



1949

**SZARVASMARHÁK SZELEKTÍV LEGELÉSÉNEK  
GYEPVEGETÁCIÓRA GYAKOROLT HATÁSAI**

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

Balogh Nóra

Témavezető:

Dr. Kelemen András, tudományos munkatárs

DEBRECENI EGYETEM

Természettudományi és Informatikai Doktori Tanács

Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

Debrecen, 2021



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

*Debrecen, 2021. május 24.*

.....  
*a jelölt aláírása*

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

*Az értekezés elfogadását javasolom.*

*Debrecen, 2021. május 24.*

.....  
*témavezető aláírása*



# SZARVASMARHÁK SZELEKTÍV LEGELÉSÉNEK GYEPVEGETÁCIÓRA GYAKOROLT HATÁSAI

Értekezés a doktori (Ph.D.) fokozat megszerzése érdekében  
a környezettudomány tudományágában

Írta: Balogh Nóra, okleveles környezetkutató

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

Témavezető: Dr. Kelemen András, tudományos munkatárs

Az értekezés bírálói:

Dr. ....  
Dr. ....  
Dr. ....

A bírálóbizottság:

elnök: Dr. ....  
tagok: Dr. ....  
Dr. ....  
Dr. ....  
Dr. ....

Az értekezés védésének időpontja: 2021. ....



## Tartalomjegyzék

<b>1. Bevezetés és irodalmi áttekintés.....</b>	<b>9</b>
<b>2. Célkitűzések .....</b>	<b>21</b>
<b>3. Anyag és módszer .....</b>	<b>24</b>
3.1. Mintaterületek .....	24
3.2. Mintavétel .....	27
<i>Legeléspreferencia vizsgálat</i> .....	27
<i>Növényi interakciók vizsgálata</i> .....	28
3.3. Adatfeldolgozás .....	30
<i>Legeléspreferencia vizsgálat</i> .....	30
<i>Növényi interakciók vizsgálata</i> .....	31
<b>4. Eredmények .....</b>	<b>33</b>
4.1. Legeléspreferencia vizsgálat .....	33
4.2. Növényi interakciók vizsgálata .....	38
<b>5. Diskusszió .....</b>	<b>41</b>
5.1. Legeléspreferencia vizsgálat .....	41
5.2. Növényi interakciók vizsgálata .....	44
<b>6. Összefoglaló.....</b>	<b>49</b>
<b>7. Új tudományos eredmények.....</b>	<b>53</b>
<b>8. Summary .....</b>	<b>54</b>
<b>Köszönetnyilvánítás.....</b>	<b>57</b>
<b>Irodalomjegyzék .....</b>	<b>58</b>



## 1. Bevezetés és irodalmi áttekintés

A gyepeknek kiemelt jelentőségük van a tájléptékű biodiverzitás megőrzésében és fenntartásában (Cousins és Lindborg 2008). Jó példa erre, hogy az európai endemikus edényes növényfajok 18,1%-a gyepterületekhez kötődik (Hobohm és Bruchmann 2009), emellett számos állatfaj élő-, táplálkozó- vagy szaporodóhelyei (Kiss és mtsi. 2016). Az elmúlt évtizedekben az Európa-szerte nagy kiterjedésű és összefüggő gyepterületek jelentős területcsökkenésen, fragmentálódáson és zavarások miatti átalakuláson mentek keresztül, amelyek a biodiverzitás jelentős csökkenéséhez (Dengler és mtsi. 2014; Habel és mtsi. 2013; Bátori és mtsi. 2020), kedvezőtlen fajösszetételbeli és vegetációs változásokhoz vezettek (Dengler és mtsi. 2014; Valkó és mtsi. 2011, 2012).

A természetközeli gyepek ökológiai állapotának romlását, diverzitásának csökkenését a kezelés felhagyása éppúgy veszélyeztetheti, mint az intenzívebbé váló tájhasználat (műtrágyázás, peszticidek használata, túllegeltetés) (Dengler és mtsi. 2014; Wesche és mtsi. 2016; Valkó és mtsi. 2012; Molnár és mtsi. 2020). Az Európában található természetközeli gyepek területe és diverzitása csökkenésében a művelés megváltozása (gyepek beépítése, felszántása, spontán cserjésedése és erdősülése, illetve a tervszerű erdő- és faültetvény telepítések) játszotta a legnagyobb szerepet. A napjainkban egyre fokozódó urbanizáció, továbbá az utak és más vonalas létesítmények számának nagymértékű

emelkedése szintén hozzájárult a gyepek területének jelentős mértékű csökkenéséhez, valamint a megmaradt gyepek fragmentálódásához (Evju és mtsi. 2015; Valkó és mtsi. 2017). A természetes ökoszisztémák agrár-ökoszisztémákká alakítása és az intenzív tájhasználat nemcsak a gyepek területének csökkenését idézte elő, hanem a megmaradt természetes élőhelyek fajösszetételének átalakulását is eredményezte, például az erősödő szegélyhatás folyamányaként bekövetkező fokozott káros anyag bemosódás és zavarás miatt (Burel és mtsi. 1998; Schlöpfer és mtsi. 1999). A nagy léptékben zajló tájátalakító folyamatok és a tájhasználat változása (szántók létesítése, vízrendezés, kemikáliák használata) eredményeként Európa-szerte megszűntek vagy átalakultak a korábbi jellemző élőhely-rendszerek (Bradshaw 1983; Bakker 1989).

A gyepek kezelés módjának megváltozása gyakran a vegetáció fitomassza viszonyainak megváltoztatásán keresztül fejti ki hatását a további vegetáció jellemzőkre (Deák és mtsi. 2015; Kelemen és mtsi. 2015a). A fitomassza mennyisége erősen befolyásolja a fajszámot (Kelemen és mtsi. 2013a), de a fajszám is hatással lehet a biomasszára (Sonkoly és mtsi. 2019). A fitomassza és a fajgazdagság kapcsolatának vizsgálata ökológiai és természetvédelmi szempontból is kulcsfontosságú a gyepekben zajló vegetációdinamikai folyamatok megértése szempontjából. A fitomassza mennyisége kismértékű zavarás esetén a gyepek produktivitásától függ, így a produktívitas jól jellemezhető a fitomassza értékek elemzésével (Kelemen és mtsi. 2013b). A produktívitas és a fajgazdagság kapcsolatára sok tényező hatással lehet, mint a vizsgált terület geológiai állapota (Cornwell és Grubb 2003), fragmentáltsága (Dolt és mtsi. 2005), a vizsgált közösség típusa

(Cornwell és Grubb 2003), valamint szukcessziós állapota (Bischoff és mtsi. 2005; Török és mtsi. 2017), vagy a vizsgálat léptéke (Mittelbach és mtsi. 2001; Gillman és Wright 2006). Globális léptékben egyes tanulmányok szerint pozitív, mások szerint unimodális (humped-back) ez az összefüggés (Mittelbach és mtsi. 2001; Fraser és mtsi. 2015). Tájléptékben (20-200 km-en belül) a humped-back összefüggés a legáltalánosabban kimutatott kapcsolat a fajgazdagság és a fitomassza között (Mittelbach és mtsi. 2001; Kelemen és mtsi. 2013a). Az összefüggést tanulmányozva megfigyelhetjük, hogy alacsony és magas fitomassza értékeknél egyaránt alacsony fajgazdagságot találunk, míg a legnagyobb fajgazdagságot közepes mennyiségű fitomasszánál figyelhetjük meg. A humped-back görbe felszálló ágát a legtöbb elmélet a csökkenő abiotikus stresszel (Grime 1973), a növekvő egyedsűrűséggel (Oksanen 1996), a talaj összetételének növekvő heterogenitásával (Tilman és Pacala 1993), valamint a közepes vagy kismértékű avarfelhalmozódással (Xiong és Nilsson 1999) magyarázzák. A görbe leszálló ágát az erősödő kompetíció (Kelemen és mtsi. 2015b), a növényfajok növekvő átlagos méretének következtében csökkenő egyedsűrűség (Oksanen 1996), a csökkenő mozaikosság és mikroélőhely-elérhetőség (Tilman és Pacala 1993; Bartha és mtsi. 2003), illetve a jelentős mértékű avarfelhalmozódás alakítja ki (Mittelbach és mtsi. 2001; Xiong és Nilsson 1999). A legtöbb vizsgálat szerint a 400 g/m<sup>2</sup>-nél nagyobb avarmennyiség már negatív hatással van a fajgazdagságra (Deák és mtsi. 2011; Kelemen és mtsi. 2013a; Miglécz és mtsi. 2013; Sonkoly és mtsi. 2020). Gyepközösségekben végzett vizsgálatokban a fajgazdagság csúcspontját jellemzően a 300-600 g/m<sup>2</sup> teljes fitomassza

értékeknél találták (Garcia és mtsi. 1993; Schaffers 2002). Hortobágyi szikes és löszgyepeken végzett vizsgálatok esetében a legmagasabb fajgazdagságot ennél magasabb fitomassza mennyiségeknél, mintegy  $750 \text{ g/m}^2$  teljes földfelszín feletti fitomasszájánál mutatták ki (Kelemen és mtsi. 2013b).

A fentiek miatt fontos a gyepek fitomassza mennyiségének a különböző hatások által történő változásainak megismerése. A gyepek biomasszája elsődlegesen a termőhely produktivitásától függ (Kelemen és mtsi. 2013a; Kelemen és mtsi. 2015a). Minél nagyobb az abiotikus stressz, annál alacsonyabb a produktivitás és ebből következően általában a biomassza is. Ez a különböző mértékben stresszelt gyepek esetében publikált fitomassza adatokon is jól látszik. Száraz szikes gyepekben a teljes biomassza  $110\text{-}200 \text{ g/m}^2$ , amelyből  $70\text{-}115 \text{ g/m}^2$  az élő biomassza (Kelemen és mtsi. 2013a,b; Tóth 2012). Nedvesebb szikeseken, amelyekre a szárazság-stressz nem, csupán a só-stressz jellemző már magasabb értékeket mértek, sziki sásrét esetében ez az érték  $350 \text{ g/m}^2$  volt, amelyből körülbelül  $150 \text{ g/m}^2$  volt az élő fitomassza (Kelemen és mtsi. 2013a,b; Tóth 2012). Száraz löszgyepekben is végeztek fitomassza-mennyiségi vizsgálatokat, itt csupán szárazság-stresszel kell számolni, nem jellemző a só-stressz és a tápanyaghiány, ezért itt a fentebb említett élőhelyekhez képest magasabb értékeket ( $400\text{-}1100 \text{ g/m}^2$  összfitomasszát) mértek, amelyből  $170\text{-}600 \text{ g/m}^2$  az élő fitomassza (Kelemen és mtsi. 2013a,b; Tóth 2012). Kedvező élőhelyi körülmények között, alacsony mértékű abiotikus stresszel jellemezhető hegyi kaszálókon végzett vizsgálatok  $750\text{-}1000 \text{ g/m}^2$  élő biomasszát mutattak ki (Valkó és mtsi. 2012).

Az élőhelyi stressz mellett a zavarástól (diszturbancia) is függ a gyepeken található biomassza mennyisége, a diszturbancia a már megtermelt biomassza eltávolítását jelenti, így leginkább a kezeléstől függ. A gyepek biodiverzitásának és állapotának helyreállítása érdekében fontos, hogy olyan hasznosítást végezzenek rajtuk, amely korábbi, természetvédelmi és ökológiai szempontból kedvező állapotuk kialakulásának és fenntartásának alapját jelentette, ez lehet legelés, kaszálás vagy égetés is (Balogh 2012; Török és mtsi. 2014; Valkó és mtsi. 2016, 2017).

A kaszálás, mint lehetséges hasznosítási forma, csökkenti az élő és holt fitomassza mennyiségét, ezáltal segítheti több, alacsony kompetíciós képességű, de a természetes gyepekre jellemző növényfaj megtelepedését (Billetter és mtsi. 2007; Gerard és mtsi. 2008). Ugyanakkor a kaszálás felhagyása káros lehet nemcsak a gyepek struktúrájára, de fajkészletére és diverzitására nézve is. A felhagyás után az avar mennyiségének felhalmozódása és az évelő gyomok megjelenése, illetve a fásszárúak térnyerése is fokozott kockázatot jelenthet (Diemer és mtsi. 2001; Hald és Vinther 2000; Kelemen és mtsi. 2014). Hegyi kaszálókon végzett vizsgálatok szerint a kaszált területeken (a kaszálás előtt) az avar mennyisége 75-85%-kal, míg az élő fitomassza mennyisége 55-60%-kal volt kevesebb, mint a nem kaszált területeken. Ez utóbbi főleg az egyszikű fitomasszában nyilvánult meg, a kétszikű fitomassza csökkenése nem volt szignifikáns (Valkó és mtsi. 2012). A kaszálás hatását vizsgálva gyeprekonstrukciót követően kialakult gyepek esetében arra jutottak, hogy a holt fitomassza 25-50%-kal volt magasabb a nem kaszált gyepekben, mint a kaszáltakban, míg az élő fitomassza

mennyiségében nem voltak szignifikáns különbségek (Kelemen és mtsi. 2014).

A gyepek kezelésének természetvédelmi és gazdasági szempontból is hatékony formája a legeltetés, melynek szerepe meghatározó a fitomassza időszakos eltávolításában, illetve az avarmennyiség felhalmozódás és a cserjésedés megakadályozásában vagy mérséklésében (Deák és mtsi. 2011). A legelés leginkább a fitomassza közvetlen fogyasztásán, a taposáson és az ürüléken keresztül hat a vegetációra (Kelemen és mtsi. 2019; Kovácsné Koncz és mtsi. 2020). A legeltetés a kaszálással összehasonlítva is kedvezőbb ökológiai állapotok kialakulásához vezethet, mivel számos faj propagulumait szállíthatják endo- és ektozoochóriával, és a zárt legelőkön a legelő állatok olyan lékeket nyithatnak meg, amelyekben lehetőség adódik a gyengébb kompetíciós képességű, gyepi kísérőfajok megtelepedésére (Kelemen és mtsi. 2015a; Mouissie és mtsi. 2005). Természetvédelmi és gazdasági szempontból is sokkal jobb megoldás, ha fenntartjuk az eddig bevált természetvédelmi kezelést a legelőkön, mintha a már leromlott állapotú gyepeket kellene helyreállítani (Török és mtsi. 2012; Valkó és mtsi. 2016), persze a legeltetés megfelelő kezelés lehet a helyreállított területek esetében is (Deák és mtsi. 2015; Valkó és mtsi. 2017). A legelők kedvező ökológiai állapotának hosszútávú fenntartása szempontjából fontos ismernünk az állatok legeléspreferenciáját és az általuk elfogyasztott biomassa mennyiségét, ezáltal azt, hogy mely növényfajokat részesítik előnyben. Az állatok szelektív legelésének hatására megváltozik a gyepek fajösszetétele és a vegetáció jellegeloszlása, bizonyos jellegekkel rendelkező fajok feldúsulhatnak,

míg más tulajdonságú fajok visszaszorulhatnak a vegetációban (Tóth és mtsi. 2018; Török és mtsi. 2016a). A legelő állatok általában kevésbé kedvelik a magas szárazanyag-tartalommal, magas C/N aránnyal rendelkező vagy szúrós fajokat (Moretto és Distel 1997; Pálková és Lepš 2008). Több vizsgálat kimutatta, hogy bizonyos növényi jellegek pozitív összefüggést mutatnak a legeléspreferenciával, ilyen a lágyszárúak esetében a nagy méret, amely miatt ezek a fajok könnyebben észlelhetők messziről is, és nagyobb tápanyagbevitel lehetőségével kecsegtetnek. A magas nitrogén- és foszfortartalommal, illetve a nagy fajlagos levélterülettel (SLA) rendelkező növényeket is jobban kedvelik a legelő állatok (Coppock és mtsi. 1986; Díaz és mtsi. 2001 Balogh és mtsi. 2018). A táplálékkészítő alapszövet aránya a nagy fajlagos levélterülettel (SLA) rendelkező fajok leveleiben többnyire magas, ami magyarázhatja ezt a pozitív összefüggést (Westoby 1998).

