdagságának növekedését eredményezte a legeltetett területeken.

Eredményeink alapján a szarvasmarhával történő extenzív legeltetés alkalmas kezelési mód lehet a szikes élőhelyekre jellemző növényfajok sokféleségének fenntartására és növelésére. A homoki gyepekben a gyepek jó természeti állapotának megőrzése érdekében a vizsgálatnál kisebb legelési nyomás vagy rövidebb ideig tartó legeltetés ajánlott.

### **A vörös róka talajbolygatásának hatása a szárazgyepi közösségek növényzetének fajösszetételére**

A fejezetben a vörös róka általi talajbolygatás gyepekre gyakorolt hatását vizsgáltuk a táji környezet függvényében (agrártájban vagy természetközeli tájban található kunhalom). Célunk a növényzet szerkezetének és fajösszetételének vizsgálata volt, különös tekintettel a gyepi és gyomfajok arányára.

A DCA ordináción a táji környezet és a mikroélőhely típusa szerint is jelentősen elkülönült egymástól a katorékok és a bolygatatlan gyepek vegetációja. A táji környezet jelentősen befolyásolta a kunhalmok növényzetét, mivel alapjaiban határozta meg a kunhalmokon az élőhelykezelés módját, a környezetből betelepülni képes fajok spektrumát és a talajnedvességet. Az agrártájban elhelyezkedő, kezeletlen kunhalmok talaja szárazabb volt, mint a természetközeli tájban elhelyezkedő halmoké. Táji környezettől függetlenül a katorékok növényzete fajszegényebb volt, mint a bolygatatlan gyepi állomány. A rókák azáltal, hogy módosították az élőhely abiotikus jellemzőit (avar térfogata, szabad talajfelszín mennyisége, talaj tápanyagtartalma) jelentős hatást gyakoroltak a vegetáció fajösszetételére, fajszáma, szerkezetére, illetve a növényfajok megtelepedési mintázatára. A rókák általi talajbolygatás és jelenlétükhöz kötődő egyéb tevékenységeik elősegítették a szárazgyepek zavarást tűró elemeinek fennmaradását. A katorékokon elsősorban gyomfajok voltak jellemzők, de több szárazgyepi faj, főként csomós növekedésű fűfélék is megtalálhatók voltak a bolygatott talajfelszínen.

Eredményeink szerint a rókák mérsékelt intenzitású aktivitása valószínűleg nincs hatással, vagy akár pozitívan is hathat a kunhalmok élőhelyi változatosságára. A rókák szabad mikroélőhelyek létrehozásával elősegíthetik a gyepi fajok megtelepedését, ezzel növelve a kunhalmon található fajok

számát. Az intenzív katorékkészítés azonban gyomosodáshoz vezethet, valamint a kunhalmokhoz kötődő növényfajok eltűnését és végső soron a kunhalom növényzeti változatosságának csökkenését okozhatja.

### **Kistestű növényevők szerepe a magok terjedésében és a növények megtelepedésében**

Áttekintő tanulmányunkban a Glires csoportra fókuszáltunk (továbbiakban “kistestű növényevők”). Egy globális irodalmi áttekintés keretében ennek a csoportnak a magterjesztő szerepét értékeltük, mely sokáig egy alábecsült és kevésbé ismert folyamat volt.

Az endo- és az epizoochoria jelentősen alulkutatott folyamatok a vizsgált állatcsoport esetében, az eddigi vizsgálatok tanulságai alapján legfőképp a mag tulajdonságai befolyásolják a mag-állat interakciók végkimenetelét. A szünzoochoria sokkal részletesebben feltárt folyamat, de számos alulkutatott régiót és ökoszisztémát azonosítottunk. A legtöbb tanulmány Kínában és az Egyesült Államokban készült, illetve az erdei élőhelyekre koncentrált. A mag tulajdonságai mellett számos egyéb, abiotikus és biotikus tényező is hatással van a terjesztési folyamatokra. A magterjesztés minőségi és mennyiségi komponenseit az ember által okozott környezeti változások, mint az élőhelyvesztés és az idegenhonos növényfajok behurcolása jelentősen befolyásolja. A kistestű növényevők a magok terjesztésén túl a raktározó és járatkészítő tevékenységeik révén növelik a magok megtelepedési esélyét és elősegítik, hogy az általuk terjesztett magok túléljenek bizonyos sztochasztikus környezeti eseményeket. Számos koevolúciós kapcsolatra világítottunk rá, melyek következtében morfológiai és fenológiai adaptációk alakultak ki a növényeknél, illetve viselkedésbeli és fiziológiai adaptációk jöttek létre az állatoknál. Több, a kistestű növényevőkhöz kapcsolódó ökoszisztéma szolgáltatásra, illetve egyes ökoszisztéma funkciók sérülésére is találtunk példákat, amelyek hatással vannak az élőhelyek szerkezetére és fajösszetételére, valamint kihatnak az élőhely-helyreállítást célzó projektek eredményére is. Az áttekintett tanulmányok alapján számos ismerethiányt azonosítottunk a kistestű növényevők magterjesztő szerepével kapcsolatban, amelyekre kiemelt figyelmet kell fordítani a jövőbeni kutatásokban, pl. a vizsgált fajok, régiók és élőhelyek listájának bővítése és az epi- és endozoochoria tanulmányozása. A további kísérletes vizsgálatok szükségességét hangsúlyozza az is, hogy a magterjedési folyamatok erősen

kontextus-függőek lehetnek. Kiemelt figyelmet kell fordítani az ember okozta negatív változások hatásának vizsgálatára. Szintén figyelmet érdemel a kistestű növényevők és a nagytestű emlősök magterjesztő szerepének összehasonlítása, a kistestű növényevők általi magterjesztés jelentőségének célzott vizsgálata az élőhely-helyreállítást célzó projektek során, illetve másodlagos magterjesztő és -fogyasztó szerepük kísérletes és terepi kutatása.

Áttekintő tanulmányunkban rámutattunk, hogy a kistestű növényevőknek esszenciális szerepük van a magterjesztésben és a növények megtelepedésében világszinten. A csoport tagjai mindenhol előfordulnak, ahol a magok is, ezért a felszínen található magok jelentős részével kapcsolatba kerülhetnek, így döntő szerepet játszhatnak a magok végső sorsának meghatározásában, mint elsődleges és másodlagos magterjesztők és magfogyasztók.

## **Summary**

European dry grasslands are of outstanding natural value. Despite their conservation importance, previously extensive dry grasslands are threatened by numerous factors across Europe, like habitat transformation, alteration or cessation of management, disruption of seed dispersal systems, and spreading of alien species.

The aim of the dissertation is to gain a deeper understanding of the mechanisms affecting the conservation values of natural habitats, i.e. the animal-plant interactions that play a crucial role in the formation and maintenance of the species composition and structure of dry grasslands.

### **Scale-dependent effects of cattle grazing on the vegetation of alkaline and sandy grasslands**

A traditional management type, extensive cattle grazing, was studied in three different dry grassland habitats. Our aim was to investigate the effect of grazing and abandonment on the species richness of grassland specialist and weed species at different spatial scales.

Based on our results, grazing had different effect in different grassland types and significantly affected the species richness of the vegetation even on small spatial scales. In alkaline grasslands, the total species richness was higher on the grazed plots overall, but similarly increased in the non-grazed and grazed habitats with the increase of the plot size. Grazing increased the species richness of specialists, while weeds were less able to establish due to salt stress. We did not detect any effect of grazing on total species richness in sand grasslands across the studied scales. While species richness of specialists was significantly decreased by grazing, richness of generalists and weeds significantly increased. The decline in the species richness of specialists is probably due to their lack of evolutionary adaptation to grazing. Disturbance caused by grazing and trampling, as well as propagule pressure from adjacent anthropogenic habitats, have resulted in an increase in species richness of weeds in grazed areas.

Based on our findings traditional herding of local robust cattle breeds with a moderate grazing pressure can be considered as a feasible tool for preserving and enhancing biodiversity of alkaline habitats. In sand grasslands, we

recommend to apply a lower grazing pressure or grazing in shorter periods in order to avoid the degradation of the habitat.

### **Effect of soil disturbance by red fox on the plant species composition of dry grasslands**

We examined the effect of soil disturbance by red fox on grasslands depending on the landscape context (kurgans in cleared or complex landscapes). Our aim was to study the structure and species composition of the vegetation, with special attention to the proportion of grassland specialist and weed species.

The vegetation composition of fox burrow plots and grassland plots, as well as the vegetation of the plots from kurgans in cleared and complex landscapes were well separated by the DCA ordination. The landscape context significantly influenced the vegetation of the kurgans, as it determined the habitat management and the sort of species which could establish on kurgans by affecting the available species pool and soil moisture. The vegetation of the unmanaged kurgans located in cleared landscape was characterised by fewer species and lower soil moisture than that of the kurgans in complex landscape. Regardless of the landscape context, the vegetation of the burrows harboured less species than intact grasslands. By altering the abiotic conditions of the habitat (litter volume, extent of open soil surface, soil nutrient content), foxes had a great impact on the species composition, species richness, structure and establishment pattern of the plant species. Soil disturbance by foxes and their everyday activities helped to preserve the disturbance-tolerant elements of dry grasslands. Burrows were mainly characterized by noxious species, but several grassland specialists, mainly tussock-forming grasses were also found on the disturbed soil surfaces.

According to our results, the moderate activity of red foxes is unlikely to have any effect or even have a positive effect on the diversity of kurgans. By creating open microhabitats, foxes can promote the establishment of grassland specialist species, thereby they can increase the species richness of the kurgan. However, intensive soil disturbance by foxes can lead to the encroachment of noxious species, and to the disappearance of species associated with kurgans and ultimately a reduction in the diversity of the kurgan.

## **The role of small herbivores in seed dispersal and plant establishment**

In our review, we focused on the clade Glires, hereafter referred to as “small herbivores”. Our aim was to provide a global synthesis of the role of small herbivores in seed dispersal and plant establishment, which has long been an underestimated and less-known process.

Endo- and epizoochory are less known processes in small herbivores. In the case of these, seed characteristics have the greatest influence on the outcome of the seed-animal interactions. Synzoochory is a much more explored process, but most studies have been conducted in China and the United States and focused on woody habitats. In addition to seed characteristics, a number of abiotic and biotic factors also affect the dispersal processes. The qualitative and quantitative components of seed dispersal are significantly affected by human-induced environmental changes such as habitat loss and the introduction of alien species. Through their caching and burrowing activities, small herbivores can increase the chances of plant establishment and help the cached seeds to survive stochastic environmental events (e.g., vegetation fires). We have shed light on a number of coevolutionary relationships of varying strength between plants and small herbivores, which resulted in morphological and phenological adaptations in plants and behavioural and physiological adaptations in animals. We have also found examples of several ecosystem services and disservices related to small herbivores that affect the structure and species composition of habitats and the outcome of habitat restoration projects. We have identified a number of knowledge gaps regarding the seed dispersing role of small herbivores which need special attention in future research i.e. expansion of the list of studied species, geographical regions and habitat types, and to study endo- and epizoochory. The need for further experimental studies is also underlined by the fact that seed dispersal processes can be highly context-dependent. Particular attention should be paid to explore the impact of man-made negative changes. Also noteworthy is the role of small herbivores as potential substitute seed dispersers, their role in habitat restoration projects, and as secondary seed dispersers and consumers.

We emphasise that small herbivores have an essential role in seed dispersal and plant establishment processes worldwide due to their ubiquity, abundance and species richness. Members of the clade Glires occur wherever seeds are

present and most of the seeds deposited on the surface will likely be encountered and eaten, dispersed, or ignored by these animals.

## **Köszönetnyilvánítás**

Köszönettel tartozom témavezetőmnek, Deák Balázsnak, illetve Valkó Orsolyának, a munkám során nyújtott folyamatos támogatásukért és nélkülözhetetlen segítségükért a terepi- és labormunkában illetve a publikálásban. Köszönöm kollégáimnak a segítséget, név szerint Borza Sándornak, Kelemen Andrásnak, Kiss Rékának, Lukács Katalinnak, Miglécz Tamásnak, Radócz Szilviának, Sonkoly Juditnak, Tóth Katalinnak, Tóthmérész Bélának és Török Péternek. Köszönet illeti Tóth Máriát a tanulmányaim alatt nyújtott adminisztratív segítségért. A terepmunka közbeni segítségükért köszönet illeti Gál Lajost és Hoffmann Károlyt.

