



1949

Diverz magkeverékek alkalmazása a gyeprekonstrukcióban

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

a szerző neve: Szoboszlayné Körmöczy Zsófia Éva

témavezető neve: Dr. Tóthmérész Béla

DEBRECENI EGYETEM

Természettudományi és Informatikai Doktori Tanács

Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

Debrecen, 2024

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

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

Debrecen, 2024.

a jelölt aláírása

Tanúsítom, hogy Szoboszlayné Körmöczy Zsófia Éva doktorjelölt 2018- 2022 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 javaslom.

Debrecen, 2024.

a témavezető aláírása

Diverz magkeverékek alkalmazása a gyeprekonstrukcióban

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

Írta: Szoboszlayné Körmöczi Zsófia Éva okleveles biológus

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

Témavezető: Dr. Tóthmérész Béla

Az értekezés bírálói:

Dr.
Dr.

A bírálóbizottság:

elnök:

Dr.

tagok:

Dr.

Dr.

Dr.

Dr.

Az értekezés védésének időpontja: 2024.....

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés és Irodalmi áttekintés	6
2. Célkitűzések	11
3. Anyag és módszer	12
3.1. Vizsgálati helyszínek	12
3.2. Kolonizációs ablakok	13
3.3. Mintavételi elrendezés	15
3.4. Statisztikai elemzések	17
4. Eredmények	20
4.1. Legeléskizárás	20
4.1.1. A kezelés és az évjárat hatása a forrásparcellákra	20
4.1.2. Gyepi fajok megtelepedése a forrásparcellák körül	21
4.2. Ablakméret	24
4.2.1. A növényzet dinamikája a kolonizációs ablakokban	24
4.2.2. A vetett fajok kolonizációja az ablakokból a környező gyepbe	26
4.2.3. A kolonizációs ablakok méretének hatása a vetett fajok kolonizációs sikerére	28
5. Diskusszió	29
5.1. Legeléskizárás	29
5.1.1. Legeltetett és bekerített forrásparcellák kialakítása	29
5.1.2. A "Zoochory On" és "Zoochory Off" hatása a vetett fajok kolonizációjára	30
5.2. Ablakméret	33
5.2.1. A növényzet fejlődése a kolonizációs ablakokon belül	33
5.2.2. Időbeli és térbeli kolonizációs dinamika	34
5.2.3. A kolonizációs ablakok méretének hatása a vetett fajok kolonizációs sikerére	35
6. Összefoglalás	37
7. Új tudományos eredmények	38
8. Summary	39
Köszönetnyilvánítás	42
Irodalomjegyzék	43

1. Bevezetés és Irodalmi áttekintés

A gyepterületek a növény- és állatfajok nagy változatosságának adnak otthont, beleértve az endemikus és veszélyeztetett fajokat is (Dengler et al. 2014). Az európai természetközeli gyepes élőhelyek léte nagymértékben függ a hagyományos gazdálkodástól (Babai & Molnár 2014, Pruchniewicz 2017), ezért a földhasználat és a gazdálkodás változásai veszélyeztetik ezeket (Helm et al. 2006, Valkó et al. 2018). A világ élelmiszer-termelésének intenzifikációjával a monokultúrás növénytermesztés egyre jobban elterjedt. Ez a biodiverzitást drasztikusan csökkenti a legtöbb élőlénycsoport esetében (Burel et al. 1998). A még megmaradt élőhelyek és a fajok védelme ezért kiemelten fontos. Az utóbbi időben kezd előtérbe kerülni az ökológiai természet, amely a mezőgazdasági érdekek mellett figyelembe vesz környezetvédelmi és természetvédelmi szempontokat is. Ami azért is fontos, mert a mezőgazdasági területek sokszor értékes, természetes vagy természetközeli élőhelyek szomszédságában vannak, így az ott alkalmazott vegyszerek, egyéb növényápolási gyakorlatok a még megmaradt élőhelyfoltok élővilágára is hatással vannak (Šálek et al. 2018, Deák et al. 2020).

Az ökoszisztéma szolgáltatások fenntartása és a fenntartható gazdálkodás napjaink kulcsfontosságú agrárökológiai és konzervációbiológiai kihívásai (Batáry et al. 2011, Kovács-Hostyánszki et al. 2011), amelyek kezeléséhez kulcsfontosságú a faj- és tájszintű agrobiodiverzitás megőrzése, illetve az ökológiai szemlélet beépítése a gazdálkodásba (Kleijn et al. 2001, Tscharrntke et al. 2011). Az ökológiai gazdálkodás a gazdasági célok elérését fenntarthatósági, valamint az ökológiai és természetvédelmi szempontok beépítésével valósítja meg. Az ökológiai szemléletű gazdálkodás kiemelten foglalkozik a talajerő megőrzés (erózió és defláció elleni védelem), a biológiai növényvédelem és gyomirtás (gyomok és inváziós fajok visszaszorítása) illetve a fenntartható gazdálkodáshoz szükséges ökoszisztéma szolgáltatások (pollináció, víztisztítás, talajerő megőrzés, talajképződés, tápanyagok körforgása) biztosításával, illetve kivitelezésével (Batáry et al. 2011). Az agrár-ökoszisztémák megfelelő működéséhez szükséges az agrártájak biodiverzitásának megőrzése, illetve további csökkenésének megállítása. Ezeket a célokat az ökológiai gazdálkodásban olyan fenntartható módszerekkel kívánják elérni, mint az őshonos fajokból álló takarónövényzet

vetése, gyepterület magkeverékek vetése vagy az ugaroltatás (Kovács-Hostyánszki et al. 2011, Tschardt et al. 2011). Az agrár-ökoszisztémák biodiverzitásának egyik legfontosabb elemét a gyepek által fenntartott biodiverzitás képezi (Pullin et al. 2009). Emiatt kiemelt fontosságú az agrártájokban jelen levő gyepek megfelelő kezelése, illetve a megmaradt gyepterület-fragmentumok körül pufferzónák kialakítása és a fragmentumok összekapcsolása új gyepterület-fragmentumok (stepping stones) létesítésével (Critchley et al. 2003, Török et al. 2011), mely akár felhagyott mezőgazdasági területeken is létesíthető (Török et al. 2011), de még működő ültetvényeken is (Migléczy et al. 2015), ha ezt a művelésmód lehetővé teszi. Ez leginkább szőlőültetvényekben és gyümölcsösökben lehetséges.

A mezőgazdasági hasznosítás megszüntetése a marginális szántóterületeken és egyes intenzíven használt gyepterületeken lehetőséget ad a gyepek helyreállítására és megőrzésére (Valkó et al. 2016a). A talaj magbankjai olyan fajok forrását jelenthetik, amelyek hozzájárulnak a gyepek spontán helyreállításához (Kiss et al. 2016); restaurációs potenciálja azonban korlátozott, mivel sok olyan gyepi faj van, amelynek nincs tartós magbankja (Bossuyt & Honnay 2008, Valkó et al. 2011). Ezért a súlyosan degradált területeken nem támaszkodhatunk a spontán gyephelyreállításra kizárólag a magbankból (Klaus et al. 2018). Ezt a propagulum-limitációt súlyosbíthatja a célzott gyepi fajok alacsony terjedési képességéből adódó magvesztés hiánya és a forráspopulációk hiánya az intenzíven használt tájakon (Buisson et al. 2006, Novák & Konvička 2006, Deák et al. 2018). A propagulum-limitáció mellett a gyepi fajok megtelepedéséhez kedvező niche-ek is korlátozottak az élő fajok által dominált, sűrű gyepszőnyegekben. Mind az élő és holt biomassza felhalmozódása, mind a konkurens fajok térhódítása akadályozhatja a gyepi fajok csírázását és megtelepedését (Köhler et al. 2005, Valkó et al. 2016a). A propagulum- és a mikroélethely-limitáció együttesen megállítja a fajgazdag gyepek spontán regenerálódását, és hatásuk általában a degradáció kezdete óta eltelt idővel növekszik (Valkó et al. 2018).

A restaurációs tevékenységek sikere fokozható a két fő korlát leküzdésével, a célterületen történő szaporítóanyag-kiegészítéssel (pl. magvetés, széna és termőtalaj átvitele; Kiehl et al. 2010, Török et al. 2011), valamint a mikroélethelyek biztosításával, akár természetes (állati perturbáció vagy vadon élő állatok legelése), akár ember által okozott (kaszálás,

talajművelés, jószágok legelése) zavarások révén (Bullock et al. 1995, Coiffait-Gombault et al. 2012, Valkó et al. 2016b). Az ilyen foltokban csökkent mértékű a verseny, ami különösen a növények megtelepedésének korai és legérzékenyebb szakaszában fontos (Silvertown & Smith 1988, Grime 2001, Hölzel 2005). A kis méretű foltokban gyakran probléma a vegetatív módon terjedő fajok gyors újratelepülése, míg a nagyobb foltokban a talaj magbankjából, magesőből vagy vetésből történő megtelepedés lehetséges (Bullock et al. 1995, Pywell et al. 2007, Eckstein et al. 2012).

A gyepek gyakran folyamatos vagy időszakos zavarást igényelnek ahhoz, hogy megőrizték nyíltságukat és biodiverzitásukat (Huston 1979, Tälle et al. 2016). A legeltetés, amely térben és időben dinamikus zavarást biztosít, világszerte a legjellemzőbb hagyományos gazdálkodási forma a nyílt élőhelyek fenntartására (Török et al. 2016a). A legelő állatok által végzett biomasszaeltávolítás csökkenti a kompetíciót, megakadályozza a cserjék térhódítását, és a taposással kombinálva nyílt felületek kialakulásához vezet; így képes fenntartani a táj nyíltságát és a faji diverzitást (Köhler et al. 2016, Tälle et al. 2016, Pulungan et al. 2019). A legelő állatok fontos vektorai mind a rövid, mind a hosszú távú magterjedésnek (Manzano & Malo 2006). A zoochoria a növények irányított, nem véletlenszerű terjedési módja, amely biztosítja a nagy terjedési távolságokat és a megtelepedéshez megfelelő mikroélőhelyek elérésének nagy valószínűségét (Wenny 2001, Manzano & Malo 2006). A legelő állatok képesek fenntartani a metapopulációk közötti kapcsolatokat azáltal, hogy természetes és természetközeli élőhelyfoltokat kötnek össze a fragmentált tájakon mind endozoochoriával, mind epizoochoriával (Couvreur et al. 2004, 2005). A gyepterületek megőrzésére és helyreállítására irányuló projektek gyakran támaszkodnak a legelő állatokra, mint a célfajok magterjesztőire, hogy leküzdjék a terjedési korlátokat és növeljék a gyepek növényi diverzitását (Couvreur et al. 2004, Öster et al. 2009, Purschke et al. 2012, Kovácsné Koncz et al. 2020).

Egy élőhelyen a növényfajok jelenlétét egyaránt meghatározza a kolonizáció (azaz a fajok azon képessége, hogy el tudnak-e terjedni, és meg tudnak-e telepedni a még nem lakott foltokon) és a perzisztencia (azaz a fajoknak egy közösségben való fennmaradásának időtartama, mielőtt a helyi kihalás bekövetkezik) képessége. A kolonizációs képesség különösen fontos a szukcesszió és a helyreállítás, restauráció korai szakaszában. Az elterjedési

képesség döntő tényező a kolonizáció során, mely a faj növekedési formája, magassága, magtömege, magszáma és magmorfológiája alapján előre jelezhető (Thomson et al. 2011, Tamme et al. 2014). Emellett azok a fajok a legsikeresebbek, amelyeknek a magjai tartósak és gyors, magas csírázási potenciállal rendelkeznek a legkülönbözőbb környezeti feltételek mellett (Pywell et al. 2003). A későbbi szakaszokban, a gyepek záródásakor a versenyképesség egyre fontosabbá válik (Pywell et al. 2003, Kiss et al. 2021b). Grime (1977) szerint a jó kompetitoroknak magas relatív növekedési sebességük, nagy biomassájuk és magas terméjük van. A klonális növekedési képesség szintén kulcsfontosságú előnyt jelent a nyílt mikroélőhelyekért folytatott versenyben (Saiz et al. 2016).

A legelő növényevők alakítják a növényzet összetételét, és ezzel együtt jelentős hatással vannak a gyepek növényzetének jellegeloszlására (Díaz et al. 2007). Stahlheber és D'Antonio (2013) megállapította, hogy a legeltetés növeli a fűfélék borítását és a lágyszárú kétszikűek fajgazdagságát. Hasonlóképpen, a legeltetett és kaszált területek közötti jellegeloszlások összehasonlításakor Stammel és munkatársai (2003) azt találták, hogy a legeltetés kedvezett a fűféléknek, különösen a zombékoló fűféléknek, valamint a gyorsan terjedő tarackokkal rendelkező fűféléknek és a lágyszárú kétszikűeknek. A növényi jellegek közül a növénymagasság, az architektúra és a levéljellegek megbízható előrejelzői a növényfajok legeltetésre adott válaszainak (Díaz et al. 2001, 2007). Általában az alacsony, tölevélrózsa-képző fajok pozitívan reagálnak a legeltetésre (Stammel et al. 2003, Díaz et al. 2007, Deák et al. 2017). Az ilyen tulajdonságokkal rendelkező fajok számára előnyös a megnövekedett fényelérhetőség és a csökkent konkurencia, és képesek elkerülni a levélvesztést a talajszintre pozícionált levelekkel (Stammel et al. 2003, Díaz et al. 2007, Janečková et al. 2017). A legeltetésre adott pozitív válasz a kis magtömeggel (Dainese et al. 2015, Tóth et al. 2018), a tartós magbankkal (Dupré & Diekmann 2001) és a magas fajlagos levélfelülettel (SLA) is összefügg (Wright & Westoby 2000, Díaz et al. 2001), ami a magas relatív növekedési sebesség mutatója (Wright & Westoby 2000, Díaz et al. 2001). A rövid életű és ruderalis fajoknak szintén kedvez a legeltetés jelenléte (Pakeman 2004, Díaz et al. 2007).

A fajszegény közösségekben a csupasz talajfelszín-foltok fajgazdag szigetekké válhatnak, növelve a gyepek sokféleségét. Pywell és munkatársai

(2007) ezt a megközelítést alkalmazták a diverzitás növelésére a gyepterületek feltörésénél a célfajok megtelepedésének támogatására, míg Benayas és munkatársai (2008) a fás szigetek használatát javasolták a korábbi mezőgazdasági területek fásításának fokozására. Az ilyen foltok létrehozásának alacsony költsége, a helyreállításhoz felhasznált kis terület, valamint a foltokban a célfajok nagy sűrűsége, amelyek képesek a környező fajszegény területeket kolonizálni, nemcsak a restaurációs ökológusok, hanem a gazdálkodók számára is vonzó (Benayas et al. 2008).

A fajszegény gyepek diverzitásának növelésére szolgáló "kolonizációs ablakok" használatának ötlete azon alapul, hogy a mikroélőhely-limitációt a gyepekben lévő foltok megnyitásával csökkentik, és a propagulum-limitációt a célfajok magjainak az ablakokba történő vetésével küzdik le (Valkó et al. 2016b). Ezt a módszert magyarországi helyreállított szárazgyepeken fejlesztették ki és tesztelték, és a kolonizációs ablakok kialakítását követő első két év vegetációfejlődése azt mutatta, hogy a módszer alkalmas a célfajok foltokba történő telepítésére (Valkó et al. 2016b).

