



Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem

**Élőlények jellegeinek szerepe a természetvédelmi prioritások
megalkotásában**

DOI: 10.54598/006270

Hanny-Endrédi Anett

Gödöllő

2025

A doktori iskola

megnevezése: Biológiatudományi Doktori Iskola

tudományága: biológiatudomány

vezetője: Dr. Nagy Zoltán
Egyetemi tanár, DSc
MATE
Növényélettan és Növényökológia Tanszék

Témavezető(k): Dr. Nagy János György
Egyetemi docens, PhD, habil.
MATE
Biológiatudományi Doktori Iskola

.....
Az iskolavezető jóváhagyása

.....
A témavezető(k) jóváhagyása

TARTALOMJEGYZÉK

1. BEVEZETÉS.....	1
1.1. A biodiverzitás csökkenése és védelme	1
1.2. Jelleg-alapú megközelítések az ökológiában	3
2. CÉLKITŰZÉSEK	5
3. A PIROS MADÁRSISAK BIOLÓGIAI JELLEGEINEK VARIABILITÁSA A TENGERSZINT FELETTI MAGASSÁG FÜGGVÉNYÉBEN	6
3.1. Rövidítésjegyzék.....	6
3.2. Bevezetés	6
3.3. Célkítűzések.....	7
3.4. Irodalmi áttekintés	7
3.4.1. Talajlakó orchideák a klímaváltozás tükrében.....	7
3.4.2. A <i>Cephalanthera</i> nemzetség.....	10
3.4.3. A piros madársisak (<i>Cephalanthera rubra</i>) rövid ismertetése	11
3.5. Anyag és módszer	13
3.5.1. A vizsgált populációk élőhelye és az adatgyűjtés menete	13
3.5.2. Adatelemzés.....	14
3.6. Eredmények	15
3.6.1. Vegetatív jellegek:	15
3.6.2. Reprodukív jellegek.....	17
3.6.3. A különböző jellegek korrelációja	18
3.7. Diskusszió	20
3.8. Következtetések és javaslatok.....	24
3.9. A kutatásban való részvétel és a hozzá kapcsolódó publikációk	25
4. VÉDETT NÖVÉNYEK REPRODUKTÍV JELLEGEI ÉS TERMÉSZETVÉDELMI JELENTŐSÉGÜK.....	26
4.1. Bevezetés	26
4.2. Célkítűzések.....	27
4.3. Irodalmi áttekintés	27
4.3.1. Magjellegek csoportosítása és a vizsgált jellegek ismertetése.....	27

4.3.2. A célfajok rövid ismertetése és összehasonlítása	33
4.4. Anyag és módszer.....	38
4.4.1. Magok gyűjtése és tárolása.....	38
4.4.2. Csíráztatásos kísérletek	40
4.4.3. Adatelemzés	45
4.5. Eredmények.....	45
4.5.1. A magok életképessége, tömege és dormanciája	45
4.5.2. A magok potenciális élettartama	47
4.5.3. Összegzés	49
4.6. Diskusszió.....	50
4.7. Következtetések és javaslatok	56
4.8. A kutatásban való részvétel és a hozzá kapcsolódó publikációk	57
5. BIOLÓGIAI JELLEGEK VÍZI TÁPLÁLÉKHÁLÓZAT-MODELLEKBEN	58
5.1. Bevezetés	58
5.2. Célkitűzések	59
5.3. Irodalmi áttekintés	59
5.3.1. Kulcsfajok és indirekt hatások	59
5.3.2. Az ökológiai hálózatok típusai és hálózat-modellek felépítése.....	61
5.3.3. Hálózatelemzés.....	62
5.3.4. Jellegek szerepe a közösségek kialakításában.....	67
5.3.5. Legfontosabb jellegek a vízi ökoszisztémákban	68
5.4. Anyag és módszer.....	70
5.4.1. Felhasznált hálózatok	70
5.4.2. Az adatbázis előkészítése	70
5.4.3. A trofikus csoportok topológiai fontossága.....	71
5.4.4. A trofikus csoportok jellegei	72
5.4.5. Statisztikai elemzések.....	74
5.5. Eredmények	75
5.5.1. Trofikus csoportok topológiai fontossága	75
5.5.2. A topológiai fontosság és a biológiai jellegek összefüggései	77
5.5.3. A jellegek kapcsolata.....	82

5.5.4. Összegzés.....	83
5.6. Diszkusszió	84
5.7. Következtetések és javaslatok.....	88
5.8. A kutatásban való részvétel és a hozzá kapcsolódó publikációk.....	90
6. Diszkusszió és Következtetések.....	91
7. Új tudományos eredmények.....	93
8. Összefoglaló	94
9. Summary	95
10. Mellékletek.....	96
10.1. Irodalomjegyzék	96
10.2. Mellékletek a piros madársisak (<i>C. rubra</i>) kutatásával kapcsolatban	110
10.2.1. A populációk jellegeit összehasonlító modellek eredményei	110
10.2.2. Kiegészítő ábrák	111
10.3. Mellékletek a táplálék-hálózatok kutatásával kapcsolatban	112
10.3.1. A felhasznált táplálék-hálózatok származása és mérete	112
10.3.2. Az általunk kiszámolt topológiai indexek rövidítése, leírása és számítása.....	118
10.3.3. A hurkok eltávolítási módszertana	119
10.3.4. Az indexek kapcsolatát mutató főkomponens-analízis (PCA) eredményei.....	120
10.3.5. Az indexek és a jellegek kapcsolatát bemutató hegedűábrák	120
11. Köszönetnyilvánítás	129

1. BEVEZETÉS

1.1. A biodiverzitás csökkenése és védelme

A biológiai sokféleség (biodiverzitás), és az általa nyújtott szolgáltatások az emberiség jólétének alapja (Isbell et al., 2017), így az emberi történelem során egyre erősödő, veszélyes léptékű csökkenése (C. N. Johnson et al., 2017) komoly aggodalmakra ad okot. Felismerve a probléma jelentőségét, 1992-ben az ENSZ Környezet és Fejlődés Konferenciáján megszületett többek között a Biológiai sokféleség Egyezmény (Convention on Biological Diversity, CBD), melynek három fő célja 1) a biológiai sokféleség megőrzése, 2) a biológiai sokféleség komponenseinek fenntartható használata, illetve 3) a genetikai erőforrások hasznosításából származó előnyök igazságos és méltányos elosztása volt (CBD, 1992). Az aláíró felek – köztük Magyarország is – több cikluson keresztül vállalták, hogy különböző nemzeti programokkal tevékenyen tesznek a biodiverzitás további csökkenésének jelentős lelassításáért. Habár mind a 2010-ben (Butchart et al., 2010), mind a 2020-ban befejeződött ciklus (CBD, 2020) végére sikerült pozitív eredményeket elérni, összességében az eddigi programok nem érték el a kitűzött célokat, a jelenleg tapasztalható globális biodiverzitás-csökkenés pedig egyre gyorsuló tendenciát mutat (Díaz et al., 2019; C. N. Johnson et al., 2017).

A konkrét cselekvési tervek, nemzeti stratégiák kidolgozásával párhuzamosan, egyre erősödik a téma kutatása is. E kutatások egy része a jelenség vélhető okait keresi, míg mások a jövőbeli tendenciákat igyekeznek megjósolni a rendelkezésre álló adatok alapján. Az utóbbi két évtized eredményei szerint mind az egyre gyorsuló klímaváltozás, mind a direkt emberi hatások (pl. természetes élőhelyek csökkentése, degradációja, feldarabolása, a populációk túlhasználása, az élőhelyek szennyezése) jelentősen hozzájárulnak a biológiai sokféleség egyre gyorsuló csökkenéséhez (Jaureguiberry et al., 2022; Malhi et al., 2020; Maxwell et al., 2016; Sala et al., 2000). Ezek a folyamatok egyszerre több szerveződési szinten is változásokat idéznek elő, többek között jelentősen befolyásolva a közösségek produktivitását, a fajok kapcsolatait, fenológiáját és elterjedési mintázatát is (Parmesan & Yohe, 2003; Scheffers et al., 2016), és több régióban (pl. Pannon Biogeográfiai régióban is) jelentős mértékű fajcseréhez és fajkihaláshoz is vezethetnek (Thuiller et al., 2005).

A természetvédelmi programok sok helyen igyekeznek tompítani a hatásokat, ugyanakkor a véges források és idő miatt, fontossági sorrend felállítása szükséges. Így a gyakorlati természetvédelem két alapvető kérdése, hogy *mit* érdemes védeni és hogy *hogyan*. Ami az első kérdést illeti, a védelem a gyakorlatban leginkább három szinten valósulhat meg: a populációk, a fajok, illetve az élőhelyek szintjén (Standovár & Primack, 2001), azonban a leggyakrabban az egyes fajokat

célozzák a természetvédelmi programok. A hagyományos megközelítés szerint az eleve ritka vagy csökkenő tendenciát mutató fajokat, populációkat, ökoszisztémákat fontos védeni. Ez a megközelítés praktikus, mert nem igényel sok háttérinformációt (csak az egyedszámok, illetve területek kiterjedése és annak változása alapján eldönthető, hogy védelemre szorul-e az adott objektum), emellett a ritkaság valóban összefügghet az adott objektum érzékenységevel, veszélyeztetettségével is. Ugyanakkor, vannak más megközelítések is. Egyre elfogadottabb az a nézet, hogy nem a fajok, populációk vagy ökoszisztémák állapotát kell megvédeni, hanem azok működését és rugalmasságát (rezilienciáját) (CBD, 1992). Ebben a megközelítésben nem biztos, hogy a ritka vagy csökkenő tendenciát mutató fajok, populációk és élőhelyek lesznek a legfontosabbak, hanem például a kulcsfajok, melyek jelentős hatással vannak a többi fajra az adott közösségben; a kulcspopulációk, melyek fontos vagy sokszínűbb genetikai hátteret és funkciókat tartanak fenn; illetve a kulcsélőhelyek, melyek fontosak az élőhelyhálózatban, például amiatt, mert összekötik a távoli élőhelyeket, ezzel segítve a gének áramlását a populációk között és fenntartva az optimális terjedési útvonalakat. Ez a funkcionalitáson alapuló természetvédelmi prioritizálás azonban sokkal több háttérismeretet igényel, mint a ritkaságon alapuló megközelítés.

Bármelyiket is használjuk ahhoz, hogy megállapítsuk, melyik faj, populáció vagy ökoszisztéma szorul védelemre, még mindig meg kell találnunk a választ arra, hogy *hogyan* érdemes védeni azt. A hatékony védelmi stratégia kidolgozásához minden esetben elengedhetetlen a védendő rendszer alapos ismerete, így rendkívül fontosak azok a kutatások, amelyek az egyes populációk, fajok és ökoszisztémák működését, stabilitását, környezetre adott válaszait és veszélyeztető tényezőit vizsgálják (Standovár & Primack, 2001). Habár ezek az eset-specifikus kutatások nagy segítséget nyújthatnak az adott faj/ökoszisztéma védelmében, az ijesztően gyorsuló biodiverzitás-csökkenés miatt egyre sürgetőbb, hogy eddigi ismereteinket össze tudjuk fésülni és az esetlegesen kimutatható összefüggések és mintázatok alapján olyan fajok/ökoszisztémák esetén is meg tudjuk jósolni az érzékenységüket és lehetőség szerint az optimális védelmi stratégiát, melyekről egyelőre nem állnak rendelkezésre specifikus kutatások. Ebben segíthetnek a hagyományos faj-konceptción túl gondolkodó, jelleg-alapú megközelítések.

1.2. Jellem-alapú megközelítések az ökológiában

Az utóbbi egy-két évtizedben ugrásszerűen nőtt az élőlények biológiai tulajdonságainak, jellegeinek felhasználása különböző ökológiai kutatásokban. E tulajdonságok használata alapvetően nem számít újdonságnak, a klasszikus taxonómia gyakorlatilag ezek egy részén, főleg a morfológiai és anatómiai jellegeken alapszik. Ugyanakkor az ökológiai vizsgálatokban, ahol az a cél, hogy megértsük az egyes élőlények kapcsolatát a környezetükkel és a többi élőlénnel, megújult szemléletet hozott.

Az 1960-as évek óta az elméleti, matematikán alapuló ökológia robbanásszerű fejlődésnek indult, melyet tovább gyorsított a számítástechnika rohamos fejlődése az utána következő évtizedekben. Az elméleti és technikai háttér már készen állt arra, hogy egyre komplexebb modelleket dolgozzanak ki arra, hogy megértsék a közösségek szerveződési szabályait és a fajok elterjedési mintázatait. Ugyanakkor a fajokra fókuszáló kutatási eredmények nagyon eset-specifikusak voltak, nehezen lehetett őket objektívvá, általánosíthatóvá és a modellek számára befogadhatóvá tenni. Ezen segített a jellem-alapú (*trait-based*) koncepció, amikor is a fajokat kiváltották azok fontosnak ítélt, objektíven mérhető, számszerűsíthető tulajdonságaival. Ez a megközelítés lehetővé tette, hogy a biológiailag fontos információkat közvetlenül beépítsék a különböző modellekbe, illetve segítette az információmegosztást a különböző területeken dolgozó kutatók között és az eredmények általánosítását azáltal, hogy csökkentette azok taxon-, és ökoszisztémafüggőségét (Endrédi, Jordán, et al., 2018; McGill et al., 2006).

Ökológiai szempontból az élőlények tulajdonságai közül a legfontosabbak az ökoszisztémák működésével összefüggő, úgynevezett funkcionális jellegek: olyan morfológiai, fiziológiai, fenológiai és életmenet-jellemzőket reprezentálnak, amelyek közvetlenül vagy közvetve befolyásolhatják az egyedek fitneszét. Ezek a növekedéssel, a szaporodással és a túléléssel kapcsolatos tulajdonságok (Violle et al., 2007), és vagy úgynevezett válaszjellegek (*response traits*), amelyek egy szervezet környezeti változásra adott válaszát mérik, vagy hatásjellegek (*effect traits*), amelyek egy szervezet ökoszisztéma működésére gyakorolt hatását határozzák meg (Lavorel & Garnier, 2002). Ez az elválasztás azonban nem éles, egyes jellegek (mint amilyen a testméret is) működhetnek egyszerre mindkettőként, reagálva a környezetre, ugyanakkor befolyásolva az egyedek funkcióját a közösségben (Gallé & Batáry, 2019).

A jellegeket ma már széles körben alkalmazzák a növényökológia és az állatökológia területén is, szerveződési szinttől függetlenül. A természetvédelmi intézkedések prioritásainak meghatározására a kutatók egyre több modellt dolgoznak ki, melyek a fajok és közösségek jövőbeli környezeti változásokra várható reakcióit hivatottak előre jelezni (Thuiller et al., 2008).

A folyamatok megértésére és előrejelzésére (predikciójára) használható modellek azonban sok, jó minőségű jelleg-adatot igényelnek, ami szükségessé tette a fajok jellegeinek összegyűjtését és nagyméretű jelleg-adatbázisok kialakulásához vezetett. Ilyen a szárazföldi növények jellegeit összegyűjtő TRY (*TRY Plant Database*; Kattge et al., 2011), SID (*Royal Botanic Gardens Kew. Seed Information Database (SID)*, 2020), LEDA (*LEDA Traitbase*; Kleyer et al., 2008), vagy a magyar vonatkozású PADAPT (*Pannonian Database of Plant Traits*; Sonkoly et al., 2022) is. Az állatok esetén többnyire taxononként épített adatbázisokat találni: a szárazföldi gerinctelenek adatbázisainak egy részét Moretti et al. (2017) gyűjtötte össze, míg a vízi és külön a tengeri ökoszisztémák állataira vonatkozó adatbázisok felsorolását Martini et al. (2021) és Patonai (2022) munkájában lehet megtalálni.

Habár ezek az adatbázisok újabban példátlan lefedettséget értek el (Kattge et al., 2020), még mindig vannak kritikus tudáshiányok. A növényi jellegek közül a magokkal kapcsolatos tulajdonságok – a magtömeg kivételével (Jiménez-Alfaro et al., 2016; Saatkamp et al., 2019) meglepően alulreprezentáltak, holott ezek a jellegek nagyban befolyásolják a fajok terjedését, megtelepedését és fennmaradását (Jiménez-Alfaro et al., 2016), és természetvédelmi szempontból is az egyik legfontosabb növényi jellegek közé tartoznak. Emellett a ritka fajok jellegei is hiányosak (Kattge et al., 2020), miközben ezek a fajok is jelentősen hozzájárulhatnak a közösségek stabilitásához és rugalmasságához (rezilienciájához) (Lyons et al., 2005; Mouillot et al., 2013; Säterberg et al., 2019).

Hasonló hiányosságok tapasztalhatók az állati jellegeket összegyűjtő adatbázisok esetén is: a funkcionális jellegek adatbázisai – különösen a gerinctelen taxonok esetében – ritkák és hiányosak (Gallé & Batáry, 2019; Moretti et al., 2017), így egyelőre a jellegek felhasználása korlátozott.

A legtöbb, jellegeket használó ökológiai, közösség-ökológiai kutatás ma még fajsziintre átlagolt jelleg-értékekkel dolgozik, ami elegendő lehet egyes kérdések megválaszolására. Ugyanakkor egyre egyértelműbb, hogy a fajon belüli jelleg-variabilitás is kulcsfontosságú ahhoz, hogy megértsük, miként reagálnak majd az egyes taxonok a környezet megváltozására (Bolnick et al., 2011; Westerland et al., 2021). Ez a fajon belüli változatosság esetenként hasonló nagyságrendű, mint a fajok közötti jelleg-variabilitás (Messier et al., 2010), sokszor nehezen magyarázható egyszerűen csak a környezeti különbségekkel (Cochrane et al., 2015) és attól függően, hogy genetikailag meghatározott, vagy a fajok úgynevezett fenotípusos plaszticitásának eredménye, fontos alapja lehet a hosszú távú vagy rövid távú adaptációnak (Moran et al., 2016). Így fontos jövőbeli cél, hogy minél több populáció-szintű jelleg-méréssel is rendelkezünk, és hogy a modelljeink ezeket is figyelembe tudják venni (Moran et al., 2016; Westerland et al., 2021).

2. CÉLKITŰZÉSEK

A jelen dolgozat alapjául szolgáló kutatásokban azt vizsgáltam, hogy a biológiai jellegek használata miként segíthet a populációk, a fajok, illetve ökoszisztémák szintjén megérteni azok veszélyeztetettségi állapotát, és megalkotni a természetvédelmi prioritásokat. A kérdést különböző szerveződési szinteken (populáció, faj, illetve ökoszisztéma), különböző ökoszisztémákban (szárazföldi és tengeri), és különböző módszerekkel (terepi adatok elemzésével, kísérletekkel, illetve elméleti modellek elemzésével) vizsgáltam, hogy minél szélesebb képet kapjak a jellegek természetvédelmi felhasználhatóságáról. Mivel a dolgozat három, nagyban eltérő kutatást foglal magába, a formai követelményektől kissé eltérő módon, témánként rendeztem külön fejezetekbe a kutatásokat (a populációs szintű kutatástól haladva az ökoszisztéma-szintű kutatásig) és a fejezeteken belül követtem csak a megszokott felépítést. A dolgozat végén pedig egy közös diszkusszióval összefogtam a következtetéseket.

Az első fejezetben összefoglalt kutatásban egy orchidea faj, a piros madársisak (*Cephalanthera rubra* (L.) Rich.) különböző hazai populációiban vizsgáltuk az egyedek funkcionális (vegetatív és reprodukív) jellegeinek változását a tengerszintfeletti magasság függvényében. Mivel az emelkedő magassággal a hőmérséklet és a csapadékeloszlás is változik, ez a vizsgálat segíthet megérteni, hogy a vizsgált faj miként reagálhat a sok fajt negatívan érintő klímaváltozásra a jövőben.

A második fejezetben védett hazai pillangósvirágú fajok reprodukív jellegeit vizsgáltam kísérletes körülmények között. A kutatás elsődleges célja az volt, hogy szaporodásbiológiai és életmenet-adatokat gyűjtsünk olyan hazai ritka fajokról, melyek hosszú évek óta tartó törvényi védelem ellenére is veszélyeztetett helyzetben vannak Magyarországon, hogy megértsük veszélyeztetettségük okait. Célunk volt feltérképezni a fajok mag-jellegeit és magprodukciós képességét, hogy a kapott adatok értelmezésével segítsük a fajok védelmi stratégiáját.

A harmadik fejezetben a szárazföldi növényfajok természetvédelmét elhagyva, táplálékhálózat-modellek elemzésével, tengeri ökoszisztémákban vizsgáltam, hogy a funkcionális jellegek miként segíthetnek megérteni, hogy mely csoportok vagy fajok töltenek be kulcsfontosságú pozíciót az egyes ökoszisztémákban.

A három kutatáshoz tartozó részletes célkitűzéseket az egyes fejezeteken belül taglalom.

3. A PIROS MADÁRSISAK BIOLÓGIAI JELLEGEINEK VARIABILITÁSA A TENGERSZINT FELETTI MAGASSÁG FÜGGVÉNYÉBEN

3.1. Rövidítésjegyzék

- J – A legalacsonyabb (103m) tengerszint feletti magasságon élő piros madársisak (*Cephalanthera rubra* (L.) Rich.) populáció jászfényszarunál.
- KO – A 361m-es tengerszint feletti magasságban élő *C. rubra* populáció a bükki Kis-Oltárnál.
- BB – Az 533m tengerszint feletti magasságban élő *C. rubra* populáció a bükki Bikk-bércen.
- PP – A legmagasabb (657m) tengerszint feletti magasságon élő rendelkező *C. rubra* populáció a bükki Pongor-lyuk-tetőn.

3.2. Bevezetés

Az utóbbi évtizedekben számos kutatás alátámasztotta, hogy a globális felmelegedés következtében a növényfajok folyamatosan vándorolnak a magasabb szélességi és magassági fokok felé, új, megfelelő élőhelyeket keresve (Chen et al., 2011; Engler et al., 2011; Lenoir et al., 2008), ami a boreális és alpesi fajokat rendkívül sebezhetővé teszi (Thuiller et al., 2005). Azonban a most még alacsonyabb szélességi/magassági fokokon élő növények jövője sem minden esetben biztosított: egyes növénycsoportok nem képesek lépést tartani a változásokkal a lassú terjedésük miatt (Urban, 2015) vagy azért, mert az optimális terjedési útvonalak megszakadtak az emberi tevékenységek által felszabdalt tájban (Krosby et al., 2010).

A növényfajok mozgását tovább nehezíthetik interspecifikus kapcsolataik: a náluk gyorsabban terjedő versenytársak jelentősen gátolhatják a terjedést (Urban et al., 2012), de a klíma-, illetve élőhely-változásra eltérően reagáló beporzók és mikorrhiza partnerek is befolyásolhatják a fajok adaptációs sikerét, különösen a nagyon szoros és szűk spektrumú kapcsolatokkal rendelkező specialista fajok esetén (Bennett & Classen, 2020; Burkle et al., 2013; Rillig et al., 2002; Settele et al., 2016).

A talajlakó orchideák az egyik legveszélyeztetettebb növénycsoportnak számítanak, leginkább az élőhelyek csökkenésének köszönhetően (Fay, 2018; Seaton et al., 2010), de a klímaváltozás is hatással van rájuk: E fajok elterjedési területe is jól megfigyelhetően eltolódott a sarkok és a magasabb régiók irányába (Barman & Devadas, 2013). Érzékenységüket jelentősen felerősíti komplex életmenet-stratégiájuk és speciális kapcsolataik a beporzókkal és mikorrhiza gomba-

partnerekkel (Fay, 2018). Mivel túlélésük szempontjából a beporzóktól nagy mértékben függő megfelelő megtermékenyítési ráta fenntartása a legkritikusabb pont (Tremblay et al., 2005), különösen veszélyeztetheti őket a klímaváltozás miatt potenciálisan bekövetkező „szétkapcsolódás” a beporzóktól, vagyis az a jelenség, amikor a növények virágzási ideje és a beporzók kikelési ideje már nem egyszerre történik a változó klímára adott eltérő fenológiai válasz miatt. Emellett persze a változó éghajlat közvetlenül is hathat a virágzás és termésérlelés sikerességére, a beporzó rovarokra (Hegland et al., 2009; Settele et al., 2016) vagy akár a mikorrhiza partnerekre és a velük való kapcsolatokra is (Bennett & Classen, 2020; Rillig et al., 2002).

3.3. Célkitűzések

Az itt bemutatott kutatásunk célja, hogy közelebb kerüljünk annak megértéséhez, hogy hogyan reagálhatnak a hazai talajlakó orchideák a klimatikus változásokra. Ennek vizsgálatára a piros madársisak (*Cephalanthera rubra* (L.) Rich.) magassági gradiens mentén elhelyezkedő négy populációjában hasonlítottuk össze a növekedéssel kapcsolatos (vegetatív) illetve a szaporodással kapcsolatos (reproduktív) jellegeket. A vizsgálat kérdései az alábbiak voltak:

- Hogyan változnak az egyedek vegetatív jellegei (magasság, levél szám és levél méret) a tengerszint feletti magasság függvényében?
- Hogyan változnak az egyedek reproduktív jellegei (virágok és termések száma, megtermékenyítési ráta) a tengerszint feletti magasság függvényében?
- A fent említett jellegek hogyan függenek össze egymással (melyek reagálnak hasonlóan és melyek különbözően az eltérő hőmérséklet/csapadékviszonyokra)?

3.4. Irodalmi áttekintés

3.4.1. Talajlakó orchideák a klímaváltozás tükrében

Az *Orchidaceae* család a virágos növények legnagyobb családja, amely az összes virágos növény közel 10%-át, mintegy 702-880 nemzetséget és 20-30 000 ismert fajt foglal magában. Ezzel egyidejűleg az egyik legveszélyeztetettebb növénycsoport (Chase et al., 2003, 2015; Pilon & Chase, 2007).

Az Európában élő, kizárólag talajlakó életmódú orchidea fajok változatos élőhelyeken, sok élőhely-típusban megtalálhatóak (Delforge, 2006). Nagy időskálán nézve, ezek a fajok is jól megfigyelhető vándorlással reagáltak a felmelegedő éghajlatra: mióta az utolsó felmelegedési időszak elkezdődött, a síkvidéken élő fajok felfelé vagy a pólusok felé vándoroltak (Jacobson et al., 1987), míg az alacsonyabb hegyvidéken élők a magassági gradiens mentén vándoroltak felfelé

(R. S. Thompson, 1990). Habár az elmúlt évtizedekben nyomon követhető volt északi irányú, illetve felfelé történő elmozdulás a fajok elterjedésében, valamint egy csökkenő tendencia a populációk és egyedek számában (Barman & Devadas, 2013), több kutatás is arra jutott, hogy ennek elsődleges oka az élőhelyek átalakítása és eltűnése (Jakubská-Busse et al., 2014; Vogt-Schilb et al., 2015). A klímaváltozás hatása azonban tovább erősítheti majd a jövőben ezt a tendenciát, így fontos kérdés, hogy az egyes fajok miként tudnak alkalmazkodni a megváltozott hőmérséklet-, és csapadék-viszonyokhoz.

A földrajzi szélesség és a tengerszint feletti magasság hasonló módon befolyásolja az éghajlati viszonyokat: a magasabban, illetve északabbra fekvő területeket alacsonyabb hőmérséklet és kiszámíthatatlanabbul változó környezeti tényezők jellemzik (Körner, 2007). Ezek közvetlenül is hathatnak az egyes növényfajokra. Ugyanakkor, az eltérő éghajlat többféleképpen hathat az orchideák interspecifikus kapcsolatain keresztül is: változhat a specifikus beporzók jelenléte illetve fenológiája, a mikorrhizák és fás szárú partnereik elérhetősége (Kolanowska, 2023), valamint a vegetáció megváltozásával az élőhely árnyékoltsága és kompetíciós viszonyai is.

A talajlakó orchideák elterjedését és alkalmazkodóképességét befolyásoló egyik fontos jelleg a gyökérzet típusa és a hozzá kapcsolódó mikorrhiza-kapcsolatok. Mivel a magok nem rendelkeznek tápanyag-raktárakkal, csírázásukhoz és megtelepedésükhöz elengedhetetlen a gombákkal való szimbiózis, így a fajok mozgásához, új élőhelyeken való megtelepedéséhez kulcsfontosságú a gombapartnerek jelenléte (Bidartondo & Read, 2008; Hemrová et al., 2019). A fotoszintézisre alkalmas levelek megjelenése után jelentőségük általában csökken, de egyes fajok később is aktív szén-, illetve tápanyagtranszportot folytatnak a gombapartnerekkel, részben (mixotróf fajok), vagy teljesen (obligát heteromikotróf fajok) a gombákra utalva magukat. Ez segítheti az egyedek túlélését szélsőséesebb körülmények között is (Bidartondo et al., 2004; Jacquemyn et al., 2017). A nagyobb tengerszintfeletti magasságban, leginkább lombhullató erdőkben élő fajok többsége primitívebb gyökérstruktúrával, rizómával rendelkezik és az alacsony fény mennyiséghez való alkalmazkodásukban jelentős szerepet játszanak gyakran ektomikorrhiza gomba-partnereik, melyektől sokszor a felnőtt növény-egyedek szénhidrátokat szerezhetnek a csökkent fotoszintetikus aktivitás kompenzációjaként. Ezzel szemben az alacsonyabban fekvő, melegebb területeken, nyitottabb, napsütötte vegetációban élő fajok esetén nagyobb stresszfaktor az alacsonyabb talajnedvesség-, illetve tápanyagtartalom, mellyel szemben a hatékonyabb víz-, és tápanyag-tároló funkciót ellátó (iker)gumós gyökérzet és az erdeitől némileg eltérő mikorrhiza-kapcsolataik segítik őket (Jacquemyn et al., 2017; Tsiftsis et al., 2019).

Egyre több kutatás foglalkozik azzal, hogy a mikorrhiza-gombákat és a növényekkel való kapcsolataikat miként érintheti a klímaváltozás (Bennett & Classen, 2020; Jacquemyn et al., 2017;

Kolanowska, 2023; Rillig et al., 2002). Jelenleg úgy tűnik, hogy a gombákkal való kapcsolat segítheti a növények alkalmazkodását, tompíthatja a klímaváltozás direkt hatásait, különösen, ha az adott növényfaj vegyes táplálkozási stratégiát folytat (mixotróf) és generalista, vagyis sokféle gombapartnerrel képes szimbiózisba lépni. Más esetekben azonban a gombákhoz való kötődés hátráltathatja is a növények terjedését, megtelepedését: Hemrová et al. (2019) kísérlettel kombinált elterjedés-modellezései például rámutattak, hogy a vizsgált négy erdei talajlakó orchidea faj (köztük a mi vizsgálatunk célfaja, a piros madársisak) elterjedési mintázata elsődlegesen az elérhető gomba-partnerek által limitált, és csak másodlagos fontosságú a felnőtt egyedek számára optimális élőhelyi feltételek megléte. Tehát semmiképp sem elhanyagolhatók a mikorrhiza kapcsolatok a növények jövőbeli elterjedésének előrejelzésekor, ugyanakkor a legtöbb fajhoz még nem rendelkezünk elegendő információval, hogy ezeket is figyelembe vegyük a modellek építésénél.

Egy másik fontos, elterjedést befolyásoló tényező a megporzás típusa, a beporzókkal való kapcsolat. (Štípková et al., 2020). A legtöbb állati megporzású növényfaj valamiféle jutalom felajánlásával – leggyakrabban nektár termelésével – csalogatja magához a beporzóit, ugyanakkor egyes növények enélkül is magukhoz vonzzák a megporzó állatokat. Ez utóbbi, nektárt nem termelő stratégia több növény családban is megjelent, de a legtöbb ilyen fajt az orchideák között találjuk (Renner, 2006).

A nektárt nem termelő növények ajánlhatnak az éllemen kívül mást – például menedéket – a beporzóknak, ugyanakkor gyakori, hogy csak a jutalom ígéretével csalogatják magukhoz őket. A beporzók ilyen megtévesztésének többféle mechanizmusa is kialakult az orchideáknál, például olyan növények is vannak, amik a szaporodás ígéretével tévesztik meg a beporzókat, de a leggyakoribb az úgynevezett általános, táplálékkal megtévesztő (*general food deceptive*) stratégia, amikor a megtévesztő virágoktól nektárt várnak a beporzók. Több hipotézis is létezik, hogy miért lehet nyereséges ez a stratégia a növényeknek: például, hogy csökken a szaporodásra fordított energia, a nektártermelés hiánya miatt, vagy hogy nő a keresztbeporzás valószínűsége, mert a megtévesztő virágokat az első csalódást követően nem látogatja végig a beporzó, hanem új növényt keres magának. Leginkább ez utóbbi hipotézis támogatott, mivel kimutatható, hogy a keresztbeporzás több orchidea fajnál drámai növekedést eredményez a magok minőségében. Ugyanakkor ez egy kockázatos stratégia, ami érzékennyé teszi ezeket a fajokat, mert a jutalom nélküli virágzás alacsony beporzó látogatottsági arányt és következésképpen alacsony termés hozamot eredményez. Ezek alapján Jersáková et al. (2006) azt a következtetést vonja le, hogy a megtévesztő stratégia a keresztbeporzás elősegítése miatt különösen kedvez az orchideáknak, de csak ha a beporzók mennyisége a területen bőséges. Azonban, ha a beporzók

következetesen ritkák, a szelekció a nektárjutalomnak vagy az önbeporzásnak kedvez, így ezen fajok jövője szorosan összefügg a beporzókéval. Ezt több, frissebb kutatás is megerősíti: a beporzók és a velük való kapcsolat figyelembe vétele a fajok elterjedésének értelmezésekor és a jövőbeli trendek előrejelzésekor jelentősen megváltoztathatja az eredményeket (Kolanowska, 2023; Štípková et al., 2020; Tsiftsis & Djordjević, 2020).

3.4.2. A *Cephalanthera* nemzetség

A *Cephalanthera* nemzetségben található 20 faj magjainak csírázásában a talajlakó orchideáknál esszenciális orchidea endomikorrhiza gombák mellett legalább annyira fontos bizonyos ektomikorrhiza gombák jelenléte is, melyek egyes fafajok gyökereivel kötik össze a növényeket (Bidartondo & Read, 2008). Későbbi fejlődési szakaszukban egyes fajok obligát mikoheterotrófok maradnak (fotoszintézisre nem képesek, egyedül a gomba-partnereiktől függenek), míg mások mixotróf stratégiát folytatnak, vagyis bizonyos mértékig még támaszkodnak a gombákra, de maguk is állítanak elő szénhidrátokat. Az, hogy a mixotróf fajok (köztük a hazánkban élő három faj) kifejtett egyedei milyen mértékben támaszkodnak a gomba-partnerekre, egy flexibilis tulajdonság és például attól is függ, hogy milyen fényviszonyok között nőnek: Preiss et al. (2010) például kimutatta a fehér madársisak (*Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce), illetve a piros madársisak (*C. rubra*) esetén is, hogy erősen árnyékolt élőhelyen, alacsony fény mennyiség mellett a növények szénszükségletének körülbelül fele a gomba-partnerektől származhat, míg a fotoszintézissel előállított szén aránya folyamatosan növekszik a besugárzott fény mennyiségével és elérheti a 100%-ot is, teljesen kiváltva ezzel a gombáktól származó széntranszportot. Ez a rugalmasság lehetővé teszi, hogy a fajok árnyéktűrése és toleranciája a tápanyag-szegény talajokkal szemben relatíve magas legyen.

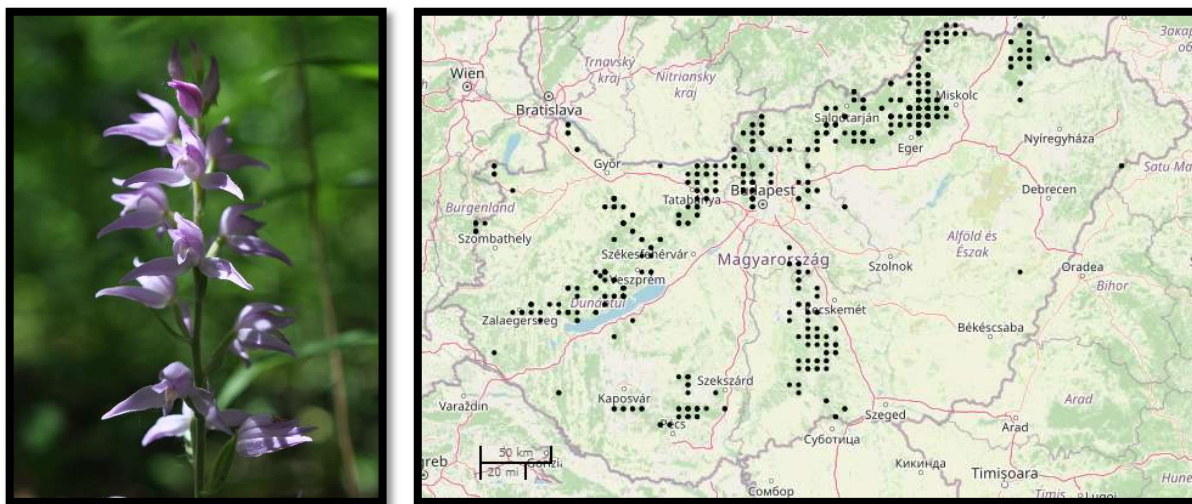
A nemzetség másik érdekessége a különböző reprodukciós stratégiák jelenléte (Scacchi et al., 1991). 15, nektárt nem termelő, de annak ígéretével kecsegtető, táplálékkal megtévesztő faj tartozik ide, melyek többsége általános táplálékkal megtévesztő, vagyis nem utánoz konkrét fajokat (Jersáková et al., 2006; Renner, 2006), de vannak olyan fajok is köztük – például a Magyarországon is élő kardos madársisak (*Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch) vagy a kutatásunk célfaja, a piros madársisak (*C. rubra*) –, amelyekről kimutatták, hogy leginkább egy-egy adott nektártermelő csoport beporzóit célozva, azok virágait utánozzák Bates-féle mimikrivel. Míg a kardos madársisak egyedei például a *Cistus* nemzetséget is beporzó *Halictus* méhfajokat igyekeznek megtéveszteni (Dafni & Ivri, 1981), a piros madársisak (*C. rubra*) a harangvirág (*Campanula*) fajokat utánozva vonzza magához annak beporzóit (Nilsson, 1983). A beporzás esélyének növelése érdekében virágzásuk korábban kezdődik, mint a velük egy területen élő más fajoké, így a frissen kelt, naiv beporzókat még nagyobb eséllyel tudják megtéveszteni (Pellissier

et al., 2010). Ennek ellenére, mint minden megtévesztő faj, ők is erősen pollinátor-limitáltak és megtermékenyülésük általában alacsonyabb mértékű, mint a nektárt termelő fajoké (Tremblay et al., 2005). Habár kevés termést hoznak, kompenzációként a termések általában több magot tartalmaznak (Sonkoly et al., 2016), és a keresztbeporzásnak köszönhetően a génáramlás is erősebb lehet a populációkon belül, mint a nektárt termelő rokonaik esetében (Cozzolino & Widmer, 2005; Jersáková et al., 2006).

Magyarországon a nemzetség három, védett státuszú, erdei faja fordul elő: a fehér madársisak (*C. damasonium* (Mill.) Druce), a kardos madársisak (*C. longifolia* (L.) Fritsch) és a piros madársisak (*C. rubra* (L.) Rich). Bár gyakran azonos élőhelyen, bükkösökben élnek, eltérő morfológiai jegyeket mutatnak, valamint a virágzási időszakban is vannak különbségek: a *C. rubra* kb. 20-30 nappal később virágzik, mint a másik kettő (Scacchi et al., 1991). Mindegyikük rizómás, évelő növény, mikorrhiza-kapcsolataikat tekintve pedig generalisták, mind a magok csírázásakor, mind a felnőtt egyedek esetén (Bell et al., 2020; Bidartondo & Read, 2008; Pecoraro et al., 2017). Emellett mindhárom fajnál ismeretesek klorofill nélküli, teljesen mikoheterotróf egyedek is (Molnár V., 2011). Szaporodási stratégiájuk változatos és egymástól némileg eltérő: a piros és a kardos madársisak a természetben főként idegen beporzású, a fehér madársisaknál viszont általános az önmegtermékenyítés. Emellett, habár mindhárom faj képes vegetatíván is szaporodni, a piros madársisaknál ez sokkal gyakoribb jelenség (Scacchi et al., 1991). Ugyan egymással is képesek kereszteződni, de erre ritkán kerül sor, és hazánkban eddig csak a fehér és a kardos madársisak hibridjei kerültek elő.

3.4.3. A piros madársisak (*Cephalanthera rubra*) rövid ismertetése

A piros madársisak egy rizómás, évelő növény. Elterjedési területe Észak-Európától Iránig és Észak-Afrikáig terjed. Magyarországon a síkvidéktől a hegyvidékig minden tengerszint feletti magasságban előfordul, a legtöbb populáció a Dunántúlon, a Mecsekben, az Északi-középhegységben és a Duna-Tisza közén található (Molnár V., 2011) (1. ábra).



1. ábra. A piros madársisak (*C. rubra*) (balra) és 1990 óta igazolt populációinak elterjedése (jobbra, (Bartha et al., 2023)).

Bár a faj széles körben elterjedt és sok helyen gyakori, areája fragmentált, populációi elszigetelten fordulnak elő és elterjedési területének peremén ritkává válnak. A populációk általában 1-20, nagyon ritkán több, mint 100 egyedből állnak (Brzosko & Wróblewska, 2003). Számuk csökkenő tendenciát mutat és sok lelőhely már elveszett (Delforge, 1995; Newman et al., 2007; Vakhrameeva et al., 2008), leginkább a nem megfelelő területkezelés, a beporzás hiánya, az erdőtüzek, az építési célú erdőirtás, valamint a növénygyűjtés miatt. Magyarországon a faj visszaszorulásának mértéke 22%-os (Molnár V., 2011), de széles elterjedése miatt – a piros madársisak kihalási kockázata egyelőre alacsony Európában (Rankou, 2011).

Élőhelyeit tekintve, a faj 0-2000m tengerszint feletti magasságban, jellemzően bozotos gyepekben, erdőszéleken, melegebb meszes bükkösökben és tölgyesekben fordul elő. Meszes vagy enyhén savanyú talajokat, árnyékos vagy félarányékos fényviszonyokat preferál (Delforge, 1995; Vakhrameeva et al., 2008).

Kifejlett egyedként is részben gombapartnerre támaszkodik, segítségükkel az erősebben árnyékolt élőhelyeken is megél (Preiss et al., 2010). Gombapartnereit tekintve a faj generalistának számít, számos orchidea endomikorrhiza, ektomikorrhiza és endofitikus gombát izoláltak a kifejlett egyedek gyökérmintáiból, melyek aránya és diverzitása leginkább a talaj pH-jától és foszfor-tartalmától függ (Bell et al., 2020).

Szaporodási stratégiája változatos. Habár júniusban nyíló virágai abszolút önkompatibilisek, spontán önmegetermékenyítést még nem figyeltek meg nála (Tałałaj et al., 2017; Taura & Gudžinskas, 2025) és csak szűk beporzó-spektrummal rendelkeznek: napjainkig mindössze három, harangvirágokra specializálódott beporzó rovarfajt azonosítottak: a *Chelostoma campanularum*-ot, a *Chelostoma fuliginosum*-ot, és a *Miarus campanulae*-t (Claessens et al., 2015; Newman et al., 2007; Nilsson, 1983). Ugyanakkor az adventív rügyekről történő vegetatív

szaporodása nem ritka. A vegetatív, illetve magról történő szaporodás aránya területenként változik: egyes források a magról való szaporodást tartják dominánsnak (Kaźmierczakowa & Zarzycki, 2001), mások azt találták, hogy vegetatív szaporodása sokszor jelentősebb (Scacchi et al., 1991). Mivel gyakran képez klónpopulációkat, genetikai variabilitása egyes esetekben igen alacsony lehet (Micheneau et al., 2010), ami érzékennyé teheti a fajt a környezet változásával szemben.

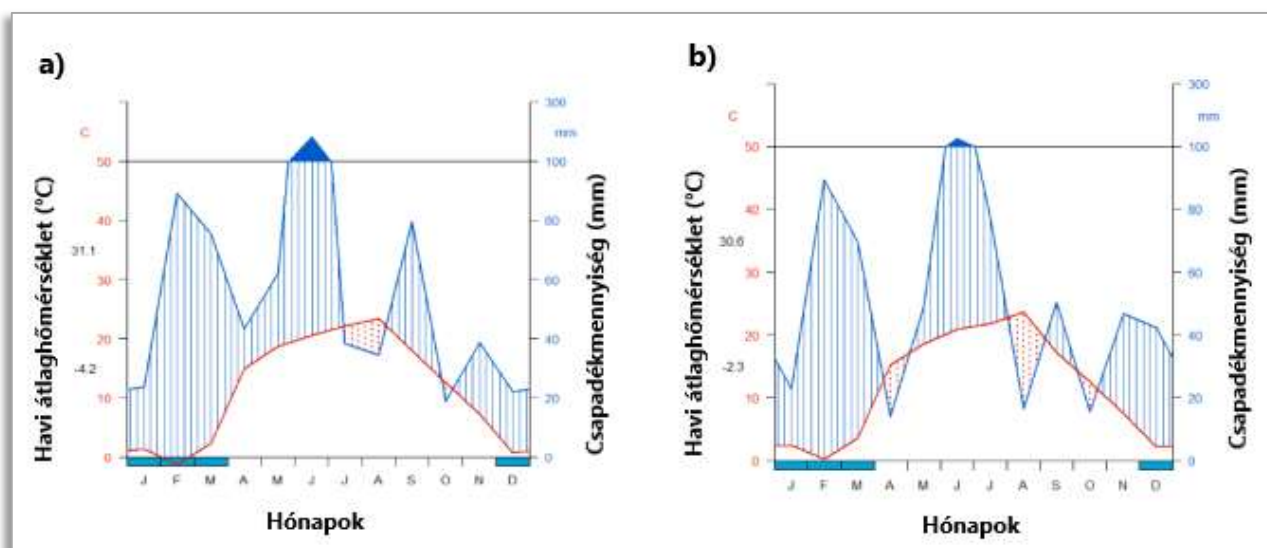
3.5. Anyag és módszer

3.5.1. A vizsgált populációk élőhelye és az adatgyűjtés menete

Kutatásunk során négy magyarországi populációt vizsgáltunk különböző tengerszint feletti magasságokban: Egyet síkvidéken (Jászfényszaru (J), 103m), hármat pedig a Bükk-hegységben: Kis-Oltáron (KO, 361m), Bikk-bércen (BB, 533m) és Pongor-lyuk-tetőn (PP, 657m).

A bükki populációk élőhelye: A vizsgált populációk élőhelyén mészkő alapkőzetten létrejött barna erdőtalaj a jellemző. Az éves átlaghőmérséklet mintegy 2°C-kal elmarad az országos átlagtól, mindössze 7-8°C. A kontinentális hatás miatt a tél hideg (a januári átlaghőmérséklet -4°C), a havas napok száma itt a legmagasabb az országban. A nyár meleg, július elején és augusztus végén gyakran esős. Többnyire két csapadékmaximum van, egy kora nyáron és egy ősszel. Az éves csapadékmennyiség 600-700mm. Felmérésünk évében (2018-ban) három csapadékos időszak volt megfigyelhető: a tél végén, júniusban és szeptemberben (2a. ábra) (MetNet, 2019).

Mindhárom vizsgált populáció élőhelye sziklai bükkös (*Cephalanthero-Fagetum*, Natura 2000 élőhelykategória 9150). A lombkorona zártsága 90% feletti, kivéve a legalacsonyabban fekvő kis-oltári populáció esetén, ahol az élőhely egyötödén fakivágások miatt átmenetileg javultak a fényviszonyok. Ezzel szemben a cserjeszint (az erdészeti kezeléseknek köszönhetően), illetve a lágyszárúszint (a zárt lombkorona miatt) ritkás. Az élőhelyek többnyire sík, kissé sziklás területek.



2. ábra. A vizsgálat évének (2018) átlagos hőmérsékletét és csapadékmennyiségét ábrázoló Walter-Lieth éghajlati diagramok a Bükk térségére (a) és a jászfényszarui populáció élőhelyén (b)

A jászfényszarui populáció élőhelye: Jászfényszaru az Alföldön, a Hatvani-síkság kistérségben található. Éghajlata mérsékelt meleg és száraz, az uralkodó talajtípus a vizsgált területen a meszes homokon létrejött csernozjom barna erdőtalaj. Az éves átlaghőmérséklet 11°C körüli, a napsütéses órák száma magas. A csapadék eloszlása nagy variabilitást mutat éveken belül és az évek között. 2018-ban két csapadékosabb időszak különült el: egy februárban és egy június közepén (2b. ábra).

A vizsgált populáció egy euro-szibériai erdősztyepp-tölgyesben található (*Polygonato latifolio-Quercetum roboris*, Natura 2000 élőhelykategória 91I0), ahol a kocsányos tölgyerdőre jellemző nagy lágyszárú- és cserjeszint-sűrűség figyelhető meg. A lombkorona zártsága 75-90% közötti, a terep sík.

Felmérések: 2018-ban az összes populációban két alkalommal végeztünk felmérést. Először a virágzási időszakban, május-júniusban megszámoltuk és megjelöltük az összes egyedet (J: 100, KO: 22, BB: 85, PP: 27), majd megmértük a magasságukat, a levelek hosszát és szélességét és megszámoltuk a levelek és a virágok számát. A második alkalommal, július-augusztusban, megszámoltuk a megjelölt növények termésszámát.

3.5.2. Adatelemzés

Az ábrák készítése és az adatok elemzése az R statisztikai programmal történt (R Core Team, 2017). A Walter-Lieth éghajlati diagramokhoz (2. ábra) a MetNet (2019) adatait használtuk.

A növények mért adatainak vizualizálására használt boxplotokat, szórásdiagramokat és hisztogramokat a 'ggpubr' csomaggal készítettük (Kassambara, 2018). Mivel a különböző mért változók eloszlása nagyon eltérő volt, így a populációk összehasonlítására változónként más-más

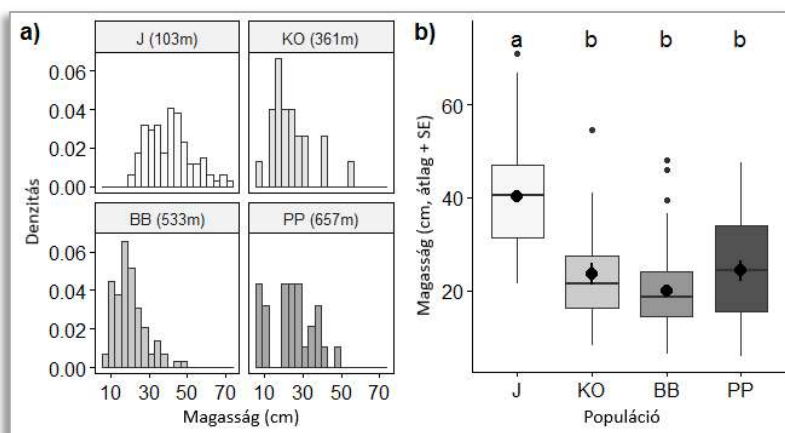
elemzéseket végeztünk: 1) a log-transzformált magassági és levélméret adatokat egyutas varianciaanalízissel (ANOVA, az *lm* függvénnyel (R Core Team, 2017)) hasonlítottuk össze; 2) a virágok és termések számának összevetésére negatív binomiális regressziót (a „MASS” csomag *glm.nb* függvényével (Venables & Ripley, 2002)) végeztünk, míg a 3) levelek számát kvázi-poisson regresszióval (*glm* függvénnyel (R Core Team, 2017)) elemeztük. A populációk közötti páros különbségeket aztán Tukey-féle post-hoc teszttel, a „multcomp” csomag *glht* függvényének (Hothorn et al., 2008) használatával állapítottuk meg. Az egyes populációkban mért jellegek közötti hasonlóságokat ábrázoló 7. ábrát a 'stats' csomag *hclust* függvényével végzett hierarchikus klaszterelemzés eredményei alapján készítettük. Az elemzéshez az adatokat standardizáltuk, és a *dist* függvény segítségével számolt euklideszi távolságokat és a Ward-féle minimális variancia klaszterezési módszert (method="ward.D2") használtuk.