Természetesen az élő fitomassza a legelés közvetlen hatására csökkenni fog, de a fogyás mértékét számos tényező jelentősen befolyásolhatja (pl. szezonális – Altesor és mtsi. 2005, gyeptípus – Kauffman és mtsi. 2004, legeltetés intenzitása – Martin és Wilsey 2006). A legtöbb legeltetéssel kapcsolatos kutatás nem a legelés közvetlen hatásából adódó fitomassza változásokra koncentrált, hanem a legelés hosszabb távú hatását vizsgálta a fitomasszára (Altesor és mtsi. 2005; Bork és mtsi. 2012). Az avar vonatkozásában kimutatták, hogy a marhák közvetlenül csak kis mértékben fogyasztják, a legelőkön detektált alacsonyabb avar mennyiség leginkább az élő fitomassza fogyasztásának későbbi hatásából ered (Carilla és mtsi. 2011). A legelés általában fokozza a vegetáció termelését, ez a növekedés Altesor és mtsi. (2005)

szerint meghaladhatja az 50%-ot, ezért a vegetáció fitomasszája a legeltetés felhagyása után rövidtávon általában növekszik (Hill 1992). A növények élő fitomasszájának legeltetés hatására bekövetkező közvetlen fogyásának vizsgálata kiemelten fontos a területek eltartóképességének meghatározása és fenntartható legeltetésének tervezése szempontjából. A legtöbb, közepes intenzitással legeltetett gyepeket vizsgáló kutatás az élő fitomassza 60-70%-os csökkenését detektálta a legelés közvetlen hatására (Kauffman és mtsi. 2004; Amiaud és mtsi. 2008; Hofstede és mtsi. 1995), de találunk példát ennél jelentősen alacsonyabb (4-10%-os; Carilla és mtsi. 2011) és magasabb (80%-os; Isbell és Wilsey 2011) élő fitomassza fogyásra is.

A legeltetés hatással lehet a növényfajok közötti kölcsönhatások irányára és intenzitására is. A növények közötti pozitív (facilitáció) és negatív (kompetíció) kölcsönhatások komponensei együttesen vannak jelen a fajok együttélése során és végkimenetelük számos tényezőtől függ, például a kölcsönható fajok fenológiai állapotától, funkcionális jellegeitől vagy az élőhelyi stressztől és zavarástól (McIntire és Fajardo 2013; Rees 2013; Kelemen és mtsi. 2015a; Sonkoly és mtsi. 2017). A legtöbb kutatás szerint a pozitív biotikus kölcsönhatások (facilitáció) jelentősége stresszelt környezetben a legnagyobb, és az abiotikus stressz csökkenésével egyre inkább a fajok közötti versengés válik jellemzővé (stressz-gradiens hipotézis; Eckstein 2005; le Roux és McGeoch 2008; Le Bagousse-Pinguet és mtsi. 2014). A gyepekben jelenlévő élő és holt növényi biomassza jellemzően mérsékli a hőmérsékleti ingadozásokat, védi a növényeket a közvetlen napsugárzástól és ezáltal a kiszáradástól is (Xiong és Nilsson 1999; Kelemen és mtsi. 2013b). Stresszelt élőhelyeken

az avar és a nagyobb termetű fajok együttesen kedvező környezeti feltételeket, illetve egyfajta mechanikai védelmet biztosíthatnak más növények megtelepedéséhez a csírázás és a fiatal egyedek túlélésének segítése révén, míg kedvezőbb élőhelyek esetében ez a pozitív hatás kisebb jelentőségű (Eckstein 2005; Schumacher és Roscher 2009).

Persze nem csak az élőhelyi stressz, hanem a zavarás, például a legeltetés is hatással lehet a fajok közti interakciókra. A szelektív legelés meghatározhatja a gyepek fajösszetételét és ezáltal a vegetáció jellegeloszlását is (Tóth és mtsi. 2018; Török és mtsi. 2016a; Molnár és mtsi. 2020). A legelők dinamikai folyamataiban meghatározó szerepük van a legelő állatok által nem kedvelt növényfajoknak, ugyanis a növények közötti kölcsönhatásoknak mind az iránya, mind az intenzitása függhet a nem legelt fajok tömegességétől, főleg, ha nagytermetű fajokról van szó. Bizonyos nagytermetű, a herbivórok által nem kedvelt fajok, amelyek legelés hiányában negatívan hatnak a mellettük élő növényekre (kompetíció) a legelőkön pozitívan hathatnak rájuk (facilitáció). Az állatok által nem legelt faj védő hatásának köszönhetően megnőhet más fajok túlélésének esélye és szaporodási sikere, amely közösségi szinten a fajgazdagság növekedését eredményezheti (Kelemen és mtsi. 2017b). A gyepek megóvása és fenntartható kezelése szempontjából éppen ezért fontos ismernünk, hogy a legelő állatok által nem kedvelt fajok mennyiségének növekedése hogyan hathat a többi növényfajra, ezáltal a legelő vegetációjára.

Számos tanulmány fogalmazott meg és bizonyított a növényi interakciókkal kapcsolatban alapvető állításokat, ezeket tekintjük át röviden az alábbiakban. A növények közötti interakciók nettó hatása

(eredője) függhet a zavarástól, beleértve a legeltetést is (Smit és mtsi. 2009). Az ún. legelési nyomás–abiotikus stressz modell („consumer pressure–abiotic stress modell”) feltételezi, hogy amint azt a stresszgradiens hipotézis („stress gradient hypothesis”) is előrejelzi, az együtt élő növények közötti facilitáció intenzitása nemcsak az abiotikusan stresszelt élőhelyeken lehet erős, hanem a legeltetett élőhelyeken is (Bertness és Callaway 1994; Hambäck és Beckerman 2003). Ennek a modellnek az általános magyarázata az, hogy a legelő állatok által nem preferált növények (facilitátor fajok) védik a szomszédos növényfajokat a lelegeléstől. A publikációk túlnyomó többsége szerint ez a védőhatás közepes legelési nyomás mellett éri el a maximumát (Bossuyt és mtsi. 2005; Smit és mtsi. 2009). Emiatt feltételezhetjük, hogy a nagytermetű, nem preferált fajok növekvő sűrűsége mentén a facilitáció unimodális görbe szerinti mintázata alakulhat ki (Kesting és mtsi. 2015). Mint ahogy a „legelési nyomás–abiotikus stressz modell” is előrejelzi, a legelő állatok által nem kedvelt növények védő hatása elősegítheti a legelőkön a pozitív kölcsönhatások felerősödését, amely már kis és közepes védőnövény denzitás mellett is megnyilvánulhat (Soliveres és Eldridge 2014). Emellett, a „stresszgradiens hipotézis” szerint a görbe emelkedő szakaszának kialakulásában a nagyobb termetű faj árnyékoló hatása miatt kedvezőbbé váló mikrokörnyezet (nagyobb talajnedvesség és mérsékeltbb mikroklima) is szerepet játszhat (Maestre és Cortina 2004; Kelemen és mtsi. 2015b; Allegranza és mtsi. 2016). Ugyanakkor valószínűsíthetjük, hogy a nagyméretű növények sűrűségének növekedése mellett a pozitív kölcsönhatások csökkenése várható, mivel növekszik a forráselvonás és

az árnyékoló hatás, ezen alapul a „változó limitáció hipotézis” („shifting limitation hypothesis”, Gibson 2009) is. E modellek többsége a Grime-féle „humped-back” modellből eredeztethető (Grime 1973), amely unimodális kapcsolatot írt le a fajgazdagság (y-tengely) és az élőhely produktivitása (x-tengely) között. Ebben a modellben az x tengely két gradienst is magába foglal, balról jobbra haladva (i) nő a kompetíció és (ii) csökken a stressz és/vagy a zavarás (pl. legeltetés) intenzitása. A lágyszárú növények közötti kölcsönhatások legeltetés által befolyásolt sűrűségfüggőségét vizsgáló kutatások szerint a facilitáció mértéke a nem legeltetett növényfajok denzitásának növekedésével növekedhet (McNaughton 1978; Bossuyt és mtsi. 2005) vagy csökkenhet is (Koyama és mtsi. 2015). Pedig a fentebb ismertetett modellek alapján feltételezhető, hogy a legelőkön a facilitáció maximális mértéke a védőnövények közepes denzitásánál figyelhető meg. Az elméleti előrejelzések ellenére még nem mutattak ki unimodális összefüggést egy, a legelő állatok által nem kedvelt lágyszárú növényfaj denzitása és a facilitáció mértéke között.

A legelő állatok által nem kedvelt növények mellett, hogy befolyásolják más fajok növekedését és szaporodási sikerét, közösségi léptékben is hatást gyakorolnak a legelők növényzetére a vegetációstruktúra kisléptékű heterogenitásának megváltoztatásán keresztül (Tilman 1982). A legelő állatok okozta zavarás kulcstényező lehet az élőhelyek heterogenitásának kialakításában (Valladares és mtsi. 2015; Pásztor és mtsi. 2016). A „zavarás heterogenitása modellel” („disturbance heterogeneity model”) összhangban a legtöbb tanulmány kimutatta, hogy az élőhelyek heterogenitásának legmagasabb szintje

közepes legelési nyomás mellett jellemző (Kolasa és Rollo 1991; Török és mtsi. 2016b). A legelő állatok által nem kedvelt növények sűrűsége befolyásolhatja a legelési nyomást, mivel ezen növények magasabb denzitásával jellemezhető területeket a legelő állatok ritkábban látogatják. Ezért a legelés intenzitása a nem kedvelt fajok sűrűségével csökken, tehát azt várhatjuk, hogy az élőhelyek heterogenitása csökken a facilitáló fajok növekvő abundanciájával.

Számos gyeptípus védelme és kedvező ökológiai állapotának megőrzése azért ütközhet akadályokba, mert az adott típusú gyepek működésével kapcsolatban nem áll rendelkezésünkre elegendő információ, holott védelmük megalapozásához ezek ismerete nélkülözhetetlen, ilyen például a közösségeket felépítő fajok közötti kölcsönhatások, területkezelésre adott válaszok és a gyepek fitomassza viszonyai. A gyepek megóvása szempontjából kulcsfontosságú tehát ismernünk, hogy milyen a legelő állatok legeléspreferenciája, illetve, hogy legelés hatására hogyan változik a gyepterületeken a fitomassza mennyisége és a növényfajok közötti kölcsönhatások.

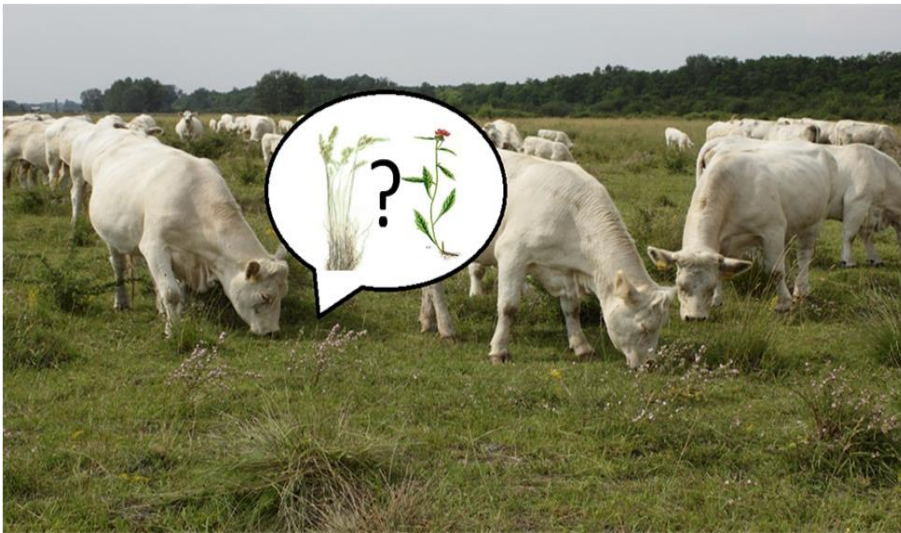
## 2. Célkitűzések

Disszertációm legfontosabb célkitűzése a gyepközösségek legelésre adott válaszainak elemzése, főleg biomassa viszonyaik, illetve az őket felépítő lágyszárúak közötti biotikus interakciók változásának vizsgálatán keresztül. Vizsgálatainkban jellegalapú funkcionális ökológiai módszereket használtunk, amely megközelítés napjaink ökológiai kutatásainak frontvonalába tartozik (Kelemen és mtsi. 2017a). A korábbi, faji identitáson alapuló módszerekkel szemben a jellegalapú megközelítés a közösségeket alkotó fajok mérhető, objektív és adaptív tulajdonságainak eloszlását és ezek változását használja a különböző hatótényezők indikátoraiként. Ez lehetőséget teremt a változások hatásainak nagyobb léptékű, általánosabb összehasonlítására a Föld távoli, eltérő fajkészlettel rendelkező területei között. Funkcionális szemléletű vizsgálataink során a növényfajok adaptív morfológiai jellegeinek („trait”-ek) változásain keresztül vizsgáljuk a legelés hatását a közösségek fitomasszájára és a fajok közötti interakciók változásaira.

Értekezésemben két esettanulmányon keresztül vizsgáltuk a kiskunsági fajgazdag rétsztyeppeken a szarvasmarha legelés hatására bekövetkező vegetációs változásokat.

Az első, legeléspreferenciával kapcsolatos vizsgálat során szarvasmarhával legeltetett rétsztyeppek fajgazdag állományaiban vizsgáltuk a különböző fitomassza frakciók legelés hatására bekövetkező fogyását és az állatok legeléspreferenciáját. Kutatási kérdéseink a következők voltak: (i) mekkora a fő fitomassza frakciók (moha, avar,

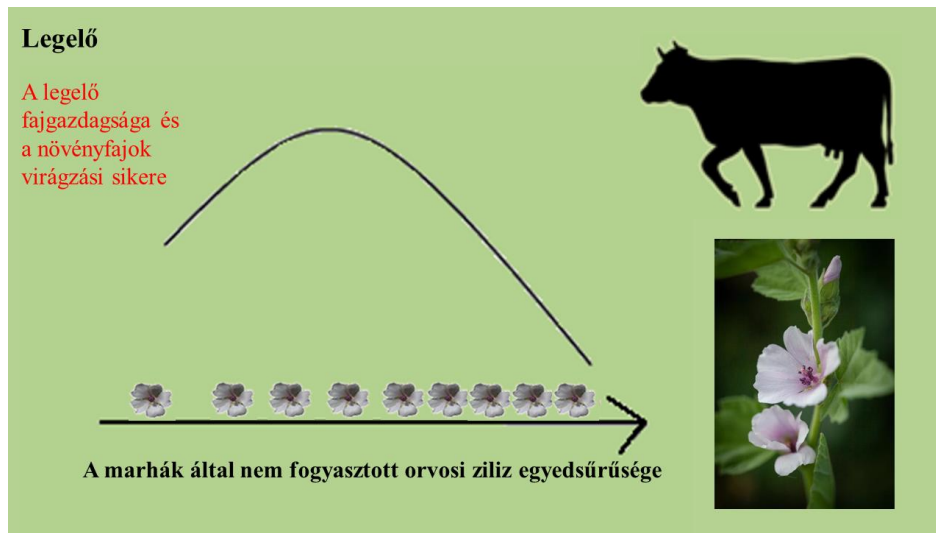
kétszikű, egyszikű) legelés hatására bekövetkező fogyása; (ii) milyen funkcionális jellegekben különböznek a preferált és a nem preferált csoportok (1. ábra)?



**1. ábra.** Az első esettanulmány kérdésfeltevésének grafikus szemléltetése. Mit és mennyit legelnek a szarvasmarhák? Azaz milyen növényi tulajdonságok határozzák meg a szarvasmarhák legeléspreferenciáját?

A második, a növényi interakciókkal kapcsolatos tanulmányban közepes intenzitással legelt rétsztyeppeken a növények közötti kölcsönhatásokat és a vegetáció kisléptékű heterogenitásának változásait vizsgáltuk egy gyakori, őshonos, a legelő állatok által nem kedvelt növényfaj, az orvosi ziliz (*Althaea officinalis*) sűrűséggradiense mentén. Hipotéziseink a következők voltak: (i) a növényfajok virágzási sikere és

a vegetáció fajgazdagsága unimodális görbét követ az orvosi ziliz növekvő borítása mentén (2. ábra); (ii) az orvosi ziliz sűrűségének növekedésével csökken a kisléptékű heterogenitás.



