

Doktori (PhD) értekezés tézisei

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

Godó Laura

Témavezető
dr. Deák Balázs
tudományos tanácsadó



DEBRECENI EGYETEM
Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
Debrecen, 2022

Bevezetés

Az európai szárazgyepek kiemelkedő természeti értékkel bírnak, fontos szerepük van a gyepekhez kötődő védett vagy ritka élőhelyspecialista fajok fennmaradásában és a táji léptékű biodiverzitás fenntartásában, ezért megőrzésük prioritást élvez a természetvédelemben (Dengler et al. 2014). Jelentőségük ellenére a korábban nagy kiterjedésű szárazgyepeket számos tényező veszélyezteti Európa-szerte (Deák et al. 2016a).

A szárazgyepekhez kötődő biodiverzitás fenntartásában jelentős szerepet játszott az évszázadokon keresztül végzett extenzív legeltetés és kaszálás (Poschlod et al. 2009). Az utóbbi évezredek alatt a vadonélő nagytestű növényevők szerepét a háziastított állatfajták vették át a gyepi élőhelyeken (Pärtel et al. 2005), így ezeknek az élőhelyeknek a fennmaradása nagymértékben az embertől vált függővé. A 20. század végére azonban a legelő háziállatok száma is drasztikusan csökkent számos régióban (Kumm 2003). Ezzel párhuzamosan a szárazgyepek kiterjedése is jelentősen csökkent az elmúlt évszázadok alatt végbement nagyléptékű tájtalalkító tevékenység miatt. A tájléptékű élőhelyátalakítás következtében a fennmaradó gyepterületek fragmentálódtak, állományaik izolálódtak (Deák et al. 2016a). A gyepek fennmaradása sok esetben a szántóföldi művelésre alkalmatlan termőhelyeknek (pl. erősen szikes talaj) vagy technikai akadályok meglétének (pl. keskeny útmezsgyék, meredek partoldalak) köszönhető (Deák et al. 2020). Az agrártájakba ágyazott kis kiterjedésű gyepi élőhelyszigetek esetén a nehéz megközelíthetőség és a gazdasági szempontból nem kifizetődő művelés sok esetben ellehetetlenítheti a rendszeres, megfelelő módon kivitelezett kezelést, és gyakran a gyepek felhagyását eredményezi (Deák et al. 2016b, Godó et al. 2018). A fragmentálódott élőhelyek között jelentősen csökken a táj átjárhatósága, ami alapvetően megváltoztatja a növények magjainak terjedési és megtelepedési dinamikáját (Auffret 2011, Godó et al. 2018, Godó et al. 2022).

A fennmaradt szárazgyepek kezelésére megfelelő eszköz lehet a nagytestű növényevőkkel történő extenzív legeltetés. A közepes intenzitású legeltetés általában heterogén szerkezetű, mozaikos élőhelyet eredményez a szelektív biomassza-eltávolítás révén (Metera et al. 2010). Emellett az állatok taposásukkal a növények megtelepedésére alkalmas nyílt mikroélőhelyeket hoznak létre (Deák et al. 2017, Godó et al. 2017). A legelő állatok a

tápanyagok körforgásában és a magterjesztésben is fontos szerepet játszanak, mellyel szintén hatással vannak a növényközösségek összetételére (Deák et al. 2017, Kiss et al. 2021). A természetvédelmi kezelések tervezésénél fontos figyelembe venni a legelő állapotát, az adott területre jutó állategységet és a talajviszonyokat, mivel a legelés növényzetre kifejtett hatásai jelentősen függenek ezen paraméterektől. A nem megfelelően megválasztott legeltetési rendszer következtében létrejött túllegettetés vagy alullegettetés is a fajkésztet és az élőhelystruktúra kedvezőtlen átalakulását okozhatja (Godó et al. 2017, Metera et al. 2010, Tóth et al. 2018). A legeltetés különböző gyeptípusokra kifejtett léptékfüggő hatásáról viszonylag kevés információ áll rendelkezésünkre, pedig ez kulcsfontosságú lenne a legeltetési rendszerek tervezéséhez.

Az átalakított tájakba ágyazott kis kiterjedésű élőhelyszigetek jelentős szerepet játszhatnak a gyepi specialista fajok fennmaradásában, ezért megőrzésük kiemelt természetvédelmi jelentőséggel bír (Deák et al. 2016a, Fekete et al. 2017). Ilyen élőhelyek például a kunhalmok, melyek gyakran vannak kitéve a táji környezetből eredő hatásoknak és különböző lokális faktoroknak, mint az antropogén vagy természetes eredetű zavarások. Utóbbira jó példa a kitoréklakó állatok által okozott talajbolygatás (Sudnik-Wójcikowska & Moysiyeenko 2008). A kitoréklakó állatok jelenléte és az általuk okozott kis léptékű talajbolygatás jelentős hatással van a talaj tulajdonságaira azáltal, hogy szabad mikroélőhelyeket hoznak létre így jelentősen befolyásolhatják a növényzet szerkezetét, dinamikáját (Wilkinson et al. 2009).