3.6. Eredmények

3.6.1. Vegetatív jellegek:

Magasság: A növények átlagos magassága 29,44 centiméter volt, a legmagasabb egyed (71 cm) a legalacsonyabban fekvő populációban (J), míg a legalacsonyabb egyed (5,8 cm) a legmagasabban fekvő populációban (PP) találtuk. Az átlagos magasságok hasonló mintázatot mutattak (3. ábra): míg a hegyi

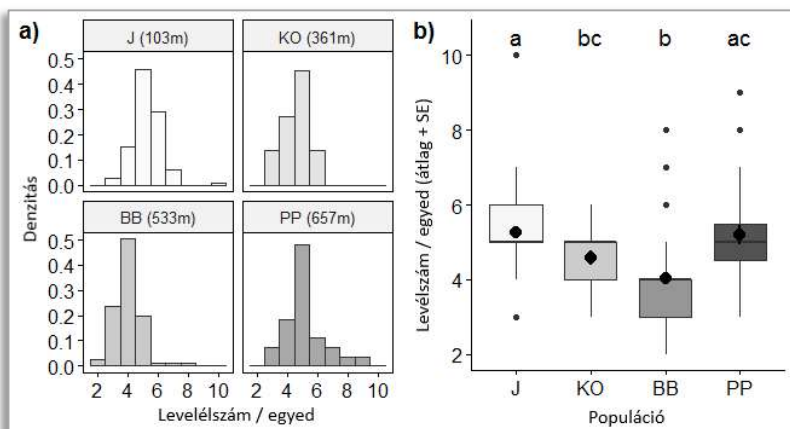
populációk hasonlóan néztek ki, a jászfényszaru populációban a növények átlagos magassága majdnem kétszer nagyobb volt (3b. ábra). Ez a különbség szignifikánsnak bizonyult ($p < 2,2e-16$; 10.2.1-es melléklet, 8. táblázat): a páronkénti összehasonlítások szerint a legalacsonyabb magasságban (J) a



3. ábra. A piros madársisak egyedek magasságának eloszlása (a) és átlaga (b) az egyes populációkban. Az eloszlást ábrázoló a) ábrán az oszlopok területe arányos annak valószínűségével, hogy egy egyed az adott tartományba esik. A szignifikáns ($p < 0.05$) eltéréseket különböző betűk jelölik.

növények várható átlagos magassága 2,125-ször (95% CI: [1,8; 2,5]) nagyobb, mint a BB populációban, illetve 1,79-szer (95% CI: [1,4; 2,3]) és 1,86-szor (95% CI: [1,5; 2,3]) nagyobb, mint a KO és PP populációkban. A három hegyi populáció nem különbözött egymástól szignifikánsan (10.2.1-es melléklet, 8. táblázat).

Levelek: A levelek átlagos száma 4,7 db volt, a legtöbb levél (10 db) a J populációban volt egy

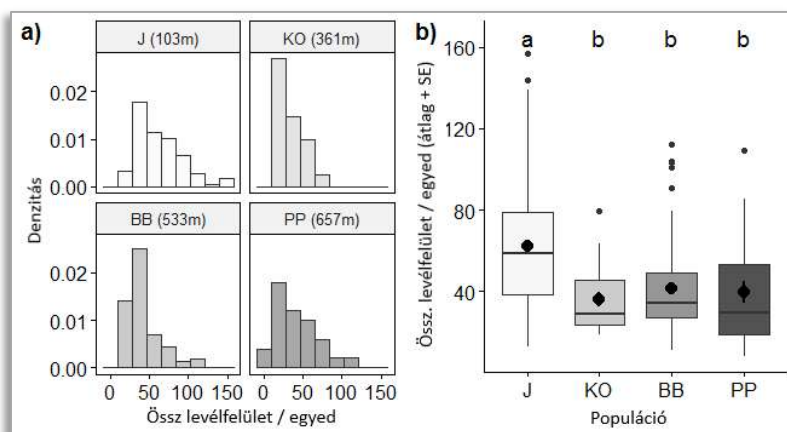


4. ábra. A levelek számának eloszlása (a) és átlaga (b) a különböző populációkban. Az eloszlást ábrázoló a) ábrán az oszlopok területe arányos annak valószínűségével, hogy egy egyed az adott tartományba esik. A szignifikáns ($p < 0.05$) eltéréseket különböző betűk jelölik.

egyeden, míg a legkevesebb (2 db) a BB populációban. Az egyedenkénti levélszám hasonló mintázatot mutatott (4. ábra), mint a növénymagasság (3. ábra): a legalacsonyabb (J) tengerszintfeletti magasságban élő egyedeknek több levelük volt (4b. ábra), azonban ebben az esetben csak a J-BB, J-KO és PP-BB populációpárok különböztek

szignifikánsan ($p < 0.001$; 10.2.1-es melléklet, 8. táblázat) egymástól.

A levelek méret-adataiból egy egyed-szintű indexet számoltunk: minden levél esetén megszoroztuk a szélességét a hosszával, majd az adott egyed összes levelére számolt értéket összeadtuk. A becsült levélméret-indexet tekintve nem tapasztaltunk akkora különbséget az egyes populációk között, mint a levélszámban vagy a szárhosszban (5. ábra). Csak a jászfényszarui populáció mutatott szignifikánsan magasabb átlagértéket a többinél ($p < 0.001$; 10.2.1-es melléklet, 8. táblázat), a hegyvidéki populációk nem különböztek egymástól.

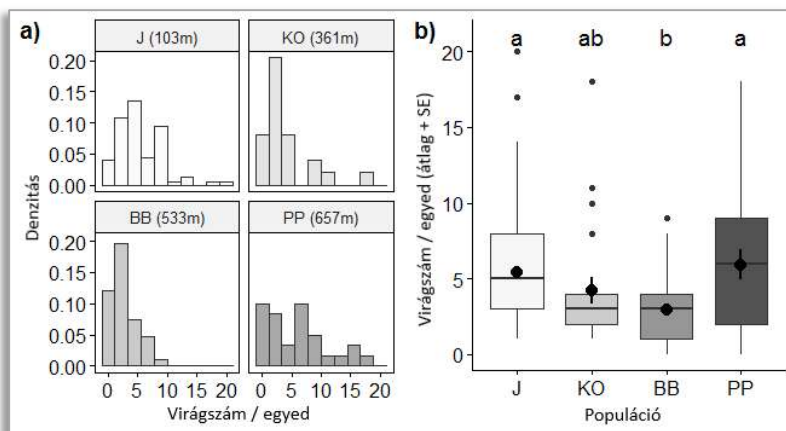


5. ábra. Az egyedenkénti teljes levélfelület eloszlása (a) és átlaga (b) a különböző populációkban. Az eloszlást ábrázoló a) ábrán az oszlopok területe arányos annak valószínűségével, hogy egy egyed az adott tartományba esik. A szignifikáns ($p < 0.05$) eltéréseket különböző betűk jelölik.

Összefoglalva a populációink vegetatív jellegeire vonatkozó eredményeket, megállapíthatjuk, hogy alacsonyabb tengerszintfeletti magasságban (J populáció) a növények szignifikánsan hosszabb szárral (3. ábra), több (4. ábra) és nagyobb (5. ábra) levéllel rendelkeztek, mint a bükki populációk, melyek egymáshoz sokkal jobban hasonlítottak.

3.6.2. Reproductív jellegek

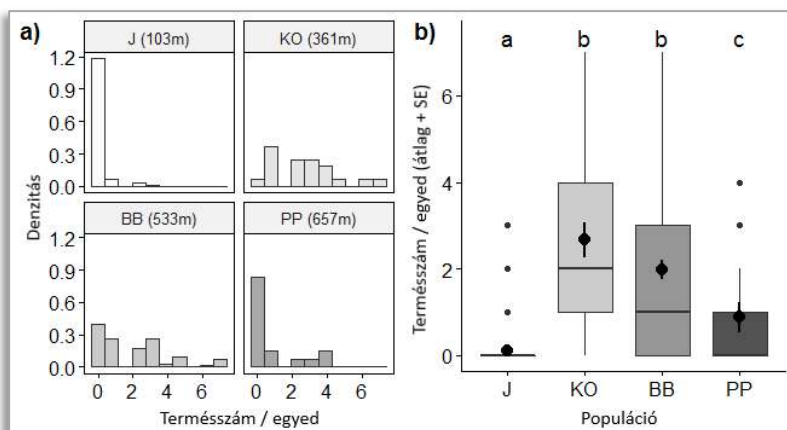
Virágok: A két legalacsonyabban fekvő élőhelyen az egyedek 100%-a virágzott, míg felfelé haladva a virágzás 90%-ra, majd 81,5%-ra csökkent. Az átlagos virágszám 4,5 db volt, a legtöbb virágot (20 db) a J populáció egy egyedén találtuk meg, míg a legkevesebbet (0 db) a PP és BB populációkban. Az átlagos virágszám nem mutatott nagy különbségeket a négy élőhely között (6. ábra), de a mintázat hasonló ahhoz, mint ami a levelek számánál volt látható (4b. ábra). A negatív binomiális regresszió szignifikánsan kevesebb virágot



6. ábra. Az egyedenkénti virágszám eloszlása (a) és átlaga (b) az egyes populációkban. Az eloszlást ábrázoló a) ábrán az oszlopok területe arányos annak valószínűségével, hogy egy egyed az adott tartományba esik. A szignifikáns ($p < 0.05$) eltéréseket különböző betűk jelölik.

mutatott ki a BB populációban, mint a J és a PP populációkban ($p < 0,001$; 10.2.1-es melléklet, 8. táblázat): A várt átlagos virágszám/egyed 1,84-szor (95% CI: [1,38; 2,44]), illetve 2-szer (95% CI: [1,35; 3,01]) volt nagyobb a J és a PP populációkban, mint a BB populációban.

Termések: A toktermések átlagos száma 1,15 db volt, a legtöbbet (18 db) a KO populáció egy egyedén találtuk, de mind a négy populációban találtunk termést nem hozó egyedeket. Bár a J és



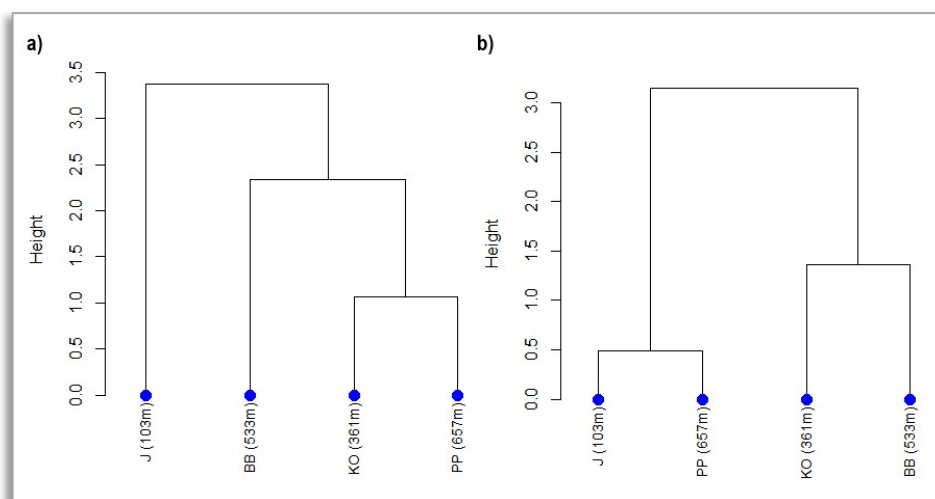
7. ábra. Az egyedenkénti termésszám eloszlása (a) és átlaga (b) az egyes populációkban. Az eloszlást ábrázoló a) ábrán az oszlopok területe arányos annak valószínűségével, hogy egy egyed az adott tartományba esik. A szignifikáns ($p < 0.05$) eltéréseket különböző betűk jelölik. A b) ábráról eltávolítottam a KO populáció egy kiugró egyedét. Az azzal együtt ábrázolt adatokat lásd a 10.2.2-es melléklet 32. ábráján..

PP populációk egyedein valamivel több virágot találtunk (6. ábra), mégis ez a két populáció mutatta a legkisebb átlagos termésszámot, mivel ezeken az élőhelyeken sok termés nélküli növényt találtunk (7a. ábra): a virágzó egyedek 8 (J), illetve 27,3%-a (PP) hozott termést is. Ezzel szemben a KO és BB populációkban a virágzó egyedek 95,5 és 76,5%-a hozott termést. A

KO populáció egy növénye a többihez képest rendkívül sok (18 db) terméssel rendelkezett, ami miatt a különbségek nem látszóttak jól az ábrán (10.2.2-es melléklet, 32. ábra), ezért ezt a pontot eltávolítottam a 7. ábráról (de a modellből nem).

A modell és a páros összehasonlítások szerint a KO-BB populációs pár kivételével ($p = 0,177$; 10.2.1-es melléklet, 8. táblázat) minden populációs pár szignifikánsan különbözött a az egyedenkénti átlagos termésszám számát tekintve ($p < 0,002$; 10.2.1-es melléklet, 8. táblázat). Ezekből az eredményekből és a 6. ábrából látható, hogy még a Pongor-lyuk-tetőn lévő populációban is szignifikánsan magasabb volt az átlagos termésszám, mint a jászfényzarui populációban.

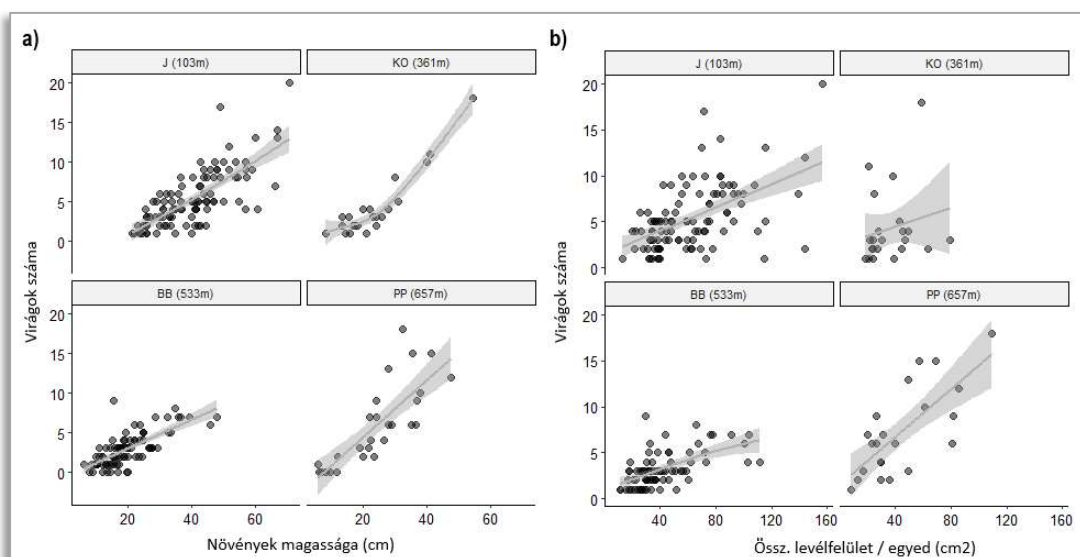
A négy populációt összehasonlítva látható, hogy a vegetatív és a reprodukzív jellegek alapján kicsit más képet kapunk (8. ábra). A vegetatív jellegeket tekintve (8a. ábra), a jászfényzarui populáció élesen elválik a hegyvidékiektől a magasabb szárral, több és nagyobb levéllel. A három hegyvidéki populáció jobban hasonlít egymásra, de mivel néhány esetben a BB populáció kisebb produktivitást mutatott, a KO-PP populációpáros tekinthető a leghasonlóbbnak a növekedéssel kapcsolatos tulajdonságok tekintetében. Ezzel szemben, a reprodukzív jellegek alapján a magasabb virágszámot, de sokkal kevesebb termést produkáló J-PP populációpár tűnik a leghasonlóbbnak, míg a KO-BB populációpár esetén fordított tendenciát látunk: a kevesebb virágból jelentősen nagyobb arányban fejlődött termés (8b. ábra)



8. ábra. Az egyes populációk hasonlósága a növények vegetatív (a) és reprodukzív (b) jellegei alapján

3.6.3. A különböző jellegek korrelációja

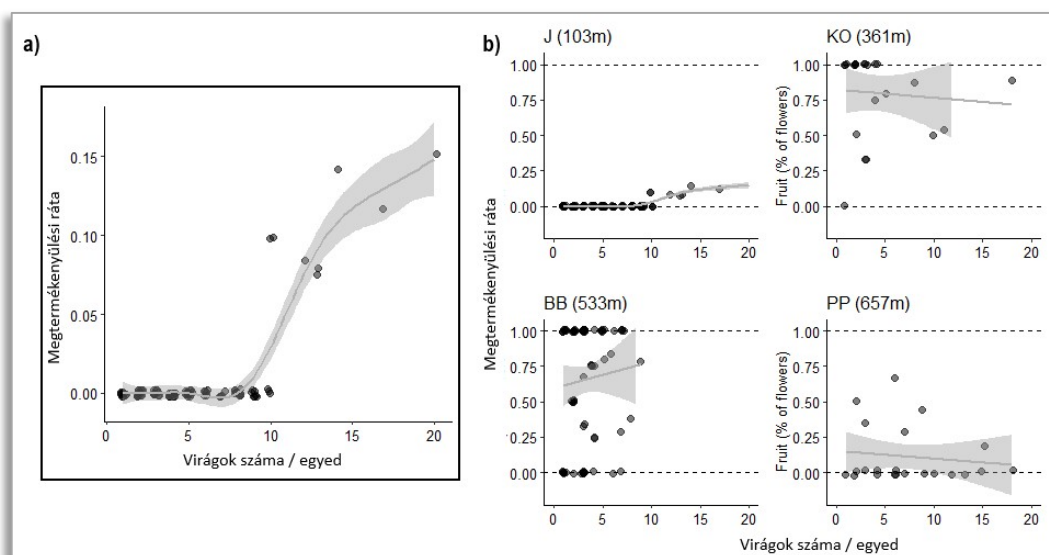
A fent említett eredményekből szépen látszik, hogy a növekedéssel kapcsolatos, vegetatív tulajdonságoknak (magasság, levélméret és levélszám) erősen korrelálniuk kell a virágok számával: a magasabb növényekkel (3. ábra) és nagyobb levélfelülettel (5. ábra) rendelkező populációknak valamivel több virágjuk is volt (6. ábra), de ez nem növelte a várható termésszámot (7. ábra). Ezt a vegetatív jellegek és virágszám közötti összefüggést a populációkon belül is ellenőriztem (9. ábra).



9. ábra. A növények magasságának (a), illetve levélfelületének (b) és a virágok számának összefüggése.

Ebben az esetben mind a magasság (9a. ábra), mind a levelek mérete (9b. ábra) erős korrelációt mutatott a virágok számával, de a populációk között vannak különbségek: a KO és PP populációkban a virágok száma erősebb korrelációt mutatott a növények magasságával, mint a másik két populációban (9a. ábra), a levélfelülettel pedig leginkább a PP populációnál látunk erős összefüggést (9b. ábra). Azt vizsgálva, hogy a növények teljes levélfelülete mennyire határozta meg a virágzás valószínűségét, nem találtunk erős korrelációt (10.2.2-es melléklet, 33. ábra): két leveles állapottól és akár már 10-20cm²-es teljes levélfelülettől láttunk már virágzó egyedeket, habár a két legmagasabban fekvő (BB és PP) populációkban valamivel nagyobb levélfelület biztosította csak a maximális virágzási valószínűséget.

A virágszámnak a termések számára gyakorolt hatását a 10. ábra mutatja. Eszerint a hegyi populációk esetében a virágzat mérete, vagyis a virágok száma nincs hatással a termések számára. Ezzel ellentétben, a jászfényszaru populációban csak a 10-nél több virággal rendelkező egyedek tudtak termést hozni (10a. ábra), és e küszöbérték felett a termések száma erősen függött a virágok számától.



10. ábra. A virágok számának és a belőlük képződött termések arányának összefüggése a jászfényszarui populációban (a), illetve az összes populációban összehasonlítva (b)

3.7. Diszkusszió

Számos növényfaj esetén számoltak már be arról, hogy eltolódik az elterjedési terület a szélességi vagy magassági fokok mentén, illetve hogy a vegetációs zónák határai észak felé, illetve a hegyvidéki régiókban felfelé tolódnak a klímaváltozás (pl. Chen et al., 2011) vagy más tényezők, például a földhasználat változása miatt (pl. Bodin et al., 2013; Jakubská-Busse et al., 2014). Az utóbbi idők központi kihívása a környezet és a közösségek jövőbeli változásainak előrejelzése, valamint az, hogy a különböző fajok hogyan alkalmazkodnak a jövő új környezeti feltételeihez.

Egy széles körben elterjedt faj különböző földrajzi szélességen vagy tengerszint feletti magasságon élő populációinak vizsgálata értékes adatokat szolgáltat az adott faj igényeiről és alkalmazkodóképességéről; így a jövőbeli tendenciák jobban megjósolhatók. Például, az elmúlt évtized vizsgálata kimutatták, hogy egy faj egyedei a hőmérséklet csökkenése miatt, a tengerszint feletti magasság növekedésével általában rövidebbek lesznek (Bjorkman et al., 2018), hogy a vegetatív szaporodás nagyobb magasságban fontosabbá válhat (Young et al., 2002), vagy hogy bár a legtöbb hegyvidéki növényfaj profitál a hőmérséklet emelkedéséből (pl. a táplálékkal megtévesztő, rovarmegporzású orchideák (Pellissier et al., 2010)), a magasan élő, hideghez alkalmazkodott növények sérülékenyebbek (Rumpf et al., 2018).

Vizsgálatunkban a piros madársisakot, egy széles körben elterjedt talajlakó orchideát választottuk, hogy megnézzük, hogyan változnak vegetatív és reprodukív tulajdonságai a tengerszint feletti magassággal. A faj félárnyékos erdőkben fordul elő egészen 2000 méteres tengerszint feletti magasságig (Delforge, 2006), és bár túl sok információval nem rendelkezünk az elterjedési terület elmozdulásáról, Jakubská-Busse et al. (2014) szerint a növény lengyelországi populációi a múlt század első felében felfelé húzódtak, valószínűleg a földhasználat változása miatt. Nagyobb

probléma, hogy a populációk száma és mérete általában kicsi és folyamatosan csökken (Brzosko & Wróblewska, 2003, 2013; Scacchi et al., 1991), a szaporodási siker pedig alacsony (Brzosko & Wróblewska, 2013; Vakhrameeva et al., 2008), mint minden táplálékkal megtevesztő talajlakó orchidea esetében (Tremblay et al., 2005). Ez pedig alacsonyabb genetikai diverzitáshoz (Brzosko & Wróblewska, 2013; Scacchi et al., 1991) és a populációk nagyobb sebezhetőségéhez vezethet.

Az itt bemutatott kutatásban négy populációt vizsgáltunk különböző magasságokban. Mivel a hőmérséklet a tengerszint feletti magasság növekedésével csökken, arra számítottunk, hogy a hajtáshossz, a virágzás és a termés hozás is csökken a nagyobb tengerszint feletti magasságon.

Bár folyamatos hajtáshossz-csökkenés nem volt kimutatható az adatainkban, az alföldi (Jászfényszaru) élőhelyen a növények szignifikánsan magasabb szárúak és nagyobb levelűek voltak, mint a Bükk-hegységben élő egyedek. Emellett, a tengerszint feletti magassággal folyamatosan csökkent a virágzó egyedek aránya is. Ezeket részben magyarázhatja a tengerszint feletti magassággal csökkenő hőmérséklet, de jelen esetben a fénymennyiség-csökkenés is hatással lehetett rá: Míg az alföldi élőhelyen a lombkorona zártsága 75-90% körül volt, addig a hegyvidéki élőhelyeken 90% felett volt, kivéve a legalacsonyabb hegyvidéki élőhely egyötödét, ahol fakivágás miatt a fényviszonyok átmenetileg jobbak voltak, mint a másik két élőhelyen. A csökkenő fénymennyiség potenciális negatív hatását támasztja alá, hogy egyes források szerint a faj populációi és szaporodása nagyfokú érzékenységet mutat a fokozott árnyékolásra (Fay & Taylor, 2015; Vakhrameeva et al., 2008). Azonban az is ismert, hogy a növények szénszükségletük jelentős részét, mintegy 26-50%-át a mikorrhiza partnerüktől kapott szénhidrátokból tudják fedezni (Bidartondo et al., 2004; Preiss et al., 2010), ami képessé teszi őket az árnyékos körülmények valamilyen szintű tolerálására. Habár a faj a gomba-partnerei tekintetében generalista (Bell et al., 2020), vagyis nem valószínű, hogy a partnerek hiánya korlátozná, az erős árnyékoltság mégis csökkentheti a növekedését.

A vegetatív produkció jó indikátora lehet az egyedek kondíciójának és virágzókéességének. Bódis & Molnár (2011) összefoglalójukban kitérnek arra, hogy a legtöbb talajlakó orchidea esetén meghatározható egyfajta kritikus töméret (levélfelület), ami szükséges a virágzáshoz. E küszöbérték felett pedig a levélfelülettel növekszik a virágzás valószínűsége. A piros madársisak esetén mi azt tapasztaltuk, hogy már 2 leveles, 10-20cm² levélfelületű állapottól elindulhat a virágzás, felette pedig nem találtunk összefüggést a vegetatív produkció és a virágzás valószínűsége között. Azonban arra láttunk jeleket, hogy a magasabb régiókban élő populációknál valamivel nagyobb vegetatív produkció szükséges a virágzási valószínűség maximalizálásához. Hasonló összefüggést már megfigyeltek egy másik orchidea faj, a majom kosbor (*Orchis simia* Lam.) populációi esetén is: a melegebb és nagyobb besugárzást kapott dél-európai populációkban

jelentősen kisebb egyedek is virágzóképesek, mint a hűvösebb és kevesebb fényt kapó nyugat-európai populációkban élők (Willems & Ellers, 1996).

Habár az adott évi magasság és levélfelület jó összefüggést mutat a virágzási valószínűséggel, a rizómás vagy gumós orchideák esetében ezek a vegetatív tulajdonságok jobban befolyásolhatják a következő évi virágzást, mint az adott évit (Bódis & Molnár, 2011; Janečková & Kindlmann, 2002). Janečková et al. (2006) kutatásában például azt találták, hogy egy másik nektár nélküli orchidea, a széleslevelű ujjaskosbor (*Dactylorhiza majalis* (Rchb.) P.F.Hunt & Summerh.) esetében az előző évi levélfelület volt a legjobb prediktora a növények folyó évi virágzásának. Továbbá, bár az adott évi levélfelület korrelált a növény magasságával, mégis elsősorban az előző évi levélfelület határozta meg azt (a gumókban tárolt szénhidrátokon keresztül), míg a hajtáshosszt inkább az adott év időjárása (hőmérséklet és csapadék mennyiség) magyarázta. Ezek alapján úgy tűnik, hogy a két legalacsonyabb vizsgált populációnál a hőmérséklet és a fény korábban minden növény számára elegendő volt a virágzáshoz, míg a legmagasabb hegyi populációk árnyékosabb élőhelye valószínűleg nem tudott elegendő energiát biztosítani ahhoz, hogy minden növény viragozzon a vizsgálatunk évében. Meg kell azonban jegyezni, hogy ezek a csökkent virágzások még mindig rendkívül magasak a szakirodalmi adatokhoz képest, ami arra utal, hogy ezeknek a populációknak a növényei felmérésünkkor, illetve az előző évben jó állapotban voltak.

A virágok számát tekintve, bár a három alacsonyabb élőhelyen enyhén - de nem szignifikánsan – csökkenő mintázat volt tapasztalható a tengerszint feletti magassággal, a legnagyobb tengerszint feletti magasságban élő populációban az egy egyedre jutó virágszám a vártnál több volt. Habár az összes populációban erős összefüggést találtunk a növények magassága, illetve levélfelülete és a virágok száma között, a PP populációban ez az összefüggés még erősebbnek bizonyult, mint az alacsonyabban élő populációknál. Ugyanakkor ebben a populációban csak a levelek átlagos száma volt magasabb a többi bükki populációhoz hasonlítva, az összes levélfelület nem különbözött, így valószínűleg nem arról van szó, hogy a nagyobb, fotoszintézisre alkalmas felület lehetővé tette a több virágot, hanem inkább arról, hogy a növények valamiért az energiájuk nagyobb részét fordították a virágzásra.

A termő egyedek aránya a hegyvidéki élőhelyek esetében szintén csökkenést mutatott a tengerszint feletti magassággal, az alföldi élőhelyen viszont sokkal kisebb volt, a virágzó egyedek mindössze 8%-a hozott termést a hegyi populációkban tapasztalható 27-95%-os megtermékenyülési arányhoz képest.

A nektárt nem termelő, megtévesztő orchideák erősen pollinátor- és pollen-limitáltak, és szaporodási sikerük általában alacsony (Tremblay et al., 2005). A piros madársisak egy táplálékkal megtévesztő orchidea, mely virágai a harangvirágfajok (*Campanula spp.*) virágait utánozza

(Newman et al., 2007; Nilsson, 1983), és bár a faj teljesen önkompatibilis, spontán önbeperzást (autogámiát) még nem figyeltek meg nála (Taálaj et al., 2017), így szaporodási sikere a beporzó és az utánczott fajok jelenlététől és egyedsűrűségétől is erősen függ (Taura & Gudžinskas, 2024, 2025). Az eddig megfigyelt beporzó fajokról ismert, hogy erősen kötődnek a harangvirágokhoz, illetve a két *Chelostoma* méhfaj lábon álló holtfákban fészkel, így azok jelenléte is erősen befolyásolhatja a beporzók jelenlétét (Claessens et al., 2015; Newman et al., 2007; Nilsson, 1983). Alföldi populációnk élőhelye egy szántóföldekkel és telepített nemesnyarasokkal és akácokkal körülvett, nyitottabb lombkoronával rendelkező élőhelyfolt, melynek pár kilométeres közelében nem találtunk harangvirágokat. Ez alapján a potenciális megporzók száma a területen valószínűleg igen alacsony. A nyitottabb lombkoronaszint ugyan magasabb besugárzást vagyis a növekedést segítő több energiát eredményez, vele együtt nagyobb a lágyszárúak konkurenciája is, ami ronthatja a láthatóságot, tovább csökkentve a beporzás valószínűségét is. Egy ilyen élőhelyen jó stratégia lehet, ha magasabbak és több virággal rendelkeznek az egyedek, hogy felhívják magukra a figyelmet a többi lágyszárú között, ha ehhez rendelkezésre áll a megfelelő mennyiségű energia. A kis számú beporzóért folytatott verseny magyarázatot adhat arra, hogy miért csak a feltűnő, magas és több virágú egyedek mutattak beporzási sikert a populáción belül (Kindlmann & Jersáková, 2006; Suetsugu et al., 2015), habár ez a siker így is messze elmaradt a hegyvidéki populációkban tapasztaltakhoz képest. Ez az alacsony beporzási arány hosszabb távon gyakoribb vegetatív szaporodáshoz is vezethet. A vegetatív szaporodás nagyobb gyakoriságára utalhat az is, hogy ez a populáció jóval több (100) egyedet tartalmazott, mint a szakirodalom szerinti átlagos populációméret (1-20 egyed) (Brzosko & Wróblewska, 2003), illetve mint a hegyvidéki populációink.

A hegyvidéki populációk közelében két harangvirágfaj, a baracklevelű harangvirág (*Campanula persicifolia* L.) és a csalánlevelű harangvirág (*Campanula trachelium* L.) is előfordult, relatíve nagy gyakorisággal. Itt a madársisak egyedek szárai rövidebbek voltak, mint az alföldi populációban, és a tengerszintfeletti magassággal együtt a virágzó és termő egyedek száma is csökkent. A két legalacsonyabban fekvő hegyi populáció szaporodási sikere rendkívül magas volt: a virágzó növények 95-76%-a tudott legalább egy termést érlelni, míg a legmagasabb tengerszint feletti magasságon fekvő Pongor-lyuk-tetőn lényegesen kevesebb növény (a virágzó egyedek mindössze 27.3%-a) termékenyült csak meg. Ebben az esetben az élőhelyek vegetációja és az utánczott fajok abundanciája hasonló volt a három élőhelyen, illetve a lágyszárú konkurencia sem volt jelentős, így a megtermékenyülési rátában tapasztalt eltérést nem okozhatta az, hogy a beporzók nehezen találják meg a virágzó egyedeket. Mivel a PP populációban több sérült hajtást is találtunk a második felmérés alkalmával, így lehetséges, hogy alábecsüljük a megtermékenyült egyedek arányát amiatt, mert egyes egyedek virágzatait valami megrágta. Ugyanakkor az is

lehetséges, hogy a beporzók abundanciája csökken a tengerszintfeletti magassággal, talán a hőmérséklet és csapadékviszonyok változása miatt. Ez utóbbira utalhat, hogy már a két alacsonyabban fekvő populáció között is láttunk csökkenést a megtermékenyülési arányban, illetve, hogy a legmagasabban fekvő populációban, annak ellenére, hogy a többi hegyvidéki populációhoz hasonló levélfelülettel rendelkeztek az egyedek, jelentősen több virágot hoztak a hajtások, mintha a jászfényszarui populációban tapasztaltakhoz hasonlóan küzdenének a beporzók figyelméért. Ebben az esetben ez még kiélezettebb helyzetre utal, mivel a PP populációban a lombkorona zártsága miatt a fotoszintézis korlátozott és az egyedek levélfelülete sokkal alacsonyabb, mint a J populációban, így az alapvetően költséges virágképzés arányaiban nagyobb energiaráfordítást igényelt a PP populáció egyedeitől.

A megtermékenyülési arányon túl, az egyedenkénti termések száma is fordított mintázatot mutatott a virágszámhoz képest: a legalacsonyabb és a legmagasabb populáció - amely átlagosan a legtöbb virágot hozta – a legkisebb átlagos termésszámot mutatta. Alapvetően a megtévesztő fajok esetén a virágszámmal nem nő se a beporzott növények aránya, se a termések száma, mivel a már csalódott beporzók hamarabb felismerik és elkerülik a nagyobb virágzatú egyedeket, illetve nem látogatják végig az összes virágot (Jersáková et al., 2006). Emiatt, illetve azért, mert a virágok létrehozása annyira költséges, hogy a következő évi vegetatív hajtások is megsínylik a létrehozásukat (Bódis & Molnár, 2011), a legtöbb esetben nem hatékony stratégia a virágszám növelése a szaporodási siker növelése céljából. Mi is azt tapasztaltuk, hogy a két legnagyobb termésképzést mutató populációban a virágzatok mérete közepes volt és a virágok számától nem függött se a megtermékenyülésük valószínűsége, se a megtermékenyült virágok aránya. Ezzel szemben a legalacsonyabban fekvő J populációban és a legmagasabban fekvő PP populációban sokkal nagyobb virágzatokat fejlesztettek az egyedek. Ez a PP populáció egyedeinek nagyobb költséggel járhatott, de nagyobb hasznot is hozott, mert ugyan ott a megtermékenyülés valószínűsége nem nőtt a virágszámmal, de az egyedenkénti termésszám szignifikánsan magasabb lett, mint a J populációban. Ennek ellenére, mindkét populációban messze lemaradt a termésképzési siker a többi hegyi populációéhoz képest.

3.8. Következtetések és javaslatok

Összességében, kutatásunk rámutatott, hogy a magassági grádiens mentén vizsgált populációk között az egyes vegetatív és reprodukív jellegek variabilitása segíthet megérteni nemcsak az populációk állapotát, de rajtuk keresztül az egész faj stratégiáját és érzékeny pontjait is. Az eredmények arra utalnak, hogy a faj generatív szaporodását leginkább a beporzóival való szoros kapcsolata korlátozza, ami miatt sem a legmagasabban, sem a legalacsonyabban előforduló

populációkban nem érzi igazán jól magát. A legmagasabban fekvő terület időjárása valószínűleg maguknak a beporzóknak nem kedvez, míg a legalacsonyabban fekvő területen a beporzók által elsődlegesen preferált harangvirágok hiánya, illetve a nagyobb virág-kompetíció miatt csökken a beporzás mértéke. A felmelegedő klíma hatása ez alapján nem egyértelműen megjósolható, az utánzott harangvirágfélék és a specifikus beporzók klímára adott reakcióinak vizsgálata lenne szükséges hozzá. Emellett fontos lenne feltérképezni, hogy más fajok is végeznek-e beporzást és több évig figyelemmel kísérni a növény populációinak dinamikáját, hogy az éveken átívelő összefüggések figyelembevételével tovább pontosíthassuk a levont következtetéseket.

3.9. A kutatásban való részvétel és a hozzá kapcsolódó publikációk

A fejezetben bemutatott kutatásban a terepi adatok gyűjtését Gilián Lilla és Nagy János György végezte, míg én az adatok elemzését csináltam (Zsinka Bernadettel együtt), illetve a cikk megírásában vállaltam jelentős szerepet. A kutatás eredménye az alábbi cikkben jelent meg:

Gilián, L. D.; Endrédi, A.; Zsinka, B.; Neményi, A.; Nagy, J. Gy. (2019): Morphological and reproductive trait-variability of a food deceptive orchid, *Cephalanthera rubra* along different altitudes. *Applied Ecology and Environmental Research* 3, p5619-5639. IF(2019): 0.689, SJR rank: Q3

4. VÉDETT NÖVÉNYEK REPRODUKTÍV JELLEGEI ÉS TERMÉSZETVÉDELMI JELENTŐSÉGÜK

4.1. Bevezetés

A ritka növényfajok élettörténeti tulajdonságai gyakran kevésbé ismertek (Kattge et al., 2020), és e fajok relatív jelentőségét az ökoszisztéma működésének fenntartásában sokáig alábecsülték (Grime, 1998). Azóta számos tanulmány kimutatta, hogy a ritka fajok sokszor fontos és sérülékeny ökoszisztéma-funkciókat látnak el (Lyons et al., 2005; Mouillot et al., 2013), mivel gyakran egyedi funkcionális jelleg-kombinációkkal rendelkeznek az adott közösségben (Jain et al., 2014), így jelentősen hozzájárulhatnak a funkcionális diverzitáshoz. Továbbá, alapvető szerepet játszhatnak a táplálékhálózatok stabilizálásában (Säterberg et al., 2019), és jelenlétük akár erősítheti egy közösség invázióval szembeni ellenálló képességét is (Lyons & Schwartz, 2001). Vagyis, az ökoszisztéma működésében és az ökoszisztéma-szolgáltatások fenntartásában betöltött szerepük jelentős lehet (Dee et al., 2019) ahhoz képest, milyen kis egyedszámban fordulnak elő a közösségekben. A ritka fajok azonban sérülékenyebbnek számítanak az éghajlatváltozással, az élőhelyvesztéssel, a zavarással vagy a biológiai inváziókkal szemben, így elvesztésük aránytalanul nagy mértékben hozzájárulhat a jelenlegi kihalási válsághoz (Enquist et al., 2019; Pimm et al., 1988).

Hatékony in-situ (élőhelyen belüli) és ex-situ (élőhelyen kívüli) megőrzésükhöz azonban elengedhetetlen nemcsak a populációk és az élőhelyek alapos ismerete, de a csírázással és a magoncok megtelepedésével kapcsolatos élettörténeti jellemzők alapvető ismerete is, amelyek jelentősen befolyásolhatják a populációk növekedését, stabilitását és terjedését (Pence et al., 2022; Saatkamp et al., 2019). Ez az ismeret a ritka fajok hatékony visszatelepítéséhez is elkerülhetetlen (Godefroid et al., 2011), és még fontosabb a veszélyeztetett egynyári növények esetében, amelyeknél - rövid életciklusuk miatt - a magról történő megújulás kulcsfontosságú folyamat.

Ugyanakkor pont ezekről a jellegekről tudjuk a legkevesebbet, különösen a ritka, gazdaságilag nem jelentős fajok esetén, miközben egyre több kutatás mutatja ki, hogy ismeretük jelentősen hozzájárulhat ahhoz, hogy megértsük és előre jelezzük a fajok környezeti változásokra adott válaszait (Jiménez-Alfaro et al., 2016; Saatkamp et al., 2019).

4.2. Célkitűzések

Az itt bemutatott kutatásunk elsődleges célja három kevésbé ismert, veszélyeztetett egynyári, pillangósvirágú növényfaj, a kunsági bükköny (*Vicia biennis* L.), a hólyagos here (*Trifolium vesiculosum* Savi.), és a tekert csüdfű (*Astragalus contortuplicatus* L.) életstratégiájának és szaporodással kapcsolatos tulajdonságainak kísérletes vizsgálata volt, hogy olyan – elsősorban a magokra fókuszáló – jelleg-adatokat gyűjtsünk, melyek kulcsfontosságúak a populációk megtelepedéséhez és fennmaradásához. Célunk volt továbbá, hogy kihasználva a jelleg-alapú megközelítések relatív taxon-függetlenségét, a már ismert és újonnan gyűjtött jelleg adatokat összevessük a szakirodalomból ismert összefüggésekkel és segítségével feltárjuk a fajok sebezhetőségének lehetséges forrásait, megértsük jelenlegi demográfiájukat és elterjedésüket. A vizsgálat fő kérdései az alábbiak voltak:

- Mekkora a hazai populációkból gyűjtött magvak
 - tömegének,
 - fizikai nyugalmi állapotának és
 - csírázókéességének (életképességének) mértéke és szórása?
- Mekkora a fajok magjainak potenciális élettartama, milyen magbank típussal rendelkeznek?

4.3. Irodalmi áttekintés

4.3.1. Magjellegek csoportosítása és a vizsgált jellegek ismertetése

A magok a növényi populációk megújulásának, stabilitásának és terjedésének legfontosabb eszközei, így vizsgálatuk elengedhetetlen ahhoz, hogy megértsük, miként szerveződnek és változnak a növényi közösségek, illetve mi a sorsa a bennük élő egyes növényfajoknak.

A magokhoz megannyi funkcionális jelleg köthető. Ezeket Jiménez-Alfaro et al. (2016) gyakorlatias szempontok alapján három fő csoportba sorolja:

1. A morfológiai jellegek, mint amilyen a magok tömege, alakja, felszíne vagy a maghéj vastagsága, a magok külső/belső vizsgálatával könnyen azonosíthatók és olyan funkciókkal mutatnak összefüggéseket, mint a terjedés, elfekvés a talajban vagy reakciók a vízre/tűzre.
2. A biofizikai jellegek a maghéj, az endospermium és az embrió kémiai és fizikai tulajdonságait írják le és leginkább a magok vízháztartásával függenek össze, de a széllel és vízzel való terjedésben is szerepet játszhatnak. Ilyen jellegek például a maghéj vízáteresztő képessége, a mag víz-, és olaj-tartalma vagy lebegési képessége a vízen.

3. A harmadik csoportba pedig a csírázással kapcsolatos jellegek kerültek, melyek egy része a csírázáshoz szükséges feltételeket írja le (pl. fény-, hő-, és oxigénigény), másik része pedig a csírázás idejével és menetével kapcsolatos (pl. csírázási képesség, csírázási sebesség, megnyugalom típusa, magok élettartama). Ezek arról adnak információt, hogy milyen környezethez adaptálódott, illetve milyen környezetben fejlődött a növény, és segítenek megbecsülni az extrém behatásokra történő reakcióit is (Jiménez-Alfaro et al., 2016).

Kutatásunk során mi négy olyan magjelleg vizsgálatát választottuk, melyek fontos információkat hordozhatnak arról, hogy milyen környezethez adaptálódtak a vizsgált veszélyeztetett növényfajok és milyen esélyekkel küzdenek majd meg a klímaváltozással. A morfológiai jellegek közül a magok tömegét mértük meg, míg a biofizikai jellegek közül a maghéj vízáteresztő képességét, hogy megállapítsuk az úgynevezett fizikai dormancia jelenlétét. A csírázási jellegek közül pedig a csírázási képességet (magéletképességet), a megnyugalom mértékét és a magok potenciális élettartamát néztük. Ezen jellegek funkcióját és jelentőségét az alábbi alfejezetekben foglalom össze.

4.3.1.1. A megnyugalom (dormancia) jelentősége és típusai

A megnyugalom (dormancia) a magok azon állapota, amikor időlegesen gátolt a fejlődésük és növekedésük. Célja, hogy biztosítsa, hogy a magok a megfelelő időben/körülmények között csírázzanak csak, maximalizálva a sikeres magonc-megtelepedés valószínűségét.

A szakirodalom elkülöníti az elsődleges (primer) megnyugalmat, amely a frissen kifejlődő magok utóérését biztosító megnyugalmi fázis, illetve a másodlagos (szekunder) megnyugalmat, amely már a teljesen érett magok esetén akadályozza a csírázást (Baskin & Baskin, 2004). A nyugalmi állapot fenntartására sokféle mechanizmus alakult ki, melyek egy része a környezeti hatásoktól függetlenül késlelteti a csírázást (endogén nyugalmi típusok), míg mások a környezettől függően tartják fent a nyugalmi állapotot (exogén nyugalmi típusok) (1. táblázat).

1. táblázat. Magnyugalmi típusok K. M. Tóth (2015) dolgozatából átvéve

Elsődleges megnyugalom típusai		Másodlagos megnyugalom típusai	
Endogén	Exogén	Endogén	Kombinált
morfológiai	fizikai		
élettani	mechanikai	élettani	exogén és endogén
morfológiai + élettani	kémiai		típusok kombinációja

A megnyugalom típusát leginkább genetikai tényezők határozzák meg, az egyes típusok kialakulása és elterjedése az egyes növénycsaládokban jól nyomon követhető (Baskin & Baskin,

2004; Willis et al., 2014). A pillangósvirágúak (*Fabaceae*) családjába tartozó fajok túlnyomó többsége rendelkezik valamilyen - többnyire fizikai, ritkábban élettani vagy kombinált (azaz fizikai + élettani) – magnyugalmi stratégiával (Baskin & Baskin, 1998; Jayasuriya & Wijetunga, 2013; Wyse & Dickie, 2018). Az élettani nyugalmi állapot esetén bizonyos anyagszere termékek jelenléte/hiánya váltja ki a nyugalmi állapotot és lebomlásukkal vagy termelődésükkel válnak csírázóképesé a magvak. Ennek a stratégiának az elsődleges szerepe a csírázás gátlása mindaddig, amíg a környezeti feltételek nem lesznek kedvezőek a csíranövények életben maradásához (pl. a téli egyényáriak esetében a nyári időszak végének kivárása vagy a tavaszi csírázása, mérsékeltövi fajoknál a tél végének kivárása (Van Assche & Vandeloos, 2010; Wyse & Dickie, 2018)). Ezzel szemben a fizikai nyugalmi állapotban lévő, úgynevezett keménymaghejú magvak még kedvező körülmények között sem tudnak kicsírázni, amíg a maghéjban lévő, a vizet át nem eresztő struktúráik mechanikai vagy hőhatások miatt meg nem sérülnek, le nem bomlanak (Baskin & Baskin, 2004; Renzi et al., 2014). A kemény maghéjnak köszönhetően ezek a magok kevésbé érzékenyek a hőmérséklet és páratartalom változására, gyakran hosszabb ideig képesek megőrizni csírázóképeségüket akár a talajban elfekve is (Murdoch, 2014), és valószínűleg kisebb magpredációs kockázatnak is vannak kitéve, mivel nem bocsátanak ki olyan illékony anyagokat, melyek alapján a kistestű magfogyasztó emlősök megtalálják őket akár a talajban eltemetve is (Paulsen et al., 2013). Így a fizikai dormancia elsődleges szerepeként az úgynevezett kockázat-elosztó (bet-hedging) hatását szokás kiemelni, mivel akár évekre széthúzhatja az adott évben termelődött magok csírázását, ezzel csökkentve a kedvezőtlen évek negatív hatását a populációra. Ez még fontosabb az egy- vagy kétnyári fajok esetén, különösen ha nagyon változékony élőhelyen élnek, mivel életük vegetatív szakasza rövid, így egy nagy méretű, dormans magokból álló, ellenálló magbank híján a populációkat erősen veszélyeztetné egy-egy kedvezőtlen év (Childs et al., 2010; D. Cohen, 1966; Pake & Venable, 1996).

Habár a magnyugalom típusa genetikailag meghatározott, mértéke (vagyis a dormans magok aránya egy magtételben) már nagyban függ a mag érésének környezetétől. Még az egyényári növények esetében is leginkább az erősen kiszámíthatatlan, sztochasztikus környezetben várható következetesen magas dormancia (Philippi, 1993; Venable & Brown, 1988; Volis & Bohrer, 2013). De kevésbé változékony élőhelyeken is megfigyelhető, hogy a magtermelés évének időjárása (azaz elsősorban az éves csapadék) is módosíthatja a termelt dormans magok arányát, különösen az eleve rossz vízellátottságú élőhelyeken (Cseresnyés-Bózsing, 2010). Ez alapján a nyugalomban lévő magok aránya jó indikátora lehet az egyes élőhelyek és az egyes évek minőségének.

4.3.1.2. A magbank szerepe és típusai

A magok élettartama (*seed longevity*), azaz, hogy mennyi ideig képesek megőrizni csírázókéességüket a veszélyeztetett, egyéves/kétéves növénypopulációk túlélését befolyásoló kulcsfontosságú mag jelleg, mivel populációik nagy része magok formájában, a magbank részeként él. A magok átlagos élettartama nagy változatosságot mutat a növényvilágban, sőt, akár egy növény családon belül is. Például, a pillangósvirágúak családjában egyszerre találhatunk rövid magélettartammal rendelkező és extra hosszan túlélő magvakat termő fajokat is (Csontos, 2001; Kleyer et al., 2008; Sonkoly et al., 2022). Ez utóbbira példák egyes *Acacia* fajok, melyek magjai akár 150-200 év után is képesek a csírázásra (Daws et al., 2007; Leino & Edqvist, 2010). Habár, a potenciális vagy átlagos magélettartam egy faj szintű jellemző, és függ a faj filogenetikájától és élettörténetétől (K. Thompson et al., 1998), ez a jelleg is mutat fajon belüli változatosságot, ugyanis a magérlelés környezete, de még inkább az elfekvés (vagy tárolás) körülményei befolyásolják, hogy egyes magok meddig képesek megőrizni a csírázókéességüket: például, egyes sás (*Carex*) fajoknál kimutatták, hogy habár a szárazon tárolt magok általában nagyon hamar, sokszor egy éven belül elveszítik életképességüket (van der Valk et al., 1999), a talajban sok faj hosszú ideig, akár évtizedekig eláll és csírázóképes marad (Allessio Leck & Schütz, 2005; Schütz, 2000).