**2. ábra.** A második esettanulmány első hipotézisének grafikus szemléltetése.

### 3. Anyag és módszer

#### 3.1. Mintaterületek

Mindkét kutatási területünk a Kiskunsági Nemzeti Park területén, Kunpeszér, illetve Izsák települések mellett helyezkedik el (3. ábra). Közelségükből adódóan a két terület éghajlata hasonló, mérsékelt meleg és száraz, kontinentális típusú, enyhe szubmediterrán hatással. Az évi középhőmérséklet 10-11 °C, a tenyészidőszak (március-november) középhőmérséklete 17,4 °C. A legalacsonyabb hőmérsékletű hónap a január, melynek középhőmérséklete -1 és 2 °C közé esik, míg a legmagasabb hőmérsékletű hónap, a július középhőmérséklete 21-22 °C, jellemző a hőmérséklet nagy napi és évi ingadozása. Magas a napsütéses órák átlagos évi összege, amely elérheti a 2030 órát. A csapadék évi mennyiségének összege 500-580 mm körül alakul, ebből kb. 300 mm hullik a tenyészidőszakban. A csapadékos napok száma évi 83-90, tavaszi és őszi maximummal. A terület növényföldrajzilag a pannóniai flóratartomány (*Pannonicum*) Alföld flóraidékébe (*Eupannonicum*), ezen belül a Duna-Tisza köze flórajárásba (*Prematricum*) tartozik.

Az első vizsgálat kutatási területe Kunpeszér térségében helyezkedik el (47° 8' É, 19° 15' K). A mintavételi terület rétsztyepp vegetációja réti talajon jött létre, azonban a terület szárazodásával a réti talaj sztyeppesedése indult meg. Ez a vegetációtípus kiszáradó láprét eredetű, az egykori üdőbb állapot jelzőjeként még előfordul a védett kormos csáté (*Schoenus nigricans*), azonban már a sztyeppréti elemek (pl. élesmosófű – *Chrysopogon gryllus*, üstökös pacsirtafű – *Polygala*

*comosa*, festő zsoltina – *Serratula tinctoria*) is megjelentek és szikesedésre utaló fajok is megfigyelhetőek (pl. sziki cickafark – *Achillea asplenifolia*, fehér tippán – *Agrostis stolonifera*, réti sás – *Carex distans*, réti szittyó – *Juncus compressus*, szarvaskerep – *Lotus corniculatus*, sziki útifű – *Plantago maritima*, bársonykerep – *Tetragonolobus maritimus*, tengerparti kígyófü – *Triglochin maritimum*). A vizsgált közösség domináns fűfaja a kékperje (*Molinia caerulea*), de további pázsitfűfajok (gyepes sédbúza – *Deschampsia caespitosa*, réti csenkesz – *Festuca pratensis*, sovány csenkesz – *Festuca pseudovina*) és sások (deres sás – *Carex flacca*, muharsás – *Carex panicea*, molyhos sás – *Carex tomentosa*) is gyakoriak lehetnek. A rétsztyeppekre jellemző módon a közösség kétszikűekben gazdag, gyakori például a réti imola (*Centaurea jacea*), a szürke aszat (*Cirsium canum*), a közönséges oroszlánfog (*Leontodon hispidus*), a közönséges gyíkfű (*Prunella vulgaris*), az őszi vérfű (*Sanguisorba officinalis*) és a réti ördögharaptafű (*Succisa pratensis*). A vizsgált közösségben számos védett faj is előfordul, mint például a kornistárnics (*Gentiana pneumonanthe*), a közönséges kígyónyelv (*Ophioglossum vulgatum*), a szarvas bangó (*Ophrys oestrifera*) és a mocsári kosbor (*Orchis palustris*).

A másik kutatási terület Izsáktól délre helyezkedik el (46° 46' É, 19° 22' K). A tájban több ezer hektárnyi ősgyep található, melyek többsége évelők által dominált rétsztyepp. Az ezeken jellemző réti talajok humuszos felső szintjében a kiszáradás következtében a szervesanyag-tartalom csökken, az ásványosodási folyamatok fölerősödhetnek, ha ez magas tavaszi talajvízszinttel párosul, akkor enyhén szikes feltalajok alakulhatnak ki. Ez mintavételi területünk

esetében is fennáll, vegetációján is jól látszik. Leggyakoribb pázsitfűfajaik a fehér tippán (*Agrostis stolonifera*), a gyepes sédbúza (*Deschampsia caespitosa*), a réti csenkesz (*Festuca pratensis*), de több szittyó (réti szittyó – *Juncus compressus*, békaszittyó – *Juncus effusus*) és számos sásfaj (mocsári sás – *Carex acutiformis*, réti sás – *Carex distans*, borzas sás – *Carex hirta*, molyhos sás – *Carex tomentosa*) is előfordul itt. Kétszikűekben gazdag a vegetáció, jellemző benne például a sziki cickafark (*Achillea asplenifolia*), a réti imola (*Centaurea jacea*), a szürke aszat (*Cirsium canum*), a tejoltó galaj (*Galium verum*), a réti peremizs (*Inula britannica*), a réti lednek (*Lathyrus pratensis*), a sziki kerep (*Lotus tenuis*), az indás pimpó (*Potentilla reptans*), a bársonykerep (*Tetragonolobus maritimus*), a vízi gamandor (*Teucrium scordium*), a sárga borkóró (*Thalictrum flavum*), az eper here (*Trifolium fragiferum*) és a réti here (*Trifolium pratense*).

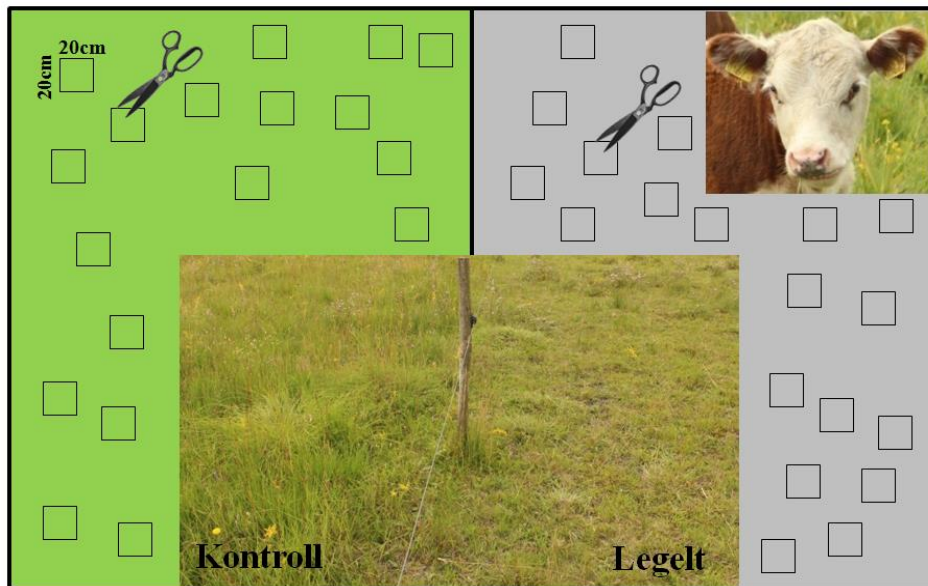


3. ábra. A vizsgálati területek elhelyezkedése.

## 3.2. Mintavétel

### *Legeléspreferencia vizsgálat*

Az általunk vizsgált kunpeszéri területek jó állapotú rétsztyepek voltak, melyeket évtizedek óta térben és időben mozaikos, alacsony vagy közepes intenzitással Charolais húshasznú szarvasmarhákkal legeltetnek, így biztosítva a legnagyobb élőhelyi és faji diverzitást. Az utóbbi években április és november között voltak legeltetve a területek, közepes legeltetési intenzitással (0,3-0,5 állategység/ha). Mindkét vizsgált rétsztyepp állomány két, egymással határos legelési egységre volt osztva (split-plot elrendezés; 4. ábra). A kontroll egység a mintavétel időpontjáig (június közepéig) a vizsgálat évében (2014) még nem volt legeltetve. A legeltetési egységet az adott évben április közepe óta (azaz három hónapon keresztül) folyamatosan legeltették. Mind a kontroll, mind a legeltetési egységben is 35-35 db, 20×20 cm-es területről gyűjtöttünk fitomassza mintát. Szárítás után különválogattuk ezekből a fő frakciókat, és az edényes növények élő fitomasszáját fajoként szétválogattuk. A különválogatott frakciók száraztömegét lemértük és megszámláltuk az egyes fajok termésben lévő vagy éppen virágzó hajtásainak számát.



4. ábra. Mintavételi elrendezésünk, mellyel a szarvasmarhák legeléspreferenciáját és az egyes fitomassza frakciók fogyasztását vizsgáltuk.

#### *Növényi interakciók vizsgálata*

A kutatás során a fajgazdagságot, a fajok virágzási sikerét (virágzó fajszám, virágzó hajtásszám) és a közösség kis léptékű mozaikosságát (béta-diverzitást, Bray-Curtis különbségi index alapján) vizsgáltuk az orvosi ziliz (*Althaea officinalis*) tömegességi gradiense mentén. Mintavételünket három, közepes intenzitással legeltetett (1°marha/ha, áprilistól július végéig) gyepen végeztük, növekvő zilizborítás mentén (5. ábra). Mindhárom vizsgált legelőn 32 db, 0,5 m × 0,5 m méretű mintavételi kvadrátot jelöltünk ki, így összesen 96 minta szerepelt a vizsgálatban. A kvadrátokat *Althaea officinalis* nélküli foltokban (nyolc kvadrát/legelő), valamint különböző *Althaea* borítással rendelkező

növényzetben jelöltük ki (9–90% az 1. állományban; 10–97% a 2. állományban; 6–90% a 3. állományban). Mivel a ziliz denzitása nagyon változatos volt az egyes állományokon belül, lehetőségünk volt azonos abiotikus körülmények mellett vizsgálni a növekvő ziliz denzitás hatásait. A 2016. július végi mintavétel során az egyes edényes növényfajok virágzó hajtásainak számát és a borítási értékeit vettük föl.



**5. ábra.** Mintavételi területünk a növényi interakciók vizsgálatára.

### **3.3. Adatfeldolgozás**

#### ***Legeléspreferencia vizsgálat***

A fő fitomassza frakciók tömegét, illetve az edényes növényfajok virágzó faj- és hajtásszámát (függő változók) lineáris kevert modellel (LME) hasonlítottuk össze a kontroll és a legelt területek között, ahol a legelési egység (kontroll, legelt) volt a fix faktor és a random faktor pedig a mintavételi terület. Az egyes fajok fitomasszájának tömegeit ( $\text{g/m}^2$ ) a kontroll és a legelt területek között a varianciaegyezőség (F-teszt) és a normalitás (Shapiro-Wilk próba) teszt függvényében t-teszttel, Welch t-teszttel vagy Mann–Whitney U teszttel hasonlítottuk össze.

A jellegalapú elemzés során azokat a fajokat vettük figyelembe, amelyek a mintáinknak minimum 10%-ában jelen voltak mind a legelt, mind a nem legelt területen. Ennek a kritériumnak 29 faj felelt meg, ezek az élő biomasszájuk a 92,5%-át adták. A fajokat három preferáltsági kategóriába soroltuk fogyasztásuk mennyiségének megfelelően: 1. nem kedvelt: az adott faj kontroll és legelt területen detektált fitomasszája között nincs szignifikáns különbség; 2. közepesen kedvelt: fitomasszájának mennyisége szignifikánsan kevesebb a legelt területen, de a fogyasztás mértéke nem haladja meg az élő fitomassza átlagos fogyasztásának mennyiségét; 3. nagyon kedvelt: fitomasszája szignifikánsan kevesebb a legelt területen és a fogyasztás mértéke nagyobb, mint az élő fitomassza átlagos fogyasztása. Annak vizsgálatára, hogy a különböző preferáltsági kategóriákba tartozó fajok funkcionális jellegei hogyan térnek el egymástól egyutas ANOVA-t használtunk, Fisher LSD post-hoc

tesztel. Ennél az elemzésnél az alábbi tulajdonságokat mértük a fajok 3-3 egyedén: levélterület ( $\text{mm}^2$ ), fajlagos levélterület (SLA;  $\text{mm}^2/\text{mg}$ ), levél száraz tömeg (mg), levél szárazanyag-tartalom (%). Emellett mértük még a fajok hajtásainak nitrogén- és foszfortartalmát (m/m%). Illetve meghatároztuk az adott növényfaj hajtásainak szőrözöttségét és átlagos magasságát, Király (2009) munkája nyomán.

### *Növényi interakciók vizsgálata*

A statisztikai elemzések során lineáris és kvadratikus regressziós modelleket alkalmaztunk, melyekben a zilizborítás magyarázó változóként szerepelt. A függő változók a virágzó hajtásszám és a fajszaám, valamint a minták közötti különbözőséget leíró Bray-Curtis index voltak. A virágzó hajtásszám és a fajszaám értékeinek megadásánál az orvosi zilizt nem vettük figyelembe. A vizsgálati terület random faktorként szerepelt a modellekben. Minden függő változó esetében két külön modellt használtunk. Először egy lineáris kevert modellt illesztettünk REML (restricted maximum likelihood) módszerrel (Verbeke és Molenberghs 2009), majd egy kvadratikus kevert modellt is illesztettünk (lásd Steiner és Leibold 2004). A lineáris és a kvadratikus modellt ANOVA-val hasonlítottuk össze. Amennyiben az ANOVA nem jelzett szignifikáns különbséget a két modell között, a lineáris modellt tartottuk meg. Amikor azonban az ANOVA szignifikáns különbséget mutatott ki a lineáris és a kvadratikus modellek között, azt a modellt tartottuk meg, amelynél alacsonyabb volt a reziduális négyzetösszeg (RSS, residual sum of squares). A kvadratikus modellek esetében

Mitchell-Olds és Shaw tesztet (MOS-teszt) használtunk arra, hogy kimutassuk, hogy a függő változó és a magyarázó változó közötti kapcsolat a zilizborítás adott értékei által meghatározott gradiensen belül unimodális-e, és ha igen, akkor a csúcs mekkora zilizborításnál helyezkedik el (Mitchell-Olds és Shaw 1987). A modell illesztése előtt két függő változón (virágzó hajtásszám, fajsúly) log-transzformációt alkalmaztunk a  $\log(y+1)$  képlet használatával (Šmilauer és Lepš 2014).

A kis léptékű heterogenitás számszerűsítésére Bray-Curtis-féle különbözőségi indexet számítottunk a fajok borítási értékei alapján. A mintákat az egyes mintavételi területeken növekvő zilizborítás szerint rendeztük, majd kiszámítottuk a Bray-Curtis különbözőséget minden szomszédos mintapárra és átlagoltuk ezen párok zilizborítását. A nyílt (ziliz nélküli) legelőkből vett minták esetében véletlen párokra számoltuk a Bray-Curtis különbözőséget. Az ezzel a módszerrel kapott adatsor alkalmas volt a regressziós modellek illesztésére. A statisztikai elemzéseket R statisztikai környezetben végeztük (R Core Team 2017). Az „nlme” csomag „lme” és „anova.lme” függvényét használtuk a kevert modellek illesztéséhez és összehasonlításához; valamint a „MOSest” függvényt a Mitchell-Olds és Shaw teszt (MOS-teszt) futtatásához.