Munkámat az NTP-NFTÖ-16-0068, NTP-NFTÖ-18-B-0171, NTP-NFTÖ-20-B-0003, ÚNKP-19-3-I-DE-391, NKFI KH 139937, NKFI FK 135329 pályázatok, a Debreceni Egyetem Universitas Alapítványának pályázata és az Ökológiai Kutatóközpont Fiatal Kutatói pályázata, illetve a Lendület Vegetáció és Magbank Dinamikai Kutatócsoport támogatta.

## Irodalomjegyzék

Agnew, A.D.Q., & Flux, J.E. (1970). Plant dispersal by hares (*Lepus capensis* L.) in Kenya. *Ecology*, 51(4), 735-737.

Aho, K., Huntly, N., Moen, J., & Oksanen, T. (1998). Pikas (*Ochotona princeps*: Lagomorpha) as allogenic engineers in an alpine ecosystem. *Oecologia*, 114(3), 405-409.

Albert, Á.J., Kelemen, A., Valkó, O., Migléc, T., ... & Török, P. (2014). Secondary succession in sandy old-fields: a promising example of spontaneous grassland recovery. *Applied Vegetation Science*, 17(2), 214-224.

Aliyu, B., Adamu, H., Moltchanova, E., Forget, P.M., & Chapman, H. (2014). The interplay of habitat and seed type on scatterhoarding behavior in a fragmented afro-montane forest landscape. *Biotropica*, 46(3), 264-267.

Alves, P.C., Ferrand, N., & Hackländer, K. (2008). Lagomorph biology. *Evolution, Ecology, and Conservation*, 413.

Amori, G., & Gippoliti, S. (2001). Identifying priority ecoregions for rodent conservation at the genus level. *Oryx*, 35(2), 158-165.

Andersen, D.C., & Macmahon, J. A. (1985). Plant succession following the Mount St. Helens volcanic eruption: facilitation by a burrowing rodent, *Thomomys talpoides*. *American Midland Naturalist*, 62-69.

Andreazzi, C.S., Pimenta, C.S., Pires, A.S., Fernandez, F.A., ... & Menezes, J. F. (2012). Increased productivity and reduced seed predation favor a large-seeded palm in small Atlantic forest fragments. *Biotropica*, 44(2), 237-245.

Auffret, A.G. (2011). Can seed dispersal by human activity play a useful role for the conservation of European grasslands? *Applied Vegetation Science*, 14(3), 291-303.

Auffret, A.G., Plue, J., & Cousins, S.A. (2015). The spatial and temporal components of functional connectivity in fragmented landscapes. *Ambio*, 44(1), 51-59.

Aulagnier, S., Haffner, P., Mitchell-Jones, A. J., Moutou, F., & Zima, J. (2018). *Mammals of Europe, North Africa and the Middle East*. Bloomsbury Wildlife.

Bartha, S. (2001). Spatial relationships between plant litter, gopher disturbance and vegetation at different stages of old-field succession. *Applied Vegetation Science*, 4(1), 53-62.

Beck, M.J., & Vander Wall, S.B. (2010). Seed dispersal by scatter-hoarding rodents in arid environments. *Journal of Ecology*, 98(6), 1300-1309.

Benvenuti, S., Macchia, M., & Miele, S. (2001). Quantitative analysis of emergence of seedlings from buried weed seeds with increasing soil depth. *Weed Science*, 49(4), 528-535.

Bieberich, J. (2016). Acorns of introduced *Quercus rubra* are neglected by European Jay but spread by mice. *Annals of Forest Research*, 59(2), 249-258.

Blom, H.J.M., Van Tintelen, G., Van Vorstenbosch, C.J.A.H.V., Baumans, V., & Beynen, A. C. (1996). Preferences of mice and rats for types of bedding material. *Laboratory animals*, 30(3), 234-244.

Blythe, R.M., Lichti, N.I., Smyser, T.J., & Swihart, R.K. (2015). Selection, caching, and consumption of hardwood seeds by forest rodents: implications for restoration of American chestnut. *Restoration Ecology*, 23(4), 473-481.

Bobadilla, S.Y., Marchetta, A., Dacar, M.A., Ojeda, R.A., & Cuevas, M. F. (2020). Food habits of European rabbit and its role as seed dispersal of two Mosqueta roses: Facilitation among non-native species in a semiarid protected area of Argentina? *Biological Invasions*, 22(5), 1565-1571.

Bogdziewicz, M., Lichti, N.I., & Zwolak, R. (2019). Consumer-mediated indirect interaction with a native plant lowers the fitness of an invasive competitor. *Journal of Ecology*, 107(1), 12-22.

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, 97-181.

Bourgeois, K., Suehs, C.M., Vidal, E., & Médail, F. (2005). Invasional meltdown potential: facilitation between introduced plants and mammals on French Mediterranean islands. *Ecoscience*, 12(2), 248-256.

Bowman, J., Jaeger, J.A., & Fahrig, L. (2002). Dispersal distance of mammals is proportional to home range size. *Ecology*, 83(7), 2049-2055.

Bradford, M.G., & Westcott, D.A. (2010). Consequences of southern cassowary (*Casuarius casuarius* L.) gut passage and deposition pattern on the germination of rainforest seeds. *Austral Ecology*, 35(3), 325-333.

Brehm, A.M., Mortelliti, A., Maynard, G.A., & Zydlewski, J. (2019). Land-use change and the ecological consequences of personality in small mammals. *Ecology Letters*, 22(9), 1387-1395.

Brewer, S.W., & Rejmánek, M. (1999). Small rodents as significant dispersers of tree seeds in a Neotropical forest. *Journal of Vegetation Science*, 10(2), 165-174.

Bricker, M., Pearson, D., & Maron, J. (2010). Small-mammal seed predation limits the recruitment and abundance of two perennial grassland forbs. *Ecology*, 91(1), 85-92.

Briggs, J.S., & Vander Wall, S.B. (2004). Substrate type affects caching and pilferage of pine seeds by chipmunks. *Behavioral Ecology*, 15(4), 666-672.

Broadbooks, H.E. (1965). Ecology and distribution of the pikas of Washington and Alaska. *American Midland Naturalist*, 299-335.

Bullock, J.M., Hill, B.C., Silvertown, J., & Sutton, M. (1995). Gap colonization as a source of grassland community change: effects of gap size and grazing on the rate and mode of colonization by different species. *Oikos*, 273-282.

Burney, D.A., & Flannery, T.F. (2005). Fifty millennia of catastrophic extinctions after human contact. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(7), 395-401.

Camacho, C., Beausoleil, M.O., Rabadán-González, J., & Richard, R. (2019). Nest building by Darwin's finches as an overlooked seed dispersal mechanism. *Journal of Tropical Ecology*, 35(1), 43-45.

Campos, C.M., Ramos, L., Manrique, N., Cona, M.I., Sartor, C., de los Ríos, C., & Cappa, F.M. (2020). Filling gaps in the seed dispersal effectiveness model for *Prosopis flexuosa*: quality of seed treatment in the digestive tract of native animals. *Seed Science Research*, 30(3), 215-223.

Cardillo, M., Mace, G.M., Jones, K.E., Bielby, J., ... & Purvis, A. (2005). Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. *Science*, 309(5738), 1239-1241.

Careau, V., Bininda-Emonds, O.R.P., Thomas, D.W., Réale, D., & Humphries, M.M. (2009). Exploration strategies map along fast-slow metabolic and life-history continua in muroid rodents. *Functional Ecology*, 23(1), 150-156.

Castro, S.A., Bozinovic, F., & Jaksic, F.M. (2008). Ecological efficiency and legitimacy in seed dispersal of an endemic shrub (*Lithrea caustica*) by the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in central Chile. *Journal of Arid Environments*, 72(7), 1164-1173.

Chapman, J.A., & Flux, J.E. (2008). Introduction to the Lagomorpha. In *Lagomorph biology* (pp. 1-9). Springer, Berlin, Heidelberg.

Chen, F., & Chen, J. (2011). Dispersal syndrome differentiation of *Pinus armandii* in Southwest China: key elements of a potential selection mosaic. *Acta Oecologica*, 37(6), 587-593.

Chen, W., Zhong, J., Carson, W.P., Tang, Z., ... & Zhou, Y. (2019). Proximity to roads disrupts rodents' contributions to seed dispersal services and subsequent recruitment dynamics. *Journal of Ecology*, 107(6), 2623-2634.

Chytrý, M., Dražil, T., Hájek, M., Kalníková, V., ... & Vymazalová, M. (2015). The most species-rich plant communities in the Czech Republic and Slovakia (with new world records). *Preslia*, 87(3), 217-278.

Clarke, A., Rothery, P., & Isaac, N.J. (2010). Scaling of basal metabolic rate with body mass and temperature in mammals. *Journal of Animal Ecology*, 79(3), 610-619.

Corlett, R.T. (2017). Frugivory and seed dispersal by vertebrates in tropical and subtropical Asia: an update. *Global Ecology and Conservation*, 11, 1-22.

Coroiu, I., Kryštufek, B., & Vohralík, V. (2018). *Mus spicilegus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e. T13984A544549. Downloaded on 30 October 2018.

Costa, J.M., Ramos, J.A., da Silva, L.P., Timoteo, S., ... & Heleno, R.H. (2014). Endozoochory largely outweighs epizoochory in migrating passerines. *Journal of Avian Biology*, 45(1), 59-64.

Cosyns, E., Delporte, A., Lens, L., & Hoffmann, M. (2005). Germination success of temperate grassland species after passage through ungulate and rabbit guts. *Journal of Ecology*, 93(2), 353-361.

Cousens, R.D., Hill, J., French, K., & Bishop, I.D. (2010). Towards better prediction of seed dispersal by animals. *Functional Ecology*, 24(6), 1163-1170.

Cousins, S.A. (2006). Plant species richness in midfield islets and road verges – the effect of landscape fragmentation. *Biological Conservation*, 127(4), 500-509.

Couvreur, M., Vandenberghe, B., Verheyen, K., & Hermy, M. (2004). An experimental assessment of seed adhesivity on animal furs. *Seed Science Research*, 14(2), 147-159.

Couvreur, M., Verheyen, K., Vellend, M., Lamoot, I., ... & Hermy, M. (2008). Epizoochory by large herbivores: merging data with models. *Basic and Applied Ecology*, 9(3), 204-212.

Crofts, A., & Jefferson, R.G. (1994). The Lowland Wet Grassland Management Handbook. Peterborough. *English Nature*.

Csontos, P., Kalapos, T., & Tamás, J. (2016). Comparison of seed longevity for thirty forest, grassland and weed species of the Central European flora: results of a seed burial experiment. *Polish Journal of Ecology*, 64(3), 313-326.

D'hondt, B., & Hoffmann, M. (2011). A reassessment of the role of simple seed traits in mortality following herbivore ingestion. *Plant Biology*, 13, 118-124.

Davidson, A.D., & Lightfoot, D.C. (2008). Burrowing rodents increase landscape heterogeneity in a desert grassland. *Journal of Arid Environments*, 72(7), 1133-1145.

Davidson, A.D., Detling, J.K., & Brown, J.H. (2012). Ecological roles and conservation challenges of social, burrowing, herbivorous mammals in the world's grasslands. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10(9), 477-486.

de Almeida, A., Morris, R.J., Lewis, O.T., & Mikich, S.B. (2018). Complementary roles of two resilient neotropical mammalian seed dispersers. *Acta Oecologica*, 88, 9-18.

de Bello, F., Lepš, J., & Sebastià, M.T. (2007). Grazing effects on the species-area relationship: Variation along a climatic gradient in NE Spain. *Journal of Vegetation Science*, 18(1), 25-34.

Deák, B., Hüse, B., & Tóthmérész, B. (2016c). Grassland vegetation in urban habitats—testing ecological theories. *Tuexenia*, 36, 379-393.

Deák, B., Tóthmérész, B., Valkó, O., Sudnik-Wójcikowska, B., ... & Török, P. (2016b). Cultural monuments and nature conservation: a review of the role of kurgans in the conservation and restoration of steppe vegetation. *Biodiversity and Conservation*, 25(12), 2473-2490.