A magélettartam fajon belüli variabilitása, bizonytalansága miatt, és a fajok könnyebb összehasonlíthatósága érdekében K. Thompson (1993) létrehozott egy egyszerű, mindmáig népszerű és széles körben használt magbanktípus-rendszert, amelybe minden faj besorolható magjainak potenciális élettartama alapján:

- 1) *Tranziens* (vagyis úgynevezett átmeneti) magbankkal rendelkeznek azok a fajok, melyek magjai egy éven belül elveszítik csírázókéességüket,
- 2) *rövid távú perzisztens* magbankot tartanak fenn azok a fajok, melyek magjai egy évnél tovább, de öt évnél rövidebb ideig őrzik meg csírázókéességüket, míg a
- 3) *hosszú távú perzisztens* magbankkal rendelkező fajok magjai öt év után is képesek a csírázásra.

Ezt a kategóriarendszert használja azóta sok, magjellegeket is tároló adatbázis, habár egyes esetekben a két perzisztens csoportot összevonva, mivel nem minden esetben könnyű eldönteni, melyikbe is tartozik egy adott faj. Mint minden kategóriarendszer, ez a típusrendszer is nagyon leegyszerűsített, így sok információt veszítünk azzal, ha ezt használjuk és nem a magélettartam egzakt, kimért értékeit, mégis nagyon hasznos lehet, ha például különböző jellegek, fajokon átívelő összefüggéseit szeretnénk megvizsgálni.

4.3.1.3. A magok tömegének változatossága és jelentősége

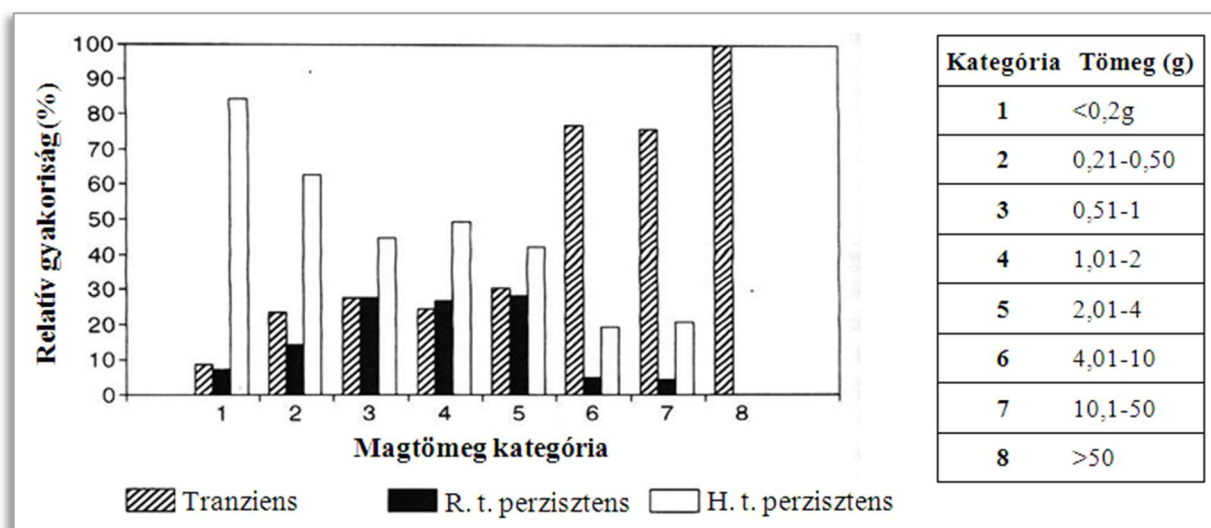
A magok tömege egy könnyen mérhető, ugyanakkor jelentős ökológiai információt hordozó jelleg, mivel szoros összefüggést mutat az életmenet-stratégia fontos komponenseivel: hatással van a növények terjedésére, a magoncok megtelepedésére és azok túlélésére is, így nem meglepő módon ez az egyik leggyakrabban mért és elemzett növényi jelleg.

A magtömeg jelentős variabilitást mutat mind fajok között, mind egyazon faj egyedei között, mind pedig az egyes egyedek által termelt magok között. Sonkoly et al. (2014) szakirodalmat áttekintő munkájában alaposan körbejárja a magtömeg variabilitásának lehetséges okait a különböző szerveződési szinteken. Következtetései szerint a különböző fajok átlagos magtömegének variabilitását egyes genetikai (genomméret), életmenet-, (életforma és testméret), és környezeti tényezők (elsősorban az élőhely hőmérséklete és a besugárzás mértéke) egyaránt jól magyarázzák. Ezek a paraméterek egymással is összefüggnek, így az eltérő átlagos magtömegek mögött húzódó mechanizmusok kibogozása elég nehézkes. A fenti komplex hatásokkal szemben, egy adott fajon belül az egyedek közti különbségeket sokkal inkább az anyanövények lokális környezetének illetve az azzal összefüggésbe hozható tulajdonságainak (pl. méretének) és stratégiájának változatossága határozza meg. Ez utóbbi, az eltérő stratégia abból adódik, hogy az egyed által termelt magok száma és mérete csereviszonyban áll, így az egyes egyedek ugyanazt az energiát máshogyallokálhatják a magtermelésbe: termelhetnek nagyobb méretű, de kevesebb vagy kisebb méretű, de több magot is. Az anyanövényen belüli magtömeg-változatosság pedig leginkább abból ered, hogy más a mérete a növény más részein létjött magvaknak, illetve az imént említett magszám – magtömeg csereviszony is hatással van rá, például változhat az évek között, hogy inkább a magok számára vagy a méretére fordítja a növény a rendelkezésre álló energiamennyiséget.

Mivel a magtömeg is kellően variábilis a fajok között, ugyanakkor összefügg más ökológiai és biológiai tulajdonságokkal, a jelleg-alapú közösségökológiai vizsgálatok igen gyakran használják. Ebben az esetben is megkönnyíti a fajok összehasonlíthatóságát, ha a folytonos, de fajon belül is variábilis jellegből egy egyszerűbb, kategóriákon alapuló jelleget készítünk. Csontos (2001) ki is dolgozott egy ilyen rendszert, aminek segítségével 8 nagyobb magtömeg-kategóriába sorolhatók a fajok. A magbanktípus-rendszerhez hasonlóan ez a kategória-rendszer is erősen leegyszerűsített és nem alkalmas finom különbségek kimutatására, de a nagyobb léptékű, erősebb összefüggéseket segíthet észrevenni (lásd a következő alfejezetben).

4.3.1.4. A magjellegek összefüggései egymással és más életmenet-jellegekkel

Már a fenti leírásokból is kitűnik, hogy az egyes magjellegek összefügghetnek egymással és más életmenet-jellegekkel (pl. életforma, testméret) is. Egy faj magjainak várható élettartama például összefüggést mutat a magtömeggel, a faj életformájával és bizonyos környezeti tényezőkkel is, melyekhez az adott faj adaptálódott. Több korábbi kutatás is rámutatott, hogy a kisebb átlagos magtömegű fajok nagyobb valószínűséggel rendelkeznek hosszú távú perzisztens magbankkal (azaz öt év elteltével is életképes magvakkal) (Hodkinson et al., 1998; K. Thompson et al., 1993). A korábban említett magbanktípus-, és magtömegkategória-rendszerek használatával Csontos (2001) a hazai flóra fajainál is hasonló tendenciát figyelt meg (11. ábra): a három legnagyobb magokkal rendelkező csoportban, vagyis a 4g-nál nehezebb magokkal rendelkező fajoknál, több, mint 75%-uk magjai egy éven belül elveszítik csírázóképességüket, míg a kis magvú fajok jelentős része rendelkezik perzisztens magbankkal.



11. ábra. A hazai fajok magtömegének és magbanktípusának összefüggése Csontos (2001) nyomán (átvéve K. M. Tóth (2015) dolgozatából).

Másrészt, azt is kimutatták, hogy a rövidebb életidejű fajok, és a zavart élőhelytípusok (gyakran szintén egynyári) élőhelyspecialistái hosszabb magélettartamot mutatnak a talajban, mint a stabil, zavartalan élőhelytípusokra specializálódott növények (K. Thompson et al., 1998).

A fajok átlagos magtömege nem csak a magok élettartamával korrelál, de akárcsak az utóbbi, szintén függ az adott faj életformájától és testméretétől is. Mind nemzetközi, mind hazai kutatásokban megfigyelték, hogy az átlagos magtömeg az egyéves, alapvetően kisebb méretű lágyszárúaktól az évelő és többnyire nagyobb méretű fásszárúak felé növekvő tendenciát mutat (Baker, 1972; Csontos et al., 2007). De a lágyszárú növénycsaládokon belül is látható egy növekvő magméret a fajok méretének függvényében. Ezek mellett pedig a hőmérséklet és a fényviszonyok

is számítanak: az északabbra előforduló fajok magtömege általában kisebb, és az árnyékosabb, zártabb élőhelyekhez adaptálódott fajoké nagyobb (Sonkoly et al., 2014).

Látható, hogy a különböző jellegek komplex kapcsolatban állnak, néha nem teljesen egyértelmű, hogy közvetlen vagy közvetett módon. Azonban az ilyen összefüggések ismerete segíthet abban, hogy a hiányos ismereteket becslésekkel kipótoljuk, vagyis egyes magjellegek ismeretében következtessünk egy növényfaj más tulajdonságaira is, ami elősegítheti hatékonyabb védelmüket.

4.3.2. A célfajok rövid ismertetése és összehasonlítása

4.3.2.1. A kunsági bükköny (*Vicia biennis* L.)

A kunsági bükköny a Pillangósvirágúak (*Fabaceae*) családjába tartozó, felkapaszkodó megjelenésű, fokozottan védett növényfaj (12. ábra). Leírója eredetileg kétévesként (*hemitherophyta*) jellemezte, ezt őrzi a „*biennis*” kifejezés a faj nevében, ugyanakkor egyre több forrás említi egynyáriként (Király, 2009; Lesku & Molnár, 2007). Habár az egyik legfrissebb publikációban Botta-Dukát és munkatársai (2023) életforma-besorolása szerint a faj olyan lián (más növényekre felkapaszkodó) életmódú növény, mely az avarszíntén található rügyeivel képes áttelelni, saját tapasztalataink ezt nem támasztják alá. Az általunk vizsgált minden, természetes élőhelyen vagy botanikus kertben élő egyed egyéves növényként viselkedett, második évben nem hajtott ki (Endrédi, 2010, 2012).



12. ábra. A kunsági bükköny (*Vicia biennis*). Fotó: Nagy János György

A kunsági bükköny többnyire üde élőhelyekhez kötődik: víztesteket kísérő galéria erdők, bokor füzesek, vagy náddal szegélyezett vízmosások szegélyeiben, vagyis ártéri szegélytársulásokban él a sztyeppzóna területén (Simon, 2004; Soó, 1980). Ezeket az élőhely-típusokat a földhasználat, az éghajlati változások és az idegenhonos özönnövényfajok is erősen befolyásolják (Schindler et al., 2016; Stohlgren et al., 1998). Soó (1980) szerint az élőhelyeire jellemző a nedves, kötött, agyag-, vagy öntéstalaj. Az egyik legnagyobb populáció élőhelyén a talaj vizsgálatával mi is kimutattuk korábban, hogy a talaj jó minőségű öntéstalaj: magas szervesanyag-tartalommal, enyhén savanyú kémhatással, jó víztartó-képességgel, és közel optimális makroelem-tartalommal rendelkezik (Endrédi, 2012). Ugyanakkor Somlyay & Bauer (2013) talált nagyobb állományokat vízközei parlagokon, sőt, száraz, gyomos kaszálóréteken is, ami azt sejteti, hogy a növény nem biztos, hogy erősen kötődik az üde

területekhez, legalábbis rövid távú megtelepedéséhez ez nem szükségszerű. Saját kísérleteink azt mutatják, hogy az egyedek túlélése, növekedése és termésképzése is drasztikusan csökken szárazabb, rosszabb vízellátottságú területen, ugyanakkor ilyen szuboptimális környezetben is képesek a túlélő egyedek több száz magot hozni, erősítve a terület magbankját (Endrédi, 2010).

Bár a faj elterjedési területe széles (Magyarországtól egészen Kazahsztánig megtalálható (Roskov et al., 2006)), populációi gyakran elszigetelten, egymástól távol helyezkednek el és az egyedek száma nagy populáción belüli variabilitást mutat az egyes évek között. A növény legnyugatibb populációi Magyarországon, a Pannon Biogeográfiai Régióban élnek.

Magyarországon valószínűleg sosem volt gyakori, már 1908-ban, az első növények között javasolták védelemre (Farkas, 1999). Az 1900-as évekből szórványosan találunk herbáriumi példányokat (Molnár et al., 2000), de a '90-es évek végétől folyamatosan kerültek elő újabb állományai. Az elmúlt 25 évben összesen 15 populációját regisztrálták a Magyarországi Flóratérképezési Adatbázisban (Bartha et al., 2023), melyekre a Tisza és mellékfolyói mentén, de nem feltétlen üde élőhelyeken bukkantak rá. E populációk egyedszáma igen változatos, volt, ahol csak egy példányt találtak, míg máshol több, mint 100 tövesre becsülték az állományt. De ez az évek között is nagy varianciát mutathat. Mivel a faj nálunk élő, marginális populációi az éghajlat okozta élőhelyváltozások miatt veszélyeztetett helyzetben vannak (Király, 2007; Thuiller et al., 2005), a Hortobágyi Nemzeti Park Igazgatóság élőhelyen kívüli, úgynevezett ex-situ szaporítását javasolta (Házi & Lesku, 2006).

A kunsági bükköny közösségben betöltött szerepéről – így elvesztésének közösségi következményeiről – nem sok irodalmi adat áll rendelkezésre. Az alapján, amit tudunk, a növény családra jellemző, nektárban gazdag, széles beporzó-spektrumot kiszolgáló virágai, magas fehérje-tartalmú, relatíve nagy méretű magjai és hosszú ideig tartó, folyamatos virágzása és termés-érlelése miatt fontos táplálékforrás lehet a beporzók és magfogyasztók számára, különösen azokon az élőhelyeken, ahol kevés hasonló növény fordul elő (pl. nádas szegényekben). A szintén a családra jellemző gyökérszimbiontái pedig a légköri nitrogén megkötésével megváltoztatják a talajok minőségét, így a növényközösség többi tagja számára is fontos lehet a jelenlétük, különösen nitrogén-szegény élőhelyeken.

Veszélyeztetett természetvédelmi státusza, sérülékenysége, valamint jól ismert mezőgazdasági (pl. *Vicia sativa* L.) és gyomnövény (pl. *Vicia cracca* L.) rokonai ellenére a fajról csak morfológiai adatok és semmilyen funkcionális jellegre vonatkozó adat nem állt rendelkezésre az elmúlt évekig a szakirodalomban vagy a nagy nyilvános adatbázisokban (pl. SID (*Royal Botanic Gardens Kew*, 2020), TRY (Kattge et al., 2020)). Habár a nem rég közétett, a magyar flóra növény-jellegeinek összegyűjtésére szolgáló PADAPT adatbázisban (Sonkoly et al., 2022) már megjelent pár levéljelleg (levélfelület és levél tömeg értékek), illetve egy becslés a magok átlagos tömegére,

számos, természetvédelmi szempontból fontos jelleg még mindig hiányzik. Ez tovább nehezíti a megfelelő természetvédelmi stratégia kialakítását és a pontos előrejelzéseket a faj jövőjével kapcsolatban.

4.3.2.2. *A hólyagos here (Trifolium vesiculosum Savi.)*

A hólyagos here szintén egy pillangós virágú, védett hazai státuszú faj (Király, 2007) (13. ábra). A legtöbb szakirodalom szerint egyéves (therophyta) (pl. Roskov et al., 2006; Simon, 2004), ezt Botta-Dukát et al. (2023) áttelelő egyévesre egészítette ki. Ez utóbbit saját korábbi megfigyelésem

is alátámasztja: a botanikus kertben nevelt egyedeinknél a frissen kiszóródott magok már ősszel csírázásnak indultak, hogy csíranövényként teleljenek át (Endrédi, 2012).

Elterjedését tekintve Dél-Európában és Ázsiában őshonos, Magyarországon éri el elterjedése északi határát (Lesku & Molnár, 2007; Roskov et al., 2006). Itt ritka, a 2000-es évek eleje óta két helyről igazolták: Újszentmargita mellett bukkantak egy állományra (Lesku & Molnár, 2007), melynek 20km-es körzetében találtak még néhány egyedet elszórva 2016-ban (Tihanyi & Gulyás, 2016), illetve a Rétságban, Gávavencsellőn került elő egy példánya 2009-ben (Oláh & Szigetvári, 2014). Ritkaságát nem magyarázza élőhely-preferenciája, ugyanis eddig felfedezett példányait jellegtelen, száraz gyepekben, legelőkön találták, melyek szinte mindenhol előfordulnak.

Ugyanakkor a faj kertészeti változatait sikeresen termesztik téli takarmánynövényként szerte a világ mediterrán éghajlatú területein (pl. USA (Miller & Wells, 1985), Dél-Nyugat Ausztrália (R. B. Thompson, 2005), Dél-Amerika (Ovalle et al., 2010), de Dél-Európa egyes területein is), így biológiájáról és potenciális ökológiai szerepéről valamivel több információval rendelkezünk, mint a kunsági bükköny esetén. Őszi csírázása és szárazságtűrése miatt előnye, hogy olyankor is friss, fehérjében gazdag (akár 30%-os fehérjetartalommal rendelkező) és relatíve könnyen emészthető táplálékot biztosít a növényevők számára, amikor a legtöbb növény nem elérhető (R. B. Thompson, 2005). A kunsági bükkönyre is jellemző nitrogén-fixáló szimbiontái pedig jelen esetben is segítenek a talajok minőségének javításában.

A termesztett növényről szóló szakirodalomban kiemelik, hogy a többi herefajtól eltérően, a hólyagos herének mélyre, akár 0.8-1.5 méterre lenyúló gyökérzete van, ezért jobban tűri a



13. ábra. *A hólyagos here (Trifolium vesiculosum) megjelenése. Saját fotó.*

szárazságot (Ovalle et al., 2010; R. B. Thompson, 2005): 350mm éves csapadékmennyiség felett már jól fejlődik (R. B. Thompson, 2005). A talaj tekintetében sem válogatós, habár leginkább a jó vízáteresztő-képességű, nem túl agyagos, 5-7 közötti pH-jú talajokat preferálja. A pangó vizes, vagy magasabb sótartalmú területeket viszont nem tűri (Miller & Wells, 1985; Ovalle et al., 2010; R. B. Thompson, 2005).

Magjai Ovalle et al. (2010) alapján 1,2 mg körüli tömeggel rendelkeznek és nagy arányú a keménymaghéjúság, vagyis a fizikai dormancia a magtétéleknél: R. B. Thompson (2005) szerint jellemzően 20-90% között, de általában 80% felett mozog a dormans magok aránya, a szárazabb körülmények között érő magoknál azonban ez még magasabb lehet. Ez rövid távon ugyan gátolja a populáció megerősödését, de hosszú távon segítheti a fennmaradását.

Mivel ősszel csírázó egyéves, magjai fiziológiai dormanciával is rendelkeznek. A nyár végét jelző hőmérséklet-csökkenés szükséges a csírázás elindításához: elegendő, ha már a nappali hőmérséklet 25-20°C körülire, az éjszakai pedig 10°C körülire süllyed, de 4.5°C-os hőmérsékleten is kiválóan csíráznak a magok (Miller & Wells, 1985).

Ovalle et al. (2010) szerint a magoncok életképessége magas, Miller & Wells (1985) azonban ennek ellentmondva kiemeli, hogy pont ez az életszakasz az egyik legkritikusabb a növények fejlődésében, ilyenkor rendkívül rossz a kompetíciós képességük, a mellettük növekvő növények könnyen kiszoríthatják őket.

A termesztésbe vont változatok jellegeiről azonban nem tudni, mennyire térnek el a természetes élőhelyeken élő egyedek tulajdonságaitól és ez utóbbiakról szintén nincsenek jelleg-adatok az ismert adatbázisokban, így ahhoz, hogy megértsük a magyarországi populációk helyzetét, szükség van a helyi populációk alaposabb vizsgálatára is.

4.3.2.3. *A tekert csüdfű (Astragalus contortuplicatus L.)*

A tekert csüdfű is egy egyéves életmódú, pillangósvirágú, védett természetvédelmi státuszú faj (Király, 2007) (14. ábra). Eurázsia egész kontinentális részén elterjedt, Kínától egészen Közép-Európáig (Roskov et al., 2006), de többnyire szórványosan, efemer fajként jelenik csak meg (Podlech, 2008). Leginkább a kontinentális folyók időszakosan elöntött, iszapos-homokos talajú árterein, holtágak szárazodó mederrészein, ritkábban iszaptársulásokban tűnik fel (Molnár & Pfeiffer, 1999; Podlech, 2008; Simon, 2004; T. Tóth, 2012).

Magyarországon régebben sokfelé előfordult a Tisza és mellékfolyói mentén (Molnár & Pfeiffer, 1999; T. Tóth, 2012), majd évtizedeken át lokálisan kihaltak vélték, mire a 1999-ben újra előkerült két állománya (Molnár & Pfeiffer, 1999). Azóta sorra bukkantak elő újabb, általában kis egyedszámú populációk például Kunszentmárton (Jakab et al., 2000; T. Tóth, 2003, 2012), Szentes (T. Tóth, 2012), Lakitelek (Somlyay & Bauer, 2013) és újabban Tiszakürt (Orcsik, 2022) határában.

Az egyes adatbázisokban rendkívül kevés információ áll rendelkezésre a faj tulajdonságairól, de az élőhelyeit vizsgálva, úgy tűnik, fontos neki az időszakos elöntések okozta magas nedvességtartalmú, fényben gazdag és versenyszegény élőhely. Mivel ezek a körülmények ritkán és csak rövid ideig adóttak, így feltételezhető, hogy magjai sokáig életben maradnak a talajban.



14. ábra. A tekert csüdfű (*Astragalus contortuplicatus*) megjelenése. Készítette és feltöltötte a botanikaforum.hu-ra "crocodile".

4.3.2.4. A három cél faj összehasonlítása

A fentiek és a PADAPT adatbázis (Sonkoly et al., 2022) adatai (2-3. táblázat) alapján összehasonlítva a három faj élőhelyét és tulajdonságait, fontos hasonlóság, hogy mind a *Fabaceae* családba tartozó, rövid életű fajok (2. táblázat), mely alapvetően meghatározza az életmenet-stratégia egyes összetevőit. Például magjaik nagy valószínűséggel valamilyen mértékű fizikai dormanciával (is) rendelkeznek és a rövid életük miatt hosszabb magélettartam, perzisztens magbank várható. Habár, ha Botta-Dukát et al. (2023) besorolása helytálló, akkor a kunsági bükköny talán nem is olyan rövid életű, így magjai is kisebb eséllyel rendelkeznek hosszú távú perzisztens magbankkal.

2. táblázat A három cél faj életformája és magtömege a PADAPT adatbázis (Sonkoly et al., 2022) adatai alapján

	Életforma		Magtömeg (mg + kategória) (Csontos, 2001; Sonkoly et al., 2022)
	Életforma (Király, 2009)	Módosított Ellenberg-Müller-Dombois életforma (Botta-Dukát et al., 2023)	
Kunsági bükköny	Kétéves (egyéves) (HT(Th))	Lián, avarszintben áttelelő rügyekkel (L, HL)	14.763 (kat: 7)
Hólyagos here	Egyéves (Th)	Téli egyéves (Th, Th_win)	1.078 (kat: 4)
Tekert csüdfű	Egyéves (Th)	Nyári egyéves (Th, Th_sum)	0.303 (kat: 2)

A hasonlóságok mellett van pár markánsan eltérő tulajdonsága is a három fajnak. Egyrészt, élőhely-preferenciájuk egy nedvesség-grádiens mentén helyezkedik el: a tekert csüdfű élőhelyének kvázi versenymentes, friss iszaptársulásaitól a kunsági bükköny többnyire üde, zavart

élőhelyein át a hólyagos here száraz, napos élőhelyéig csökken a talajok nedvességtartalma (3. táblázat). A másik különbség a magok méretében látszik (2. táblázat): csaknem egy-egy nagyságrend különbség látszik a legnagyobb magvú kunsági bükköny és a hólyagos here, illetve a hólyagos here és a legkisebb magvú tekert csüdfű magtömege között. Ezek alapján azt várhatnánk, hogy a kis magvú, nagyon sztochasztikus (ritkán és rövid ideig optimális) környezethez adaptálódott tekert csüdfű magjai tovább megőrzik csírázókéességüket a talajban, míg a Csontos (2001) rendszere alapján majdnem a legnagyobb magtömeg-kategóriába tartozó kunsági bükköny esetleg hamarabb elveszíti azt.

3. táblázat A három célfaj élőhely-preferenciáját összefoglaló mutatóinak összehasonlítása a PADAPT adatbázis (Sonkoly et al., 2022) adatai alapján

	Szociális magatartás-típus (Borhidi, 1995)	Soó-féle TFRN indikátorok (Soó, 1980)	Borhidi-féle TWRNLCS (Borhidi, 1995)	Zólyomi-féle TWR (Zólyomi et al., 1967)	Összesítő
Kunsági bükköny	(Emberi) zavarást tűrő (DT)	4, 4, NA, NA	7,8,8,7,7,7,0	NA	Melegkedvelő, nyirkos/nedves, napos-félárnyékos, nitrogénben gazdag talajú, zavart élőhelyeken élő
Hólyagos here	Specialista stressz-tűrő (S)	4, 2, NA, 1	7,3,8,2,8,7,5	NA	Melegkedvelő, száraz, napos, nitrogén-szegény élőhelyeken élő
Tekert csüdfű	Ritka, specialista stressz-tűrő (Sr)	3, 3, NA, 2	6,8,6,4,8,6,0	5,8,NA	Kevésbé hidegtűrő, mezofil-nedves, napos, nitrogén-szegény élőhelyeken élő

4.4. Anyag és módszer

4.4.1. Magok gyűjtése és tárolása

A kutatásunk első felében a természetes populációkból gyűjtött magok tömegét, életképességét és dormanciáját vizsgáltuk csíráztatásos kísérletek során. Ehhez a kunsági bükköny esetén öt, a hólyagos here és a tekert csüdfű esetén 1, illetve 2 in-situ gyűjtött magtétel állt rendelkezésünkre. Ezután a második kísérlet-sorozatban a magok potenciális élettartamát vizsgáltuk, melyekhez sok esetben az ex-situ populációkról vagy herbáriumi préselt egyedekről gyűjtött magokat használtunk. A magok gyűjtésének és tárolásának részleteit fajonként taglalom.

4.4.1.1. Kunsági bükköny

Az első kísérlet-sorozathoz négy különböző évben (2013, 2014, 2015 és 2017) öt in-situ magmintát gyűjtöttünk három különböző populációból: Tiszaderzs (13T és 14T minta), Lakitelek (14L és 17L minta) és Püspökladány (15P minta).

Valamennyi populáció kis egyedszámú és nagy évek közti ingadozást mutat: A gyűjtések idején a legnagyobb populáció (Tiszaderzs) körülbelül 40 egyedet tartalmazott, míg a többi csak 10-15 egyedet. Egy vegetációs időszakban csak egy maggyűjtést végeztünk, hogy minimalizáljuk a

veszélyeztetett populációk zavarását. A tiszaderzsi és a lakiteleki populációban két különböző évben, összesen kétszer vettünk mintát, míg a püspökladányi populációban csak egy maggyűjtést végeztünk 2015-ben. A mintavételeket augusztusban, a termőidő közepén végeztük. Az ENSCONET (2009) maggyűjtési kézikönyvének kis populációkra vonatkozó javaslatait követve a cél az volt, hogy az összes rendelkezésre álló mag kevesebb, mint 20%-át gyűjtsük be. A populáció méretétől függően véletlenszerűen kiválasztottunk ~7-20 egyedet (a populáció ~50-100%-a), és 2-5 érett (barna és száraz) hüvelyt gyűjtöttünk be róluk. A begyűjtött magminták a növények teljes magtermelésének csak kis részét tették ki, mivel a faj virágzása és termés hozása folyamatos egészen ősz végéig (Endrédi, 2010).

A hüvelyeket felnyitottuk, és csak az érett (kerek, pigmentált) és ép magokat választottuk ki a tároláshoz. Összesen ~46-150 magot gyűjtöttünk populációnként egy gyűjtés során. Az azonos mintából származó (ugyanazon évben és populációban, de különböző egyedekről gyűjtött) magokat összekevertük. A magokat a csíráztatási kísérletet megelőzően hat hónapig sötétben, papírzacskóban, szobahőmérsékleten (20-23°C) tartottuk, így kivárva egy esetlegesen szükséges utóérési fázist.

Mivel az in-situ gyűjtött magok száma nem volt elég magas a csírázási tesztek éveken át történő megismétlésére, az ex-situ (a MATE gödöllői botanikus kertjében termesztett) populációból származó magokat használtunk a magok potenciális élettartamának meghatározásához. Az ex-situ populációt 2009-ben hoztuk létre a legnagyobb in-situ populációból (Tiszaderzs) származó magokból. A populációban a magtermelő egyedek száma 50 és 100 között változott, és minden évben az érett magok mintegy 80%-át gyűjtöttük be. A magok potenciális élettartamának, magbank típusának megállapításához négy különböző évből származó magtételt használtunk: 2009, 2010, 2012 és 2013 (09EX, 10EX, 12EX és 13EX minták). Ezeket az ex-situ magmintákat ugyanolyan körülmények között tároltuk, mint az in-situ magokat: sötétben, papírzacskókban és szobahőmérsékleten (23 °C).

Az ex-situ gyűjtött magok mellett idősebb magokat is kerestünk herbáriumai préselt növényeken. Ehhez két gyűjteményben, az Állatorvostudományi Egyetem, illetve a Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem Szent István Campusának herbáriumaiiban néztük át az összes lepréselt kunsági bükköny egyedet. A talált 4 herbáriumai lapon egy egyed volt félig termései állapotban, melyről 7db magot gyűjtöttünk be a kísérletekhez. Az egyedet 1915.10.10-én, Óbecsén gyűjtötte Kovács Ferenc.

4.4.1.2. Hólyagos here

Az első, életképességet, dormanciát és magtömeget célzó kísérlethez használt magok az újszentmargitai populációról, 2010-ből származtak. A magokat a Hortobágyi Nemzeti Park

munkatársaitól kaptuk és nem áll rendelkezésünkre adat arról, hogy hány egyedről származnak. Tárolásuk a kunsági bükköny magjaival megegyező módon történt.

A magok potenciális élettartamát vizsgáló második kísérletsorozathoz a fenti magtételen túl használtunk több, ex-situ eredetű magtételt is. Az ex-situ populáció is az újszentmargitai populációból származik és 2010-ben lett a MATE gödöllői botanikus kertjébe telepítve. A kísérlethez használt magok három különböző évből (2011, 2012 és 2013), évenként változó (6-35) számú terméss egyedről származtak. Ennél a fajnál nem használtunk herbáriumokról származó magokat kiegészítésnek, mivel a fent említett két gyűjteményben nem találtunk terméss példányokat.

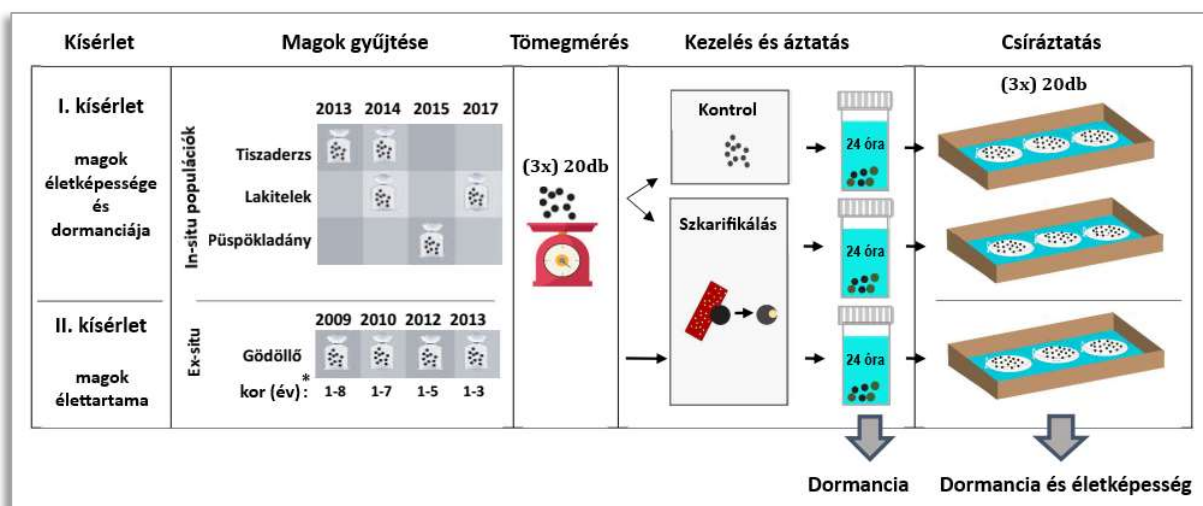
4.4.1.3. Tekert csüdfű

A csíráztatási kísérletekhez három forrásból használtunk frissebb gyűjtésű magokat: egyrészt, magokat gyűjtöttünk Tiszaalpár és Tiszaug határában (2011-ben), illetve Lakitelek mellett (2014-ben). A fenti két mintát pedig kiegészítettük 2013-ban, a gödöllői ex-situ populációról gyűjtött magokkal. A két in-situ állomány a terepbejárásunk éveiben mindössze 2-3 egyedből állt és az ex-situ állományban is csak egy terméss egyedről származtak a magok. A tiszauagi, 2011-es magok összesen 5 leggyűjtött terméss fejecskéből származtak, melyekben 5-14 hüvely sorakozott, összesen több, mint 900 maggal. A lakiteleki 2014-es populációban talált 3 egyedről 3-4 fejet gyűjtöttük, összesen 1150 maggal. A botanikus kertben 2013-ban nevelt állomány esetén csak egy egyed hozott terméseket, ebből 51 magot gyűjtöttünk le. Egyedül a lakiteleki magtétel esetén csíráztattunk friss magokat, a másik két magtétel esetén a csíráztatás már 1,5 évvel a magszórás után történt. Addig a magok a kunsági bükkönyhöz hasonló módon, száraz, szobahőmérsékletű és páratartalmú helyen, papírzacskókban voltak tárolva.

Ennél a fajnál a potenciális magélettartam vizsgálatához használtuk mind a 2011-es tiszauagi gyűjtést, mind a 2013-as botanikus kerti gyűjtést, illetve ezeket a kunsági bükkönyhöz hasonlóan kiegészítettük herbáriumi préselt példányokról származó magokkal. A bükkölynél említett két herbáriumi gyűjteményt átnézve, három terméss egyedet találtunk: Egyrészt, a MATE gyűjteményében két egyed, amiket 1914/15-ben, szintén Óbecsén gyűjtöttek, róluk 134, illetve 366 magot sikerült gyűjteni. Másrészt, az Állatorvostudományi Egyetem gyűjteményében egy 1918-ban, Törökbecsén gyűjtött példányról is szedtünk 514 magot.

4.4.2. Csíráztatásos kísérletek

Kutatásunk során két kísérletsorozatot végeztünk üvegházi körülmények között, hogy meghatározzuk 1) az in-situ magok tömegét, életképességét és fizikai dormanciájának mértékét, valamint 2) a magok potenciális élettartamát. A két kísérlet lépéseit a kunsági bükköny konkrét példáján a 15. ábra mutatja.



15. ábra. A csíráztatásos kísérletek lépései a kunsági bükköny konkrét példáján szemlélítve. Az ábra a fejezet végén feltüntetett, egyelőre bíráltás alatt lévő kéziratból készült. * a csíráztatási kísérletekben az adott magtétel kora (év)

Az összes csírázási kísérletet március elejétől végeztük üvegházban, amikor a hőmérséklet az üvegházban 10°C és 20°C között változott. A Petri-csészékben csíráztatott magokat nedves szűrőpapírra helyeztük, és az öntözés automatikusan, diffúzióval történt 2 cm x 20 cm-es szűrőpapírcsíkok segítségével. A magok megduzzadását és a gyököcske/rügyecske megjelenését 30 napon át napi rendszerességgel monitoroztuk. A talajban csíráztatott magoknál az öntözést a talaj száradásának függvényében végeztük és a sziklevek megjelenését szintén 30 napig monitoroztuk.

4.4.2.1. A magok tömegének, életképességének és dormanciájának meghatározása

A magok életképességét és dormanciáját vizsgáló első kísérlet elrendezését és mintaelemszámait mindhárom faj esetén a 4. táblázat mutatja, az egyes fajokra kifejtve pedig alább foglalom össze.

Kunsági bükköny: A kísérletek előtt megállapítottuk az összes magtétel átlagos magtömegét három, 20-20 magot tartalmazó rész minta lemérésével (15. ábra). A tömegeket analitikai mérleggel, 0,0001 g pontossággal mértük le. A lakiteleki magminták (14L és 17L) esetében nem állt rendelkezésünkre 3×20 mag, ezért az átlagos magtömegek kiszámításához az összes 46-50 magot egyenként lemértük.

Az első kísérletben az in-situ gyűjtött magvak életképességét és dormanciáját vizsgáltuk, elsősorban a fizikai dormanciára (PY) összpontosítva. A legnagyobb magmintából (15P) 120 magot választottunk ki véletlenszerűen a kísérlethez, míg a tiszaderzsi mintákból (13T és 14T) csak 80-80 mag állt rendelkezésre, és a lakiteleki minták (14L és 17L) mind a 46 és 50 magját felhasználtuk a kísérlethez (4. táblázat).

4. táblázat. A magok életképességét és dormanciáját vizsgáló első csíráztatási sorozat kísérleti elrendezése és mintaelemszámai

Faj neve	Maggyűjtés ideje	Maggyűjtés helye	Magminta kódja	Magok kora (év)	Kezelés	Csíráztató közeg	Mintaelem-szám (n)
Kunsági bükköny	2013	Tiszaderzs	13T	1	Kontrol Szkarifikált	Petri- csésze	2*20 2*20
	2014	Tiszaderzs	14T	1	Kontrol Szkarifikált	Petri- csésze	2*20 2*20
		Lakitelek	14L	1	Kontrol Szkarifikált	Petri- csésze	23 23
	2015	Püspökladány	15P	1	Kontrol Szkarifikált	Petri- csésze	3*20 3*20
	2017	Lakitelek	17L	1	Kontrol Szkarifikált	Petri- csésze	25 25
Hólyagos here	2010	Újszentmargita	Tv_10Ú	1	Áztatott Szkarifikált	Földben	66 66
Tekert csüdfű	2011	Tiszaug	Ac_11TU	2	Kontrol	Petri- csésze	3*30
						Földben	33
					Szkarifikált	Petri- csésze	3*30
						Földben	2*33
	2014	Lakitelek	Ac_14L	1	Szkarifikált	Földben	2*20
	2013	Gödöllő (EX)	Ac_13EX	2	Kontrol Szkarifikált	Földben	3*20 3*20

A csírázási vizsgálat előtt minden magtétel felénél a maghéjat egyenként csiszolópapírral megsértettük (szkarifikáltuk), hogy megtörjük az esetleges fizikai nyugalmi állapotot (vagyis a maghéjban lévő vízzáró réteget). A minta másik felét nem szkarifikált kontrollként csíráztattuk. Az összes (kezeletlen és kezelt) magot 24 órán át csapvízben áztattuk a csíráztatás megkezdése előtt. Ezután minden egyes magmintából legalább 20 magot tartalmazó (a 14L esetében 23, a 17L esetében 25 magot tartalmazó) kisebb tételeket csíráztattunk 1-3 Petri-csészében, a rendelkezésre álló magok számától függően (a részleteket lásd az 4. táblázatban). A fizikai nyugalmi állapot mértékének becsléséhez az áztatást követően feljegyeztük a kezelt és a kontroll csoportban a láthatóan duzzadt (vizet felvett) magok arányát az ép, változatlan magvakhoz viszonyítva. A magok életképességét a szkarifikált, duzzadt magok csírázásával becsültük meg, az eredmények értelmezésénél azonban figyelembe vettük a nem csírázott, duzzadt magok között potenciálisan megbújó, kombinált nyugalmi állapotban lévő, életképes magvak lehetséges előfordulását is.

Hólyagos here: A hólyagos herénél is megbecsültük a magok tömegét, 6db 20 magvú, véletlenszerűen kiválasztott csoport lemérésével. A tömegeket szintén analitikai mérleggel, 0,0001 g pontossággal mértük le, majd kiszámoltuk belőle az ezermagtömeget.

Az első kísérletben 2*66db, újszentmargitai magot vetettünk általános virágföldbe (4. táblázat), körülbelül 0.5 cm mélységbe. A magok első felét (66db-ot) a vetést megelőzően 17 órán át

csapvízbe áztattuk, míg a másik felét az áztatás előtt egyesével szkarifikáltuk. A magok kisebb mérete miatt a szkarifikációt ebben az esetben nem dörzspapírral végeztük, hanem egy éles késpengével történt a maghéj megsértése.

Tekert csüdfű: Ennél a fajnál 35-35 magot mértünk le egyesével a fentiekkel megegyező módon, és itt is többnyire talajba vetve vizsgáltuk a magok életképességét (4. táblázat). Egyedül a lakiteleki magtételnél tudtunk előző évben gyűjtött magokat csíráztatni, itt 3*20 magot csíráztattunk pengével történt szkarifikálás követően, szintén felszín-közelbe vetve. A másik két magtételünk (a 2011-es tiszauji és a 2013-as ex-situ eredetű magoknál) csak a gyűjtést követő 1.5 évvel teszteltük a magok életképességét. Az elsőnél mind földbe vetve, mind Petri-csészében csíráztatva megvizsgáltuk a kezeletlen és az előzőleg szkarifikált és beáztatott magok csírázási képességét, az ex-situ eredetű magoknál azonban csak földben csíráztattuk a kezeletlen és szkarifikált magokat.

4.4.2.2. A magok potenciális életképességének vizsgálata

A második csíráztatásos kísérletsorozatban igyekeztünk adatokat gyűjteni arról, hogy a három faj magjai potenciálisan mennyi ideig csírázóképesek, milyen magbank típussal rendelkezhetnek. Ezt vagy ugyanazon magtételek éveken át tartó ismételt csíráztatásával vagy több, eltérő korú magtétel csíráztatásával vizsgáltuk. Sok esetben használtunk ex-situ eredetű magokat is. A kísérletsorozatban használt magtégeket és mintaelemszámokat az 5. táblázat foglalja össze, a kísérletek részleteit pedig ebben az esetben is fajonként taglalom.

5. táblázat. A magok potenciális élettartamát vizsgáló csíráztatásos sorozat kísérleti elrendezései és mintaelemszámjai

Faj neve	Maggyűjtés ideje	Maggyűjtés helye	Magminta kódja	Magok kora (év)	Kezelés	Csíráztató közeg	Mintaelemszám (n)
Kunsági bükköny	2009	Gödöllő (EX)	09EX	2	Szkarifikált	Petri-csésze	3*20
				3			3*22
				4			3*22
				7			3*20
				8			3*20
	2010	Gödöllő (EX)	10EX	2	Szkarifikált	Petri-csésze	3*22
				3			3*22
				6			3*20
				7			3*20
	2012	Gödöllő (EX)	12EX	1	Szkarifikált	Petri-csésze	3*20
				4			3*20
				5			3*20
	2013	Gödöllő (EX)	13EX	1	Szkarifikált	Petri-csésze	3*20
				3			3*20
	1915	Óbecse	15Ó	4	Szkarifikált	Petri-csésze	3*20
				98			7

Hólyagos here	2010	Újszentmargita	Tv_10Ú	1		Földben	66
				2	Szkarifikált	Földben	52
				6		Petri-csésze	3*20
	2011	Gödöllő (EX)	Tv_11Ex	5	Szkarifikált	Petri-csésze	3*20
	2012	Gödöllő (EX)	Tv_12EX	4	Szkarifikált	Petri-csésze	3*20
Tekert csüdfű	2013	Gödöllő (EX)	Tv_13EX	3	Szkarifikált	Petri-csésze	3*20
	2011	Tiszaug	Ac_11TU	2	Szkarifikált	Földben	2*33
				4	Szkarifikált	Földben	2*40
				2	Szkarifikált	Petri-csésze	33+14
	2013	Gödöllő (EX)	Ac_13EX	2	Szkarifikált	Földben	3*20
	1914/15	Óbecse	Ac_14Ó	99	Kontrol	Petri-csésze	31
					Szkarifikált	Petri-csésze	31
	1918	Törökbecse	Ac_18TO	95	Kontrol	Petri-csésze	30
					Szkarifikált	Petri-csésze	30

Kunsági bükköny: A kunsági bükkönnyel dolgozunk a legrégebb óta, így ehhez a növényhez sikerült hosszú távú, konzisztens kísérletsorozatot végezni a magok élettartamának becslésére. Ebben a kísérletben négy ex-situ gyűjtött magtételből (09EX, 10EX, 12EX és 13EX) származó magtételt csíráztattunk ismételten 3-8 éven keresztül, hogy rögzítsük csírázókéességük időbeli dinamikáját (15. ábra, 5. táblázat). Emellett, a 7db 98 éves, herbáriumi gyűjteményből származó magot is felhasználtuk. A kísérletek előtt minden magot szkarifikáltunk és 24 órán át csapvízben áztattuk, hogy megtörjük az esetleges fizikai nyugalmi állapotot.

Hólyagos here: A hólyagos here esetén már kevesebb magtétel és idő állt rendelkezésünkre, így változatosabb, a csíráztatás évétől jobban függő a kísérleti elrendezés is. Itt az előző kísérletben is használt 2010-es újszentmargitai magtételből egy évvel, illetve öt évvel később is csíráztattunk egy-egy almintát (5. táblázat). A két éves magokat (52 darabot) szintén talajba vetve csíráztattuk, de a hat éves magokat már Petri-csészében, ugyanis azt gyanítottuk, hogy földben csíráztatva a valós csírázási képességet következetesen alábecsültük. Ez utóbbi esetben 20-20 magot csíráztattunk 3 ismétlésben. Emellett, a 2011-ből (5 éves), a 2012-ől (4 éves) és a 2013-ből (3 éves), ex-situ állományról gyűjtött magtégeink életképességét is teszteltük Petri-csészékben, 3*20-as mintaelemszámokkal.

Tekert csüdfű: A második kísérletsorozatban (5. táblázat) a korábban használt 2011-es tiszaugi magtételből csíráztattunk kettő, illetve négy éves magokat is. Ehhez borotvapengével történt szkarifikálást és áztatást követően két ismétlésben vetettünk 33-40 magot földbe, de a két éves magok csírázását Petri-csészékben is leteszteltük. Emellett, a 2013-as, ex-situ gyűjtött magokból is csíráztattunk két éves szkarifikált magokat, szintén talajban.

A herbáriumi gyűjteményekből származó, 95-99 éves magok csírázását és dormanciáját Petri-csészékben vizsgáltuk. Ehhez körülbelül 30 magot csíráztattunk kezelés nélkül, illetve ugyanennyit szkarifikálást követően mindkét magtételből.

4.4.3. Adatelemzés

Az adatok ábrázolását és a statisztikai elemzéseket ebben a kutatásban is az R statisztikai szoftverrel végeztük (R Core Team, 2019). Az ábrákat a 'ggpubr' (Kassambara, 2019) csomaggal rajzoltuk, kivéve az kivéve a 15. ábrát, ami az Inscap (Bah, 2010) programban készült.

A különböző magminták csírázókéességét és dormanciáját, valamint a magok tömegének hatását a magok csírázási valószínűségére logisztikus regresszióval (*glm* függvény; R Core Team, 2019), illetve Chi-négyzet vagy Fisher-féle egzakt teszttel hasonlítottam össze, míg az in-situ magminták átlagos magtömegeinek összehasonlítására lineáris modellt (*lm* függvény; R Core Team, 2019) használtam.

4.5. Eredmények

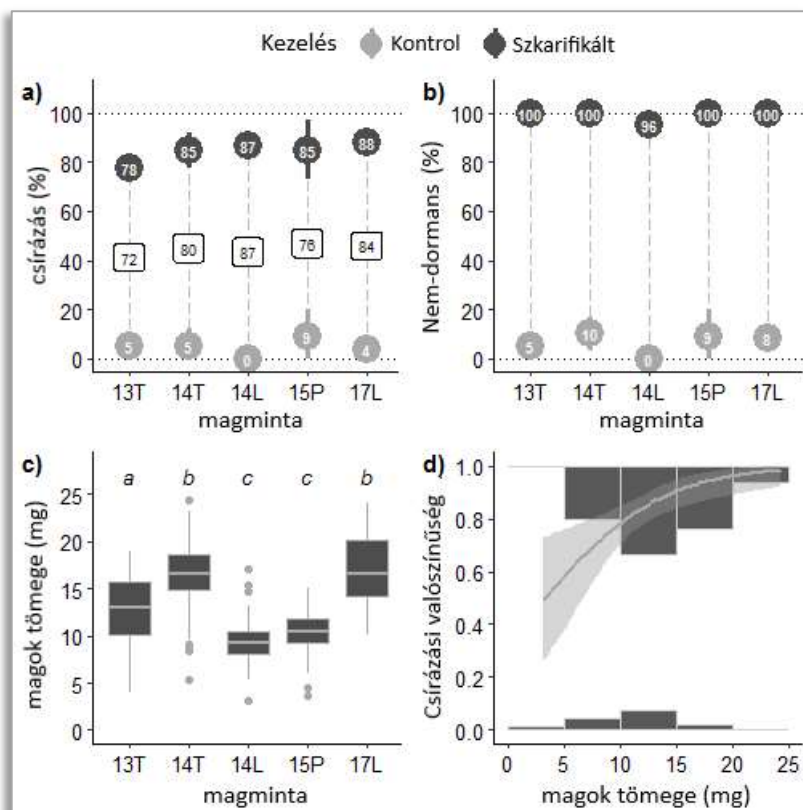
4.5.1. A magok életképessége, tömege és dormanciája

4.5.1.1. Kunsági bükköny

Az eredeti élőhelyről származó magokra vonatkozó eredményeket a 16. ábra foglalja össze.

Általánosságban elmondható, hogy a kunsági bükköny magjai magas életképességet mutattak (a szkarifikált magvak 78-88%-a kicsírázott), és nem volt szignifikáns különbség a különböző helyről illetve évből gyűjtött in-situ magminták között (korrigált $p > 0,08$; logisztikus regresszió) (16a. ábra).

Emellett a fizikai dormancia



16. ábra.. A kunsági bükköny in-situ magjainak életképessége (a), dormanciája (b), tömege (c) és a különböző tömegű magok csírázási valószínűsége / relatív gyakorisága az összes magtétel figyelembevételével (d).

szintje is magas volt minden magmintában (korrigált $p > 0,88$; logisztikus regresszió): a kontroll és a szkarifikált magok csírázása között 72-87% eltérést tapasztaltunk (16a. ábra), és a kontroll magoknak csak 0-10%-a mutatott szemmel látható vízfelvételt (16b. ábra), ami a vizet nem áteresztő maghéj (azaz a fizikai nyugalmi állapot) jelenlétére utal. A magok egyenként történő szkarifikálása megfelelő módszernek bizonyult ennek megtörésére - a magok 96-100%-a tudott vizet felvenni a kezelés után (16b. ábra), és a csírázóképeség is jelentősen megnőtt (16a. ábra).

Majdnem minden minta különbözött az átlagos magtömeget tekintve ($p < 0,001$; lineáris modell) (16c. ábra), még azok is, amelyek ugyanabból a populációból, de különböző évekből származtak (T13/T14 és L14/L17 párok), illetve azok is, amelyeket ugyanabban az évben gyűjtöttünk, de különböző populációkból (T14/L14). A logisztikus regressziós modell szerint a magok csíráképeségének valószínűsége nő a tömegükkel ($p < 0,01$; logisztikus regresszió), és a 10 mg-nál nagyobb tömegű magok csírázási valószínűsége már magasnak tekinthető, meghaladta a 0,8-at (16d. ábra).