A magterjedés kulcsfontosságú folyamat, befolyásolja a növényfajok elterjedését, gyakoriságát és populációszerkezetét, tehát meghatározó szerepe van az élőhelyek biodiverzitásának fenntartásában és növelésében (Hanski 1999, van der Pijl 1969). Az élőhelyek folyamatos megszűnésével és fragmentálódásával e folyamat jelentősége még inkább felértékelődik, mivel a terjedés mind regionális mind globális szinten befolyásolja az ökoszisztémák működését (Deák et al. 2018, Fletcher et al. 2018). A történelmi időkben a nagytestű növényevők rendkívül fontos szerepet tölthettek be a magok közép- és hosszútávú terjesztésében, jelentős napi mozgásuk és vándorlásuk által (Poschlod & WallisDeWries 2002, Traveset et al. 2007). Az elsősorban gyepekben mozgó állatok ráadásul a magokat irányítottan terjesztették, vagyis a terjesztett magok nagy eséllyel gyepi élőhelyre kerültek (Deák et al. 2018, van der Pijl 1969). Jelentőségük

miatt a korábbi kutatások jelentős hányada a nagytestű növényevők magterjesztő szerepére fókuszált (Poschlod & WallisDeWries 2002, Traveset et al. 2007). Egyedszámuk globális csökkenése azonban súlyosan veszélyezteti a magterjedési folyamatokat és így az ökoszisztémák funkcióját és stabilitását is (Cardillo et al. 2005, Farwig & Berens 2012, Ripple et al. 2015). E változások miatt más terjesztő vektorok, például a kistestű növényevők relatív jelentősége felértékelődhet a magterjesztési folyamatokban (Godó et al. 2022).

Célkitűzések

Az értekezés célja azoknak a természetvédelmi szempontból lényeges mechanizmusoknak, pontosabban állat-növény interakcióknak a mélyebb megismerése, melyek szerepet játszanak a szárazgyepek fajkészletének és szerkezetének kialakításában, valamint fenntartásában. Az értekezés első két fejezetében ezeket a folyamatokat olyan természetes és az emberi tevékenységek által jelentősen átalakított tájakban elhelyezkedő gyepi élőhelyeken vizsgáljuk, ahol a gyepek csak kis kiterjedésben és gyakran elszigetelve maradtak fenn. A harmadik fejezetben pedig egy globális áttekintést adunk a kisméretű magterjesztésben betöltött szerepéről. Az értekezés fejezetei nemzetközi folyóiratokban megjelent közleményeken alapulnak.

A közepes intenzitású szarvasmarha legelés szikes- és homoki gyepék növényzetére gyakorolt léptékfüggő hatása. Egy hagyományos kezelési módot, a szarvasmarhával történő legeltetést vizsgáltuk három különböző szárazgyepi élőhelyen. Célunk a közepes legelési nyomással történő legeltetés illetve a felhagyás gyepi- és gyomfajok fajgazdagságára gyakorolt hatásának vizsgálata volt különböző térbeli léptékben. A vizsgálat eredményei alapján olyan gyakorlati ajánlásokat fogalmaztunk meg, amelyek elősegítik a vizsgált gyepi élőhelyek megfelelő kezelését, ezáltal biztosítva a gyep megfelelő állapotát és biodiverzitásának fenntartását.

A vörös róka talajbolygatásának hatása a szárazgyepi közösségek növényzetének fajösszetételére. Ebben a fejezetben a vörös róka általi talajbolygatás gyepekre gyakorolt hatását vizsgáltuk a táji környezet függvényében. Célunk a növényzet szerkezetének és fajösszetételének vizsgálata volt, különös tekintettel a gyepi és gyomfajok arányára.

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

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

Kutatásunkban három gyepi közösség (ürmös szikes puszta, cickafarkfüves szikes puszta és homoki legelő) legeltetett és kezelésből felhagyott területének növényzetét hasonlítottuk össze. Mintaterületeink a Hortobágyon és a Nyírségben helyezkedtek el. A legelt területeken a gyepeket közepes nyomású szarvasmarha legeltetéssel kezelték (0,5 állategység/hektár) áprilistól szeptemberig. A kezeletlen területeken a vizsgálatot megelőző legalább öt évben nem történt semmilyen kezelés. A vizsgált területek vegetációját mintavételi helyenként tíz darab növekvő méretű, egymásba ágyazott kvadráttal mértük fel, melynek méretei: 0,01 m²-től 16 m²-ig terjedtek. Kvadrátonként feljegyeztünk minden edényes növényfajt, melyeket a társulástani osztály és a szociális magatartástípus (Borhidi 1995) alapján gyepi specialista, generalista és gyom kategóriákba soroltunk. Az adatok kiértékeléséhez kvadratikuss regressziós modelleket és Wilcoxon-tesztet használtunk.

A vizsgált ürmös szikes pusztákon található mintavételi kvadrátokban összesen 24, a cickafarkfüves szikes pusztákon 41, míg a homoki legelőkön 60 faj fordult elő. A legelt és kezeletlen cickafarkfüves szikes puszták növényzete a fajkészslet alapján kevésbé különült el, mint a másik két szárazgyepi közösség legelt és kezeletlen állományai. A cickafarkfüves pusztákon a legelt és kezeletlen állományokban a közös fajok aránya 43,5% volt, míg az ürmös szikes pusztánál ez az érték 29,2%, a homoki legelőnél 31,6% volt. Eredményeink alapján a legelésnek eltérő hatása volt a különböző