Deák, B., Tölgyesi, C., Kelemen, A., Bátori, Z., ... & Valkó, O. (2017). The effects of micro-habitats and grazing intensity on the vegetation of burial mounds in the Kazakh steppes. *Plant Ecology & Diversity*, 10(5-6), 509-520.

Deák, B., Valkó, O., Alexander, C., Mücke, W., ... & Heilmeyer, H. (2014a). Fine-scale vertical position as an indicator of vegetation in alkali grasslands – Case study based on remotely sensed data. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 209(12), 693-697.

Deák, B., Valkó, O., Kelemen, A., Török, P., ... & Tóthmérész, B. (2011). Litter and graminoid biomass accumulation suppresses weedy forbs in grassland restoration. *Plant Biosystems – An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 145(3), 730-737.

Deák, B., Valkó, O., Nagy, D.D., Török, P., ... & Tóthmérész, B. (2020). Habitat islands outside nature reserves – Threatened biodiversity hotspots of grassland specialist plant and arthropod species. *Biological Conservation*, 241, 108254.

Deák, B., Valkó, O., Török, P., & Tóthmérész, B. (2014b). Solonetz meadow vegetation (*Beckmannion eruciformis*) in East-Hungary alliance driven by moisture and salinity. *Tuexenia*, 34, 187-203.

Deák, B., Valkó, O., Török, P., & Tóthmérész, B. (2016a). Factors threatening grassland specialist plants – A multi-proxy study on the vegetation of isolated grasslands. *Biological Conservation*, 204, 255-262.

Deák, B., Valkó, O., Török, P., Kelemen, A., ... & Tóthmérész, B. (2015). Micro-topographic heterogeneity increases plant diversity in old stages of restored grasslands. *Basic and Applied Ecology*, 16(4), 291-299.

Deák, B., Valkó, O., Török, P., Kelemen, A., ... & Tóthmérész, B. (2018). Landscape and habitat filters jointly drive richness and abundance of specialist plants in terrestrial habitat islands. *Landscape Ecology*, 33(7), 1117-1132.

Dean, W.R.J., Milton, S.J., & Siegfried, W.R. (1990). Dispersal of seeds as nest material by birds in semiarid karoo shrubland. *Ecology*, 71(4), 1299-1306.

Dengler, J., Janišová, M., Török, P., & Wellstein, C. (2014). Biodiversity of Palaearctic grasslands: a synthesis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 182, 1-14.

Déri, E., Horváth, R., Nagy, A., Varga, Z., & Lengyel, S. (2007). Zoológiai kutatások a gépi kaszálás hatásának vizsgálatára hat magyarországi tájegységben. *Állattani Közlemények*, 92(2), 59-70.

Downs, C.J., & Vander Wall, S.B. (2009). High relative humidity increases pilfering success of yellow pine chipmunks. *Journal of Mammalogy*, 90(4), 796-802.

Dufrêne, M., & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological monographs*, 67(3), 345-366.

Duron, Q., Garcia-Iriarte, O., Brescia, F., & Vidal, E. (2017). Comparative effects of native frugivores and introduced rodents on seed germination in New-Caledonian rainforest plants. *Biological Invasions*, 19(1), 351-363.

Ecsedi, Z. (2004). A Hortobágy madárvilága. *Hortobágy Természetvédelmi Egyesület, Winter Fair, Balmazújváros-Szeged, Hungary*, 588.

Elwood, E.C., Lichti, N.I., Fitzsimmons, S.F., & Dalgleish, H.J. (2018). Scatterhoarders drive long-and short-term population dynamics of a nut-producing tree, while pre-dispersal seed predators and herbivores have little effect. *Journal of Ecology*, 106(3), 1191-1203.

Enders, M.S., & Vander Wall, S.B. (2012). Black bears *Ursus americanus* are effective seed dispersers, with a little help from their friends. *Oikos*, 121(4), 589-596.

Farkas, T.P., Szendrő, Z., Matics, Z., Radnai, I., Nagy, I., & Gerencsér, Z. (2018). Preference of rabbit does among different nest materials. *World Rabbit Science*, 26(1), 81-90.

Farwig, N., & Berens, D.G. (2012). Imagine a world without seed dispersers: a review of threats, consequences and future directions. *Basic and Applied Ecology*, 13(2), 109-115.

Feer, F., & Forget, P.M. (2002). Spatio-temporal variations in post-dispersal seed fate. *Biotropica*, 34(4), 555-566.

Fekete, R., Nagy, T., Bódis, J., Biró, É., ... & Molnár, A. (2017). Roadside verges as habitats for endangered lizard-orchids (*Himantoglossum* spp.): Ecological traps or refuges? *Science of the Total Environment*, 607, 1001-1008.

Ferguson-Lees, J., & Christie, D.A. (2001). Raptors of the world. A&C Black.

Fischer, C., & Türke, M. (2016). Seed preferences by rodents in the agri-environment and implications for biological weed control. *Ecology and evolution*, 6(16), 5796-5807.

Fischer, C., Gayer, C., Kurucz, K., Riesch, F., ... & Batáry, P. (2018). Ecosystem services and disservices provided by small rodents in arable fields: Effects of local and landscape management. *Journal of Applied Ecology*, 55(2), 548-558.

Fletcher Jr, R.J., Didham, R.K., Banks-Leite, C., Barlow, J., ... & Haddad, N.M. (2018). Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biological conservation*, 226, 9-15.

Forget, P.M., & Wenny, D. (2005). How to elucidate seed fate? A review of methods used to study seed removal and secondary seed dispersal. In: Forget, P.M. et al. (Eds.) *Seed fate predation, dispersal and seedling establishment*. CABI Publishing. 379-393.

Foster, B.L., & Gross, K.L. (1998). Species richness in a successional grassland: effects of nitrogen enrichment and plant litter. *Ecology*, 79(8), 2593-2602.

Fostowicz-Frelik, Ł. (2017). Convergent and parallel evolution in early Glires (Mammalia). In: *Evolutionary biology: self/nonsel evolution, species and complex traits evolution, methods and concepts* (pp. 199-216). Springer, Cham.

Freire Filho, R., Andrade, B.M.T., & Bezerra, B. (2021). Trash, tasty and healthy: the red-back agouti (*Dasyprocta iacki*) feed on leftovers from blonde capuchins (*Sapajus flavius*). *Tropical Ecology*, 62(1), 149-152.

Fridriksson, S. (1987). Plant colonization of a volcanic island, Surtsey, Iceland. *Arctic and Alpine Research*, 19(4), 425-431.

Galetti, M., Donatti, C.I., Pires, A.S., Guimarães Jr, P.R., & Jordano, P. (2006). Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic forest palm: the combined effects of defaunation and forest fragmentation. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151(1), 141-149.

Gallego, D., Morán-López, T., Torre, I., Navarro-Castilla, Á., Barja, I., & Díaz, M. (2017). Context dependence of acorn handling by the Algerian mouse (*Mus spretus*). *Acta Oecologica*, 84, 1-7.

Gálvez, L., López-Pintor, A., De Miguel, J. M., Alonso, G., ... & Gómez-Sal, A. (2008). Ecosystem engineering effects of European rabbits in a Mediterranean habitat. In: *Lagomorph Biology* (pp. 125-139). Springer, Berlin, Heidelberg.

Gazol, A., Tamme, R., Takkis, K., Kasari, L., ... & Pärtel, M. (2012). Landscape-and small-scale determinants of grassland species diversity: direct and indirect influences. *Ecography*, 35(10), 944-951.

Gibb, R., Redding, D.W., Chin, K.Q., Donnelly, C.A., ... & Jones, K.E. (2020). Zoonotic host diversity increases in human-dominated ecosystems. *Nature*, 584(7821), 398-402.

Gibson, D.J. (2009). *Grasses and grassland ecology*. Oxford University Press.

Godó, L., Tóthmérész, B., Valkó, O., Tóth, K., ... & Deák, B. (2018). Ecosystem engineering by foxes is mediated by the landscape context – A case study from steppe burial mounds. *Ecology and evolution*, 8(14), 7044-7054.

Godó, L., Valkó, O., Borza, S., & Deák, B. (2022). A global review on the role of small rodents and lagomorphs (clade Glires) in seed dispersal and plant establishment. *Global Ecology and Conservation*, e01982.

Godó, L., Valkó, O., Tóthmérész, B., Török, P., & Deák, B. (2017). Scale-dependent effects of grazing on the species richness of alkaline and sand grasslands. *Tuexenia*, 37, 229-246.

Goheen, J.R., & Swihart, R.K. (2003). Food-hoarding behavior of gray squirrels and North American red squirrels in the central hardwoods region: implications for forest regeneration. *Canadian Journal of Zoology*, 81(9), 1636-1639.

Gómez, J.M., Schupp, E.W., & Jordano, P. (2019). Synzoochory: the ecological and evolutionary relevance of a dual interaction. *Biological Reviews*, 94(3), 874-902.

Guo, D., Mou, P., Jones, R.H., & Mitchell, R.J. (2002). Temporal changes in spatial patterns of soil moisture following disturbance: an experimental approach. *Journal of Ecology*, 90(2), 338-347.

Gurney, C.M., Prugh, L.R., & Brashares, J.S. (2015). Restoration of native plants is reduced by rodent-caused soil disturbance and seed removal. *Rangeland Ecology & Management*, 68(4), 359-366.

Gutiérrez-Granados, G. (2011). Effect of logging on rodent scatter-hoarding dynamics in tropical forests: implications for plant recruitment. *Integrative Zoology*, 6(2), 74-80.

Hadj-Chikh, L.Z., Steele, M.A., & Smallwood, P.D. (1996). Caching decisions by grey squirrels: a test of the handling time and perishability hypotheses. *Animal Behaviour*, 52(5), 941-948.

Hämäläinen, A., Broadley, K., Droghini, A., Haines, J. A., ... & Gilbert, S. (2017). The ecological significance of secondary seed dispersal by carnivores. *Ecosphere*, 8(2), e01685.

Hansell, M.H. (1993). The ecological impact of animal nests and burrows. *Functional Ecology*, 7(1), 5-12.

Hanski, I. (1999). *Metapopulation ecology*. Oxford University Press.

Hansson, L., 1999. *Lemmus lemmus*. In: Mitchell-Jones, A. J. et al. (1999). *The atlas of European mammals* (Vol. 3). London: Academic Press.

Herrera, C.M. (2002). Seed dispersal by vertebrates. In: Herrera, C.M. & Pellmyr, O. (Eds.) *Plant–animal interactions: an evolutionary approach*, pp. 185-208. Backwell Science.

Hirsch, B.T., Kays, R., & Jansen, P.A. (2012). A telemetric thread tag for tracking seed dispersal by scatter-hoarding rodents. *Plant Ecology*, 213(6), 933-943.

Hoffmann, L.A., Redente, E.F., & McEwen, L.C. (1995). Effects of selective seed predation by rodents on shortgrass establishment. *Ecological Applications*, 5(1), 200-208.

Hollander, J.L., & Vander Wall, S.B. (2009). Dispersal syndromes in North American Ephedra. *International Journal of Plant Sciences*, 170(3), 323-330.

Hovstad, K.A., Borvik, S., & Ohlson, M. (2009). Epizoochorous seed dispersal in relation to seed availability – an experiment with a red fox dummy. *Journal of Vegetation Science*, 20(3), 455-464.

Hulme, P.E. (1994). Post-dispersal seed predation in grassland: its magnitude and sources of variation. *Journal of Ecology*, 645-652.

Hulme, P.E. (2002). Seed-eaters: Seed Dispersal, Destruction and Demography. In: *Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution, and conservation*, 257.

Isselstein, J., Jeangros, B., & Pavlu, V. (2005). Agronomic aspects of biodiversity targeted management of temperate grasslands in Europe – A review. *Agronomy Research*, 3(2), 139-151.

Jalloq, M.C. (1975). The invasion of molehills by weeds as a possible factor in the degeneration of reseeded pasture. I. The buried viable seed population of molehills from four reseeded pastures in west Wales. *Journal of Applied Ecology*, 643-657.

Janecek, S., Janeckova, P., & Leps, J. (2007). Effect of competition and soil quality on root topology of the perennial grass *Molinia caerulea*. *Preslia*, 79(1), 23-32.