4.5.1.2. Hólyagos here

A hólyagos herénél csak 1-1 ismétlésben csíráztattunk 66-66 darab áztatott, illetve szkarifikált és áztatott magot. A csak áztatott magok közül egy sem kelt ki 30 nap alatt, míg az előzőleg szkarifikált magok közül 37-ből, vagyis a magok 56,1%-ból fejlődött csíranövény. Chi-négyzet teszttel összehasonlítva a csírázási arányt elmondható, hogy a szkarifikáció szignifikánsan megnövelte a magok csírázását ennél a fajnál is ($p < 0,001$; Chi-négyzet teszt), ami jelentős mértékű dormanciára utal, habár földben csíráztatva az életképes, illetve a dormans magok arányát is alábecsülhetjük, mivel nem látjuk azon magok arányát, melyek kicsíráztak, de nem értek fel a felszínre (Ellis et al., 1985). A 20-as magcsoportok tömeg-mérése alapján a magok átlagos tömege 0,934 mg (SD: 0,025) volt.

4.5.1.3. Tekert csüdfű

A tekert csüdfű magok csírázási eredményeit a 6. táblázat foglalja össze.

6. táblázat. A tekert csüdfű 1-2 éves magjainak csírázási aránya talajban és Petri-csészében csíráztatva.

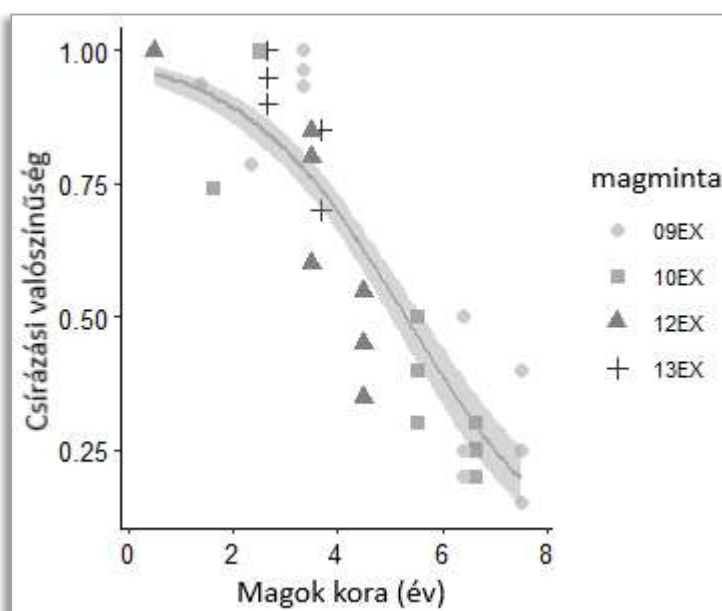
Maggyűjtés ideje	Maggyűjtés helye	Magok kora (év)	Kezelés	Csíráztató közeg	Mintaelem-szám (n)	Csírázás (%)	
						Átlag	SD
2011	Tiszaug	2	Kontroll	Petri-csésze	3*30	2.2%	3.9%
				Földben	33	12.1%	-
			Szkarifikált	Petri-csésze	3*30	96.2%	4.1%
				Földben	2*33	90.9%	12.9%
2014	Lakitelek	1	Szkarifikált	Földben	2*20	90.0%	0.0%
2013	Gödöllő (EX)	2	Kontroll	Földben	3*20	0.0%	0.0%
			Szkarifikált	Földben	3*20	90.0%	10.0%

A lemért 35 db mag alapján a tiszai 2011-es magok átlagos magtömege 0,33 mg (SD: 0,034) volt, míg a kezeletlen magok vízfelvétele alapján a dormancia mértéke 91-95% között mozgott. Ennél a fajnál is azt tapasztaltuk, hogy kezelés nélkül csak a magok 0-12%-a csírázott ki, míg szkarifikáció után az átlagos csírázási százalék több, mint 90%-nak bizonyult (6. táblázat). Érdekes módon, a kontrol magoknál földbe vetve nagyobb csírázási arányt tapasztaltunk, mint Petri-csészében ($p=0,044$; Fisher-féle egzakt teszt), míg a szkarifikált magoknál ez fordítottn jelent meg, habár ez utóbbi különbség nem szignifikáns ($p=0,1935$; Fisher-féle egzakt teszt). A három magtétel csírázási aránya között szintén nem találtunk szignifikáns különbséget ($p>0,05$; Chi-négyzet teszt).

4.5.2. A magok potenciális élettartama

4.5.2.1. Kunsági bükköny

A magéletképességre vonatkozó kísérlet eredményeit a bükköny esetén a 17. ábra mutatja. A magminták között általánosan megfigyelt, magas arányú keménymaghéjúság (azaz a magas kezdeti dormancia) és a szintén magas kezdeti életképesség ellenére az összes vizsgált ex-situ gyűjtött magminta csírázóképesége az első 5-6 évben erőteljes csökkenést mutatott ($p<0,001$; logisztikus regresszió) (17. ábra), a 98 éves, herbáriumából gyűjtött magok közül pedig egyik sem csírázott ki. A logisztikus regressziós modell szerint a csírázóképeség tíz éven belül valószínűleg 10% alá csökken.

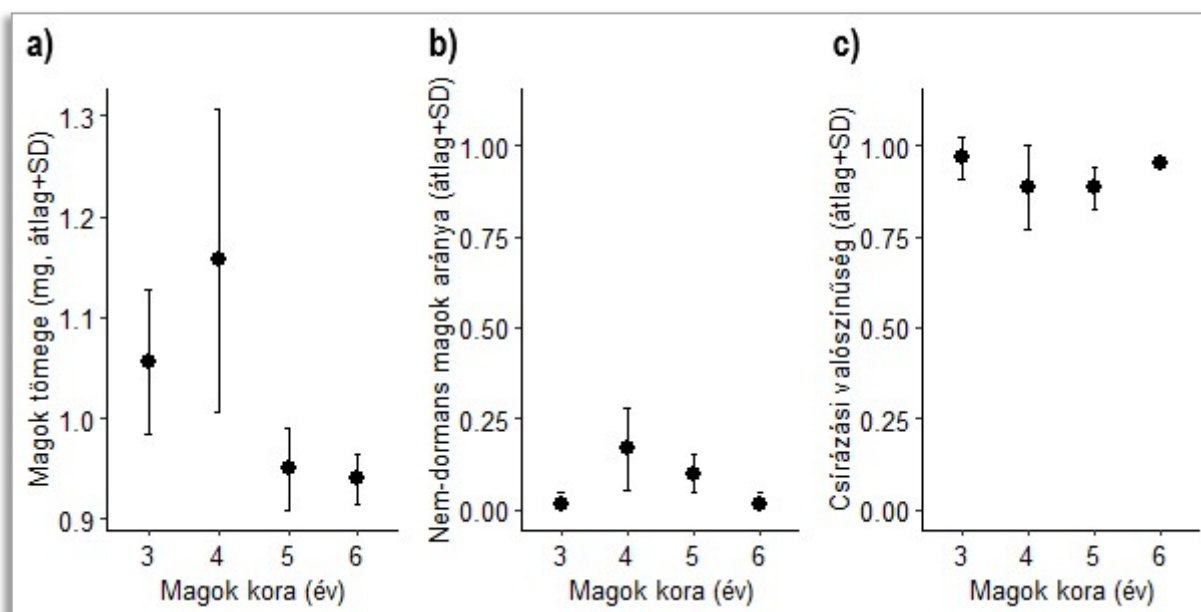


17. ábra. A kunsági bükköny megtételeinek csírázási aránya a magok korának függvényében. A illesztett trendvonal a logisztikus regresszió által becsült összefüggést mutatja. Az ábrán nem tüntettük fel az egyáltalán nem csírázó 7db 98 éves magot.

4.5.2.2. Hólyagos here

A hólyagos here 2010-es, újszentmargitai magjai 2011-ben földbe vetve csak 56,06%-os csírázást mutattak. Egy évvel később, a két éves magok hasonló körülmények között csíráztatva már csak 42,31%-ban csíráztak. Ez alapján feltételezhetnénk, hogy a faj magjai eleve nem voltak túl életképesek és ez már egy év alatt is tovább romlott. Azonban megismételtük ugyanezen magtétel csíráztatását 6 évvel a gyűjtést követően is, csak ezúttal Petri-csészében. Meglepő módon a szkarifikált magok 95%-a kicsírázott mind a 3 Petri-csészében, ami arra utal, hogy erősen

alábecsültük a földbe vetett magok életképességét. Azért, hogy megerősítsük, hogy a faj magjai 5 év után is magas életképességet mutathatnak, hasonló módon, Petri-csészékben csíráztatva megismételtük a kísérletet különböző korú, ex-situ gyűjtött magtétéleken is. Az eredmények alátámasztották, hogy a hólyagos here magjai, a kunsági bükköny magokkal ellentétben nem mutattak jelentős csökkenést a csírázási képességben az első hat évben (18c. ábra): minden magtétel több, mint 85%-a kicsírázott szkarifikálást követően, függetlenül a magok korától vagy tömegétől (18a. ábra).

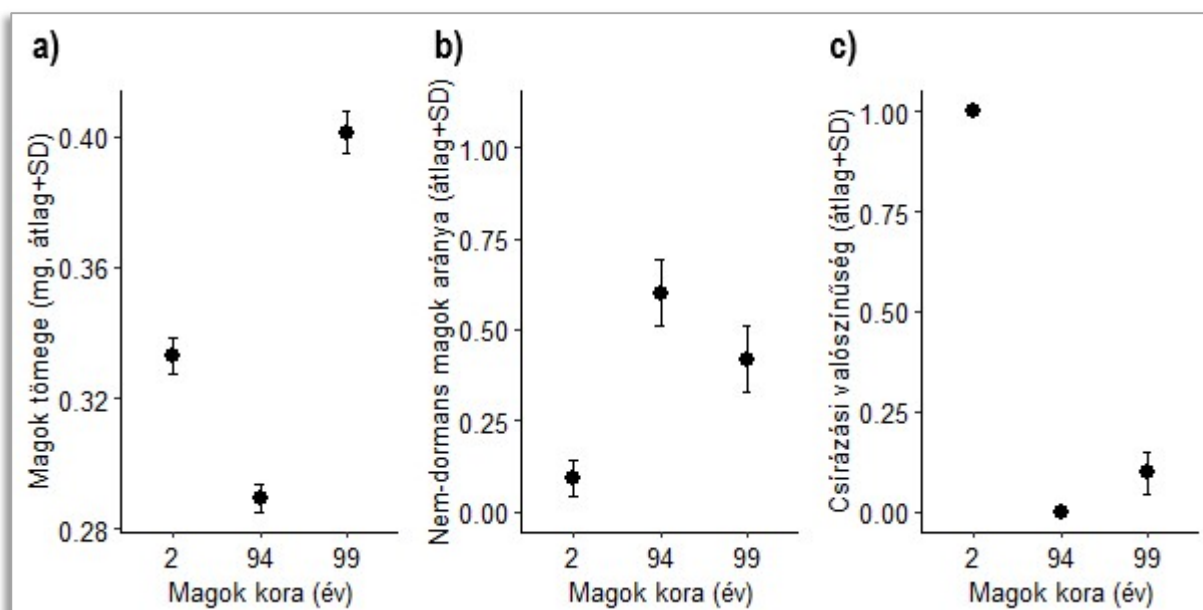


18. ábra. A hólyagos here különböző korú magtétéleinek átlagos tömege (a), dormanciája (b) és csírázási képessége (c).
Megjegyzés: jelen esetben a különböző korú magok különböző években gyűjtött ex-situ magtétélek

A kontroll magok vízfelvételéből (18b. ábra) az is látszik, hogy a fizikai dormancia is jelentős marad hat év száraz tárolás után is: a magok 83,3-98,33%-a bizonyult dormansnak. Ugyanakkor, az egyes magtétélekben különbözött a dormans magok aránya, mely nem magyarázható se a magok korával, se a tömegével: a 2011-es és 2012-es ex-situ gyűjtött magok 90, illetve 83,33%-a bizonyult dormansnak, míg a 2013-as ex-situ és a 2010-es újszentmargitai magtételben a dormancia mértéke magasabb, 98,33% volt.

4.5.2.3. Tekert csüdfű

A tekert csüdfű 94 éves magjai közül egy sem, de a 99 éves magok 12,9%-a kicsírázott szkarifikálás után (19c. ábra). A két idős magtétel kontroll magjai nem csíráztak, de csaknem felük



19. ábra. A tekert csüdfű különböző korú magtétéleinek átlagos tömege (a), dormanciája (b) és csírázási képessége (c).

megduzzadt, ami a fizikai dormancia hiányára utal (19b. ábra). Ebben az esetben is szignifikánsan különbözött a magtételék átlagos magtömege (19a. ábra), ami részben magyarázhatja a 94 éves magok léhaságát.

4.5.3. Összegzés

Összefoglalva, a kunsági bükköny magjai valamennyi vizsgált populációban magas életképességet és fizikai dormanciát mutattak, míg a magok tömege az egyes években és populációkban jelentősen eltért. Ennek ellenére, a magok többsége – populációtól függetlenül – elérte azt a kritikus tömeget (~10mg), ami felett már nagy valószínűséggel csírázóképes. A magok képesek ugyan öt éven túl megőrizni életképességüket, de élettartamuk nem sokkal több mint öt év (száraz tárolás esetén).

A hólyagos here magjai is nagymértékű fizikai dormanciát mutattak minden magtételben. A magok szignifikánsan jobban csíráztak Petri-csészében, mint földben és hat éven belül nem mutatott jelentős csökkenést az életképesség. A magtételék átlagos magtömege itt is szignifikánsan különbözött, de itt nem okozott jelentős különbséget a csírázási arányokban.

A tekert csüdfű magjai szintén magas életképességgel és fizikai dormanciával rendelkeznek. 94 év száraz tárolás után mind a dormancia, mind a csírázóképeség jelentősen lecsökken, de a magok még 99 év után is képesek a csírázásra.

4.6. Diszkusszió

Mindhárom vizsgált faj összes magtételénél magasnak bizonyult a fizikai dormancia aránya: habár az egyes magtételek mutattak eltérést, az összes in-situ gyűjtött magtételben 90% feletti fizikai dormanciát tapasztaltunk, mely megtörésére minden esetben elegendő volt a magok szkarifikációja.

Ismert, hogy a rövid életű növényfajoknál a dormancia fontos része a kockázat-eloszlató stratégiának, mivel így a magok csírázása széthúzható sok évre, ezzel csökkentve a rossz évek negatív hatását a populációra (Childs et al., 2010; D. Cohen, 1966; Pake & Venable, 1996). Így nem meglepő, hogy a vizsgált fajainknál is megjelenik a dormancia minden magtételnél. Ugyanakkor, ilyen nagy mértékű dormancia általában akkor jelentkezik, ha a magok az adott évben kifejezetten rossz körülmények között, többnyire szuboptimális vízellátottság mellett fejlődtek (Cseresnyés-Bózsing, 2010; Pake & Venable, 1996). Emellett, következetesen magas dormancia várható akkor is, ha az adott faj eleve nagyon változékony, kiszámíthatatlan, sztochasztikus környezethez adaptálódott (Childs et al., 2010; D. Cohen, 1966).

A három vizsgált fajból a hólyagos here és a tekert csüdfű esetén csak 1-1 in-situ gyűjtött magtételnél vizsgáltuk a dormanciát, így ez alapján nem dönthető el, hogy csak egy rossz év okozta a magas dormanciát vagy ez egy állandó jellege a fajnak. Azonban a hólyagos here természetű változatainak leírásánál több szerző is kiemeli a magas dormanciát. R. B. Thompson (2005) például azt állítja, hogy habár a keménymaghéjúság aránya a fajnál 20-90% között mozoghat, általában 80% felett van, és szárazabb években magasabb arány figyelhető meg. Ovalle et al. (2010) pedig 99%-os átlagos dormanciát figyelt meg. Mivel a faj hazai populációi eleve száraz, napos legelőkön, sztyeppréteken fordulnak elő (Oláh & Szigetvári, 2014; Simon, 2004; Tihanyi & Gulyás, 2016), mely körülményekhez mélyre hatoló gyökérzete is adaptálódott (Ovalle et al., 2010; R. B. Thompson, 2005), nem elképzelhetetlen, hogy a magas dormancia gyakori a faj természetes populációinál is. Ezt erősíti az is, hogy az esőzéseken felül hetente öntözött ex-situ populációkban termett magok valamivel alacsonyabb, de így is 80% feletti dormanciát mutattak. A tekert csüdfű magjainak dormanciájáról valamivel kevesebbet tudunk. Lovas-Kiss et al. (2015) kísérletében a 2012-ben, Tiszaroffon gyűjtött, kezeletlen magok 0,67%-a ($SD=1,15$), míg a szkarifikált magok 97,33%-a ($SD=2,31$) csírázott ki és hasonló különbséget figyelt meg ugyanez a kutatócsoport a 2013-ban, ex-situ gyűjtött magoknál is: a friss magok kezelés nélkül kevesebb, mint 5%-a csírázott ki, míg szkarifikálást követően ez az arány 98,7%-ra emelkedett (Molnár et al., 2015). Ugyan ez még mindig kis mintaelemszám, de azt sejteti, hogy a fajnál általános lehet a nagyon magas arányú dormancia, amit magyarázhat a faj élőhely-preferenciája: mivel a számára optimális, versenyszegény, időszakosan elöntött élőhely kialakulása ritka és kiszámíthatatlan

esemény, az egyedek pedig csak egy évig élnek, így fontos eleme lehet a populációk túlélésének a magok magas fizikai dormanciája.

A fenti két fajjal ellentétben, a kunsági bükköny esetében öt különböző in-situ magtételen vizsgáltuk a fizikai dormancia mértékét. Jelentős különbséget nem tapasztaltunk az egyes magtételek között: minden esetben a magok több, mint 90%-a rendelkezett fizikai dormanciával, holott különböző években, illetve populációkban gyűjtöttük őket. Ez alapján úgy tűnik, ennél a fajnál is általános a dormancia magas szintje, ami utalhat arra, hogy az élőhelyek szuboptimális vízgazdálkodású területek vagy az utóbbi időben kevesebb csapadékot kaptak, mint azt a növény igényelné.

Mindhárom faj többnyire csak kis egyedszámú, néha csak pár tőből álló populációkban fordul elő Magyarországon, így valószínűsíthető volt, hogy a beltenyésztéses leromlás jeleként alacsonyabb magéletképességet tapasztalunk. Ezzel szemben minden általunk vizsgált magtétel jó életképességgel rendelkezett: a kunsági bükköny magok átlagos csírázóképesége 78-85% feletti, a tekert csüdfű pedig 90% feletti volt. A hólyagos here esetén ugyan talajban csíráztatva csak 56%-os csírázást tudtunk elérni az első évben, de ugyanezen magtétel 5 évvel későbbi, Petri-csészés csíráztatása során 95%-os csírázást tapasztaltunk. Mivel a csíráztatás során tapasztalt hőmérséklet megfelelő volt minden esetben, vagyis a magok az élettani dormancia megtöréséhez szükséges hűvösebb, 15-25°C közötti nappali hőmérsékletet és még hűvösebb éjszakai hőmérsékletet (Miller & Wells, 1985; Ovalle et al., 2010) érzékelhették, a rossz csírázási arány ezzel nem magyarázható. De okozhatta például, hogy nem megfelelő talajt használtunk a csíráztatáshoz vagy esetleg túl mélyre vetettük a magokat.

Az ismert, hogy a kis magvú fajok kelése drasztikusan rosszabb, amikor mélyebbre kerülnek a talajban, mivel a kis magban kevesebb a tartalék tápanyag és így nem biztosított, hogy mélyebbről is felér a felszínre a fotoszintetizálni képes sziklevél azelőtt, hogy elfogyna a tápanyag a magból (Bond et al., 1999; Grundy et al., 2003). Ezért gyakori, hogy az ilyen fajok magjai fény-érzékenyek és csírázásuk gátolt a mélyebb talajt jelző sötétben (Milberg et al., 2000). Ovalle et al. (2010) alapján a hólyagos here magjait maximum 1 cm mélyre szabad vetni a jó arányú csírázáshoz. Mivel a kísérletünk során a magok 0.5 cm-es mélységbe kerültek, így valószínűleg nem is ez okozta a rossz csírázást, hanem talán a csíráztatáshoz használt virágföld valamely tulajdonságára reagált rosszul a növény.

Mindenesetre az összességében magas magéletképesség mindhárom fajnál igen fontos eredmény, ami a populációk megfelelő kondícióját sejteti.

Összevetve az általunk mért magtömeg-értékeket a szakirodalomban megtalálható más mérések adataival, nem találtunk jelentős különbséget egyik faj esetén sem. A kunsági bükköny magjai a

PADAPT adatbázisban (Sonkoly et al., 2022) található egyetlen mérés alapján 14.76 mg átlagos tömeggel rendelkeznek, az általunk vizsgált populációkban pedig az átlagos magtömeg 9-16 mg között mozgott. A hólyagos here magjainál az adatbázis alapján 1.08 mg átlagos magtömeget várhattunk, míg Ovalle et al. (2010) szerint a termesztett fajták magtömege 1.2 mg körül mozog. A mi méréseink során az egyetlen in-situ gyűjtött magminta átlagos tömege valamivel kisebb, 0.93mg volt, de a kisebb dormanciával rendelkező, valószínűleg jobb körülmények között növekedett 2012-es ex-situ magok átlagos tömege meghaladta az 1.1 mg-ot. A tekert csüdfű mártélyi populációjában Török et al. (2013) 0.3033 mg-os átlagos magtömeget mért és a tiszaroffi populációban gyűjtött magok tömege sem tért el ettől jelentősen, 0.331 mg (SD: 0.027) volt 2012-ben (Lovas-Kiss et al., 2015). Az általunk lemért 2011-es tiszai magok az utóbbihoz kísértetiesen hasonló magtömeggel, 0,33 mg-al (SD: 0,034) rendelkeztek, ugyanakkor meg kell jegyezni, hogy a herbáriumi lapokról gyűjtött magok tömege ezektől szignifikánsan különbözött: a csírázást nem mutató 1918-as magok tömege jelentősen kisebb, míg a még mindig életképes 1914/15-ös magok tömege sokkal nagyobb, 0.40 mg körüli volt.

Fajon belül a magok tömege jó indikátora lehet azok életképességének. Rosszabb körülmények között gyakran kisebb és kevésbé életképes magokat termelnek a növények (Csontos, 2001). Az általunk mért átlagos magtömegek jelentősen különböztek, attól függően, hogy melyik évben és melyik populációban lettek begyűjtve. Ugyanakkor a természetes populációkból származó magoknál tapasztalt magas magéletképesség alapján úgy tűnik, többnyire elérték azt a minimum tömeget, ami a magas életképességhez szükséges.

A méréseink megerősítették azt is, hogy a három faj magmérete jelentősen különbözik, ami összefüggést mutathat a magok várható élettartamával. Csontos (2001) 8 fokozatú magtömeg-kategóriarendszere szerint a kunsági bükköny viszonylag nagy, a 7. magtömeg-csoportba tartozó magokkal rendelkezik (azaz átlagos magtömege 10,1 és 50 mg között van), míg a hólyagos here valahol a 3. (0.51-1.0 mg) és a 4. (1.01-2 mg) kategóriák között helyezkedik el, a tekert csüdfű pedig a 2. magtömegkategóriába (0.21-0.50 mg) tartozik. Ez alapján a kunsági bükkölynél leginkább tranziens magbank valószínűsíthető, míg a hólyagos herénél és a tekert csüdfűnél nagyobb a perzisztens magbank valószínűsége (Csontos, 2001). Mi mindhárom fajnál azt tapasztaltuk, hogy száraz – nem talajban történő – tárolás esetén öt év után is életképes a magok egy része, vagyis mindhárom faj potenciálisan hosszú távú perzisztens magbankkal rendelkezik. Ugyanakkor látszik különbség a három faj között: míg a tekert csüdfűnél a 99 éves magok 12.9%-a még életképesnek bizonyult, a kunsági bükkölynél egyértelmű trend látszik, hogy a magok életképessége 10 éven belül már lecsökkenhet erre a szintre. A hólyagos here esetén az első hat évben nem tapasztaltunk csökkenést a csírázóképeségben, így úgy tűnik, a kunsági bükkölynél

valamivel tovább meg tudja őrizni az életképességét. Ez a valószínűsíthető sorrend a magok várható élettartamát tekintve összhangban van azzal, amit a magtömegek nagyságrendje alapján várnánk.

Habár valóban látszik egy kapcsolat az átlagos magtömeg és a magélettartam között, K. Thompson et al. (1998) szerint a magok perzisztenciájában mutatkozó variancia nagy része nem magyarázható a magok tömegével, mivel a magok hosszú élettartama inkább faji jellemző, és jobban függ a faj filogenetikájától és élettörténetétől, mint a magok tömegétől. Ha megnézzük a rokon fajokra vonatkozó adatokat, azt látjuk, hogy bár a bükkönyök magbank típusairól kevés és néha ellentmondásos adat áll rendelkezésre, a legtöbb, ugyanebben a régióban élő bükköny faj átlagos magtömege hasonló a kunsági bükkönyéhez, ennek ellenére sokuknak nem tranziens, hanem bizonyítottan perzisztens magbankja van (Csontos, 2001; Kleyer et al., 2008). Ugyanakkor az is látszik, hogy eddig nem találtak olyan fajt közöttük, ahol a magok várható élettartama meghaladta volna a 25 évet (Kleyer et al., 2008). A hazánkban is élő, gyakoribb here fajok esetén leggyakrabban hosszú távú perzisztens magbankot jegyeznek a fent említett adatbázisok. És habár a hólyagos here magjainak tömege a hazai here fajok többségéhez viszonyítva relatíve nagy számítás, ebben a magtömegkategóriában is találni perzisztens magbankkal rendelkező fajokat (pl. a 3-as magtömegkategóriába eső korcs here (*Trifolium hybridum* L.) vagy a réti here (*Trifolium pratense* L.) a 4. magtömegkategóriából is ilyen faj). A tekert csüdfű magjai kisebbek, mint a többi hazai csüdfű fájé, de a csüdfűvek között nem ritka a hosszú távú perzisztens magbankot fenntartó faj. Például, a herbárium gyűjteményekben tárolt *Astragalus tragacantha* L. és *A. neglectus* (Torr. & A.Gray) E.Sheld. magok egy része 82, illetve 97 év után is csírázóképesnek bizonyult (Becquerel, 1934; Bowles et al., 1993). Szobahőmérsékleten, száraz körülmények között tárolt magok közül pedig az *A. alpinus* L. és *A. edulis* Durand ex Bunge több, mint 40 évig életképes maradt (Crocker, 1938), míg az *A. glycyphylloides* DC. magok 8%-a csírázott 51 év után (Ewart, 1908), az *A. macrocephalus* Willd. magok 6%-a csírázott 64 év után, és az *A. utriger* Pall. magok 6%-a is életképes maradt 82 év után is (Crocker, 1938).

A leszármazáson túl egyéb életmenet-tulajdonságok és az élőhely-preferencia is összefügg a magok élettartamával. Például, a rövidebb élettartamú fajoknál gyakran nagyobb a magok élettartama, és a zavart élőhelytípusok (gyakran szintén egynyári) élőhelyspecialistái is nagyobb perzisztenciát mutatnak a talajban, mint a stabil, zavartalan élőhelytípusoké (K. Thompson et al., 1998). Mivel a vizsgált fajaink többnyire rövid életűek és zavart, illetve variábilis élőhelyekhez kötődnek, így nem meglepő, ha hosszú távon életképes magokkal rendelkeznek.

A fentieket összevetve, a leszármazási viszonyok, a magtömegek, az életmód és az élőhely-preferencia mind azt támasztja alá, hogy az általunk vizsgált három faj mindegyike hosszú távú perzisztens magbankot tart fent, a várható élettartamok pedig a kunsági bükköny esetében nem

sokkal több, mint 5-10 év, a hólyagos herénél valószínűleg valamivel több, míg a tekert csüdfűnél akár 100 évnél is több lehet.

Eredményeink nagy természetvédelmi jelentőséggel bírhatnak, mert rámutatnak, hogy a vizsgált fajok hazai populációi a kis és folyton változó egyedszámok ellenére jó csírázóképeségű magokat hoznak, melyek jól alkalmazkodtak a változékony környezethez azáltal, hogy csírázásukat a magas dormancia hosszú évekre széthúzhatja, és ezt időt életképes állapotban ki is tudják várni a magok. Marini et al. (2012) szerint a három legfontosabb tulajdonság, amely segíthet megbirkózni az élőhelyvesztés és az elszigeteltség hatásaival, az egyéves életforma, a magas versenyképesség és az állatok által történő magterjesztés.

A kunsági bükköny megfigyeléseink alapján hazánkban egyéves, magterjesztéséről pedig nincs sok információnk. Ez utóbbival kapcsolatban az önterjesztés (*ballochory*) – amikor a száradó termés zsugorodás következtében hirtelen felpattan és szétszórja a magokat – könnyen megfigyelhető, illetve egy kísérletről tudunk, ahol a vízi madarak (récék) általi potenciális terjesztést vizsgálták, de nem találtak csírázóképes magokat az etetett récék ürülékében (Lovas-Kiss, ex verbis). A faj versenyképességéről azonban van valamennyi információnk. Korábbi vizsgálataink rámutattak, hogy ugyan napos területen magasabb magprodukcióra képesek az egyedek, de félárnyékos körülmények között is jól teljesítenek, mivel elágazó, felkapaszkodó szárrendszerük fokozott növekedésével képesek kompenzálni a csökkenő fény mennyiség okozta energiavesztést, így mondhatjuk a fényért való versenyben nem kerülnek hátrányba. Ugyanakkor, versenyképességük a vízért már kérdéses. A virágok megtermékenyülése és a magprodukció alapvetően nem korlátozott a természetes populációktól távol sem, egy egyed több száz magot képes hozni egy év alatt még enyhén száraz körülmények között is (Endrédi, 2010; Endrédi et al., 2015). De a növények rendkívül érzékenyek a talaj nedvességtartalmára, rosszabb vízellátottságú területeken (Endrédi, 2010) vagy rosszabb vízmegtartóképeségű talajokon (Endrédi, 2012) mortalitásuk nagy, míg produkciójuk jelentősen kisebb lehet, különösen, ha a vízért versenyezni kell mélyebb gyökérzettel rendelkező, szárazságot jobban tűrő (pl. különböző pázsitfű) fajokkal.

A hólyagos here átteelő egyéves és magjainak terjesztéséről szintén nem állnak rendelkezésre megbízható adatok. Azt megfigyeltük, hogy az anyanövény körül sok az elszórt mag és a terméshéjban is maradnak magok, melyek az első őszi esőzések a vizet magukba szívó fejekkel együtt a földre hajolnak és helyben, aggregáltan csíráznak (Endrédi, 2012). Ugyanakkor a magok keményhéjúasága alkalmassá tehetik a fajt az állatok általi, endozoochor terjedésre is, mérete pedig a hangyák általi terjedésre, de egyelőre ilyen jellegű megfigyelések és kísérleti eredmények nem állnak rendelkezésünkre.

Versenyképességét tekintve a kifejtett egyedek a mélyre hatoló gyökérzet miatt a szárazságot jól tűrik (Ovalle et al., 2010; R. B. Thompson, 2005), ugyanakkor Miller & Wells (1985) szerint az ősszel frissen kihajtott magoncok sérülékenyek, versenyképességük alacsony és könnyen kiszorítják őket más növények. R. B. Thompson (2005) összefoglalója alapján a termesztett változatok sikeres telepítéséhez a magokat vagy olyan legelőkre vetik, ahol a vegetáció már a téli időszakra készülve nem mutat erős növekedést és versenyt, vagy frissen betakarított területre, ahol az ott maradt növényi részeket fogyasztó birkákkal tapostatják bele őket a talajba. A hazai előfordulásokat taglaló közlemények között is találunk olyat, ahol külön kiemelik a szerzők, hogy legeltetett gyepten találtak a fajra (Tihanyi & Gulyás, 2016), ami jelezheti, hogy a legelések által kordában tartott versenytársak között tudott csak fennmaradni a növény. Saját korábbi kísérleteink során a tavasszal csíráztatott és nyár elején, versenymentes környezetbe kiültetett egyedek mortalitása nem volt magas (Endrédi, 2012), ugyanakkor az őszi elején csíráztatott és kiszoktatásra kerülő magoncok egyike sem élte meg a kiültetést (Sóth, 2017), ami azt sugallja, hogy talán nem csak a kompetícióra, de más környezeti tényezőkre (pl. hőmérséklet vagy csapadékmennyiség) is érzékenyek lehetnek a magoncok. Ezt erősíti meg R. B. Thompson (2005) állítása is, miszerint ugyan a fajnak nem nagy a csapadék-igénye, de annak csaknem kétharmada a fejlődése korai fázisában, az első pár hónapban szükséges.

A tekert csüdfüről is ismert, hogy egyéves életmódú és hogy pionír jellegű, nyílt, vízhez közeli, verseny-szegény területeken fordul elő. Alapvetően alacsony növekedésű növény, mely levelei versenytársak híján elterülnek a talaj felett és a hajtást és leveleket borító szőrökkel csökkenthetik a párologtatást. Ugyanakkor magasabb növényzetben növekedve a levelek és a hajtás felálló megjelenésűvé válik (Molnár & Pfeiffer, 1999). Ezek alapján az egyedek napfényes, nagyobb besugárzást kapó területekhez adaptálódtak és kis mértékben képesek versenyezni a fényért. Saját, még nem publikált tapasztalataink szerint azonban ennél a fajnál is a talaj nedvességtartalma a legfontosabb tényező: jó fényviszonyok mellett, de rossz vízmegtartóképeségű talajon még rendszeres öntözés mellett is korlátozott a virágzás és a magtermelés, a növények minden energiájukat a túlélésre fordítják. De már egy virágos fejcskével is biztosított az egyed magtermelése, mert a faj képes az önmegporzásra és így nagyszámú csíráképes mag létrehozására. Magterjesztésére vonatkozóan valamivel több adat áll rendelkezésünkre, mint a fenti két faj esetén. Thaisz (1902) szerint a felfúvódott terméseket a víz könnyen szállítja, míg Lovas-Kiss et al. (2015) kísérletesen bizonyította, hogy a kemény maghéjjal rendelkező faj magjai csírázóképes állapotban képesek áthaladni a récék bélcsatornáján, így mind a víz általi terjedés (hidrochoria), mind az állatok általi terjesztés (endozoochoria) lehetséges magterjedési stratégia a faj esetén.

4.7. Következtetések és javaslatok

Kísérleteink rámutattak, hogy a fajok jellegeinek mérése, illetve más fajokkal való összevetése segítheti a természetvédelmi prioritások megalkotását. Összefoglalva a három faj természetvédelmileg fontos tulajdonságait, azt láthatjuk, hogy:

- 1) Mindhárom faj jó életképességű magokat hoz minden általunk ismert populációban, így a populációk nem mutatnak beltenyésztési leromlást.
- 2) Mindhárom faj hosszú távon csírázóképes, nagy arányú dormans magot tartalmazó magbankkal rendelkezhet, ami a kunsági bükköny esetén potenciálisan egy évtizedig, a hólyagos herénél valószínűleg hosszabb ideig, míg a tekert csüdfűnél akár 100 évig is biztosíthatja a csíranövényeket,
- 3) A legérzékenyebb életszakasz a hólyagos herénél az őszi csírázást követő időszak, amikor nagy a csapadék-igénye, ugyanakkor alacsony a kompetíciós képessége. Ezzel szemben, a kunsági bükköny és a tekert csüdfű esetén a virágzást megelőző nyári időszakban szükséges a talaj megfelelő nedvességtartalma és a kevés versenytárs, különben könnyen kiszáradnak és elpusztulnak.
- 4) Mindhárom fajnál azok az egyedek, amik elérik a virágzást, könnyen, természetes élőhelyüktől távol is megtermékenyülnek, vagyis nem valószínűsíthető speciális beporzó-igény. Emellett nagy számú, többnyire százas nagyságrendű magot hoznak.
- 5) A tekert csüdfűnél mind a víz általi terjedés, mind az állatok általi terjedés segítheti a magok nagyobb távolságokra való eljutását. A kunsági bükköny és a hólyagos here esetén ugyan keménymaghéjú, nem mérgező magjaik potenciálisan alkalmasak az endozoochor terjedésre, egyelőre nincs alátámasztott ismeret ilyen magterjedési stratégiáról. Így terjedésük lehet korlátozott és lassú, ami akadályozhatja, hogy megfelelő tempóban reagáljanak a klímaváltozásra.

A hazai klímamodellek szerint (Lakatos et al., 2018) a csökkenő éves csapadékmennyiség és a növekvő éves középhőmérséklet miatt a talaj nedvességtartalma várhatóan csökkenni fog a jövőben, illetve az aszályok gyakorisága és időtartama is növekedést mutat majd. A csapadékhiány a nyarakat fogja leginkább érinteni, amikor a vizsgált fajok a virágzás és terméshozás előtti időszakban vannak, így az erre különösen érzékeny kunsági bükkönyt és tekert csüdfűvet érintheti erősebben. Ezek a fajok eltűnhetnek a napos és rossz talajvízháztartású élőhelyekről, és közelebb húzódnak a nedvesebb és félárnyékosabb területekhez, amennyiben populációik mozgása nem korlátozott. Ugyanakkor a talajmagbankban hosszú távon várhatják az egyre ritkábban előforduló jó, csapadékosabb éveket és egy-egy év alatt újratölthetik a magbankot. E tekintetben a kunsági

bükköny a legérzékenyebb faj, mert magjai hamarabb elveszítik csírázókéességüket, így ha a csapadékos évek gyakorisága egy küszöbérték alá csökken, a magbankok kimerülhetnek, és ezek a kis nyugati perifériás populációk eltűnhetnek.

A legfontosabb kérdésnek az tűnik, hogy a fajok mennyire képesek „elmenekülni” a változó klíma elől, vagyis magjaik milyen távolságokba, milyen sebességgel képesek terjedni. Ha a terjedés nem korlátozott, akkor is a magas dormancia miatt évekig nem észleljük a populációk valódi méretét és elterjedését, így nehéz megmondani veszélyeztetettségük mértékét. Segítve a terjedést, a természetvédelmi szakemberek végezhetnek optimálisnak ítélt területeken magvetéseket, ugyanakkor ezek hatása – vagyis hogy sikerült-e stabil populációkat létrehozni – szintén csak évek múlva látszik. A jövőben javasolt lenne kiterjedt, célzott kutatással feltárni a magbankok állapotát is.

4.8. A kutatásban való részvétel és a hozzá kapcsolódó publikációk

A fejezetben összefoglalt kutatásban a legtöbb kísérletet és az adatok elemzését én végeztem. A bükköny és a here több éves magjainak csíráztatása Sőth Ármin BSc szakdolgozati munkája (Sőth, 2017), a 2017-es bükköny magok csíráztatása Ércz Dóra MSc szakdolgozatának (Ércz, 2018), míg a herbárium magok csíráztatása Tóth Kata Mária BSc dolgozatának egy része (K. M. Tóth, 2015). Mindhárom szakdolgozatnak témavezetője voltam. A témában eddig megjelent publikációk:

Endrédi, A., Sőth, Á., Ércz, D., Deák, B., Valkó, O., & Nagy, J. G. (2023). Exploring life-history traits of an endangered plant (*Vicia biennis* L.) to support the conservation of marginal populations. *Nature Conservation*, 54, 121-147. IF (2023): 2.1, SJR Rank: Q2

Endrédi, A., Molnár, A., Nagy, J. Gy. (2015): A fokozottan védett kunsági bükkönyről. *A Puszta*. 2010-2014. vol. 25. pp. 59-62

Endrédi, A., Molnár, A., Nagy, J. Gy.(2012): A kunsági bükköny (*Vicia biennis* L.) ex-situ védelme. *Természetvédelmi Közlemények*. 18. pp. 150-158.

5. BIOLÓGIAI JELLEGEK VÍZI TÁPLÁLÉKHÁLÓZAT-MODELLEKBEN

5.1. Bevezetés

Az élőlényeket a köztük húzódó sokféle kölcsönhatás kapcsolja össze működő közösségekké. Mivel közülük az úgynevezett trofikus vagy táplálkozási kapcsolatok közösség-szervező hatása az egyik legjelentősebb, a táplálékhálózat-modellek hasznos eszközök lehetnek a közösség működésének megértéséhez és a jövőbeli változások előrejelzéséhez (R. M. Thompson et al., 2012).

E modellek erőssége, hogy nem csak a fajok közti közvetlen kapcsolatokat veszik figyelembe, hanem a több fajon áthaladó indirekt hatásokat is, emiatt használatuk egyre elterjedtebb (Wootton, 2002). Alkalmasak például olyan ökológiai folyamatok számszerűsítésére, mint az invázió és a zavarás hatásai (Coll et al., 2011; Woodward & Hildrew, 2001) vagy a produktivitás (Wang & Brose, 2018). De vizsgálhatók velük olyan fontos természetvédelmi kérdések is, mint hogy melyik faj/trofikus csoport gyakorolja a legnagyobb hatást a közösség többi tagjára – vagyis melyek azok a kulcs-csoportok, amelyek eltűnése jelentősen felborítaná a közösség működését (Jordán et al., 2006). Ez utóbbi felhasználás pedig segíthet priorizálni a természetvédelmi intézkedéseket is.

Az ökológiai szerepek és a táplálékhálózatban betöltött pozíció nem függetlenek egymástól (Luczkovich et al., 2003), így nem meglepő, hogy a közösségek kulcsfajainak azonosítására tett legelső kísérletek (Paine, 1969) óta vizsgálják azok táplálékhálózatokban elfoglalt helyét is (Mills et al., 1993; Power et al., 1996). A különböző, egyszerű hipotézisek (pl. hogy a kulcsfajok mindig csúcsragadozók) nem bizonyultak globálisan érvényesnek, így érdemes komplexebb megközelítésekkel vizsgálni a kérdést. Habár az élőlények relatív fontossága időben és térben változik, egy nagy adatbázis elemzése általános betekintést nyújthat abba, hogy milyen szervezetek töltenek be kulcsszerepeket a hálózatokban.

Az utóbbi időkben rengeteg táplálékhálózat-modellt dolgoztak ki, különösen tengeri ökoszisztémákra (Colléter et al., 2015), ám ezek a modellek eset-specifikusak: különböző kérdésekre összpontosítanak, eltérő trofikus csoportokat tartalmaznak és különböző módon mérik azok fontosságát, így eredményeik nehezen összehasonlíthatók. Ugyanakkor egyre nagyobb szükség lenne az ökoszisztémákon átívelő összefüggések feltérképezésére. Ebben segíthet a jelleg-alapú megközelítés: a trofikus csoportok funkcionális jellegekkel történő jellemzése általánosíthatóvá teheti az eredményeket, a táplálékhálózatok összehasonlíthatóbbá, a modellek pedig prediktívebbé válhatnak.

5.2. Célkitűzések

A jelen fejezetben összefoglalt kutatásainkban arra a kérdésre kerestük a választ, hogy milyen mértékben használhatóak a biológiai jellegek annak általánosítására és megmagyarázására, hogy mely fajok töltenek be kulcsfontosságú szerepet az ökoszisztémákban. Mivel az eleve nagyon heterogén szárazföldi közösségek esetén kevés az adatgyűjtés és hálózatépítés szempontjából standard módon felépített táplálékhálózat, így a kérdésünk megválaszolására a tengeri ökoszisztémákra összehasonlítható módon kidolgozott számos táplálékhálózat-modellt használtuk. A vizsgálat fő kérdései az alábbiak voltak:

- Hogy definiáljuk a kulcsfajokat a hálózatban elfoglalt helyük (topológiájuk) alapján? Vagyis milyen kapcsolatban áll egymással az a számos megközelítés, amit a csoportok hatásának számszerűsítésére dolgoztak ki?
- A tengeri ökoszisztémákban relevánsnak számító, egyszerűen meghatározható jellegek (méret, mobilitás és habitat típus) milyen mértékben magyarázzák a trofikus csoportok hatását, topológiai jelentőségét a táplálékhálózatban?

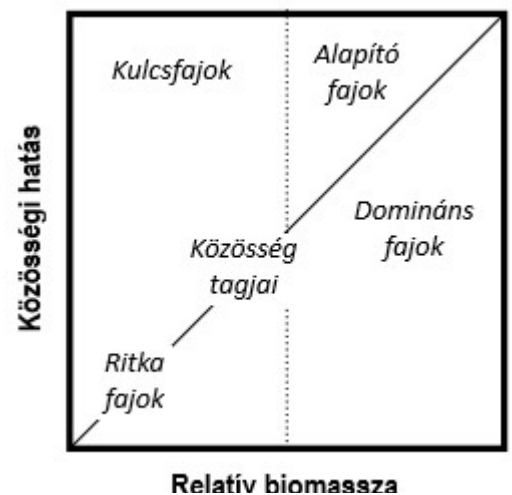
5.3. Irodalmi áttekintés

5.3.1. Kulcsfajok és indirekt hatások

Az ökoszisztémák megfelelő működésének fenntartása érdekében jobban meg kell értenünk, hogy mit csinálnak a fajok az ökoszisztémákban (Lawton, 1994). Szerepük vizsgálatakor hamar egyértelművé vált, hogy egyes fajok sokkal nagyobb hatással vannak a közösség működésére és stabilitására, mint mások. Ez a felismerés vezetett a kulcsfaj-elmülethez (Paine, 1966, 1969), amely szerint azok a fajok tekinthetők kulcsfajnak egy közösségben, melyek hatása a közösségre a tömegességük alapján várthoz képest aránytalanul nagy (20. ábra, Crotty et al. (2022) alapján).

Ha a természetvédelmi cél az ökoszisztéma szerkezetének és az ökoszisztéma-szolgáltatások megbízható ellátásának megőrzése, akkor az ilyen kulcsfajok azonosítása és megőrzése lesz a hosszú távú megoldás a sokféleség csökkenésének kezelésére, míg pusztán a legritkább fajok

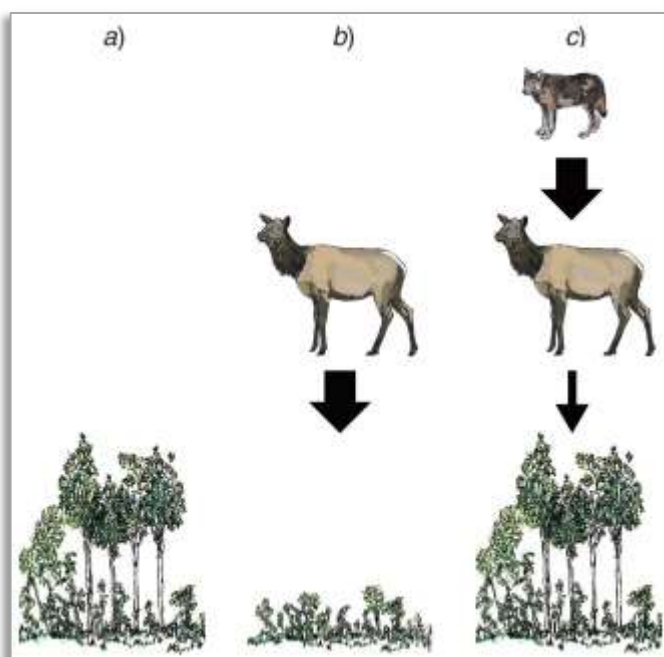
védelme esetenként csak tüneti kezelést jelent (Jordán, 2009). A kulcsfajokra fókuszáló kutatások rövid távú célja tehát a fajok szerepének, illetve hatásának számszerűsítése, és általa a kulcsfajok



20. ábra. A kulcsfajok elméleti modellje Crotty et al. (2022) alapján. Kulcsfajnak tekinthetők azok a fajok, melyek közösségi hatása aránytalanul nagy a közösségen belüli relatív biomasszájukhoz képest.

objektív azonosítása (Power et al., 1996), míg a végső cél egy olyan természetvédelmi politika felvázolása lehet, amely a ritkaság helyett elsősorban a funkcionális jelentőségen (Jordán, 2009), illetve az egész ökológiai hálózat védelmén alapul (Harvey et al., 2017).

A fajok közösségi hatásának számszerűsítése és a kulcsfajok azonosítása azonban nem egyszerű feladat, többek között azért sem, mert az egyes taxonok többféle módon is hatnak egymásra: nemcsak egymás túlélését befolyásolják a predáció (zsákmányszerzés), a kompetíció (versengés) vagy a szimbiózis (pl. mikorrhiza kapcsolatok) révén, de a szaporodásra és terjedésre is hatással lehetnek (például a beporzási vagy magfogyasztási kapcsolatokon keresztül). A másik probléma pedig az, hogy az egyes fajok nem csak direkt módon hatnak egymásra egy közösségben, hanem hatásuk más fajokon keresztül – indirekt módon – is eljut a közösség olyan tagjaihoz is, melyekkel nem állnak közvetlen kapcsolatban. Ezek az indirekt hatások pedig jelentősek lehetnek. Ennek klasszikus iskolapéldája az úgynevezett trofikus kaszkád, amikor egy ragadozó a zsákmányain keresztül jelentősen befolyásolja azok táplálékát képező állatok/növények populációit is (Paine, 1980; Ripple et al., 2016). Több esetben kimutatták már az ilyen trofikus kaszkádok természetvédelmi fontosságát. Az egyik leghíresebb példa az aleut-szigeteki tengeri vidrák esete,



21. ábra. A Yellowstone Nemzeti Park farkasai által kifejtett trofikus kaszkád Beschta et al. (2016) nyomán: az amerikai rezgő nyár állománya ott, ahol kizárták a gímszarvasokat és farkasok sem élnek (a), az 1920-as és 1990-es évek közepe közötti állapot, amikor a farkasok eltűntek a parkból (b), és a farkasok indirekt hatása a nyarasra (1920-as évek előtti és az 1990-es évek utáni állapot) (c).

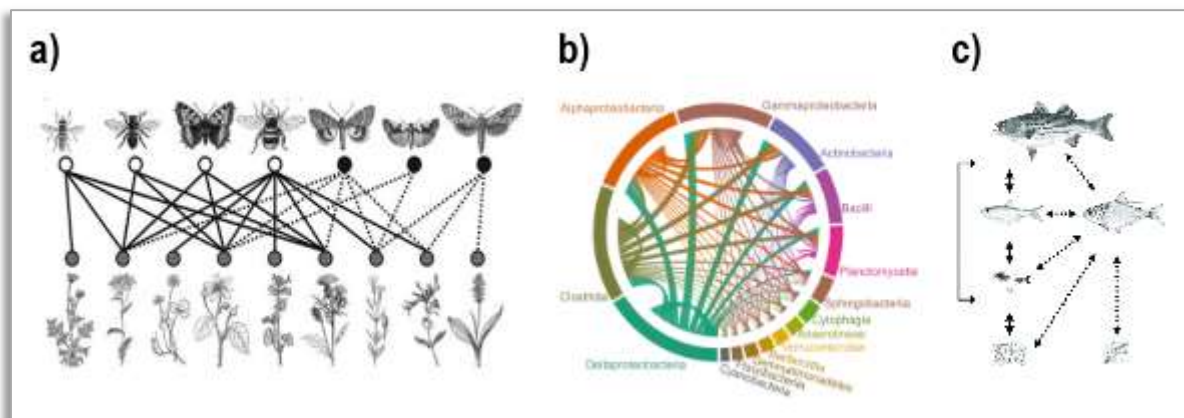
ugyanis teljesen viaszorították a vegetációt alapvetően meghatározó amerikai rezgő nyár egyedeket a területéről. A visszatelepítést követő évtizedben az egyensúly helyreállt és a nyár állományok mérete és kor-összetétele regenerálódott (Beschta et al., 2016; Ripple et al., 2001).

ahol a vidrák irtásának következtében elszaporodtak azok kedvelt táplálékai, a tengeri sünök. A megnövekedett számú tengeri sün pedig teljesen lelegelte a part menti moszaterdőket, így a sünök kivételével az ott élő többi faj is eltűnt a területéről (Estes & Palmisano, 1974). Egy másik, szárazföldi példa a Yellowstone Nemzeti Park farkasainak jelentősége (21. ábra). A farkasok az 1920-as évek közepére eltűntek a nemzeti park északi területéről, ami az 1990-es évek közepén történt visszatelepítésükig jelentősen megváltoztatta a közösséget: a predációs nyomás alól felszabadult gímszarvasok

A fent említett egyszerű példák is rámutatnak, hogy az indirekt hatások nem elhanyagolhatók. Ugyanakkor a közösségek nem csak egy-egy egyszerű kapcsolati láncból állnak, hanem komplex hálózatot alkotnak, amiben ráadásul egy-két fajnál messzebb is terjedhetnek az indirekt hatások. Ezek számszerűsítése pedig a hálózatos megközelítés nélkül csaknem lehetetlen lenne.