gyeptípusokban és jelentősen befolyásolta a növényzet fajgazdagságát már kis térbeli léptékben is. A szikes gyeptípusokban a teljes fajgazdagság összességében nagyobb volt a legeltetett parcellákon, de hasonló módon nőtt a kezeletlen és a legeltetett élőhelyeken a parcellák méretének növekedésével is. A legelés, taposás és az ürülék egyenetlen eloszlásából adódó kis léptékű heterogenitás, valamint a kompetíció mérséklődése lehetővé tette több faj együttélését már kis léptékben is a legeltetett szikes gyepekben. A legelés növelte a specialisták fajgazdagságát, miközben a sóstressz következtében a gyomok kevésbé sikeresen tudtak megtelepedni. A taposás révén létrejött nyílt foltokban számos specialista faj telepedett meg, mint a *Plantago tenuiflora* és a *Puccinellia limosa*, amelyek a nyílt szikes gyepek jellemző fajai. A homoki gyepekben nem észleltük a legeltetés teljes fajgazdagságra gyakorolt hatását, valószínűleg a specialisták és a gyomok fajgazdagságára kifejtett ellentétes hatása miatt. Az előbbi eredményekkel ellentétben a legeltetett homoki gyepekben a 0,01 m²-es és 0,0625 m²-es kvadrátokban szignifikánsan nagyobb fajgazdagságot tapasztaltunk, de nagyobb léptékben már nem találtunk eltérést. Miközben a specialisták fajgazdagsága jelentősen csökkent a legeltetett kvadrátokban, addig a legeltetés hatására nőtt a gyomok fajgazdagsága. A homoki gyepekre jellemző specialisták fajgazdagságának csökkenése valószínűleg a legeltetéshez való evolúciós alkalmazkodásuk hiányára vezethető vissza. A legelés és taposás okozta bolygatás, valamint a szomszédos antropogén élőhelyekről érkező propagulumnyomás a gyomok fajgazdagságának növekedését eredményezte a legeltetett területeken.

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

A vörös róka talajbolygatásának hatása a szárazgyepi közösségek növényzetének fajösszetételére

A Hortobágyi Nemzeti Park térségében található, szárazgyeppel borított kunhalmokat vizsgáltunk. Öt természetközeli és öt agrártájban található halmon mértük fel a rókák általi zavarás hatását. Minden kunhalmon két mintavételi egységet jelöltünk ki. Egy mintavételi egység egy kotorékból és a mellette elhelyezkedő bolygatatlan gyeptől állt. Mintavételi egységenként 3-3 darab 50 × 50 cm-es kvadrátot jelöltünk ki a kotorékon, és attól 1-1,5 m

távolságra a bolygatatlan gyepekben. A kvadrátokban feljegyeztük az edényes növényfajokat és százalékos borításértékeiket, az avar vastagságát és százalékos borítását, valamint megmértük a talaj nedvességtartalmát. Lineáris kevert modellekkel vizsgáltuk, hogy eltér-e az egyes növényi funkcionális csoportok (szárazgyepi és gyomfajok; rövidéletű füvek és rövidéletű kétszikűek, évelő füvek és évelő kétszikűek) borítása, és a fajok ökológiai indikátorértékek (nedvesség- és tápanyagigény) szerinti megoszlása a katorékokon és a bolygatatlan gyepekben, illetve a természetközeli és az agrár tájakban. A növényzet fajösszetételének értékeléséhez detrendált korrespondencia analízist (DCA) és indikátorfaj elemzést végeztünk.

A felmért kvadrátokban összesen 127 edényes növényfajt találtunk, ezekből 38 volt szárazgyepi faj. A DCA ordináción a táji környezet és a mikroélőhely típusa szerint is jelentősen elkülönült egymástól a katorékok és a bolygatatlan gyepek vegetációja, tehát a rókák tevékenysége és a táji környezet is hatással volt a kunhalmokon található vegetáció fajösszetételére és borítására. A táji környezet jelentősen befolyásolta a kunhalmok növényzetét, mivel alapjaiban határozta meg a kunhalmokon az élőhelykezelés módját, a környezetből betelepülni képes fajok spektrumát és a talajnedvességet. Az ember által átformált tájban elhelyezkedő, kezeletlen kunhalmok vegetációja fajszegényebb, talaja pedig szárazabb volt, mint a természetközeli tájban elhelyezkedő halmoké. Táji környezettől függetlenül a katorékok növényzete fajszegényebb volt, mint a bolygatatlan gyepi állomány. A rókák által, hogy módosították az élőhely abiotikus jellemzőit (avar térfogata, szabad talajfelszín kiterjedése, talaj tápanyagtartalma) nagy hatást gyakoroltak a vegetáció fajösszetételére, fajszámára, szerkezetére, illetve a növényfajok megtelepedési mintázatára. A rókák általi talajbolygatás és jelenlétükhöz kötődő egyéb tevékenységeik elősegítették a szárazgyepek zavarását tűrő elemeinek fennmaradását. A katorékokon elsősorban gyomfajok voltak jellemzők, de több szárazgyepi faj, főként csomós növekedésű fűfélék (*Agropyron cristatum*, *Elymus hispidus* és *Stipa capillata*) is megtalálhatók voltak a bolygatott talajfelszínen.

Eredményeink szerint a vörös rókák mérsékelt intenzitású aktivitása valószínűleg nincs hatással, vagy akár pozitívan is hathat a kunhalmok élőhelyi változatosságára. A vörös rókák szabad mikroélőhelyek létrehozásával elősegíthetik a gyepi fajok megtelepedését, ezzel növelve a kunhalmon található fajok számát. Az intenzív katorékkészítés azonban gyomosodáshoz vezethet, valamint a kunhalmokhoz kötődő növényfajok

eltűnését és végső soron a kunhalom növényzeti változatosságának csökkenését okozhatja.