Janišová, M., Michalcová, D., Bacaro, G., & Ghisla, A. (2014). Landscape effects on diversity of semi-natural grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 182, 47-58.

Jansen, P.A., Hirsch, B.T., Emsens, W.J., Zamora-Gutierrez, V., ... & Kays, R. (2012). Thieving rodents as substitute dispersers of megafaunal seeds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(31), 12610-12615.

Janzen, D. H. (1982). Removal of seeds from horse dung by tropical rodents: Influence of habitat and amount of dung. *Ecology*, 63(6), 1887-1900.

Jentsch, A., & Beyschlag, W. (2003). Vegetation ecology of dry acidic grasslands in the lowland area of central Europe. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 198(1), 3-25.

Johnson, M., Vander Wall, S.B., & Borchert, M. (2003). A comparative analysis of seed and cone characteristics and seed-dispersal strategies of three pines in the subsection Sabinianae. *Plant Ecology*, 168(1), 69-84.

Jorge, M.L.S., & Howe, H.F. (2009). Can forest fragmentation disrupt a conditional mutualism? A case from central Amazon. *Oecologia*, 161(4), 709-718.

Kamp, J., Koshkin, M.A., Bragina, T.M., Katzner, T.E., ... & Urazaliev, R. (2016). Persistent and novel threats to the biodiversity of Kazakhstan's steppes and semi-deserts. *Biodiversity and conservation*, 25(12), 2521-2541.

Kelemen, A., Török, P., Valkó, O., Deák, B., ... & Tóthmérész, B. (2014). Sustaining recovered grasslands is not likely without proper management: vegetation changes after cessation of mowing. *Biodiversity and Conservation*, 23(3), 741-751.

Kiss, R., Deák, B., Tóthmérész, B., Migléc, T., ... & Valkó, O. (2021). Zoochory on and off: A field experiment for trait-based analysis of establishment success of grassland species. *Journal of Vegetation Science*, 32(4), e13051.

Kiviniemi, K., & Telenius, A. (1998). Experiments on adhesive dispersal by wood mouse: seed shadows and dispersal distances of 13 plant species from cultivated areas in southern Sweden. *Ecography*, *21*(2), 108-116.

Kohl, K.D., Samuni-Blank, M., Lymberakis, P., Kurnath, P., ... & Dearing, M. D. (2016). Effects of fruit toxins on intestinal and microbial  $\beta$ -glucosidase activities of seed-predating and seed-dispersing rodents (*Acomys* spp.). *Physiological and Biochemical Zoology*, *89*(3), 198-205.

Kotowski, W., Jabłońska, E., & Bartoszek, H. (2013). Conservation management in fens: do large tracked mowers impact functional plant diversity? *Biological Conservation*, *167*, 292-297.

Kovácsné Koncz, N., Béri, B., Deák, B., Kelemen, A., ... & Valkó, O. (2020). Meat production and maintaining biodiversity: Grazing by traditional breeds and crossbred beef cattle in marshes and grasslands. *Applied Vegetation Science*, *23*(2), 139-148.

Körösi, Á., Szentirmai, I., Batáry, P., Kövér, S., ... & Peregovits, L. (2014). Effects of timing and frequency of mowing on the threatened scarce large blue butterfly – A fine-scale experiment. *Agriculture, ecosystems & environment*, *196*, 24-33.

Kumm, K.I. (2003). Sustainable management of Swedish seminatural pastures with high species diversity. *Journal for Nature Conservation*, *11*(2), 117-125.

Kurek, P., Kapusta, P., & Holeksa, J. (2014). Burrowing by badgers (*Meles meles*) and foxes (*Vulpes vulpes*) changes soil conditions and vegetation in a European temperate forest. *Ecological Research*, *29*(1), 1-11.

Laborde, J., & Thompson, K. (2009). Post-dispersal fate of hazel (*Corylus avellana*) nuts and consequences for the management and conservation of scrub-grassland mosaics. *Biological conservation*, *142*(5), 974-981.

Lai, X., Guo, C., & Xiao, Z. (2014). Trait-mediated seed predation, dispersal and survival among frugivore-dispersed plants in a fragmented subtropical forest, Southwest China. *Integrative Zoology*, *9*(3), 246-254.

Laughlin, D.C. (2003). Geographic Distribution and Dispersal Mechanisms of *Bouteloua curtipendula* in the Appalachian Mountains. *The American midland naturalist*, 149(2), 268-281.

Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., & Forbes, T.D.A. (1997). Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(12), 474-478.

Lichti, N.I., Dalglish, H.J., & Steele, M.A. (2020). Interactions among shade, caching behavior, and predation risk may drive seed trait evolution in scatter-hoarded plants. *Diversity*, 12(11), 416.

Lichti, N.I., Steele, M.A., & Swihart, R.K. (2017). Seed fate and decision-making processes in scatter-hoarding rodents. *Biological Reviews*, 92(1), 474-504.

Lichti, N.I., Steele, M.A., Zhang, H., & Swihart, R.K. (2014). Mast species composition alters seed fate in North American rodent-dispersed hardwoods. *Ecology*, 95(7), 1746-1758.

Lindborg, R., Plue, J., Andersson, K., & Cousins, S.A. (2014). Function of small habitat elements for enhancing plant diversity in different agricultural landscapes. *Biological Conservation*, 169, 206-213.

Longland, W.S., & Bateman, S.L. (1998). Implications of desert rodent seed preferences for range remediation. *Journal of Range Management* 51, 679–684.

Longland, W.S., & Dimitri, L.A. (2018). Interaction between seed detectability and seed preference affects harvest rates of granivorous rodents. *Western North American Naturalist*, 78(2), 195-203.

Longland, W.S., & Ostoja, S.M. (2013). Ecosystem services from keystone species: diversionary seeding and seed-caching desert rodents can enhance Indian ricegrass seedling establishment. *Restoration Ecology*, 21(2), 285-291.

Lóránt, M. & Vadász, C. (2014). The effect of above-ground medium voltage power lines on displaying site selection of the Great Bustard (*Otis tarda*) in Central Hungary. *Ornis Hungarica*, 22(2), 42-49.

Lovas-Kiss, Á., Sánchez, M.I., Wilkinson, D.M., Coughlan, N.E., ... & Green, A.J. (2019). Shorebirds as important vectors for plant dispersal in Europe. *Ecography*, 42(5), 956-967.

Lovegrove, B.G., & Jarvis, J.U. (1986). Coevolution between mole-rats (Bathyergidae) and a geophyte, *Micranthus* (Iridaceae). *Cimbebasia*, 8(9), 79-85.

Macdonald, D.W. (1979). Some observations and field experiments on the urine marking behaviour of the red fox, *Vulpes vulpes* L. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 51(1), 1-22.

Maestri, R., Patterson, B.D., Fornel, R., Monteiro, L.R., & De Freitas, T.R.O. (2016). Diet, bite force and skull morphology in the generalist rodent morphotype. *Journal of Evolutionary Biology*, 29(11), 2191-2204.

Malo, J.E., & Suárez, F. (1995). Herbivorous mammals as seed dispersers in a Mediterranean dehesa. *Oecologia*, 104(2), 246-255.

Mancilla-Leytón, J.M., González-Redondo, P., & Vicente, A.M. (2013). Effects of rabbit gut passage on seed retrieval and germination of three shrub species. *Basic and Applied Ecology*, 14(7), 585-592.

Mann, S., & Tischew, S. (2010). Role of megaherbivores in restoration of species-rich grasslands on former arable land in floodplains. *Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz*, 10, 7-15.

Manzano, P., & Malo, J.E. (2006). Extreme long-distance seed dispersal via sheep. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4(5), 244-248.

Maron, J.L., Pearson, D.E., Potter, T., & Ortega, Y.K. (2012). Seed size and provenance mediate the joint effects of disturbance and seed predation on community assembly. *Journal of Ecology*, 100(6), 1492-1500.

Marvier, M., Kareiva, P., & Neubert, M.G. (2004). Habitat destruction, fragmentation, and disturbance promote invasion by habitat generalists in a multispecies metapopulation. *Risk Analysis: An International Journal*, 24(4), 869-878.

Merceron, N.R., De Langhe, A., Dubois, H., Garin, O., ... & Monty, A. (2017). Removal of acorns of the alien oak *Quercus rubra* on the ground by

scatter-hoarding animals in Belgian forests. *Biotechnology, Agronomy, Society and Environment*, 21(2), 127-130.

Metera, E., Sakowski, T., Słoniewski, K., & Romanowicz, B. (2010). Grazing as a tool to maintain biodiversity of grassland—a review. *Animal Science Papers and Reports*, 28(4), 315-334.

Miguel, F., Cona, M.I., & Campos, C.M. (2017). Seed removal by different functional mammal groups in a protected and grazed landscape of the Monte, Argentina. *Seed Science Research*, 27(3), 174-182.

Mihók, B., Biró, M., Molnár, Z., Kovács, E., ... & Báldi, A. (2017). Biodiversity on the waves of history: Conservation in a changing social and institutional environment in Hungary, a post-soviet EU member state. *Biological Conservation*, 211, 67-75.

Millar, J.S., & Zwickel, F.C. (1972). Characteristics and ecological significance of hay piles of pikas. *Mammalia* 36, 657–667.

Milton, S.J., Dean, W.R.J., & Klotz, S. (1997). Effects of small-scale animal disturbances on plant assemblages of set-aside land in Central Germany. *Journal of Vegetation Science*, 8(1), 45-54.

Monclús, R., Arroyo, M., Valencia, A., & De Miguel, F.J. (2009). Red foxes (*Vulpes vulpes*) use rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) scent marks as territorial marking sites. *Journal of Ethology*, 27(1), 153-156.

Moore, C.M., & Vander Wall, S.B. (2015). Scatter-hoarding rodents disperse seeds to safe sites in a fire-prone ecosystem. *Plant Ecology*, 216(8), 1137-1153.

Morán-López, T., Fernández, M., Alonso, C.L., Flores-Rentería, D., ... & Díaz, M. (2015). Effects of forest fragmentation on the oak–rodent mutualism. *Oikos*, 124(11), 1482-1491.

Morán-López, T., Valladares, F., Tiribelli, F., Pérez-Sepúlveda, J. E., ... & Díaz, M. (2018). Fragmentation modifies seed trait effects on scatter-hoarders' foraging decisions. *Plant Ecology*, 219(3), 325-342.

Morgan, R.P.C. (2009). *Soil erosion and conservation*. John Wiley & Sons.

Muñoz, A., & Bonal, R. (2007). Rodents change acorn dispersal behaviour in response to ungulate presence. *Oikos*, 116(10), 1631-1638.

Muñoz, A., & Bonal, R. (2011). Linking seed dispersal to cache protection strategies. *Journal of Ecology*, 99(4), 1016-1025.

Murillo, N., Littera, P., & Monterubbianesi, G. (2007). Post-dispersal granivory in a tall-tussock grassland: A positive feedback mechanism of dominance? *Journal of Vegetation Science*, 18(6), 799-806.

Müller, J., Heinze, J., Joshi, J., Boch, S., ... & Prati, D. (2014). Influence of experimental soil disturbances on the diversity of plants in agricultural grasslands. *Journal of Plant Ecology*, 7(6), 509-517.

Nathan, R. (2006). Long-distance dispersal of plants. *Science*, 313(5788), 786-788.

Nathan, R., Katul, G.G., Horn, H.S., Thomas, S.M., ... & Levin, S.A. (2002). Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. *Nature*, 418(6896), 409-413.

Niu, H.Y., Xing, J.J., Zhang, H.M., Wang, D., & Wang, X.R. (2018). Roads limit of seed dispersal and seedling recruitment of *Quercus chenii* in an urban hillside forest. *Urban Forestry & Urban Greening*, 30, 307-314.

Novák, T., Négyesi, G., Andrási, B. & Buró, B. (2014): Alluvial plain with wind-blown sand dunes in South Nyírség, Eastern Hungary. In: Świtoniak, M. & Charzynski, P. (Eds.): *Soil sequences atlas*, 181-197. Nicolaus Copernicus University Press, Torun.

Olf, H., & Ritchie, M.E. (1998). Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in ecology & evolution*, 13(7), 261-265.