2. Célkitűzések

A jelen disszertációban bemutatott kutatások célja, hogy olyan költséghatékony megoldásokat dolgozzunk ki és teszteljünk gyeprekonstrukció során és mezőgazdasági művelés körülményei között, amelyek sikeresen és széles körben alkalmazhatók, az ökológiai gazdálkodásban pedig segítik összehangolni a gazdálkodók és a természetvédelem céljait. A biodiverzitás megőrzésén túlmenően ezen módszerek helyes alkalmazásával olyan célok is elérhetők, mint a gyomok és inváziós fajok visszaszorítása, vagy az erózió és defláció elleni védekezés. A fenti célok eléréséhez elengedhetetlen módszerek és tapasztalatok összegyűjtését és tesztelését két kiemelt témakörben végeztem: szántóterületek helyén történő spontán gyepregeneráció és magvetéses gyepesítés sikerességét elemeztük eltérő talajú és előtörténetű területeken, illetve fajgazdag, őshonos takarónövényzet létesítéséhez szükséges magkeveréket teszteltünk.

Az első esetben 5 éven keresztül követtük a növényzet fejlődését a kolonizációs ablakokon belül, és megvizsgáltuk, hogy a megtelepedett célfajok képesek-e kolonizálni a környező gyepeket az ablakokból. Vizsgáltuk, hogy a különböző méretű kolonizációs ablakok létrehozása és ezt követően 35 gyepi célfaj (vetett fajok) vetése milyen hatékonyságú a fajszegény gyepek diverzifikációjára. A 35 vetett faj megtelepedési sikerét a kolonizációs ablakokban a vetés utáni 5 évben követtük nyomon, és elemeztük a környező fajszegény gyepek kolonizációjának dinamikáját. A következő kérdéseket tettük fel: (1) Melyik ablakméret a legkedvezőbb a vetett fajok megtelepedéséhez és kolonizációjához? (2) Mely vetett fajok a legsikeresebbek a megtelepedésben és a kolonizációban? (3) Milyen a vetett fajok térbeli és időbeli dinamikája a vizsgálat 5 éve során?

A legeltetésnek a gyepek növényzetére gyakorolt hatásáról gazdag szakirodalom áll rendelkezésre, de a vegetáció változását kiváltó mechanizmusok általában nincsenek elkülönítve. Ezért korlátozott ismereteink vannak a zoochoria és a legelő állatok egyéb hatásainak, például a biomassza eltávolításának, a taposásnak és a trágyázásnak a relatív jelentőségéről. Ennek az ismerethiánynak a pótlására kísérletet terveztünk a haszonállatok által végzett zoochoria relatív jelentőségének vizsgálatára. Két beállításban vizsgáltuk a gyepi növényfajok megtelepedési sikerét: "zoochory on" (a

jószágok általi zoochoria lehetséges) és "zoochory off" (a jószágok általi zoochoria nem lehetséges) egy beállított terepi kísérletben. Ennek érdekében kísérleti úton 35 olyan gyepi fajt telepítettünk a bekerített és legeltetett kísérleti parcellákba (kolonizációs ablakok; Valkó et al. 2016), amelyek korábban nem fordultak elő a fajszegény legelőkön. Értékeljük a legeltetett és bekerített forráshelyekből származó vetett gyepi fajok kiterjedési sikerességét a környező fajszegény gyepekbe. Ez a mintavételi elrendezés lehetővé tette számunkra, hogy összehasonlítsuk a legeltetett és legeltetetlen szaporítóanyagforrásokból származó gyepi fajoknak a környező legelőkre történő, állattartással (a legeltetett forrásparcellákból) és állattartás nélkül (a bekerített forrásparcellákból) történő megtelepedésének sikerességét. Mivel a környező gyepterületeket egységesen legeltetéssel kezelték, ez a kísérleti elrendezés lehetővé tette, hogy a zoochóriás terjedés hatását elkülönítsük az állattartás egyéb hatásaitól (taposás, biomassza eltávolítása, trágyázás) a gyepi fajok megtelepedési sikerére. Ezen kísérleti elrendezésnél a következők voltak kérdéseink: (4) vannak-e különbségek a legeltetett és a bekerített forrásparcellák fejlődésében; (5) hogyan befolyásolják a "zoochory on" és "zoochory off" beállítások a vetett gyepi fajok megtelepedését a forrásparcellák környezetében; és (6) mely tulajdonságok támogatják a gyepi fajok sikeres megtelepedését?

3. Anyag és módszer

3.1. Vizsgálati helyszínek

A vizsgált területek a Hortobágyi Nemzeti Parkban, Kelet-Magyarországon, Egyek és Tiszafüred települések közelében, 88-92 m tengerszint feletti magasságban található fajszegény, helyreállított szikes- és löszgyepekben (Valkó et al. 2016b). Az éghajlat kontinentális, az évi átlagos csapadékmennyiség 550 mm, az évi középhőmérséklet 9,5 °C, nagy évközi ingadozásokkal (Lukács et al. 2015). A térség történelmi tájképére szikes mocsarak (*Bolboschoenetalia maritimi*), szolonyec sziki rétek (*Beckmannion eruciformis*), pusztai gyepek (*Artemisio-Festucetalia pseudovinae*) és löszgyepek (*Festucion rupicolae*) voltak jellemzők a vizsgált területen (Deák

et al. 2014a, 2014b). Az elmúlt évszázadban a leginkább termékeny löszgyepek nagy részét és számos szikes gyeplet szántóföldre alakították át növénytermesztés céljából (Török et al. 2010, Valkó et al. 2016). A szántóföldek felhagyása után a területet 2005-ben alacsony diverzitású fűmagkeverékekkel vetették be, melyet az eredetileg jellemző szikes- és löszgyepek vázfajai alkottak (*Bromus inermis*, *Festuca rupicola*, *Festuca pseudovina* és *Poa angustifolia*; Török et al. 2010). A helyreállítás utáni kezelés kaszálásból (2006-2008) és extenzív szarvasmarha-legeltetésből állt (2009-től napjainkig). Bár a gyepterületek nagyságát ez a projekt növelte, a vetett gyepterületek nagy része fajszegény maradt, mivel a gyepi célfajok megtelepedését a propagulum- és a mikroélőhely-limitáció akadályozta.

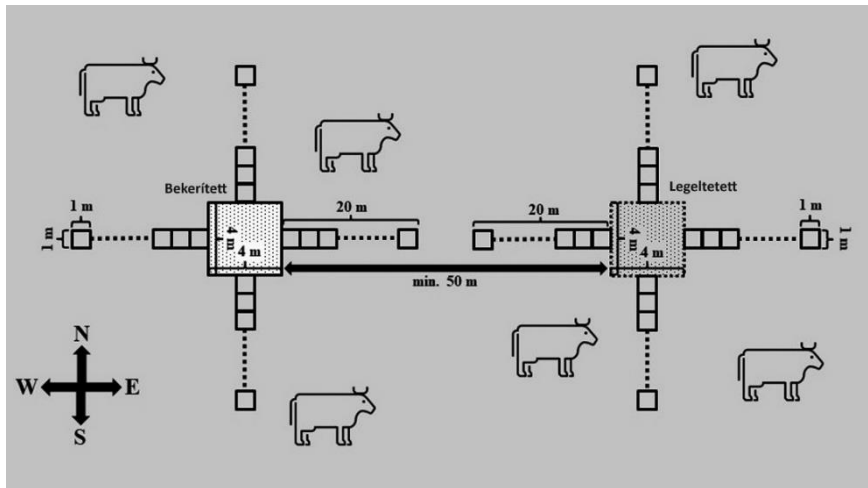
3.2. Kolonizációs ablakok

A fajszegény vetett gyep diverzitásának növelése érdekében 2013 októberében hat vetett gyepterületen kolonizációs ablakokat hoztunk létre a Valkó et al. (2016b) által leírtak szerint, melyek olyan forrásparcellák, amik szaporítóanyagforrásként szolgálhatnak a fajszegény gyep kolonizációjához. A talaj ásással, rotációs kapálással és gereblyézéssel történő előkészítése után 35 gyepi célfajból álló, nagy diverzitású magkeveréket vetettünk el területenként három kolonizációs ablakban, 10 g/m² sűrűségben. A gyepi célfajokat a Hortobágyi Nemzeti Park Igazgatóság szakértőivel egyeztetve választottuk ki a lösz- és sziki szárazgyepek regionális fajkészletéből. A maggyűjtés során az ENSCONET (2009) protokollját követtük, és populációnként több anyanövényről, valamint a régió három populációjából gyűjtöttünk magokat a nagy genetikai diverzitás érdekében. Arra törekedtünk, hogy a két élőhelytípus fajkészletének széles skáláját lefedjük, és a magkeverékben gyakori és regionálisan ritka fajok is szerepeljenek.

Minden helyszínen háromféle ablakméretet alkalmaztunk: (1) 1 m²-es kis ablakok, (2) 4 m²-es közepes méretű ablakok és (3) 16 m²-es nagy ablakok. A kolonizációs ablakok egymástól legalább 50 m távolságra voltak, hogy minimalizáljuk a közöttük történő propagulum-terjedést (1. ábra). Már az első évtől kezdve a kolonizációs ablakokat április és október között szarvasmarhával legeltették, 0,5 számosállat-egység/hektár állományarány

mellett. A 4 m×4 m-es parcellákból helyszínenként egy bekerítettet is létrehoztunk.

Vizsgáltuk a forrásparcellák használatának megvalósíthatóságát a fajszegény gyepek biodiverzitásának növelésére a helyreállítás szempontjából, valamint a célfajok legeltetett és bekerített forrásparcellákról a környező területekre történő terjedési sikerének jellegalapú elemzését végeztük.



1. ábra. Mintavételi elrendezés, amely bemutatja a bekerített és legeltetett forrásparcellákat (kolonizációs ablakok) és a megfigyelési szelvényeket (terjedési parcellák). A pöttyözött minta a vetést jelzi. A szürke háttér és a tehenek a legeltetett területet jelzik, a fehér háttér pedig a zárt területet (bekerített forrásparcella). Kiss et al. (2021b) nyomán.

Az egyes helyszíneken a 16 m²-es forrásparcellák egyikét minden év áprilisa és októbere között 350 kg/ha élőtömegű (ami 0,5 állategység/ha-nak megfelelő) szarvasmarhával extenzíven legeltették, a másik parcellát bekerítették és védték a legeltetés ellen. A hat terület mérete 30 és 40 hektár között változott, és minden területen azonos állománysűrűséget határoztak meg a Hortobágyi Nemzeti Park kezelési tervének megfelelően. Ezek az állománysűrűségek nagy léptékben jellemzőek a hat vizsgált területre, de a legeltetési nyomás területi eloszlásáról a területeken belül nem rendelkezünk finom léptékű adatokkal. A kerítés kizárta a haszonállatokat és a nagyvadakat, de a kisméretűek és a madarak bejutottak a bekerített forrásparcellákba. A

legeltetett vagy elkerített forrásparellák környezetében lévő vetett fajok nagy valószínűséggel a forrásparellákból származnak. Ezt a terepi kísérletet valós körülmények között végeztük, így nem zárható ki annak lehetősége, hogy egyes egyedek nagyobb távolságból (pl. szél vagy zoochoria révén) származnak, azonban valószínűsíthető, hogy ezek a potenciális zavaró tényezők hasonlóan kis valószínűséggel hatnak az eltérő módon kezelt forrásparellák környezetére.

3.3. Mintavételi elrendezés

Legeléskizárás

2014 és 2018 között a forrásparellákban előforduló vetett növényfajok százalékos borítottsági értékeit évente június végén rögzítettük. Három egymást követő évben (2016-tól 2018-ig) évente nyomon követtük a vetett gyepi fajok terjedési sikerét a forrásparellákból a környező fajszegény gyepekbe. A forrásparelláktól négy 20 m hosszú transzszektet helyeztünk el a négy fő égtáji irányban (észak, kelet, dél és nyugat). Mindegyik transzszekt húsz $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ méretű parcellát (terjedési parcellák) tartalmazott. Minden egyes $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ -es parcellában évente júliusban rögzítettük a vetett fajok egyedszámát és a virágzó hajtások számát. Évente összesen 960 terjedési parcellát vizsgáltunk.

Olyan tulajdonságokat választottunk, amelyek a forrásparellákban és az extenzíven legeltetett gyepekben a vetett fajok kolonizációs (terjedési képesség és szaporodási stratégia), megtelepedési és fennmaradási képességeit (szaporodási stratégia, stressz- és zavaráskezelés, ellenállóképesség és tolerancia) tükrözik. Az elemzésekhez a következő tulajdonságokat használtuk: élettartam, magbank perzisztencia, magtömeg, fajlagos levélfelület (SLA), levélszárazanyag-tartalom (LDMC), növénymagasság, a virágzási időszak kezdete, vége és hossza, tölevélrózsa megléte vagy hiánya, klonális index, anemochoria és epizoochoria rangsor indexek (1. táblázat). A tulajdonság-adatokat magyarországi adatforrásokból gyűjtöttük (1. táblázat), illetve ha regionális adatok nem álltak rendelkezésre, akkor nemzetközi adatbázisokat használtunk (TRY - Kattge et al. 2020, CLO-PLA - Klimešová et al. 2017, D3 - Hintze et al. 2013). A növénymagasságra vonatkozóan a

megadott minimum- és maximumértékek középértékét használtuk. Ha az SLA és az LDMC tulajdonságok esetében több adat is volt, akkor átlagot számoltunk; a magbank perzisztencia szempontjából a legmagasabb értéket vettük figyelembe. Az SLA, LDMC, magtömeg és növénymagasság értékek esetében $\ln(x+1)$ transzformációt végeztünk.

1. táblázat. Az elemzésekben használt növényi jellegek funkciója, típusa, lehetséges értékei és mértékegysége. A virágzási időszak kezdetére és végére vonatkozó értékek a hónapokat jelölik (pl. 2 = február; 5 = május). Kiss et al. (2021b) nyomán.