Kistestű növényevők szerepe a magok terjedésében és a növények megtelepedésében

Összefoglaló tanulmányunkban a Glires csoportra (Placentalia: Euarchontoglires) fókuszáltunk, melyekre a továbbiakban „kistestű növényevőkként” utalunk. A kutatás során irodalmi keresést végeztünk az ISI Web of Science és a Google Tudós adatbázisokban, amely során a kistestű növényevőkre, a magterjesztésre és a különböző magterjesztési típusokra vonatkozó kulcsszavakat kombináltuk. A találatokat több lépcsőben értékeltük. Számításba vettünk minden olyan cikket, mely a kistestű növényevőkkel foglalkozott, tekintettel a magpredációra, a propagulumok elmozdítására vagy gyűjtésére, endo- és epizoochoriára, fészeképítésre és járatásásra. A kritériumoknak megfelelő cikkeket teljes terjedelmükben értékeltük. Külön figyelmet fordítottunk a cikkekből található releváns idézett irodalmak kigyűjtésére, melyeket esetleg a korábbi kereséssel nem találtunk meg. A különböző kísérletes vizsgálatok eredményeit bemutató cikkeken túl számításba vettük a korábbi áttekintő tanulmányokat és könyveket is.

Összesen 583 kísérletes vizsgálaton alapuló cikket dolgoztunk fel. Az áttekintett tanulmányok három olyan magterjedési módot írtak le, amelyek kistestű növényevőkhöz kötődnek, ezek az endo-, az epi- és a szünzoochoria. Eddig nem vizsgált, de potenciális magterjesztési mód a fészekanyaggal való terjedés (kaliochoria). Az endo- és az epizoochoria még kevésbé ismert folyamatok a vizsgált állatcsoport esetében, a témában csupán 51 illetve 5 tanulmányt találtunk. Endo- és epizoochoria esetén az eddigi vizsgálatok tanulságai alapján legfőképp a mag tulajdonságai befolyásolják leginkább a mag-állat interakciók és így a terjesztési folyamat végkimenetelét. A szünzoochoria sokkal részletesebben feltárt folyamat, 402 tanulmány foglalkozott ezzel a magterjedési móddal. A legtöbb szünzoochoriát vizsgáló tanulmány Kínában és az Egyesült Államokban készült, illetve az erdei élőhelyekre koncentrált. Szünzoochoria esetén a mag tulajdonságai mellett számos egyéb, abiotikus és biotikus tényező is hatással van a terjesztési folyamatokra. A kistestű növényevők magterjesztésben betöltött szerepét, valamint a magterjesztés minőségi és mennyiségi komponenseit az ember által okozott környezeti változások, mint az élőhelyvesztés és az idegenhonos növényfajok behurcolása jelentősen befolyásolja. A kistestű növényevők a

magok terjesztésén túl a raktározó és járatkészítő tevékenységeik révén növelik a magok megtelepedési esélyét és elősegítik, hogy az általuk terjesztett magok túléljenek bizonyos sztochasztikus környezeti eseményeket (pl. vegetációtűzek és vulkánkitörések). A növények és az őket terjesztő kistestű növényevők között számos, különböző erősségű koevolúciós kapcsolatra világítottunk rá. A koevolúció következtében morfológiai és fenológiai adaptációk alakultak ki a növényeknél, illetve viselkedésbeli és fiziológiai adaptációk jöttek létre az állatoknál. Több, a kistestű növényevőkhöz kapcsolódó ökoszisztéma szolgáltatásra, illetve egyes ökoszisztéma funkciók sérülésére is találtunk példákat, amelyek hatással vannak az élőhelyek szerkezetére és fajösszetételére, valamint kihatnak az élőhely-helyreállítást célzó projektek eredményére is. Az áttekintett tanulmányok alapján számos ismerethiányt azonosítottunk a kistestű növényevők magterjesztő szerepével kapcsolatban, amelyekre kiemelt figyelmet kell fordítani a jövőbeni kutatásokban. A vizsgálatok a csoport fajainak csupán kis százalékát érintették, és nagyon kevés figyelmet fordítottak bizonyos magterjedési típusokra, illetve földrajzi régiókra és élőhelytípusokra. A további kísérletes vizsgálatok szükségességét hangsúlyozza az is, hogy a magterjedési folyamatok erősen kontextus-függők lehetnek. Az áttekintett növény-állat interakciók antagonista, neutralista és mutualista kimenetelének relatív gyakorisága és a magterjesztés hatékonysága jelentősen függ a résztvevő fajok jellegeitől, illetve számos biotikus és abiotikus tényezőtől. Kiemelt figyelmet kell fordítani az ember okozta negatív változások hatásának vizsgálatára. Szintén figyelmet érdemel a kistestű növényevők potenciális helyettesítő magterjesztő szerepe, jelentőségük tisztázása az élőhely-helyreállítást célzó projektek során, illetve másodlagos magterjesztő és -fogyasztó szerepük más magterjesztő csoportok vizsgálata során.