Onodera, R., Akimoto, Y., Shimada, T., & Saitoh, T. (2017). Different population responses of three sympatric rodent species to acorn masting – the role of tannin tolerance. *Population Ecology*, 59(1), 29-43.

Pakeman, R.J., Digneffe, G., & Small, J.L. (2002). Ecological correlates of endozoochory by herbivores. *Functional Ecology*, 296-304.

Parker, V.T. (2015). Dispersal mutualism incorporated into large-scale, infrequent disturbances. *PloS one*, 10(7), e0132625.

Pearson, D.E., Valliant, M., Carlson, C., Thelen, G.C., ... & Madsen, M. D. (2019). Spicing up restoration: can chili peppers improve restoration seeding by reducing seed predation? *Restoration Ecology*, 27(2), 254-260.

Peinetti, R., Pereyra, M., Kin, A., & Sosa, A. (1993). Effects of cattle ingestion on viability and germination rate of caldén (*Prosopis caldenia*) seeds. *Journal of Range Management*, *46*, 483–486.

Perea, R., Delibes, M., Polko, M., Suárez-Esteban, A., & Fedriani, J. M. (2013). Context-dependent fruit–frugivore interactions: partner identities and spatio-temporal variations. *Oikos*, *122*(6), 943-951.

Perea, R., Dirzo, R., San Miguel, A., & Gil, L. (2016). Post-dispersal seed recovery by animals: is it a plant-or an animal-driven process? *Oikos*, *125*(8), 1203-1210.

Perea, R., González, R., San Miguel, A., & Gil, L. (2011a). Moonlight and shelter cause differential seed selection and removal by rodents. *Animal Behaviour*, *82*(4), 717-723.

Perea, R., San Miguel, A., & Gil, L. (2011b). Acorn dispersal by rodents: the importance of re-dispersal and distance to shelter. *Basic and Applied Ecology*, *12*(5), 432-439.

Periago, M.E., Chillo, V., & Ojeda, R.A. (2015). Loss of mammalian species from the South American Gran Chaco: empty savanna syndrome? *Mammal review*, *45*(1), 41-53.

Pires, M.M., Galetti, M., Donatti, C.I., Pizo, M.A., Dirzo, R., & Guimarães, P.R. (2014). Reconstructing past ecological networks: the reconfiguration of seed-dispersal interactions after megafaunal extinction. *Oecologia*, *175*(4), 1247-1256.

Poschlod, P., & WallisDeVries, M.F. (2002). The historical and socioeconomic perspective of calcareous grasslands – lessons from the distant and recent past. *Biological Conservation*, *104*(3), 361-376.

Poschlod, P., Baumann, A., & Karlik, P. (2009). Origin and development of grasslands in Central Europe. In: *Grasslands in Europe* (pp. 15-25). KNNV Publishing.

Price, P.W. (1991). The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos*, 244-251.

Puerta-Piñero, C., María Gómez, J., & Schupp, E.W. (2010). Spatial patterns of acorn dispersal by rodents: do acorn crop size and ungulate presence matter? *Oikos*, *119*(1), 179-187.

QGIS Development Team (2009). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. Retrieved from <http://qgis.org>

R Core Team (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>

Renne, I.J., & Tracy, B.F. (2013). Disturbance intensity, timing and history interact to affect pasture weed invasion. *Basic and Applied Ecology*, *14*(1), 44-53.

Reynolds, H.G., & Glendening, G.E. (1949). Merriam kangaroo rat a factor in mesquite propagation on southern Arizona range lands. *Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives*, *2*(4), 193-197.

Ribeiro, J.F., & Vieira, E.M. (2016). Microhabitat selection for caching and use of potential landmarks for seed recovery by a neotropical rodent. *Journal of Zoology*, *300*(4), 274-280.

Riofrío-Lazo, M., & Páez-Rosas, D. (2015). Feeding habits of introduced black rats, *Rattus rattus*, in nesting colonies of Galapagos Petrel on San Cristóbal Island, Galapagos. *PLoS One*, *10*(5), e0127901.

Ripple, W.J., Newsome, T.M., Wolf, C., Dirzo, R., ... & Van Valkenburgh, B. (2015). Collapse of the world's largest herbivores. *Science advances*, *1*(4), e1400103.

Rosin, C., & Poulsen, J.R. (2017). Telemetric tracking of scatterhoarding and seed fate in a Central African forest. *Biotropica*, *49*(2), 170-176.

Rumeu, B., Elias, R.B., Padilla, D.P., Melo, C., & Nogales, M. (2011). Differential seed dispersal systems of endemic junipers in two oceanic Macaronesian archipelagos: the influence of biogeographic and biological characteristics. *Plant Ecology*, *212*(5), 911-921.

Rusch, U.D., Midgley, J.J., & Anderson, B. (2014). Seasonal fluctuations in rodent seed caching and consumption behaviour in fynbos shrublands:

implications for fire management. *South African Journal of Botany*, 93, 217-221.

Rutter, S. M. (2006). Diet preference for grass and legumes in free-ranging domestic sheep and cattle: Current theory and future application. *Applied Animal Behaviour Science*, 97(1), 17-35.

Rühe, F., & Hohmann, U. (2004). Seasonal locomotion and home-range characteristics of European hares (*Lepus europaeus*) in an arable region in central Germany. *European Journal of Wildlife Research*, 50(3), 101-111.

Sahley, C.T., Cervantes, K., Pacheco, V., Salas, E., ... & Alonso, A. (2015). Diet of a sigmodontine rodent assemblage in a Peruvian montane forest. *Journal of Mammalogy*, 96(5), 1071-1080.

Sahley, C.T., Cervantes, K., Salas, E., Paredes, D., ... & Alonso, A. (2016). Primary seed dispersal by a sigmodontine rodent assemblage in a Peruvian montane forest. *Journal of Tropical Ecology*, 32(2), 125-134.

Samuni-Blank, M., Izhaki, I., Dearing, M.D., Gerchman, Y., ... & Arad, Z. (2012). Intraspecific directed deterrence by the mustard oil bomb in a desert plant. *Current biology*, 22(13), 1218-1220.

Santini, L., Di Marco, M., Visconti, P., Baisero, D., ... & Rondinini, C. (2013). Ecological correlates of dispersal distance in terrestrial mammals. *Hystrix*, 24(2):181-186.

Schenk, H.J. (2006). Root competition: beyond resource depletion. *Journal of Ecology*, 94(4), 725-739.

Schreiber, K.F., Drobnik, J., & Poschlod, P. (2009). Burning as management treatment for grassland fallows. *Forstarchiv*, 80(5), 265-279.

Schulze, K.A., Buchwald, R., & Heinken, T. (2014). Epizoochory via the hooves – the European bison (*Bison bonasus* L.) as a dispersal agent of seeds in an open-forest-mosaic. *Tuexenia*, 34(1), 131-144.

Schupp, E.W., Jordano, P., & Gómez, J.M. (2010). Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist*, 188(2), 333-353.

Schwartz, R.C., Evett, S.R., & Unger, P.W. (2003). Soil hydraulic properties of cropland compared with reestablished and native grassland. *Geoderma*, 116(1-2), 47-60.

Scott, K., Setterfield, S., Douglas, M., & Andersen, A. (2010). Soil seed banks confer resilience to savanna grass-layer plants during seasonal disturbance. *Acta Oecologica*, 36(2), 202-210.

Segan, D.B., Murray, K.A., & Watson, J.E. (2016). A global assessment of current and future biodiversity vulnerability to habitat loss–climate change interactions. *Global Ecology and Conservation*, 5, 12-21.

Seiwa, K., Watanabe, A., Irie, K., Kanno, H., ... & Akasaka, S. (2002). Impact of site-induced mouse caching and transport behaviour on regeneration in *Castanea crenata*. *Journal of vegetation science*, 13(4), 517-526.

Shariff, A.R., Biondini, M.E., & Grygiel, C.E. (1994). Grazing intensity effects on litter decomposition and soil nitrogen mineralization. *Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives*, 47(6), 444-449.

Shiels, A.B. (2011). Frugivory by introduced black rats (*Rattus rattus*) promotes dispersal of invasive plant seeds. *Biological Invasions*, 13(3), 781-792.

Shiels, A.B., & Drake, D.R. (2015). Barriers to seed and seedling survival of once-common Hawaiian palms: the role of invasive rats and ungulates. *AoB Plants*, 7.

Shimada, T. (2006). Salivary proteins as a defense against dietary tannins. *Journal of Chemical Ecology*, 32(6), 1149-1163.

Shimada, T., Takahashi, A., Shibata, M., & Yagihashi, T. (2015). Effects of within-plant variability in seed weight and tannin content on foraging behaviour of seed consumers. *Functional Ecology*, 29(12), 1513-1521.

Single, G. et al. (2001). Rodents. In: MacDonald, D. W. (Ed). *The Encyclopedia of Mammals (2nd ed.)*. Oxford University Press. pp. 578–587.

Smith, A.T., Johnston, C.H., Alves, P.C., & Hackländer, K. (Eds.). (2018). *Lagomorphs: pikas, rabbits, and hares of the world*. JHU Press.

Sokolov, V.E., Kotenkova, E.V., & Michailenko, A.G. (1998). *Mus spicilegus*. *Mammalian Species*, (592), 1-6.

Sommers, P., & Chesson, P. (2016). Caching rodents disproportionately disperse seed beneath invasive grass. *Ecosphere*, 7(12), e01596.

Sorensen, A.E. (1986). Seed dispersal by adhesion. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17(1), 443-463.

Stebbins, G.L. (1971). Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, II: seeds and seedlings. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2(1), 237-260.

Suárez-Esteban, A., Delibes, M., & Fedriani, J.M. (2013). Barriers or corridors? The overlooked role of unpaved roads in endozoochorous seed dispersal. *Journal of Applied Ecology*, 50(3), 767-774.

Sudnik-Wójcikowska, B., & Moysiyeenko, I.I. (2008). The floristic differentiation of microhabitats within kurgans in the desert steppe zone of southern Ukraine. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 77(2), 139-147.

Sudnik-Wójcikowska, B., & Moysiyeenko, I.I. (2010). Flora of kurgans in the forest steppe zone in Ukraine. *Chornomorsky Botanical Journal*, 6, 162-199.

Sun, S., & Zhang, H. (2013). Cache sites preferred by small rodents facilitate cache survival in a subtropical primary forest, central China. *Wildlife Research*, 40(4), 294-302.

Szenczi, P., Kopcsó, D., Bánszegi, O., & Altbäcker, V. (2012). The contribution of the vegetable material layer to the insulation capacities and water proofing of artificial *Mus spicilegus* mounds. *Mammalian Biology*, 77(5), 327-331.

Tälle, M., Deák, B., Poschlod, P., Valkó, O., Westerberg, L., & Milberg, P. (2016). Grazing vs. mowing: A meta-analysis of biodiversity benefits for grassland management. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 222, 200-212.

Tälle, M., Deák, B., Poschlod, P., Valkó, O., Westerberg, L., & Milberg, P. (2018). Similar effects of different mowing frequencies on the conservation

value of semi-natural grasslands in Europe. *Biodiversity and Conservation*, 27(10), 2451-2475.

Tamura, N., & Hayashi, F. (2008). Geographic variation in walnut seed size correlates with hoarding behaviour of two rodent species. *Ecological Research*, 23(3), 607-614.

Taylor, J.B., Cass, K.L., Armond, D.N., Madsen, M.D., ... & St. Clair, S. B. (2020). Deterring rodent seed-predation using seed-coating technologies. *Restoration Ecology*, 28(4), 927-936.

ter Braak, C., & Šmilauer, P. (2012). Canoco Reference manual and User's guide: Software for Canonical Community Ordination (version 5.0). *Microcomputer Power* (Ithaca, NY, USA) 496 pp.

Theimer, T.C., 2005. Rodent Scatterhoarders as Conditional Mutualists. In: Forget, P.M. et al. (Eds.), *Seed Fate: Predation, Dispersal and Seedling Establishment*. CABI publishing, Wallingford.

Thompson, K., Bakker, J., & Bekker, R. (1997). Soil seed banks of North West Europe: Methodology, density and longevity. *New Phytologist*, 136, 369-373.

Tilman, D. (1993). Species richness of experimental productivity gradients: how important is colonization limitation? *Ecology*, 74(8), 2179-2191.