Jelleg	Funkció	Típus	Értékek	Mértékegység	Adat forrása
Élettartam	Perzisztencia	Névleges (bináris)	s = rövidéletű (short-lived); p = évelő (perennial)	-	Király (2009)
SLA (specific leaf area/ fajlagos levelelfület)	Stressz- és zavarástűrés	Numerikus (folyamatos)	4.75-37.09	mm/mg	E-Vojtkó et al. (2020), Kattge et al. (2020), Appendix S3
LDMC (leaf dry matter content/ levél szárazanyag tartalom)	Stressz- és zavarástűrés	Numerikus (folyamatos)	129.5-588.9	mg/g	E-Vojtkó et al., 2020, Kattge et al., 2020, Appendix S3
Magtömeg	Terjedési képesség; perzisztencia	Numerikus (folyamatos)	0.081-32.133	g	Török et al. (2013, 2016b)
Magasság	Stressz- és zavarásérülés; terjedési képesség	Numerikus (folyamatos)	12.5-100.0	cm	Király (2009)
Klonális index	Perzisztencia; terjedési képesség	Numerikus (diszkrét)	0, 3, 4, 5	-	Klimešová et al. (2017)
Virágzási idő kezdete	Reprodukció; stressz- és zavarásérülés	Numerikus (diszkrét)	2, 5, 6, 7, 8	hónap	Király (2009)
Virágzási idő vége	Reprodukció; stressz- és zavarásérülés	Numerikus (diszkrét)	6, 7, 8, 9, 10, 11	hónap	Király (2009)
Virágzási idő hossza	Reprodukció; stressz- és zavarásérülés	Numerikus (diszkrét)	2, 3, 4, 5, 6, 7	hónap	Király (2009)
Magbank perzisztencia	Perzisztencia; stressz- és zavarástűrés	Névleges (bináris)	0 = tranzien; 1 = rövid- vagy hosszútávú perzisztens	-	Csontos (2001), Czarapata (2005), Tóth and Hüse (2014)
Tőlevélrózsa	Stressz- és zavarásérülés	Névleges (bináris)	0 = törőzsa hiánya; 1 = törőzsa jelenléte	-	Klimešová et al. (2017)
Anemochoria rangsor index	Terjedési képesség	Numerikus (folyamatos)	0.02-0.85	-	Hintze et al. (2013)
Epizochoria rangsor index	Terjedési képesség	Numerikus (folyamatos)	0.05-0.96	-	Hintze et al. (2013)

Ablakméret

2014 és 2018 között június végén a kolonizációs ablakokban az összborítást és minden faj százalékos borítását rögzítettük. A 2005-ös tájszintű helyreállítási projektben vetett fűféléket (azaz *Bromus inermis*, *Festuca pseudovina*, *F. rupicola* és *Poa angustifolia*) mátrixfünek tekintettük (Valkó et al. 2016b). A spontán megtelepedett adventív kompetitorokat (pl. *Stenactis annua*), a ruderalis és mezőgazdasági gyomokat (pl. *Cirsium arvense* és *Convolvulus arvensis*) a Borhidi (1995) szociális magatartási típusrendszere alapján a "gyomok" kategóriába soroltuk.

2016-tól nyomon követtük a vetett fajok térbeli és időbeli kolonizációs dinamikáját a környező fajszegény gyepekben. Négy 20 m-es transzszektet (amelyek 20 darab 1 × 1 m-es parcellát, ún. terjedési parcellákat tartalmaztak) jelöltünk ki, amelyek az egyes kolonizációs ablakoktól négy fő égtáj felé futottak (1. ábra). A szelvények összesen 1440 darab 1 m²-es parcellát tartalmaztak. A terjedési parcellákban három egymást követő évben (2016-2018) rögzítettük a vetett fajok (virágzó fajok) számát és az egyes vetett fajok virágzó hajtásainak számát. Király (2009) nomenklatúráját használtuk.

3.4. Statisztikai elemzések

Legeléskizárás

Minden adatelemzést az R statisztikai környezetben (ver. 4.0.2; R Core Team 2020) számoltunk. A prediktoroknak a függő változókra gyakorolt hatásának vizsgálatához és az ismételt mérések figyelembevételéhez a *glmmTMB* csomag *glmmTMB* funkciójával illesztett általánosított lineáris vegyes modelleket (GLMM) használtunk (Brooks et al. 2017). A páros összehasonlításokhoz az *emmeans* csomag *emmeans* függvényét használtuk (Russell 2020).

A 2014 és 2018 között a forrásparcellákban elvetett fajok fejlődését vizsgáltuk. A legeltetés (bekerített/legeltetett; rögzített faktor), az év (2014-2018; folytonos prediktor) és a legeltetés-év interakció hatásának vizsgálatához a függő változókra (borítás és a vetett fajok száma, a vetett virágzó fajok száma és a virágzó hajtások száma) GLMM-eket illesztettünk

Gauss-eloszlással a borítási adatokra és Poisson-eloszlással a fajok számára. A fedettségi adatokat $\ln(x+1)$ -re transzformáltuk.

A vetett fajok forrásparcellákból a környezetbe történő terjedési dinamikájának tanulmányozására Poisson-eloszlású GLMM-eket alkalmaztunk. A forrásparcellák legeltetése („zoochory on/off”) volt a rögzített faktor, az év (2016-2018), a forrásparcellától való távolság (1-20 m), valamint a legeltetés-távolság és a legeltetés-év kölcsönhatása pedig folytonos prediktor volt. A távolságot az elemzésekhez $\ln(x+1)$ -re transzformáltuk. A függő változók a megtelepedett fajok és egyedek száma, a virágzó fajok száma és a virágzó hajtások száma voltak.

A folytonos jellegek közösséggel súlyozott átlagait (CWM) a forrásparcellákon és a terjedési parcellákon az *FD* csomag *functcomp* függvényével számoltuk (Laliberté & Legendre 2010, Laliberté et al. 2014). A CWM-eket a forrásparcellákban a vetett fajok borításértékei és a terjedési parcellákban a vetett fajok egyedszámai alapján számoltuk. A borítási és egyedszám adatokat, valamint az SLA, LDMC, magtömeg és magasság értékeket a *functcomp* függvény alkalmazása előtt $\ln(x+1)$ -transzformáltuk. A CWM-ek mind a forrásparcellákban, mind a terjedési parcellákban függő változók voltak. A forrásparcellákban a prediktorok a legeltetés (bekerített/legeltetett; rögzített faktor), az év (2014-2018; folytonos prediktor) és a legeltetés-év interakciója voltak. A GLMM-eket béta-eloszlásokkal (az évelő, a törőzsás, az anemochoria és az epizochoria rangsor index CWM-jei) és Gauss-eloszlásokkal (az összes többi tulajdonság CWM-jei) illesztettük. A terjedési parcellákban a prediktorok a legeltetés („zoochory on/off”; rögzített faktor), az év (2016-2018), a forrásparcellától való távolság (1-20 m) (folytonos prediktorok), valamint a legeltetés-távolság és a legeltetés-év kölcsönhatása voltak. GLMM-et használtunk béta (az évelő, a perzisztencia, a törőzsa, az anemochoria és az epizochoria rangsor index CWM-jei) és Gauss (a többi CWM-je) eloszlásokkal.

Minden ismételt méréses elemzésnél véletlenszerű tényezőként a helyszínt használtuk. Az évek közötti autokorrelációt (a forrás- és a terjedési parcellák esetében), illetve a szomszédos mintavételi parcellák közötti térbeli autokorrelációt (a terjedési parcellák esetében) feltételezzük. Az ilyen autokorrelációk ellenőrzésére autoregresszív elsőrendű kovariancia-struktúrákat (AR1) használtunk a modellekben, hogy figyelembe vegyük azt a

tényt, hogy az egymást követő évek vagy szomszédos távolságok nagyobb hasonlóságot mutathatnak, mint a távolabbiak. A modellválasztáshoz az Akaike információs kritériumot (AIC) használtuk (Akaike 1998), hogy kiválasszuk az adatainkat legjobban magyarázó modellt. Összehasonlítottuk a két modellt (az autokorrelációt kontrolláló és az autokorrelációt nem kontrolláló); ha a modellek közötti különbség szignifikáns volt, akkor az alacsonyabb AIC-értékkel rendelkező modellt választottuk. Ha a modellek közötti különbség nem volt szignifikáns, akkor az egyszerűbb modellt választottuk (azaz az autokorreláció kontrollja nélkül). A forrásparcellákban az AIC az autokorreláció ellenőrzésére van feltüntetve a borítottság, a virágzó hajtások száma, a magtömeg CWM-jei, a magasság, a virágzási időszak hossza és az anemochoria rangsor index modelljeiben. A terjedési parcellákon az időbeli és térbeli autokorrelációt egyaránt használtuk valamennyi vizsgált változó esetében, kivéve a perzisztencia CWM-jét, ahol csak a térbeli autokorreláció lett bevonva a modellbe. Az AIC modellválasztást használtuk annak eldöntésére is, hogy béta-eloszlású vagy Gauss-eloszlású modelleket használjunk-e, amikor a CWM értékek 0 és 1 között mozogtak (CWM évelőség, perzisztencia, törőzsás, anemochoria és epizoochoria rangsor index). A konvergencia modellezéséhez a forrásparcellák anemochoria rangsor indexének CWM modelljeiben és a terjedési parcellák virágzó hajtások számának modelljeiben át kellett skáláznunk a folytonos évváltozót (kivontuk az átlagot és elosztottuk a szórással). A prcomp függvénnyel főkomponens-elemzést (PCA) számoltunk a forrásparcellák és a terjedési parcellák tulajdonságainak CWM-jeiből, a vizsgálat utolsó évének (2018) adatait felhasználva.

Ablakméret

A kolonizációs ablakokon belüli növényzet dinamikájának elemzéséhez általánosított lineáris vegyes modelleket (GLMM; Zuur et al. 2009) használtunk. Az ablakok méretét (1, 4 vagy 16 m²) és az évet (2014-2018) rögzített faktorként, a hely identitását pedig véletlenszerű tényezőként használtuk. A függő változók az összborítás és a vetett fajok, az évelő vetett fajok, a rövid életű vetett fajok, a mátrixfűfélék, a gyomok, az évelő gyomok és a rövid életű gyomok borítása voltak.

A vetett fajok kolonizációs dinamikájának GLMM-elemzéseiben a kolonizációs ablak méretének, a kolonizációs ablaktól való távolságnak (1-20 m) és az évnak (2016-2018) mint fix faktoroknak a függő változókra (fajszám, egyedszám, virágzó fajok száma, virágzó hajtások száma és a kilenc leggyakoribb vetett faj egyedszáma külön-külön) gyakorolt hatását vizsgáltuk, a hely identitását pedig random faktornak tekintettük. A GLMM-eket az SPSS 22.0 (IBM Corp, Armonk, NY, U.S.A.) programban futtattuk.

4. Eredmények

4.1. Legeléskizárás

4.1.1. A kezelés és az évjárat hatása a forrásparcellákra

A legeltetett és a bekerített forrásparcellák növényzetében és jellegösszetételében számos szignifikáns különbséget találtunk. A legeltetett forrásparcellákban alacsonyabb volt a vetett fajok borítottsága és a virágzó hajtások száma. A fajgazdagság és a virágzó vetett gyepi fajok száma nem különbözött a két beállítás között. Az év szignifikánsan befolyásolta a virágzó fajok számát, míg a legeltetés-év kölcsönhatás szignifikánsan befolyásolta a virágzó hajtások számát.

A legeltetett forrásparcellákban az évelőség, az SLA és az anemochoria rangsor index CWM-jei magasabbak, az LDMC, a magasság, a virágzási időszak kezdete és az epizoochoria rangsor index CWM-jei pedig alacsonyabbak voltak a bekerített parcellákhoz képest. Az évelőség, a klonális index, a virágzási időszak hossza, a tartós magbank és az anemochoria rangsor index CWM-jei nőttek, míg a magtömeg, a virágzási időszak kezdete, a tölevélrózsa és az epizoochoria rangsor index CWM-jei csökkentek az idő múlásával. A forrásparcellák PCA-elemzése a legtöbb vizsgált tulajdonság esetében közepesen erős korrelációt mutatott az első PCA tengellyel. Összességében az első két PCA tengely a teljes variancia 65,6%-át magyarázta.

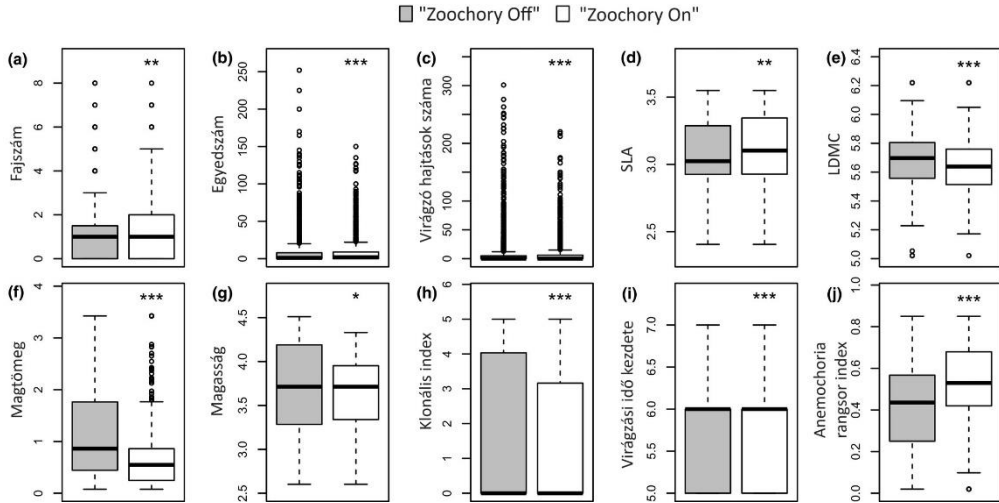
4.1.2. Gyepi fajok megtelepedése a forrásparellák körül

A 35 vetett fajból 30 tudott a forrásparelláktól legalább 1 m távolságban megtelepedni, öt vetett faj (*Allium scorodoprasum*, *Atriplex littoralis*, *Bunias orientalis*, *Rapistrum perenne*, *Salvia verticillata*) egyik terjedési parellában sem volt megfigyelhető.

A megtelepedett vetett fajok fajszáma és egyedszáma magasabb, a virágzó hajtások száma pedig alacsonyabb volt, amikor a forrásparellákat legeltették ("zoochory on"; 2. táblázat, 2. ábra). Az évnek szignifikáns pozitív hatása volt a virágzó fajok számára. A távolság hatása szignifikánsan negatív volt a vetett fajok fajszámának, egyedszámának, a virágzó fajok és a virágzó hajtások számának alakulására (2. táblázat). A legeltetés-távolság kölcsönhatás negatív hatása szignifikáns volt a megtelepedett egyedek száma és a virágzó hajtások száma esetében; a távolság negatív hatása kifejezettebb volt, ha a forrásparellákat legeltették (2. táblázat). A legeltetés-év kölcsönhatás hatása szignifikáns és pozitív volt az egyedszámra és a virágzó hajtások számára; ezek száma az egymást követő években magasabb volt a legeltetett forrásparellákban, mint a bekerítettekben (2. táblázat).

2. táblázat. Az év (2016-2018), a forrásparcella kezelése (legeltetés = "zoochory on", bekerítés = "zoochory off"), a forrásparcellától való távolság (1-20 m), valamint a legeltetés-távolság és a legeltetés-év kölcsönhatása a vetett fajok megtelepedésére a terjedési parcellákban. A szignifikáns hatások vastag betűvel vannak jelölve. Kiss et al. (2021b) nyomán.