Áttekintő tanulmányunk rámutatott, hogy a széles körben elterjedt, nagy faj- és egyedszámú, és funkcionálisan is diverz csoportot alkotó kistestű növényevőknek esszenciális szerepük van a magterjesztésben és a növények megtelepedésében világszinten. A csoport tagjai mindenhol előfordulnak, ahol a magok is, ezért a felszínen található magok jelentős részével kapcsolatba kerülhetnek; megehetik őket, elszállíthatják vagy figyelmen kívül hagyhatják, így döntő szerepet játszhatnak a magok végső sorsának meghatározásában, mint elsődleges és másodlagos magterjesztők és magfogyasztók.

Új tudományos eredmények

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

a növények betelepülési mintázataira és az állatok talajbolygatásának növényzetre kifejtett hatására.

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

Köszönetnyilvánítás

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

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



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

Jelölt: Godó Laura
Doktori Iskola: Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
MTMT azonosító: 10068227

A PhD értekezés alapjául szolgáló közlemények

Magyar nyelvű tudományos közlemények hazai folyóiratban (1)

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

Idegen nyelvű tudományos közlemények külföldi folyóiratban (3)

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





További közlemények

Magyar nyelvű tudományos közlemények hazai folyóiratban (4)

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

Idegen nyelvű tudományos közlemények hazai folyóiratban (1)

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

Idegen nyelvű tudományos közlemények külföldi folyóiratban (5)

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





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

A közlő folyóiratok összesített impakt faktora: 19,378

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

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

Debrecen, 2022.01.28.



Short thesis for the degree of doctor of philosophy (PhD)

**THE ROLE OF ANIMAL-PLANT INTERACTIONS IN
PRESERVING GRASSLAND BIODIVERSITY**

by Laura Godó

Supervisor
Balázs Deák, DSc
scientific advisor



**UNIVERSITY OF DEBRECEN
Juhász-Nagy Pál Doctoral School
Debrecen, 2022**

Introduction

European dry grasslands are of outstanding natural value, they play an important role in the survival of protected and rare grassland specialist species and in maintaining landscape-scale biodiversity (Dengler et al. 2014). Despite their conservation importance, previously extensive dry grasslands are threatened by numerous factors across Europe (Deák et al. 2016a).

Extensive grazing and mowing have played a significant role in maintaining the biodiversity of dry grasslands (Poschold et al. 2009). Over the last millennia, the role of large-bodied wild herbivores has been replaced by domestic animals in grasslands (Pärtel et al. 2005), thus the survival of these habitats has become highly dependent on humans. By the end of the 20th century, however, the number of extensively grazing livestock had also dropped dramatically in many regions (Kumm 2003). In parallel, the extent of dry grasslands has declined considerably due to the large-scale landscape-transforming activity that has taken place over the past centuries. As a result of landscape-scale habitat transformation, the remaining grassland habitats became fragmented or isolated (Deák et al. 2016a). In many cases the survival of grasslands is due to the presence of areas unsuitable for arable farming (e.g. highly alkaline soils) or technical barriers (e.g. narrow roadsides, steep slopes) (Deák et al. 2020). In the case of small grassland habitats embedded in agricultural landscapes, difficult accessibility and unprofitable cultivation can make the regular, proper management impossible and often result in the abandonment of the grasslands (Deák et al. 2016b, Godó et al. 2018). Among the fragmented habitats, the permeability of the landscape decreases significantly, which fundamentally changes the dynamics of seed dispersal and seedling establishment (Auffret 2011, Godó et al. 2018, Godó et al. 2022).

Extensive grazing with large herbivores may be a suitable tool for managing the remaining dry grasslands. Medium-intensity grazing usually results in a heterogeneous mosaic habitat through selective biomass removal (Metzger et al. 2010). In addition, by trampling the animals create open micro-habitats suitable for establishment (Deák et al. 2017, Godó et al. 2017). Grazing animals also play an important role in the nutrient cycle and in seed dispersal, which also influence the composition of plant communities (Deák et al. 2017, Kiss et al. 2021). When planning conservation interventions, it is important to consider the body size of the grazing animal,

the number of animals per given area and the soil conditions, as the effects of grazing on the vegetation depend significantly on these parameters. Due to an inadequately chosen grazing system, overgrazing and undergrazing can also cause unfavourable changes in species composition and habitat structure (Godó et al. 2017, Metera et al. 2010, Tóth et al. 2018). Relatively little information is available on the scale-dependent effects of grazing on different types of grassland, although this would be a key information for planning grazing systems.

Small habitat islands embedded in transformed landscapes can play a significant role in the survival of grassland specialist species, so their conservation is of vital importance (Deák et al. 2016a, Fekete et al. 2017). Examples of such habitats are kurgans (ancient burial mounds typical to Eurasian steppes), which are often exposed to different effects arriving from the neighbouring landscape and various local factors such as anthropogenic or natural disturbances. A good example of natural disturbance is soil disturbance caused by burrowing animals (Sudnik-Wójcikowska & Moysiyanenko 2008). The presence of burrowing animals and the small-scale soil disturbance they cause have a significant effect on soil properties by creating free microhabitats and can therefore significantly affect the structure and dynamics of vegetation (Wilkinson et al. 2009).