Torma, A., Császár, P., Bozsó, M., Deák, B., ... & Gallé, R. (2019). Species and functional diversity of arthropod assemblages (Araneae, Carabidae, Heteroptera and Orthoptera) in grazed and mown salt grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 273, 70-79.

Tóth, E., Deák, B., Valkó, O., Kelemen, A., ... & Török, P. (2018). Livestock type is more crucial than grazing intensity: Traditional cattle and sheep grazing in short-grass steppes. *Land Degradation & Development*, 29(2), 231-239.

Traveset, A.A.J.A., Robertson, A.W., & Rodríguez-Pérez, J. (2007). A review on the role of endozoochory in seed germination. In: Andrew, J., et al. (Eds.), *Seed Dispersal: Theory And Its Application In A Changing World*, pp. 78-103.

Uraguchi, K., & Takahashi, K. (1998). Den site selection and utilization by the red fox in Hokkaido, Japan. *Mammal Study*, 23(1), 31-40.

Valkó, O., & Deák, B. (2021). Increasing the potential of prescribed burning for the biodiversity conservation of European grasslands. *Current Opinion in Environmental Science & Health*, 100268.

Valkó, O., Deák, B., Magura, T., Török, P., ... & Tóthmérész, B. (2016a). Supporting biodiversity by prescribed burning in grasslands – A multi-taxa approach. *Science of the Total Environment*, 572, 1377-1384.

Valkó, O., Deák, B., Török, P., Kelemen, A., ... & Tóthmérész, B. (2017). Filling up the gaps – Passive restoration does work on linear landscape elements. *Ecological Engineering*, 102, 501-508.

Valkó, O., Deák, B., Török, P., Kirmer, A., ... & Tothmérész, B. (2016b). High-diversity sowing in establishment gaps: a promising new tool for enhancing grassland biodiversity. *Tuexenia*, 36, 359-378.

Valkó, O., Tölgyesi, C., Kelemen, A., Bátori, Z., ... & Deák, B. (2021). Steppe Marmot (*Marmota bobak*) as ecosystem engineer in arid steppes. *Journal of Arid Environments*, 184, 104244.

Van der Pijl, L. (1969). *Principles of dispersal in higher plants* (Vol. 214). Berlin: Springer-Verlag.

Van Leeuwen, C.H., Beukeboom, R., Nolet, B.A., Bakker, E.S., & Pollux, B. J. (2016). Locomotion during digestion changes current estimates of seed dispersal kernels by fish. *Functional Ecology*, 30(2), 215-225.

van Leeuwen, C.H., Tella, J.L., & Green, A.J. (2020). Animal-mediated dispersal in understudied systems. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 508.

Vander Wall, S.B. (1990). *Food hoarding in animals*. University of Chicago Press.

Vander Wall, S.B. (1993). A model of caching depth: implications for scatter hoarders and plant dispersal. *The American Naturalist*, 141(2), 217-232.

Vander Wall, S.B. (2010). How plants manipulate the scatter-hoarding behaviour of seed-dispersing animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1542), 989-997.

Vander Wall, S.B., & Jenkins, S.H. (2011). Plant-animal interactions and climate: Why do yellow pine chipmunks (*Tamias amoenus*) and eastern chipmunks (*Tamias striatus*) have such different effects on plants? *Ecoscience*, 18(2), 130-137.

Vander Wall, S.B., Hager, E.C., & Kuhn, K.M. (2005b). Pilfering of stored seeds and the relative costs of scatter-hoarding versus larder-hoarding in yellow pine chipmunks. *Western North American Naturalist*, 248-257.

Vander Wall, S.B., Kuhn, K.M., & Beck, M.J. (2005a). Seed removal, seed predation, and secondary dispersal. *Ecology*, 86(3), 801-806.

Varela, O., & Bucher, E.H. (2006). Passage time, viability, and germination of seeds ingested by foxes. *Journal of Arid Environments*, 67(4), 566-578.

Varga, A., Molnár, Z., Biró, M., Demeter, L., ... & Babai, D. (2016). Changing year-round habitat use of extensively grazing cattle, sheep and pigs in East-Central Europe between 1940 and 2014: Consequences for conservation and policy. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 234, 142-153.

Vavra, M. (2005). Livestock grazing and wildlife: developing compatibilities. *Rangeland Ecology & Management*, 58(2), 128-134.

Velez, S., Chacoff, N.P., & Campos, C.M. (2016). Seed predation and removal from faeces in a dry ecosystem. *Basic and Applied Ecology*, 17(2), 145-154.

Walker, L.R., Vrooman, S.S., & Thompson, D.B. (2015). Rodent mounds facilitate shrubs and shrubs inhibit seedlings in the Mojave Desert, USA. *Journal of Arid Environments*, 113, 95-101.

Watts, S.M. (2010). Pocket gophers and the invasion and restoration of native bunchgrass communities. *Restoration Ecology*, 18(1), 34-40.

Whitford, W.G., & Kay, F.R. (1999). Biopedturbation by mammals in deserts: a review. *Journal of Arid Environments*, 41(2), 203-230.

Widgren, M., & Pedersen, E.A. (2011). Agriculture in Sweden: 800 BC-AD 1000.

Wilcove, D.S., & Wikelski, M. (2008). Going, going, gone: is animal migration disappearing. *PLoS Biology*, 6(7), e188.

Wilkinson, M.T., Richards, P.J., & Humphreys, G.S. (2009). Breaking ground: pedological, geological, and ecological implications of soil bioturbation. *Earth-Science Reviews*, 97(1-4), 257-272.

Will, H., & Tackenberg, O. (2008). A mechanistic simulation model of seed dispersal by animals. *Journal of Ecology*, 96(5), 1011-1022.

Willson, M.F., Rice, B.L., & Westoby, M. (1990). Seed dispersal spectra: a comparison of temperate plant communities. *Journal of Vegetation Science*, 1(4), 547-562.

Wotton, D.M., & Kelly, D. (2011). Frugivore loss limits recruitment of large-seeded trees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1723), 3345-3354.

Wu, R., Chai, Q., Zhang, J., Zhong, M., ... & Shao, X. (2015). Impacts of burrows and mounds formed by plateau rodents on plant species diversity on the Qinghai-Tibetan Plateau. *The Rangeland Journal*, 37(1), 117-123.

Xiao, Z., & Zhang, Z. (2016). Contrasting patterns of short-term indirect seed–seed interactions mediated by scatter-hoarding rodents. *Journal of Animal Ecology*, 85(5), 1370-1377.

Xiao, Z., Gao, X., & Zhang, Z. (2013). The combined effects of seed perishability and seed size on hoarding decisions by Pére David's rock squirrels. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67(7), 1067-1075.

Xiao, Z., Zhang, Z., & Wang, Y. (2004). Impacts of scatter-hoarding rodents on restoration of oil tea *Camellia oleifera* in a fragmented forest. *Forest Ecology and Management*, 196(2-3), 405-412.

Xiong, S., & Nilsson, C. (1999). The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology*, 87(6), 984-994.

Yang, X., Yan, C., Gu, H., & Zhang, Z. (2020). Interspecific synchrony of seed rain shapes rodent-mediated indirect seed–seed interactions of sympatric tree species in a subtropical forest. *Ecology Letters*, 23(1), 45-54.

Yang, Y., & Yi, X. (2011). Effectiveness of Korean pine (*Pinus koraiensis*) seed dispersal by small rodents in fragmented and primary forests. *Polish Journal of Ecology*, 59(2), 413-422.

Yi, X., & Wang, Z. (2015). Context-dependent seed dispersal determines acorn survival of sympatric oak species. *Plant Ecology*, 216(1), 123-132.

Yi, X., Xiao, Z., & Zhang, Z. (2008). Seed dispersal of Korean pine *Pinus koraiensis* labeled by two different tags in a northern temperate forest, northeast China. *Ecological Research*, 23(2), 379-384.

Yoshihara, Y., Okuro, T., Undarmaa, J., Sasaki, T., & Takeuchi, K. (2009). Are small rodents key promoters of ecosystem restoration in harsh environments? A case study of abandoned croplands on Mongolian grasslands. *Journal of Arid Environments*, 73(3), 364-368.

Yu, F., Shi, X., Zhang, X., Yi, X., ... & Ma, J. (2017). Effects of selective logging on rodent-mediated seed dispersal. *Forest ecology and management*, 406, 147-154.

Zar, J. H. (1999). *Biological statistics*. Prentice Hall, New Jersey

Zhang, H., Chu, W., & Zhang, Z. (2017). Cultivated walnut trees showed earlier but not final advantage over its wild relatives in competing for seed dispersers. *Integrative Zoology*, 12(1), 12-25.

Zhang, H., Wang, Y., & Zhang, Z. (2009). Domestic goat grazing disturbance enhances tree seed removal and caching by small rodents in a warm-temperate deciduous forest in China. *Wildlife Research*, 36(7), 610-616.

Zhang, Y., Yu, J., Sichilima, A. M., Wang, W., & Lu, J. (2016). Effects of thinning on scatter-hoarding by rodents in temperate forest. *Integrative Zoology*, 11(3), 182-190.

Zhang, Y., Zhang, Z., & Liu, J. (2003). Burrowing rodents as ecosystem engineers: the ecology and management of plateau zokors *Myospalax fontanierii* in alpine meadow ecosystems on the Tibetan Plateau. *Mammal Review*, 33(3-4), 284-294.

Zhao, X., Zhao, L., Xu, T., & Xu, S. (2020). The plateau pika has multiple benefits for alpine grassland ecosystem in Qinghai-Tibet Plateau. *Ecosystem Health and Sustainability*, 6(1).

Zimmermann, Z., Szabo, G., Csathó, I.A., Sallainé Kapocsi, J., ... & Bartha, S. (2014). The impact of the lesser blind mole rat [*Nannospalax* (superspecies

*leucodon*)] on the species composition and diversity of a loess steppe in Hungary. *Applied Ecology and Environmental Research*, 12(2), 577-588.

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., & Smith, G.M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R* (p. 574). New York: Springer.

Zwolak, R., & Crone, E.E. (2012). Quantifying the outcome of plant-granivore interactions. *Oikos*, 121(1), 20-27.

## Függelékek

**Függelék 1. táblázat.** A 4m×4m-es négyzetekben talált növényfajok listája és a fajok frekvenciája (1-5).

Legelt ürmös szikes puszták.

Faj	Funkcionális csoport	Frekvencia
<i>Alopecurus pratensis</i>	generalista	1
<i>Anthemis ruthenica</i>	specialista	1
<i>Aster sedifolius</i>	specialista	1
<i>Atriplex littorale</i>	gyom	5
<i>Bromus hordeaceus</i>	gyom	5
<i>Camphorosma annua</i>	specialista	1
<i>Carex praecox</i>	specialista	1
<i>Cerastium dubium</i>	specialista	3
<i>Elymus repens</i>	gyom	1
<i>Festuca pseudovina</i>	generalista	5
<i>Lepidium ruderales</i>	gyom	3
<i>Limonium gmelinii</i> subsp. <i>hungaricum</i>	specialista	4
<i>Matricaria recutita</i>	specialista	2
<i>Plantago maritima</i>	specialista	1
<i>Plantago schwarzenbergiana</i>	specialista	4
<i>Plantago tenuiflora</i>	specialista	5
<i>Podospermum canum</i>	specialista	5
<i>Polygonum aviculare</i>	gyom	2
<i>Puccinellia limosa</i>	specialista	5
<i>Taraxacum officinale</i>	gyom	1
<i>Trifolium angulatum</i>	specialista	4
<i>Trifolium retusum</i>	specialista	5

Kezeletlen ürmös szikes puszták.

Faj	Funkcionális csoport	Frekvencia
<i>Artemisia santonicum</i>	specialista	5
<i>Aster tripolium</i>	specialista	4
<i>Bromus hordeaceus</i>	gyom	1
<i>Cerastium dubium</i>	specialista	1
<i>Elymus repens</i>	gyom	2
<i>Festuca pseudovina</i>	generalista	5
<i>Limonium gmelinii</i> subsp. <i>hungaricum</i>	specialista	5
<i>Puccinellia limosa</i>	specialista	2
<i>Trifolium angulatum</i>	specialista	1

Legelt füves szikespuszták.