## 4. Eredmények

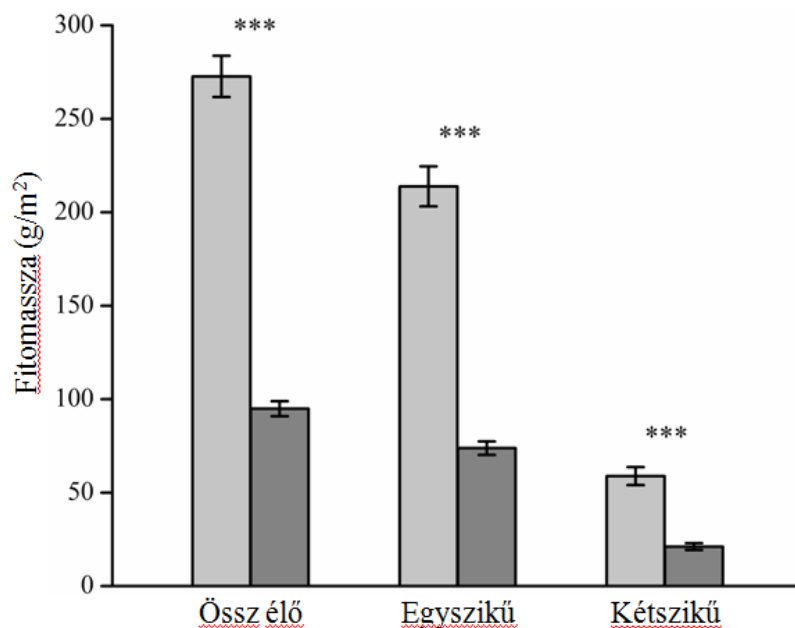
### 4.1. Legeléspreferencia vizsgálat

A fő fitomassza komponensek közül nem volt szignifikáns sem az avar, sem a moha fogyása. A kontrollhoz viszonyítva szignifikánsan kisebb volt az edényes növények élő biomasszája a legelt területen, és ez igaz volt mind az egyszikűek, mind a kétszikűek tekintetében (1. táblázat, 5. ábra). Az egyszikűek és a kétszikűek fogyása között nem volt szignifikáns különbség.

**1. táblázat.** A legelés közvetlen hatása a fitomassza frakciókra és a virágzási sikerre. A modell statisztikák az LME modellre vonatkoznak, ahol a legelési egység (kontroll, legelt) volt a fix faktor és a mintavételi terület a random faktor.

	Legelés		Terület	
	F	p	F	p
<b>Fitomassza</b>				
Össz	79,21	***	3,88	n.s.
Avar	2,57	n.s.	3,17	n.s.
Moha	0,01	n.s.	1,41	n.s.
Élő	230,90	***	1,41	n.s.
Egyszikű	152,71	***	0,27	n.s.
Kétszikű	54,36	***	2,42	n.s.
<b>Virágzási siker</b>				
Virágzó fajok száma	85,33	***	0,71	n.s.
Egyszikű	60,60	***	0,28	n.s.
Kétszikű	13,97	***	0,56	n.s.
Virágzó hajtásszám	40,14	***	0,29	n.s.
Egyszikű	31,41	***	0,23	n.s.
Kétszikű	18,24	***	0,13	n.s.

Kimutattuk, hogy a virágzó fajszám és a virágzó hajtások száma is szignifikánsan kisebb volt a legeléssel kezelt területeken a kontrollhoz viszonyítva, mind az egyszikűek, mind a kétszikűek tekintetében (1. táblázat, 6. ábra). 9 olyan egyszikű és 11 olyan kétszikű növényfaj volt, amely a legelt és a nem legelt egységben is előfordult, de csak a nem legelt területen virágzott.

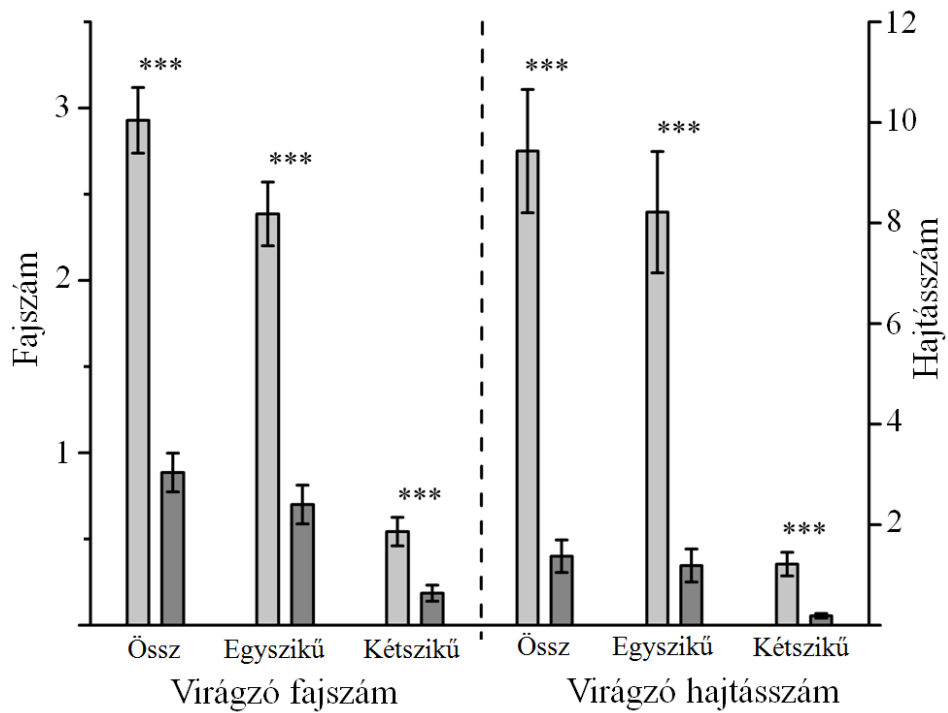


**6. ábra.** Az élő fitomassza, ezen belül az egyszikű, illetve a kétszikű fitomassza mennyisége a kontroll (világos) és a legelt (sötét) területeken. A kontroll és a legelt területek adott frakción belüli szignifikáns eltéréseit az oszlopok fellett jelöltük (\*\*\*:  $p < 0,01$ ).

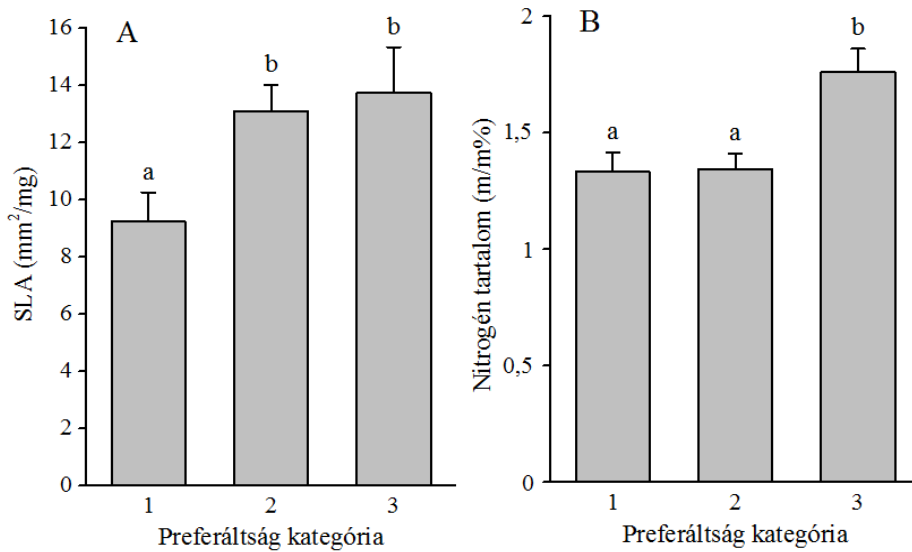
A fajléptékű elemzésbe vont 29 faj biomasszájának fogyását és a preferáltsági kategóriákba való beosztásukat a 2. táblázatban mutatjuk be. Az eltérő preferáltsági kategóriákba tartozó növényfajok csupán két tulajdonságuk alapján különböztek szignifikánsan. Ezek a fajlagos levélterület (SLA) és a nitrogéntartalom voltak (rendre: ANOVA;  $F=7,47$ ;  $p<0,05$ ; ANOVA;  $F=10,67$ ;  $p<0,001$ ). Mindkét változó értékei magasabbak voltak a legelő állatok által preferált fajok körében (7. ábra). A levél terület ( $\text{mm}^2$ ), a levél száraz tömeg (mg), a levél szárazanyag-tartalom (%), a hajtások foszfortartalma (m/m%), a szőrözöttség és a magasság tekintetében nem volt szignifikáns különbség az eltérő preferáltsági kategóriákba tartozó fajok között.

**2. táblázat.** Az egyes fajok fitomasszájának tömegeit ( $\text{g/m}^2$ ) a varianciaegyeztőség (F-teszt) és a normalitás (Shapiro-Wilk próba) teszt függvényében Welch t-teszttel (W) vagy Mann-Whitney U teszttel (M) hasonlítottuk össze a kontroll és a legelt területek között. Szignifikancia: n.s. - nem szignifikáns; \* -  $p < 0.05$ ; \*\* -  $p < 0.01$ ; \*\*\* -  $p \leq 0.001$ .

Faj	Fitomassz a fogyasztás (%)	Teszt, szignifika ncia	Preferáltság kategória
<i>Achillea asplenifolia</i>	0	M; n.s.	1
<i>Deschampsia caespitosa</i>	0	M; n.s.	1
<i>Festuca pseudovina</i>	0	M; n.s.	1
<i>Scirpoides holoschoenus</i>	0	W; n.s.	1
<i>Juncus articulatus</i>	0	M; n.s.	1
<i>Koeleria cristata</i>	0	M; n.s.	1
<i>Plantago lanceolata</i>	0	M; n.s.	1
<i>Plantago media</i>	0	M; n.s.	1
<i>Poa angustifolia</i>	0	M; n.s.	1
<i>Potentilla recta</i>	0	M; n.s.	1
<i>Schoenus nigricans</i>	0	M; n.s.	1
<i>Agrostis stolonifera</i>	34.23	M; *	2
<i>Carex flacca</i>	64.83	M; *	2
<i>Carex panicea</i>	63.25	W; **	2
<i>Carex tomentosa</i>	64.14	W; *	2
<i>Chrysopogon gryllus</i>	9.79	M; *	2
<i>Dactylis glomerata</i>	63.85	W; **	2
<i>Festuca pratensis</i>	13.51	M; **	2
<i>Inula britannica</i>	10.29	M; **	2
<i>Serratula tinctoria</i>	56.07	M; ***	2
<i>Elymus repens</i>	76.98	W; **	3
<i>Centaurea jacea</i>	79.47	M; ***	3
<i>Daucus carota</i>	95.41	M; ***	3
<i>Galium verum</i>	91.05	M; ***	3
<i>Leontodon hispidus</i>	87.21	M; **	3
<i>Lotus corniculatus</i>	81.8	M; *	3
<i>Molinia caerulea</i>	92.57	M; ***	3
<i>Picris hieracioides</i>	77.41	W; *	3
<i>Tetragonolobus maritimus</i>	81.85	M; *	3



**7. ábra.** Virágzó fajszámok és virágzó hajtásszámok (db/0,04m<sup>2</sup>) a kontroll (világos) és a legelt (sötét) területeken. A kontroll és a legelt területek szignifikáns eltéréseit az oszlopok fellett jelöltük (\*\*\*: p<0,01).

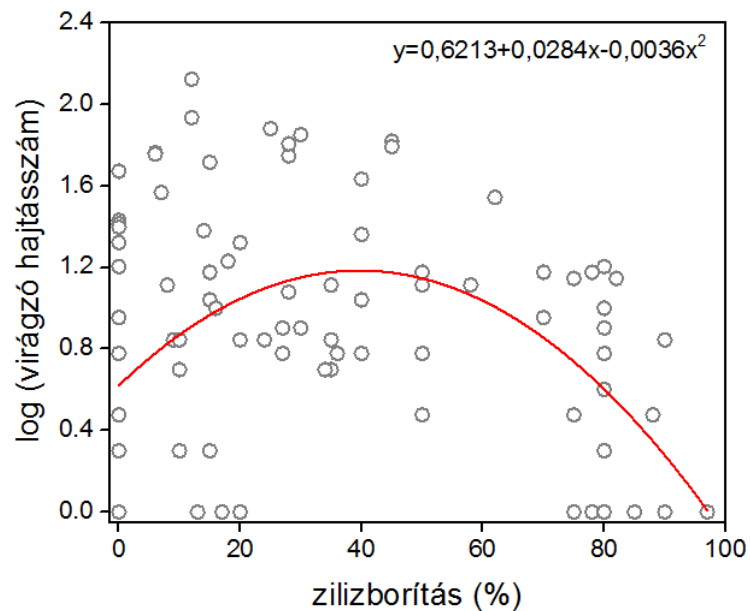


**8. ábra.** Fajlagos levélterület (SLA) és a nitrogéntartalom (átlag + SE) a különböző preferáltsági kategóriákba (1 – nem kedvelt; 2 – közepesen kedvelt; 3 – nagyon kedvelt) tartozó fajknál. Az oszlopok feletti eltérő betűk a preferáltsági kategóriák közötti szignifikáns különbségeket jelölik.

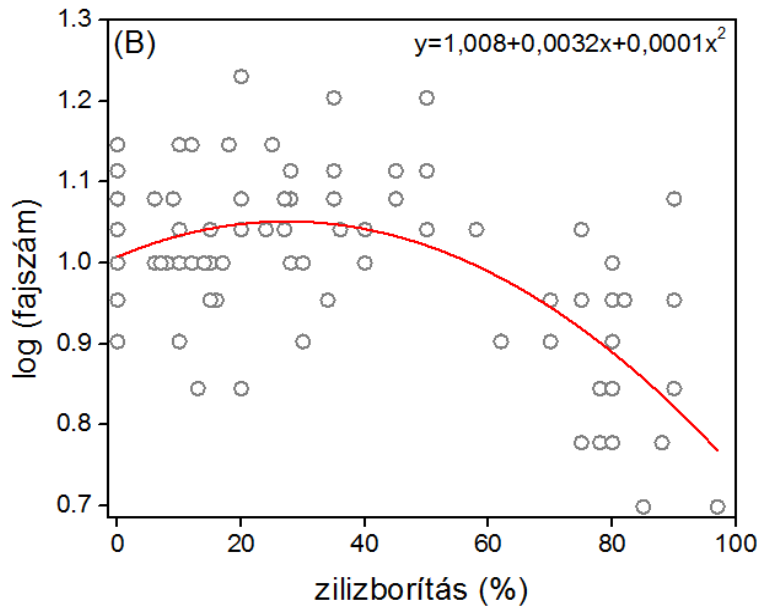
## 4.2. Növényi interakciók vizsgálata

Szignifikáns kvadratikus összefüggést detektáltunk mind a zilizborítás és a virágzó hajtásszám ( $R^2= 0,188$ ;  $F=10,78$ ;  $p<0,001$ ; 9. ábra), mind a zilizborítás és a fajsza szám ( $R^2=0,378$ ;  $F=28,28$ ;  $p<0,001$ ; 10. ábra) között. A lineáris és kvadratikus modellek összehasonlítása a virágzó hajtásszám ( $RSS_{\text{lineáris}}=34,811$ ;  $RSS_{\text{kvadratikus}}=28,445$ ; ANOVA:  $F=20,82$ ;  $p<0,001$ ) és a fajsza szám ( $RSS_{\text{lineáris}}=0,875$ ;  $RSS_{\text{kvadratikus}}=0,707$ ; ANOVA:  $F=22,23$ ;  $p<0,001$ ) esetében is szignifikáns különbséget mutatott, és mindkét esetben a kvadratikus modell esetén volt alacsonyabb a reziduális négyzetösszeg. A MOS-tesztek eredményei

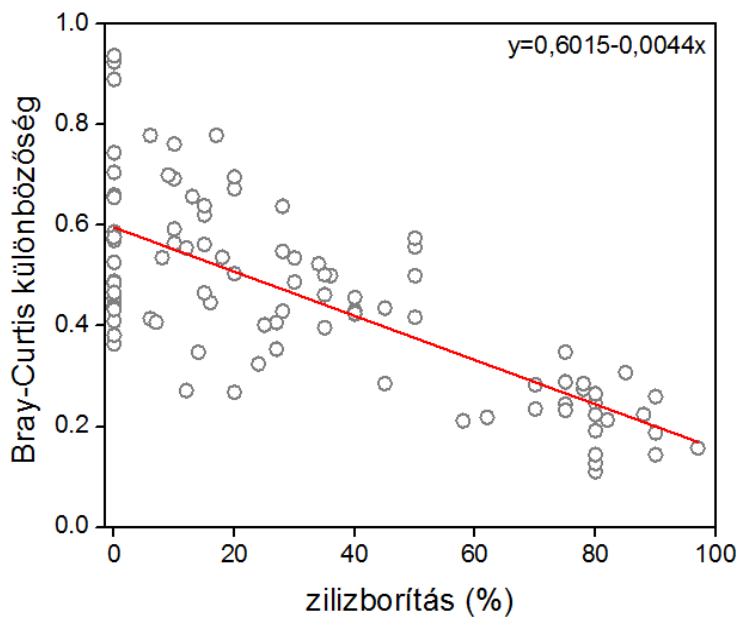
alján mindkét összefüggés unimodális volt (virágzó hajtásszám:  $p < 0,001$ ; fajszám:  $p < 0,01$ ). A görbe csúcsa a virágzó hajtásszám esetében 39,7%-os; a fajgazdagság esetében pedig 27,4%-os a zilizborításnál volt. A kisléptékű heterogenitás szignifikánsan csökkent a zilizborítás növekedésével ( $R^2 = 0,554$ ;  $F = 116,9$ ;  $p < 0,001$ ) (11. ábra); itt az összefüggést lineárisnak tekintettük, mivel a lineáris és a kvadrátikus modellek között nem volt szignifikáns különbség (ANOVA:  $F = 1,52$ ;  $p = 0,133$ ). A mintavételi területnek egyik változó esetében sem volt szignifikáns hatása.