Dispersal is one of the key ecological processes that determines the distribution, abundance and population structure of organisms, thus it plays a key role in maintaining and enhancing biodiversity (Hanski 1999, van der Pijl 1969). With contemporary increases in habitat loss and fragmentation, dispersal has become an even more relevant process, as it can influence the species composition and functioning of ecosystems on regional and global levels (Deák et al. 2018, Fletcher et al. 2018). In historical times, large herbivores have played an extremely important role in the medium- and long-distance dispersal of seeds by considerable daily movement and migration (Poschlod & WallisDeWries 2002, Traveset et al. 2007). In addition, animals moving primarily in grasslands dispersed the seeds in a directed way; i.e., the seeds had a high chance of being dispersed into a grassland habitat (Deák et al. 2018, van der Pijl 1969). Because of their importance, a significant proportion of previous research has focused on the seed-dispersing role of large herbivores (Poschlod & WallisDeWries 2002, Traveset et al. 2007). However, the global decline and extinction of large herbivores severely threatens the dispersal-driven ecosystem processes in

many regions (Cardillo et al. 2005, Farwig & Berens 2012, Ripple et al. 2015). These imply that the relative importance of other dispersal vectors, such as small herbivores will increase (Godó et al. 2022).

Aims of the study

The aim of the dissertation is to gain a deeper understanding of the mechanisms important for nature conservation, i.e. the animal-plant interactions that play a role in the formation and maintenance of the species composition and structure of dry grasslands. In the first two chapters of the dissertation, we examine these processes in grasslands located in natural and considerably transformed landscapes, where grasslands often have survived only in small isolated fragments. In the third chapter, we provide a global overview of the role of small herbivores in seed dispersal. The chapters of the dissertation are based on results published in impacted papers of the author.

Scale-dependent effects of medium-intensity cattle grazing on the vegetation of alkaline and sandy grasslands. A traditional management type, cattle grazing, was studied in three different dry grassland habitats. Our aim was to investigate the effect of medium-intensity grazing and abandonment on the species richness of grassland specialist and weed species at different spatial scales. Based on the results, we gave practical recommendations that promote the proper management of the studied grasslands, thus ensuring the required condition of the habitats and the maintenance of their biodiversity.

Effect of soil disturbance by red fox on the species composition of dry grassland communities. In this chapter, we examined the effect of soil disturbance by red fox on grasslands depending on the landscape context. Our aim was to study the structure and species composition of the vegetation, with special attention to the proportion of grassland specialist and weed species.

The role of small herbivores in seed dispersal and plant establishment. Seed dispersal by small herbivores has long been an underestimated and less-known way of dispersing seeds. Our aim was to provide a global synthesis of the role of small herbivores in seed dispersal and plant establishment. We evaluated the types of seed dispersal by the group and the abiotic and biotic environmental factors that may influence the dispersal processes. We presented the habitat-transforming activities of small herbivores that promote seed germination and provide an opportunity for successful plant

establishment. We paid special attention to the knowledge gaps of the research area and made suggestions for future research directions.

The scale-dependent effects of medium-intensity cattle grazing on the vegetation of alkaline and sandy grasslands

In our research, we compared the vegetation of grazed and non-grazed areas of three grassland communities (*Artemisio-Festucetum* and *Achilleo-Festucetum* alkaline grasslands and *Potentillo-Festucetum* sand grassland). Our sample areas were located in the Hortobágy and Nyírség regions. In the grazed areas, the grasslands were managed by moderate pressure (0.5 animal units / hectare) cattle grazing from April to September. Sites were grazed at least for five years before the study. The non-grazed sites were not grazed at least for five years before the study. The vegetation of the studied areas was surveyed by using a nested plot design of ten increasing size plots per sampling site, ranging from 0.01 m² to 16 m². For each plot, we recorded the presence of all vascular plant species, which were categorised into grassland specialist, generalist, and weeds based on the phytosociological classes and the Social Behaviour Type categories (Borhidi 1995). Quadratic regression models and Wilcoxon test were used to analyse the data.

In total, we found 24 species in *Artemisio-Festucetum*, 41 in *Achilleo-Festucetum* and 60 in *Potentillo-Festucetum* grasslands, respectively. Vegetation of grazed and non-grazed *Achilleo-Festucetum* was more similar to each other than that of the other grasslands. The proportion of shared species in the grazed and non-grazed grasslands was 43.5% in *Achilleo-Festucetum*, 29.2% in *Artemisio-Festucetum* and 31.6% in *Potentillo-Festucetum*. Based on our results, grazing had different effect in different grassland types and significantly affected the species richness of the vegetation even on small spatial scales. In *Artemisio-Festucetum* and *Achilleo-Festucetum* grasslands, the total species richness was higher on the grazed plots overall, but similarly increased in the non-grazed and grazed habitats with the increase of the plot size. The small-scale heterogeneity resulting from the uneven distribution of grazing, trampling and excrement, as well as the decreased competition, allowed several species to coexist on a small scale in grazed *Artemisio-Festucetum* and *Achilleo-Festucetum* grasslands. Grazing increased the species richness of specialists, while weeds were less able to establish due to salt stress. Many specialist species have established in the open gaps created by trampling, such as *Plantago tenuiflora*

and *Puccinellia limosa*, which are characteristic species of open alkaline grasslands. We did not detect any effect of grazing on total species richness in *Potentillo-Festucetum* grasslands, probably due to the adverse effect of grazing on the species richness of specialists and weeds. In contrast to our results in alkaline grasslands, in sand grasslands we found no differences in the species richness at larger scales, but we detected significantly higher species richness in the 0.01 m² and 0.0625 m² plots. While species richness of specialists was significantly decreased by grazing, richness of generalists and weeds significantly increased. The decline in the species richness of specialists in *Potentillo-Festucetum* grasslands is probably due to their lack of evolutionary adaptation to grazing. Disturbance caused by grazing and trampling, as well as propagule pressure from adjacent anthropogenic habitats, have resulted in an increase in species richness of weeds in grazed areas.