Faj	Funkcionális csoport	Frekvencia
<i>Achillea collina</i>	generalista	5
<i>Achillea setacea</i>	specialista	2
<i>Artemisia santonicum</i>	specialista	4
<i>Bromus hordeaceus</i>	gyom	3
<i>Bromus sterilis</i>	gyom	2
<i>Bupleurum tenuissimum</i>	specialista	5
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	gyom	2
<i>Carex praecox</i>	specialista	2
<i>Carex stenophylla</i>	specialista	3
<i>Centaurea jacea</i> subsp. <i>angustifolia</i>	generalista	1
<i>Cerastium dubium</i>	specialista	5
<i>Cerastium glutinosum</i>	specialista	1
<i>Crepis tectorum</i>	gyom	1
<i>Dianthus ponederae</i>	specialista	2
<i>Elymus repens</i>	gyom	5
<i>Festuca pseudovina</i>	generalista	5
<i>Gypsophila muralis</i>	generalista	5
<i>Inula britannica</i>	generalista	4
<i>Koeleria cristata</i>	specialista	4
<i>Lotus corniculatus</i>	generalista	3
<i>Myosotis stricta</i>	generalista	1
<i>Ornithogalum kochii</i>	specialista	4
<i>Plantago lanceolata</i>	generalista	5
<i>Plantago maritima</i>	specialista	5
<i>Poa bulbosa</i>	generalista	5
<i>Podospermum canum</i>	specialista	2
<i>Podospermum laciniatum</i>	specialista	2
<i>Polygonum aviculare</i>	gyom	1
<i>Potentilla argentea</i>	generalista	2
<i>Scleranthus annuus</i>	gyom	3
<i>Trifolium angulatum</i>	specialista	5
<i>Trifolium arvense</i>	generalista	5
<i>Trifolium campestre</i>	generalista	5
<i>Trifolium retusum</i>	specialista	5
<i>Trifolium striatum</i>	specialista	5
<i>Trifolium strictum</i>	specialista	5

Faj	Funkcionális csoport	Frekvencia
<i>Veronica arvensis</i>	generalista	1
<i>Veronica verna</i>	specialista	2

Kezeletlen füves szikespuszták.

Faj	Funkcionális csoport	Frekvencia
<i>Achillea collina</i>	generalista	4
<i>Achillea setacea</i>	specialista	3
<i>Alopecurus pratensis</i>	generalista	2
<i>Artemisia santonicum</i>	specialista	4
<i>Bromus hordeaceus</i>	gyom	5
<i>Bromus sterilis</i>	gyom	3
<i>Bupleurum tenuissimum</i>	specialista	5
<i>Cerastium dubium</i>	specialista	5
<i>Cerastium glutinosum</i>	specialista	1
<i>Festuca pseudovina</i>	generalista	5
<i>Galium verum</i>	generalista	1
<i>Gypsophila muralis</i>	generalista	5
<i>Limonium gmelinii</i> subsp. <i>hungaricum</i>	specialista	2
<i>Plantago lanceolata</i>	generalista	1
<i>Plantago maritima</i>	specialista	1
<i>Podospermum canum</i>	specialista	3
<i>Polygonum aviculare</i>	gyom	1
<i>Trifolium angulatum</i>	specialista	5
<i>Trifolium campestre</i>	generalista	3
<i>Trifolium retusum</i>	specialista	5
<i>Trifolium striatum</i>	specialista	1
<i>Veronica verna</i>	specialista	1

Legelt homoki legelők.

Faj	Funkcionális csoport	Frekvencia
<i>Achillea millefolium</i>	generalista	2
<i>Anthemis ruthenica</i>	specialista	1
<i>Apera spica-venti</i>	gyom	5
<i>Bromus hordeaceus</i>	gyom	5
<i>Bromus tectorum</i>	generalista	3
<i>Carex stenophylla</i>	specialista	5
<i>Cerastium semidecandrum</i>	specialista	5
<i>Conyza canadensis</i>	gyom	5
<i>Cynodon dactylon</i>	gyom	5
<i>Equisetum ramosissimum</i>	specialista	1
<i>Erodium cicutarium</i>	gyom	5
<i>Erophila verna</i>	generalista	2
<i>Eryngium campestre</i>	gyom	5
<i>Festuca pseudovina</i>	generalista	2
<i>Filago arvensis</i>	generalista	5
<i>Hypochoeris radicata</i>	generalista	1
<i>Jasione montana</i>	specialista	1
<i>Kochia laniflora</i>	specialista	1
<i>Kochia prostrata</i>	specialista	1
<i>Koeleria glauca</i>	specialista	1
<i>Minuartia viscosa</i>	specialista	2
<i>Myosotis stricta</i>	generalista	3
<i>Plantago lanceolata</i>	generalista	1
<i>Poa angustifolia</i>	generalista	2
<i>Poa bulbosa</i>	generalista	5
<i>Potentilla argentea</i>	generalista	2
<i>Rumex acetosa</i>	gyom	3
<i>Rumex acetosella</i>	gyom	1
<i>Scleranthus annuus</i>	gyom	5
<i>Setaria viridis</i>	gyom	2
<i>Trifolium arvense</i>	generalista	3
<i>Trifolium campestre</i>	generalista	1
<i>Verbascum phlomoides</i>	generalista	1
<i>Veronica arvensis</i>	generalista	1
<i>Veronica verna</i>	specialista	5
<i>Vulpia myuros</i>	generalista	4

Kezeletlen homoki legelők.

Faj	Funkcionális csoport	Frekvencia
<i>Achillea setacea</i>	specialista	5
<i>Agrostis stolonifera</i>	generalista	4
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	gyom	2
<i>Anthemis ruthenica</i>	specialista	2
<i>Asperula cynanchica</i>	specialista	1
<i>Carex praecox</i>	specialista	3
<i>Carex stenophylla</i>	specialista	4
<i>Carex supina</i>	specialista	4
<i>Carlina vulgaris</i>	gyom	1
<i>Cerastium semidecandrum</i>	specialista	1
<i>Chondrilla juncea</i>	generalista	5
<i>Conyza canadensis</i>	gyom	4
<i>Crataegus monogyna</i>	generalista	1
<i>Crepis rhoeadifolia</i>	gyom	3
<i>Crepis tectorum</i>	gyom	3
<i>Cruciata pedemontana</i>	specialista	1
<i>Cynodon dactylon</i>	gyom	4
<i>Equisetum ramosissimum</i>	specialista	5
<i>Eryngium campestre</i>	gyom	3
<i>Erysimum diffusum</i>	specialista	1
<i>Festuca pseudovina</i>	generalista	5
<i>Festuca vaginata</i>	specialista	1
<i>Galium verum</i>	generalista	1
<i>Hieracium pilosella</i>	generalista	1
<i>Hypericum perforatum</i>	generalista	2
<i>Hypochoeris radicata</i>	generalista	4
<i>Inula britannica</i>	generalista	1
<i>Jasione montana</i>	specialista	1
<i>Koeleria glauca</i>	specialista	3
<i>Luzula campestris</i>	generalista	2
<i>Myosotis stricta</i>	generalista	1
<i>Padus serotina</i>	gyom	1
<i>Petrorhagia prolifera</i>	specialista	1
<i>Picris hieracioides</i>	gyom	2
<i>Plantago lanceolata</i>	generalista	1
<i>Potentilla arenaria</i>	specialista	5

Faj	Funkcionális csoport	Frekvencia
<i>Rumex acetosa</i>	gyom	4
<i>Rumex acetosella</i>	gyom	1
<i>Scleranthus annuus</i>	gyom	1
<i>Thymus glabrescens</i> subsp. <i>degenianus</i>	specialista	5
<i>Trifolium arvense</i>	generalista	1
<i>Verbascum phlomoides</i>	generalista	1
<i>Veronica verna</i>	specialista	4
<i>Vicia lathyroides</i>	specialista	2

**Függelék 2. táblázat.** A természetközeli és agrártájakban található kurgánok kotorékjainak és a bolygatatlan gyepeinek meghatározó karakterfajai. Jelölések: \*\*\*  $p < 0,001$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*  $p < 0,05$ .

Faj	Táji környezet	Mikroélőhely típusa	Indikátor érték	$p$	Frekvencia
<i>Poa angustifolia</i>	természetközeli	gyep	0,44	***	61
<i>Alopecurus pratensis</i>	természetközeli	gyep	0,41	***	37
<i>Convolvulus arvensis</i>	természetközeli	gyep	0,40	***	55
<i>Cruciata pedemontana</i>	természetközeli	gyep	0,37	***	11
<i>Achillea collina</i>	természetközeli	gyep	0,34	***	21
<i>Trifolium striatum</i>	természetközeli	gyep	0,33	***	10
<i>Galium verum</i>	természetközeli	gyep	0,31	**	31
<i>Cerastium dubium</i>	természetközeli	gyep	0,31	***	20
<i>Trifolium retusum</i>	természetközeli	gyep	0,30	***	9
<i>Taraxacum officinale</i>	természetközeli	gyep	0,23	***	7
<i>Podospermum canum</i>	természetközeli	gyep	0,23	***	8
<i>Potentilla argentea</i>	természetközeli	gyep	0,19	**	15
<i>Crepis rhoeadifolia</i>	természetközeli	gyep	0,16	**	6
<i>Stellaria graminea</i>	természetközeli	gyep	0,16	**	6
<i>Plantago lanceolata</i>	természetközeli	gyep	0,16	**	7
<i>Trifolium angulatum</i>	természetközeli	gyep	0,13	*	4
<i>Cerastium semidecandrum</i>	természetközeli	gyep	0,13	*	5
<i>Festuca pseudovina</i>	természetközeli	gyep	0,13	*	10
<i>Festuca pratensis</i>	természetközeli	gyep	0,13	*	5
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	természetközeli	kotorék	0,56	***	32
<i>Polygonum aviculare</i>	természetközeli	kotorék	0,43	***	22
<i>Bromus tectorum</i>	természetközeli	kotorék	0,33	**	42
<i>Chenopodium album</i>	természetközeli	kotorék	0,26	**	19
<i>Bromus mollis</i>	természetközeli	kotorék	0,26	**	33
<i>Torilis arvensis</i>	természetközeli	kotorék	0,24	**	12
<i>Elymus repens</i>	természetközeli	kotorék	0,22	*	29
<i>Hordeum murinum</i>	természetközeli	kotorék	0,20	***	6
<i>Onopordum acanthium</i>	természetközeli	kotorék	0,20	***	6
<i>Tripleurospermum perforatum</i>	természetközeli	kotorék	0,13	*	5

<b>Faj</b>	<b>Táji környezet</b>	<b>Mikroélőhely típusa</b>	<b>Indikátor érték</b>	<b>p</b>	<b>Frekvencia</b>
<i>Carex praecox</i>	agrár	gyep	0,55	***	26
<i>Salvia nemorosa</i>	agrár	gyep	0,44	***	23
<i>Elymus hispidus</i>	agrár	gyep	0,41	***	33
<i>Phlomis tuberosa</i>	agrár	gyep	0,33	***	10
<i>Thymus glabrescens</i>	agrár	gyep	0,24	**	9
<i>Euphorbia cyparissias</i>	agrár	gyep	0,17	**	9
<i>Festuca rupicola</i>	agrár	gyep	0,15	*	11
<i>Fragaria viridis</i>	agrár	gyep	0,10	*	3
<i>Carduus acanthoides</i>	agrár	kotorék	0,30	**	41
<i>Cynodon dactylon</i>	agrár	kotorék	0,16	**	9
<i>Papaver rhoeas</i>	agrár	kotorék	0,15	**	7
<i>Fallopia convolvulus</i>	agrár	kotorék	0,14	*	7
<i>Phragmites australis</i>	agrár	kotorék	0,13	*	12



Nyilvántartási szám: DEENK/65/2022.PL  
Tárgy: PhD Publikációs Lista

Jelölt: Godó Laura

Doktori Iskola: Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

MTMT azonosító: 10068227

### A PhD értekezés alapjául szolgáló közlemények

#### Magyar nyelvű tudományos közlemények hazai folyóiratban (1)

1. **Godó, L.:** A legelés léptékfüggő hatásai szikes- és homoki gyepek fajgazdagságára.  
*Termvéd. közl.* 24, 75-84, 2018. ISSN: 1216-4585.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.20332/tvk-jnatconserv.2018.24.75>