5.3.2. Az ökológiai hálózatok típusai és hálózat-modellek felépítése

Az ökológiai hálózat-modellek előnye abban rejlik, hogy relatíve egyszerű és emészthető formában képesek megjeleníteni komplex kapcsolati hálózatokat is, lehetővé téve azok elemzését úgy, hogy figyelembe vesszük az indirekt hatásokat is. Ezek a modellek lényegében olyan „pillanatfelvételek”, melyek hálózatos formában jelenítik meg a közösség tagjait (mint csomópontok) és a köztük fennálló különféle kölcsönhatásokat (mint kapcsolatokat). Ez a megközelítés rendkívül plasztikus, sokféle kapcsolatrendszer megjeleníthető és elemezhető így: például ugyanúgy használható a beporzók és növények (vagy paraziták és gazdáik) kétpólusú kapcsolat-hálózatának vizsgálatára (pl. Jordán et al., 2003; Kovács-Hostyánszki et al., 2019), mint a mikrobiális közösségek úgynevezett „együttes előforduláson alapuló” kapcsolatrendszerének (pl. Jordán et al., 2015; Ma et al., 2020) vagy a hierarchikusan felépülő táplálék-hálózatoknak az elemzésére (22. ábra).

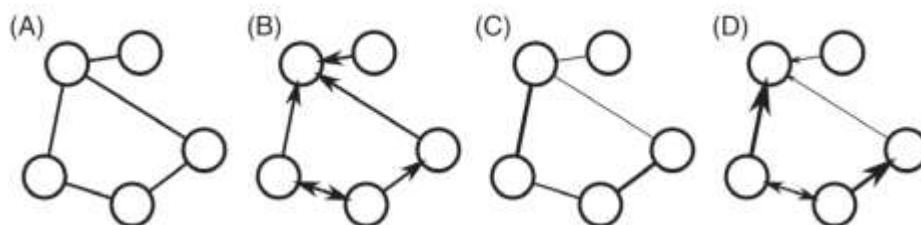


22. ábra. Példák különböző ökológiai hálózatokra: kétpólusú beporzó-növény hálózat (a) (Macgregor et al., 2015), együttes előforduláson alapuló mikrobiális hálózat (b) (Ma et al., 2020) és hierarchikus táplálék-hálózat (c) (Vatland & Budy, 2007)

Az ilyen hálózatoknak tehát két fő összetevője van: a csomópontok és a köztük húzódó kapcsolatok (23. ábra). A csomópontok lehetnek fajok, de lehetnek funkcionális csoportok is. A csoportok definiálása eset-specifikus és sokféle szempont (pl. taxonómiai, biológiai, ontogenetikai, gazdasági, biogeográfiai, természetvédelmi szempontok) alapján történhet, melyeket gyakran kevert formában találunk meg ezekben a hálózatokban.

A megjelenített kapcsolatok is sokfélék (pl. mutualizmus, antagonizmus, szimbiózis, kompetíció) lehetnek és típusuk meghatározza a hálózat strukturális tulajdonságait. Az elmúlt évtizedekben pedig lehetővé vált olyan hálózat-modellek építése is, melyek egyszerre többféle kapcsolatot is figyelembe vesznek (Fontaine et al., 2011; Kéfi et al., 2012). A hálózatok elemzése szempontjából

a kapcsolatok legfontosabb tulajdonságai az irányultságuk és súlyozottságuk (23. ábra). Előbbi azt fejezi ki, hogy az adott interakció szimmetrikus, oda-vissza ható kölcsönhatást fejez-e ki, vagy egyértelmű iránnyal rendelkezik (pl. energia áramlás a zsákmánytól a ragadozó felé), míg az utóbbi arra vonatkozik, hogy a kapcsolatoknak van-e számszerűsített „erőssége” (pl. átáramló energia vagy anyagmennyiség) vagy a hálózat csak az adott kapcsolat meglétét/hiányát reprezentálja.



23. ábra. Különbség a szimmetrikus (A, C) és irányított (B, D), illetve a bináris (A, B) és súlyozott (C, D) kapcsolatokat bemutató hálózatok között (Delmas et al., 2019). A súlyozott (C, D) hálózatoknál a kapcsolatokat reprezentáló vonalak vastagsága arányos az adott kapcsolat erősségével.

5.3.2.1. Táplálék-hálózatok

Az ökológiai hálózatok legrégebben használt és elemzett típusa a trofikus kapcsolatokat megjelenítő táplálék-hálózat. Ezek többnyire irányított kapcsolatokból felépített hálózatok, ahol a biomassa vagy az energia a zsákmányoktól a fogyasztók irányába áramlik. A táplálék-hálózatokat jellemzően trofikus szintek szerint ábrázolják: alapját a másokat nem fogyasztó bazális összetevők (termelők és nem élő szerves komponensek) adják, mely felett az azokat fogyasztó (pl. növényevő) szervezetek, majd a köztes ragadozók foglalnak helyet. A táplálék-hálózat csúcsán pedig a csúcsragadozók állnak, melyek nem rendelkeznek már ragadozókkal (Pimm et al., 1991).

Már a 90-es években is nagy érdeklődés övezte a kérdést, hogy a legnagyobb hatású fajok hol helyezkednek el a táplálék-hálózatokban (Mills et al., 1993; Power et al., 1996). Először azt feltételezték, hogy a csúcsragadozók a legfontosabbak, majd a termelőket, növényevőket és parazitákat kiáltották ki kulcs-csoportoknak (Bond, 1994; Marcogliese & Cone, 1997). Mivel egyik elmélet sem adott általános érvényű választ a kérdésre, bonyolultabb megközelítésekre volt szükség. Ebben pedig a hálózatelemzés eszköztára nyújtott segítséget.

5.3.3. Hálózatelemzés

A táplálék-hálózatok felépítése és az ökoszisztéma működése szorosan összefügg, kölcsönösen befolyásolják egymást (R. M. Thompson et al., 2012). A közösség tagjainak ökológiai szerepe pedig függ a táplálék-hálózatban elfoglalt helyétől is (Luczkovich et al., 2003), így a hálózatok strukturális elemzése segíthet megérteni mind a fajok szerepét, mind pedig a közösség működését.

A hálózatok elemzésének alapja a hálózat felépítése, struktúrája. A felépítés rengeteg fontos információt szolgáltat mind globálisan (hálózat-szinten), mind lokálisan (csomópont-szinten).

Hálózat-szinten vizsgálható a közösség stabilitása, funkcionalitása (pl. produktivitás; Wang & Brose (2018)) vagy érzékenysége az emberi és inváziós hatásokra (pl. Coll et al., 2011; Woodward & Hildrew, 2001), és az időben vagy térben eltérő hálózatok össze is hasonlíthatók (pl. Heymans et al., 2014; Patonai et al., 2023). Az egyes hálózatok csomópontjai is elemezhetők egyesével: hálózati pozíciójuk és kapcsolatrendszerük alapján megbecsülhető a trofikus csoportok úgynevezett topológiai fontossága, vagyis hogy mennyire töltenek be központi szerepet a közösségben és mekkora közvetlen vagy közvetett hatással bírnak a többiekre (pl. Navia et al., 2010). A topológiai fontosság pedig segíthet azonosítani a kulcsfajokat az adott közösségben.

A hálózatelemzés számos eszközt kínál a gráf csomópontok (táplálékhálózat esetén fajok vagy trofikus csoportok) topológiai fontosságának becslésére (lásd pl. Jordán et al., 2006). E módszerek egy részét más tudományterületekről, például a szociológiából (Harary, 1961; Jordán et al., 1999; Krause et al., 2003) vagy a közgazdaságtanból (Hannon, 1973) emelték át az ökológiába, ami egy módszertani szintézist indított el (Estrada, 2007; Jordán & Scheuring, 2004).

A topológiai fontosságot számszerűsítő indexek változatos megközelítésekkel dolgoznak. Eltérő módon veszik figyelembe az indirekt hatásokat, a kapcsolatok erősségét és irányát, így különböző eredményeket adhatnak. Az alábbiakban röviden, a matematikai részleteket minimalizálva ismertetem azokat, amelyeket mi is használtunk a kutatás során. Az indexek részletes leírását, rövidítését és számítási módszertanát pedig a 10.3.2. mellékletben, a 10. táblázatban mutatom be. Mivel sok esetben az indexek nem rendelkeznek hivatalos magyar elnevezéssel, így az eredeti, angol nevüket és rövidítésüket használok a dolgozatban, ugyanakkor itt, illetve a fent említett 10. táblázatban feltüntetek egy-egy megközelítő magyar elnevezést is. Az idézőjelbe tett magyar nevek nem hivatalos elnevezések, hanem saját magam által alkotott kifejezések az indexek elnevezésére.

1. Centralitási indexek:

Degree Centrality (fokszám, DC): Az egyik legegyszerűbb index, amely lényegében a hálózati szomszédok, vagyis a közvetlen kapcsolatok számával egyenlő. Az indexnek van súlyozott változata (*Weighted degree centrality; súlyozott fokszám, wDC*) is, mely az adott csomóponthoz tartozó kapcsolatok erősségének összegével egyenlő. Minél nagyobb az index értéke, annál több (DC), illetve annál erősebb (wDC) trofikus kapcsolata (zsákmánya, illetve fogyasztója), vagyis közvetlen hatása van az adott csoportnak (Wasserman & Faust, 1994).

Betweenness Centrality („összekötési centralitás”, BC): Ez az index már figyelembe veszi az indirekt hatásokat is a csoportok fontosságának becslésénél. Az adott trofikus csoport „mediálór” szerepét számszerűsíti, vagyis, hogy a vizsgált csomópont mennyiben járul hozzá a többi csoport közti anyag/energia-áramláshoz. Technikailag a BC értéke a csomópontokat

összekötő legrövidebb útvonalak azon hányada, amely áthalad a vizsgált csomóponton (10.3.2. melléklet, 10. táblázat). Minél nagyobb az érték, annál több legrövidebb útvonal fut keresztül az adott csomóponton, vagyis annál fontosabb a szerepe a hálózat különböző részeinek összekötésében (Wasserman & Faust, 1994).

Closeness Centrality („közelség centralitás”, CC): A vizsgált csomópont többiekől való távolságát (közelségként definiálva) becsüli meg. A közelséget a többi csomópont-hoz vezető legrövidebb utak hosszával, vagyis bináris hálózatban az összekötő kapcsolatok számával, míg súlyozott hálózatban e kapcsolatok súlyainak összegével definiáljuk (10.3.2. melléklet, 10. táblázat). Minél nagyobb a CC értéke, annál közelebb van a hálózat többi tagjához, vagyis annál központibb az elhelyezkedése és erősebb a hatása a többi csoportra (Wasserman & Faust, 1994).

Topological importance („topológiai fontosság”, TI^n): Ez az index ötvözi a közvetlen és a közvetett (indirekt) hatásokat egy előre megadott (n) távolságig. A közvetlen és különböző távolságokba (de maximum n lépésig) terjedő indirekt hatásokat minden csomópont-párra meghatározza, majd az adott csomópont-hoz tartozó összes hatást összesíti (10.3.2. melléklet, 10. táblázat) (Jordán et al., 2003, 2006). Ennek az indexnek is van súlyozott párja (*Weighted importance*, „súlyozott topológiai fontosság”, WT^n), ami az előzőkhez hasonlóan figyelembe veszi a kapcsolatok erősségét is. Mi a kutatásunk során mind a TI , mind a WI esetén csak a három lépésig terjedő hatásokat vettük figyelembe, mivel az annál tovább terjedő hatások már elhanyagolhatók, nem változtatják meg jelentősen az index értékét (lásd pl. Jordán et al., (2009).

2. Hierarchikus indexek:

A hierarchikus indexek külön számszerűsítik, hogy egy adott csoport milyen erős predációs (*top-down*) hatást gyakorol az alatta lévő csoportokra, illetve milyen erős forrás (*bottom-up*) hatást gyakorol a táplálék-hálózat magasabb trofikus szintjei számára. E két hatás összegzésével pedig egy általánosabb képet is adnak, hogy egy hierarchikus hálózatban milyen fontos az adott csoport szerepe.

Mivel a hierarchikus indexeket számoló algoritmusok végigkövetik a táplálékláncokat lentől felfelé és fentről lefelé, így csak irányított, aciklikus gráfokra (DAG) használhatóak, vagyis a hatások (energia, biomassza) csak egy irányba áramolhatnak a hálózatban, semmilyen hurok/ciklus nem fordulhat elő. Ez utóbbi a táplálék-hálózat esetén azt jelenti, hogy a magasabb trofikus szinteken lévő ragadozókat nem fogyaszthatja alacsonyabb trofikus szinteken lévő csoport, különben a táplálék-láncok végigkövetésénél az algoritmus végtelen ciklusokba kerülhet.

Status (s), contrastatus (s') és netstatus (Δs): ezt az index-csoportot szociológusok fejlesztették emberi hierarchikus hálózatokra, hogy meghatározzák az egyes személyek hierarchiában betöltött szerepét (Harary, 1959). A vizsgált csomópont status értéke a szociológiában az adott személy hierarchiában alatta lévőkre gyakorolt hatását, „hatalmát” összegezi, míg a táplálék-hálózatokban, ahol a hatások (anyag és energia) ellentétes irányba, alulról felfelé áramolnak, a trofikus csoport felfelé gyakorolt (*bottom-up*) hatását számszerűsíti. Technikailag összeadja az adott pont és a többi pont közötti távolságokat úgy, hogy figyelembe veszi a kapcsolatok irányát. Az s' az ellentétes irányú hatást mutatja, vagyis a táplálék-hálózatokban a trofikus csoportok predációs (*top-down*) hatását összegezi úgy, hogy megfordítja minden kapcsolat irányát és erre a fordított hálózatra számolja ki a s indexet. A Δs pedig az s és az s' különbségéből adódik, így információt szolgáltat arról, hogy a vizsgált csoport (pozitív érték esetén) forrásként, vagy (negatív érték esetén) fogyasztóként játszik inkább fontos szerepet a közösségben (10.3.2. melléklet, 10. táblázat).

Keystone index („kulcsindex”, K) és komponensei: Harary (1959) fent említett status indexeit ő maga (Harary, 1961), majd Jordán et al. (1999) tovább fejlesztette és kiterjesztette az ökológiai hálózatokra, így jött létre a K index. A legfontosabb különbség a status indexekhez képest, hogy míg a azok azt feltételezik, hogy a vizsgált csoport hatása nő a csoporttól való távolsággal, a K index esetén csökken a hatás a távolsággal. Ez a különbség érthető, a szociális hálózatban, pl. egy katonai hierarchiában egy személy hatalma egy másik felett valóban nő a rangbeli különbség növekedésével, ugyanakkor az ökológiai hálózatban ésszerű azt feltételezni, hogy a fajok leginkább a közvetlen kapcsolataikra (pl. ragadozók és zsákmányok biomasszájára) hatnak, majd a közvetlen hatásuk egyre csökken, minél több másik fajon keresztül jut el egy adott csoportig.

A K index egyenlete (10.3.2. melléklet, 10. táblázat) lehetővé teszi, hogy könnyen szétválasszuk az adott csomópont, mint forrás/zsákmány lentről felfelé kifejtett (*bottom-up*) hatását a predációs, fentről lefelé gyakorolt (*top-down*) hatásától. Az egyenletet átrendezve pedig a közvetlen és az indirekt hatások szerint is szétbontható az index, így a K index esetén külön vizsgálhatók ezek a komponensek: $K = K_{bu} + K_{td} = K_{dir} + K_{indir}$, ahol K_{bu} = bottom-up K index, K_{td} = top-down K index, K_{dir} = csak a közvetlen hatásokat kifejező K index, K_{indir} = csak a közvetett, indirekt hatásokat kifejező K index.

3. Topológiai átfedés/ redundancia:

Topological overlap („topológiai átfedés”, TO): A fent említett TI^n (és súlyozott hálózat esetén WI^n) index kiszámolásakor létrehozunk egy olyan mátrixot, ami fajpáronként összegezi a kölcsönös (direkt + indirekt) hatásokat n lépésig. Ez a mátrix használható arra is (egy t

küszöbérték megadásával), hogy összehasonlítsuk párosával a csomópontokat és meghatározzuk, mennyire fed át a „szomszédságuk” a hálózatban. Ezt alapján minden csoporthoz kiszámítható, mennyire egyedi (más pontoktól eltérő, azokéval nem redundáns) pozíciót tölt be egy csoport a hálózatban. Ezt számszerűsíti a TO (bináris hálózat esetében) és súlyozott hálózat esetén a WO (*weighted overlap*, „súlyozott átfedés”) index (Jordán et al., 2009; Lai et al., 2015) (10.3.2. melléklet, 10. táblázat).

4. Egyéb, általunk használt indexek:

A fenti indexeken túl a következő két indexet is használtuk a kutatás során. Ezeket nem mi számoltunk ki, hanem az ugyanezzel az adatbázissal dolgozó másik cikkből (Heymans et al. 2014) vettük át.

Keystonness index (KSI): Ez az index összetettebb, mint a fent ismertetett többi index, ugyanis kiszámításához nem elég a hálózat struktúráját ismerni, hanem szükség van az egyes trofikus csoportokhoz tartozó biomassza-értékekre is. Ez azért van, mert az index a kulcsfaj-definíció szerint azt a csoportot tekinti kulcs-csoportnak, melynek hatásukhoz képest aránytalanul kis relatív biomasszával rendelkeznek a közösségben. Az index egy másik mérőszámon, a „*Mixed Trophic Impact*” (MTI)-on alapszik, kiszámításának részleteit pedig Libralato et al. (2006) mutatja be.

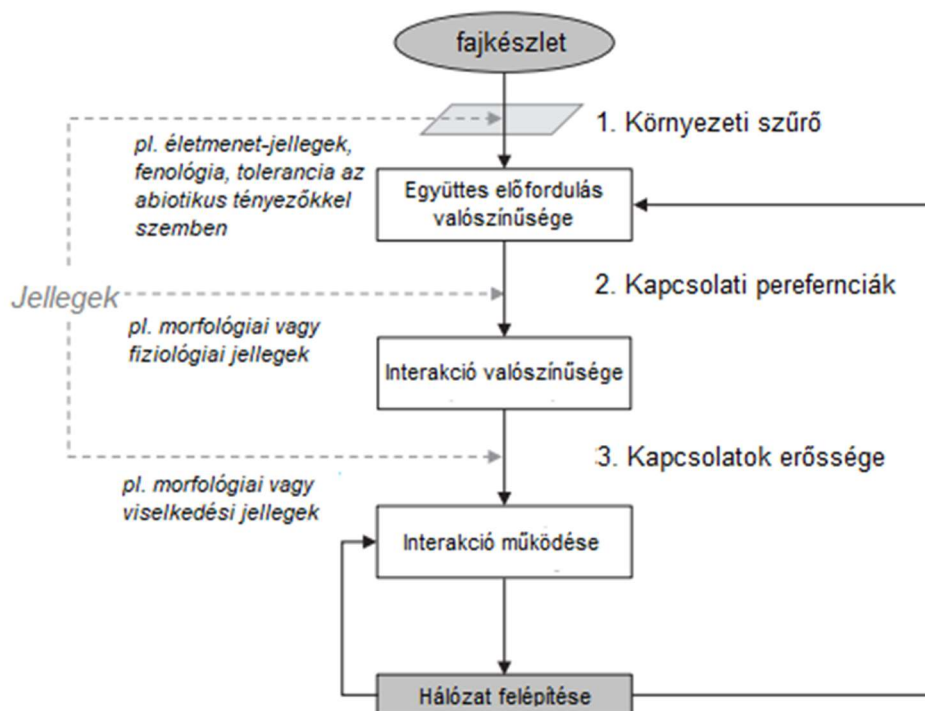
Trophic level (trofikus szint, TL): Azt mutatja meg, hogy az egyes trofikus csoportok milyen „magasan” helyezkednek el a táplálék-hálózatban. Az első trofikus szinten foglalnak helyet a termelők és a nem élő komponensek, melyek nem fogyasztanak más csoportokat a hálózatban. A többi csoport TL értékét pedig az alábbi módon számoljuk: 1+ az általuk fogyasztott zsákmányok trofikus szintjének súlyozott átlaga. A súlyozás az alapján történik, hogy a zsákmányok közül melyiket milyen arányban fogyasztja a vizsgált csoport (Christensen et al., 2005).

Mivel nincs konszenzus azzal kapcsolatban, hogy a számos megközelítés közül melyikkel érdemes mérni a topológiai fontosságot, így kutatásunk első kérdése az volt, hogy a gyakran használt módszerek közül melyek adnak hasonló eredményt és melyek működhetnek egymást kiegészítő módszerekként. A szakirodalomban megjelent már néhány cikk, melyben több indexet is használtak párhuzamosan a kulcsfajok táplálékhálózatban (pl. Endrédi et al., 2018b; Jordán et al., 2007; Scotti & Jordán, 2010)) vagy a kulcs-élőhelyek élőhelyhálózatokban (pl. Baranyi et al., 2011; Pereira et al., 2017) betöltött pozíciójának azonosítására. Ugyanakkor ezek a kutatások többségében csak kevés hálózattal dolgoztak, így egy nagy adatbázis elemzése jelentősen hozzájárulhat ahhoz, hogy az eredményekből általános érvényű következtetéseket vonhassunk le.

Emellett, a különféle indexek által becsült topológiai fontosság okainak megértésében sokat segíthet a biológiai jellegek használata is.

5.3.4. Jellegek szerepe a közösségek kialakításában

A dolgozat korábbi fejezeteiben láthattuk, hogy a biológiai jellegek használhatóak populációk és fajok szintjén feltett kérdések megválaszolására is, ugyanakkor használatuk leginkább a közösségökológia területén terjedt el, ahol mind a térbeli mintázatok elemzéséhez, mind a funkcionális diverzitás becsléséhez előszeretettel használják. Ennek oka, hogy a jellegek több szinten és módon befolyásolják az élőlények közti interakciók kialakulását és működését (24. ábra) (Bartomeus et al., 2016).



24. ábra. A jellegek három különböző szinten befolyásolják a közösség kapcsolat-hálózatát: 1. Egyes jellegek befolyásolják a fajok térbeli elterjedését és abundanciáját, azon keresztül pedig az együttes előfordulás valószínűségét. 2. Az együtt előforduló fajok esetén a kapcsolatok kialakulásának valószínűségét az határozza meg, hogy a kapcsolati preferenciákat befolyásoló jellegek összeillenek-e (*trait-matching*). 3. Végül, egyes jellegek befolyásolják a kapcsolatok hatékonyságát, erősségét, ezen keresztül hatva a hálózat működésére. Ez pedig visszahat a fajok abundanciájára, vagyis a közösség dinamikájára. Az ábra Bartomeus et al. (2016) alapján készült.

Az élőlények közti interakciók alapja, hogy a két fél egyes jellegei összeillenek (*trait-matching*) (pl. Laigle et al., 2018). Például, a ragadozó és zsákmányának méretaránya megfelelő (vagyis egyes morfológiai jellegeik összeillenek) (Brose, Jonsson, et al., 2006; Riede et al., 2011), illetve azonos időben és térben fordulnak elő (vagyis, a fenológiai és területhasználatához köthető jellegeik is összeillenek) (Gravel et al., 2016). Mivel erős szelekciós nyomás van azokon a jellegeken, melyek befolyásolják a táplálkozást (pl. zsákmányszerzési stratégiát, anyagcserét), illetve a

túlélést (pl. a védekezési stratégiákat), a megfelelő funkcionális jellegek segítségével megjósolhatók a táplálkozási kapcsolatok és az egyes fajok helye a táplálékhálózatban.

Táplálék-hálózat modellek elemzése arra világított rá, hogy meglepően kevés, többnyire ötnél kevesebb, de sokszor akár csak 1-2 jól megválasztott jelleg ismerete elég ahhoz, hogy teljes mértékben meg tudjuk jósolni egy közösség táplálkozási kapcsolatait (Eklöf et al., 2013; Stouffer et al., 2006). A vízi ökoszisztémákban a testméretet találták a legfontosabb, táplálkozást befolyásoló jellegnek (Stouffer et al., 2011; Zook et al., 2011), de mellette más, evolúciósan konzervatívabb jelleg, például a mobilitás és az élőhely is befolyásolja a kapcsolatok kialakítását (Eklöf et al., 2013). Habár ezek alapján a fenti jellegek fontossága a táplálék-hálózatok szerveződésében kétségtelen, az még kérdéses, hogy mennyire alkalmasak az egyes csoportok szerepének és fontosságának becslésére.

5.3.5. Legfontosabb jellegek a vízi ökoszisztémákban

Egy jelleg-alapú kutatásban az egyik legfontosabb kérdés az ökológiailag releváns, valóban funkcionális jellegek kiválasztása (Kremer et al., 2017). Ez pedig erősen függ az adott kutatás kérdésétől és skálájától is (Gallé & Batáry, 2019), vagyis teljesen más jellegek lesznek relevánsak attól függően, hogy milyen közösségeket (pl. csak növényi, bakteriális vagy fitoplankton közösségeket vagy több trofikus szintet is magukba foglaló táplálék-hálózatokat), milyen skálán (lokálisan vagy például ökoszisztémákon átívelően) vizsgálunk és milyen szerepek, ökoszisztéma funkciók érdekelnek minket.

Összességében elmondható, hogy az ideális jelleg ökológiailag releváns válasz-, vagy hatásjelleg, a vizsgált csoportjaink nagy részére elérhető, és nagyobb variabilitást mutat a vizsgált csoportok között, mint a csoportokon belül. Ideális esetben ezek a jellegek számszerűen mérhetők (mint pl. a testméret), ugyanakkor az ilyen jelleg-adatok elérhetősége még rendkívül hiányos, így a nagyobb lefedettség érdekében egyelőre gyakran használnak kategóriás jellegeket, melyek törvényszerűen leegyszerűsítik a rendszert (Costello et al., 2015; Kremer et al., 2017).

Kutatásunkban mi több különböző tengeri ökoszisztéma teljes táplálék-hálózatában kerestük a választ arra, hogy egyes jellegek mennyire képesek megmagyarázni a funkcionális csoportok helyét a táplálék-hálózatban, vagyis a csoportok trofikus szerepét. Ez a mind taxonómiai, mind térbeli skálán széles megközelítés megnehezítette a megfelelő jellegek kiválasztását, mivel olyan jellegekre volt szükségünk, melyek funkcionálisan kapcsolatban állnak a fajok táplálkozásával, ugyanakkor egyszerre értelmezhetők az élőlények teljes skáláján (a fitoplanktontól a szivacsokon és rákokon át egészen a bálnákig) és a különböző tengeri ökoszisztémákban (a mélytengeriektől a part menti sekély zónákon és folyótorkolatokon át egészen a korallzátonyokig). Egy további szempont volt, hogy az adott jellegek értékei elérhetőek legyenek a legtöbb csoportunkhoz a

jelenleg nyilvánosan elérhető adatbázisokban. Ezek alapján három egyszerűbb jelleget választottunk, melyeket alább részletesebben kifejtünk.

Testméret (body size): A közösségökológiában az egyik leggyakrabban használt és a legszélesebb körben elérhető funkcionális jelleg (Costello et al., 2015), mivel könnyen mérhető (úgynevezett *soft trait*), ugyanakkor szorosan kapcsolódik több fontos, de nehezen mérhető funkcionális jelleghez (*hard trait*) is. Befolyásolja az élőlények legtöbb ökológiai, fiziológiai és viselkedési funkcióját: az energiaszükségletet, az anyagcsereirátát, a biotikus kölcsönhatásokat és a terjedést is, így egyfajta „mester jellegnek” tekinthető (Gallé & Batáry, 2019; Martini et al., 2021; Morim et al., 2023). A vízi táplálék-hálózatokban kiemelt jelentősége van, hiszen a legtöbb fogyasztó nagyobb, mint a zsákmánya (J. E. Cohen et al., 1993; Sheldon et al., 1972; Yodzis & Innes, 1992), vagyis a nagyobb állatfajok általában ragadozók, a kisebbek pedig inkább növényevők és/vagy detritivorok, így a testméret korrelál a táplálékhálózat szerkezetével, a trofikus szintekkel és az energiaáramlással az ökoszisztémában (Gerlach et al., 1985; Woodward et al., 2005).

Mobilitás: A fajok mobilitása alatt leginkább terjedőképességüket értik, ez azonban egy nehezen számszerűsíthető/mérhető tulajdonság. Az egyedek helyváltoztató-képessége (*motility*) azonban könnyebben meghatározható és ez a tulajdonság nemcsak a terjedőképességgel korrelál, de az élőlények táplálkozási stratégiájával is (Costello et al., 2015; Martini et al., 2021). Morim et al. (2023) munkája alapján a mobilitás (csak úgy, mint a testhossz) a fajok mind a négy fontos működésével (forrásfelhasználás, növekedés, szaporodás és túlélés) kapcsolatban áll és egyes adatbázisokban (pl. a BIOTIC-ban) a lefedettsége már egy évtizede is a második legnagyobb volt a testméret után (Costello et al., 2015).

Élőhely (habitat vagy vertikális biológiai zonáció): Az élőlények életterének függőleges elhelyezkedése, vagyis, hogy a víztest milyen mélységében élnek, egy olyan jelleg, ami fontos a táplálkozásuk és túlélésük szempontjából (Morim et al., 2023). Ez meghatározható a mélység (és ökoszisztéma típus) pontos megadásával is, de kategorikus zóna-besorolás is létezik, körülbelül egy tucatnyi kategóriával (Costello et al., 2015). Ugyanakkor az, hogy az adott élettér milyen vertikális zónákkal rendelkezik erősen függ az ökoszisztémától, és csak két kategória állja meg a helyét minden ökoszisztémában: a fenék- (bentikus) és a nyílt tengeri (pelágikus) zóna. A fenékzónához kötődnek azok az élőlények, amelyek a víztest alján vagy annak közelében élnek, míg a pelágikus zónában élők a vízoszlopot részesítik előnyben.

Habár a fenti három jelleg optimális esetben számszerűen is megadható (testhosszként, mozgási sebességgént vagy a preferált élettér mélységeként), ami finom léptékű összehasonlításokat tenne lehetővé, az általunk használt hatalmas és túlságosan is variábilis adatbázis elemzésénél erre nem

volt mód, így feltérképező kutatásunkban e jellegek kategorikus változatait használtuk, hogy megértsük, mennyire informatívak az egyes csoportok trofikus szerepének magyarázásában.

5.4. Anyag és módszer

5.4.1. Felhasznált hálózatok

A kutatás során a Heymans et al. (2014) által összegyűjtött 105 tengeri táplálék-hálózatot tartalmazó adatbázist használtuk. A 105 hálózat között voltak időbeli replikátumok, vagyis olyan táplálék-hálózatok, melyeket időben többször is felmértek és modelleztek. Az ilyen esetekben csak az ökoszisztéma jelenlegi helyzetét legjobban közelítő, legújabban leközölt hálózatot vettük be az elemzésbe, így összességében 92 egyedi táplálék-hálózatot hasonlítottunk össze. A hálózatok elhelyezkedését, méretét és eredeti leközlésük hivatkozásait a 10.3.1-es melléklet 9. táblázata foglalja össze.

A felhasznált hálózatok felbontása eltérő, méretük a franciaországi Somme-öböl mindössze kilenc csoportot tartalmazó, rendkívül aggregált hálózatától egészen a 68 trofikus csoportból felépülő északi-tengeri hálózatig terjed. Térbeli eloszlásuk is változatos: ugyan nagy részük Európa (29 db) vagy Észak-Amerika (27 db) tengereihez kötődik, de több modell reprezentálja Afrikát (14 db), Ausztrálázsiát (14 db) és Dél-Amerikát (8 db) is. Ökoszisztéma-típus szerint is változatos az adatbázis: találunk benne part menti (lagúnák, öblök, folyótorkolatok vagy tengerparti) és mélyebben fekvő (kontinentális shelf-hez vagy lejtőhöz kötődő) ökoszisztémákat is, de korallzátonyokról származó táplálék-hálózat is akad közöttük (Heymans et al., 2014). A változatosság ellenére ezek a hálózatok mind azonos módszertannal, az Ecopath with Ecosim (Ewe) modellezési megközelítéssel (Christensen & Walters, 2004; Heymans et al., 2016) készültek, ami megkönnyíti összehasonlításukat.

5.4.2. Az adatbázis előkészítése

Annak érdekében, hogy a topológiai indexek széles skáláját használhassuk, szükség volt az adatbázis néhány lépésben történő előfeldolgozására. Ez biztosította az indexek alkalmazhatóságát és az eredmények összehasonlíthatóságát.

Mivel az élő szervezetek közötti kölcsönhatásokra összpontosítottunk (vagyis csak az egyes funkciós csoportok közösségi hatására voltunk kíváncsiak), első lépésben eltávolítottuk a nem élő hálózati komponenseket (pl. detrituszt vagy a szerves anyag egyéb formáit) a hálózatokból, majd azokat az élő komponenseket is, amelyek a nem élő komponensek törlése után elszigetelt csomópontokká váltak (pl. olyan detritivor élőlényeket, melyeket senki nem fogyaszt a hálózatban, mint a Kuosheng-öböl hálózatában a tengeri uborkák). Energetikai szempontból a detritusz (bomló

szerves anyag) és az anyag-körforgás egyértelműen kritikus fontosságú az ökoszisztéma dinamikája szempontjából, azonban a topológiai indexek, melyek azon alapszanak, hogy ki kivel lép kölcsönhatásba, torzított eredményeket és műtermékeket adhatnak, ha a nem élő komponenseket nem törlik. Például, a detritusz minden egyes élő komponenssel kapcsolatban áll, hisz haláluk után mind idekerülnek. Ez alapján az indexek a detrituszt fogják kiemelni „kulcscsoportként” a hálózatban és elfedik az élőlények egymásra gyakorolt hatását. Ezért kerültek a nem élő komponensek törlésre a hálózatokból.

A törlést követően ellenőriztük, hogy ez a módosítás nem volt-e jelentős hatással a trofikus szintre (TL indexre), és a különbséget csak minimálisnak és biztonságosan elhanyagolhatónak találtuk: a TL-értékek igen következetesen változtak a hálózatokban, mivel többnyire ugyanazokat a csoportokat távolítottuk el szinte ugyanazokból a pozíciókból. Ez a folyamat egy kis hálózatot (Maspalomas lagúnája) elsődleges termelők nélkül hagyott, így az nem volt használható a vizsgálatunkhoz.

Az eljárás összesen 150 hálózati komponens (127 nem élő és 23 élő) eltávolítását eredményezte, ami hálózatonként átlagosan 1,63 eltávolított csomópontot (6%) jelentett.

Egy további csomópont, az Aleut-szigeteki modellből származó Steller-oroszlánfóka kölyök ("SSL kölyök") aszimmetrikus kapcsolataival kilógott a sorból, mivel csak egy ragadozója volt, tápláléka pedig egy sem), ezért ezt a csomópontot is kizártuk.

A topológiai indexek kiszámítása előtt kétféle módon egységesítettük a hálózatokat: a hierarchikus indexekhez irányított, aciklikus (vagyis hurkokat nem tartalmazó) gráfok kellettek, míg a többi indexnél irányítatlan kapcsolatokkal dolgoztunk, ami azt feltételezi, hogy a fajok a ragadozó-zsákmány kapcsolatokban oda-vissza egységesen hatnak egymásra. Ez utóbbit úgy értük el, hogy a ragadozók hatását a zsákmányukra és a zsákmányok hatását a ragadozókra, vagyis a két kapcsolat erősségét összeadtuk és egy irány nélküli kapcsolatként kezeltük. A hierarchikus indexek kiszámításához pedig abból az 58 hálózatból, melyek tartalmaztak hurkokat, minden hurkot eltávolítottunk úgy, hogy a lehető legkevesebb és legkisebb súlyú kapcsolat kivételével megszakítottuk őket. A hurkok eltávolításának részletes módszertanát az 10.3.3-as mellékletben foglaltam össze.

5.4.3. A trofikus csoportok topológiai fontossága

A trofikus csoportok szerepét és többiekre gyakorolt hatását a hálózatban betöltött pozíciójuk alapján, vagyis a topológiai fontosságuk számszerűsítésével becsültük. Ehhez 18 különböző, az irodalomban gyakran használt topológiai indexet használtunk, melyek különböző megközelítésekkel becslik az egyes csoportok hatását (részleteket lásd az 5.3.3-as fejezetben,

illetve a 10.3.2-es mellékletben). Ebből kettőt, a kulcsindexet (KSI; Libralato et al., 2006), illetve a trofikus szintet (TL) a korábbi publikációkból vettünk át (lásd Heymans et al. 2014), további 16-ot pedig mi magunk számoltunk ki az összes (92) hálózat összes (2210) csoportjára. Ezek között hat (négy bináris és kettő súlyozott) index számszerűsítette a centralitást (vagyis, hogy egy csoport mennyire központi helyet foglal el a hálózatban), nyolc indexet használtunk a hierarchikus hatások becslésére (azaz az irányított, aciklikus gráfok centralitására), két index pedig az alapján mérte az adott csoport jelentőségét, hogy mennyire redundáns/egyedi helyet tölt be a hálózatban (5.3.3-as fejezet, 10.3.1.2-es melléklet).

A topológiai indexeket az UCINET (Borgatti et al., 2002) és a CoSBI Lab (Valentini & Jordán, 2010) programok segítségével számoltuk ki.

5.4.4. A trofikus csoportok jellegei

Mivel rendkívül változatos és különböző mértékben és módszerrel aggregált hálózatokat szerettünk volna egységesen összehasonlítani, így olyan jellegeket kellett keresnünk, melyek biológiailag informatívak, ugyanakkor egyszerre értelmezhetők olyan eltérő csoportokra is, mint a fitoplankton, a tengeri uborkák, a ráják vagy a „nagytestű halfogyasztó ragadozó halak” csoportja. Ez alapján a kutatásunk során a funkcionális csoportokat három kategorikus (táplálkozási élőhely, mobilitás és méretkategória, 7. táblázat) és egy folytonos (maximális testméret) jelleghoz rendeltük. Általában a táplálékkereső, kifejlett egyedekre vonatkozó jellegeket vettük figyelembe, kivéve, ha a kor (pl. fiatal) vagy a méret (pl. kicsi) kifejezetten fel volt tüntetve a csoport nevében vagy definíciójában.

A fajszintű élőhelypreferenciát és a maximális hossz méreteket a FishBase (Froese & Pauly, 2020) és SeaLifeBase (Palomares & Pauly, 2020) online adatbázisokból gyűjtöttük ki, és a nagyobb

Jelleg	Kategória	Definíció	Lefedettségi
Mobilitás	Szesszilis	Rögzült	2203 (99,7%)
	Sodródó	Passzívan mozgó	
	Korlátozott mobilitású	Lassan, aktívan mozgók (kúszók, mászók, aljzatban élők)	
	Mobilis	Gyorsan, aktívan mozgók (úszók)	
Élőhely	Fenéklakó	Tengerfenéken vagy annak közelében élők	2165 (98%)
	Vízoszlopban élő	Pelágikus csoportok	
Testméret (cm)*	10 ⁻⁴	< 0.001 cm	2056 (93%)
	10 ⁻³	0.001 cm – 0.01 cm	
	10 ⁻²	0.011 cm – 0.1 cm	
	10 ⁻¹	0.11 cm – 1.0 cm	
	10 ⁰	1.01 cm – 10 cm	
	10 ¹	10.01 cm – 100 cm	
	10 ²	100.01 cm – 1000cm	
	10 ³	> 1000 cm	

7. táblázat. Az elemzésben használt jellegek alkategóriái, leírása és lefedettsége az adatbázisunkban (n=2210). *A testméret kategóriák Sieburth et al. (1978) kategóriáit követik, de cm-ben megadva.

funkcionális csoportokhoz rendeltük. A planktonikus csoportok (pl. mikrozooplankton) esetében (Sieburth et al., 1978) plankton méretfrakcióit használtuk a maximális hossz megállapításához.

Az élőhelypreferencia esetében a fenéklakó (bentikus) szervezetek közé kerültek mindazok, amelyek a tengerfenékhez közvetlen kapcsolódnak (infauna és epifauna) vagy annak közelében élnek (pl. laposhalak és ráják). Más, nem kifejezetten fenéklakó halak és cápák esetében alapértelmezésként a „vízoszlop” (~ pelágikus) élőhelyet használtuk. A fitoplankton, zooplankton, medúzákat, tengeri madarakat, tengeri teknősöket és cetféléket szintén a vízoszlop élőhelyéhez rendeltük. A vízoszlopon belüli kategóriákat (pl. mezopelágikus) nem vettük figyelembe az összehasonlíthatóság és a különböző ökoszisztéma-modellek közötti széles lefedettség fenntartása érdekében, habár tudjuk, hogy fontosságuk egyértelmű (Agnetta et al., 2019).

A mobilitás jelleget négy kategóriára osztottuk: szesszilis (ülő, rögzült), sodródó (passzívan mozgók), korlátozott mobilitású (lassú aktív mozgók, beleértve a kúszók és aljzatban élők) és mobilis (gyors aktív mozgásra, úszásra vagy repülésre képes csoportok) (Costello et al., 2015). A helyhez kötött (pl. makrofiták és kacslábú rákok) és a sodródó (pl. plankton, baktériumok és hallárvák) szervezetek biológiailag jól körülhatárolhatók. A korlátozott mobilitású szervezetekhez főként makrogerinctelenek (pl. tüskésbőrűek, csigák és gyűrűsférgek) és fiatal halak kerültek, míg az úszásra képes gerinceseket (pl. kifejlett halakat, teknősöket, madarakat és tengeri emlősöket) a mobilis kategóriába soroltuk.

A maximális hossz méret tekintetében az adatok a baktériumoktól (0,0002 cm) a kék bálnáig (3300 cm) terjedtek. Az értékek alapján, követve a Sieburth-féle méretfrakciók logikáját, az összes funkcionális csoportot besoroltuk a nyolc, egy-egy nagyságrendet képviselő méretkategória egyikébe (7. táblázat).

Az összegyűjtött jellegadatok lefedettsége viszonylag magas és egyenletes (>93%) volt a három kategorikus jelleg esetében (7. táblázat), míg a maximális hosszúság esetében csak a csoportok 71%-hoz tudtunk adatot rendelni. Emiatt, ez utóbbit nem elemeztük külön, csak a csomópontok testméretosztályokhoz való hozzárendeléséhez használtuk. A csoportokba sorolás nem mindig volt egyértelmű a táplálkozás és az élőhelypreferenciák ontogenetikai változása (pl. bathypelagikus fajok) vagy a táplálékhálózat aggregációs problémái (vegyes csoportok vagy széles kategóriák) miatt. Ezekben az esetekben egyéni értékelést végeztünk. Ha a csoportba sorolt fajok listája vagy részletesebb leírása elérhető volt a hálózatot leközlő eredeti cikkben, akkor az ott leírtak alapján a domináns faj(ok) jellegeit használtuk, hiányzó információ esetén pedig a jelleg mezőt üresen hagytuk.

5.4.5. Statisztikai elemzések

5.4.5.1. A topológiai indexek összehasonlítása

A topológiai indexek közötti kapcsolatot metrikus (főkomponens-analízis (PCA) és hierarchikus klaszterezés) és ordinális (Spearman-féle rangkorreláció és nem metrikus többdimenziós skálázás (NMDS)) módszerekkel is megvizsgáltuk. Míg előbbi módszerek az eredeti index-értékeket és azok abszolút különbségeit használják az összehasonlításhoz, az ordinális módszerek az adatokat rangsorokra redukálják és ezeket a rangsorokat hasonlítják össze (vagyis azt, hogy mely csoport hanyadik a fontossági sorrendben, amit az adott index jósol). A két megközelítés által adott eredményeket összehasonlítottuk.

Az indexek megfeleltethetőségének biztosítása érdekében standardizált PCA-t alkalmaztunk. A hierarchikus klaszterezéshez az adatokat a változók szórásával standardizáltuk, majd az indexeket az euklideszi távolság és az aritmetikai átlaggal súlyozatlan páros csoportmódszer (UPGMA vagy csoportátlag módszer) segítségével osztályoztuk. A Spearman-féle rangkorrelációs együtthatókból (r) a $d = 1 - r$ képlet szerint kiszámítottunk egy disszimilitási félmátrixot, amely a korrelációkat ténylegesen a $[0,2]$ intervallumra konvertálja. Így $d = 0$ teljes hasonlóságot jelent, ami azonos rangsoroknak felel meg, és $d = 2$ teljes különbözőséget, azaz fordított rangsorokat tükröz. Az így kapott mátrixot használtuk az NMDS bemenetként. A Spearman-féle korrelációkat egy mátrix-diagram segítségével szemléltettük, míg a különbözőségi értékeket NMDS-nek vetettük alá, hogy az indexek rendszerezését megkapjuk.

Az elemzések és az eredmények megjelenítése az R szoftver [(R Core Team, 2019); csomagok: "stat" és "ggcorrplot" (Kassambara, 2019)] és a SYNTAX-2000 csomag (Podani, 2001) segítségével történt.

5.4.5.2. A jellegek és az indexek kapcsolata

A három kategorikus jelleg függetlenségének tesztelésére Khi-négyzet tesztet és Fisher-féle egzakt tesztet végeztük el szimulált p-értékekkel, az R "stat" csomagjának használatával (R Core Team, 2019).

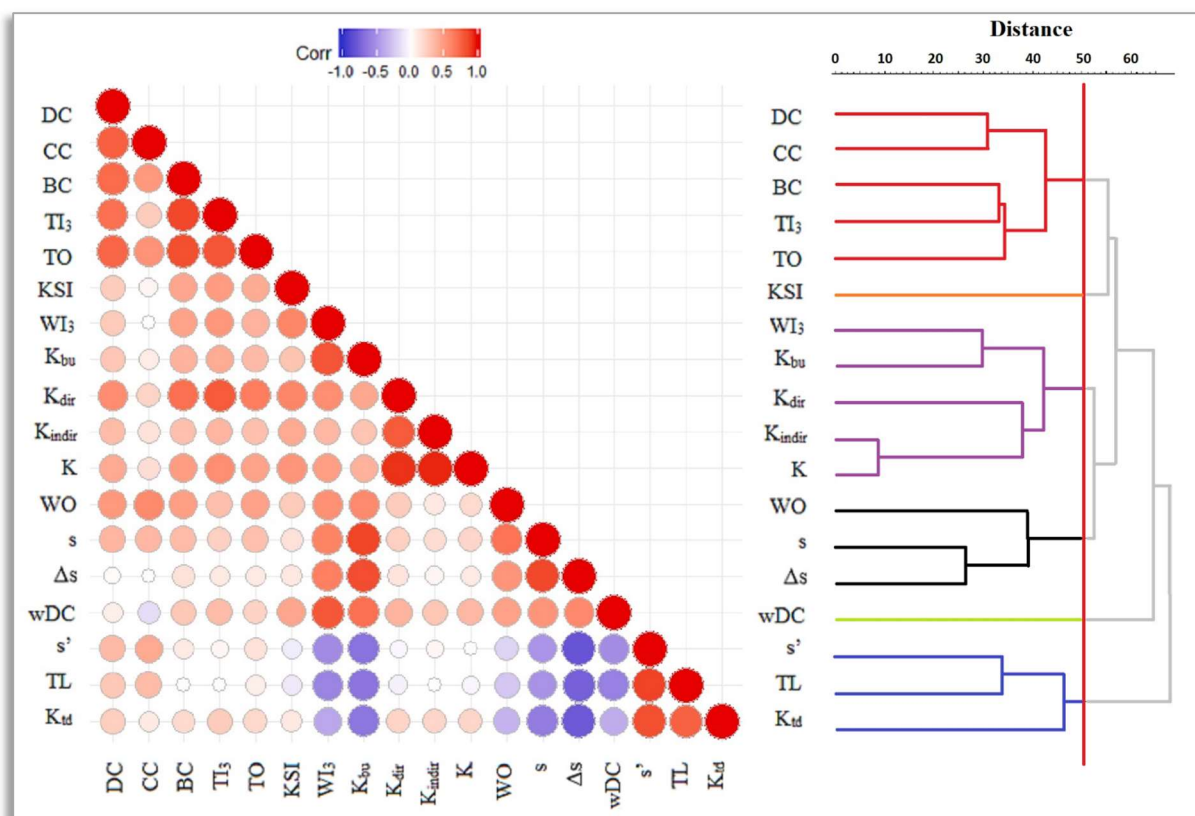
Végül a topológiai mutatók és a funkcionális jellegek közötti kapcsolatot R-ben ("ggpubr" csomag, (Kassambara, 2019)) és Microsoft Excelben vizualizáltuk, és lineáris kevert modellek segítségével elemeztük. Ezekben a modellekben az egyes indexek voltak a válaszváltozók, míg a jellegek fix hatásokként, a hálózatok pedig random hatásként kerültek a magyarázó változók közé. Ez lényegében annyit jelent, hogy a modellek megvizsgálták, hogy a 3 jellegünk közül melyik mennyire magyarázza az adott index értékét úgy, hogy figyelembe vesszük, hogy az egyes hálózatokban az indexértékek átlaga különbözhet.

A modellek felépítése előtt tíz indexet kellett transzformálni balra ferde eloszlásuk miatt (négyzetgyök-transzformáció mérsékelt ferdeség esetén: BC, TO, K_{bu} , WO és K_{td} ; és log-transzformáció nagyobb ferdeség esetén: wDC, WI_3 , K, K_{dir} és K_{indir}), és minden indexet a hálózaton belül standardizáltunk. Ez utóbbi azt jelenti, hogy minden indexértéket kivontunk a minta átlagából (az index átlagértéke a hálózatában), és elosztottuk a minta szórásával. A transzformációk nem változtatták meg az indexek és a tulajdonságok közötti kapcsolatok tendenciáit, de segítettek megfelelni a modell feltételeinek, és függetlenebbé tették az értékeket a hálózati jellemzőktől. A kevert modelleket R-ben, az "lme4" (Bates et al., 2015) és az "lmerTest" (Kuznetsova et al., 2017) csomagok segítségével készítettük.

5.5. Eredmények

5.5.1. Trofikus csoportok topológiai fontossága

Klaszterezéssel összehasonlítva az egyes indexek által jósolt topológiai fontosságot, hat nagyobb index-csoport különül el (25. ábra, jobbra).