	Intercept		Év		Legelés		Távolság		Legelés-távolság		Legelés-év	
	<i>z</i>	<i>p</i>	<i>z</i>	<i>p</i>	<i>z</i>	<i>p</i>	<i>z</i>	<i>p</i>	<i>z</i>	<i>p</i>	<i>z</i>	<i>p</i>
Fajsza	-1.202	0.229	1.208	0.227	3.216	0.001	-5.870	<0.001	-1.556	0.120	-	-
Egyedszám	0.869	0.385	-0.859	0.391	4.470	<0.001	-2.296	0.022	-16.323	<0.001	4.482	<0.001
Virágzó fajok száma	-2.083	0.037	2.086	0.037	1.583	0.113	-5.858	<0.001	-0.568	0.570	-	-
Virágzó hajtások száma	5.044	<0.001	0.535	0.593	-3.513	<0.001	-2.796	0.005	-5.262	<0.001	25.709	<0.001
Élettartam	0.515	0.607	-0.513	0.608	1.957	0.050	3.853	<0.001	-1.874	0.061	-	-
SLA (fajlagos levélfelület)	-2.084	0.037	2.166	0.030	2.624	0.009	3.600	<0.001	-2.128	0.033	-	-
LDMC (levél szárazanyag tartalom)	2.728	0.006	-2.406	0.016	-5.575	<0.001	-3.098	0.002	5.030	<0.001	-	-
Magtömeg	4.157	<0.001	-4.151	<0.001	-3.987	<0.001	3.474	<0.001	-0.512	0.608	-	-
Magasság	0.018	0.985	0.017	0.986	-2.424	0.015	-4.227	<0.001	1.825	0.068	-	-
Klonális index	2.302	0.021	-2.292	0.022	3.664	<0.001	0.542	0.588	-4.484	<0.001	-	-
Virágzási idő kezdete	1.781	0.075	-1.695	0.090	-3.352	<0.001	-6.279	<0.001	3.196	0.001	-	-
Virágzási idő vége	-2.565	0.010	2.658	0.008	-0.759	0.448	-6.642	<0.001	3.947	<0.001	-	-
Virágzási idő hossza	-5.018	<0.001	5.078	<0.001	0.960	0.337	-5.015	<0.001	3.153	0.002	-	-
Magbank perzisztencia	0.333	0.739	-0.295	0.768	0.176	0.860	-0.877	0.381	0.330	0.742	-	-
Tölevélrőzsa	1.411	0.158	-1.405	0.160	0.586	0.558	0.738	0.460	0.518	0.605	-	-
Anemochoria rangsor index	-1.365	0.172	1.363	0.173	5.132	<0.001	-0.862	0.389	-1.411	0.158	-	-
Epizoochoria rangsor index	-3.712	<0.001	3.719	<0.001	0.642	0.251	-3.510	<0.001	2.244	0.025	-	-



2. ábra. A legeltetés hatása ("zoochory on/off") a vetett fajok megtelepedési sikerére a terjedési parcellákban (a-c panelek) és a vizsgált tulajdonságok közösséggel súlyozott átlagaira (CWM) (d-j panelek). A forrásparcellák kezelési típusának szignifikáns hatásait csillaggal jelöltük (Tukey-teszt: ***, $p \leq 0,001$; **, $p \leq 0,01$; *, $p \leq 0,05$). Az összes környező parcellából származó adatot a forrásparcellák típusa szerint összevontuk. Kiss et al. (2021b) nyomán.

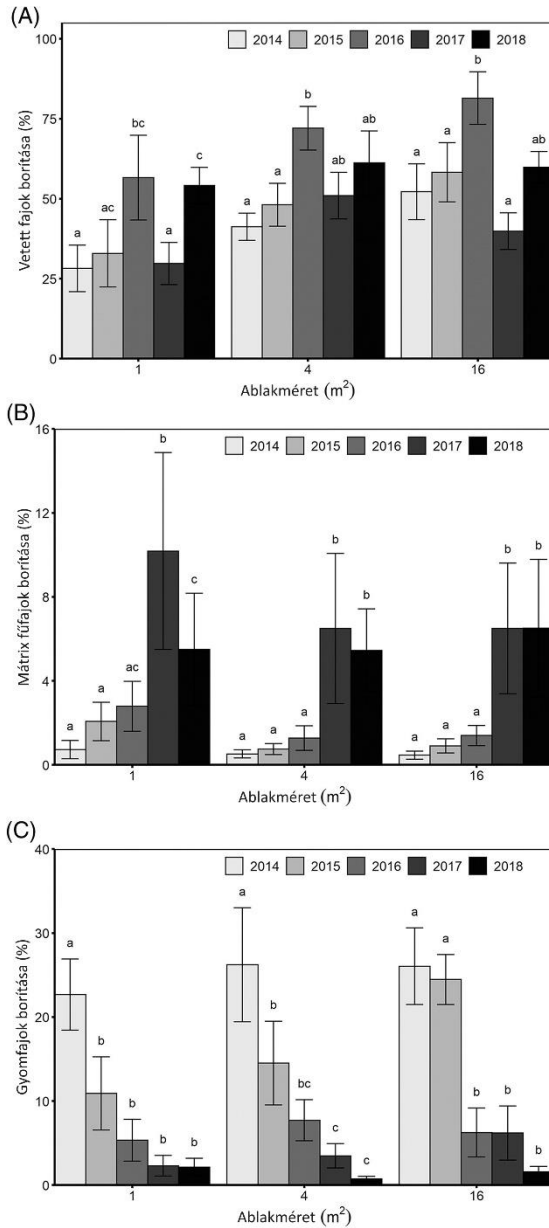
A forrásparcellák kezelésének típusa jelentős hatással volt a jellegek eloszlására a környező parcellákban (2. táblázat, 2. ábra). Az SLA, a klonalitás és az anemochoria rangsor index CWM-jei magasabbak voltak a terjedési parcellákban, legeltetett forrásparcellák esetén ("zoochory on"), míg ugyanebben a beállításban az LDMC, a magtömeg, a magasság és a virágzás kezdetének CWM-jei alacsonyabbak voltak (2. ábra). Az SLA, a virágzási időszak vége és hossza, valamint az epizoochoria rangsor index CWM-jei nőttek az évek során (2. táblázat), míg az LDMC, a magtömeg és a klonalitás CWM-jei csökkentek. Az LDMC, a magasság, a virágzási időszak kezdete, vége és hossza, valamint az epizoochoria rangsor index CWM-jei csökkentek a távolsággal, míg az évelőség, az SLA és a magtömeg CWM-jei nőttek (2. táblázat). A forrásparcellák legeltetése és a távolság közötti kölcsönhatás többnyire pozitív hatással volt a CWM-ekre (LDMC, virágzási időszak kezdete, vége és hossza, epizoochoria rangsor index); negatív hatása csak az SLA és a klonalitás CWM-jeire volt. Az LDMC, a virágzási jellegek és az

epizoochoria rangsor index CWM-jei a távolsággal csökkentek a "zoochory off" beállításban. Amikor a forrásparcellákat legeltették, e tulajdonságok CWM-jei a távolsággal nőttek, míg az SLA és a klonalitás CWM-jei csökkentek. Az első két PCA tengely az összes variáció 67,3%-át magyarázta. Közepes pozitív korrelációt találtunk az első PCA tengely és a virágzási időszak hossza, valamint a tartós magbank CWM-jei között, míg a magtömeg és a magasság CWM-jei esetében közepes negatív korrelációt.

4.2. Ablakméret

4.2.1. A növényzet dinamikája a kolonizációs ablakokban

Az öt vizsgálati év során 172 fajt regisztráltunk a kolonizációs ablakokban. Minden vetett faj képes volt megtelepedni legalább egy kolonizációs ablakban. Az összborítás nőtt a kolonizációs ablakokban a vizsgálati időszak alatt ($p < 0,001$, $F = 8,65$), párhuzamosan a mátrixfűfélék ($p < 0,001$, $F = 9,87$) és a vetett fajok ($p < 0,001$, $F = 7,97$; 3. ábra) növekvő borítottságával. A vetett fajok borítottsága a vizsgálati időszak alatt folyamatosan növekedett, kivéve a 2017-es évet, amikor a borítottságuk jelentősen csökkent, de 2018-ban ismét nőtt (3. ábra). Az évelő vetett fajok borítása az idő múlásával nőtt ($p < 0,001$, $F = 14,6$), míg a rövid életű vetett fajok borítása minden ablakméretben csökkenő tendenciát mutatott ($p = 0,001$, $F = 5,50$;). A mátrix fűfajok az utolsó 2 évben érték el a legnagyobb borítást (3. ábra). Összesen 57 gyomfajt regisztráltunk. A rövid életű és az évelő gyomok borítása 2014-től 2018-ig folyamatosan csökkent ($p < 0,001$, $F = 9,1$; 3. ábra).

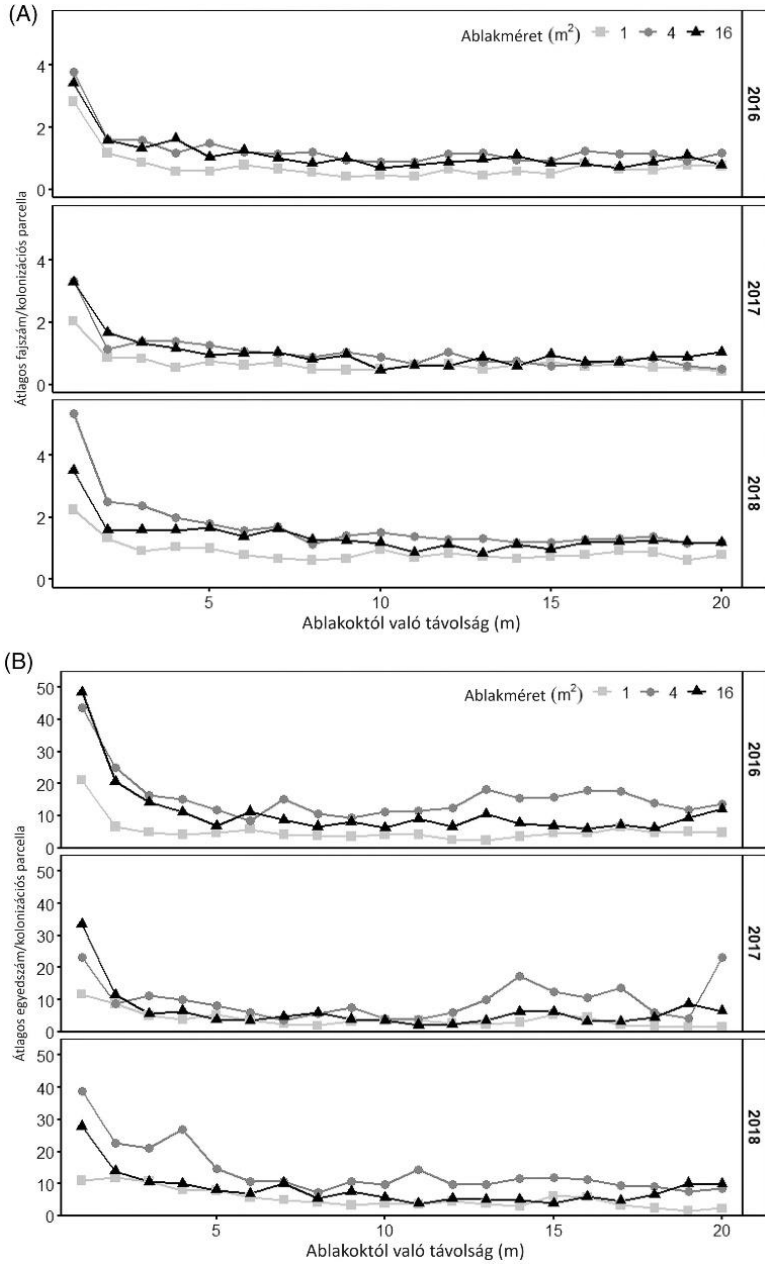


3. ábra. A vetett (A), a mátrix (B) és a gyomfajok (C) borítottsági értékei (átlag ± SE) a kolonizációs ablakokban 2014 és 2018 között a Hortobágyi Nemzeti Parkban. A betűk az évek közötti jelentős különbségeket jelzik a borítottsági értékekben a különböző ablakméreteken belül (GLMM és legkisebb szignifikáns különbség teszt, $p < 0,05$). Kiss et al. (2021a) nyomán.

4.2.2. A vetett fajok kolonizációja az ablakokból a környező gyepékbe

Időbeli dinamika

A 35 vetett fajból összesen 30-at találtunk a transzszektek mentén, amelyek közül 2016-ban 27, 2017-ben 26, 2018-ban pedig 28 faj fordult elő. Az ablakok környezetében lévő terjedési parcellákban a vetett fajoknak összesen 38 446 egyedét regisztráltuk. A terjedési parcellákban 2016-ban átlagosan 10,7, 2017-ben 6,7, 2018-ban pedig 9,2 volt a vetett fajok m² -enkénti egyedszáma, az évek közötti különbségek minden esetben szignifikánsak voltak ($p < 0,001$, $F = 341$; 4. ábra). Az *Achillea collina* és a *Centaurea solstitialis* minden évben magas egyedszámmal képviseltette magát; mellettük 2016-ban a *Trifolium striatum* és a *Dianthus pontederæ* volt a leggyakoribb faj. A *T. campestre* 2017-ben és 2018-ban nagy számban volt jelen.



4. ábra. A vetett fajok (A) és egyedek száma (B) a különböző méretű (1, 4 vagy 16 m²-es) kolonizációs ablakok melletti fajszegény gyepekben elhelyezett 1 m²-es terjedési parcellákban a három vizsgálati év (2016-2018) során a Hortobágyi Nemzeti Parkban. Kiss et al. (2021a) nyomán.

A terjedési parcellákban regisztrált 30 fajból 28 faj virágzott, 23 az első évben, 22 a második évben és 25 a harmadik évben. A vizsgálati időszak alatt összesen 37 849 virágzó hajtást számoltunk; a legtöbbet 2018-ban (összesen: 17 488; 12,1 terjedési parcellánként), kevesebbet 2016-ban (összesen: 14 044; átlag: 9,8 terjedési parcellánként) és a legkevesebbet 2017-ben (összesen: 6 317; átlag: 4,4 terjedési parcellánként). A vetett fajok fajszáma és egyedszáma, a virágzó vetett fajok száma és a virágzó hajtások száma 2017-ben volt a legalacsonyabb. Viszont az összes egyedszám kivételével minden változó 2018-ban volt a legmagasabb értékű.

Térbeli dinamika

A vetett fajok faj- ($p < 0,001$, $F = 367$) és egyedszáma ($p < 0,001$, $F = 3053$) minden vizsgálati évben a kolonizációs ablakokkal szomszédos első parcellákban volt a legmagasabb (4. ábra), és a kolonizációs ablakok távolságának növekedésével csökkent. A kolonizációs ablakokkal szomszédos első parcellákban a három vizsgálati év során összesen 26 vetett fajt találtunk. A vetett fajok egyedszáma több mint kétszer nagyobb volt a kolonizációs ablakokkal szomszédos első parcellában (összesen 6225 egyed, az összes egyed több mint 16%-a), mint bármely más parcellában, és a távolság növekedésével csökkent (4. ábra). A virágzó fajok átlagos száma ($p < 0,001$, $F = 177$) és a virágzó hajtások száma ($p < 0,001$, $F = 3649$) hasonló dinamikát mutatott.