**9. ábra.** A zilizborítás hatása a virágzó hajtásszámra,  $\log(\text{hajtás}/0,25\text{m}^2)$ .



10. ábra. A zilizborítás hatása a fajszámra,  $\log(\text{faj}/0,25\text{m}^2)$ .



11. ábra. A zilizborítás hatása a kisléptékű heterogenitásra (Bray-Curtis különbözőség).

## **5. Diszkusszió**

### **5.1. Legeléspreferencia vizsgálat**

A legelés fitomassza mennyiségekre gyakorolt hatását vizsgáló kutatások legtöbbje – jelen kutatással ellentétben – nem a legelés által megnyilvánuló közvetlen hatásokra, hanem a legelés fitomasszára gyakorolt hosszú távú hatásaira irányult (Altesor és mtsi. 2005; Bork és mtsi. 2012). Pedig a különböző fitomassza-frakciók fogyasztásának közvetlen vizsgálata nem csak hogy fontos, hanem nélkülözhetetlen is, ha a terület eltartóképességének évek közötti változására vagyunk kíváncsiak vagy arra, hogy egy területen mennyi ideig lehet alkalmazni egy bizonyos legelési intenzitást a vegetáció károsodása nélkül. A legelés rendszerint fokozza a vegetáció primer produkcióját, ezért a területek felhagyását követően a vegetáció biomasszájának mennyisége általánosan növekvő tendenciát mutat (Hill és mtsi.1992; Altesor és mtsi. 2005).

Az avar esetében a jelen kutatáshoz hasonlóan más vizsgálatok is azt találták, hogy közvetlenül csak kis mértékben fogyasztják a marhák (Carilla és mtsi. 2011), a legelőkön tapasztalt alacsonyabb avarmennyiség főként az élő fitomassza fogyasztásának későbbi hatásából adódik (Kelemen és mtsi. 2013a). A marhalegelés mohákra gyakorolt hatását eddig leginkább olyan magashegységi vegetációban vizsgálták, ahol a biomassza jelentős mennyiségét mohák tették ki, ezekben kimutatták, hogy felére csökkenti a tavaszi legeltetés a mohapárnák borítását (Memmot és mtsi. 1998). Kutatásunkban azt

találtuk, hogy azokon a gyepterületeken, ahol nagy mennyiségben áll rendelkezésre edényes vegetáció is a mohákon kívül a szarvasmarhák számára, amely el is takarja a mohákat, ott a mohák fogyasztása nagyon alacsony mértékű.

Számos cikkben a jelen vizsgálatéhoz hasonló eredményre jutottak az edényes növényfajok élő biomasszájának közvetlenül legelés hatására bekövetkező csökkenése kapcsán (Kauffman és mtsi. (2004) – 63,1%; Amiaud és mtsi. (2008) – 67,9%; Hofstede és mtsi. (1995) – 63%). A szakirodalomban azonban találunk példákat az általunk mértnél alacsonyabb és magasabb fitomassza fogyasztásra is. Előfordul a jelen vizsgálatéhoz hasonló legelési intenzitás mellett 4-10%-os élő fitomassza fogyasztás (Carilla és mtsi. 2011), míg magas legelési nyomásnál 80%-os élő fitomassza fogyás is (Isbell és Wilsey 2011).

A legelés közvetlenül negatívan hat a virágzó hajtás- és virágzó fajsámra is, azonban itt is különbség mutatkozik a rövid távú és a hosszú távú hatás között. A virágzó hajtásszám és a virágzó fajok száma két tényező miatt csökkenhet a legelés közvetlen hatására, az egyik ok kézenfekvő, azaz az, hogy lelegelik a szarvasmarhák a virágot. Még a szarvasmarhák által nem kedvelt fajoknál is gyakran előfordul, hogy egyes egyedek megkóstolják a növényeket, mely során gyakran a virágaikat csippentik le (Molnár és mtsi. 2020). Gyakran előfordul az is, hogy egy bizonyos növényfajt (pl. egyes csenkeszfajok – *Festuca spp.*, fenyérfű – *Bothriochloa ischaemum*) már nem legelnek le annak virágzó állapotában, de még az ilyen fajoknak is csökkenhet a virágzási sikere, mert az ismétlődő lelegelés miatt gyakran el sem jutnak a virágzásig

(Milchunas és Noy-Meir 2002; Oosterheld és Oyarzábal 2004; Mladek és mtsi. 2013). A legelés közvetett hatása teljesen eltérő lehet a virágzási sikerre, mint a közvetlen hatás. Anderson és Frank (2003) azt találta, hogy azokon a rendszeresen legeltetéssel kezelt területeken, amelyeket még nem legeltettek az adott évben, a virágzó hajtásszám kétszeres mennyiségű volt, mint azokon a területeken, melyeken évek óta felhagytak a legeltetéssel. Ennek oka az lehet, hogy a legelt területeken több a fény, amely kedvező a virágzás szempontjából (Bakker és mtsi. 2003). Vizsgálataink alapján elmondható tehát, hogy ahhoz, hogy a lehető legtöbb növényfaj rendszeres generatív szaporodása hosszú távon biztosított legyen, kedvezőtlen, ha egy terület minden évben ugyanabban az időszakban van legeltetve, ehelyett javasoljuk a térben és időben mozaikos legeltetés előnyben részesítését (Vadász és mtsi. 2016).

A legtöbb korábbi kutatással összhangban, az itt bemutatott eredményeink is azt mutatják, hogy a szarvasmarhák a magas tápértékű növényfajokat preferálják jobban (Coppock és mtsi. 1986; Diaz és mtsi. 2001; Illius és mtsi. 1992). Az ilyen fajok fogyasztása révén lehet leginkább maximalizálni a hasznosuló tápanyag és a táplálék keresésére fordított energia arányát. Annál nagyobb egy növényfaj tápértéke, minél magasabb a nitrogéntartalma (Mattson 1980). A nagy fajlagos levélterületű növényfajok leveleiben rendszerint magas a szilárdító alapszövet aránya, ezért pozitív korreláció figyelhető meg a fajlagos levélterület és a nitrogéntartalom között (Westoby 1998). A szelektív legelés ahhoz vezet, hogy a különböző fajok fitomasszája nem egyenletesen fogy a legelés során, amely a kompetíciós viszonyok megváltozásához vezethet, mely révén a szelektív legelés jelentős hatást

gyakorol a vegetációdinamikára (Grant és mtsi. 1996; Johnson és Sandercock 2010).

Eredményeink alapján megállapítható, hogy a vegetáció biomasszája, és a növényfajok tömegessége, illetve tápértéke alapján egy legelő eltartóképessége jól becsülhető, és ez alapján a hosszú távú kezelés is jól tervezhető. Az egyes fajok tápértékének jó indikátora néhány jól mérhető növényi jelleg, mint például a fajlagos levélterület (SLA). Konklúzióként elmondható, hogy a legelők esetében természetvédelmi szempontból a legjobb kezelés a közepes intenzitással végzett, térben és időben egyaránt mozaikos legeltetés, és az sem probléma, ha emellett a kezelés mellett maradnak kevésbé legeltetett vagy éppen kisebb, túllegeltetett foltok is a vegetációban.

## **5.2. Növényi interakciók vizsgálata**

Az orvosi ziliz borítása, valamint a virágzó hajtásszám és a fajgazdagság között unimodális összefüggést tapasztaltunk, tehát a facilitáció ún. „humped-back” mintázatot mutatott a facilitátor faj sűrűséggradiense mentén. A biotikus refúgiumok sűrűségfüggő hatásairól szóló legtöbb tanulmányban a cserjésedés hatásait vizsgálták. Ezekben a cserjék és a lágyszárú növények közötti kölcsönhatások széles skáláját írták le, így többek között pozitív, valamint „humped-back” összefüggést egyaránt (Callaway 2007; Kesting és mtsi. 2015; Rolhauser és Pucheta 2016; Saixiyala és mtsi. 2017). Csak kevés vizsgálat számolt be lágyszárú fajok közötti facilitációról, mivel a hasonló életformájú növények közötti facilitáció valószínűsége kisebb mértékű (Graff és

Aguiar 2017). Bossuyt és mtsai. (2005) kimutatták, hogy a legelő állatok által fogyasztott lágyszárú fajokra pozitív hatással volt a lágyszárú védőfajok borításának növekedése. Ehhez hasonlóan McNaughton (1978) kimutatta, hogy egy, a marhák által kedvelt fűfaj fogyasztása csökkent az állatok által nem kedvelt fűfélék abundanciájának növekedésével. Ezekkel a pozitív összefüggéseket detektáló publikációkkal ellentétben kutatásunkban a facilitátor növényfaj sűrűséggradiense mentén unimodális mintázatot mutattunk ki a fajszámban és a fajok virágzási sikerében. Noha a legelő állatok gyakran elkerülik az általuk amúgy kedvelt fajok virágzó egyedeinek (különösen a virágzó fűféléknek) fogyasztását, a biotikus refúgiumok nélküli nyílt legelőkön a szarvasmarhák ismételten lelegelik ezeket még mielőtt virágzó hajtásokat fejleszthetnének; ezáltal csökkentve a generatív szaporodás hatékonyságát (Milchunas és Noy-Meir 2002; Mladek és mtsi. 2013). A legelő állatok a helyváltoztatásra szánt energiabefektetés minimalizálása mellett igyekeznek a legjobb minőségű táplálék felvételére (Acker és mtsi. 2017; Dykes és mtsi. 2018), ezért a szarvasmarhák általában elkerülik az általuk nem kedvelt fajok által dominált területeket. Ennek megfelelően az általuk kedvelt fajok elfogyasztásának valószínűsége csökken az általuk nem fogyasztott növények sűrűségének növekedésével (McNaughton 1978). Ezen hatás ellenére a virágzási siker csak a facilitátor sűrűséggradiensének kezdeti szakaszában növekszik, a gradiens végén a magas és nagy levélméretű, nem legelt faj egyre nagyobb kompetíciós nyomása miatt (Kiær és mtsi. 2013; Kelemen és mtsi. 2015a). Ez a kompetíciós hatás az árnyékolásban is megnyilvánul, ami csökkenti a fotoszintetikus aktivitást és korlátozza a növények

növekedését (Valladares és Niinemets 2008; Fantinato és mtsi. 2019). Emiatt a virágzási siker is csökken, mivel ez nagymértékben függ a növény méretétől és a fotoszintézis hatékonyságától (Bazzaz és mtsi. 1987; Eckstein 2005; Le Roux és mtsi. 2013).

Az évelő fajok által dominált legelőkön a fajgazdagság változásai a facilitátor faj sűrűségének és a legeltetésnek a hosszútávú hatásait jelzik. A produktivitás és a fajgazdagság kapcsolatát leíró „humped-back” modell szerint a fajgazdagság közepes produktivitásnál a legmagasabb (Grime 1973), illetve a közepes zavarás hipotézis a legnagyobb fajgazdagságot a zavarás egy köztes szintje mellett valószínűsíti (Connell 1978). A vizsgált legelőkön az orvosi ziliz az egyik legnagyobb termetű növényfaj, a legelési nyomás pedig csökken a faj sűrűségének növekedésével. Emiatt mind a közepes produktivitás, mind a közepes zavarás fennáll a védő növényfaj közepes borítása esetén. A vizsgált legelőket közepes intenzitással legeltetik, ezért a közepes mértékű zavarás nem csak a facilitátor faj alacsony borításával jellemezhető foltokra jellemző, hanem a nyílt legelőkre is. Következésképpen a fajgazdagság a ziliz sűrűséggradiense elején csak enyhe emelkedést mutatott és alacsonyabb zilizborításnál (27%) érte el a maximális értéket, ugyanúgy mint a virágzási siker (40%). A fajgazdagság enyhe növekedése valószínűleg részben annak köszönhető, hogy az évelő facilitátor fajok által védve egyes, a legeltetésre érzékeny fajok is hosszútávon túlélhetnek (Gibson és Brown 1991). A „változó limitáció hipotézis” („shifting limitation hypothesis”, Gibson 2009) szerint a nagytermetű facilitátor fajok magas denzitásával jellemezhető élőhelyeken a fokozódó kompetíciós nyomás csökkenti a pozitív

interakciók mennyiségét (Kelemen és mtsi. 2013a; Macek és mtsi. 2016; Goldberg és mtsi. 2017). Jó tápanyag- és vízellátottságú talajokkal rendelkező élőhelyeken nem várható intenzív földfelszín alatti kompetíció a tápanyagokért és a vízért (Wilson és Tilman 1991; Kiær és mtsi. 2013); ezért a sűrűséggradiens végén – a virágzási siker csökkenéséhez hasonlóan – a fényért folytatott kompetíció lehet felelős a fajgazdagság csökkenéséért is (Lepš 1999; Borer és mtsi. 2014; Wang és mtsi. 2017). Ezen felül a felhalmozódott avar és az allelopaticus hatás szintén hozzájárulhat ezen mintázat kialakulásához (Barkosky és Einhellig 2003; Deák és mtsi. 2011; Miglécz és mtsi. 2013).

A „zavarás heterogenitása modell” (Kolasa és Rollo 1991) alapján a zavarás, mint például a mérsékelt legeltetés növeli az élőhelyek heterogenitását. Ellentétes hatásként a kompetitív fajok térhódítása a vegetáció homogenizálódását okozhatja (Olden és Poff 2003; Deák és mtsi. 2015). Ezek alapján a legnagyobb kisléptékű heterogenitást a nyílt legelőkön vagy a facilitátor faj közepes denzitásánál várhatjuk. Eredményeink alapján a kisléptékű heterogenitás csökkent az orvosi ziliz denzitásának növekedésével. Ennek magyarázata, hogy a szelektív legelés miatt a nyílt legelőkön nagyobb a lelegelés valószínűségének variabilitása, mint a facilitátor faj egyedei alatt, ahol általánosságban csökken a lelegelés esélye, így ez a szelektivitás már nem érvényesülhet ennyire markánsan (lásd Oldén és Halme 2016). Más szóval, a facilitátor növények védő hatása kiegyenlíti a legelés által okozott biomassza-vesztésben tapasztalható különbségeket a fajok között. Emellett a taposás intenzitása, amely kulcsszerepet játszik a térbeli heterogenitás kialakításában, már a legelő állatok által nem kedvelt növényfajok

alacsony borítása mellett is csökken (Oldén és Halme 2016; Godó és mtsi. 2017).