Based on our findings traditional herding of local robust cattle breeds with a moderate grazing pressure can be considered as a feasible tool for preserving and enhancing biodiversity of alkaline habitats. In sand grasslands, we recommend to apply a lower grazing pressure or grazing in shorter periods in order to avoid the degradation of the habitat.

The effect of soil disturbance by red fox on the species composition of dry grassland communities

In this research we studied the effect of red fox on the vegetation of kurgans covered by dry grassland vegetation in the Hortobágy National Park region. The effect of disturbance by foxes was surveyed on five kurgans situated in cleared landscapes surrounded by arable fields and five kurgans in complex landscapes surrounded by grazed grasslands. Two sampling units were designated on each kurgan. A sampling unit consisted of a burrow subsite and an intact grassland subsite next to it. In each subsite, we designated three 50 × 50 cm sized plots on the surface of the fox burrow and three plots at a distance of 1-1.5 m in the adjacent intact grassland which were not affected by the foxes. In the plots, we recorded the list of species and percentage cover of vascular plants, the thickness and percentage cover of litter, and measured the soil moisture content.

We used linear mixed models to reveal if there is any difference between the cover of plant functional groups (grassland specialist and noxious species; short-lived graminoids and short-lived forbs, perennial graminoids and

perennial forbs) and the distribution of species according to the ecological indicator values (moisture and nutrient requirements) in burrows and intact grasslands and in complex and cleared landscapes. Detrended correspondence analysis (DCA) and indicator species analysis were performed to evaluate the species composition of the vegetation.

We found altogether 127 vascular plant species in the surveyed plots, of which 38 were grassland specialist species. The vegetation composition of fox burrow plots and grassland plots, as well as the vegetation of the plots from kurgans in cleared and complex landscapes were well separated by the DCA ordination.

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

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

The role of small herbivores in seed dispersal and plant establishment

In our review, we focused on the clade Glires (Placentalia: Euarchontoglires), hereafter referred to as “small herbivores”. We did a literature search in the ISI Web of Science and Google Scholar databases, combining keywords for small herbivores, seed dispersal, and different types of seed dispersal. The results were evaluated in several steps. We considered all articles dealing with small herbivores with regard to seed predation, seed removal or hoarding, endozoochory, epizoochory, or activities associated with moving nest material or burrowing. The matching studies were evaluated as full texts. When reading the full-text papers, we also looked for relevant cited papers, which may include useful data for this review. We also considered previous reviews and books on this topic.

At all, 583 research articles were evaluated for this review. The reviewed studies described three ways of seed dispersal connected to small herbivores, endo-, epi-, and synzoochory. Seed dispersal by nest material (caliochory) has not been studied so far, but it is a potential way of seed dispersal. Endo- and epizoochory are less known processes in small herbivores, with only 51 and 5 studies, respectively. In the case of endo- and epizoochory, based on the evidences so far, seed characteristics have the greatest influence on the outcome of the seed-animal interactions and thus on the dispersal process. Synzoochory is a much more explored process, with 402 studies addressing this mode of dispersal. Most synzoochorous studies have been conducted in China and the United States and focused on woody habitats. In the case of synzoochory, in addition to seed characteristics, a number of abiotic and biotic factors also affect the dispersal processes. The role of small herbivores in seed dispersal and the qualitative and quantitative components of seed dispersal are significantly affected by human-induced environmental changes such as habitat loss and the introduction of alien plant species. In addition to seed dispersal, small herbivores, through their caching and burrowing activities, increase the chances of plant establishment and help the cached seeds to survive stochastic environmental events (e.g., vegetation fires and volcanic eruptions). We have shed light on a number of coevolutionary relationships of varying strength between plants and small herbivores. Coevolution resulted in morphological and phenological adaptations in plants and behavioural and physiological adaptations in animals. We have also found examples of several ecosystem services and disservices related to small herbivores that affect the

structure and species composition of habitats and also affect the outcome of habitat restoration projects. Based on the reviewed studies, we have identified a number of knowledge gaps regarding the seed dispersing role of small herbivores which need special attention in future research. The studies included only a small percentage of the species of the group and paid very little attention to certain types of seed dispersal, geographical regions and habitat types. The need for further experimental studies is also underlined by the fact that seed dispersal processes can be highly context-dependent. The relative frequency of antagonist, neutralist, and mutualist outcomes of the reviewed plant-animal interactions and the efficiency of seed dispersal depend significantly on the characteristics of the species involved and also on a number of biotic and abiotic factors. Particular attention should be paid to explore the impact of man-made negative changes. Also noteworthy is the role of small herbivores as potential substitute seed dispersers, their role in habitat restoration projects, and as secondary seed dispersers and consumers when studying other seed dispersing groups.

Our review emphasises that small rodents and lagomorphs have an essential role in seed dispersal and plant establishment processes worldwide due to their ubiquity, abundance and species richness. Members of the clade Glires occur wherever seeds are present and most of the seeds deposited on the surface will likely be encountered and eaten, dispersed, or ignored by these animals. Therefore, they can play a crucial role in determining the ultimate fate of seeds as primary and secondary seed dispersers and seed consumers.