4.2.3. A kolonizációs ablakok méretének hatása a vetett fajok kolonizációs sikerére

Az ablakok mérete minden vizsgált változóra szignifikáns hatást gyakorolt. A 4 m²-es közepes méretű kolonizációs ablakokból kolonizálta a legtöbb vetett faj a szomszédos fajszegény gyepet ($p < 0,001$, $F = 44,3$) (összesen 28 faj), míg az 1 m²-es ablakok közelében összesen 24 faj, a 16 m²-es ablakok közelében pedig 19 faj volt jelen. A parcellánkénti fajszám a közepes méretű ablakok közelében volt a legmagasabb, meghaladva a legkisebb ablakok közelében található fajok számát (4. ábra). Összesen 18 923

egyedet találtunk a közepes méretű ablakokhoz legközelebbi terjedési parcellákban, 12 479-et a nagy ablakok közelében és 7044-et a kis ablakok közelében ($p < 0,001$, $F = 361$). Hasonló tendenciákat észleltünk a virágzó fajok számában ($p < 0,001$, $F = 29,2$) és a virágzó hajtások számában ($p < 0,001$, $F = 325$).

5. Diszkusszió

5.1. Legeléskizárás

5.1.1. Legeltetett és bekerített forrásparcellák kialakítása

A vetett gyepi fajok mindkét kezelési típus esetében sikeresen megtelepedtek a forrásparcellákban, és a kialakult legeltetett és bekerített forrásparcellák között nem volt különbség a vetett fajok számában. A vetett fajok azonos száma a kétféle forrásparcellában azt jelzi, hogy sem a legeltetés, sem annak hiánya nem akadályozza rövid távon a célzott gyepi fajok megtelepedési sikerét. Hosszú távon azonban a legeltetés megszűnése a biomassza felhalmozódását, a fény elérhetőségének csökkenését és a talaj tápanyagtartalmának csökkenését eredményezheti, ami a bekerített forrásparcellákban fajvesztéshez és kevés, erősen versenyképes faj dominanciájához vezethet (Belsky 1992, Rosenthal et al. 2012, Kelemen et al. 2013). Bár a vetett gyepi fajok fajgazdagsága nem különbözött a két beállítás között, azt tapasztaltuk, hogy legeltetés hiányában a vetett fajok borítottsága és virágzási sikere magasabb volt, mint legeltetett körülmények között a vizsgálati időszakban.

Azt is megállapítottuk, hogy a növényi jellegek összetétele különbözött a legeltetett és a bekerített forrásparcellákban, ami összhangban van a korábbi vizsgálatokkal. Az SLA növekvő CWM-je és az LDMC és a magasság csökkenő CWM-je azt jelzi, hogy a gyors növekedésű, rövidebb fajok támogatottak a legeltetett forrásparcellákon (Stammel et al. 2003, Díaz et al. 2007, Jaurena et al. 2012, Niu et al. 2016). A virágzás korábbi kezdete a legeltetésre adott kompenzációs válasz lehet; a korai virágzás a legeltetés időben történő elkerülése révén biztosítja a sikeres szaporodást (de Bello et al. 2005, Peco et al. 2005).

Peco és munkatársaihoz (2005) hasonlóan mi is megfigyeltük, hogy a legeltetett forrásparcellákban az évelő növényzet CWM-je növekszik. Mindkét vizsgálatban egy (Peco et al. 2005) vagy két konkrét faj (ebben a vizsgálatban) felelős a változásért. Ez azt jelenti, hogy ezekben az esetekben a tulajdonságok CWM-jeiben megfigyelt különbségek a fajösszetételbeli különbségeknek tudhatók be azokon a parcellákon, amelyekre ezeket kiszámították, nem pedig az előforduló fajok konkrét tulajdonságainak (Peres-Neto et al. 2017, Zelený 2018). A mi vizsgálatunkban a két leggyakoribb faj az *Achillea collina* és a *Centaurea solstitialis* volt, egy évelő, illetve egy rövid életű faj. A *Centaurea solstitialis* egy gyorsan növő, kétéves, jó védekező mechanizmussal rendelkező növény. A fiatal egyedeket azonban a legelő állatok könnyen elfogyasztják (Wallace et al. 2008), ezért a bekerített forrásparcellák optimálisabb élőhelyet biztosíthatnak számukra. Ezzel szemben az *Achillea collina*-nak a legeltetés kedvez; nyílt élőhelyi körülmények között jobban tud fejlődni, és a legelő állatok által okozott levélvesztést sikeresen kompenzálja klonális növekedéssel.

5.1.2. A "Zoochory On" és "Zoochory Off" hatása a vetett fajok kolonizációjára

Megállapítottuk, hogy a zoochoria fontos szerepet játszik a vetett fajok elterjedésében és megtelepedésében, mivel a "zoochory on" beállításban nagyobb számban fordultak elő a forrásparcellákon kívül, annak ellenére, hogy a legeltetett forrásparcellákban alacsonyabb volt a számuk és a szaporodási sikerük. A gyepi fajok általában alacsony terjedési képességgel rendelkeznek (Ozinga et al. 2005, Novák & Konvička 2006), a terjedési csomópontok az anyanövények közelében érik el csúcspontjukat (Wilson 1993, Nathan et al. 2008). A legelő állatállományok hajlamosak az elfogyasztott takarmány mennyiségét és minőségét optimalizálni (Couvreur et al. 2005, Soder et al. 2007), ezért a vizsgált homogén gyepterületen a nagy biomasszájú és fajgazdagságú forrásparcellákat valószínűleg látogatják. A legeltetett forrásparcellák mellett elhaladó jóságok nagy valószínűsége növeli a vetett fajok zoochoria általi terjedésének esélyét. Vizsgálatunkban a vetett fajok kolonizációs sikerét nagymértékben meghatározta a legelő állatok jelenléte. A

növényzet jellegösszetétele hasonló volt a legeltetett forrásparcellákban és azok környezetében, ami rávilágít arra, hogy a vizsgált rendszerben azon fajok a legsikeresebbek, amelyeknek a legeltetés kedvez.

A klonalitás CWM értékei általában magasabbak voltak a legeltetett forrásparcellák melletti terjedési parcellákban. A klonális integritás, azaz a klónnövények tarackok, rizómák és gyökerek általi kapcsolata nagy szerepet játszik a legelési nyomás leküzdésében; az ép tarackok megosztják az erőforrásokat a sérült egyedekkel, és így képesek kompenzálni a levélvesztést (Liu et al. 2007, Wang et al. 2017). A klonális szaporodásra való képesség a generatív szaporodás kudarcát kompenzálja a vegetatív terjedésben való allokációval (Vallejo-Marín et al. 2010). Emellett a klonális terjedési képességgel rendelkező növények hatékony oldalirányú terjedéssel könnyen elfoglalhatják a legelő állatok által létrehozott szabad talajfelszíneket (Fahrig et al. 1994, Herben et al. 2018).

Számos szaporítóanyag morfológiai adaptációt fejlesztett ki a legelő állatok bundájához való rögzülés érdekében (Couvreur et al. 2005, Albert et al. 2015), például megnyúlt magokat vagy függelékkal ellátott magokat. Vizsgálatunkban nem figyeltük meg, hogy az ilyen morfológiai adaptációkkal rendelkező fajok jobban teljesítettek volna legeltetett körülmények között, mint az epizoochóriális adaptációval nem rendelkező fajok. Eredményeink igazolják Albert et al. (2015) és Horáčková et al. (2016) megállapítását, miszerint az egyszerű magmorfológiával rendelkező fajok is képesek a legelő növényevők által terjedni, például amikor a sár ragasztóanyagként funkcionál az apró magvaknak az állatok szőréhez és patájához való tapadásához. Purschke et al. (2012) arról is beszámoltak, hogy a hosszú legeltetési múltú nyílt élőhelyek fajai erősen és pozitívan korrelálnak mind az állatok, mind a szél általi hosszú távú szóródási potenciállal. A mi vizsgálatunkban is megfigyeltük, hogy a kismagvú fajoknak kedvezett a "zoochory on" beállítás. Ez arra utal, hogy a kismagvú fajok többféle szóródási stratégiát használhatnak; az epizoochoria mellett nagyobb esélyük lehet a szél általi terjedésre is legeltetett körülmények között. A legelő állatok, amellett, hogy terjedési vektorok, a növényzetet is megnyitják, és így növelik a szél általi terjedés esélyét, valamint a széllal terjedő fajok megtelepedését (Ozinga et al. 2005). Az anemochoria rangsor index magas CWM értéke is alátámasztja ezt

a megállapítást, mivel a kis magvak általában alacsony végsebességgel és jó szél általi terjedési képességgel rendelkeznek (Greene & Johnson 1993).

Az a fent említett tény, hogy a magok terjedése általában az anyanövények közelében éri el a csúcspontját, különösen a terjedési vektorok hiányában (Wilson 1993, Nathan et al. 2008), magyarázatot ad arra a megfigyelésünkre, hogy a legtöbb vetett fajt és egyedet a forrásparcellák közelében figyeltük meg. Az epizoochoriával történő terjedés távolsága néhány métertől több száz kilométerig terjed (Mouissie et al. 2005, Manzano & Malo 2006), a legelő állatok típusától függően, mivel a magvak jobban és nagyobb számban tapadnak a juhok bundáján, mint a szarvasmarhák, lovakon vagy szamarakon (Mouissie et al. 2005, Couvreur et al. 2008, Kaligarič et al. 2016). Mivel a vizsgált területeinken szarvasmarhák legeltek, amelyeknek rövid és egyenes szőrük van, a magok megtartási aránya valószínűleg meglehetősen rövid volt (Couvreur et al. 2008).

A legeltetés és a távolság hatásai közötti szignifikáns kölcsönhatások rávilágítanak arra, hogy a legeltetés általános hatása a forrásparcellákhoz közelebb volt kifejezettebb, és a távolság növekedésével csökken. A gyors növekedésű fajok magas SLA és alacsony LDMC értékkel jellemezték a legeltetett forrásparcellákhoz közeli területeket, de a legeltetett szaporítóanyag-forrásoktól való távolság növekedésével gyakoriságuk csökkent. A kisebb SLA és a nagyobb LDMC arra utal, hogy a legelő állatok által nem kedvelt, védekező mechanizmusokkal és szívós levelekkel rendelkező, lassabban növekvő fajok jobban teljesítenek (Wright & Westoby 2000, Jaurena et al. 2012). Emellett ezek az eredmények arra is rávilágítanak, hogy a kezelési típus hatása a legerősebb a forrásparcellák közelében, amelyeket a legelő állatok gyakran látogatnak, mivel gazdagok lágyszárú fajokban.

A növényzet jellegösszetételének különbségei a "zoochory on" és "zoochory off" beállítások mellett rávilágítanak a legeltetés fontosságára a vizsgált rendszerben. A terjedési korlátok leküzdésével és a kedvező élőhelyek közötti összeköttetések növelésével jelentősen csökkenthetők az extenzíven legeltetett területek sikeres gyepregenerációjához szükséges erőfeszítések. Megmutattuk, hogy a zoochoria jelenlététől vagy hiányától függően ellentétes tulajdonságokkal rendelkező növényfajok kolonizálhatják a környező homogén mátrixot. A zoochoria alatt kialakult közösségeket olyan

tulajdonságok jellemezték, amelyek legeltetett körülmények között adaptívak, míg azok a közösségek, amelyek nem tudtak zoochórián keresztül kommunikálni a forrásparcellákkal, funkcionálisan eltérőek voltak. Ez arra utal, hogy a zoochóriát előnyben részesítő és a növények legeltetési körülmények közötti túlélését támogató jellegek között szoros kapcsolat áll fenn.

A legeltetéshez alkalmazkodott ökoszisztémákban a célfajok forráspopulációinak bekerítése nem mindig tűnik jó megoldásnak. Megállapítottuk, hogy a bekerítés rövid távon növelte a vetett fajok borítását és virágzási sikerét, de jelentősen csökkentette az esélyüket a környező terület kolonizációjára. A bekerítés másik negatív hatása hosszú távon az avar felhalmozódása és a fajgazdagság ezzel összefüggő csökkenése. Ezeket a problémákat a bekerített foltok célzott kezelésével, kaszálással vagy ideiglenesen eltávolítható mobil kerítések alkalmazásával lehet kiküszöbölni; ezeket a gyakorlatokat azonban jövőbeni vizsgálatokban tesztelni kell. Javasoljuk, hogy a konzervációs és restaurációs projekteknél kerítéseket akkor alkalmazzanak, ha a prioritás a forráspopuláció védelme; ha azonban a célfajok terjedésének elősegítése a cél, a kerítés valószínűleg nem kedvező megoldás.

5.2. Ablakméret

5.2.1. *A növényzet fejlődése a kolonizációs ablakokon belül*

Kimutattuk, hogy a talajbolygatás és az azt követő magvetés növeli a növényi diverzitást a fajszegény gyepekben, és hogy a kolonizációs ablakok alkalmasak voltak a diverzitás növelésére legalább 5 éves időtávon (Valkó et al. 2016b; Klaus et al. 2017), de feltehetően még hosszabb távon is. A gyepi célfajok, köztük az évelő vetett fajok és a zavarás után újránövő mátrixfüvek borítása a vizsgált időszak alatt nőtt a kolonizációs ablakokban. Különösen fontos, hogy a gyomfajok borítása már a vetést követő első évben is alacsony maradt a létrehozott ablakokban, és az évek során jelentősen csökkent, valószínűleg a további talajzavarás elmaradása és a vetett fajok és mátrixfüvek általi elnyomása miatt (Tracy & Sanderson 2004, Valkó et al. 2016b, Švamberková et al. 2019). A tendenciák minden ablakméret esetében

hasonlóak voltak; azt találtuk azonban, hogy a vetett élő fajok a nagy ablakokban magasabb borítást értek el, mint a kis ablakokban.

Eredményeink arra is rávilágítottak, hogy a fajgazdag kolonizációs ablakok képesek leküzdeni az olyan sztochasztikus eseményeket, mint például a szélsőséges szárazság. A 2017-es év különösen száraz volt, és jelentős negatív hatással volt a vetett fajok megtelepedésére és kolonizációjára. A 2016/2017-es rendkívül száraz tél és a 2017-es tavaszi-nyári időszak lehetett az oka a vetett fajok 2017-es alacsony borítási értékeinek. A vizsgált területen 2016 decembere és 2017 júliusa között mindössze 290 mm csapadék hullott, míg a vizsgált 5 évben ebben az időszakban az átlagos csapadékmennyiség 370 mm volt (az Országos Meteorológiai Szolgálat adatai). Az aszály a vetett fajok csökkenését eredményezte, következésképpen 2017-ben új rések nyíltak a fűfélék megtelepedésére. A mátrixfüvek sűrű és mély gyökérzettel rendelkeznek (Kutschera et al. 1982), ami száraz időjárási körülmények között versenyelőnyhöz juttatja őket a vetett célfajokkal szemben. A mátrixfüvek megnövekedett borítása azonban hosszú távon nem volt erős hatással a vetett fajokra, mivel a vetett fajok már 2018-ban képesek voltak regenerálódni. Az ablakok nagyobb faji diverzitása valószínűleg nagyobb közösségi stabilitással jár együtt a fajszegény vetett gyepekhez képest ("portfólióhatás"; Doak et al. 1998, Tilman et al. 1998). A nagyobb fajgazdagság elősegíti a közösségek stabilitását (Tilman & Downing 1994), mivel a nagyszámú faj különbözőképpen reagál a környezeti ingadozásokra, így az egyik faj csökkenése egy másik faj megerősödésével tud kompenzálódni (Ives et al. 2000, Lepš 2004, Polley et al. 2013).