Az orvosi ziliz hatása kutatásunk alapján sűrűség-függő. Ahol kis borítással van jelen a lelelőkön, ott pozitívan hat mind a fajgazdagságra, mind a fajok virágzási sikerére, mert közvetlen védelmet nyújt a lelelés ellen. 30-40%-os borítási érték fölött ez a hatás azonban negatívba fordul, és alacsonyabb lesz a fajgazdagság, valamint a virágzási siker is. Ezen kívül csökken a vegetáció heterogenitása is. Eredményeink alapján tehát elmondható, hogy az orvosi ziliz teljes visszaszorítása nem szükséges, mert amíg a borítása alacsony, addig természetvédelmi szempontból nincs káros hatása, bár gazdasági szempontból ilyen lehet a lelelő minőségének csekély mértékű romlása. Ugyanakkor azt sem érdemes megvárni, hogy 30% feletti borítást érjen el, mert ez megnehezíti a visszaszorítását.

## 6. Összefoglaló

Disszertációm legfontosabb célkitűzése a gyepközösségek legelésre adott válaszainak elemzése, főként biomassza viszonyaik, illetve az őket felépítő lágyszárúak közötti biotikus interakciók változásának vizsgálatán keresztül. A dolgozatban két esettanulmányban szemléltetjük a legelés vegetációra gyakorolt hatásának eddig kevésbé kutatott aspektusait.

A legelők megfelelő minőségének hosszútávú megőrzése érdekében nélkülözhetetlen ismernünk az állatok által elfogyasztott fitomassza mennyiségét és a legeltetett állatok legeléspreferenciáját, azaz, hogy mely növényfajokat részesítik előnyben. Ez a hazánkban kevésbé kutatott téma mind élőhelyvédelmi, mind fajvédelmi szempontból fontos. Kutatásunkban turján-vidéki rétsztyeppeken vizsgáltuk az egyes fitomassza frakciók fogyasztását, és azt, hogy melyek azok a növényi tulajdonságok, amelyek meghatározzák, hogy mely növényfajokat kedvelik a marhák. Kutatásunkban a vizsgált gyepterületek két legelési egységre voltak osztva, mindkettőt évek óta legeltetik, de a kontroll egységek a mintavétel időpontjáig (június közepéig) a vizsgálat évében még nem voltak legeltetve, a legeltetett egységeket pedig az adott évben április közepe óta (azaz három hónapon keresztül) folyamatosan legeltették.

A vizsgált gyepterület közepes produktivitású ( $270\text{-}280\text{ g/m}^2$  élő fitomassza). Mindkét mintavételi területen a kontroll és a legeltetett egységben egyaránt  $35\text{-}35$  db,  $20\times 20$  cm-es területű négyzetekben vettünk fitomassza mintákat, amelyeket fajonként elkülönítettünk, külön kezelve az avart és a mohákat is. A legeléspreferenciát annak alapján

adtuk meg, hogy az adott fajnak a legelt területen hány százalékkal volt kevesebb a biomasszája, mint a kontroll területen („biomassza fogyás”). A jellegalapú legeléspreferencia elemzésbe a 29 leggyakoribb fajt vontuk be. Az elemzésekben a következő jellegekkel foglalkoztunk: levélterület, fajlagos levélterület (SLA), levél száraz tömeg, levél szárazanyag-tartalom. Emellett mértük még a fajok hajtásainak nitrogén- és foszfortartalmát is. Meghatároztuk továbbá az adott faj hajtásainak szőrözöttségét és a fajok átlagos magasságát. Eredményeink azt mutatták, hogy az avart és a mohát csak kis mértékben fogyasztották a marhák, ezek fogyása nem volt szignifikáns. Ezzel szemben az edényes növényfajok élő biomasszájának 65%-át elfogyasztották. Hasonló arányban fogyasztották az egyszikűek és a kétszikűek élő biomasszáját. Két növényi jelleg mutatott szignifikáns korrelációt a legeléspreferenciával: leginkább a magas SLA-val rendelkező és a magasabb nitrogéntartalmú növényfajokat kedvelték a marhák. Eredményeink alapján megállapítható, hogy a vegetáció biomasszája, és a növényfajok tömegessége, illetve tápértéke alapján egy legelő eltartóképessége jól becsülhető, és ez alapján a hosszú távú kezelés is jól tervezhető. Az egyes fajok tápértékének jó indikátora néhány jól mérhető növényi jelleg, mint például a fajlagos levélterület (SLA).

Legelés hatására alapvetően változhatnak meg a növények közötti kölcsönhatások; bizonyos nagytermetű, a herbivórok által nem kedvelt fajok (pl. az általunk vizsgált orvosi ziliz – *Althaea officinalis*), amelyek legelés hiányában negatívan hatnak a mellettük élő növényekre (kompetíció) a legelőkön pozitívan hathatnak rájuk (facilitáció). Ezeknek

a kölcsönhatásoknak az iránya függ a nem legelt faj tömegességi viszonyaitól. A gyepek megóvása és fenntartható kezelése szempontjából fontos tudnunk, hogy a legelő állatok által nem preferált fajok mennyiségének növekedése hogyan hat a többi növényfajra, ezáltal a legelők vegetációjára. Ezért az orvosi ziliz tömegességi gradiense mentén vizsgáltuk a fajgazdagságot, a fajok virágzási sikerét (virágzó fajszaám, virágzó hajtásszaám) és a közösség kis léptékű mozaikosságát (béta-diverzitást; Bray-Curtis különözöségi index alapján) kiskunsági legeltetett rétsztyepeken. Mintavételünket három, közepes intenzitással legeltetett (1 marha/ha) gyepon, növekvő zilizborítás mentén, területenként 32 db, 50 × 50 cm-es kvadrátban végeztük. A vizsgálat során a zilizborítás hatását (fix faktor) a függő változókra lineáris és kvadratikus kevert modellek segítségével elemeztük, amelyekben a terület mint random faktor szerepelt. Minden változó esetén variancia-analízissel (egyutas ANOVA) vetettük össze a lineáris modellt a kvadratikus modellt, és ha ez utóbbiban szignifikánsan kisebb volt a nem magyarázott variancia, akkor a lineáris modellt elvetettük és az összefüggést kvadratikusnak tekintettük. A kvadratikus összefüggések unimodalitását MOS-teszttel vizsgáltuk. Mind a fajgazdagság, mind a virágzási siker unimodális görbével írható le a növekvő zilizborítás mentén. A görbe csúcsa a fajgazdagság esetében 27%-os, a virágzási siker tekintetében 40%-os zilizborításnál volt. A ziliz borítási értékeinek emelkedésével a béta-diverzitás lineárisan csökkent. Eredményeink alapján az orvosi ziliz hatása abundancia-függő, azokon a legelőkön, ahol csak kis borításban van jelen, ott pozitívan hat a fajgazdagságra és a fajok virágzási sikerére, mert közvetlen megvédi őket a leleleléstől. 30-40%-

os borítás felett azonban az orvosi ziliz hatása negatívba fordul át. Borításának további növekedésével mind a fajgazdagság, mind a virágzási siker egyre alacsonyabb lesz, ezen kívül a vegetáció heterogenitása is csökkenést mutat. Kutatásunk alapján látható, hogy az orvosi ziliz teljes visszazorítása nem szükséges a legelőkön, mert amíg borítása alacsony, addig természetvédelmi szempontból nincs káros hatása, bár gazdasági szempontból ilyen lehet a legelő minőségének csekély mértékű romlása.

## 7. Új tudományos eredmények

- Ott, ahol edényes növényfajok élő biomasszája bőségesen rendelkezésre áll a szarvasmarhák számára, az avar, illetve a moha fogyasztása elenyésző mértékű.
- Közepes legelési nyomás esetén a rétsztyepek élő biomasszájának 65%-át fogyasztották el a marhák.
- Kimutattuk, hogy a rétsztyepeken legelő szarvasmarhák táplálkozásuk során a nagy fajlagos levélterülettel és magas nitrogén-tartalommal rendelkező növényfajokat részesítették előnyben.
- A vegetáció biomasszája, és a növényfajok tömegessége illetve tápértéke alapján egy legelő eltartóképessége jól becsülhető, és ez alapján a hosszú távú kezelés is jól tervezhető. Az egyes fajok tápértékének jó indikátora néhány jól mérhető növényi jelleg, mint például a fajlagos levélterület (SLA).
- Vizsgálatunkban először mutattunk ki unimodális kapcsolatot egy a legelő állatok által nem kedvelt lágyszárú faj tömegessége és a vegetáció fajgazdagsága, illetve a növényfajok virágzási sikere között.
- A vegetáció kisléptékű heterogenitása csökkent a legelő állatok által nem kedvelt lágyszárú faj borításának növekedésével.

## 8. Summary

The main goal of my dissertation was to reveal the responses of grassland vegetation to grazing. Therefore, we studied the changes in the biomass scores and the plant-plant interactions in pastures in two case studies.

In order to sustain the desirable ecological value of pastures in the long run, it is crucial to know the amount of biomass consumed by cattle and their grazing preference, i.e. which plant species are preferred. In our researches, we studied the consumption of the main biomass fractions (litter, moss, forbs, graminoids) by cattle and the functional traits of the preferred and non-preferred vascular plants. Two meadow steppe sites were surveyed in the Great Hungarian Plain, Central-Hungary. The study sites have been grazed with moderate intensity for decades. The studied pastures were splitted into two adjacent grazing units which were managed differently in the study year. The grazed units were grazed for three months before the sampling, and the control units were ungrazed in the study year (2014). The studied grasslands are characterised by a medium productivity (270-280 g/m<sup>2</sup> living vascular plant biomass). Within each unit 35, 20 cm × 20 cm-sized aboveground biomass samples were collected. After drying, all 140 samples were sorted by litter, moss and living biomass of vascular plants, and the latter one was sorted to species. The flowering shoot numbers were counted for each species. During the trait-based analyses we used the following traits: leaf area, specific leaf area (SLA), leaf dry weight, leaf dry matter content,

nitrogen and phosphorus content of shoots, shoot hairiness (present/absent) and shoot height of the species.

We did not detect any no differences in the amount of litter and moss biomass between the control and the grazed units. In contrast, 65% of the living biomass was consumed by cattles. Two traits showed a significant relationship with grazing preference: species with higher specific leaf area and with higher nitrogen content were most preferred by cattle. Based on these results, we emphasize that the long-term grazing regimes of grasslands can be carefully planned based on biomass measurements and some easily measurable plant traits such as specific leaf area and the nitrogen content of species.

Positive and negative plant-plant interactions generally co-occur in communities and their net effects may depend on grazing. Large-sized unpalatable plants can act as biotic refuges by physically protecting neighbouring species from herbivores. This is a well-known mechanism; however, only a few studies have focused on the grazing-mediated density-dependence of biotic interactions. Along the mass gradient of *Althaea officinalis*, the change in flowering success and species richness of the plant species living with it on the pastures can be described by an unimodal curve.

In pastures, the effect of *Althaea officinalis* on other plants is positive as long as it occurs with a small cover, but at higher cover its effect may become negative. We examined species richness, species flowering success (flowering species number, flowering shoot number) and small-scale community mosaicism (beta diversity, based on Bray-Curtis dissimilar index) in grazed meadows in the Kiskunság region. We

sampled three medium-intensity grazed meadow steppes (1 cattle/ha), with various *Althaea officinalis* cover, in 32 plots of 50 × 50 cm size in each pasture. In the statistical analyses, we used linear and quadratic mixed models, which included area as a random factor. We compared the quadratic model with the linear model by analysis of variance (ANOVA) for each dependent variable, and if the unexplained variance was significantly smaller in the latter, we ruled out the linear model and kept the quadratic. The unimodality of quadratic correlations was examined by MOS test. Species richness and flowering success can be described by an unimodal curve along the increasing *Althaea* cover. The location of the peak was at 27% *Althaea* cover for species richness and at 40% *Althaea* cover for flowering success. As the *Althaea* cover increased, the beta diversity decreased linearly. The area had non-significant effect in all cases. The effect of *Althaea officinalis* is abundance-dependent, in grasslands where it occurs only in small amounts, it has a positive effect on species richness and the flowering success of the species because it can protect neighbouring plants from being eaten. However, above 30-40% cover, this positive effect can turn negative and the species richness and the flowering success of species will decrease, in addition to the decrease in the heterogeneity of vegetation. Based on our results, it is not necessary to completely eradicate *Althaea officinalis* in pastures, because as long as its cover is low, it has no detrimental effect from a nature conservation point of view, although from an economic point of view it can be a significant deterioration of grassland quality.

## **Köszönetnyilvánítás**

Köszönettel tartozom témavezetőmnek, Dr. Kelemen Andrásnak, valamint Prof. Dr. Tóthmérész Bélának a munkám során nyújtott nélkülözhetetlen segítségükért, támogatásukért és tanácsaikért. Köszönöm továbbá a témában megjelenő valamennyi publikációm társszerzőinek, különös tekintettel Dr. Deák-Valkó Orsolya Emőkének és Dr. Deák Baláznak munkáját és segítségét. Szakmai munkám során köszönet illeti az Ökológiai Tanszék számos munkatársát, köztük Dr. Török Pétert, Dr. Tóth-Szabó Edinát, Dr. Sonkoly Juditot és Dr. Szél-Tóth Katalint, segítségük nélkül a jelen dolgozat nem jöhetett volna létre. A dolgozat elkészülését segítették továbbá a Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatóságának munkatársai. Hálás köszönettel tartozom szüleimnek, akik a képzési idő alatt segítettek és biztattak, szeretetükkel támogattak céljaim elérésében.

## Irodalomjegyzék

- Acker, P., Besnard, A., Monnat, J. Y., and Cam, E. 2017. Breeding habitat selection across spatial scales: is grass always greener on the other side? *Ecology* 98: 2684–2697. DOI: 10.1002/ecy.1962
- Allegrezza, M., Corti, G., Cocco, S., Pesaresi, S., Chirico, G. B., Saracino, A., Bonanomi, G. 2016. Microclimate buffering and fertility island formation during *Juniperus communis* ontogenesis modulate competition–facilitation balance. *Journal of Vegetation Science* 27(3): 616–627. DOI: 10.1111/jvs.12386
- Altesor, A., Oesterheld, M., Leoni, E., Lazama, F., Rodríguez, C. 2005. Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology* 179(1): 83–91. DOI: 10.1007/s11258-004-5800-5
- Amiaud, B., Touzard, B., Bonis, A., Bouzillé, J.-B. 2008. After grazing exclusion, is there any modification of strategy for two guerrilla species: *Elymus repens* (L.) Gould and *Agrostis stolonifera* (L.)? *Plant Ecology* 197(1): 107–117. DOI: 10.1007/s11258-007-9364-z
- Anderson, M. T. & Frank, D. A. 2003. Defoliation effects on reproductive biomass: importance of scale and timing. *Journal of Range Management* 56(5): 501–516. DOI: 10.2307/4003843

- Bakker, J.P. 1989. Nature management by grazing and cutting. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Bakker, C., Blair, J.M., Knapp, A.K., 2003. Does resource availability, resource heterogeneity or species turnover mediate changes in plant species richness in grazed grasslands? *Oecologia* 137(3): 385–391. DOI: 10.1007/s00442-003-1360-y
- Balogh, N. 2012: Homoki gyepék spontán regenerációja kiskunsági parlagokon. *Gyepgazdálkodási Közlemények* 2012(1-2): 5–12.
- Balogh, N., Tóthmérész, B., Valkó, O., Deák, B., Miglécz, T., Tóth, K., Molnár, Zs., Vadász, Cs., Tóth, E., Kiss, R., Sonkoly, J., Török, P., Antal, K., Tüdösné, B.J. és Kelemen, A. 2018. Szarvasmarhák legelőhasználata és legeléspreferenciája. *Természetvédelmi Közlemények* 24: 15–24. DOI: 10.20332/tvk-jnatconserv.2018.24.15
- Barkosky, R.R., Einhellig, F.A. 2003. Allelopathic interference of plant-water relationships by para-hydroxybenzoic acid. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 44: 53–58. DOI: 10.7016/BBAS.200301.0053
- Bartha, S., Meiners, S.J., Pickett, S.T.A, Cadenasso, M.L. 2003. Plant colonization windows in a mesic old field succession. *Applied Vegetation Science* 6: 205–212. DOI: 10.1658/1402-2001(2003)006[0205:PCWIAM]2.0.CO;2

Bazzaz, F.A., Chiariello, N.R., Coley, P.D., Pitelka, L.F. 1987. Allocating resources to reproduction and defense. *BioScience* 37: 58–67. DOI: 10.2307/1310178