New scientific results

- Extensive grazing has a positive effect on the species richness of alkaline dry grasslands, as it reduces the level of competition and creates microhabitats suitable for the establishment of the species. In highly stressed habitats developed on alkaline soils, the increase in species richness is mainly due to an increase in the richness of grassland specialist species with good stress tolerance, as weeds are less able to colonize these habitats because of the high level of salt stress.
- As a result of grazing, the species richness does not change in the studied sand grassland. This is due to a significant decrease in the number of sand grassland specialists which are sensitive to biomass removal and trampling, and an increase in the number of disturbance-tolerant generalist and weed species. Thus, in sand grasslands, grazing pressure should be chosen carefully in order to maintain the naturalness of the grassland.
- The effect of grazing on total species richness is scale dependent in the studied alkaline grasslands. Grazing has a considerable effect on species richness even at small scales, which also prevails on larger scales. In contrast, the total number of species in grazed and non-grazed plots in sand grasslands does not differ at most of the studied spatial scales.
- Animals making tunnels and burrows can significantly affect the grassland communities of small habitat islands by soil disturbance. The disturbance caused by the presence and activities of the animals creates open microhabitats and locally increases the nutrient content of the soil, thus creates a surface suitable for plant establishment.
- On disturbed surfaces, the establishment success of weed species is higher than that of grassland specialist species, however, some grassland specialist species with good competitive ability may colonize the disturbed area already in the early phase of succession.
- Abandoned isolated grassland habitats on kurgans situated in agricultural landscapes show litter accumulation due to lack of management. The soil of these grassland islands surrounded by arable field is drier than that of the studied similar grasslands surrounded by natural habitats. The amount of litter and soil moisture significantly influence the establishment patterns of plants and the effect of animal disturbance on the vegetation.

- Based on the reviewed studies, small herbivores play a significant role in the dispersal of seeds by synzoochory and endozoochory. The efficiency of seed dispersal processes can be influenced by a number of abiotic and biotic environmental factors, so further detailed, context-dependent research is needed to accurately evaluate the process.
- In some cases, there is a strong coevolutionary relationship between small herbivores and the plants they disperse, which highlights their important role in seed dispersal globally. Nevertheless, many potentially important species, mechanisms (epizoochory, caliochory) and habitats (grasslands, novel habitats) are not or barely studied.
- In addition to dispersing seeds, small herbivores can also support seedling establishment, as they provide optimal microhabitat for germination by burrowing and seed caching. These activities can also help seeds to survive unfavourable periods and stochastic events.
- The global decline of the seed-dispersing large herbivores threatens the dispersal-driven ecosystem processes worldwide and implies that the relative importance of other dispersal vectors might increase. In some ecosystems, seed dispersal by small herbivores may mitigate the negative consequences caused by the decline of large herbivores.
- Small herbivores can help to maintain and restore natural habitats by dispersing the seeds of target species, thus contributing cost-effectively to achieve the desired conservation state. However, this role is not yet fully understood, but due to its importance, focused case studies are needed to explore this role in detail.

Acknowledgements

I am really grateful to my supervisor Balázs Deák, and to Orsolya Valkó for their help and useful advices both in field and laboratory work, publishing, statistics and for the continuous support and encouragement in my work. I would also like to express my gratitude to my colleagues, Sándor Borza, András Kelemen, Réka Kiss, Katalin Lukács, Tamás Miglécz, Szilvia Radócz, Judit Sonkoly, Katalin Tóth, Béla Tóthmérész and Péter Török for their help in field and laboratory work and publishing. Thanks to Mária Tóth for the administrative help she provided during my studies. I am thankful for the help in fieldwork for Lajos Gál and Károly Hoffmann. I thank the support for the Universitas Foundation of the University of Debrecen, for the Young Researcher Scholarship of the Centre for Ecological Research, as well as for the Lendület Seed Ecology Research Group. The help of grants (NTP-NFTÖ-16-0068, NTP-NFTÖ-18-B-0171, NTP-NFTÖ-20-B-0003, ÚNKP-19-3-I-DE-391, NKFI KH 139937, NKFI FK 135329) in providing research facilities are gratefully acknowledged.



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

Candidate: Laura Godó

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

MTMT ID: 10068227

List of publications related to the dissertation

Hungarian scientific articles in Hungarian journals (1)

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

Foreign language scientific articles in international journals (3)

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





List of other publications

Hungarian scientific articles in Hungarian journals (4)

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

Foreign language scientific articles in Hungarian journals (1)

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

Foreign language scientific articles in international journals (5)

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





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

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

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

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

28 January, 2022



Irodalom – References

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

Borhidi, A. (1995). Social behaviour types, the naturalness and relative ecological indicator values of the higher plants in the Hungarian flora. *Acta Botanica Hungarica*, 39, 97-181.

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

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

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

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

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

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

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

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

Fekete, R., Nagy, T., Bódis, J., Biró, É., ... & Molnár, A. (2017). Roadside verges as habitats for endangered lizard-orchids (*Himantoglossum* spp.):

Ecological traps or refuges? *Science of the Total Environment*, 607, 1001-1008.

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

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

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

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

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

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

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

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

Pärtel, M., Bruun, H. H., & Sammuli, M. (2005). Biodiversity in temperate European grasslands: origin and conservation. In: *Integrating Efficient Grassland Farming and Biodiversity: Proceedings of the 13th International Occasional Symposium of the European Grassland Federation* 10: 1–14.

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

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

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

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

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

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

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

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