5.2.2. Időbeli és térbeli kolonizációs dinamika

A kolonizációs ablakok magas faji diverzitása volt a forrása a fajok kolonizációjának a szomszédos gyepterületekbe. A kolonizációs ablakokhoz közeli fajszegény gyepekben nagyobb fajgazdagság volt tapasztalható, de a legtöbb faj hiányzott a kolonizációs ablakok nagyobb távolságából. Korábbi tanulmányok a vetett fajok mérsékelt megtelepedési arányáról számoltak be a szomszédos gyepekben (Ruprecht 2006, Albert et al. 2014), ezért feltételezzük, hogy esetünkben is több évbe telik, amíg a gyepi fajok tartósan megtelepednek

az ablakokon kívül (Baasch et al. 2016, Švamberková et al. 2019). A szomszédos fajszegény és sűrű gyepszőnyegben jó terjedési képességű és jó kompetitív képességű fajokat találtunk, amelyek megtelepedtek. A kilenc legsikeresebben megtelepedett, a szomszédos gyepekben jól reprezentált vetett faj közül hat faj a nagy és közepes méretű ablakok közelében volt a legelterjedtebb (*Achillea collina*, *Centaurea solstitialis*, *Galium verum*, *Podospermum canum*, *Potentilla argentea* és *Trifolium campestre*), míg a fennmaradó három faj kolonizációs sikerét nem befolyásolta az ablak mérete. Az *A. collina* egyedszámának csökkenését figyeltük meg a vizsgálati évek során, ami a *C. solstitialis* megnövekedett gyakoriságával hozható összefüggésbe. Mivel a *C. solstitialis* rendkívül versenyképes faj, amely jó védekező mechanizmusokkal rendelkezik a legeltetéssel szemben, és magas magtermelési rátával rendelkezik, sikeresen tudott megtelepedni és növelni a gyakoriságát az ablakokban és a környező gyepekben (Callaway et al. 2006, Wallace et al. 2008). A *Centaurea solstitialis* Magyarországon törvényileg védett növényfaj, míg számos más országban kártevő fajnak számít. Jelenlegi gyakorisága a vizsgált területen nem csökkent jelentősen a takarmányminőséget, de jelenléte a jövőben problémás lehet. A *P. canum* dinamikája szorosan összefügg a *C. solstitialis* dinamikájával. A *P. canum* növekedése összefügg a fent említett faj fokozott jelenlétével, amely fizikai védelmet nyújt a legelő állatokkal szemben, de nem akadályozza a *P. canum* fejlődését az eltérő növekedési formájuk miatt.

5.2.3. *A kolonizációs ablakok méretének hatása a vetett fajok kolonizációs sikerére*

A kis ablakok kevésbé voltak hatékonyak a vetett fajok megtelepedésének és kolonizációjának támogatásában, mint a nagy és közepes méretű ablakok. Várakozásainkkal ellentétben azonban nem a legnagyobb kolonizációs ablakok voltak a leghatékonyabbak, hanem a közepes méretűek. A közepes méretű ablakokban volt a legnagyobb a fajsza és az egyedszám is; a legtöbb virágzó fajt és a legtöbb összes virágzó hajtásszámot is ott figyeltük meg. Valkó és munkatársai (2016b) megállapították, hogy a kis ablakokban a növényzet fejlődése és a vetett fajok megtelepedése

meglehetősen sztochasztikus. A fűfélék újbóli kolonizációja az alacsony felület:terület aránnyal rendelkező kis ablakokban a legvalószínűbb, ami akadályozza a vetett fajok megtelepedését és kolonizációját. Így a nagyobb rések stabilabbak és kevésbé érzékenyek a fűfélék újbóli megtelepedésére, és kedvezőbb feltételeket biztosítanak a vetett fajok fennmaradásához.

A kolonizációs ablakok szarvasmarha-legeltetéssel való kombinálása tovább növeli a hatékonyságot azáltal, hogy csökkenti a mikroélőhely- és a propagulum-limitációt, amely a célfajok vetett gyepekben való megtelepedését akadályozó két fő tényező. Az ablakok vonzó táplálkozóhelyet jelentenek a jószágok számára, mivel táplálkozásukhoz nemcsak fűfélékre, hanem magasabb szén:nitrogén arányú lágyszárú kétszikűekre is szükségük van (Rutter et al. 2000, Soder et al. 2007). Mivel az egyébként egyhangú gyepterületen a vetett fajok nagyobb foltjai jobban láthatók, a nagyobb ablakokat nagy valószínűséggel fedezik fel és legelik az állatok (Díaz et al. 2001). A legelő állatok a legjobb kompromisszumot keresik a táplálék mennyisége és minősége között, ezért ismételten a nagy ablakok újránövő növényzetén fognak táplálkozni, ahol korábban legelés történt (Soder et al. 2007). A célfajok legelt egyedeinek alacsonyabb a magtermelési rátája, mivel több energiát használnak fel a túlélésre és a visszanövésre, mint a magtermelésre (O'Connor & Pickett 1992). Mivel egy 16 m²-es nagy méretű ablak jobban látható, mint egy 4 m²-es közepes méretű ablak, azt gondoljuk, hogy a közepes méretű ablak a legjobb megoldás a gyepek diverzitásának növelésére. A közepes méretű ablakok biztosíthatják a vetett célfajok fennmaradását, ez az ablakméret kevésbé vonzó a legelő állatok számára, ezért a célfajoknak nagyobb esélyük van a megszórásra. Ezt mutatja a legmagasabb összes virágzó hajtásszám, amely a 4 m²-es ablakokban volt a legnagyobb. A nagyobb legelési nyomás a legnagyobb ablakokban az egy egyedre jutó virágzó hajtások nagyobb számát eredményezte, amit főként az olyan fajok okoztak, mint a *C. solstitialis*, amelyről ismert, hogy nemcsak hatékonyan kerüli, hanem hatékonyan kompenzálja is a legeltetés negatív hatásait, azáltal, hogy a rügszám és a magtermelés arányának növelésével kompenzálja a kieső biomasszát (Callaway et al. 2006, Wallace et al. 2008). A közepes méretű ablakok a nagyobb megnyitásokhoz képest a legköltséghatékonyabb és legmegvalósíthatóbb megoldást jelentik a gazdálkodók számára is, akik a

kiseb zavaró hatásokat és a gyomosodás mérsékelt szintjét részesítették előnyben.

6. Összefoglalás

A fajszegény gyepék diverzitásának növelésére szolgáló kolonizációs ablakok használatának többéves hatását vizsgáltuk. Az eljárás azon alapul, hogy a mikroélőhely-limitációt a zárt gyepben lévő foltok megnyitásával csökkentjük, ugyanakkor a propagulum-limitációt a célfajok magjainak a kolonizációs ablakokba történő vetésével felszámoljuk. Vizsgáltuk a kolonizációs ablakokban a vetett fajok megtelepedésének sikerességét. Kimutattuk, hogy a kolonizációs ablakok alkalmasak a diverzitás növelésére legalább 5 éves időtávon, de feltehetően még hosszabb távon is. Emellett vizsgáltuk a vetett gyepi fajok kiterjedési (diszperziós) sikerességét a környező gyepbe amikor nincs jelen és akkor is, amikor jelen van zoochoria. A közepes méretű ablak bizonyult a legjobb megoldásnak a gyepék diverzitásának növelésére. A közepes méretű ablakok biztosíthatják a vetett célfajok fennmaradását, ez az ablakméret kevésbé vonzó a legelő állatok számára, ezért a célfajoknak nagyobb esélyük van a megszórásra. A közepes méretű ablakok a nagyobb megnyitásokhoz képest a legköltséghatékonyabb és legmegvalósíthatóbb megoldást jelentik a gazdálkodók számára is, akik a kisebb zavaró hatásokat és a gyomosodás mérsékelt szintjét részesítették előnyben. A bekerítés rövid távon növelte a vetett fajok borítását és virágzási sikerét, de jelentősen csökkentette az esélyüket a környező terület kolonizációjára. A bekerítés másik negatív hatása hosszú távon az avar felhalmozódása és a fajgazdagság ezzel összefüggő csökkenése. Javaslom, hogy a konzervációs és restaurációs projekteken kerítéseket akkor alkalmazzanak, ha a prioritás a forráspopuláció védelme; ha azonban a célfajok terjedésének elősegítése a cél, a kerítés valószínűleg nem kedvező megoldás.

7. Új tudományos eredmények

1. A kolonizációs ablakok alkalmasak a fajszegény gyepek diverzitásának növelésére legalább 5 éves időtávon, de feltehetően még hosszabb távon is. A fajgazdag kolonizációs ablakok képesek leküzdeni az olyan sztochasztikus eseményeket, mint például a szélsőséges szárazság.

2. A közepes méretű ablakok a leghatékonyabbak a vetett fajok megtelepedésének és kolonizációjának támogatásában: biztosítják a vetett célfajok fennmaradását és kevésbé vonzóak a legelő állatok számára, ezért a célfajoknak nagyobb esélyük van a magszórásra. A nagyobb megnyitásokhoz képest költséghatékonyabb és megvalósíthatóbb megoldást jelentenek a gazdálkodók számára is.

3. A szomszédos fajszegény és sűrű gyepszőnyegben leginkább a jó terjedési képességű és jó kompetitív képességű fajok telepedtek meg. A kilenc legsikeresebben megtelepedett, a szomszédos gyepekben jól reprezentált vetett faj közül hat a nagy és közepes méretű ablakok közelében volt a legelterjedtebb, míg a fennmaradó három faj kolonizációs sikerét nem befolyásolta az ablak mérete.

4. Az ablakok magas faji diverzitása volt a forrása a fajok kolonizációjának a szomszédos gyepterületekbe. A kolonizációs ablakokhoz közeli fajszegény gyepekben nagyobb fajgazdagság volt tapasztalható, de a legtöbb faj hiányzott az ablakok nagyobb távolságából. Feltételezzük, hogy esetünkben is több évbe telik, amíg a gyepi fajok tartósan megtelepednek az ablakokon kívül.

5. A kolonizációs ablakok alkalmasak a gyomok visszaszorítására. A vetett gyepi fajok mindkét kezelési típus esetében sikeresen megtelepedtek a forrásparcellákban. Sem a legeltetés, sem annak hiánya nem akadályozza rövid távon a célzott gyepi fajok megtelepedési sikerét. A vetett fajok fajgazdagsága nem különbözött a két beállítás között.

6. Megállapítottam, hogy a vetett fajok kolonizációs sikerét nagymértékben meghatározta a legelő állatok jelenléte. A bekerítés rövid távon növelte a vetett fajok borítását és virágzási sikerét, de jelentősen csökkentette az esélyüket a környező terület kolonizációjára. A bekerítés másik negatív hatása hosszú távon az avar felhalmozódása és a fajgazdagság ezzel összefüggő csökkenése. Javaslom, hogy a konzervációs és restaurációs projekteknél kerítések akkor alkalmazzanak, ha a prioritás a forráspopuláció védelme; ha azonban a célfajok terjedésének elősegítése a cél, a kerítés valószínűleg nem kedvező megoldás.

7. A legeltetett forrásparcellákban a gyors növekedésű, alacsonyabb, korábban virágzó fajok és a legelő állatok által okozott levélvesztést klonális növekedéssel sikeresen kompenzáló fajok jutnak előnyhöz. A terjedés során azonban a legelő állatok által nem kedvelt, védekező mechanizmusokkal és szívós levelekkel rendelkező, lassabban növekvő fajok teljesítenek jobban.

8. Summary

The abandonment of agricultural land use on marginal arable land and some intensively used grassland areas provides a chance for grassland restoration (Valkó et al. 2016a). Soil seed banks can contribute to spontaneous grassland restoration, but the restoration potential is limited as there are many grassland species that do not have a permanent seed bank ((Kiss et al. 2016, Valkó et al. 2011). Microsite limitation and propagule shortage can prevent spontaneous regeneration of grasslands, and especially a species-rich grassland (Török et al. 2011).

In species-poor communities, bare patches of soil can become species-rich micro-sites, increasing grassland diversity. Pywell et al. (2007) used this approach to increase diversity of grasslands. Thus, reducing microsite limitation by opening gaps resulted in the idea of establishment gaps to increase species richness of species-poor grasslands. The crucial element of this restoration experiment is sowing high-diversity seed mixture of target species in the establishment gaps (openings).

We documented the development of vegetation within the establishment gaps and examined whether the introduced target species were able to colonize the surrounding grassland from the establishment gaps. We explored and pointed out the effectiveness of creating establishment gaps.

The dynamics of colonization of the surrounding grassland were also analysed. We tested which species are successful in colonization and/or establishment? We also explored the spatial and temporal dynamics of sown species in the grassland. We also studied the relative importance of zoochory by livestock in the same area. We investigated the success of establishment when zoochory by livestock was possible, and with livestock enclosure.

The study sites are located in the Hortobágy National Park in Hungary, near the settlements of Egyek and Tiszafüred, in a species-poor, restored alkaline and loess grasslands (Valkó et al. 2016b). After the abandonment of croplands, the area was sown in 2005 with low-diversity grass seed mixtures of the original alkaline and loess grassland species (Török et al. 2010). The grassland area was increased by this restoration action, but most of the sown grasslands remained species-poor; the establishment of target grassland species was hampered by propagule limitation.

During the experiment establishment gaps were created in six sown grassland sites. These are source plots providing propagules for the colonization of species-poor grasslands. After soil preparation a high-diversity

seed mixture of 35 target grassland species was sown in three establishment gaps.

Three gap sizes were used at each site: small gaps of 1 m², medium gaps of 4 m², and large gaps of 16 m². From April to October the establishment gaps were grazed by cattle. To prevent grazing, we also created one fenced plot per site from the 4 m×4 m plots. In the establishment gaps vegetation cover, and percentage cover of sown species was recorded annually at the end of June. Dispersal success of sown grassland species was monitored annually for the consecutive years.

R statistical computing environment was used during the statistical analyses (ver. 4.0.2; R Core Team 2020). We used generalized linear mixed-effect models (GLMM) by the *glmmTMB* package (Brooks et al. 2017). For pairwise comparisons we used the *emmeans* package (Russell 2020). To test the effect of grazing, year, and grazing-year interaction on the development of species sown in source plots on the dependent variables, GLMMs were fitted with Gaussian distributions for cover data and Poisson distributions for number of species. Site was used as a random factor during repeated-measures analyses. We assumed autocorrelation between years and spatial autocorrelation between sampling plots. We used autoregressive first-order covariance structures to control autocorrelations. We used Akaike Information Criterion for model selection (Akaike 1998).

To explore the colonization, establishment and persistence abilities of the sown species the following traits were used: life span, seed bank persistence, seed weight, specific leaf area, leaf dry matter content, plant height, the start, end and length of the flowering period, presence or absence of a rosette, clonal index, anemochory and epizoochory ranking indices.