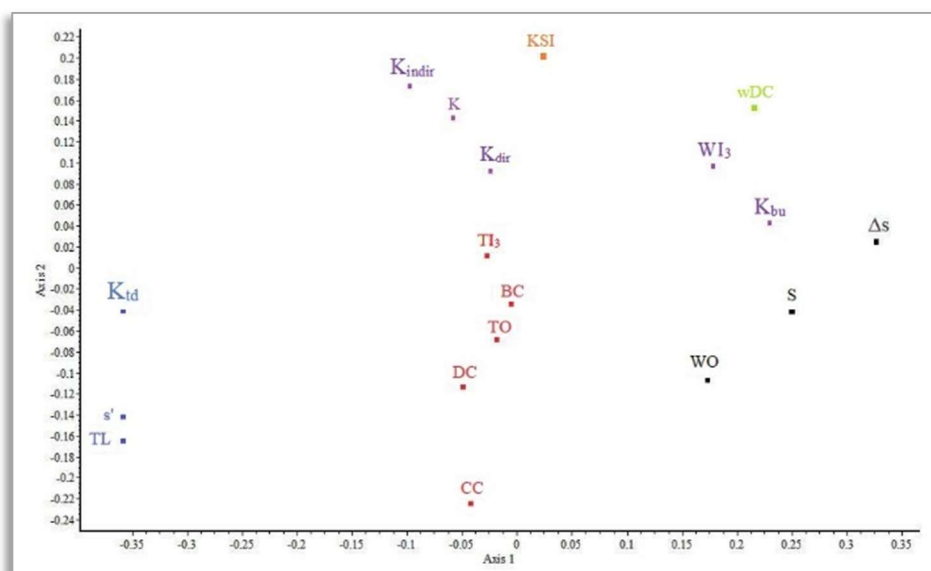
25. ábra. A topológiai indexek kapcsolatát mutató Spearman-féle rangkorreláció (balra) és hierarchikus klaszteranalízis (jobbra) eredményei. A piros körök a pozitív, a kék körök a negatív korrelációt mutatják, míg a színek erőssége a korreláció erősségével arányos. A klaszteranalízis 6 nagyobb csoportot különített el, melyeket külön színnel jelöltünk a dendrogrammon (jobbra).

- 1) Az első klaszterbe tömörülnek a súlyozás nélküli centralitás-indexek (DC, CC, BC, TI_3 és TO), köztük is elkülönülnek azok, melyek csak a direkt kapcsolatok alapján rangsorolják

azok fontosságát (DC és CC) azoktól, amik a közvetett hatásokat is figyelembe veszik (BC, TI₃, TO).

- 2) A kulcsindex (KSI) önmagában egy különálló klasztert alkot, de még leginkább az első klaszter indexeivel mutat hasonlóságot.
- 3) A hierarchikus K index komponensei – a K_{td} kivételével – mind egy csoportba kerültek a WI₃-al. A csoporton belül a minden (közvetlen és közvetett, lefelé és felfelé irányuló) hatást figyelembe vevő K-hoz a csak a közvetett hatások alapján rangsoroló K_{indir} áll a legközelebb, mutatva, hogy az egyes trofikus csoportok összes hatásának jelentős részét adják az indirekt hatások az általunk tanulmányozott hálózatokban. Emellett az is megfigyelhető, hogy a súlyozott, indirekt hatásokat minden irányba figyelembe vevő WI₃ a K_{bu} komponenssel mutat hasonlóságot, amely csak a hálózat aljától (termelőktől) a teteje (csúcsragadozók) felé kifejtett „bottom-up” hatások alapján rangsorolja a csoportokat.
- 4) A negyedik klaszter némileg vegyes, két hierarchikus indexet (s és Δs) és egy súlyozott indexet (WO) tartalmaz. Ebből a status egy „bottom-up” hatásokat kiemelő index, ami matematikai okokból erős összefüggést mutat a netstatussal, hisz ez utóbbi a „bottom-up” hatás (s) top-down hatásokkal (s') csökkentett változata, vagyis minél nagyobb a status, annál nagyobb netstatust várunk.
- 5) Az ötödik csoportba szintén csak egy index, a csak a direkt hatásokat számszerűsítő, súlyozott fokszám (wDC) került.
- 6) A hatodik csoportban pedig jól elkülönülve található a három klasszikus „top-down” index, az s', TL és a K_{td}. Ezek mindegyike a hálózatban lefelé terjedő, a prédákon keresztül gyakorolt hatások alapján rangsorolják a csoportokat.

Az NMDS ordináció, bár ordinális megközelítés, nagyrészt ugyanazokat a klasztereket azonosította, mint a klaszterelemzés (26. ábra).



26. ábra. A topológiai indexek hasonlósága a rangsorokon alapuló NMDS ordináció alapján. Az egymáshoz közelebb eső indexek hasonlóan rangsorolták a funkciós csoportokat topológiai fontosságuk tekintetében. Az indexek színe a 24. ábrán látható klasztereket jelölik.

Az ábra bal oldalán jól elkülönülve láthatók a „top-down” indexek (a 6. klaszter), míg jobb oldalon csoportosulnak a súlyozott (WI_3 , wDC , WO) és a „bottom-up” (K_{bu} , s , Δs) indexek. A fő különbség a klaszterelemzéshez képest, hogy itt a K_{bu} és a WI_3 távolabb esik a másik három K komponenstől (K , K_{dir} és K_{indir}) és inkább a negyedik klaszter indexeihez (s , Δs és WO) áll közelebb. Ez a mintázat a Spearman-féle rangkorrelációk mátrixábráján is megfigyelhető (24. ábra, balra). Érdeemes lehet még megemlíteni, hogy ezen az ábrán látszik néhány negatív (kézzel színezett) korreláció is: a súlyozott (WI_3 , WO , wDC), illetve a bottom-up (K_{bu} , s) indexek negatívan korrelálnak a top-down indexekkel (TL , s' , K_{td}). A PCA – a fentiekhez nagyon hasonló – eredményei az 10.3.4-es mellékletben, a 34. ábrán találhatóak.

Összességében az indexek hasonlóságait elemző négy módszer eredményei megegyeznek, kivéve a fent említett K_{bu} és WI_3 komponensek esetén, amelyek a metrikus és ordinális megközelítésekben másokkal mutatnak nagyobb hasonlóságot. Mivel az eredmények robusztusak és a klaszterezés magas kofenetikus korrelációt mutatott ($r = 0,8267$), ami minimális torzulást jelez a bemeneti euklideszi távolságokhoz képest, az indexek és a biológiai jellegek kapcsolatának tárgyalása e dendrogramban (24. ábra, jobbra) lehatárolt csoportok alapján történik majd.

5.5.2. A topológiai fontosság és a biológiai jellegek összefüggései

A kutatás második felében a kategorikus jellegek (mobilitás, élőhely és testméret) és a 18 index kapcsolatát vizsgáltuk. Arra voltunk kíváncsiak, hogy melyik jelleg milyen mértékben képes megmagyarázni, hogy egy csoport mennyire tölt be fontos pozíciót a táplálék-hálózatban.

Az eredményeket négy ábra, egy összefoglaló (27.) ábra és három részletező (28-30.) ábra segítségével mutatom be. A 27. ábra összefoglalja az összes eredményt: minden vizsgált index esetén (oszlopok) mutatja, hogy az egyes jellegkategória-párok (sorok) között van-e szignifikáns eltérés. Például, az első sor azt mutatja, hogy a mobilitás jelleg alapján a rögzült életmódú (szesszilis) és a passzívan sodródó élőlénycsoportok fontossága különbözik-e az egyes indexek szerint. A sárgával jelölt indexek szerint a második kategóriába tartozó (vagyis jelen példánál a sodródó) fajok szignifikánsan fontosabb pozíciót töltenek be a hálózatban, míg a kézzel jelölt esetekben fordítva, az első kategóriába tartozó fajok a fontosabbak. Jelen példánál csaknem minden index egyetért abban, hogy a sodródó életmódú fajok (pl. phytoplankton vagy zooplankton) szignifikánsan fontosabb pozíciót töltenek be a táplálék-hálózatban, mint a rögzült életformák (pl. szivacsok), egyedül a status indexek szerint nincs jelentős különbség a két életforma topológiai fontosságában.

Mivel a dendrogram szerint lehatárolt index-klasztereken belül a jellegek és az indexek kapcsolata nagy hasonlóságot mutatott (lásd a hasonló színmintázatot a 27. ábrán a vastagabb vonalakkal lehatárolt oszlopokon belül), így a 28-30. ábrákon csak az index-csoportok egy-egy reprezentatív tagjának kapcsolatát mutatom be részletesebben az egyes jellegekkel. Az összes index-jelleg kapcsolatot bemutató 35-42. ábra azonban elérhető a 10.3.5-ös mellékletben.

			Dendrogram által lehatárolt index-csoportok																	
Jelleg	Kategória 1	Kategória 2	DC	CC	BC	T _B	TO	KSI	W _B	K _{bu}	K _{dir}	K _{indir}	K	WO	s	Δs	wDC	TL	s'	K _d
MOBILITÁS	Szesszilis	Sodródó																		
	Szesszilis	Korlátozott																		
	Szesszilis	Mobilis																		
	Sodródó	Korlátozott					*													
	Sodródó	Mobilis																		
Korlátozott	Mobilis																			
ÉLŐH.	Fenék	Vízoszlop																		
MAX. TESTHOSSZ (cm)	10 ⁻⁴	10 ⁻³																		
	10 ⁻⁴	10 ⁻²													*		*			
	10 ⁻⁴	10 ⁻¹																		
	10 ⁻⁴	10 ⁰																		
	10 ⁻⁴	10 ¹																		
	10 ⁻⁴	10 ²																		
	10 ⁻⁴	10 ³																		
	10 ⁻³	10 ⁻²																		
	10 ⁻³	10 ⁻¹																		
	10 ⁻³	10 ⁰																		
	10 ⁻³	10 ¹					*													
	10 ⁻³	10 ²																		
	10 ⁻³	10 ³																		
	10 ⁻²	10 ⁻¹																		
	10 ⁻²	10 ⁰																		
	10 ⁻²	10 ¹																		
	10 ⁻²	10 ²																		
	10 ⁻²	10 ³						*												
	10 ⁻¹	10 ⁰					*													
	10 ⁻¹	10 ¹																		
10 ⁻¹	10 ²																			
10 ⁻¹	10 ³																			
10 ⁰	10 ¹																			
10 ⁰	10 ²																			
10 ⁰	10 ³																			
10 ¹	10 ²																			
10 ¹	10 ³													*						
10 ²	10 ³													*						

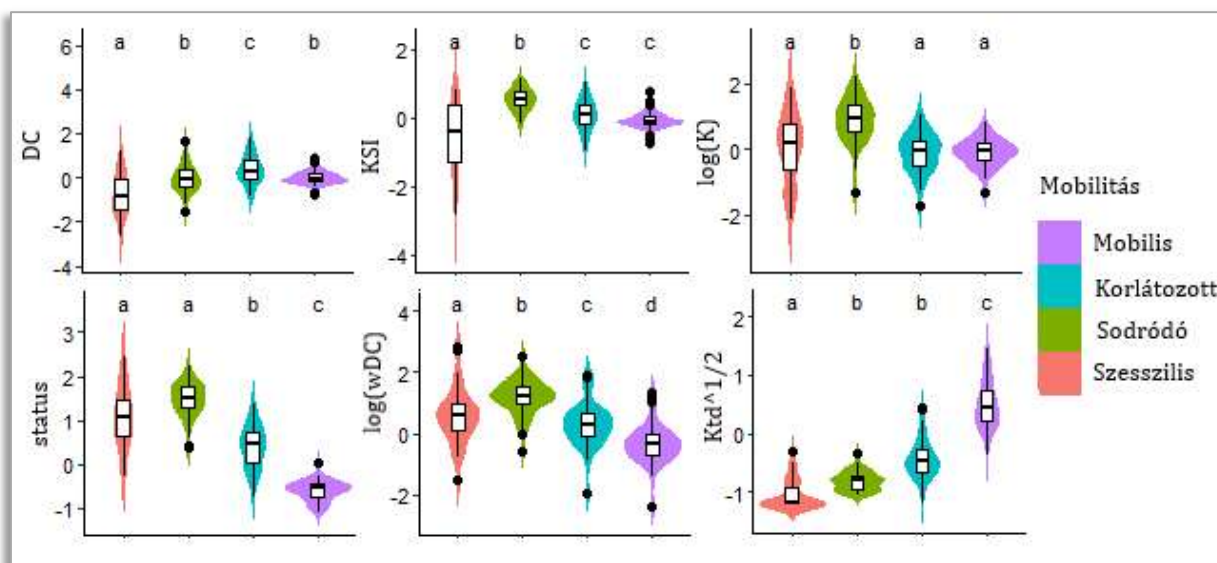
Szignifikáns (kat1 > kat2)
 Szignifikáns (kat1 < kat2)
 Nem szignifikáns különbség
 * bizonytalan eredmény

27. ábra. Az egyes (sorokban felsorolt) jellegekkel rendelkező élőlénycsoportok topológiai fontosságának összehasonlítása a különböző (oszlopokban feltüntetett) topológiai indexek szerint. A késsel jelölt indexek szerint az adott sorban feltüntetett első jelleg-kategóriába tartozó fajok szignifikánsan fontosabb pozíciót foglalnak el a táplálék-hálózatban, mint a második kategóriába tartozó fajok. A sárgával jelölt indexeknél ez pont fordítva van, míg a fehéren maradt indexek szerint nincs szignifikáns különbség a kétféle jelleggel rendelkezők topológiai fontossága között (lineáris kevert modellek). A dendrogram által létrehozott, hasonló indexekből álló index-klasztereket vastagabb, függőleges vonalak határolják le.

5.5.2.1. Mobilitás

A mobilitás jellegnél a páros összehasonlítások nagy aránya (81,5%-a) szignifikáns, vagyis a különböző mobilitású élőlények topológiai fontossága jelentősen eltér (26. ábra). A legkevésbé a K indexet és annak direkt (K_{dir}), illetve indirekt (K_{indir}) komponensét jósolta jól a jelleg, míg a legnagyobb különbségeket a súlyozott (pl. wDC, WI3) és a felülről lefelé irányuló, top-down hatásokat vizsgáló indexek (TL, s' és K_{td}) mutatták ki (26-27. ábra). A súlyozott indexek alapján a legfontosabb hálózati pozíciókban a passzívan sodródó szervezeteket találjuk, míg a top-down indexek a gyorsan és aktívan mozgó mobilis szervezetek között azonosítják a legnagyobb hatással bíró csoportokat (lásd a 27. ábra alsó sorának két utolsó indexe).

Összességében elmondható, hogy a legtöbb index-csoport (2-5. csoportok) szerint a passzívan sodródó csoportok (pl. fitoplankton, zooplankton) töltik be a legfontosabb pozíciót a hálózatban, míg az első klaszter súlyozatlan centralitás-indexei a korlátozottan mozgékony állatok (pl. tüskésbőrűek, rákok) fontosságát emelik ki, az utolsó klaszter top-down indexei szerint pedig a gyorsan mozgó, mobilis fajok (pl. nagy méretű ragadozó halak) a legfontosabbak (27. ábra). A rögzült életmódú, szesszilis csoportok topológiai fontossága semmilyen szempontból nem kiemelkedő, de nagy szórást mutat.

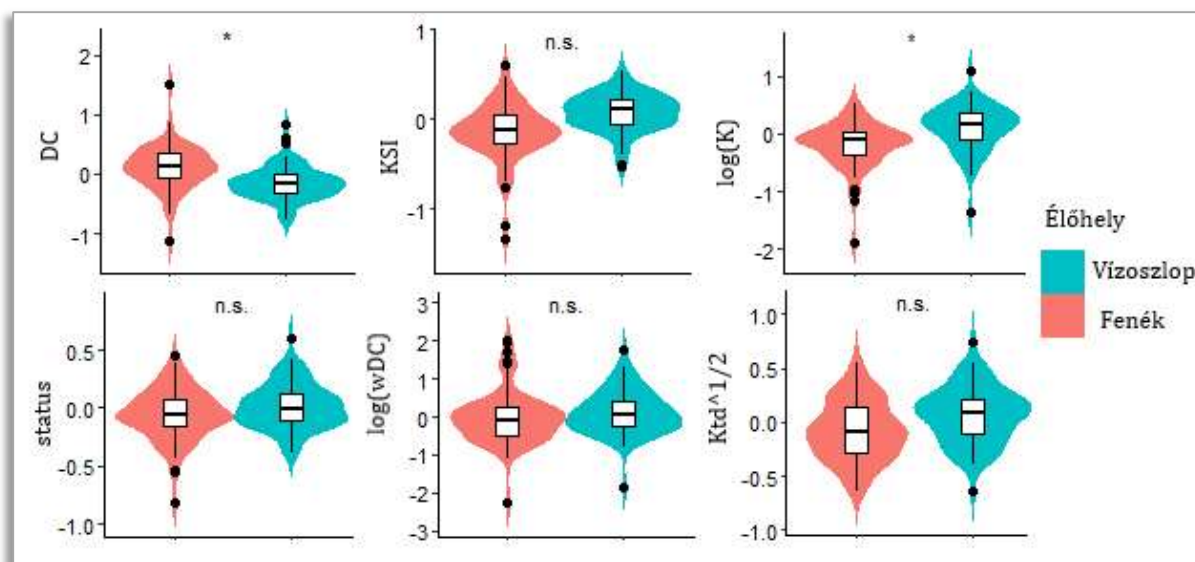


28. ábra. A mobilitás és a különböző indexek által becsült topológiai fontosság (hálózatonkénti átlagérték) kapcsolata. A hat ábra a 25. ábrán feltüntetett hat nagyobb index-csoport egy-egy reprezentatív tagját mutatja: 1. súlyozatlan centralitás indexek (DC, balra fent), 2. KSI (közép, fent), 3. leginkább bottom-up hierarchikus indexek (K, jobbra fent), 4. vegyes index-csoport (s , balra lent), 5. a súlyozott direkt hatásokat mutató wDC, (középen lent) és 6. (top-down hierarchikus indexek (K_{td} , jobbra lent). A különböző betűkkel jelölt mobilitás-kategóriák topológiai fontossága szignifikánsan eltér (lineáris kevert modellek).

5.5.2.2. Élőhely (vertikális zóna)

Az élőhely jellegnek csak két kategóriáját használtuk (tengerfenéken/vízoszlopban élő), és a mobilitásnál kevésbé bizonyult hasznosnak a topológiai fontosság magyarázásában (28. ábra), csak a fontossági sorrend 50%-át magyarázta (26. ábra). Leginkább a centralitási indexekkel (azok 100%-ával) mutatott összefüggést, míg egyáltalán nem magyarázta a súlyozott indexek (wDC, WI3, WO) és a KSI által prediktált fontosságot (26. ábra).

A centralitási indexek és a Δs szignifikánsan nagyobb értékeket mutattak a bentikus, fenéklakó élőlényeknél, mint a vízoszlopban élők esetén, míg három másik hierarchikus index, a top-down hatással korreláló trofikus szint (TL), a bottom-up hatásokat összegző K_{bu} és a mindkettőt együtt mérő K index éppen ellenkező tendenciát mutatott, és a fontosabb csoportokat a vízoszlopban azonosította (27. ábra). A többi index esetében nem volt szignifikáns különbség az élőlények élőhelypreferenciája szerint (27 és 29. ábra).

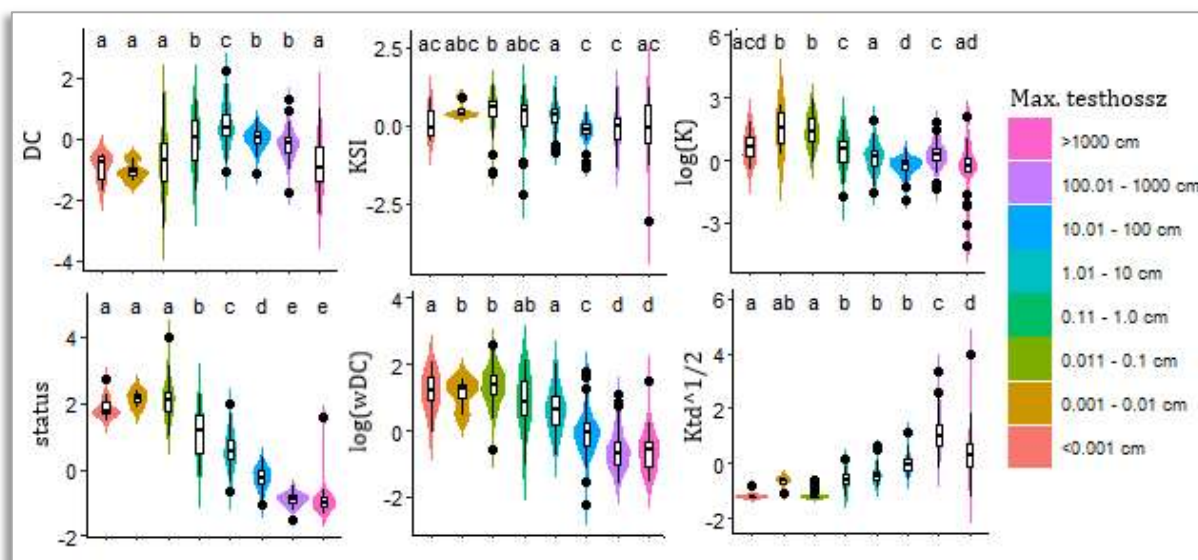


29. ábra. Az élőhely (vertikális zonáció) és a különböző indexek által becsült topológiai fontosság (hálózatonkénti átlagérték) kapcsolata. A hat ábra a 25. ábrán feltüntetett hat nagyobb index-csoport egy-egy reprezentatív tagját mutatja: 1. súlyozatlan centralitási indexek (DC, balra fent), 2. KSI (közép, fent), 3. leginkább bottom-up hierarchikus indexek (K, jobbra fent), 4. vegyes index-csoport (s, balra lent), 5. a súlyozott direkt hatásokat mutató wDC, (középen lent) és 6. (top-down hierarchikus indexek (Ktd, jobbra lent). A szignifikáns eltérést * mutatja, míg az n.s. a nem szignifikáns különbségeket jelöli (lineáris kevert modellek).

5.5.2.3. Testméret (maximális hossz)

A testméret átlagosan az esetek 69.4%-ában magyarázta jól a különböző indexek által becsült topológiai fontosságot és leginkább az 1mm-nél nagyobb testméretű csoportok fontossága között tudtunk különbségeket detektálni (27. ábra). A legerősebb összefüggést a mobilitáshoz hasonlóan egyes hierarchikus indexekkel találtuk: az alapvetően bottom-up hatásokat számszerűsítő statust, a K index bottom-up komponensét (K_{bu}), és a top-down hatásokkal arányos trofikus szintet (TL) prediktálta a legjobban a jelleg (27. ábra).

A súlyozott indexek a 3-4. index-klaszterrel, vagyis a leginkább bottom-up hatásokat számszerűsítő indexekkel együtt a kis szervezeteket (0,001-0,1 cm) azonosítják kulcs-csoportokként. A kulcsindex (KSI) nem mutat jelentős különbségeket a méretkategóriák között, míg a centralitási indexeket tartalmazó első klaszter a közepes méretű kategóriák (1-10 cm), a top-down indexeket magába foglaló hatodik csoport indexei pedig a nagy méretű csoportok (>10 cm) fontosságát emeli ki (30. ábra).



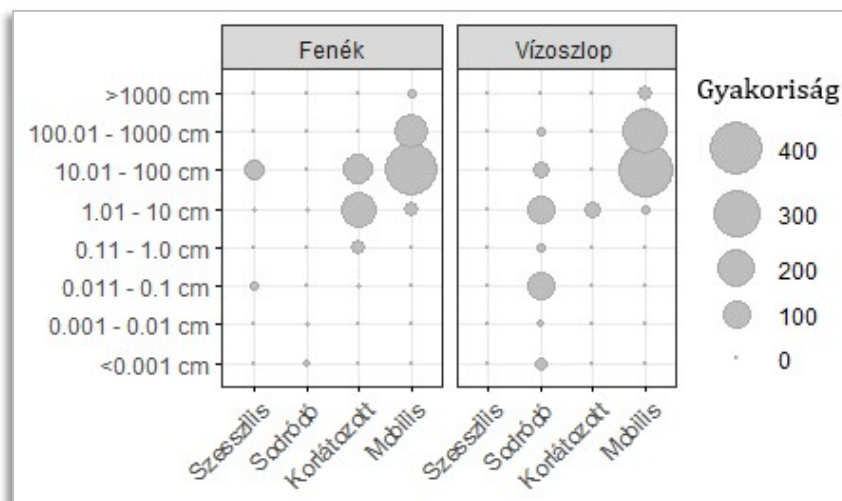
30. ábra. A maximális testhossz és a különböző indexek által becsült topológiai fontosság (hálózatonkénti átlagérték) kapcsolata. A hat ábra a 25. ábrán feltüntetett hat nagyobb index-csoport egy-egy reprezentatív tagját mutatja: 1. súlyozatlan centralitás indexek (DC, balra fent), 2. KSI (közép, fent), 3. leginkább bottom-up hierarchikus indexek (K, jobbra fent), 4. vegyes index-csoport (s, balra lent), 5. a súlyozott direkt hatásokat mutató wDC, (középen lent) és 6. (top-down hierarchikus indexek (Ktd, jobbra lent). A különböző betűkkel jelölt méretkategóriák topológiai fontossága szignifikánsan eltér (lineáris kevert modellek). Pl. az „ab” jelölésű kategória sem az „a”, sem a „b” jelölésű kategóriától nem tér el, melyek viszont egymástól szignifikánsan eltérnek.

5.5.3. A jellegek kapcsolata

A fenti eredményekből is sejthető, de a statisztikai tesztek is megerősítik, hogy a három jelleg nem független egymástól (Khi-négyzet teszt, Fisher-féle egzakt teszt, $p < 0,001$).

Egyrészt, a mobilitással általában nő az élőlények mérete is mind a tengerfenéken, mind a vízoszlopban élő csoportok esetén (31. ábra). Így a bottom-up hatások alapján fontosnak ítélt kisméretű, maximum 0,1 cm hosszúságú szervezetek megfeleltethetők a mobilitás jelleg által passzívan sodródóként bekezelte csoportoknak. Ugyanígy, a top-down hatások alapján fontosnak ítélt szervezetek egyszerre nagy méretűek és mobilisak, a centralitás indexek alapján kiemelt lassú mozgású csoportok nagy része pedig vízi gerinctelen szervezet, melyek többsége valóban a testméret-kategóriák közül kiemelt 1-10cm-es mérettartományba tartozik.

Másrészt, az egyes mobilitási kategóriák kizárólag csak egyik vagy másik táplálkozási helyen fordulnak elő: például az szesszilis csoportok csak a tengerfenéken élnek, míg a passzívan sodródók kizárólag a vízoszlopban, így a mobilitás és az élőhely kategóriáink sem függetlenek egymástól (31. ábra).



31. ábra. A vizsgált három jelleg (max. testméret, mobilitás és élőhely) összefüggése. A körök mérete arányos az jelzett kategóriákba esés gyakoriságával.

5.5.4. Összegzés

Összefoglalva az eredményeket, a vizsgált topológiai indexek jól elkülönülő csoportjai más-más fajokat azonosítanak kulcsfajokként. A csoportosítást jól magyarázza, hogy az adott index figyelembe veszi-e az interakciók erejét (súlyozott indexek) és irányát (vagyis külön csoportot alkotnak az irány nélküli, közép-távú hatásokat számszerűsítő, a csak a predációs vagy csak a forrás hatásokra fókuszálók, és a minden hierarchikus hatást egyszerre elemző indexek).

A jellegeket tekintve, a mobilitás az összehasonlítások 82%-ban mutatott szignifikáns különbséget és leginkább a top-down (TL és K_{td}), illetve a súlyozott indexek (wDC) által prediktált topológiai fontosságot tudta megmagyarázni. A testhossz az összehasonlítások majdnem 70%-ában mutatott szignifikáns különbségeket és a mobilitáshoz hasonló összefüggést mutatott a topológiai fontossággal. Ezzel szemben a táplálkozási hely, csak az esetek 50%-ában magyarázta jól a topológiai fontosságot, bár minden centralitás index esetében jól működött.

Mivel a három vizsgált jelleg nem független egymástól, a fentiek alapján elmondhatjuk, hogy 1) a top-down hatás alapján rangsoroló hierarchikus indexek az egy méternél nagyobb, gyors mozgású fajokat azonosítják kulcsfajként, míg a 2) bottom-up hatások és az átáramló energia alapján rangsoroló indexek az egy centiméternél kisebb, leginkább passzívan sodródó csoportok fontosságát emelik ki. 3) Emellett a közepes méretű, 1-10 cm közötti, lassú mozgású, többnyire a tengerfenéken lakó fajok is központi pozíciót tölthetnek be a hálózatban (a centralitási indexek alapján): leginkább szűkebb körben kifejtett hatásuk (DC, CC, TI3) és másokat összekötő (BC), egyedi pozíciójuk (TO) emelik ki őket a többiek közül.

5.6. Diszkusszió

Az ökoszisztémákban a különböző szervezetek különböző szerepet töltenek be. Mivel az élőlények között húzódó interakciók közül a trofikus kapcsolatok számítanak az egyik legerősebb közösségformáló interakcióknak, a táplálék-hálózatok tanulmányozása közelebb vihet az ökoszisztémák működésének megértéséhez (R. M. Thompson et al., 2012). A táplálék-hálózatban betöltött pozíció pedig információt adhat arról, hogy az adott szervezet milyen szerepet játszik a közösségben és segítségével megbecsülhető az is, hogy ez a szerep mennyire fontos az ökoszisztéma működésének fenntartásában (Estrada, 2007; Luczkovich et al., 2003).

A topológiai (strukturális) fontosság számszerűsítésére rengeteg különböző index használható (Estrada, 2007; Jordán et al., 2007). A táplálékhálózat-kutatásban általában egyszerre csak egy-két, ismertebb index segítségével becsülik meg a funkciós csoportok fontosságát, miközben kevés adat áll rendelkezésre arról, hogy a használható indexek milyen kapcsolatban állnak egymással és mennyire informatív képet adnak a hálózat működéséről. Habár voltak már törekvések az indexek kapcsolatának feltérképezésére (pl. Jordán et al., 2006, 2007; Lai et al., 2015; Scotti & Jordán, 2010), ezek csak pár hálózattal és index-szel dolgoztak, így eredményeik erősen függhetnek maguktól a hálózatoktól és a vizsgált indexek körétől.

Kutatásunkban mi 92, valódi táplálék-hálózat segítségével vizsgáltuk 18, gyakran használt index kapcsolatát. Az eredmények jól mutatják, hogy egyes indexek nagyon hasonló módon becsülik a fajok topológiai fontosságát, habár Bauer et al. (2010) kutatásához hasonlóan mi is azt találtuk, hogy az eredmények függenek attól, hogy csak a rangsorokat vagy az index értékeket is figyelembe vesszük-e. Adatelemzésünk során azt tapasztaltuk, hogy a centralitási indexek a TI és TO indexekkel hasonló fontossági rangsort állítottak. Emellett a súlyozott indexek, melyek figyelembe veszik, hogy konkrétan mennyi energia/anyag áramlik át a csoportokon, szintén egymáshoz, illetve a forrásként betöltött szerepet becsülő bottom-up indexekhez hasonlóan rangsorolták az egyes élőlények közösségi hatását, míg a hierarchikus indexek aszerint csoportosultak, hogy figyelembe veszik-e a predációs (top-down) és a forrás (bottom-up) hatásokat is vagy csak ezek egyikét. Emellett találtunk egy negatív korrelációt a súlyozott és bottom-up indexek, illetve a top-down indexek között.

Eredményeink többnyire nem mondanak ellent a korábbi kutatásoknak. Ugyan csak 1-1 táplálék-hálózat vizsgálatával, de két kutatás is azt találta, hogy a centralitás indexek (a TI/TO indexekkel együtt) hasonló rangsorokat állítanak, a súlyozott indexek pedig elkülönülnek a többitől (Jordán et al., 2006; Lai et al., 2015). Ezt azóta Gouveia és munkatársai (2021) is megerősítették, amikor 1000 szimulált hálózat segítségével vizsgálták az indexek kapcsolatát. Ezzel szemben, Jordán és munkatársai (2007) 9 hálózaton történt vizsgálatában a BC kicsit távolabb került a többi centralitás

indextől és inkább a TI/WI indexekhez vagy az általunk jelenleg nem vizsgált IC indexhez hasonlított leginkább, míg Lai és munkatársainak (2015) vizsgálatában a CC került külön csoportba.

A Keystone index (K) és direkt (K_{dir}), illetve indirekt (K_{indir}) komponensei más kutatásokban is külön klasztert alkotnak (pl. Gouveia et al., 2021; Jordán et al., 2006, 2007), míg a top-down (K_{td}) és bottom-up (K_{bu}) komponensek eltérően viselkednek: a K_{td} a többi top-down index-hez hasonló rangsorokat állít, míg a K_{bu} vagy a K index komponenseinek klaszteréhez (Jordán et al., 2006, 2007), vagy más bottom-up és súlyozott indexhez hasonlóan (Gouveia et al., 2021) becsüli a csoportok fontosságát. Ez utóbbi jelenséget mi is megfigyeltük attól függően, hogy metrikus vagy ordinális skálán hasonlítottuk össze az indexeket, ugyanakkor az korábbi kutatásokban ez nem teljesen egyértelmű: habár többnyire a mi eredményeinkhez hasonló módon, az index-értékeket összehasonlító vizsgálatoknál a K_{bu} a K index többi komponensével került egy csoportba (Jordán et al., 2007), míg a rangsorokat összehasonlító vizsgálatokban inkább a súlyozott indexekkel rakták egy csoportba (Gouveia et al., 2021; Jordán et al., 2007), Jordán és munkatársai (2006) ez utóbbi esetben is a K index komponensek közé sorolták az indexet.

A bottom-up és top-down indexek között tapasztalt negatív korreláció viszonylag triviális. Biológiai értelemben ez annyit jelent, hogy azon fajok, melyeknek nagy a predációs hatása, vagyis alapvetően csúcsragadozók, azoknak kicsi a forrásként betöltött szerepe, illetve a forrásként fontos szerepet betöltő, például planktonikus szervezeteknek kicsi a predációs hatása. Ugyanakkor, azt is tapasztaltuk, hogy a bottom-up indexek erősen korrelálnak egyes súlyozott indexekkel, vagyis a forrásként fontos szerepet betöltő fajokon áramlik át a legtöbb energia. Hasonlót figyelt meg Scotti & Jordán (2010), akik 19 hálózatban vizsgálták, hogy az egyes indexek által legfontosabbnak becsült 3-3 csoport milyen trofikus szinten áll. A közvetett hatásokat figyelő súlyozott fokszám (wDC) a legalsó trofikus szinten álló, lényegében termelő szervezeteket azonosította a legfontosabbnak, míg a rövid távú indirekt hatásokat is figyelembe vevő súlyozott topológiai fontosság (WI) valahol a második és a harmadik trofikus szint közötti elsődleges fogyasztókat emelte ki. Itt azonban meg kell említenünk, hogy ez az eredmény nagyban függ a hálózatok aggregáltságától, vagyis attól, hogy miként alkották meg a funkciós csoportokat a hálózatot összeállító kutatók. A táplálékhálózatok esetén gyakori mintázat, hogy az aggregáltság változik a trofikus szinttel: az alsó szinteken erősebben összevont csoportokat (pl. fitoplankton, makrofita, zooplankton) találunk, míg a felsőbb szinteken jobban szétbontott, fajokra vagy akár fejlődési stádiumokra külön szedett csoportokkal is találkozhatunk. Ennek az egyik oka a trofikus kapcsolatok ismeretének hiánya az alsóbb szinteken élő élőlények között, de az is szerepet játszik, hogy a legtöbb kutatás fókuszában magasabbrendű állatok állnak, és a kutatók nem tartották relevánsnak például a planktonikus fajok között húzódozó trofikus kapcsolatok részletes feltárását.

Ez az eltérő aggregáltság okozhat torzítást a súlyozott indexek által becsült topológiai fontosságban is. Például, ha csak egy termelő csoport van az egész hálózatban, akkor minden energia és anyag tőle származik, megléte esszenciális lesz a hálózat fenntartásához. Ugyanígy, a „darázsderekű” hálózatokban a pár termelő csoportot időnként csak egyetlen „zooplankton” csoport köti össze a másodlagos/harmadlagos fogyasztókkal, ami azt jelenti, hogy minden energia ezen a csoporton megy keresztül. Pedig ismert, hogy ezek az alsó szinteken található csoportok is rendkívül változatosak mind méretükben, mind táplálkozási és fogyasztó-elkerülési stratégiáikban, így indokolt lenne kisebb, funkcionálisabb csoportokra szedni őket (Endrédi, Jordán, et al., 2018). Ezek alapján fontos hangsúlyozni, hogy egyik indexek által prediktált hatást sem szabad átgondolás nélkül elfogadni, biológiai relevanciáját feltétlen át kell gondolni.

Jelen kutatásunkban tehát arra kerestük a választ, hogy az egyes jellegekkel rendelkező élőlénycsoportok milyen pozíciót, és azon keresztül mennyire fontos funkciót töltenek be a vízi táplálék-hálózatokban. Az általunk vizsgált három jelleg közül a mobilitás és a testméret magyarázta a legjobban a funkcionális csoportok szerepét, míg a táplálkozási hely valamivel rosszabbul teljesített. Emellett, míg az első két jelleg leginkább a predációs (top-down) vagy forrás (bottom-up) hatás alapján rangsoroló indexekkel mutatott összefüggést, a táplálkozási hely inkább a csoportok centralitásával, egyedi helyzetével vagy összekötő szerepével mutatott összefüggést. A szakirodalomban mindössze egy kutatás foglalkozott eddig az általunk is feltett kérdéssel. Olmo Gilabert és munkatársai (2019) egyetlen, nagy felbontású hálózatban vizsgálták, hogy 16 különböző topológiai index, melyből 10-et mi is használtunk, mennyire magyarázható nyolc kategorikus jelleggel (melyek között megtalálható az általunk használt három jelleg is, bár némileg eltérő alkatóriákkal). A cikk gyenge pontja, hogy nem vették figyelembe, hogy a használt jellegek feltehetően nem függetlenek (ahogy azt jelen kutatásunkban mi is kimutattuk), így fenntartásokkal kell kezelni az eredményeiket, de így is szembe tűnő a hasonlóság az általuk kapott összefüggések és a saját eredményeink között: a testméret és a mobilitás a legtöbb vizsgált indexet jól prediktálta, míg az élőhely gyengébben teljesített.

Már régóta ismert, hogy a vízi ökoszisztémákban a testméret egyfajta mester jelleg, amely erősen befolyásolja, mely csoportok között jön létre trofikus kapcsolat, ezzel meghatározva a táplálék-hálózat struktúráját (Brose, Jonsson, et al., 2006; Brose, Williams, et al., 2006; Costello et al., 2015; Morim et al., 2023; Woodward et al., 2005). Így nem meglepő, hogy amikor a fajok fontosságát a hálózatban elfoglalt helyük alapján becsüljük, azt a testméret és a vele összefüggő mobilitás is jól magyarázza. Más vizsgálatok ugyanakkor rámutattak, hogy a táplálkozási hely is fontos, kapcsolatokat meghatározó jelleg lehet egy táplálék-hálózatban, mivel befolyásolja a fajok együttes előfordulásának valószínűségét (Bartomeus et al., 2016; Gravel et al., 2016). Cirtwill és

Eklőf (2018) az úgynevezett motifok (jellegzetes kapcsolati elrendeződések) segítségével vizsgálta az egyes trofikus csoportok szerepét és jellegeit hat nagy felbontású hálózatban, és azt találták, hogy a táplálék-hálózat közepén (nem bazális vagy csúcsragadozó pozícióban) előforduló fajok esetén a táplálkozási hely nagyban befolyásolja, hogy milyen interakciókkal rendelkezik az adott faj. Ilyen összefüggést a termelők, illetve a csúcsragadozók között nem találtak, aminek lehet az az oka, hogy ezeknél a csoportoknál nincs akkora variabilitás ebben a jellegben, így ott nehezebben mutatható ki a jelleg fontossága. A mi vizsgálatunkban nem néztük külön a termelők, köztes fogyasztók és csúcsragadozók trofikus fontosságát és a fent említett cikkben használt öt élőhely-kategória helyett csak kettővel dolgoztunk, így lehetséges, hogy emiatt a túlegyszerűsített megközelítés miatt nem találtunk igazán erős összefüggéseket a táplálkozási hely és a fajok topológiai fontossága között. Ezek mellett, az is elfedheti az élőhely fontosságát, hogy a kutatásban sokféle, különböző mélységű ökoszisztémából származó hálózatot néztünk egyszerre. Az élőhely jelleg fontossága valószínűleg nő a vizsgált ökoszisztéma mélységével: Egy sekély területen a pelágikus és a bentikus zóna fizikai közelsége miatt a fajok és a két zóna tápanyagkörforgása erősebben átfed, míg egy mély területen a táplálék-hálózat bentikus és pelágikus része jobban elkülönül, úgymond „szétkapcsol” és a kettőt összekötő fajok jelentősége megnövekszik (Walters et al., 2025).

Eredményeink egy része meglehetősen intuitív: például, hogy a nagy méretű, gyors mozgású élőlények szerepe a köztes fogyasztók szabályozása (top-down kontroll), míg a kis méretű, passzívan sodródó (leginkább fito-, és zooplankton) csoportok jelentősége abban rejlik, hogy ők látják el az egész hálózatot tápanyagokkal. Ezt az intuitív összefüggést azonban mi számszerűsítettük és támasztottuk alá először egy nagyléptékű, ökoszisztémákon átívelő statisztikai elemzéssel.

Más eredményeink meglepőbbek lehetnek. A aljzaton élő, pár centiméteres, lassan mozgó élőlények fontos összekötő szerepe kevésbé triviális. Ezek a fajok sokszor olyan elhalt növényi és állati részeket fogyasztanak, melyek a gravitációnak köszönhetően folyamatosan „hullanak” az aljzatra, elhagyva a víztestet. Ennek a folyamatosan kiülededő biomasszának a megkötésével és a táplálékhálózatba történő visszajuttatásával ezek a bentikus fajok fontos szerepet játszhatnak az aljzat és a vízoszlop, illetve a táplálékhálózat alja és teteje közti anyagáramlásban.

Eredményeink alapján úgy tűnik, hogy még az ilyen nagyon leegyszerűsített biológiai jellegek is segíthetnek megérteni, hogy mely csoportok miért fontosak a tengeri táplálék-hálózatokban. A mobilitásnál és a testméretnél használt 4-9 kategória elégségesnek bizonyult, hogy jól magyarázza a fajok helyzetét a hálózatokban, de például a táplálkozási hely két kategóriája valószínűleg már

kevés ahhoz, hogy jól leírja a hálózaton belüli változatosságot és az ebből adódó különböző szerepeket.

De meg kell említeni a táplálék-hálózat modellek korlátait is. A fajok funkciós csoportokba sorolása (aggregálása) egy fontos és szükséges lépés a modellek megalkotásánál. Ideális esetben a célja egy olyan modell megalkotása, ami a valóság lehető legkompaktabb, ugyanakkor a fajok kapcsolatait és dinamikáját hűen tükröző leképezése. Segítségével a modellek könnyebben kezelhetők, a hálózatok pedig összehasonlíthatók lesznek (Giacomuzzo & Jordán, 2021). Ugyanakkor az aggregálás módja és mértéke több szinten is befolyásolhatja a miénkhez hasonló kutatások eredményeit (Jordán et al., 2024). Egyrészt, befolyásolja a hálózat szerkezetét (pl. Gauzens et al., 2013; G. A. Johnson et al., 2009; Olivier & Planque, 2017) és azon keresztül hat a becsült topológiai fontosságra (Giacomuzzo & Jordán, 2021). Így problémás lehet, hogy a hálózatok alapján olyan változatos táplálkozású csoportokat találunk összevonva, mint a szűrőgető és ragadozó életmódú zooplankton fajok, vagy az autotróf és mixotróf algák. E csoportok gyakran nem azért vannak összevonva, mert trofikus szerepük hasonló, hanem mert nem ismertek pontosan a táplálkozási kapcsolataik vagy nincsenek az adott kutatás fókuszában. Pedig funkcionális alapon történő szétválasztásuk sokat segíthetne, hogy megértsük szerepüket (pl. D'Alelio et al., 2016). Másrészt, az aggregálás a jellegek használhatóságát is befolyásolja. Számos jelleg csak nagyobb felbontású hálózatokban használható, míg mások nem elérhetőek sok fajra, de nagyobb csoportokra meghatározhatók. Az egyik fontos probléma, amikor a jellegek csoportokon belüli variabilitása túl nagy. Például, a vízi ökoszisztémákban egyes állatcsoportok (pl. zooplankton vagy halfajok) esetén az egyedek több nagyságrendű testméret-változáson mennek át az életük során (Costello et al., 2015; Cushing, 1975), ami a trofikus szerepüket is megváltoztatja (mind a táplálékuk, mind a fogyasztóik köre gyökeresen megváltozik). Mások (pl. a fitoplankton fajai) csak kis mértékben változnak életük során, de az egyes fajok között jelentős méret-különbségek vannak. Amennyiben ezek a változatos csoportok csak egy-egy funkcionális csoportként (pl. zooplankton, tonhal, phytoplankton) jelennek meg a hálózatban, a csoporton belüli nagyon nagy méret-variabilitás korlátozhatja a jelleg használhatóságát (Endrédi, Jordán, et al., 2018). Hasonló a helyzet a mobilitással is, mely szintén változhat az egyedek élete során, amikor például egy passzívan sodródó lárva alakból egy gyors mozgású kifejlett egyed válik.

5.7. Következtetések és javaslatok

A tengeri táplálék-hálózatok vizsgálata során azt tapasztaltuk, hogy a biológiai jellegek használata segíthet abban, hogy észre vegyünk ökoszisztémákon átívelő, robosztus mintázatokat, és hogy jobban megértsük a matematikai módszereink biológiai hátterét, például azt, hogy azok az indexek,

melyek számszerűsíteni hivatottak az élőlénycsoportok hatását az adott ökoszisztémában, milyen biológiai funkciókon keresztül teszik azt.

Az általunk vizsgált indexek jól elkülönülő csoportokba sorolhatók, mely csoportok más-más funkción keresztül becsülik az élőlények szerepének fontosságát:

- A centralitás indexeink a táplálkozási kapcsolatok megléte/hiánya alapján becsülik a fajok közvetlen és rövid távú közvetett, összesített hatását. Kiemelik azokat a csoportokat (fajokat), melyeknek a legnagyobb a közvetlen hatása (pl. DC), vagy fontos szerepet töltenek be a hálózat egyes részeinek, kisebb csoportjainak összekötésében (pl. BC).
- A súlyozott indexek azokat a csoportokat keresik, melyeken a legtöbb anyag/energia áramlik át (rövid vagy közép-távon), így szerepük az anyag/energiakörforgásban felbecsülhetetlen. Habár ezek rendkívül informatív indexek, de pontos ismereteket igényelnek a fajok közti anyag/energiaáramlásról, ami sok esetben nem vagy bizonytalanul elérhető, ami erősen befolyásolhatja ezen indexek megbízhatóságát és használhatóságát.
- A hierarchikus indexek kifejezetten a táplálék-hálózatokhoz hasonló, erősen strukturált hálózatok elemzésére szolgálnak. Képesek megbecsülni a csoportok összesített predációs és forrás hatását, illetve szétválasztani ezt a két hatást, így specifikus kérdések megválaszolásában is segíthetnek.

Ezek alapján érdemesnek tartjuk a kulcsfajok keresésekor egyszerre több (ideálisan minden index-klaszterből 1-1), egymást kiegészítő index használatát, mely segíthet rávilágítani a legfontosabb csoportok halmazára.

Kutatásunk célja az ökológiai szerep elméleti, hálózat alapú mutatóinak összekapcsolása volt a gyakorlatban könnyebben megfogható, ökológiailag releváns tulajdonságokkal. Habár ennek a kapcsolatnak a feltárása hozzájárulhat ahhoz, hogy az elméleti modellek valódi segítséget tudjanak nyújtani a gyakorlati természetvédelemnek, az alkalmazhatóságához még megannyi kérdést kell megválaszolni. Például, fontos lenne megvizsgálni, hogy milyen más jellegek lehetnek potenciálisan fontosak a vízi ökoszisztémákban (pl. táplálkozási stratégia), és hogy az indexek és a jellegek közötti kapcsolatok hogy függenek az ökoszisztéma típusától (pl. folyótorkolat, öböl, korallzátony) és mélységétől.

A biológiai jellegek vízi táplálékhálózatokban betöltött szerepének feltárása folyamatban van (Boukal, 2014), és fontos, hogy törekedjünk arra, hogy a jellegadatbázisok szabványosítottak (Kremer et al., 2017) és összehasonlíthatók legyenek kvázi minden élőlényre az édesvízi és tengeri planktontól (Weithoff & Beisner, 2019) kezdve egészen a megafaunáig (Tavares et al., 2019). Kutatásunk megmutatta, hogy már az egyszerű, leíró jellegű tulajdonságok is sikeresen kiegészíthetik a táplálékhálózati kutatásokat, de a megfelelő jellegek kombinációja a jövőben

még közelebb vihet ahhoz, hogy megértsük az egyes csoportok ökológiai szerepét és jelentőségét. Az ilyen elméleti kutatásokat nagyban segítheti az általunk is használt nagy, szabványos módszertannal összeállított táplálékhálózat-adatbázisok létrejötte és bővülése. A új, egyre kifinomultabb algoritmusok (pl. gépi tanulás) pedig segíthetnek a kvantitatív elemzésben és a rejtett minták feltárásában. Így a jellegalapú elemzéseknek esélyük van arra, hogy többet nyújtsanak, mint a klasszikus biológiai tudás számítógépes modellek általi (in silico) újrafelfedezése (Endrédi, Jordán, et al., 2018). Bár az általunk használt adatbázis a közösségi ökológia legnagyobb, a legmagasabb összehasonlíthatósági normákkal leírt adatbázisa, mégis a táplálékháló-kutatás hagyományos problémái terhelik. Az aggregáció (a csomópontok meghatározása) és a súlyozás (a kapcsolatok meghatározása) mindig problémás. A jövő kutatásainak érdekes kérdése lesz, hogy az omikai (genetikai, molekuláris biológiai) adatok képesek-e és hogyan tudnak nagyobb, megbízhatóbb információt szolgáltatni a táplálék-hálózatok felépítéséről és működéséről (D'Alelio et al., 2019; Guidi et al., 2016; Lima-Mendez et al., 2015) és hogy ezek teljesen felforgatják-e vagy csak kiegészítik a ma rendelkezésre álló tudást.

5.8. A kutatásban való részvétel és a hozzá kapcsolódó publikációk

A fejezetben összefoglalt kutatásban minden az én munkám, kivéve az egyes jelleg-adatok kigyűjtése az adatbázisból, illetve a többváltozós elemzések (PCA, hierarchikus klaszterezés és NMDS), mely Patonai Katalin kollégám munkája. A témában eddig megjelent publikációk:

Endrédi, A., Patonai, K., Podani, J., Libralato, S., Jordán, F. (2021). Who Is Where in Marine Food Webs? A Trait-Based Analysis of Network Positions. *Frontiers in Marine Science*, vol. 8, <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.636042> IF: 4.912, SJR Rank: D1

Endrédi, A.; Jordán, F.; Abonyi, A. (2018): Trait-based paradise - or only feeding the computer with biology? Forum. *Community Ecology*, 19(3): p319-321 IF: 0.746, SJR Rank: Q2

Endrédi, A.; Senánszky, V.; Libralato, S; Jordán, F. (2018): Food web dynamics in trophic hierarchies. *Ecological Modelling*, vol. 368, pp. 94-103. IF: 2.634, SJR Rank: Q2

6. DISZKUSSZIÓ ÉS KÖVETKEZTETÉSEK

Jelen dolgozatban azt vizsgáltam, hogy a biológiai jellegek használata miként segíthet a populációk, a fajok, illetve ökoszisztémák szintjén megérteni azok veszélyeztetettségi állapotát, és megalkotni a természetvédelmi prioritásokat. A kérdést különböző szerveződési szinteken (populáció, faj, illetve ökoszisztéma), különböző ökoszisztémákban (szárazföldi és tengeri), és különböző módszerekkel (terepi adatok elemzésével, kísérletekkel, illetve elméleti modellek elemzésével) jártam körül, hogy minél szélesebb képet kapjak a jellegek természetvédelmi felhasználhatóságáról.