Bátori, Z., Kiss, P.J., Tölgyesi, Cs., Deák, B., Valkó, O., Török, P., Erdős, L., Tóthmérész, B., Kelemen, A. 2020. River embankments mitigate the loss of grassland biodiversity in agricultural landscapes. *River Research and Applications* 36(7): 1160–1170. DOI: 10.1002/rra.3643

Bertness, M.D., Callaway, R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution* 9(5): 191–193. DOI: 10.1016/0169-5347(94)90088-4

Billeter, R., Peintinger, M., Diemer, M. 2007. Restoration of montane fen meadows by mowing remains possible after 4–35 years of abandonment. *Botanica Helvetica* 117(1): 1–13. DOI: 10.1007/s00035-007-0743-9

Bischoff, A., Auge, H., Mahn, E-G. 2005. Seasonal changes in the relationship between plant species richness and community biomass in early succession. *Basic and Applied Ecology* 6(4): 385–394. DOI: 10.1016/j.baae.2005.03.003

Borer, E.T., Seabloom, E.W., Gruner, D.S., Harpole, W.S., Hillebrand, H., Lind, E.M., Adler, P.B., Alberti, J., Anderson, T.M., Bakker, J.D., Biederman, L., Blumenthal, D., Brown, C.S., Brudvig, L.A., Buckley, Y.M., Cadotte, M., Chu, C.J., Cleland,

E.E., Crawley, M.J., Daleo, P., Damschen, E.I., Davies, K.F., DeCrappeo, N.M., Du, G., Firn, J., Hautier, Y., Heckman, R.W., Hector, A., HilleRisLambers, J., Iribarne, O., Klein, J.A., Knops, J.M.H., La Pierre, K.J., Leakey, A.D.B., Li, W., MacDougall, A.S., McCulley, R.L., Melbourne, B.A., Mitchell, C.E., Moore, J.L., Mortensen, B., O'Halloran, L.R., Orrock, J.L., Pascual, J., Prober, S.M., Pyke, D.A., Risch, A.C., Schuetz, M., Smith, M.D., Stevens, C.J., Sullivan, L.L., Williams, R.J., Wragg, P.D., Wright, J.P., Yang, L.H. 2014. Herbivores and nutrients control grassland plant diversity via light limitation. *Nature* 508: 517–520. DOI: 10.1038/nature13144

Bork, E., Willms, W., Tannas, S., Alexander, M. 2012. Seasonal patterns of forage availability in the Fescue grasslands under contrasting grazing histories. *Rangeland Ecology & Management* 65(1): 47–55. DOI: 10.2307/41495341

Bossuyt, B., De Fre, B., and Hoffmann, M. 2005. Abundance and flowering success patterns in a short-term grazed grassland: early evidence of facilitation. *Journal of Ecology* 93(6): 1104–1114. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2005.01059.x

Bradshaw, A.D. 1983. The reconstruction of ecosystems: Presidential address to the British Ecological Society. *Journal of Applied Ecology* 20: 1–17. DOI: 10.2307/2403372

- Burel, F., Baudry, J., Butet, A., Clergeau, P., Delettre, Y., Le Coeur, D., Dubs, F., Morban, N., Paillat, G., Petit, S., Thenail, C., Brunel, E., Lefeuvre, J-C. 1998. Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. *Acta Oecologica* 19(1): 47–60.
- Callaway, R.M. 2007. *Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities*. Dordrecht: Springer.
- Carilla, J., Aragón, R., Gurvich, D.E. 2011. Fire and grazing differentially affect aerial biomass and species composition in Andean grasslands. *Acta Oecologica* 37(4): 337–345. DOI: 10.1016/j.actao.2011.03.006
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science* 199: 1302–1310. DOI: 10.1126/science.199.4335.1302
- Coppock, D.L., Swift, D.M., Ellis, J.E. 1986. Seasonal nutritional characteristics of livestock diets in a nomadic pastoral ecosystem. *Journal of Applied Ecology* 23(2): 585–595. DOI: 10.2307/2404038
- Cornwell, W.K., Grubb, P.J. 2003. Regional and local patterns in plant species richness with respect to resource availability. *Oikos* 100(3): 417–428. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2003.11697.x
- Cousins, S.A.O., Lindborg, R. 2008. Remnant grassland habitats as source communities for plant diversification in agricultural

- landscapes. *Biological Conservation* 141(1): 233–240. DOI: 10.1016/j.biocon.2007.09.016
- Deák, B., Valkó, O., Kelemen, A., Török, P., Miglécz, T., Ölvedi, T., Lengyel, Sz., Tóthmérész, B. 2011. Litter and graminoid biomass accumulation suppresses weedy forbs in grassland restoration. *Plant Biosystems* 145(3): 730–737. DOI: 10.1080/11263504.2011.601336
- Deák, B., Valkó, O., Török, P., Kelemen, A., Tóth, K., Miglécz, T., Tóthmérész, B. 2015. Reed cut, habitat diversity and productivity in wetlands. *Ecological Complexity* 22: 121–125. DOI: 10.1016/j.ecocom.2015.02.010
- Dengler, J., Janisova, M., Török, P., Wellstein, C. 2014. Biodiversity of Palaearctic grasslands: a synthesis. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 182: 1–14.
- Diemer, M., Oetiker, K., Billeter, R. 2001. Abandonment alters community composition and canopy structure of Swiss calcareous fens. *Applied Vegetation Science* 4(2): 237–246. DOI: 10.1111/j.1654-109X.2001.tb00492.x
- Díaz, S., Noy-Meir, I., Cabido, M. 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology* 38(3): 497–508. DOI: 10.1046/j.1365-2664.2001.00635.x

- Dolt, C., Goverde, M., Baur, B. 2005. Effects of experimental small-scale habitat fragmentation on above and below-ground plant biomass in calcareous grasslands. *Acta Oecologica* 27: 49–56. DOI: 10.1016/j.actao.2004.09.002
- Dykes, J.L., Strickland, B.K., Demarais, S., Reynolds, D.B., and Lashley, M.A. 2018. Soil nutrients indirectly influence intraspecific plant selection in whitetailed deer. *Basic Applied Ecology* 32: 103–109. DOI: 10.1016/j.baae.2018.08.001
- Eckstein, R.L. 2005. Differential effects of interspecific interactions and water availability on survival, growth and fecundity of three congeneric grassland herbs. *New Phytologist* 166: 525–536. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2005.01336.x
- Evju, M., Blumentrath, S., Skarpaas, O., Stabbetorp, O.E., Sverdrup-Thygeson, A. 2015. Plant species occurrence in a fragmented grassland landscape: the importance of species traits. *Biodiversity and Conservation* 24(3): 547–561. DOI: 10.1007/s10531-014-0835-y
- Fantinato, E., Sonkoly, J., Silan, G., Valkó, O., Tóthmérész, B., Deák, B., Kelemen, A., Migléc, T., Del Vecchio, S., Bettiol, F., Buffa, G. & Török, P. 2019. Reproductive traits recover faster than vegetative ones during the spontaneous succession of sand grasslands. *Applied Vegetation Science* 22: 435–443.

Fraser, L.H., Pither, J., Jentsch, A., Sternberg, M., Zobel, M., Askarizadeh, D., Bartha, S., Beierkuhnlein, C., Bennett, J.A., Bittel, A., Boldgiv, B., Boldrini, I.I., Bork, E., Brown, L., Cabido, M., Cahill, J. Carlyle, C.N., Campetella, G., Chelli, S., Cohen, O., Csergo, A.-M., Díaz, S., Enrico, L., Ensing, D., Fidelis, A., Fridley, J.D., Foster, B., Garris, H., Goheen, J.R., Henry, H.A.L., Hohn, M., Jouri, M.H., Klironomos, J., Koorem, K., Lawrence-Lodge, R., Long, R., Manning, P., Mitchell, R., Moora, M., Müller, S.C., Nabinger, C., Naseri, K., Overbeck, G.E., Palmer, T.M., Parsons, S., Pesek, M., Pillar, V.D., Pringle, R.M., Roccaforte, K., Schmidt, A., Shang, Zh., Stahlmann, R., Stotz, G.C., Sugiyama, S., Szentes, Sz., Thompson, D., Tungalag, R., Undrakhbold, S. vanRooyen, M., Wellstein, C., Wilson, J.B., Zupo, T. 2015. Worldwide evidence of a unimodal relationship between productivity and plant species richness. *Science* 349(6245): 302–305. DOI: 10.1126/science.aab3916

Garcia, L.V., Clemente, L., Marañón, T., Moreno, A. 1993. Above-ground biomass and species richness in a mediterranean salt marsh. *Journal of Vegetation Science* 4: 417–424. DOI: 10.2307/3235601

Gerard, M., El Kahloun, M., Rymen, J., Beauchard, O., Meire, P., 2008. Importance of mowing and flood frequency in promoting species richness in restored floodplains. *Journal of Applied Ecology* 45(6): 1780–1789. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2008.01572.x

- Gibson, C.W.D., Brown, V.K. 1991. The effects of grazing on local colonisation and extinction during early succession. *Journal of Vegetation Science* 2: 291–300. DOI: 10.2307/3235919
- Gibson, D.J. 2009. *Grasses and Grassland Ecology*. Oxford: Oxford University Press.
- Gillman, L.N., Wright, S.D. 2006. The influence of productivity on the species richness of plants: a critical assessment. *Ecology* 87(5): 1234–1243. DOI: 10.1890/0012-9658(2006)87 [1234:tiopot] 2.0.co; 2
- Godó, L., Valkó, O., Tóthmérész, B., Török, P., Kelemen, A., Deák, B. 2017. Small-scale effects of grazing on the species richness of alkaline and sand grasslands. *Tuexenia* 37(1): 229–246. DOI: 10.14471/2017.37.016
- Goldberg, D.E., Martina, J.P., Elgersma, K.J., Currie, W.S. 2017. Plant size and competitive dynamics along nutrient gradients. *The American Naturalist* 190(2): 229–243. DOI: 10.1086/692438
- Graff, P., Aguiar, M.R. 2017. Do species' strategies and type of stress predict net positive effects in an arid ecosystem? *Ecology* 98(3): 794–806. DOI: 10.1002/ecy.1703/supinfo
- Grant, S.A., Torvell, L., Sim, E.M., Small, J.L., Armstrong, R.H., 1996. Controlled grazing studies on *Nardus* grassland: effects of between-tussock sward height and species of grazer on *Nardus*

- utilization and floristic composition in two fields in Scotland. *Journal of Applied Ecology* 33: 1053–1064. DOI: 10.2307/2404685
- Grime, J.P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242: 344–347. DOI: 10.1038/242344a0
- Habel, J.C., Dengler, J., Janišová, M., Török, P., Wellstein, C., Wiezik, M. 2013. European grassland ecosystems: threatened hotspots of biodiversity. *Biodiversity and Conservation* 22(10): 2131–2138. DOI: 10.1007/s10531-013-0537-x
- Hald, A.B., Vinther, E. 2000. Restoration of a species-rich fen-meadow after abandonment: response of 64 plant species to management. *Applied Vegetation Science* 3(1): 15–24. DOI: 10.2307/1478914
- Hambäck, P.A., Beckerman, A.P. 2003. Herbivory and plant resource competition: a review of two interacting interactions. *Oikos* 101(1): 26–37. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2003.12568.x
- Hill, M.O., Evans, D.F., Bell, S.A. 1992. Long-term effects of excluding sheep from hill pastures in North Wales. *Journal of Ecology* 80(1): 1–13. DOI: 10.2307/2261058
- Hobohm, C., Bruchmann, I. 2009. Endemische Gefäßpflanzen und ihre Habitate in Europa: Plädoyer für den Schutz der Grasland-

Ökosysteme. Berichte der Reinhold- Tüxen- Gesellschaft 21: 142–161.

Hofstede, R., M., Castillo, M.X.M., Osorio, C.M.R. 1995. Biomass of grazed, burned, and undisturbed paramo grasslands, Colombia. I. Aboveground Vegetation. *Arctic and Alpine Research* 27(1): 1–12. DOI: 10.2307/1552062

Illius, A.W., Clark, D.A., Hodgson, J. 1992. Discrimination and patch choice by sheep grazing grass-clover swards. *Journal of Animal Ecology* 61(1): 183–194. DOI: 10.2307/5521

Isbell, F.I., Wilsey, B.J. 2011. Increasing native, but not exotic, biodiversity increases aboveground productivity in ungrazed and intensely grazed grasslands. *Oecologia* 165(3): 771–778. DOI: 10.1007/s00442-010-1877-9

Johnson, T.N., Sandercock, B.K., 2010. Restoring tallgrass prairie and grassland bird populations in tall fescue pastures with winter grazing. *Rangeland Ecology & Management* 63(6): 679–688. DOI: <https://doi.org/10.2111/REM-D-09-00076.1>

Kauffman, J.B., Thorpe, A.S., Brookshire, J.E.N. 2004. Livestock exclusion and belowground ecosystem responses in riparian meadows of eastern oregon. *Ecological Applications* 14(6): 1671–1679. DOI: 10.1890/03-5083

- Kelemen, A., Török, P., Valkó, O., Migléc, T., Tóthmérész, B. 2013a. Mechanisms shaping plant biomass and species richness: plant strategies and litter effect in alkali and loess grasslands. *Journal of Vegetation Science* 24: 1195–1203. DOI: 10.1111/jvs.12027
- Kelemen, A., Török, P., Valkó, O., Deák, B., Migléc, T., Kapocsi, I., Tóthmérész, B. 2013b. Litter and green biomass in a traditionally managed alkali landscape in Hungary (Hortobágy). In: Vrahnakis, M.-Kyriazopoulos, A. P.- Chouvardas, D.-Fotiadis, G. (eds.) *Dry Grasslands of Europe: Grazing and Ecosystem Services*, pp. 175–180. Hellenic Range and Pasture Society (Herpas), Thessaloniki, Greece
- Kelemen, A., Török, P., Valkó, O., Deák, B., Migléc, T., Tóth, K., Ölvedi, T., 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. DOI: 10.1007/s10531-014-0631-8
- Kelemen, A., Lazzaro, L., Besnyői, V., Albert, Á.-J., Konečná, M., Dobay, G., Memelink, I., Adamec, V., Götzenberger, L., de Bello, F., Le Bagousse-Pinguet, Y., Lepš J. 2015a. Net outcome of competition and facilitation in a wet meadow changes with plant's life stage and community productivity. *Preslia* 87(4): 347–361.

Kelemen, A., Török, P., Valkó, O., Deák, B., Tóth, K., and Tóthmérész, B. 2015b. Both facilitation and limiting similarity shape the species coexistence in dry alkali grasslands. *Ecological Complexity* 21: 34–38. DOI: 10.1016/j.ecocom.2014.11.004

Kelemen, A., Tóthmérész, B., Valkó, O., Migléc, T., Deák, B., Török, P. 2017a. Old-field succession revisited – New aspects revealed by trait-based analyses of perennial-crop-mediated succession. *Ecology and Evolution* 7(7): 2432–2440. DOI: 10.1002/ece3.2869

Kelemen, A., Tölgyesi, Cs., Kun, R., Molnár, Zs., Vadász, Cs., Tóth, K. 2017b. Positive small-scale effects of shrubs on diversity and flowering in pastures. *Tuexenia* 37(1): 399–413. DOI: 10.14471/2017.37.009

Kelemen, A., Tölgyesi, Cs., Valkó, O., Deák, B., Migléc, T., Fekete, R., Balogh, N., Török, P., Tóthmérész, B. 2019. Density-dependent plant-plant interactions triggered by grazing. *Frontiers in Plant Science* 10. DOI: 10.3389/fpls.2019.00876

Kesting, S., Petersen, U., Isselstein, J. 2015. Humped-back shaped response of plant species richness to increasing shrub encroachment in calcareous grasslands. *Community Ecology* 16(2): 189–195. DOI: 10.1556/168.2015.16.2.6

Király, G., 2009. Újmagyar Fűvészkönyv. Magyarország hajtásos növényei. (New Hungarian Herbal. The vascular plants of

Hungary. Identification key.). Aggtelek National Park Directorate, Jósvafő.