We found that all sown species established at least in one gap. The cover of perennial sown species increased steadily. The cover of short-lived sown species decreased in all gap sizes. We also found that the cover of both short-lived and perennial weeds decreased over time.

There were 30 out of the 35 sown species found along the adjacent area of the establishment gaps. *Achillea collina* and *Centaurea solstitialis* specimens were represented with high number in each year. In 2016 *Trifolium striatum* and *Dianthus pottederae* specimens were the most abundant species. In 2017 and 2018 *Trifolium campestre* specimens were presented in high numbers.

We found that the 2m by 2m medium-sized establishment gaps were the best to support the colonization of the adjacent grassland by sown species (28 species). There were 24 species present nearby the 1 m² gaps; and there were 9 species nearby the 16 m² gaps. The number of species also was the highest

nearby the medium-sized gaps. Similar trends were observed for the number of flowering species and the number of flowering shoots.

The number of species and the individuals of established sown species was higher in the grazed establishment gaps. The number of flowering shoots was lower when the establishment gaps were grazed. We found that the grazed establishment plots had lower number of flowering shoots than the fenced establishment plots. We found that community weighted means of perenniality, specific leaf area, and anemochory ranking index were higher in the grazed establishment plots. Community weighted means of leaf dry matter content, height, start of flowering period, and epizoochory ranking index were lower in the grazed establishment plots compared to fenced plots. We also observed that the management had a significant effect on the trait distribution in the surroundings of the establishment gaps. The community weighted means of specific leaf area, clonality and anemochory ranking index were higher in the dispersal plots when the source plots were grazed, while the community weighted means of leaf dry matter content, seed weight, height and flowering initiation were lower.

We found that soil disturbance, and seed sowing increased plant diversity in the species-poor grassland experiment. We also demonstrated that establishment gaps increased the diversity of the studied grassland. We pointed out that the sown species were able to establish permanently in the gaps. Both the total cover of vegetation, and the cover of perennial sown species increased. Moreover, we found independently of gap size that the cover of short-lived sown species decreased. There was only a moderate weed abundance in the establishment gaps. We also observed that the sown target species colonized the species-poor grasslands surrounding the gaps.

In the grazing enclosure experiment we found that the sown species can colonize the surrounding grassland area with and without zoochory. Our findings suggest that fencing source populations of target species is not a good option in grazing-adapted ecosystems. We found that fencing increased the cover and flowering success of the sown species in the short run. Surprisingly, fencing decreased the chance of target species to colonize the surrounding area in the long run.

Köszönetnyilvánítás

Köszönöm témavezetőmnek, Prof. Dr. Tóthmérész Bélának a doktori munkám során nyújtott nélkülözhetetlen segítségét és támogatását. Köszönöm a publikációim társszerzőinek, elsősorban Dr. Kiss Rékának munkáját és segítségét. Külön köszönöm Dr. Miglécz Tamás és Dr. Málík-Roffa Hajnalka önzetlen munkáját és támogatását. Köszönettel tartozom a Debreceni Egyetem Ökológiai Tanszék számos jelenlegi és korábbi munkatársának, elsősorban Dr. Deák-Valkó Orsolyának, Dr. Deák Balázsnak, Dr. Török Péternek, Dr. Szél-Tóth Katalinnak, Dr. Balogh Nórának és Dr. Tóth-Szabó Edinának.

Végül, de nem utolsósorban köszönöm családomnak és barátaimnak az évek során nyújtott biztatást és támogatást.

Irodalomjegyzék

- Akaike, H. (1998) Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In: E. Parzen K. Tanabe and G. Kitagawa (Eds.) *Selected Papers of Hirotugu Akaike*. New York, NY: Springer, pp. 199–213.
- Albert, A., Auffret, A.G., Cosyns, E., Cousins, S.A.O., D'hondt, B., Eichberg, C. et al. (2015) Seed dispersal by ungulates as an ecological filter: a trait-based meta-analysis. *Oikos*, 124, 1109–1120.
- Albert, Á.J., Kelemen, A., Valkó, O., Migléc, T., Csecserits, A., Rédei, T., Deák, B., Tóthmérész, B. and Török, P. (2014) Secondary succession in sandy old-fields: a promising example of spontaneous grassland recovery. *Applied Vegetation Science*, 17(2), 214–224.
- Baasch, A., Engst, K., Schmiede, R., May, K., & Tischew, S. (2016) Enhancing success in grassland restoration by adding regionally propagated target species. *Ecological engineering*, 94, 583–591.
- Babai, D., Molnár, Z. (2014) Small-scale traditional management of highly species-rich grasslands in the Carpathians. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 182, 123–130.
- Batáry, P., Báldi, A., Kleijn, D., Tscharntke, T. (2011) Landscape-moderated biodiversity effects of agri-environmental management: a meta-analysis. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*. 278: 1894–1902.
- de Bello, F., Lepš, J. & Sebastià, M.-T. (2005) Predictive value of plant traits to grazing along a climatic gradient in the Mediterranean. *Journal of Applied Ecology*, 42, 824–833.
- Belsky, A.J. (1992) Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities. *Journal of Vegetation Science*, 3, 187–200.
- Benayas, J. M. R., Bullock, J. M., & Newton, A. C. (2008) Creating woodland islets to reconcile ecological restoration, conservation, and agricultural land use. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(6), 329–336.
- Borhidi, A. (1995) Social behaviour types, the naturalness and relative ecological indicator values of the higher plants in the Hungarian Flora.

- Bossuyt, B., & Honnay, O. (2008) Can the seed bank be used for ecological restoration? An overview of seed bank characteristics in European communities. *Journal of Vegetation Science*, 19(6), 875-884.
- Brooks, M.E., Kristensen, K., van Benthem, K.J., Magnusson, A., Berg, C.W., Nielsen, A. et al. (2017) glmmTMB Balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R Journal*, 9, 378–400.
- Buisson, E., Dutoit, T., Torre, F., Römermann, C., & Poschlod, P. (2006) The implications of seed rain and seed bank patterns for plant succession at the edges of abandoned fields in Mediterranean landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 115(1-4), 6-14.
- Bullock, J. M., Hill, B. C., Silvertown, J., & Sutton, M. (1995) Gap colonization as a source of grassland community change: effects of gap size and grazing on the rate and mode of colonization by different species. *Oikos*, 273-282.
- 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 Oecol.* 19: 47Ð60.
- Callaway, R. M., Kim, J., & Mahall, B. E. (2006) Defoliation of *Centaurea solstitialis* stimulates compensatory growth and intensifies negative effects on neighbors. *Biological Invasions*, 8, 1389-1397.
- Coiffait-Gombault, C., Buisson, E., & Dutoit, T. (2012) Using a two-phase sowing approach in restoration: sowing foundation species to restore, and subordinate species to evaluate restoration success. *Applied Vegetation Science*, 15(2), 277-289.
- Couvreur, M., Christiaen, B., Verheyen, K. & Hermy, M. (2004) Large herbivores as mobile links between isolated nature reserves through adhesive seed dispersal. *Applied Vegetation Science*, 7, 229–236.
- Couvreur, M., Cosyns, E., Hermy, M. & Hoffmann, M. (2005) Complementarity of epi- and endozoochory of plant seeds by free ranging donkeys. *Ecography*, 28, 37–48.
- Couvreur, M., Verheyen, K., Vellend, M., Lamoot, I., Cosyns, E., Hoffmann, M. et al. (2008) Epizoochory by large herbivores: merging data with models. *Basic and Applied Ecology*, 9, 204–212.

- Critchley, C.N.R., Burke, M.J.W., Stevens, D.P. (2003) Conservation of lowland semi-natural grasslands in the UK: a review of botanical monitoring results from agri-environment schemes. *Biological Conservation* 115: 263-268.
- Czarapata, E.J. (Ed.) (2005) *Invasive plants of the upper Midwest: an illustrated guide to their identification and control*. Madison, WI: University of Wisconsin Press.
- Csontos, P. (Ed.) (2001) A természetes magbank kutatásainak módszerei. Scientia Kiadó, Budapest.
- Dainese, M., Lepš, J. & de Bello, F. (2015) Different effects of elevation, habitat fragmentation and grazing management on the functional, phylogenetic and taxonomic structure of mountain grasslands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **17**, 44–53.
- Deák, B., Tölgyesi, C.s., Kelemen, A., Bátori, Z., Gallé, R., Bragina, T.M. et al. (2017) The effects of micro-habitats and grazing intensity on the vegetation of burial mounds in the Kazakh steppes. *Plant Ecology and Diversity*, **10**, 509–520.
- Deák, B., Valkó, O., Alexander, C., Mücke, W., Kania, A., Tamás, J., & Heilmeier, H. (2014a) Fine-scale vertical position as an indicator of vegetation in alkali grasslands—Case study based on remotely sensed data. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 209(12), 693-697.
- Deák, B., Valkó, O., Nagy, D. D., Török, P., Torma, A., Lőrinczi, G., Kelemen, A., Nagy, A., Bede, Á., Mizser, Sz., Csathó, A. I., Tóthmérész, B. (2020) Habitat islands outside nature reserves—Threatened biodiversity hotspots of grassland specialist plant and arthropod species. *Biological Conservation*, 241, 108254.
- Deák, B., Valkó, O., Török, P., & Tóthmérész, B. (2014b) Solonetz meadow vegetation (*Beckmannia eruciformis*) in East-Hungary—an alliance driven by moisture and salinity. *Tuexenia*, 34, 187-203.
- Deák, B., Valkó, O., Török, P., Kelemen, A., Bede, Á., Csathó, A. I., & Tóthmérész, B. (2018) Landscape and habitat filters jointly drive richness and abundance of specialist plants in terrestrial habitat islands. *Landscape Ecology*, 33, 1117-1132.

- Dengler, J., Janišová, M., Török, P., & Wellstein, C. (2014) Biodiversity of Palearctic grasslands: a synthesis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *182*, 1-14.
- Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S.U.E., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D.G. et al. (2007) Plant trait responses to grazing—a global synthesis. *Global Change Biology*, *13*, 313–341.
- 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.
- Doak, D. F., Bigger, D., Harding, E. K., Marvier, M. A., O'malley, R. E., & Thomson, D. (1998) The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *The American Naturalist*, *151*(3), 264-276.
- Dupré, C. & Diekmann, M. (2001) Differences in species richness and life-history traits between grazed and abandoned grasslands in southern Sweden. *Ecography*, *24*, 275–286.
- Eckstein, R. L., Ruch, D., Otte, A., & Donath, T. W. (2012) Invasibility of a nutrient-poor pasture through resident and non-resident herbs is controlled by litter, gap size and propagule pressure. *PLoS One*, *7*(7), e41887.
- ENSCONET (European Native Seed Conservation Network). (2009) *ENSCONET seed collecting manual for wild species*. ENSCONET, Royal Botanic Gardens, Kew and Universidad Politécnica de Madrid. Elérhető: http://www.kew.org/sites/default/files/ENSCONET_Collecting_protocol_English.pdf [Hozzáférés: 2013. május 5.].
- E-Vojtkó, A., Balogh, N., Deák, B., Kelemen, A., Kis, S., Kiss, R. et al. (2020) Leaf trait records of vascular plant species in the Pannonian flora with special focus on endemics and rarities. *Folia Geobotanica*, *55*, 73–79.
- Fahrig, L., Coffin, D.P., Lauenroth, W.K. & Shugart, H.H. (1994) The advantage of long-distance clonal spreading in highly disturbed habitats. *Evolutionary Ecology*, *8*, 172–187.
- Greene, D.F. & Johnson, E.A. (1993) Seed mass and dispersal capacity in wind-dispersed diaspores. *Oikos*, *67*, 69–74.
- Grime, J.P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, *111*, 1169–1194.

- Grime, J. P. (2001) *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. John Wiley & Sons.
- Helm, A., Hanski, I., & Pärtel, M. (2006) Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. *Ecology letters*, 9(1), 72-77.
- Herben, T., Klimešová, J. & Chytrý, M. (2018) Effects of disturbance frequency and severity on plant traits: an assessment across a temperate flora. *Functional Ecology*, **32**, 799–808.
- Hintze, C., Heydel, F., Hoppe, C., Cunze, S., König, A. & Tackenberg, O. (2013) D3: the dispersal and diaspore database—baseline data and statistics on seed dispersal. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **15**, 180–192.
- Hölzel, N. (2005) Seedling recruitment in flood-meadow species: the effects of gaps, litter and vegetation matrix. *Applied Vegetation Science*, 8(2), 115-124.
- Horáčková, M., Řehounková, K. & Prach, K. (2016) Are seed and dispersal characteristics of plants capable of predicting colonization of post-mining sites? *Environmental Science and Pollution Research*, **23**, 13617–13625.
- Huston, M. (1979) A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, **113**, 81–101.
- Ives, A. R., Klug, J. L., & Gross, K. (2000) Stability and species richness in complex communities. *Ecology Letters*, 3(5), 399-411.
- Janečková, P., Janeček, S., Klimešová, J., Götzenberger, L., Horník, J., Lepš, J. et al. (2017) The plant functional traits that explain species occurrence across fragmented grasslands differ according to patch management, isolation, and wetness. *Landscape Ecology*, **32**, 791–805.
- Jaurena, M., Lezama, F. & Cruz, P. (2012) Perennial grasses as functional markers of grazing intensity in basaltic grassland in Uruguay. *Chilean Journal of Agricultural Research*, **72**, 541–549.
- Kaligarič, M., Brecl, J. & Škornik, S. (2016) High potential of sub-Mediterranean dry grasslands for sheep epizoochory. *Open Life Sciences*, **11**, 177–184.
- Kattge, J., Bönisch, G., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P. et al. (2020) TRY plant trait database – enhanced coverage and open access. *Global Change Biology*, **26**, 119–188.

- Kelemen, A., Török, P., Valkó, O., Migléc, T. & Tóthmérész, B. (2013) Mechanisms shaping plant biomass and species richness: plant strategies and litter effect in alkali and loess grasslands. *Journal of Vegetation Science*, **24**, 1195–1203.
- Kiehl, K., Kirmer, A., Donath, T. W., Rasran, L., & Hölzel, N. (2010) Species introduction in restoration projects—Evaluation of different techniques for the establishment of semi-natural grasslands in Central and Northwestern Europe. *Basic and Applied Ecology*, *11*(4), 285-299.
- Király, G. (Ed.) (2009) Új magyar fűvészkönyv. Magyarország hajtásos növényei. *Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság, Jósvafő*.
- Kiss, R., Deák, B., Tóthmérész, B., Migléc, T., Tóth, K., Török, P., Lukács, K., Godó, L., Körmöczi, Zs., Radócz, Sz., Kelemen, A., Sonkoly, J., Kirmer, A., Tischew, S., Švamberková, E., Valkó, O. (2021a) Establishment gaps in species-poor grasslands: artificial biodiversity hotspots to support the colonization of target species. *Restoration Ecology* 29: e13135.
- Kiss, R., Deák, B., Tóthmérész, B., Migléc, T., Tóth, K., Török, K. et al. (2021b) Establishment gaps: biodiversity hotspots to support the colonization of target species in species-poor grasslands. *Restoration Ecology*, **29**(S1), e13135.
- Kiss, R., Valkó, O., Tóthmérész, B., Török, P. (2016) Seed bank research in Central-European grasslands – an overview. Pages 1–34. In: J. Murphy (ed) *Seed banks: types, roles and research*. Nova Science Publishers, New York
- Klaus, V. H., Schäfer, D., Kleinebecker, T., Fischer, M., Prati, D., & Hölzel, N. (2017) Enriching plant diversity in grasslands by large-scale experimental sward disturbance and seed addition along gradients of land-use intensity. *Journal of Plant Ecology*, *10*(4), 581-591.
- Klaus, V.H., Hoever, C.J., Fischer, M., Hamer, U., Kleinebecker, T., Mertens, D., Schäfer, D., Prati, D., Hölzel, N. (2018) Contribution of the soil seed bank to the restoration of temperate grasslands by mechanical sward disturbance. *Restoration Ecology*, *26*, S114-S122.
- Kleijn, D., Berendse, F., Smit, R., Gilissen, N. (2001) Agri-environment schemes do not effectively protect biodiversity in Dutch agricultural landscapes. *Nature* 413: 723-725.