#### Idegen nyelvű tudományos közlemények külföldi folyóiratban (3)

2. **Godó, L., Valkó, O., Borza, S., Deák, B.:** A global review on the role of small rodents and lagomorphs (clade Glires) in seed dispersal and plant establishment.  
*Glob. Ecol. Conserv.* 33, 1-17, 2022. ISSN: 2351-9894.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01982>  
IF: 3.38 (2020)
3. **Godó, L., Tóthmérész, B., Valkó, O., Tóth, K., Kiss, R., Radócz, S., Kelemen, A., Török, P., Švamberková, E., Deák, B.:** Ecosystem engineering by foxes is mediated by the landscape context: a case study from steppic burial mounds.  
*Ecol. Evol.* 8 (14), 7044-7054, 2018. ISSN: 2045-7758.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1002/ece3.4224>  
IF: 2.415
4. **Godó, L., Valkó, O., Tóthmérész, B., Török, P., Kelemen, A., Deák, B.:** Scale-dependent effects of grazing on the species richness of alkaline and sand grasslands.  
*Tuexenia.* 37, 229-246, 2017. ISSN: 0722-494X.  
IF: 1.125





### További közlemények

#### Magyar nyelvű tudományos közlemények hazai folyóiratban (4)

5. Borza, S., **Godó, L.**, Csathó, A. I., Valkó, O., Deák, B.: A közúti közlekedés természetkárosító hatása a magyarországi gerincesfaunára: Szakirodalmi áttekintés.  
*Termvéd. közl.* 27, 1-17, 2021. ISSN: 1216-4585.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.20332/tvk-jnatconserv.2021.27.1>
6. Kiss, R., László, S., Tóth, K., Balogh, N., **Godó, L.**, Körmöczi, Z., Radócz, S., Lukács, K.: Eltérő kezelési típusok alkalmazása kékerperjés láprétek fenntartására.  
*Gyepgazdálk. Közl.* 16 (1), 19-24, 2018. ISSN: 1785-2498.
7. Kiss, R., Lukács, K., **Godó, L.**, Radócz, S., Körmöczi, Z., Tóth, K.: A fitomassza szerepe a Létavértesi Falurét fajgazdagságának fenntartásában.  
*Gyepgazdálk. Közl.* 15, 23-28, 2017. ISSN: 1785-2498.
8. **Godó, L.**, Hüse, B.: Városi gyepes területek szerepe a faji sokféleség fenntartásában.  
*Gyepgazdálk. Közl.* 14 (2), 3-11, 2016. ISSN: 1785-2498.

#### Idegen nyelvű tudományos közlemények hazai folyóiratban (1)

9. Kiss, R., Sonkoly, J., Török, P., Tóthmérész, B., Deák, B., Tóth, K., Lukács, K., **Godó, L.**, Kelemen, A., Migléc, T., Radócz, S., Tóth, E., Balogh, N., Valkó, O.: Germination capacity of 75 herbaceous species of the Pannonian flora and implications for restoration.  
*Acta Bot. Hung.* 60 (3-4), 357-368, 2018. ISSN: 0236-6495.  
DOI: <https://doi.org/10.1556/034.60.2018.3-4.7>

#### Idegen nyelvű tudományos közlemények külföldi folyóiratban (5)

10. Kiss, R., Deák, B., Tóthmérész, B., Migléc, T., Tóth, K., Török, P., Lukács, K., **Godó, L.**, Körmöczi, Z., Radócz, S., Kelemen, A., Sonkoly, J., Kirmer, A., Tischew, S., Švamberková, E., Valkó, O.: Establishment gaps in species-poor grasslands: artificial biodiversity hotspots to support the colonization of target species.  
*Restor. Ecol.* 29 (S1), 1-8, 2021. ISSN: 1061-2971.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/rec.13135>  
IF: 3.404 (2020)
11. Kiss, R., Deák, B., Tóthmérész, B., Migléc, T., Tóth, K., Török, P., Lukács, K., **Godó, L.**, Körmöczi, Z., Radócz, S., Borza, S., Kelemen, A., Sonkoly, J., Kirmer, A., Tischew, S., Valkó, O.: Zoochory on and off: A field experiment for trait-based analysis of establishment success of grassland species.  
*J. Veg. Sci.* 32 (4), 1-12, 2021. ISSN: 1100-9233.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/jvs.13051>  
IF: 2.685 (2020)





12. Sonkoly, J., Valkó, O., Balogh, N., **Godó, L.**, Kelemen, A., Kiss, R., Migléc, T., Tóth, E., Tóth, K., Tóthmérész, B., Török, P.: Germination response of invasive plants to soil burial depth and litter accumulation is species-specific.  
*J. Veg. Sci.* 31 (6), 1079-1087, 2020. ISSN: 1100-9233.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/jvs.12891>  
IF: 2.685
13. Valkó, O., Lukács, K., Deák, B., Kiss, R., Migléc, T., Tóth, K., Tóth, Á., **Godó, L.**, Radócz, S., Sonkoly, J., Kelemen, A., Tóthmérész, B.: Laundry washing increases dispersal efficiency of cloth-dispersed propagules.  
*NeoBiota.* 61, 1-16, 2020. ISSN: 1619-0033.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.3897/neobiota.61.53730>  
IF: 3.684
14. Borza, S., Deák, B., **Godó, L.**, Valkó, O.: Photo Story - Conservation values of the alkaline grasslands: Hortobágy National Park, East Hungary.  
*Pal. Grassl.* 46, 64-72, 2020. ISSN: 2627-9827.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.21570/EDGG.PG.46.64-72>

**A közlő folyóiratok összesített impakt faktora: 19,378**

**A közlő folyóiratok összesített impakt faktora (az értekezés alapjául szolgáló közleményekre): 6,92**

A DEENK a Jelölt által az iDEa Tudóstérbe feltöltött adatok bibliográfiai és tudományometriai ellenőrzését a tudományos adatbázisok és a Journal Citation Reports Impact Factor lista alapján elvégezte.

Debrecen, 2022.01.28.





Registry number: DEENK/65/2022.PL  
Subject: PhD Publication List

Candidate: Laura Godó

Doctoral School: Pál Juhász-Nagy Doctoral School of Biology and Environmental Sciences

MTMT ID: 10068227

### List of publications related to the dissertation

#### Hungarian scientific articles in Hungarian journals (1)

1. **Godó, L.:** A legelés léptékfüggő hatásai szikes- és homoki gyepek fajgazdagságára.  
*Termvéd. közl.* 24, 75-84, 2018. ISSN: 1216-4585.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.20332/tvk-jnatconserv.2018.24.75>

#### Foreign language scientific articles in international journals (3)

2. **Godó, L.,** Valkó, O., Borza, S., Deák, B.: A global review on the role of small rodents and lagomorphs (clade Glires) in seed dispersal and plant establishment.  
*Glob. Ecol. Conserv.* 33, 1-17, 2022. ISSN: 2351-9894.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01982>  
IF: 3.38 (2020)
3. **Godó, L.,** Tóthmérész, B., Valkó, O., Tóth, K., Kiss, R., Radócz, S., Kelemen, A., Török, P., Švamberková, E., Deák, B.: Ecosystem engineering by foxes is mediated by the landscape context: a case study from steppic burial mounds.  
*Ecol. Evol.* 8 (14), 7044-7054, 2018. ISSN: 2045-7758.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1002/ece3.4224>  
IF: 2.415
4. **Godó, L.,** Valkó, O., Tóthmérész, B., Török, P., Kelemen, A., Deák, B.: Scale-dependent effects of grazing on the species richness of alkaline and sand grasslands.  
*Tuexenia.* 37, 229-246, 2017. ISSN: 0722-494X.  
IF: 1.125





### List of other publications

#### Hungarian scientific articles in Hungarian journals (4)

5. Borza, S., **Godó, L.**, Csathó, A. I., Valkó, O., Deák, B.: A közúti közlekedés természetkárosító hatása a magyarországi gerincesfaunára: Szakirodalmi áttekintés.  
*Termvéd. közl.* 27, 1-17, 2021. ISSN: 1216-4585.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.20332/tvk-jnatconserv.2021.27.1>
6. Kiss, R., László, S., Tóth, K., Balogh, N., **Godó, L.**, Körmöczi, Z., Radócz, S., Lukács, K.: Eltérő kezelési típusok alkalmazása kékperjés láprétek fenntartására.  
*Gyepgazdálk. Közl.* 16 (1), 19-24, 2018. ISSN: 1785-2498.
7. Kiss, R., Lukács, K., **Godó, L.**, Radócz, S., Körmöczi, Z., Tóth, K.: A fitomassza szerepe a Létavértesi Falurét fajgazdagságának fenntartásában.  
*Gyepgazdálk. Közl.* 15, 23-28, 2017. ISSN: 1785-2498.
8. **Godó, L.**, Hüse, B.: Városi gyepes területek szerepe a faji sokféleség fenntartásában.  
*Gyepgazdálk. Közl.* 14 (2), 3-11, 2016. ISSN: 1785-2498.

#### Foreign language scientific articles in Hungarian journals (1)

9. Kiss, R., Sonkoly, J., Török, P., Tóthmérész, B., Deák, B., Tóth, K., Lukács, K., **Godó, L.**, Kelemen, A., Migléc, T., Radócz, S., Tóth, E., Balogh, N., Valkó, O.: Germination capacity of 75 herbaceous species of the Pannonian flora and implications for restoration.  
*Acta Bot. Hung.* 60 (3-4), 357-368, 2018. ISSN: 0236-6495.  
DOI: <https://doi.org/10.1556/034.60.2018.3-4.7>

#### Foreign language scientific articles in international journals (5)

10. Kiss, R., Deák, B., Tóthmérész, B., Migléc, T., Tóth, K., Török, P., Lukács, K., **Godó, L.**, Körmöczi, Z., Radócz, S., Kelemen, A., Sonkoly, J., Kirmer, A., Tischew, S., Švamberková, E., Valkó, O.: Establishment gaps in species-poor grasslands: artificial biodiversity hotspots to support the colonization of target species.  
*Restor. Ecol.* 29 (S1), 1-8, 2021. ISSN: 1061-2971.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/rec.13135>  
IF: 3.404 (2020)
11. Kiss, R., Deák, B., Tóthmérész, B., Migléc, T., Tóth, K., Török, P., Lukács, K., **Godó, L.**, Körmöczi, Z., Radócz, S., Borza, S., Kelemen, A., Sonkoly, J., Kirmer, A., Tischew, S., Valkó, O.: Zoochory on and off: A field experiment for trait-based analysis of establishment success of grassland species.  
*J. Veg. Sci.* 32 (4), 1-12, 2021. ISSN: 1100-9233.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/jvs.13051>  
IF: 2.685 (2020)





12. Sonkoly, J., Valkó, O., Balogh, N., **Godó, L.**, Kelemen, A., Kiss, R., Miglécz, T., Tóth, E., Tóth, K., Tóthmérész, B., Török, P.: Germination response of invasive plants to soil burial depth and litter accumulation is species-specific.  
*J. Veg. Sci.* 31 (6), 1079-1087, 2020. ISSN: 1100-9233.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/jvs.12891>  
IF: 2.685
13. Valkó, O., Lukács, K., Deák, B., Kiss, R., Miglécz, T., Tóth, K., Tóth, Á., **Godó, L.**, Radócz, S., Sonkoly, J., Kelemen, A., Tóthmérész, B.: Laundry washing increases dispersal efficiency of cloth-dispersed propagules.  
*NeoBiota.* 61, 1-16, 2020. ISSN: 1619-0033.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.3897/neobiota.61.53730>  
IF: 3.684
14. Borza, S., Deák, B., **Godó, L.**, Valkó, O.: Photo Story - Conservation values of the alkaline grasslands: Hortobágy National Park, East Hungary.  
*Pal. Grassl.* 46, 64-72, 2020. ISSN: 2627-9827.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.21570/EDGG.PG.46.64-72>

**Total IF of journals (all publications): 19,378**

**Total IF of journals (publications related to the dissertation): 6,92**

The Candidate's publication data submitted to the iDEa Tudóstér have been validated by DEENK on the basis of the Journal Citation Report (Impact Factor) database.

28 January, 2022