- Kiss, O., Tokody, B., Deák, B., Moskát, Cs. 2016. Increased landscape heterogeneity supports the conservation of European Rollers (*Coracias garrulus*) in southern Hungary. *Journal for Nature Conservation* 29. DOI: 10.1016/j.jnc.2015.12.003
- Kiær, L.P., Weisbach, A.N., Weiner, J. 2013. Root and shoot competition: a meta-analysis. *Journal of Ecology* 101(5): 1298–1312. DOI: 10.1111/1365-2745.12129
- Kolasa, J., Rollo, C.D. 1991. “Introduction: the heterogeneity of heterogeneity: a glossary,” in *Ecological Heterogeneity*, eds J. Kolasa and S. T. A. Pickett (New York: Springer-Verlag), 1–23. DOI: 10.1007/978-1-4612-3062-5
- Koyama, A., Yoshihara, Y., Jamsran, U., Okuro, T. 2015. Role of tussock morphology in providing protection from grazing for neighbouring palatable plants in a semi-arid Mongolian rangeland. *Plant Ecology & Diversity* 8(2): 163–171. DOI: 10.1080/17550874.2014.926406
- Kovácsné, K.N., Béri, B., Deák, B., Kelemen, A., Tóth, K., Kiss, R., Radócz, Sz., Miglécz, T., Tóthmérész, B., 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. DOI: 10.1111/avsc.12475

- Le Bagousse-Pinguet, Y., Xiao, S., Brooker, R.W., Gross, N., Liancourt, P., Straile, D., Michalet, R. 2014. Facilitation displaces hotspots of diversity and allows communities to persist in heavily stressed and disturbed environments. *Journal of Vegetation Science* 25(1): 66–76. DOI: 10.1111/jvs.12064
- Lepš, J. 1999. Nutrient status, disturbance and competition: an experimental test of relationships in a wet meadow. *Journal of Vegetation Science* 10(2): 219–230. DOI: 10.2307/3237143
- le Roux, P.C., McGeoch, M.A. 2008 Spatial variation in plant interactions across a severity gradient in the sub-Antarctic. *Oecologia* 155(4): 831–844. DOI: 10.1007/s00442-007-0954-1
- Le Roux, P.C., Shaw, J.D., Chown, S.L. 2013. Ontogenetic shifts in plant interactions vary with environmental severity and affect population structure. *New Phytologist* 200(1): 241–250. DOI: 10.1111/nph.12349
- Macek, P., Prieto, I., Macková, J., Pistón, N., Pugnaire, F.I. 2016. Functional plant types drive plant interactions in a Mediterranean mountain range. *Frontiers in Plant Science* 7. DOI: 10.3389/fpls.2016.00662
- Maestre, F.T., Cortina, J. 2004. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271(5): S331–S333. DOI: 10.1098/rsbl.2004.0181

- Martin, L.M., Wilsey, B.J. 2006 Assessing grassland restoration success: relative roles of seed additions and native ungulate activities. *Journal of Applied Ecology* 43(6): 1098–1109. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2006.01211.x
- Mattson, W.J.Jr. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11(1): 119–161. DOI: 10.1146/annurev.es.11.110180.001003
- McIntire, E.J.B., Fajardo, A. 2013. Facilitation as a ubiquitous driver of biodiversity. *New Phytologist* 201(2): 403–416. DOI: 10.1111/nph.12478
- McNaughton, S.J. 1978. Serengeti ungulates: feeding selectivity influences the effectiveness of plant defense guilds. *Science* 199(4330): 806–807. DOI: 10.1126/science.199.4330.806
- Memmott, K., Anderson, V., Monsen, S.B. 1998. Seasonal grazing impact on cryptogamic crusts in a Cold desert Ecosystem. *Journal of Range Management* 51(5): 547–550. DOI: 10.2307/4003374
- Miglécz, T., Tóthmérész, B., Valkó, O., Kelemen, A., Török, P. 2013. Effects of litter on seedling establishment: an indoor experiment with short-lived Brassicaceae species. *Plant Ecology* 214(2):189–193. DOI: 10.1007/s11258-012-0158-6

- Milchunas, D.G., Noy-Meir, I. 2002. Grazing refuges, external avoidance of herbivory and plant diversity. *Oikos* 99(1): 113–130. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2002.990112.x
- Mitchell-Olds, T., Shaw, R.G. 1987. Regression analysis of natural selection: statistical inference and biological interpretation. *Evolution* 41(6): 1149–1161. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1987.tb02457.x
- Mittelbach, G.G., Steiner, C.F., Scheiner, S.M., Gross, K.L., Reynolds, H.L., Waide, R.B., Willig, M.R., Dodson, S.I., Gough, L. 2001. What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology* 82(9): 2381–2396. DOI: 10.2307/2679922
- Mladek, J., Mladkova, P., Hejcmanová, P., Dvorský, M., Pavlu, V., De Bello, F., Duchoslav, M., Hejcman, M., Pakeman, R.J. 2013. Plant trait assembly affects superiority of Grazer's foraging strategies in species-rich grasslands. *PLoS One* 8(7): e69800. DOI: 10.1371/journal.pone.0069800
- Molnár, Zs., Kelemen, A., Kun, R., Máté, J., Sáfián, L., Provenza, F., Díaz, S., Barani, H., Biró, M., Máté, A., Vadász, Cs. 2020. Knowledge co-production with traditional herders on cattle grazing behaviour for better management of species-rich grasslands. *Journal of Applied Ecology* 57(9): 1677–87. DOI: 10.1111/1365-2664.13664

- Moretto, A.S., Distel, R.A., 1997. Competitive interactions between palatable and unpalatable grasses native to a temperate semi-arid grassland of Argentina. *Plant Ecology* 130(2): 155–161. DOI: 10.1023/A:1009723009012
- Mouissie, A.M., Vos, P., Verhagen, H.M.C., Bakker, J.P. 2005. Endozoochory by free-ranging, large herbivores: ecological correlates and perspectives for restoration. *Basic and Applied Ecology* 6(6): 547–558. DOI: 10.1016/j.baae.2005.03.004
- Oksanen, J. 1996. Is the humped relationship between species richness and biomass an artefact due to plot size? *Journal of Ecology* 84(2): 293–295. DOI: 10.2307/2261364
- Oesterheld, M., Oyarzábal, M., 2004. Grass-to-grass protection from grazing in a semi-arid steppe. Facilitation, competition, and mass effect. *Oikos* 107(3): 576–582. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2004.13442.x
- Oldén, A., Halme, P. 2016. Grazers increase b-diversity of vascular plants and bryophytes in wood-pastures. *Journal of Vegetation Science* 27(6): 1084–1093. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2004.13442.x
- Olden, J.D., Poff, N.L. 2003. Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American Naturalist* 162(4): 442–460. DOI: 10.1086/378212

- Pásztor, E., Botta-Dukát, Z., Czárán, T., Magyar, G., Meszéna, G. 2016. Theory based ecology. The Darwinian approach. Oxford: Oxford University Press.
- Rajaniemi, T.K. 2003. Explaining productivity-diversity relationships in plants. *Oikos* 101(3): 449–457. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2003.12128.x
- Pálková, K., Lepš, J., 2008. Positive relationship between plant palatability and litter decomposition in meadow plants. *Community Ecology* 9(1): 17–27. DOI: 10.1556/ComEc.9.2008.1.3
- R Core Team. 2017. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- Rees, M. 2013. Competition on productivity gradients – what do we expect? *Ecology Letters* 16(3): 291–298. DOI: 10.1111/ele.12037
- Rolhauser, A.G., Pucheta, E. 2016. Annual plant functional traits explain shrub facilitation in a desert community. *Journal of Vegetation Science* 27: 60–68. DOI: 10.1002/ecy.2147
- Saixiyala, Yang, D., Zhang, S., Liu, G., Yang, X., Huang, Z., Ye, X. 2017. Facilitation by a spiny shrub on a rhizomatous clonal herbaceous in thicketization-grassland in northern China: increased soil resources or shelter from herbivores. *Frontiers in Plant Science* 8: 809. DOI: 10.3389/fpls.2017.00809

- Schaffers, A.P. 2002. Soil, biomass, and management of semi-natural vegetation. part ii. factors controlling species diversity. *Plant Ecology* 158(2): 247–268. DOI: 10.1023/A:1015545821845
- Schläpfer F., Schmid, B., Seidl, I. 1999. Expert estimates about effects of biodiversity on ecosystem processes and services. *Oikos* 84(2): 346–352. DOI: 10.2307/3546733
- Schumacher, J., Roscher, C. 2009. Differential effects of functional traits on aboveground biomass in semi-natural grasslands. *Oikos* 118(11): 1659–1668. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2009.17711.x
- Šmilauer, P., Lepš, J. 2014. *Multivariate Analysis of Ecological Data Using CANOCO 5*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Smit, C., Rietkerk, M., Wassen, M.J. 2009. Inclusion of biotic stress (consumer pressure) alters predictions from the stress gradient hypothesis. *Journal of Ecology* 97(6): 1215–1219. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2009.01555.x
- Soliveres, S., Eldridge, D.J. 2014. Do changes in grazing pressure and the degree of shrub encroachment alter the effects of individual shrubs on understory plant communities and soil function? *Functional Ecology* 28(2): 530–537. DOI: 10.1111/1365-2435.12196
- Sonkoly, J., Valkó, O., Deák, B., Miglécz, T., Tóth, K., Radócz, Sz., Kelemen, A., Riba, M., Vasas, G., Tóthmérész, B., Török, P. 2017.

A new aspect of grassland vegetation dynamics: Cyanobacterium colonies affect establishment success of plants. *Journal of Vegetation Science* 28(3): 1–9. DOI: 10.1111/jvs.12503.

Sonkoly, J., Kelemen, A., Valkó, O., Deák, B., Kiss, R., Tóth, K., Miglécz, T., Tóthmérész, B., Török, P. 2019. Both mass ratio effects and community diversity drive biomass production in a grassland experiment. *Scientific Reports* 9: 1848. DOI: 10.1038/s41598-018-37190-6

Sonkoly, J., Valkó, O., Balogh, N., Godó, L., Kelemen, A., Kiss, R., Miglécz, T., Tóth, E., Tóth, K., Tóthmérész, B., Török, P. 2020. Germination response of invasive plants to soil burial depth and litter accumulation is species-specific. *Journal of Vegetation Science* 31(6). DOI: 10.1111/jvs.12891

Steiner, C.F., Leibold, M.A. 2004. Cyclic assembly trajectories and scaledependent productivity–diversity relationships. *Ecology* 85(1): 107–113. DOI: 10.1890/03-3010

Tilman, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Monographs in population biology 17:1–296.

Tilman, D., Pacala, S. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. In Ricklefs, E.R., Schluter D. (eds.) *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives* (pp. 13–25). Chicago, IL: University of Chicago Press.

- Tóth, E., Deák, B., Valkó, O., Kelemen, A., Migléc, T., Tóthmérész, B., Török P. 2018. Livestock type is more crucial than grazing intensity: Traditional cattle and sheep grazing in short-grass steppes. *Land Degradation and Development* 29(2): 231–239 DOI: 10.1002/ldr.2514.
- Tóth, K. 2012. Biomassza-fajgazdagság kapcsolatok vizsgálata szikes gyepekben és vizes élőhelyeken. *Gyepgazdálkodási Közlemények* 2012(1-2): 57–61.
- Török, P., Kelemen, A., Valkó, O., Migléc, T., Vida, E., Deák, B., Lengyel, Sz., Tóthmérész B. 2009. Avar-felhalmozódás szerepe a gyepesítést követő vegetáció-dinamikában. *Természetvédelmi Közlemények* 15: 101–113.
- Török, P., Migléc, T., Valkó, O., Kelemen, A., Deák, B., Lengyel, S., Tóthmérész, B. 2012. Recovery of native grass biodiversity by sowing on former croplands: is weed suppression a feasible goal for grassland restoration? *Journal for Nature Conservation* 20(1): 41–48. DOI: 10.1016/j.jnc.2011.07.006
- Török, P., Valkó, O., Deák, B., Kelemen, A., Tóthmérész, B. 2014. Traditional cattle grazing in a mosaic alkali landscape: Effects on grassland biodiversity along a moisture gradient. *PLoS ONE* 9(5): e97095. DOI: 10.1371/journal.pone.0097095
- Török, P., Valkó, O., Deák, B., Kelemen, A., Tóth, E., Tóthmérész, B. 2016a. Managing for species composition or diversity? *Pastoral*

and free grazing systems of alkali grasslands. *Agriculture Ecosystems and Environment* 234: 23–30. DOI: 10.1016/j.agee.2016.01.010

Török, P., Hölzer, N., van Diggeler, R., Tischew, S. 2016b. Grazing in European open landscapes: How to reconcile sustainable land management and biodiversity conservation? *Agriculture, Ecosystems and Environment* 234. DOI: 10.1016/j.agee.2016.06.012

Török, P., Kelemen, A., Valkó, O., Miglécz, T., Tóth, K., Tóth, E., Sonkoly, J., Kiss, R., Csecserits, A., Rédei, T., Deák, B., Szűcs, P., Varga, N., Tóthmérész, B. 2017. Succession in soil seed banks and its implications for restoration of calcareous sand grasslands. *Restoration Ecology*. DOI: 10.1111/rec.12611

Vadász, C., Máté, A., Kun, R., Vadász-Besnyői, V. 2016. Quantifying the diversifying potential of conservation management systems: An evidence-based conceptual model for managing speciesrich grasslands. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 234: 134–141.

Valladares, F., Niinemets, Ü. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 39(1): 237–257. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506

- Valladares, F., Bastias, C.C., Godoy, O., Granda, E., Escudero, A. 2015. Species coexistence in a changing world. *Frontiers in Plant Science* 6: 866. DOI: 10.3389/fpls.2015.00866
- Valkó, O., Török, P., Tóthmérész, B., Matus, G. 2011. Restoration potential in seed banks of acidic fen and dry-mesophilous meadows: Can restoration be based on local seed banks? *Restoration Ecology* 19(101): 9–15. DOI: 10.1111/j.1526-100X.2010.00679.x
- Valkó, O., Török, P., Matus, G., Tóthmérész, B. 2012. Is regular mowing the most appropriate and cost-effective management maintaining diversity and biomass of target forbs in mountain hay meadows? *Flora - Morphology Distribution Functional Ecology of Plants* 207(4): 303–309. DOI: 10.1016/j.flora.2012.02.003
- Valkó, O., Deák, B., Magura, T., Török, P., Kelemen, A., Tóth, K., Horváth, R., Nagy, D., D., Debnár, Zs., Zsigray, Gy., Kapocsi, I., Tóthmérész, B. 2016. Supporting biodiversity by prescribed burning in grasslands - a multi-taxa approach. *Science of The Total Environment* 572: 1377–1384. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2016.01.184
- Valkó, O., Deák, B., Török, P., Kelemen, A., Miglécz, T., Tóthmérész, B. 2017. Filling up the gaps - Passive restoration does work on linear landscape scars. *Ecological Engineering* 102: 501–508. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2017.02.024

- Verbeke, G., Molenberghs, G. 2009. *Linear Mixed Models for Longitudinal Data*. Berlin: Springer Science & Business Media.
- Wang, X., Michalet, R., Chen, S., Zhao, L., An, L., Du, G., Zhang, X., Xingpei, J., Xiao, S. 2017. Contrasting understorey species responses to the canopy and root effects of a dominant shrub drive community composition. *Journal of Vegetation Science* 28(6): 1118–1127. DOI: 10.1111/jvs.12565
- Wesche, K., Ambarli, D., Kamp, J., Török, P., Treiber, J., Dengler, J. 2016. The Palaearctic steppe biome: a new synthesis. *Biodiversity and Conservation* 25(12): 2197– 2231. DOI: 10.1007/s10531-016-1214-7
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199(2): 213–227. DOI: 10.1023/A:1004327224729
- Wilson, S.D., Tilman, D. 1991. Components of plant competition along an experimental gradient of nitrogen availability. *Ecology* 72(3): 1050–1065. DOI:10.2307/1940605
- Xiong, S., Nilsson, C. 1999. The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology* 87(6): 984–994. DOI: 10.1046/j.1365-2745.1999.00414.x