- Klimešová, J., Danihelka, J., Chrtek, J., de Bello, F. & Herben, T. (2017) CLO-PLA: a database of clonal and bud bank traits of Central European flora. *Ecology*, **98**, 1179.
- Köhler, B., Gigon, A., Edwards, P. J., Krüsi, B., Langenauer, R., Lüscher, A., & Ryser, P. (2005) Changes in the species composition and conservation value of limestone grasslands in Northern Switzerland after 22 years of contrasting managements. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *7*(1), 51-67.
- Köhler, M., Hiller, G. & Tischew, S. (2016) Year-round horse grazing supports typical vascular plant species, orchids and rare bird communities in a dry calcareous grassland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **234**, 48–57.
- Kovács-Hostyánszki, A., Kőrösi, Á., Orci, K.M., Batáry, P., Báldi, A. (2011) Set-aside promotes insect and plant diversity in a Central European country. *Agriculture, Ecosystems and Environment* *141*: 296-301.
- Kovácsné Koncz, N., Béri, B., Deák, B., Kelemen, A., Tóth, K., Kiss, R. et al. (2020) Meat production and maintaining biodiversity: grazing by traditional breeds and crossbred beef cattle in marshes and grasslands. *Applied Vegetation Science*, **23**, 139–148.
- Kutschera, L., Lichtenegger, E., Sobotik, M. (1982) *Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen, band 1: monocotyledoneae*. Verlag Gustav Fischer, Stuttgart, Jena, New York
- Laliberté, E. & Legendre, P. (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, **91**, 299–305.
- Laliberté, E., Legendre, P., Shipley, B. & Laliberté, M.E. (2014) Package ‘FD’. *Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology*. R package version 1.0-12.
- Lepš, J. (2004). Variability in population and community biomass in a grassland community affected by environmental productivity and diversity. *Oikos*, *107*(1), 64-71.
- Liu, H. D., Yu, F. H., He, W. M., Chu, Y. & Dong, M. (2007) Are clonal plants more tolerant to grazing than co-occurring non-clonal plants in inland dunes? *Ecological Research*, **22**, 502–506.
- Lukács, B.A., Török, P., Kelemen, A., Várbíró, G., Radócz, S., Miglécz, T., Tóthmérész, B., Valkó, O. (2015) Rainfall fluctuations and vegetation

- patterns in alkaline grasslands – Self-organizing maps in vegetation analysis. *Tuexenia*, **35**, 381–397.
- Manzano, P. & Malo, J.E. (2006) Extreme long-distance seed dispersal via sheep. *Frontiers in Ecology and Environment*, **5**, 244–248.
- Miglécz, T., Valkó, O., Török, P., Deák, B., Kelemen, A., Donkó, Á., Drexler, D. Tóthmérész, B. (2015) Establishment of three cover crop mixtures in vineyards. *Scientia Horticulturae*, **197**, 117–123.
- Mouissie, A.M., Lengkeek, W. & Van Diggelen, R. (2005) Estimating adhesive seed-dispersal distances: field experiments and correlated random walks. *Functional Ecology*, **19**, 478–486.
- Nathan, R., Schurr, F. M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A. & Tsoar, A. (2008) Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**, 638–647.
- Niu, K., He, J.-S. & Lechowicz, M.J. (2016) Grazing-induced shift in community functional composition and soil nutrient availability in Tibetan alpine meadows. *Journal of Applied Ecology*, **53**, 1554–1564.
- Novák, J. & Konvička, M. (2006) Proximity of valuable habitats affects succession patterns in abandoned quarries. *Ecological Engineering*, **26**, 113–122.
- O'Connor, T. G., & Pickett, G. A. (1992) The influence of grazing on seed production and seed banks of some African savanna grasslands. *Journal of Applied ecology*, **29**, 247–260.
- Öster, M., Ask, K., Cousins, S.A.O. & Eriksson, O. (2009) Dispersal and establishment limitation reduces the potential for successful restoration of semi-natural grassland communities on former arable fields. *Journal of Applied Ecology*, **46**, 1266–1274.
- Ozinga, W. A., Schaminée, J. H., Bekker, R. M., Bonn, S., Poschlod, P., Tackenberg, O. et al. (2005) Predictability of plant species composition from environmental conditions is constrained by dispersal limitation. *Oikos*, **108**, 555–561.
- Pakeman, R.O. (2004) Consistency of plant species and trait responses to grazing along a productivity gradient: a multi-site analysis. *Journal of Ecology*, **92**, 893–905.

- Peco, B., de Pablos, I., Traba, J. & Levassor, C. (2005) The effect of grazing abandonment on species composition and functional traits: the case of dehesa grasslands. *Basic and Applied Ecology*, **6**, 175–183.
- Peres-Neto, P.R., Dray, S. & ter Braak, C.J.F. (2017) Linking trait variation to the environment: critical issues with community-weighted mean correlation resolved by the fourth-corner approach. *Ecography*, **40**, 806–816.
- Polley, H. W., Isbell, F. I., & Wilsey, B. J. (2013) Plant functional traits improve diversity-based predictions of temporal stability of grassland productivity. *Oikos*, *122*(9), 1275-1282.
- Pruchniewicz, D. (2017) Abandonment of traditionally managed mesic mountain meadows affects plant species composition and diversity. *Basic and Applied Ecology*, *20*, 10-18.
- Pullin, A.S., Báldi, A., Can, O.E., Dieterich, M., Kati, V., Livoreil, B., Lövei, G., Mihók, B., Nevin, O., Selva, N., Sousa-Pinto, I. (2009) Conservation focus on Europe: Major conservation policy issues that need to be informed by Conservation Science. *Conservation Biology* *23*: 818-824.
- Pulungan, M. A., Suzuki, S., Gavina, M. K. A., Tubay, J. M., Ito, H., Nii, M. et al. (2019) Grazing enhances species diversity in grassland communities. *Scientific Reports*, **9**, 11201.
- Purschke, O., Sykes, M.T., Reitalu, T., Poschlod, P. & Prentice, H.C. (2012) Linking landscape history and dispersal traits in grassland plant communities. *Oecologia*, **168**, 773–783.
- Pywell, R.F., Bullock, J.M., Roy, D.B., Warman, L., Walker, K.J. & Rothery, P. (2003) Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. *Journal of Applied Ecology*, **40**, 65–77.
- Pywell, R. F., Bullock, J. M., Tallowin, J. B., Walker, K. J., Warman, E. A., & Masters, G. (2007) Enhancing diversity of species-poor grasslands: an experimental assessment of multiple constraints. *Journal of Applied Ecology*, *44*(1), 81-94.
- R Core Team (2020) *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Rosenthal, G., Schrautzer, J. & Eichberg, C. (2012) Low-intensity grazing with domestic herbivores: a tool for maintaining and restoring plant diversity in temperate Europe. *Tuexenia*, **32**, 167–205.

- Ruprecht, E. (2006) Successfully recovered grassland: a promising example from Romanian old-fields. *Restoration Ecology*, *14*(3), 473-480.
- Russell, L. (2020) *emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means*. R package version 1.4.4. Elérhető: <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans> [Hozzáférés: 2021. január 27.].
- Rutter, S.M., Orr, R.J., Rook, A.J. (2000) Dietary preference for grass and white clover in sheep and cattle: an overview. Pages 73–78. In: A. J. Rook, P. D. Penning (eds) *Grazing management: the principles and practice of grazing, for profit and environmental gain, within temperate grassland systems*. British Grassland Society, Harrogate, UK.
- Saiz, H., Bitterbier, A.-K., Benot, M.-L., Jung, V. & Mony, C. (2016) Understanding clonal plant competition for space over time: a fine-scale spatial approach based on experimental communities. *Journal of Vegetation Science*, *27*, 759–770.
- Šálek, M., Hula, V., Kipson, M., Daňková, R., Niedobová, J., & Gamero, A. (2018) Bringing diversity back to agriculture: Smaller fields and non-crop elements enhance biodiversity in intensively managed arable farmlands. *Ecological Indicators*, *90*, 65-73.
- Silvertown, J., & Smith, B. (1988) Gaps in the canopy: the missing dimension in vegetation dynamics. *Vegetatio*, *77*, 57-60.
- Soder, K. J., Rook, A. J., Sanderson, M. A., & Goslee, S. C. (2007) Interaction of plant species diversity on grazing behavior and performance of livestock grazing temperate region pastures. *Crop Science*, *47*(1), 416-425.
- Stahlheber, K.A. & D'Antonio, C.M. (2013) Using livestock to manage plant composition: a meta-analysis of grazing in California Mediterranean grasslands. *Biological Conservation*, *157*, 300–308.
- Stammel, B., Kiehl, K. & Pfadenhauer, J. (2003) Alternative management on fens: response of vegetation to grazing and mowing. *Applied Vegetation Science*, *6*, 245–254.
- Švamberková, E., Doležal, J., & Lepš, J. (2019) The legacy of initial sowing after 20 years of ex-arable land colonisation. *Oecologia*, *190*(2), 459-469.
- Tälle, M., Deák, B., Poschlod, P., Valkó, O., Westerberg, L. & Milberg, P. (2016) Grazing vs. mowing: a meta-analysis of biodiversity benefits for grassland management. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *222*, 200–212.

- Tamme, R., Götzenberger, L., Zobel, M., Bullock, J.M., Hooftman, D.A.P., Kaasik, A. et al. (2014) *Ecology*, **95**, 505–513.
- Thomson, F.J., Moles, A.T., Auld, T.D. & Kingsford, R.T. (2011) Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. *Journal of Ecology*, **99**, 1299–1307.
- Tilman, D., & Downing, J. A. (1994) Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, *367*(6461), 363-365.
- Tilman, D., Lehman, C. L., & Bristow, C. E. (1998) Diversity-stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence? *The American Naturalist*, *151*(3), 277-282.
- Török, P., Deák, B., Vida, E., Valkó, O., Lengyel, S. & Tóthmérész, B. (2010) Restoring grassland biodiversity: sowing low-diversity seed mixtures can lead to rapid favourable changes. *Biological Conservation*, *143*(3), 806-812.
- Török, P., Hölzel, N., van Diggelen, R. & Tischew, S. (2016a) Grazing in European open landscapes: how to reconcile sustainable land management and biodiversity conservation? *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **234**, 1–4.
- Török, P., Migléc, T., Valkó, O., Tóth, K., Kelemen, A., Albert, Á.-J. et al. (2013) New thousand-seed weight records of the Pannonian flora and their application in analysing social behaviour types. *Acta Botanica Hungarica*, **55**, 429–472.
- Török, P., Tóth, E., Tóth, K., Valkó, O., Deák, B., Kelbert, B. et al. (2016b) New measurements of thousand-seed weights of species in the Pannonian Flora. *Acta Botanica Hungarica*, **58**, 187–198.
- Török, P., Vida, E., Deák, B., Lengyel, S., Tóthmérész, B. (2011) Grassland restoration on former croplands in Europe: an assessment of applicability of techniques and costs. *Biodiversity and Conservation* **20**, 2311–2332.
- Tóth, E., Deák, B., Valkó, O., Kelemen, A., Migléc, T., Tóthmérész, B. et al. (2018) Livestock type is more crucial than grazing intensity: traditional cattle and sheep grazing in short-grass steppes. *Land Degradation & Development*, **29**, 231–239.
- Tóth, K. & Hüse, B. (2014) Soil seed banks in loess grasslands and their role in grassland recovery. *Applied Ecology and Environmental Research*, **12**, 537–547.

- Tracy, B. F., Sanderson, M. A. (2004) Forage productivity, species evenness and weed invasion in pasture communities. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **102**, 175–183
- Tscharntke, T., Batáry, P., Dormann, C.F. (2011) Set-aside management: How do succession, sowing patterns and landscape context affect biodiversity? *Agriculture, Ecosystems and Environment* **143**: 37– 44.
- Valkó, O., Deák, B., Török, P., Kelemen, A., Migléc, T., Tóth, K., Tóthmérész, B. (2016a) Abandonment of croplands: problem or chance for grassland restoration? Case studies from Hungary. *Ecosystem Health and Sustainability* **2**, e01208
- Valkó, O., Deák, B., Török, P., Kirmer, A., Tishew, S., Kelemen, A. et al. (2016b) High-diversity sowing in establishment gaps: a promising new tool for enhancing grassland biodiversity. *Tuexenia*, **36**, 359–378.
- Valkó, O., Török, P., Tóthmérész, B., Matus, G. (2011) Restoration potential in seed banks of acidic fen and dry-mesophilous meadows: can restoration be based on local seed banks? *Restoration Ecology* **19**, 9–15
- Valkó, O., Venn, S., Zmihorski, M., Biurrun, I., Labadessa, R., Loos, J. (2018) The challenge of abandonment for the sustainable management of Palaearctic natural and semi-natural grasslands. *Hacquetia* **17**, 5–16
- Vallejo-Marín, M., Dorken, M.E. & Barrett, S.C. (2010) The ecological and evolutionary consequences of clonality for plant mating. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **41**, 193–213.
- Wallace, J.M., Wilson, L.M., & Launchbaugh, K.L. (2008) The effect of targeted grazing and biological control on yellow starthistle (*Centaurea solstitialis*) in canyon grasslands of Idaho. *Rangeland Ecology & Management*, **61**, 314–320.
- Wang, P., Li, H., Pang, X.Y., Wang, A., Dong, B.C., Lei, J.P. et al. (2017) Clonal integration increases tolerance of a phalanx clonal plant to defoliation. *Science of the Total Environment*, **593**, 236–241.
- Wenny, D.G. (2001) Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal. *Evolutionary Ecology Research*, **3**, 37–50.
- Wilson, M.F. (1993) Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Vegetatio*, **107**(108), 261–280.

- Wright, I.J. & Westoby, M. (2000) Cross-species relationships between seedling relative growth rate, nitrogen productivity and root vs leaf function in 28 Australian woody species. *Functional Ecology*, **14**, 97–107.
- Zelený, D. (2018) Which results of the standard test for community-weighted mean approach are too optimistic? *Journal of Vegetation Science*, **29**, 953–966.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R* (Vol. 574, p. 574). New York: springer.