Gallagher és munkatársai (2021) szerint a természetvédelmi gyakorlat öt nagy lépésből áll: 1) a kockázat/érzékenység felmérése; 2) a kezelési stratégiák tervezése; 3) beavatkozások priorizálása; 4) a beavatkozások térbeli összehangolása; és 5) a beavatkozások hatásának ellenőrzése és értékelése. A szerzők szakirodalmi példákkal szemléltetve támasztják alá, hogy ezen lépések mindegyikében nagy segítséget nyújthatnak a biológiai jellegek.

Az általunk végzett kutatások az első három ponthoz kapcsolódnak. A piros madársisak esetén a faj klimatikus és vegetációs viszonyokkal szembeni érzékenységét mértük fel (1-es pont), a védett pillangósvirágú fajoknál a magjellegek segítségével a természetvédelmi stratégiák finomításához gyűjtöttünk adatokat (2-es pont), míg a táplálék-hálózatokkal arra kerestük a választ a biológiai jellegek segítségével, hogy a tengeri közösségekben mely csoportok védelme kulcsfontosságú a rendszer működésének védelme érdekében (3-as pont). Az első két esetben mi magunk mértük meg a fontosnak ítélt jellegeket, hogy aztán azokat összehasonlítsuk a populációk, illetve fajok között, így pontosabb és megbízhatóbb adatokkal tudtunk dolgozni. Ez azonban idő-, és költségigényesebb megoldás, és az eredmények értelmezéséhez illetve a következtetések levonásához itt is szükség volt a szakirodalomban megtalálható, más fajokra vonatkozó jelleg-összefüggések ismeretére.

Habár a legtöbb, jellegeket használó ökológiai kutatás ma még fajsziintre átlagolt jelleg-értékekkel dolgozik, egyre egyértelműbb, hogy a fajon belüli jelleg-variabilitás fontos alapja lehet az adaptációnak (Moran et al., 2016), így kulcsfontosságú ahhoz, hogy megértsük, miként reagálnak majd az egyes taxonok a környezet megváltozására (Bolnick et al., 2011; Westerband et al., 2021). Emiatt fontos, hogy minél több populáció-szintű jelleg-méréssel rendelkezünk és hogy a modelljeink ezeket is figyelembe tudják venni (Funk et al., 2017; Moran et al., 2016; Westerband et al., 2021). A piros madársisak eltérő környezetben élő populációiban mi is eltérő jelleg-eloszlásokat találtunk, mely fontos összefüggésekre világított rá, és segített megérteni, hogy a faj ugyan viszonylag tág tűrésű a klimatikus és fényviszonyokat tekintve, de szoros biotikus

kapcsolatrendszere miatt mégis potenciálisan érzékeny lehet a változásokra. Így esetében, a populációk jövőbeli elterjedésének prediktálásához az interakciós hálózatának klímaváltozással szembeni érzékenységét kell felmérni.

Habár a természetvédelmi célnak megfelelő kérdések megválaszolására a legjobb megoldás az esetre specifikus jellegek mérése, ez nem minden esetben megvalósítható. A védett fajok esetén sok esetben túl nagy kockázatot/zavarást jelenthet a kísérletezés, illetve a terepi adatgyűjtés, így ilyenkor megfontolandó, hogy a hasonló ökológiai tulajdonságokkal rendelkező fajok adataiból kiindulva tervezzünk védelmi stratégiát. A különböző ökoszisztémák táplálék-hálózatainak összehasonlításához sem lehetséges minden faj funkcionális jellegeinek saját kezű lemérése, így ilyen esetben különösen fontos a már meglévő adatokra támaszkodni. Amennyiben nagy mennyiségű mérés áll rendelkezésre ökológiailag hasonló fajokra, és a kérdés szempontjából megfelelő jelleget választunk, úgy az elemzés megbízható eredménnyel szolgálhat és költséghatékonyabb is, mint a kísérletes és terepi adatgyűjtésre szorítókozó kutatások (Gallagher et al., 2021). Ennek viszont az a feltétele, hogy megfelelő lefedettségű, pontosságú és megbízhatóságú adatbázisokkal rendelkezünk. Habár a jelleg-adatbázisok újabban példátlan lefedettséget értek el (pl. Kattge et al., 2020), még mindig vannak kritikus tudáshiányok. A növények közül különösen a ritka fajok jellegadatai hiányosak (Kattge et al., 2020), a jellegek közül pedig a magokkal kapcsolatos tulajdonságok – a magtömeg kivételével (Jiménez-Alfaro et al., 2016; Saatkamp et al., 2019) meglepően alulreprezentáltak, holott ezek a jellegek nagyban befolyásolják a fajok terjedését, megtelepedését és fennmaradását (Jiménez-Alfaro et al., 2016), és természetvédelmi szempontból is az egyik legfontosabb növényi jellegek közé tartoznak. Az állatok esetén pedig különösen a gerinctelen taxonok adathiányosak (Gallé & Batáry, 2019; Moretti et al., 2017). A jövőbeli kutatások egyik fontos feladata tehát a jellegadatbázisok bővítése az ismeretlen fajok, illetve funkcionális jellegek tekintetében (Kremer et al., 2017; Moretti et al., 2017), illetve lehetőleg a jellegek fajon belüli variabilitásának feltérképezése (Funk et al., 2017; Westerband et al., 2021). A másik feladat pedig a jellegek felhasználásához szükséges protokollok kidolgozása. Ez utóbbira újabban egyre több példát láthatunk a természetvédelem területén (Gallagher et al., 2021). Mivel már most látszik, hogy a funkcionális jellegek segíthetnek például a természetvédelmi területek kijelölésében (Miatta et al., 2021), az élőhelyek helyreállításában (Carlucci et al., 2020; Clark et al., 2012) és a fajok inváziós potenciáljának (Funk et al., 2016; Mathakutha et al., 2019) vagy érzékenységének becslésében (Fordham, 2024; González-Suárez et al., 2013), felhasználásuk a természetvédelmi prioritások megalkotásában várhatóan nagy hangsúlyt kap majd a jövőben.

7. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

Kutatásunkban három különböző szerveződési szinten vizsgáltuk a biológiai jellegek használhatóságát természetvédelmi kérdések megválaszolására.

Az első kutatásban a piros madársisak különböző tengerszintfeletti magasságban élő populációiban vizsgáltuk a faj vegetatív és generatív jellegeit, hogy ezekből következtessünk klíma-érzékenységre. Legfontosabb eredményünk, hogy az élőhely vegetációs és klimatikus viszonyai leginkább indirekt módon, valószínűleg a beporzókon keresztül befolyásolják a szaporodási sikert, erősen korlátozva azt.

A második kutatásban védett hazai pillangósvirágú fajok, a kunsági bükköny, a hólyagos here és a tekert csüdfű magjellegeit vizsgáltuk, hogy megértsük veszélyeztetettségük okait. Kimutattuk, hogy

- mindhárom faj magjai magas életképességet és fizikai dormanciát mutatnak,
- mind a kunsági bükköny, mind a hólyagos here magjainak tömege nagy varianciát mutat a különböző populációkban,
- a bükköny esetén a magok tömege jobban befolyásolja a csírázóképességet, mint a hólyagos herénél, de 10 mg magtömeg felett már nagy valószínűséggel csírázóképesek,
- a kunsági bükköny magjainak élettartama nem sokkal több, mint öt év,
- a hólyagos here magjai hat éven belül nem veszítettek csírázóképességükből,
- a tekert csüdfű magok pedig 99 év után is képesek kicsírázni.

A harmadik kutatásban táplálékhálózat-modellek elemzésével, tengeri ökoszisztémákban vizsgáltuk, hogy a funkcionális jellegek miként segíthetnek megérteni, hogy mely fajok töltenek be kulcsfontosságú pozíciót az egyes ökoszisztémákban. Kimutattuk, hogy

- a kulcsfajok keresésére kifejlesztett indexek 5 nagy csoportba sorolhatók, melyek különböző biológiai funkciókon keresztül becsülik a fajok fontosságát,
- először mi számszerűsítettük és támasztottuk alá nagyléptékű, ökoszisztémákon átívelő statisztikai elemzéssel, hogy a fajok mérete és mobilitása alapján jól becsülhető hatásuk a közösségre:
 - a gyors mozgású, nagy méretű fajok kontrollálják a többi faj egyedszámát, míg
 - a passzívan sodródó, kis méretű csoportok látják el a közösséget energiával.
 - a közepes méretű, lassú mozgású, tengerfenéken élő fajok egyedi pozíciót, fontos összekötő szerepet töltenek be a hálózatokban

8. ÖSSZEFOGLALÓ

Jelen dolgozatban azt vizsgáltam, hogy a biológiai jellegek miként segíthetnek a populációk, a fajok és ökoszisztémák szintjén megérteni azok működését, és megalkotni a természetvédelmi prioritásokat.

A piros madársisakkal folytatott kutatásunk rámutatott, hogy a jellegek fajon belüli variabilitása segíthet megérteni nemcsak a populációk állapotát, de az egész faj stratégiáját és érzékenységét is. Az eredmények alapján a faj generatív szaporodása korlátozott, valószínűleg a beporzóival való szoros kapcsolata miatt. A legmagasabban élő populációnál valószínűleg az időjárás nem kedvez a beporzóknak, míg az alföldi területen a beporzók által elsődlegesen preferált harangvirágok szorultak vissza, és túl nagy a verseny a kevés beporzó figyelméért. A klímaváltozás hatása ez alapján nem jósolható meg egyértelműen, az utánczott harangvirágfélék és a beporzók klímára adott reakcióinak vizsgálata szükséges hozzá.

A védett pillangósvirágú fajokkal végzett kísérleteink azt mutatták meg, hogy a fajok biológiai jellegeinek mérése, illetve más fajokkal való összevetése segítheti a természetvédelmi prioritások megalkotását. Jelen esetben úgy tűnik, hogy a vizsgálat fókuszát képező, ritkának és sérülékenynek tűnő fajok felszín feletti populációinak védelme nem a legjobb természetvédelmi stratégia, mivel a növények hosszú távú fennmaradását a stabil, hosszú élettartamú és erősen dormans magbank biztosíthatja csak. Ez alapján a legfontosabb feladat a meglévő populációk talajmagbankjának állapot-felmérése, esetleg magvetéssel történő erősítése. Emellett, a változó klíma hatásainak mérséklése érdekében, a populációk terjedésének elősegítésére megoldás lehet új populációk létrehozása optimális időjárású területeken, szintén hosszú távú magvetéssel és a talajmagbank megalapozásával.

A tengeri táplálék-hálózatok vizsgálata során azt tapasztaltuk, hogy a biológiai jellegek használata segíthet abban, hogy észrevegyünk ökoszisztémákon átívelő mintázatokat, és hogy jobban megértsük a matematikai módszereink biológiai hátterét (például azt, hogy az élőlények közösségi hatását számszerűsítő indexeink milyen biológiai funkciókon keresztül ragadják meg ezt a hatást). Eredményeink rámutattak, hogy a kulcsfajok keresésénél érdemes egyszerre több megközelítést is alkalmazni és hogy a tengeri ökoszisztémákban mind a nagy méretű, gyors mozgású állatok, mind a kis méretű, passzívan sodródók, mind pedig a közepes méretű, lassú mozgású, bentikus fajok fontos szerepet töltenek be. A gyakorlati természetvédelemhez azonban szükség lenne ennél specifikusabb eredményekre, fontos lenne ökoszisztéma-típusonként külön meghatározni és több jelleg kombinációjával jellemezni a kulcsfajokat.

9. SUMMARY

The aim of this thesis was to examine how biological traits can help us to understand the functioning and vulnerability of populations, species and ecosystems and to set conservation priorities.

Our research with red helleborine has shown that within-species variability in traits can help us to understand not only the status of populations, but also the strategies and vulnerability of the whole species. The results suggest that the generative reproduction of this species is limited, probably due to its strong relationship with its pollinators. In high altitude populations, the weather is likely to be unfavourable to its specific pollinators, while lowland sites are not optimal not only to the pollinators' preferred plant species, the bellflowers, but also creates too much competition for the attention of the few pollinators. Based on our results, the effect of climate change on the species cannot be predicted without knowing its interspecific interactions (pollinators and mimicked bellflower species) and their sensitivity to climate change better.

Our experiments with protected plant species have shown that measuring the species' biological traits and comparing them with other species' can help to set conservation priorities. The results suggest that protecting the above-ground populations of the examined rare and vulnerable species is not the best conservation strategy, as the long-term persistence of these plants can only be ensured by a stable, long-living and highly dormant seed bank. Based on this, the most important task is to assess the condition of the existing populations' soil seed bank and possibly strengthen them by seeding. In addition, in order to mitigate the effects of a changing climate, the establishment of new populations in areas with optimal weather conditions, also by long-term seeding and by strengthening the soil core bank, could be a solution to facilitate the expansion of populations.

In our study of marine food webs, we have found that using biological traits can help us to notice patterns across ecosystems and to better understand the biological underpinnings of our mathematical methods (for example, how our indices quantifying the community impact of organisms capture this impact through different biological functions). Our results have shown that multiple approaches to the search for keystone species are worthwhile and that both large, fast-moving animals and small, passively drifting animals, as well as medium-sized, slow-moving, benthic species play important roles in marine ecosystems. For conservational practice, however, more specific results would be needed, and it would be important to identify key species by ecosystem type and to characterize them using a combination of several traits.

10. MELLÉKLETEK

10.1. Irodalomjegyzék

- Agnetta, D., Badalamenti, F., Colloca, F., D'Anna, G., Di Lorenzo, M., Fiorentino, F., Garofalo, G., Gristina, M., Labanchi, L., Patti, B., Pipitone, C., Solidoro, C., & Libralato, S. (2019). Benthic-pelagic coupling mediates interactions in Mediterranean mixed fisheries: An ecosystem modeling approach. *PLOS ONE*, 14(1), e0210659. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0210659>
- Allessio Leck, M., & Schütz, W. (2005). Regeneration of Cyperaceae, with particular reference to seed ecology and seed banks. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 7(2), 95–133. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2005.05.001>
- Bah, T. (2010). *Inkscape - Guide to a vector drawing program* (3rd Editio). <http://tavmjong.free.fr/INKSCAPE/>
- Baker, H. G. (1972). Seed Weight in Relation to Environmental Conditions in California. *Ecology*, 53(6), 997–1010. <https://doi.org/10.2307/1935413>
- Baranyi, G., Saura, S., Podani, J., & Jordán, F. (2011). Contribution of habitat patches to network connectivity: Redundancy and uniqueness of topological indices. *Ecological Indicators*, 11(5), 1301–1310. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.02.003>
- Barman, D., & Devadas, R. (2013). Climate change on orchid population and conservation strategies: a review. *Journal of Crop and Weed*, 9(2), 1–12.
- Bartha, D., Bán, M., Schmidt, D., & Tiborcz, V. (2023). *Magyarország edényes növényfajainak online adatbázisa*. <http://floraatlasz.uni-sopron.hu>
- Bartomeus, I., Gravel, D., Tylianakis, J. M., Aizen, M. A., Dickie, I. A., & Bernard-Verdier, M. (2016). A common framework for identifying linkage rules across different types of interactions. *Functional Ecology*, 30(12), 1894–1903. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12666>
- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (1998). *Seeds: ecology, biogeography, and, evolution of dormancy and germination*. Academic Press. [https://www.google.com/books?hl=hu&lr=&id=vXfNCgAAQBAJ&oi=fnd&pg=PP1&dq=Baskin,C.C.and+Baskin,J.M.+\(1998\)+Seeds.+Ecology,+biogeography+and+evolution+of+dormancy+and+germination.+San+Diego,+Academic+Press.&ots=-rll_kKVrf&sig=3xbnf0cwMhB0uFqCbp_1_7wluE](https://www.google.com/books?hl=hu&lr=&id=vXfNCgAAQBAJ&oi=fnd&pg=PP1&dq=Baskin,C.C.and+Baskin,J.M.+(1998)+Seeds.+Ecology,+biogeography+and+evolution+of+dormancy+and+germination.+San+Diego,+Academic+Press.&ots=-rll_kKVrf&sig=3xbnf0cwMhB0uFqCbp_1_7wluE)
- Baskin, J. M., & Baskin, C. C. (2004). A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research*, 14, 1–16. <https://doi.org/10.1079/SSR2003150>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1). <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bauer, B., Jordán, F., & Podani, J. (2010). Node centrality indices in food webs: Rank orders versus distributions. *Ecological Complexity*, 7(4), 471–477. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2009.11.006>
- Becquerel, P. (1934). La longévité des graines macrobiotiques. *Compt. Rend. Acad. Sci.*, 199, 1662–1664.
- Bell, J., Yokoya, K., Kendon, J. P., & Sarasan, V. (2020). Diversity of root-associated culturable fungi of *Cephalanthera rubra* (Orchidaceae) in relation to soil characteristics. *PeerJ*, 2020(3), 1–17. <https://doi.org/10.7717/peerj.8695>
- Bennett, A. E., & Classen, A. T. (2020). Climate change influences mycorrhizal fungal–plant interactions, but conclusions are limited by geographical study bias. *Ecology*, 101(4), 1–11. <https://doi.org/10.1002/ecy.2978>
- Beschta, R. L., Painter, L. E., Levi, T., & Ripple, W. J. (2016). Long-term aspen dynamics, trophic cascades, and climate in northern Yellowstone National Park. *Canadian Journal of Forest Research*, 46(4), 548–556. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2015-0301>
- Bidartondo, M. I., Burghardt, B., Gebauer, G., Bruns, T. D., & Read, D. J. (2004). Changing partners in the dark: isotopic and molecular evidence of ectomycorrhizal liaisons between forest orchids and trees. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1550), 1799–1806. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2807>
- Bidartondo, M. I., & Read, D. J. (2008). Fungal specificity bottlenecks during orchid germination and development. *Molecular Ecology*, 17, 3707–3716. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03848.x>
- Bjorkman, A. D., Myers-Smith, I. H., Elmendorf, S. C., Normand, S., Rüger, N., Beck, P. S. A., Blach-Overgaard, A., Blok, D., Cornelissen, J. H. C., Forbes, B. C., Georges, D., Goetz, S. J., Guay, K. C., Henry, G. H. R., HilleRisLambers, J., Hollister, R. D., Karger, D. N., Kattge, J., Manning, P., ... Weiher, E. (2018). Plant functional trait change across a warming tundra biome. *Nature*, 562(7725), 57–62. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0563-7>

- Bodin, J., Badeau, V., Bruno, E., Cluzeau, C., Moisselin, J. M., Walther, G. R., & Dupouey, J. L. (2013). Shifts of forest species along an elevational gradient in Southeast France: Climate change or stand maturation? *Journal of Vegetation Science*, 24(2), 269–283. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01456.x>
- Bódis, J., & Molnár, V. A. (2011). Az európai orchideák életmenete és populációdinamikája - áttekintés a Magyarország Orchideáinak Atlasza című kötethez. *Kitaibelia*, 16(1–2), 37–56. http://kitaibelia.unideb.hu/articles/Kitaibelia_vol1612_p37-56.pdf
- Bolnick, D. I., Amarasekare, P., Araújo, M. S., Bürger, R., Levine, J. M., Novak, M., Rudolf, V. H. W., Schreiber, S. J., Urban, M. C., & Vasseur, D. A. (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(4), 183–192. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.01.009>
- Bond, W. J. (1994). Keystone Species. In E.-D. Schulze & H. A. Mooney (Eds.), *Biodiversity and Ecosystem Function* (pp. 237–253). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-58001-7_11
- Bond, W. J., Honig, M., & Maze, K. E. (1999). Seed size and seedling emergence: An allometric relationship and some ecological implications. *Oecologia*, 120(1), 132–136. <https://doi.org/10.1007/s004420050841>
- Borgatti, S. P., Everett, M. G., & Freeman, L. C. (2002). *UCINET for Windows: Software for Social Network Analysis*. Analytic Technologies.
- 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.
- Botta-Dukát, Z., Barthá, D., Dancza, I., Lukács, B. A., & Pinke, G. (2023). Adaptation of life form categorisation of Ellenberg and Mueller-Dombois to the Hungarian Flora. *Acta Botanica Hungarica*, 65(1–2), 1–34. <https://doi.org/10.1556/034.65.2023.1-2.1>
- Boukal, D. S. (2014). Trait- and size-based descriptions of trophic links in freshwater food webs: current status and perspectives. *Journal of Limnology*, 73(s1), 171–185. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2014.826>
- Bowles, M. L., Betz, R. F., & DeMauro, M. M. (1993). Propagation of Rare Plants from Historic Seed Collections: Implications for Species Restoration and Herbarium Management. *Restoration Ecology*, 1(2), 101–106. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.1993.tb00015.x>
- Brose, U., Jonsson, T., Berlow, E. L., Warren, P., Banasek-Richter, C., Bersier, L.-F., Blanchard, J. L., Brey, T., Carpenter, S. R., Blandenier, M.-F. C., Cushing, L., Dawah, H. A., Dell, T., Edwards, F., Harper-Smith, S., Jacob, U., Ledger, M. E., Martinez, N. D., Memmott, J., ... Cohen, J. E. (2006). Consumer-resource body-size relationships in natural food webs. *Ecology*, 87(10), 2411–2417. [https://doi.org/https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2411:CBRINF\]2.0.CO;2](https://doi.org/https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2411:CBRINF]2.0.CO;2)
- Brose, U., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2006). Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecology Letters*, 9(11), 1228–1236. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00978.x>
- Brzosko, E., & Wróblewska, A. (2003). Genetic variation and clonal diversity in island *Cephalanthera rubra* populations from the Biebrza National Park, Poland. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 143(1), 99–108. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2003.00201.x>
- Brzosko, E., & Wróblewska, A. (2013). Genetic diversity of nectar-rewarding *Platanthera chlorantha* and nectarless *Cephalanthera rubra*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171(4), 751–763. <https://doi.org/10.1111/boj.12025>
- Burkle, L. A., Marlin, J. C., & Knight, T. M. (2013). Plant-pollinator interactions over 120 years: Loss of species, co-occurrence, and function. *Science*, 340(6127), 1611–1615. <https://doi.org/10.1126/science.1232728>
- Butchart, S. H. M., Walpole, M., Collen, B., Strien, A. Van, Jörn, P. W., Almond, R. E. A., Baillie, J. E. M., Bomhard, B., Bruno, J., Carpenter, K. E., Carr, G. M., Chanson, J., Anna, M., Csirke, J., Davidson, N., Dentener, F., Foster, M., Galli, A., Galloway, J. N., ... Lamarque, J. (2010). Global Biodiversity: Indicators of Recent Declines. *Science*, 328(5982), 1164–1168. <https://www.jstor.org/stable/40656326>
- Carlucci, M. B., Brancalion, P. H. S., Rodrigues, R. R., Loyola, R., & Cianciaruso, M. V. (2020). Functional traits and ecosystem services in ecological restoration. *Restoration Ecology*, 28(6), 1372–1383. <https://doi.org/10.1111/rec.13279>
- CBD. (1992). *Convention on Biological Diversity*. <https://www.biodiv.hu/hu/biologiai-sokfelesegegyezmeny/az-egyezményrol>
- CBD. (2020). *Global Biodiversity Outlook 5*.
- Chase, M. W., Cameron, K., Barrett, R., & Freudenstein, J. V. (2003). DNA data and Orchidaceae systematics: a new phylogenetic classification. In K. W. Dixon, S. P. Kell, R. L. Barrett, & P. J. Cribb (Eds.), *Orchid Conservation* (pp. 69–89). Natural History Publications.
- Chase, M. W., Cameron, K. M., Freudenstein, J. V., Pridgeon, A. M., Salazar, G., van den Berg, C., & Schuiteman, A. (2015). An updated classification of Orchidaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 177(2), 151–174. <https://doi.org/10.1111/boj.12234>
- Chen, I.-C., Hill, J. K., Ohlemuller, R., Roy, D. B., & Thomas, C. D. (2011). Rapid Range Shifts of Species Associated

- with High Levels of Climate Warming. *Science*, 333(6045), 1024–1026. <https://doi.org/10.1126/science.1206432>
- Childs, D. Z., Metcalf, C. J. E., & Rees, M. (2010). Evolutionary bet-hedging in the real world: empirical evidence and challenges revealed by plants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1697), 3055–3064. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0707>
- Christensen, V., & Walters, C. J. (2004). Ecopath with Ecosim: Methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling*, 172(2–4), 109–139. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.09.003>
- Christensen, V., Walters, C. J., & Pauly, D. (2005). *Ecopath with Ecosim: a User's Guide* (November 2). Fisheries Centre, University of British Columbia. www.ecopath.org
- Cirtwill, A. R., & Eklöf, A. (2018). Feeding environment and other traits shape species roles in marine food webs. *Ecology Letters*, 21(6), 875–884. <https://doi.org/10.1111/ele.12955>
- Claessens, J., Beentjes, K. K., Heijerman, T., Miller, J., & Gravendeel, B. (2015). Beobachtungen von Miarus campanulae als Bestäuber von Cephalanthera rubra Keywords. *Journal Europäischer Orchideen*, 47(1), 77–87.
- Clark, D. L., Wilson, M., Roberts, R., Dunwiddie, P. W., Stanley, A., & Kaye, T. N. (2012). Plant traits – a tool for restoration? *Applied Vegetation Science*, 15(4), 449–458. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2012.01198.x>
- Cochrane, A., Yates, C. J., Hoyle, G. L., & Nicotra, A. B. (2015). Will among-population variation in seed traits improve the chance of species persistence under climate change? *Global Ecology and Biogeography*, 24(1), 12–24. <https://doi.org/10.1111/geb.12234>
- Cohen, D. (1966). Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Theoretical Biology*, 12(1), 119–129. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(66\)90188-3](https://doi.org/10.1016/0022-5193(66)90188-3)
- Cohen, J. E., Pimm, S. L., Yodzis, P., & Saldana, J. (1993). Body Sizes of Animal Predators and Animal Prey in Food Webs. *The Journal of Animal Ecology*, 62(1), 67. <https://doi.org/10.2307/5483>
- Coll, M., Schmidt, A., Romanuk, T., & Lotze, H. K. (2011). Food-Web structure of seagrass communities across different spatial scales and human impacts. *PLoS ONE*, 6(7). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022591>
- Colléter, M., Valls, A., Guitton, J., Gascuel, D., Pauly, D., & Christensen, V. (2015). Global overview of the applications of the Ecopath with Ecosim modeling approach using the EcoBase models repository. *Ecological Modelling*, 302, 42–53. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.01.025>
- Costello, M. J., Claus, S., Dekeyser, S., Vandepitte, L., Tuama, É. Ó., Lear, D., & Tyler-Walters, H. (2015). Biological and ecological traits of marine species. *PeerJ*, 3(8), e1201. <https://doi.org/10.7717/peerj.1201>
- Cozzolino, S., & Widmer, A. (2005). Orchid diversity: An evolutionary consequence of deception? *Trends in Ecology and Evolution*, 20(9), 487–494. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.06.004>
- Crocker, W. (1938). Life-Span of Seeds. *Botanical Review*, 4(5), 235–274. <https://www.jstor.org/stable/4353180>
- Crotty, S. M., Bianchi, T., Altieri, A., & Angelini, C. (2022). Reply to Wilson et al.: Feedbacks between geomorphology and fauna engineers are key to predicting coastal response to rising seas. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(9), 9–11. <https://doi.org/10.1073/pnas.2118042119>
- Cseresnyés-Bózsing, E. (2010). A hólyagos csüdfű (Astragalus cicer L.) magprodukciójának és csírázóképességének vizsgálata. *Botanikai Közlemények*, 97(1–2), 49–57.
- Csontos, P. (2001). *A természetes magbank kutatásának módszerei*. Scientia.
- Csontos, P., Tamás, J., & Balogh, L. (2007). Thousand-seed weight records of species from the flora of Hungary, II. Dicotyledonopsida. *Studia Botanica Hungarica*, 38, 179–189.
- Cushing, D. H. (1975). *Marine ecology and fisheries*. Cambridge University Press.
- D'Alelio, D., Eveillard, D., Coles, V. J., Caputi, L., Ribera d'Alcalà, M., & Iudicone, D. (2019). Modelling the complexity of plankton communities exploiting omics potential: From present challenges to an integrative pipeline. *Current Opinion in Systems Biology*, 13, 68–74. <https://doi.org/10.1016/j.coisb.2018.10.003>
- D'Alelio, D., Montresor, M., Mazzocchi, M. G., Margiotta, F., Sarno, D., & Ribeira d'Alcalà, M. (2016). Plankton food-webs: to what extent can they be simplified? *Advances in Oceanography and Limnology*, 7(1), 67–92. <https://doi.org/10.4081/aiol.2016.5646>
- Dafni, A., & Ivri, Y. (1981). The flower biology of Cephalanthera longifolia (Orchidaceae) - pollen imitation and facultative floral mimicry. *Plant Systematics and Evolution*, 137(4), 229–240. <https://doi.org/10.1007/BF00982788>
- Daws, M. I., Davies, J., Vaes, E., van Gelder, R., & Pritchard, H. W. (2007). Two-hundred-year seed survival of Leucospermum and two other woody species from the Cape Floristic region, South Africa. *Seed Science Research*, 17(2), 73–79. <https://doi.org/10.1017/S0960258507707638>
- Dee, L. E., Cowles, J., Isbell, F., Pau, S., Gaines, S. D., & Reich, P. B. (2019). When Do Ecosystem Services Depend on Rare Species? *Trends in Ecology and Evolution*, 34(8), 746–758. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.03.010>
- Delforge, P. (1995). *Orchids of Britain and Europe*. HarperCollins.

- Delforge, P. (2006). *Orchids of Europe, North Africa and the Middle East* (3rd ed.). A. & C. Black.
- Delmas, E., Besson, M., Brice, M.-H., Burkle, L. A., Dalla Riva, G. V., Fortin, M.-J., Gravel, D., Guimarães, P. R., Hembry, D. H., Newman, E. A., Olesen, J. M., Pires, M. M., Yeakel, J. D., & Poisot, T. (2019). Analysing ecological networks of species interactions. *Biological Reviews*, 94(1), 16–36. <https://doi.org/10.1111/brv.12433>
- Díaz, S., Settele, J., Brondizio, E. S., Ngo, H. T., Agard, J., Arneth, A., Balvanera, P., Brauman, K. A., Butchart, S. H. M., Chan, K. M. A., Lucas, A. G., Ichii, K., Liu, J., Subramanian, S. M., Midgley, G. F., Miloslavich, P., Molnár, Z., Obura, D., Pfaff, A., ... Zayas, C. N. (2019). Pervasive human-driven decline of life on Earth points to the need for transformative change. *Science*, 366(6471). <https://doi.org/10.1126/science.aax3100>
- Eklöf, A., Jacob, U., Kopp, J., Bosch, J., Castro-Urgal, R., Chacoff, N. P., Dalsgaard, B., de Sassi, C., Galetti, M., Guimarães, P. R., Lomáscolo, S. B., Martín González, A. M., Pizo, M. A., Rader, R., Rodrigo, A., Tylianakis, J. M., Vázquez, D. P., & Allesina, S. (2013). The dimensionality of ecological networks. *Ecology Letters*, 16(5), 577–583. <https://doi.org/10.1111/ele.12081>
- Ellis, R. H., Hong, T. D., & Roberts, E. H. (1985). Handbook of seed technology for genebanks. Volume I. Principles and methodology. In *Handbooks for Genebanks No. 2, International Board for Plant Genetic Resources*.
- Endrédi, A. (2010). *A kunsági bükköny (Vicia biennis L.) ex-situ szaporítása*. Szent István Egyetem.
- Endrédi, A. (2012). *Védett növények ex-situ védelme*. Szent István University.
- Endrédi, A., Jordán, F., & Abonyi, A. (2018). Trait-based paradise – or only feeding the computer with biology? *Community Ecology*, 19(3), 319–321. <https://doi.org/10.1556/168.2018.19.3.13>
- Endrédi, A., Molnár, A., & Nagy, J. G. (2015). A fokozottan védett kunsági bükkönyről. *Pusztai*, 25, 21–24.
- Endrédi, A., Senánszky, V., Libralato, S., & Jordán, F. (2018). Food web dynamics in trophic hierarchies. *Ecological Modelling*, 368, 94–103. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.11.015>
- Engler, R., Randin, C. F., Thuiller, W., Dullinger, S., Zimmermann, N. E., Araújo, M. B., Pearman, P. B., Le Lay, G., Piedallu, C., Albert, C. H., Choler, P., Coldea, G., De Lamo, X., Dirnböck, T., Gégout, J. C., Gómez-García, D., Grytnes, J. A., Heegaard, E., Høistad, F., ... Guisan, A. (2011). 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe. *Global Change Biology*, 17(7), 2330–2341. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02393.x>
- Enquist, B. J., Feng, X., Boyle, B., Maitner, B., Newman, E. A., Jørgensen, P. M., Roehrdanz, P. R., Thiers, B. M., Burger, J. R., Corlett, R. T., Couvreur, T. L. P., Dauby, G., Donoghue, J. C., Foden, W., Lovett, J. C., Marquet, P. A., Merow, C., Midgley, G., Morueta-Holme, N., ... McGill, B. J. (2019). The commonness of rarity: Global and future distribution of rarity across land plants. *Science Advances*, 5(11), 1–14. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aaz0414>
- Ensconet. (2009). *Seed Collecting Manual for Wild Species* (Issue March).
- Ércz, D. (2018). *A kunsági bükköny védelme és ex-situ szaporítása*. Szent István Egyetem.
- Estes, J. A., & Palmisano, J. F. (1974). Sea Otters: Their Role in Structuring Nearshore Communities. *Science*, 185(4156), 1058–1060. <https://doi.org/10.1126/science.185.4156.1058>
- Estrada, E. (2007). Characterization of topological keystone species: Local, global and ‘meso-scale’ centralities in food webs. *Ecological Complexity*, 4(1–2), 48–57. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2007.02.018>
- Ewart, A. J. (1908). On the longevity of seeds. *Proceedings of the Royal Society Victoria*, 21, 1–210.
- Farkas, S. (Ed.). (1999). *Magyarország védett növényei*. Mezőgazda Kiadó.
- Fay, M. F. (2018). Orchid conservation: how can we meet the challenges in the twenty-first century? *Botanical Studies*, 59(1). <https://doi.org/10.1186/s40529-018-0232-z>
- Fay, M. F., & Taylor, I. (2015). 807. *Cephalanthera Rubra*. *Curtis's Botanical Magazine*, 32(1), 82–90. <https://doi.org/10.1111/curt.12095>
- Fontaine, C., Guimarães, P. R., Kéfi, S., Loeuille, N., Memmott, J., van der Putten, W. H., van Veen, F. J. F., & Thébault, E. (2011). The ecological and evolutionary implications of merging different types of networks. *Ecology Letters*, 14(11), 1170–1181. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01688.x>
- Fordham, D. A. (2024). Identifying species traits that predict vulnerability to climate change. *Cambridge Prisms: Extinction*, 2, e21. <https://doi.org/10.1017/ext.2024.24>
- Froese, R., & Pauly, D. (2020). *FishBase*. www.fishbase.org
- Funk, J. L., Larson, J. E., Ames, G. M., Butterfield, B. J., Cavender-Bares, J., Firn, J., Laughlin, D. C., Sutton-Grier, A. E., Williams, L., & Wright, J. (2017). Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews*, 92(2), 1156–1173. <https://doi.org/10.1111/brv.12275>
- Funk, J. L., Standish, R. J., Stock, W. D., & Valladares, F. (2016). Plant functional traits of dominant native and invasive species in mediterranean-climate ecosystems. *Ecology*, 97(1), 75–83. <https://doi.org/10.1890/15-0974.1>

- Gallagher, R. V., Butt, N., Carthey, A. J. R., Tulloch, A., Bland, L., Clulow, S., Newsome, T., Dudaniec, R. Y., & Adams, V. M. (2021). A guide to using species trait data in conservation. *One Earth*, 4(7), 927–936. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2021.06.013>
- Gallé, R., & Batáry, P. (2019). Trait-based paradise — about the importance of real functionality. *Community Ecology*, 20(3), 314–316. <https://doi.org/10.1556/168.2019.20.3.11>
- Gauzens, B., Legendre, S., Lazzaro, X., & Lacroix, G. (2013). Food-web aggregation, methodological and functional issues. *Oikos*, 122(11), 1606–1615. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00266.x>
- Gerlach, S., Hahn, A., & Schrage, M. (1985). Size spectra of benthic biomass and metabolism. *Marine Ecology Progress Series*, 26, 161–173. <https://doi.org/10.3354/meps026161>
- Giacomuzzo, E., & Jordán, F. (2021). Food web aggregation: effects on key positions. *Oikos*, 130(12), 2170–2181. <https://doi.org/10.1111/oik.08541>
- Godefroid, S., Piazza, C., Rossi, G., Buord, S., Stevens, A. D., Aguraiuja, R., Cowell, C., Weekley, C. W., Vogg, G., Iriondo, J. M., Johnson, I., Dixon, B., Gordon, D., Magnanon, S., Valentin, B., Bjureke, K., Koopman, R., Vicens, M., Virevaire, M., & Vanderborght, T. (2011). How successful are plant species reintroductions? *Biological Conservation*, 144(2), 672–682. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.10.003>
- González-Suárez, M., Gómez, A., & Revilla, E. (2013). Which intrinsic traits predict vulnerability to extinction depends on the actual threatening processes. *Ecosphere*, 4(6), 1–16. <https://doi.org/10.1890/ES12-00380.1>
- Gouveia, C., Mórész, Á., & Jordán, F. (2021). Combining centrality indices: Maximizing the predictability of keystone species in food webs. *Ecological Indicators*, 126, 107617. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107617>
- Gravel, D., Albouy, C., & Thuiller, W. (2016). The meaning of functional trait composition of food webs for ecosystem functioning. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1694). <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0268>
- Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 902–910.
- Grundy, A. C., Mead, A., & Burston, S. (2003). Modelling the emergence response of weed seeds to burial depth: Interactions with seed density, weight and shape. *Journal of Applied Ecology*, 40(4), 757–770. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2003.00836.x>
- Guidi, L., Chaffron, S., Bittner, L., Eveillard, D., Larhlami, A., Roux, S., Darzi, Y., Audic, S., Berline, L., Brum, J. R., Coelho, L. P., Espinoza, J. C. I., Malviya, S., Sunagawa, S., Dimier, C., Kandels-Lewis, S., Picheral, M., Poulain, J., Searson, S., ... Gorsky, G. (2016). Plankton networks driving carbon export in the oligotrophic ocean. *Nature*, 532(7600), 465–470. <https://doi.org/10.1038/nature16942>
- Hannon, B. (1973). The structure of ecosystems. *Journal of Theoretical Biology*, 41(3), 535–546. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(73\)90060-X](https://doi.org/10.1016/0022-5193(73)90060-X)
- Harary, F. (1959). Status and Contrastatus. *Sociometry*, 22(1), 23. <https://doi.org/10.2307/2785610>
- Harary, F. (1961). Who eats whom. *General Systems*, 6, 41–44.
- Harvey, E., Gounand, I., Ward, C. L., & Altermatt, F. (2017). Bridging ecology and conservation: from ecological networks to ecosystem function. *Journal of Applied Ecology*, 54(2), 371–379. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12769>
- Házi, J., & Lesku, B. (2006). *A nemzeti park igazgatóságok által ex-situ védelemre javasolt növényfajok listája*.
- Hegland, S. J., Nielsen, A., Lázaro, A., Bjerknes, A.-L., & Totland, Ø. (2009). How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecology Letters*, 12(2), 184–195. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01269.x>
- Hemrová, L., Kotlínek, M., Konečná, M., Paulič, R., Jersáková, J., Těšitelová, T., Knappová, J., & Münzbergová, Z. (2019). Identification of drivers of landscape distribution of forest orchids using germination experiment and species distribution models. *Oecologia*, 190(2), 411–423. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04427-8>
- Heymans, J. J., Coll, M., Libralato, S., Morissette, L., & Christensen, V. (2014). Global patterns in ecological indicators of marine food webs: a modelling approach. *PloS One*, 9(4), e95845. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095845>
- Heymans, J. J., Link, J. S., Mackinson, S., Steenbeek, J., Walters, C., & Christensen, V. (2016). Best practice in Ecopath with Ecosim food-web models for ecosystem-based management. *Ecological Modelling*, 331, 173–184. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.12.007>
- Hodkinson, D. J., Askew, A. P., Thompson, K., Hodgson, J. G., Bakker, J. P., & Bekker, R. M. (1998). Ecological correlates of seed size in the British flora. *Functional Ecology*, 12(5), 762–766. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00256.x>
- Hothorn, T., Bretz, F., & Westfall, P. (2008). Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal*, 50(3), 346–363. <https://doi.org/10.1002/bimj.200810425>

- Isbell, F., Gonzalez, A., Loreau, M., Cowles, J., Díaz, S., Hector, A., MacE, G. M., Wardle, D. A., O'Connor, M. I., Duffy, J. E., Turnbull, L. A., Thompson, P. L., & Larigauderie, A. (2017). Linking the influence and dependence of people on biodiversity across scales. *Nature*, 546(7656), 65–72. <https://doi.org/10.1038/nature22899>
- Jacobson, G. L., Webb, T., & Grimm, E. C. (1987). Patterns and rates of vegetation change during the deglaciation of eastern North America. In W. F. Ruddiman & H. E. Wright (Eds.), *North America and Adjacent Oceans During the Last Deglaciation* (pp. 277–288). Geological Society of America. <https://doi.org/10.1130/DNAG-GNA-K3.277>
- Jacquemyn, H., Duffy, K. J., & Selosse, M.-A. (2017). Biogeography of Orchid Mycorrhizas. In L. Tedersoo (Ed.), *Biogeography of Mycorrhizal Symbiosis* (Vol. 230, pp. 159–177). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-56363-3_8
- Jain, M., Flynn, D. F. B., Prager, C. M., Hart, G. M., DeVan, C. M., Ahrestani, F. S., Palmer, M. I., Bunker, D. E., Knops, J. M. H., Jouseau, C. F., & Naeem, S. (2014). The importance of rare species: A trait-based assessment of rare species contributions to functional diversity and possible ecosystem function in tall-grass prairies. *Ecology and Evolution*, 4(1), 104–112. <https://doi.org/10.1002/ece3.915>
- Jakab, G., Röfler, J., Szabó, L., & Tóth, T. (2000). Florisztikai adatok a Körös-Maros Nemzeti Park Igazgatóság illetékességi területéről. *Crisicum*, 3, 37–41.
- Jakubská-Busse, A., Pielech, R., & Szcześniak, E. (2014). The extinction of terrestrial orchids in Europe: Does disappearance of *Cephalanthera rich.*, 1817 (Orchidaceae, Neottieae) Species Show Pattern Consistent With The Elevation Gradient? *Life Science Journal*, 11(4), 140–144.
- Janečková, P., & Kindlmann, P. (2002). Key factors affecting shoot growth and flowering performance of *Dactylorhiza fuchsii*. In P. Kindlmann, J. H. Williams, & D. F. Whigham (Eds.), *Trends and Fluctuations and Underlying Mechanisms in Terrestrial Orchid Populations* (pp. 99–113). Backhuys Publishers.
- Janečková, P., Wotavová, K., Schödelbauerová, I., Jersáková, J., & Kindlmann, P. (2006). Relative effects of management and environmental conditions on performance and survival of populations of a terrestrial orchid, *Dactylorhiza majalis*. *Biological Conservation*, 129(1), 40–49. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.045>
- Jaureguiberry, P., Titeux, N., Wiemers, M., Bowler, D. E., Coscieme, L., Golden, A. S., Guerra, C. A., Jacob, U., Takahashi, Y., Settele, J., Díaz, S., Molnár, Z., & Purvis, A. (2022). The direct drivers of recent global anthropogenic biodiversity loss. *Science Advances*, 8, 9982. <https://www.science.org>
- Jayasuriya, K., & Wijetunga, A. (2013). Seed dormancy and storage behavior in tropical Fabaceae: a study of 100 species from Sri Lanka. *Seed Science Research*, 2013, 1–13. <https://doi.org/10.1017/S0960258513000214>
- Jersáková, J., Johnson, S. D., & Kindlmann, P. (2006). Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biological Reviews*, 81(02), 219. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006986>
- Jiménez-Alfaro, B., Silveira, F. A. O., Fidelis, A., Poschlod, P., & Commander, L. E. (2016). Seed germination traits can contribute better to plant community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 27(3), 637–645. <https://doi.org/10.1111/jvs.12375>
- Johnson, C. N., Balmford, A., Brook, B. W., Buettel, J. C., Galetti, M., Guangchun, L., & Wilmschurst, J. M. (2017). Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene. *Science*, 356(6335), 270–275. <https://doi.org/10.1126/science.aam9317>
- Johnson, G. A., Niquil, N., Asmus, H., Bacher, C., Asmus, R., & Baird, D. (2009). The effects of aggregation on the performance of the inverse method and indicators of network analysis. *Ecological Modelling*, 220(23), 3448–3464. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.08.003>
- Jordán, F. (2009). Keystone species and food webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1524), 1733–1741. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0335>
- Jordán, F., Benedek, Z., & Podani, J. (2007). Quantifying positional importance in food webs: A comparison of centrality indices. *Ecological Modelling*, 205(1–2), 270–275. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.02.032>
- Jordán, F., Lauria, M., Scotti, M., Nguyen, T.-P., Praveen, P., Morine, M., & Priami, C. (2015). Diversity of key players in the microbial ecosystems of the human body. *Scientific Reports*, 5(1), 15920. <https://doi.org/10.1038/srep15920>
- Jordán, F., Liu, W., & Bodini, A. (2024). A hundred years of food web aggregation: the case study of the Barents Sea. *Community Ecology*, 25(3), 459–466. <https://doi.org/10.1007/s42974-024-00223-4>
- Jordán, F., Liu, W., & Davis, A. J. (2006). Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. *Oikos*, 112(3), 535–546. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.13724.x>
- Jordán, F., Liu, W., & Mike, Á. (2009). Trophic field overlap: A new approach to quantify keystone species. *Ecological Modelling*, 220(21), 2899–2907. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.12.003>
- Jordán, F., Liu, W., & van Veen, F. J. F. (2003). Quantifying the importance of species and their interactions in a host-parasitoid community. *Community Ecology*, 4(1), 79–88. <https://doi.org/10.1556/ComEc.4.2003.1.12>
- Jordán, F., & Scheuring, I. (2004). Network ecology: topological constraints on ecosystem dynamics. *Physics of Life*

Reviews, 1(3), 139–172. <https://doi.org/10.1016/j.plrev.2004.08.001>

- Jordán, F., Takacs-Sánta, A., & Molnár, I. (1999). A reliability theoretical quest for keystones. *Oikos*, 86(March), 453–462. <https://doi.org/10.2307/3546650>
- Kassambara, A. (2018). *ggpubr: 'ggplot2' Based Publication Ready Plots*. (R package version 0.2.). <https://cran.r-project.org/package=ggpubr>
- Kassambara, A. (2019). *ggpubr: 'ggplot2' Based Publication Ready Plots* (R package version 0.2.4.). <https://cran.r-project.org/package=ggpubr>
- Kattge, J., Bönsch, G., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., Tautenhahn, S., Werner, G. D. A., Aakala, T., Abedi, M., Acosta, A. T. R., Adamidis, G. C., Adamson, K., Aiba, M., Albert, C. H., Alcántara, J. M., Alcázar C, C., Aleixo, I., Ali, H., ... Wirth, C. (2020). TRY plant trait database – enhanced coverage and open access. *Global Change Biology*, 26(1), 119–188. <https://doi.org/10.1111/gcb.14904>
- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., Bönsch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P. B., Wright, I. J., Cornelissen, J. H. C., Violle, C., Harrison, S. P., Van Bodegom, P. M., Reichstein, M., Enquist, B. J., Soudzilovskaia, N. A., Ackerly, D. D., Anand, M., ... Wirth, C. (2011). TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology*, 17(9), 2905–2935. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x>
- Kaźmierczakowa, R., & Zarzycki, K. (Eds.). (2001). *Polska czerwona księga roślin*. Instytut Botaniki im. W. Szafera PAN, Instytut Ochrony Przyrody PAN.
- Kéfi, S., Berlow, E. L., Wieters, E. A., Navarrete, S. A., Petchey, O. L., Wood, S. A., Boit, A., Joppa, L. N., Lafferty, K. D., Williams, R. J., Martinez, N. D., Menge, B. A., Blanchette, C. A., Iles, A. C., & Brose, U. (2012). More than a meal... integrating non-feeding interactions into food webs. *Ecology Letters*, 15(4), 291–300. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01732.x>
- Kindlmann, P., & Jersáková, J. (2006). Effect of floral display on reproductive success in terrestrial orchids. *Folia Geobotanica*, 41(1), 47–60. <https://doi.org/10.1007/BF02805261>
- Király, G. (Ed.). (2007). *Vörös Lista - a magyarországi edényes flóra veszélyeztetett fajai [Red list of the vascular flora of Hungary]*.
- Király, G. (Ed.). (2009). *Új magyar fűvészkönyv. Magyarország hajtásos növényei. Határozókulcsok. [New Hungarian Herbal. The Vascular Plants of Hungary. Identification key.]*. Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság.
- Kleyer, M., Bekker, R. M., Knevel, I. C., Bakker, J. P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., van Groenendael, J. M., Klimeš, L., Klimešová, J., Klotz, S., Rusch, G. M., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., Götzenberger, L., ... Peco, B. (2008). The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*, 96(6), 1266–1274. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01430.x>
- Kolanowska, M. (2023). Loss of fungal symbionts and changes in pollinator availability caused by climate change will affect the distribution and survival chances of myco-heterotrophic orchid species. *Scientific Reports*, 13(1), 6848. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-33856-y>
- Körner, C. (2007). The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(11), 569–574. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>
- Kovács-Hostyánszki, A., Földesi, R., Báldi, A., Endrédi, A., & Jordán, F. (2019). The vulnerability of plant-pollinator communities to honeybee decline: A comparative network analysis in different habitat types. *Ecological Indicators*, 97, 35–50. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.09.047>
- Krause, A. E., Frank, K. A., Mason, D. M., Ulanowicz, R. E., & Taylor, W. W. (2003). Compartments revealed in food-web structure. *Nature*, 426(6964), 282–285. <https://doi.org/10.1038/nature02115>
- Kremer, C. T., Williams, A. K., Finiguerra, M., Fong, A. A., Kellerman, A., Paver, S. F., Tolar, B. B., & Toscano, B. J. (2017). Realizing the potential of trait-based aquatic ecology: New tools and collaborative approaches. *Limnology and Oceanography*, 62(1), 253–271. <https://doi.org/10.1002/lno.10392>
- Krosby, M., Tewksbury, J., Haddad, N. M., & Hoekstra, J. (2010). Ecological Connectivity for a Changing Climate. *Conservation Biology*, 24(6), 1686–1689. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01585.x>
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B., & Christensen, R. H. B. (2017). lmerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. *Journal of Statistical Software*, 82(13). <https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13>
- Lai, S., Liu, W., & Jordán, F. (2015). A trophic overlap-based measure for species uniqueness in ecological networks. *Ecological Modelling*, 299, 95–101. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.12.014>
- Laigle, I., Aubin, I., Digel, C., Brose, U., Boulangéat, I., & Gravel, D. (2018). Species traits as drivers of food web structure. *Oikos*, 127(2), 316–326. <https://doi.org/10.1111/oik.04712>
- Lakatos, M., Bihari, Z., Hoffmann, L., Izsák, B., Kircsi, A., & Szentimrey, T. (2018). *Observed climate change in Hungary 1901-2016 [in Hungarian]*. OMSZ - Hungarian Meteorological Service Webpage. https://www.met.hu/eghajlat/eghajlatvaltozas/megfigyelt_valtozasok/Magyarorszag/

- Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16(5), 545–556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- Lawton, J. H. (1994). What Do Species Do in Ecosystems? *Oikos*, 71(3), 367. <https://doi.org/10.2307/3545824>
- Leino, M. W., & Edqvist, J. (2010). Germination of 151-year old *Acacia* spp. seeds. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 57(5), 741–746. <https://doi.org/10.1007/s10722-009-9512-5>
- Lenoir, J., Gégout, J. C., Marquet, P. A., De Ruffray, P., & Brisse, H. (2008). A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, 320(5884), 1768–1771. <https://doi.org/10.1126/science.1156831>
- Lesku, B., & Molnár, A. (2007). *A Hortobágy növényritkaságai*. Daru füzetek, Hortobágyi Nemzeti Park Igazgatóság.
- Libralato, S., Christensen, V., & Pauly, D. (2006). A method for identifying keystone species in food web models. *Ecological Modelling*, 195(3–4), 153–171. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.11.029>
- Lima-Mendez, G., Faust, K., Henry, N., Decelle, J., Colin, S., Carcillo, F., Chaffron, S., Ignacio-Espinosa, J. C., Roux, S., Vincent, F., Bittner, L., Darzi, Y., Wang, J., Audic, S., Berline, L., Bontempi, G., Cabello, A. M., Coppola, L., Cornejo-Castillo, F. M., ... Raes, J. (2015). Determinants of community structure in the global plankton interactome. *Science*, 348(6237). <https://doi.org/10.1126/science.1262073>
- Lovas-Kiss, Á., Sonkoly, J., Vincze, O., Green, A. J., Takács, A., Molnár, A. V., & Dajdok, Z. (2015). Strong potential for endozoochory by waterfowl in a rare, ephemeral wetland plant species, *Astragalus contortuplicatus* (Fabaceae). *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 84(3), 321–326. <https://doi.org/10.5586/asbp.2015.030>
- Luczkovich, J. J., Borgatti, S. P., Johnson, J. C., & Everett, M. G. (2003). Defining and Measuring Trophic Role Similarity in Food Webs Using Regular Equivalence. *Journal of Theoretical Biology*, 220(3), 303–321. <https://doi.org/10.1006/jtbi.2003.3147>
- Lyons, K. G., Brigham, C. A., Traut, B. H. H., & Schwartz, M. W. (2005). Rare species and ecosystem functioning. *Conservation Biology*, 19(4), 1019–1024. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00106.x>
- Lyons, K. G., & Schwartz, M. W. (2001). Rare species loss alters ecosystem function - invasion resistance. *Ecology Letters*, 4(4), 358–365. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00235.x>
- Ma, B., Wang, Y., Ye, S., Liu, S., Stirling, E., Gilbert, J. A., Faust, K., Knight, R., Jansson, J. K., Cardona, C., Röttgers, L., & Xu, J. (2020). Earth microbial co-occurrence network reveals interconnection pattern across microbiomes. *Microbiome*, 8(1), 82. <https://doi.org/10.1186/s40168-020-00857-2>
- Macgregor, C. J., Pocock, M. J. O., Fox, R., & Evans, D. M. (2015). Pollination by nocturnal Lepidoptera, and the effects of light pollution: a review. *Ecological Entomology*, 40(3), 187–198. <https://doi.org/10.1111/een.12174>
- Malhi, Y., Franklin, J., Seddon, N., Solan, M., Turner, M. G., Field, C. B., & Knowlton, N. (2020). Climate change and ecosystems: Threats, opportunities and solutions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 375(1794). <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0104>
- Marcogliese, D. J., & Cone, D. K. (1997). Food webs: a plea for parasites. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(8), 320–325. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01080-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01080-X)
- Marini, L., Bruun, H. H., Heikkinen, R. K., Helm, A., Honnay, O., Krauss, J., Kühn, I., Lindborg, R., Pärtel, M., & Bommarco, R. (2012). Traits related to species persistence and dispersal explain changes in plant communities subjected to habitat loss. *Diversity and Distributions*, 18(9), 898–908. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2012.00893.x>
- Martini, S., Larras, F., Boyé, A., Faure, E., Aberle, N., Archambault, P., Bacouillard, L., Beisner, B. E., Bittner, L., Castella, E., Danger, M., Gauthier, O., Karp-Boss, L., Lombard, F., Maps, F., Stemmann, L., Thiébaud, E., Usseglio-Polatera, P., Vogt, M., ... Ayata, S. (2021). Functional trait-based approaches as a common framework for aquatic ecologists. *Limnology and Oceanography*, 66(3), 965–994. <https://doi.org/10.1002/lno.11655>
- Mathakutha, R., Steyn, C., le Roux, P. C., Blom, I. J., Chown, S. L., Daru, B. H., Ripley, B. S., Louw, A., & Greve, M. (2019). Invasive species differ in key functional traits from native and non-invasive alien plant species. *Journal of Vegetation Science*, 30(5), 994–1006. <https://doi.org/10.1111/jvs.12772>
- Maxwell, S., Fuller, R., Brooks, T., & Watson, J. (2016). The ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature*, 536, 143–145. www.iucnredlist.org
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(4), 178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- Messier, J., McGill, B. J., & Lechowicz, M. J. (2010). How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters*, 13(7), 838–848. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01476.x>
- MetNet. (2019). *MetNet*. <https://www.metnet.hu/>
- Miatta, M., Bates, A. E., & Snelgrove, P. V. R. (2021). Incorporating Biological Traits into Conservation Strategies. *Annual Review of Marine Science*, 13(January), 421–443. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-032320->

- Micheneau, C., Duffy, K. J., Smith, R. J., Stevens, L. J., Stout, J. C., Civeyrel, L., Cowan, R. S., & Fay, M. F. (2010). Plastid microsatellites for the study of genetic variability in the widespread *Cephalanthera longifolia*, *C. damasonium* and *C. rubra* (Neottieae, Orchidaceae), and cross-amplification in other *Cephalanthera* species. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 163(2), 181–193. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2010.01053.x>
- Milberg, P., Andersson, L., & Thompson, K. (2000). Large-seeded species are less dependent on light for germination than small-seeded ones. *Seed Science Research*, 10(1), 99–104. <https://doi.org/10.1017/s0960258500000118>
- Miller, J. D., & Wells, H. D. (1985). Arrowleaf Clover. In N. L. Taylor (Ed.), *Clover Science and Technology* (Issue 25, pp. 503–514). ASA-CSSA-SSSA. <https://doi.org/10.2134/agronmonogr25.c22>
- Mills, L. S., Soulé, M. E., & Doak, D. F. (1993). The Keystone-Species Concept in Ecology and Conservation. *BioScience*, 43(4), 219–224. <https://doi.org/10.2307/1312122>
- Molnár V., A. (Ed.). (2011). *Magyarország orchideáinak atlasza*. Kossuth Kiadó.
- Molnár, V. A., Molnár, A., Vidéki, R., Pfeiffer, N., & Gulyás, G. (2000). Néhány adat Magyarország flórájának ismeretéhez. *Kitaibelia*, 5(2), 297–303.
- Molnár, V. A., & Pfeiffer, N. (1999). Adatok hazai Nanocyperion-fajok ismeretéhez II. Iszapszövényzet-kutatás az ár-és belvizek évében Magyarországon. *Kitaibelia*, 4(2), 391–421.
- Molnár, V. A., Sonkoly, J., Lovas-Kiss, Á., Fekete, R., Takács, A., Somlyay, L., & Török, P. (2015). Seed of the threatened annual legume, *Astragalus contortuplicatus*, can survive over 130 years of dry storage. *Preslia*, 87(3), 319–328.
- Moran, E. V., Hartig, F., & Bell, D. M. (2016). Intraspecific trait variation across scales: Implications for understanding global change responses. *Global Change Biology*, 22(1), 137–150. <https://doi.org/10.1111/gcb.13000>
- Moretti, M., Dias, A. T. C., de Bello, F., Altermatt, F., Chown, S. L., Azcárate, F. M., Bell, J. R., Fournier, B., Hedde, M., Hortal, J., Ibanez, S., Öckinger, E., Sousa, J. P., Ellers, J., & Berg, M. P. (2017). Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. *Functional Ecology*, 31(3), 558–567. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12776>
- Morim, T., Henriques, S., Vasconcelos, R., & Dolbeth, M. (2023). *A roadmap to define and select aquatic biological traits at different scales of analysis (preprint)*. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-2743055/v1>
- Mouillot, D., Bellwood, D. R., Baraloto, C., Chave, J., Galzin, R., Harmelin-Vivien, M., Kulbicki, M., Laverigne, S., Lavorel, S., Mouquet, N., Paine, C. E. T., Renaud, J., & Thuiller, W. (2013). Rare Species Support Vulnerable Functions in High-Diversity Ecosystems. *PLoS Biology*, 11(5), e1001569. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001569>
- Murdoch, A. J. (2014). Seed dormancy. In R. S. Gallagher (Ed.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* (3rd editio, pp. 151–177). CAB International.
- Navia, A. F., Cortés, E., & Mejía-Falla, P. A. (2010). Topological analysis of the ecological importance of elasmobranch fishes: A food web study on the Gulf of Tortugas, Colombia. *Ecological Modelling*, 221(24), 2918–2926. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.09.006>
- Newman, R. D., Showler, A. J., Harvey, M. C., & Showler, D. A. (2007). Hand pollination to increase seed-set of red helleborine *Cephalanthera rubra* in the Chiltern Hills, Buckinghamshire, England. In *Conservation Evidence* (Vol. 4). <http://www.conservationevidence.com/ViewEntry.asp?ID=961> www.ConservationEvidence.com
- Nilsson, L. A. (1983). Mimesis of bellflower (*Campanula*) by the red helleborine orchid *Cephalanthera rubra*. *Nature*, 305(5937), 799–800. <https://doi.org/10.1038/305799a0>
- Oláh, I., & Szigetvári, C. (2014). A Rétköz természetközeli élőhelyeinek felmérése. *Tájökológiai Lapok*, 12(1), 63–74.
- Olivier, P., & Planque, B. (2017). Complexity and structural properties of food webs in the Barents Sea. *Oikos*, 126(9), 1339–1346. <https://doi.org/10.1111/oik.04138>
- Olmo Gilabert, R., Navia, A. F., De La Cruz-Agüero, G., Molinero, J. C., Sommer, U., & Scotti, M. (2019). Body size and mobility explain species centralities in the Gulf of California food web. *Community Ecology*, 20(2), 149–160. <https://doi.org/10.1556/168.2019.20.2.5>
- Orcsik, T. (2022). *Új élőhelyről, Tiszakürt határából került elő egy ritka növényfaj, a tekert csüdfű (Astragalus contortuplicatus)*. <https://berek.hu/2022/09/20/ritka-noveny-bukkant-fel-a-hortobagyon/>
- Ovalle, C., Pozo, A., Fernández, F., Chavarria, J., & Arredondo, S. (2010). Arrowleaf clover (*Trifolium vesiculosum* Savi): a new species of annual legumes for high rainfall areas of the Mediterranean climate zone of Chile. *Chilean Journal of Agricultural Research*, 70(March), 170–177.
- Paine, R. T. (1966). Food Web Complexity and Species Diversity. *The American Naturalist*, 100(910), 65–75. <https://www.jstor.org/stable/2459379>

- Paine, R. T. (1969). The Pisaster-Tegula Interaction: Prey Patches, Predator Food Preference, and Intertidal Community Structure. *Ecology*, 50(6), 950–961. <https://doi.org/10.2307/1936888>
- Paine, R. T. (1980). Food Webs: Linkage, Interaction Strength and Community Infrastructure. *The Journal of Animal Ecology*, 49(3), 666. <https://doi.org/10.2307/4220>
- Pake, E., & Venable, D. L. (1996). Seed Banks in Desert Annuals : Implications for Persistence and Coexistence in Variable Environments. *Ecology*, 77(5), 1427–1435.
- Palomares, M. L. D., & Pauly, D. (2020). *SeaLifeBase*. www.sealifebase.org
- Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37–42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- Patonai, K. (2022). *Comparative Network Analysis of Aquatic Ecosystems: Linking Structure and Function*. Eötvös Loránd University Faculty of Science, Budapest, Hungary.
- Patonai, K., Jordán, F., Castaldelli, G., Congiu, L., & Gavioli, A. (2023). Spatial variability of the Po River food web and its comparison with the Danube River food web. *PLOS ONE*, 18(7), e0288652. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0288652>
- Paulsen, T. R., Colville, L., Kranner, I., Daws, M. I., Högestedt, G., Vandvik, V., & Thompson, K. (2013). Physical dormancy in seeds: A game of hide and seek? *New Phytologist*, 198(2), 496–503. <https://doi.org/10.1111/nph.12191>
- Pecoraro, L., Huang, L., Caruso, T., Perotto, S., Girlanda, M., Cai, L., & Liu, Z. (2017). Fungal diversity and specificity in *Cephalanthera damasonium* and *C. longifolia* (Orchidaceae) mycorrhizas. *Journal of Systematics and Evolution*, 55(2), 158–169. <https://doi.org/10.1111/jse.12238>
- Pellissier, L., Vittoz, P., Internicola, A. I., & Gigord, L. D. B. (2010). Generalized food-deceptive orchid species flower earlier and occur at lower altitudes than rewarding ones. *Journal of Plant Ecology*, 3(4), 243–250. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtq012>
- Pence, V. C., Meyer, A., Linsky, J., Gratzfeld, J., Pritchard, H. W., Westwood, M., & Bruns, E. B. (2022). Defining exceptional species—A conceptual framework to expand and advance ex situ conservation of plant diversity beyond conventional seed banking. *Biological Conservation*, 266, 109440. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109440>
- Pereira, J., Saura, S., & Jordán, F. (2017). Single-node vs. multi-node centrality in landscape graph analysis: key habitat patches and their protection for 20 bird species in NE Spain. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(11), 1458–1467. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12783>
- Philippi, T. (1993). Bet-Hedging Germination of Desert Annuals: Variation Among Populations and Maternal Effects in *Lepidium lasiocarpum*. In *The American Naturalist* (Vol. 142, Issue 3, pp. 488–507). The University of Chicago Press/The American Society of Naturalists. <https://doi.org/10.1086/285551>
- Pillon, Y., & Chase, M. W. (2007). Taxonomic exaggeration and its effects on orchid conservation: Research note. *Conservation Biology*, 21(1), 263–265. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00573.x>
- Pimm, S. L., Jones, H. L., & Diamond, J. (1988). On the Risk of Extinction. *The American Naturalist*, 132(6), 757–785. <https://www.jstor.org/stable/2462261>
- Pimm, S. L., Lawton, J. H., & Cohen, J. E. (1991). Food web patterns and their consequences. *Nature*, 350(6320), 669–674. <https://doi.org/10.1038/350669a0>
- Podani, J. (2001). *SYNTAX 2000. Computer programs for data analysis in ecology and systematics*. Scientia Publishing.
- Podlech, D. (2008). The genus *Astragalus* L. (Fabaceae) in Europe with exclusion of the former Soviet Union. *Feddes Repertorium*, 119(5–6), 310–387. <https://doi.org/10.1002/fedr.200811171>
- Power, M. E., Tilman, D., Estes, J. A., Menge, B. A., Bond, W. J., Mills, L. S., Daily, G., Castilla, J. C., Lubchenco, J., & Paine, R. T. (1996). Challenges in the Quest for Keystones. *BioScience*, 46(8), 609–620. <https://doi.org/10.2307/1312990>
- Preiss, K., Adam, I. K. U., & Gebauer, G. (2010). Irradiance governs exploitation of fungi: fine-tuning of carbon gain by two partially myco-heterotrophic orchids. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1686), 1333–1336. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1966>
- R Core Team. (2017). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>
- R Core Team. (2019). *R: A language and environment for statistical computing* (3.6.1). R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>
- Rankou, H. (2011). *Cephalanthera rubra* (Europe assessment). The IUCN Red List of Threatened Species. <https://www.iucnredlist.org/species/176009/7170277>
- Renner, S. S. (2006). Rewardless Flowers in the Angiosperms and the Role of Insect Cognition in Their Evolution. In

- N. M. Waser & J. Ollerton (Eds.), *Plant-Pollinator Interactions - From Specialization to Generalization* (pp. 123–144). Chicago: The University of Chicago Press.
- Renzi, J. P., Chantre, G. R., & Cantamutto, M. A. (2014). Development of a thermal-time model for combinational dormancy release of hairy vetch (*Vicia villosa* ssp. *villosa*). *Crop and Pasture Science*, 65(5), 470. <https://doi.org/10.1071/CP13430>
- Riede, J. O., Brose, U., Ebenman, B., Jacob, U., Thompson, R., Townsend, C. R., & Jonsson, T. (2011). Stepping in Elton's footprints: A general scaling model for body masses and trophic levels across ecosystems. *Ecology Letters*, 14(2), 169–178. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01568.x>
- Rillig, M. C., Treseder, K. K., & Allen, M. F. (2002). *Global Change and Mycorrhizal Fungi. October 2014*, 135–160. https://doi.org/10.1007/978-3-540-38364-2_6
- Ripple, W. J., Estes, J. A., Schmitz, O. J., Constant, V., Kaylor, M. J., Lenz, A., Motley, J. L., Self, K. E., Taylor, D. S., & Wolf, C. (2016). What is a Trophic Cascade? *Trends in Ecology and Evolution*, 31(11), 842–849. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.08.010>
- Ripple, W. J., Larsen, E. J., Renkin, R. A., & Smith, D. W. (2001). Trophic cascades among wolves, elk and aspen on Yellowstone National Park's northern range. *Biological Conservation*, 102(3), 227–234. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00107-0](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00107-0)
- Roskov, Y. R., Bisby, F. A., Zarucchi, J. L., Schrire, B. D., & White, R. J. (2006). *ILDIS world database of legumes: draft checklist, version 10*. <https://www.ildis.org/>
- Royal Botanic Gardens Kew. *Seed Information Database (SID)*. (2020).
- Rumpf, S. B., Hülber, K., Klonner, G., Moser, D., Schütz, M., Wessely, J., Willner, W., Zimmermann, N. E., & Dullinger, S. (2018). Range dynamics of mountain plants decrease with elevation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(8), 1848–1853. <https://doi.org/10.1073/pnas.1713936115>
- Saatkamp, A., Cochrane, A., Commander, L., Guja, L. K., Jimenez-Alfaro, B., Larson, J., Nicotra, A., Poschlod, P., Silveira, F. A. O., Cross, A. T., Dalziel, E. L., Dickie, J., Erickson, T. E., Fidelis, A., Fuchs, A., Golos, P. J., Hope, M., Lewandowski, W., Merritt, D. J., ... Walck, J. L. (2019). A research agenda for seed-trait functional ecology. *New Phytologist*, 221(4), 1764–1775. <https://doi.org/10.1111/nph.15502>
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E. L., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M., & Wall, D. H. (2000). Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Source: Science, New Series*, 287(5459), 1770–1774. <http://www.jstor.org/stable/3074591>
- Säterberg, T., Jonsson, T., Yearsley, J., Berg, S., & Ebenman, B. (2019). A potential role for rare species in ecosystem dynamics. *Scientific Reports*, 9(1), 11107. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-47541-6>
- Scacchi, R., De Angelis, G., & Corbo, R. M. (1991). Effect of the breeding system on the genetic structure in three *Cephalanthera* spp. (Orchidaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 176(1–2), 53–61. <https://doi.org/10.1007/BF00937945>
- Scheffers, B. R., De Meester, L., Bridge, T. C. L., Hoffmann, A. A., Pandolfi, J. M., Corlett, R. T., Butchart, S. H. M., Pearce-Kelly, P., Kovacs, K. M., Dudgeon, D., Pacifici, M., Rondinini, C., Foden, W. B., Martin, T. G., Mora, C., Bickford, D., & Watson, J. E. M. (2016). The broad footprint of climate change from genes to biomes to people. *Science*, 354(6313). <https://doi.org/10.1126/science.aaf7671>
- Schindler, S., O'Neill, F. H., Biró, M., Damm, C., Gasso, V., Kanka, R., van der Sluis, T., Krug, A., Lauwaars, S. G., Sebesvari, Z., Pusch, M., Baranovsky, B., Ehlert, T., Neukirchen, B., Martin, J. R., Euller, K., Mauerhofer, V., & Wrba, T. (2016). Multifunctional floodplain management and biodiversity effects: a knowledge synthesis for six European countries. *Biodiversity and Conservation*, 25(7), 1349–1382. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1129-3>
- Schütz, W. (2000). Ecology of seed dormancy and germination in sedges (*Carex*). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 3(1), 67–89. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00005>
- Scotti, M., & Jordán, F. (2010). Relationships between centrality indices and trophic levels in food webs. *Community Ecology*, 11(1), 59–67. <https://doi.org/10.1556/ComEc.11.2010.1.9>
- Seaton, P. T., Hu, H., Perner, H., & Pritchard, H. W. (2010). Ex situ conservation of Orchids in a warming world. *Botanical Review*, 76(2), 193–203. <https://doi.org/10.1007/s12229-010-9048-6>
- Settele, J., Bishop, J., & Potts, S. G. (2016). Climate change impacts on pollination. *Nature Plants*, 2(7). <https://doi.org/10.1038/NPLANTS.2016.92>
- Sheldon, R. W., Prakash, A., & Sutcliffe, W. H. (1972). The size distribution of particles in the ocean. *Limnology and Oceanography*, 17(3), 327–340. <https://doi.org/10.4319/lo.1972.17.3.0327>
- Sieburth, J. M., Smetacek, V., & Lenz, J. (1978). Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnology and Oceanography*, 23(6), 1256–1263.
- Simon, T. (2004). *A magyarországi edényes flóra határozója - Harasztok-virágos növények* (5.). Nemzeti

Tankönyvkiadó.

- Somlyay, L., & Bauer, N. (2013). Adatok a *Vicia biennis* L. elterjedéséhez a Pannonicum-ban. *Kitaibelia*, 18(1–2), 125–128.
- Sonkoly, J., E. Vojtkó, A., Tökölyi, J., Török, P., Sramkó, G., Illyés, Z., & Molnár V., A. (2016). Higher seed number compensates for lower fruit set in deceptive orchids. *Journal of Ecology*, 104(2), 343–351. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12511>
- Sonkoly, J., Molnár, V. A., & Török, P. (2014). A növényi magtömeg-variabilitás ökológiai háttere és jelentősége. *Kitaibelia*, 19(2), 295–330.
- Sonkoly, J., Tóth, E., Balogh, N., Balogh, L., Bartha, D., Bata, K., Bátori, Z., Békefi, N., Botta-Dukát, Z., Bölöni, J., Csecserits, A., Csiky, J., Csontos, P., Dancza, I., Deák, B., Dobolyi, Z. K., E-Vojtkó, A., Gyulai, F., Hábczyus, A. A., ... Török, P. (2022). *PADAPT 1.0—the Pannonian Database of Plant Traits (preprint)*. <https://doi.org/10.1101/2022.12.05.519136>
- Soó, R. (1980). *A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve I–VI*. Akadémiai Kiadó Rt.
- Sóth, Á. (2017). *Két hazai védett növény csírázási tulajdonságai és ex-situ védelmének helyzete*. Állatorvostudományi Egyetem.
- Standovár, T., & Primack, R. (2001). *A természetvédelmi biológia alapjai*. Nemzeti Tankönyvkiadó.
- Štípková, Z., Tsiftsis, S., & Kindlmann, P. (2020). Pollination Mechanisms are Driving Orchid Distribution in Space. *Scientific Reports*, 10(1), 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-57871-5>
- Stohlgren, T. J., Bull, K. A., Otsuki, Y., Villa, C. A., & Lee, M. (1998). Riparian Zones as Havens for Exotic Plant Species in the Central Grasslands. In *Plant Ecology* (Vol. 138, pp. 113–125). Springer. <https://doi.org/10.2307/20050673>
- Stouffer, D. B., Camacho, J., & Nunes Amaral, L. A. (2006). A robust measure of food web intervality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(50), 19015–19020. <https://doi.org/10.1073/pnas.0603844103>
- Stouffer, D. B., Rezende, E. L., & Amaral, L. A. N. (2011). The role of body mass in diet contiguity and food-web structure. *Journal of Animal Ecology*, 80(3), 632–639. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01812.x>
- Suetsugu, K., Naito, R. S., Fukushima, S., Kawakita, A., & Kato, M. (2015). Pollination system and the effect of inflorescence size on fruit set in the deceptive orchid *Cephalanthera falcata*. *Journal of Plant Research*, 128(4), 585–594. <https://doi.org/10.1007/s10265-015-0716-9>
- Találaj, I., Ostrowiecka, B., Włostowska, E., Rutkowska, A., & Brzosko, E. (2017). The ability of spontaneous autogamy in four orchid species: *Cephalanthera rubra*, *Neottia ovata*, *Gymnadenia conopsea*, and *Platanthera bifolia*. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*, 59(2), 51–61. <https://doi.org/10.1515/abcsb-2017-0006>
- Taura, L., & Gudžinskas, Z. (2024). What Factors Determine the Natural Fruit Set of *Cephalanthera longifolia* and *Cephalanthera rubra*? *Diversity*, 16(6), 333. <https://doi.org/10.3390/d16060333>
- Taura, L., & Gudžinskas, Z. (2025). Effect of Simulated Autogamy and Allogamy on the Success of *Cephalanthera longifolia* and *Cephalanthera rubra* (Orchidaceae) Fruit Set. *Diversity*, 17(1), 73. <https://doi.org/10.3390/d17010073>
- Tavares, D. C., Moura, J. F., Acevedo-Trejos, E., & Merico, A. (2019). Traits shared by marine megafauna and their relationships with ecosystem functions and services. *Frontiers in Marine Science*, 6(May), 1–12. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00262>
- Thaisz, L. (1902). Apró közlemények - *Astragalus contortuplicatus*. *Magyar Botanikai Lapok (Ungarische Botanische Blätter)*, 1, 186. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/201960>
- Thompson, K. (1993). Seed persistence in soil. In G. A. F. Henry & J. P. Grime (Eds.), *Methods in comparative plant ecology* (pp. 199–202). Springer.
- Thompson, K., Bakker, J. P., Bekker, R. M., & Hodgson, J. G. (1998). Ecological correlates of seed persistence in soil in the north-west European flora. *Journal of Ecology*, 86(1), 163–169. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00240.x>
- Thompson, K., Band, S. R., & Hodgson, J. G. (1993). Seed Size and Shape Predict Persistence in Soil. *Functional Ecology*, 7(2), 236. <https://doi.org/10.2307/2389893>
- Thompson, R. B. (2005). Arrowleaf Clover. *Primefact*, 102, 6.
- Thompson, R. M., Brose, U., Dunne, J. A., Hall, R. O., Hladysz, S., Kitching, R. L., Martinez, N. D., Rantala, H., Romanuk, T. N., Stouffer, D. B., & Tylianakis, J. M. (2012). Food webs: reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(12), 689–697. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.08.005>
- Thompson, R. S. (1990). Late Quaternary Vegetation and Climate in the Great Basin. In J. L. Betancourt, T. R. Van Devender, & P. S. Martin (Eds.), *Packrat Middens: The Last 40,000 Years of Biotic Change* (pp. 200–239). University of Arizona Press. <https://doi.org/10.2307/j.ctv21wj578.12>

- Thuiller, W., Albert, C., Araújo, M. B., Berry, P. M., Cabeza, M., Guisan, A., Hickler, T., Midgley, G. F., Paterson, J., Schurr, F. M., Sykes, M. T., & Zimmermann, N. E. (2008). Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9(3–4), 137–152. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.09.004>
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M. B., Sykes, M. T., & Prentice, I. C. (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(23), 8245–8250. <https://doi.org/10.1073/pnas.0409902102>
- Tihanyi, G., & Gulyás, G. (2016). A *Trifolium vesiculosum* Savi újabb előfordulásai a Hortobágyon / New occurrences of *Trifolium vesiculosum* Savi in the Hortobágy region (E Hungary). *Kitaibelia*, 21(1), 162–163. <https://doi.org/10.17542/21.159>
- Török, P., Migléc, T., Valkó, O., Tóth, K., Kelemen, A., Albert, Á.-J., Matus, G., Molnár, V. A., Ruprecht, E., Papp, L., Deák, B., Horváth, O., Takács, A., Hüse, B., & Tóthmérész, B. (2013). New thousand-seed weight records of the Pannonian Flora and their application in analysing social behaviour types. *Acta Botanica Hungarica*, 55, 429–472. <https://doi.org/10.1556/ABot.55.2013.3>
- Tóth, K. M. (2015). *Csíráztatási protokoll kidolgozása herbáriumi maganyagokra (BSc szakdolgozat)*. Szent István Egyetem, Állatorvostudományi Kar, Budapest.
- Tóth, T. (2003). Újabb adatok a Dél-Tiszántúl flórájának ismeretéhez. *A Puszta*, 1(20), 135–170.
- Tóth, T. (2012). Tekert csüdfű (*Astragalus contortuplicatus*). In G. Jakab (Ed.), *A Körös-Maros Nemzeti Park természeti értékei I.- A Körös-Maros nemzeti Park növényvilága* (pp. 146–147). Körös-Maros Nemzeti Park Igazgatóság.
- Tremblay, R. L., Ackerman, J. D., Zimmerman, J. K., & Calvo, R. N. (2005). Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84(1), 1–54. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00400.x>
- Tsiftsis, S., & Djordjević, V. (2020). Modelling sexually deceptive orchid species distributions under future climates: the importance of plant–pollinator interactions. *Scientific Reports*, 10(1), 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-67491-8>
- Tsiftsis, S., Štípková, Z., & Kindlmann, P. (2019). Role of way of life, latitude, elevation and climate on the richness and distribution of orchid species. *Biodiversity and Conservation*, 28(1), 75–96. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1637-4>
- Urban, M. C. (2015). Accelerating extinction risk from climate change. *Science*, 348(6234), 571–573. <https://doi.org/10.1126/science.aaa4984>
- Urban, M. C., Tewksbury, J. J., & Sheldon, K. S. (2012). On a collision course: Competition and dispersal differences create no-analogue communities and cause extinctions during climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1735), 2072–2080. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.2367>
- Vakhrameeva, M. G., Tatarenko, I. V., Varlygina, T. I., Torosyan, G. K., & Zagulski, M. N. (2008). *Orchids of Russia and adjacent countries (within the borders of the former USSR)*. A. R. G. Gantner Verlag.
- Valentini, R., & Jordán, F. (2010). CoSbiLab Graph: The network analysis module of CoSbiLab. *Environmental Modelling and Software*, 25(7), 886–888. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2010.02.001>
- Van Assche, J. A., & Vandeloek, F. E. A. (2010). Combinational dormancy in winter annual Fabaceae. *Seed Science Research*, 20(4), 237–242. <https://doi.org/10.1017/S0960258510000218>
- van der Valk, A. G., Bremholm, T. L., & Gordon, E. (1999). The restoration of sedge meadows: seed viability, seed germination requirements, and seedling growth of *Carex* species. *Wetlands*, 19(4), 756–764. <https://doi.org/10.1007/BF03161782>
- Vatland, S., & Budy, P. (2007). Predicting the invasion success of an introduced omnivore in a large, heterogeneous reservoir. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64(10), 1329–1345. <https://doi.org/10.1139/f07-100>
- Venable, D. L., & Brown, J. S. (1988). The Selective Interactions of Dispersal, Dormancy, and Seed Size as Adaptations for Reducing Risk in Variable Environments. *The American Naturalist*, 131(3), 360–384. <https://doi.org/10.1086/284795>
- Venables, W. N., & Ripley, B. D. (2002). *Modern Applied Statistics with S* (4th ed.). Springer New York. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-21706-2>
- Violle, C., Navas, M., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Vogt-Schilb, H., Munoz, F., Richard, F., & Schatz, B. (2015). Recent declines and range changes of orchids in Western Europe (France, Belgium and Luxembourg). *Biological Conservation*, 190(June 2015), 133–141. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.05.002>
- Volis, S., & Bohrer, G. (2013). Joint evolution of seed traits along an aridity gradient: Seed size and dormancy are not

- two substitutable evolutionary traits in temporally heterogeneous environment. *New Phytologist*, 197(2), 655–667. <https://doi.org/10.1111/nph.12024>
- Walters, A., Kopp, D., Cresson, P., & Robert, M. (2025). Cross-ecosystem trophic structure and benthic–pelagic coupling: Effects of depth, body size, and feeding guild. *Limnology and Oceanography*, 1–17. <https://doi.org/10.1002/lno.12794>
- Wang, S., & Brose, U. (2018). Biodiversity and ecosystem functioning in food webs: the vertical diversity hypothesis. *Ecology Letters*, 21(1), 9–20. <https://doi.org/10.1111/ele.12865>
- Wasserman, S., & Faust, K. (1994). *Social Network Analysis*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511815478>
- Weithoff, G., & Beisner, B. E. (2019). Measures and Approaches in Trait-Based Phytoplankton Community Ecology – From Freshwater to Marine Ecosystems. *Frontiers in Marine Science*, 6(FEB), 1–11. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00040>
- Westerband, A. C., Funk, J. L., & Barton, K. E. (2021). Intraspecific trait variation in plants: A renewed focus on its role in ecological processes. *Annals of Botany*, 127(4), 397–410. <https://doi.org/10.1093/aob/mcab011>
- Willems, J. H., & Eilers, J. (1996). Plant performance and population characteristics of *Orchis simia* (Orchidaceae) in two extremes of its distribution area. *Flora*, 191(1), 41–48. [https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)30688-6](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30688-6)
- Willis, C. G., Baskin, C. C., Baskin, J. M., Auld, J. R., Venable, D. L., Cavender-Bares, J., Donohue, K., & Rubio de Casas, R. (2014). The evolution of seed dormancy: environmental cues, evolutionary hubs, and diversification of the seed plants. *New Phytologist*, 203(1), 300–309. <https://doi.org/10.1111/nph.12782>
- Woodward, G., Ebenman, B., Emmerson, M., Montoya, J. M., Olesen, J. M., Valido, A., & Warren, P. H. (2005). Body size in ecological networks. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(7), 402–409. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.04.005>
- Woodward, G., & Hildrew, A. (2001). Invasion of a Stream Food Web by a New Top Predator. *Journal of Animal Ecology*, 70(2), 273–288. <https://doi.org/10.2307/2693425>
- Wootton, J. T. (2002). Indirect effects in complex ecosystems: Recent progress and future challenges. *Journal of Sea Research*, 48(2), 157–172. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(02\)00149-1](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(02)00149-1)
- Wyse, S. V., & Dickie, J. B. (2018). Ecological correlates of seed dormancy differ among dormancy types: a case study in the legumes. *New Phytologist*, 217(2), 477–479. <https://doi.org/10.1111/nph.14777>
- Yodzis, P., & Innes, S. (1992). Body Size and Consumer-Resource Dynamics. *The American Naturalist*, 139(6), 1151–1175. <https://doi.org/10.1086/285380>
- Young, A. G., Hill, J. H., Murray, B. G., & Peakall, R. (2002). Breeding system, genetic diversity and clonal structure in the sub-alpine forb *Rutidosia leiocarpis* F. Muell. (Asteraceae). *Biological Conservation*, 106(1), 71–78. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00230-0](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00230-0)
- Zólyomi, B., Baráth, Z., Fekete, G., Jakucs, P., Kárpáti, I., Kárpáti, V., & Máthé, I. (1967). Einreihung von 1400 Arten der ungarischen Flora in ökologische Gruppen nach TWR-Zahlen. *Fragm. Bot. Mus. Hist. Nat. Hung.*, 4, 101–142.
- Zook, A. E., Eklof, A., Jacob, U., & Allesina, S. (2011). Food webs: Ordering species according to body size yields high degree of intervality. *Journal of Theoretical Biology*, 271(1), 106–113. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2010.11.045>

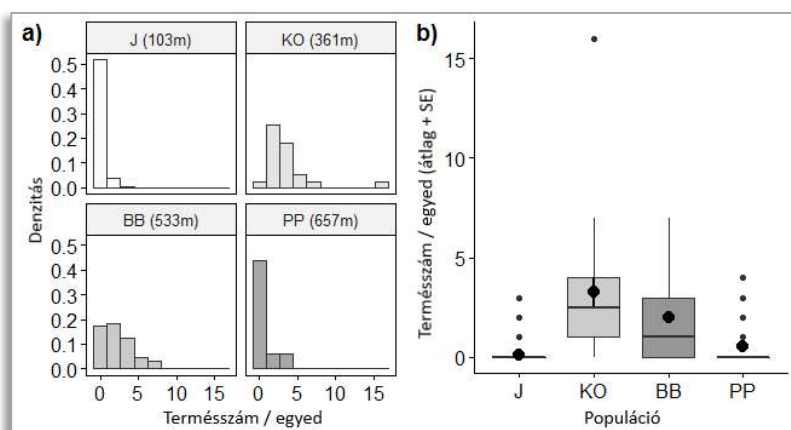
10.2. Mellékletek a piros madársisak (*C. rubra*) kutatásával kapcsolatban

10.2.1. A populációk jellegeit összehasonlító modellek eredményei

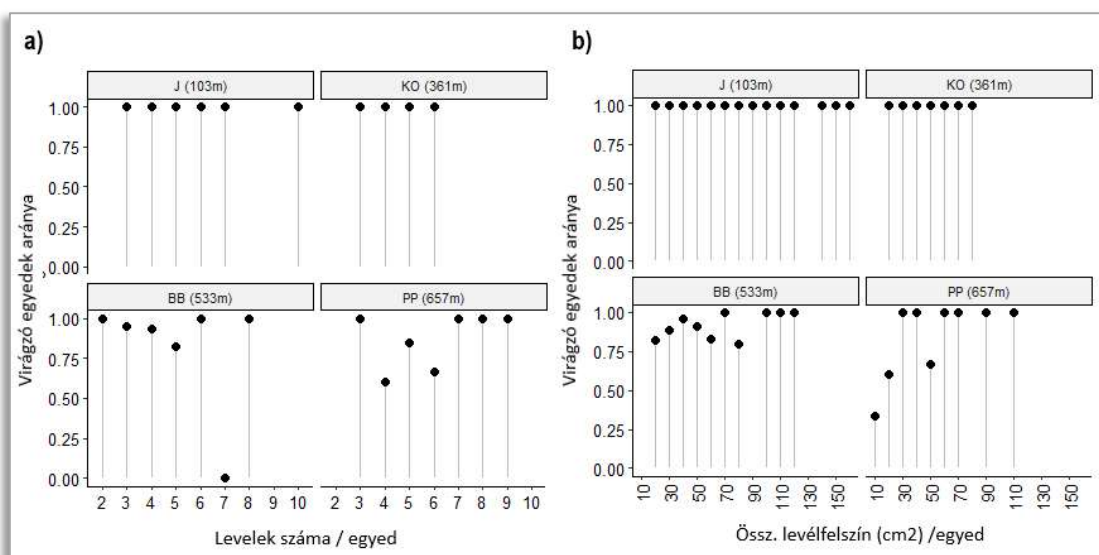
8. táblázat A piros madársisak populációk jellegeinek átlagát párosával összehasonlító modellek eredményei. A vastagpn kiemelt és *-al jelölt párok szignifikánsan eltértek egymástól.

	Összehasonlított populációk	Becsült különbség	95%-os konfidencia-intervallum		Korrigált p-érték
			Alsó határ	Felső határ	
Magasság	J – BB	2.125	1.830	2.467	<0.001***
	J – KO	1.790	1.418	2.280	<0.001***
	J – PP	1.860	1.497	2.320	<0.001***
	KO – BB	1.181	1.090	5.860	0.281
	PP – BB	1.140	0.912	1.425	0.424
	PP – KO	0.965	0.722	1.290	0.989
Levélszám	J – BB	1.300	1.200	1.417	<0.001***
	J – KO	1.140	1.005	1.300	0.039*
	J – PP	1.012	1.106	1.134	0.992
	KO – BB	1.140	1.000	1.306	0.058
	PP – BB	1.288	1.143	1.452	<0.001***
	PP – KO	1.129	0.966	1.320	0.182
Levélfelület	J – BB	-0.429	-0.627	-0.232	<0.001***
	J – KO	-0.518	-0.832	-0.204	<0.001***
	J – PP	-0.580	-0.869	-0.290	<0.001***
	KO – BB	0.089	-0.231	0.409	0.888
	PP – BB	-0.150	-0.445	0.145	0.549
	PP – KO	-0.061	-0.444	0.322	0.976
Virágszám	J – BB	1.839	1.385	2.441	<0.001***
	J – KO	1.280	0.828	1.980	0.460
	J – PP	0.913	0.625	1.335	0.925
	KO – BB	1.437	0.912	2.265	0.169
	PP – BB	2.014	1.348	3.010	<0.001***
	PP – KO	1.400	0.833	2.358	0.337
Termésszám	J – BB	16.660	7.240	38.460	<0.001***
	J – KO	27.270	10.580	70.240	<0.001***
	J – PP	4.630	1.550	13.830	0.0019**
	KO – BB	1.646	0.874	3.100	0.177
	PP – BB	3.580	1.547	8.280	<0.001***
	PP – KO	5.890	2.260	15.330	<0.0001***

10.2.2. Kiegészítő ábrák



32. ábra *A. C. rubra* egyedenkénti termésszám-eloszlása (a) és átlaga (b) az egyes populációkban a Kis-Oltáron (KO) talált kiugróan magas (18db) termésszámú növényvel együtt.



33. ábra Az egyedenkénti levélszám (a), illetve össz. levélfelület (b) hatása a virágzás valószínűségére a különböző *C. rubra* populációkban. A b) ábrán a levélfelület értékek 10cm²-es kategóriákba vannak sorolva, a kategória felső határát mutatják a tengelyfeliratok. Vagyis a 10-el jelölt oszlop a 0-10cm² közötti levélfelülettel rendelkező egyedek adatait mutatja.

10.3. Mellékletek a táplálék-hálózatok kutatásával kapcsolatban

10.3.1. A felhasznált táplálék-hálózatok származása és mérete

9. táblázat A kutatásban felhasznált modellek tulajdonságai és eredeti közlésük hivatkozása Heymans et al. (2014) alapján. A modellek régió és ország szerint vannak csoportosítva, és feltüntetjük azok eredeti (n=2361), és a kutatásunk során módosított (élő és nem izolált, n=2210) csoportjainak számát is. A hálózatokat leközölő eredeti cikkek hivatkozásait az utolsó oszlopban jelöltem, a pontos hivatkozásokat pedig a táblázat alatt listáztam.

Régió	Hálózat száma	Ország	Modell	Eredeti méret	Módosított méret	Hivatkozás
Afrika	1	Zöld-foki Köztársaság	Cape Verde	31	30	[1]
	2	Gambia	Gambia	23	21	[2]
	3	Ghána	Sakumo Lagoon	13	12	[3]
	4	Bissau-Guinea	Guinea-Bissau	32	30	[4]
	5	Mauritánia	Mauritania	38	37	[5]
	6	Marokkó	Morocco	38	36	[6]
	7	Mozambik	Maputo	10	9	[7]
	8	Namíbia	Northern Benguela	32	31	[8]
	9	Szenegál	Senegambien	18	16	[9]
	10	Sierra Leone	Sierre Leone 1990	44	43	[10]
	11	Dél-Afrikai Köztársaság	Gamtoos Estuary	33	28	[11]
	12	Dél-Afrikai Köztársaság	Sundays Estuary	33	28	[11]
	13	Dél-Afrikai Köztársaság	Kromme Estuary	33	29	[11]
	14	Dél-Afrikai Köztársaság	Swartkops Estuary	33	30	[11]
Ausztrálázsia	15	Ausztrália	Great Barrier Reef-prawn	25	23	[12]
	16	Banglades	Bay of Bengal	15	14	[13]
	17	Brunei Darussalam	Brunei	13	12	[14]
	18	Kína	East China Sea	45	42	[15]
	19	India	SE Arabian Sea	24	23	[16]
	20	India	Southwest coast of India	11	10	[17]
	21	Malajzia	West coast of Sabah	29	28	[18]
	22	Malajzia	West coast of Sarawak	29	28	[18]
	23	Új-Kaledónia	Loyalty Islands Atoll	25	23	[19]
	24	Fülöp-szigetek	San Pedro Bay, Leyte	16	15	[20]
	25	Fülöp-szigetek	San Miguel Bay	19	18	[21]
	26	Tajvan	Kuosheng Bay	17	15	[22]
	27	Tajvan	Lagoon Chiku - Taiwan	13	12	[23]
	28	Thaiföld	Gulf of Thailand	40	38	[24, 25]
Európa	29	Észtország, Lettország	Gulf of Riga	12	11	[26]
	30	Észtország, Lettország	Parnu Bay	12	11	[26]
	31	Franciaország	Bay of Calvi	27	26	[27]
	32	Franciaország	Bay of Somme	9	8	[28]
	33	Franciaország	Seine Estuary	15	14	[29]
	34	Franciaország	Etang de Thau	11	10	[30]

	35	Franciaország	Gironde Estuary	18	16	[31]
	36	Görögország	Aegean model	40	38	[32]
	37	Izland	Iceland	21	20	[33]
	38	Izland	Iceland - 1950	24	23	[34]
	39	Olaszország	Orbetello Lagoon	12	11	[35]
	40	Olaszország	Lagoon of Venice	16	15	[36]
	41	Olaszország	Venice Lagoon (Seagrass habitat)	27	24	[37]
	42	Olaszország	Miramare Natural Marine Reserve	19	17	[38]
	43	Olaszország	Venice Lagoon (Tapes habitat)	27	25	[39]
	44	Olaszország	North-Central Adriatic 1990s	40	36	[40]
	45	Litvánia	Lithuanian Coast	12	9	[26]
	46	Norvégia	Sorfjord	27	26	[41]
	47	Lengyelország, Litvánia	Puck Bay	12	11	[26]
	48	Lengyelország, Litvánia	Curonian Lagoon	11	9	[26]
	49	Spanyolország	Catalan sea 2003	40	36	[42]
	50	Spanyolország	Cantabrian Sea	28	26	[43]
	51	Svédország, Finnország, Lengyelország	Baltic Sea	16	15	[44]
	52	Egyesült Királyság	West Coast of Scotland	37	36	[45, 46]
	53	Egyesült Királyság	Western English Channel	52	50	[47, 48]
	54	Egyesült Királyság	English Channel 1995	50	48	[49]
	55	Egyesült Királyság	North Sea 1880	46	44	[50]
	56	Egyesült Királyság	North Sea 1991	68	63	[51]
	57	Egyesült Királyság	Deep sea West Coast of Scotland	36	35	[52, 53]
Észak-Amerika	58	Kanada	Strait of Georgia	27	26	[54]
	59	Kanada	Eastern Scotian Shelf 1990s	39	38	[55]
	60	Kanada	Northern Gulf of St. Lawrence 2000s	31	30	[56, 57]
	61	Kanada	Southern Gulf of St. Lawrence 1990s	30	29	[56, 57]
	62	Mexikó	Tampamachoco Lagoon	23	22	[58]
	63	Mexikó	Celestun Lagoon	16	15	[59, 60]
	64	Mexikó	Huizache-Caimanero	26	25	[61, 62, 63]
	65	Mexikó	Campeche Bank	19	18	[64]
	66	Mexikó	Tamaihua Lagoon	13	12	[65]
	67	Mexikó	Terminos Lagoon	20	19	[66]
	68	Mexikó	Seagrass & Mangrove Terminos Lagoon	16	14	[67]
	69	Mexikó	Alto Golfo de California	29	28	[68]
	70	Mexikó	Central Gulf of California	27	25	[69]
	71	Mexikó	Northern Gulf of California	34	33	[70]
	72	Mexikó	Sonda de Campeche	19	18	[71]
	73	Mexikó	Yucatan Continental Shelf	21	20	[72]
	74	Mexikó	Gulf of Mexico	15	14	[73]
	75	Mexikó	La Paz Bay	22	21	[74, 75]
	76	Mexikó	Mandinga Lagoon	20	19	[76]
	77	Mexikó	Western Gulf of Mexico	24	23	[77]
	78	USA	Prince William Sound 1980s	19	18	[78]

	79	USA	Prince William Sound 1990s	48	45	[79]
	80	USA	Aleutians Islands	40	37	[80]
	81	USA	Western Bering Sea	36	33	[81]
	82	USA	Monterey Bay	16	15	[82]
	83	USA	Looe Key Sanctuary	20	19	[83]
	84	USA	West Florida Shelf	59	55	[84]
Dél-Amerika	85	Brazília	Southern Brazil Shelf	13	12	[85]
	86	Brazília	South Brazil Bight	25	22	[86]
	87	Chile	Tongoy Bay	17	16	[87]
	88	Chile	Central Chile	21	20	[88]
	89	Costa Rica	Gulf of Dulce	21	20	[89]
	90	Costa Rica	Gulf of Nicoya	21	20	[90]
	91	Venezuela	Venezuela Shelf	16	15	[91]
	92	Virgin-szigetek	Virgin Islands	21	20	[92]

Hivatkozások

1. Stobberup KA, Ramos VDM, Coelho ML (2004) Ecopath model of the Cape Verde coastal ecosystem. In: Palomares ML, Pauly D, editors. West African marine ecosystems: models and fisheries impacts: Fisheries Center Research Reports 12(7). Vancouver, BC: UBC Fisheries Centre. pp. 39-56.
2. Mendy AN (2004) A trophic model of the Gambian continental shelf system in 1986. . In: Palomares MLD, Pauly D, editors. West African marine ecosystems: models and fisheries impacts Fisheries Centre Research Reports 12. Vancouver: UBC Fisheries Centre. pp. 81-94.
3. Pauly D (2002) Spatial modelling of trophic interactions and fisheries impacts in coastal ecosystems: A case study of Sakumo Lagoon, Ghana. In: McGlade JM, Cury P, Koranteng KA, Hardman-Mountford NJ, editors. The Gulf of Guinea Large Marine Ecosystem: Elsevier.
4. Amorim PA, Duarte CM, Pires V, Geurra M, Morato T, et al. (2002) Improvements on the Guinea-Bissau Ecopath model with an exercise on simulating the effects of fishing; Dakar, Senegal. EU Directorate-General of Research, International Scientific Cooperation. pp. 433-440.
5. Sidi TM, Guénette S (2004) Modèle trophique de la ZEE mauritanienne: comparaison de deux périodes (1987 et 1998). In: Palomares MLD, Pauly D, editors. West African marine ecosystems: models and fisheries impacts Fisheries Centre Research Reports 12. Vancouver: UBC Fisheries Centre. pp. 12-38.
6. Stanford R, Lunn K, Guénette S (2001) A preliminary ecosystem model for the Atlantic coast of Morocco in the mid-1980s. In: Guénette S Christensen V Pauly D (eds) Fish- eries impacts on North Atlantic ecosystems: models and analyses. Fish Cent Res Rep 9:314–344. In: Guénette S, Christensen V, Pauly D, editors. Fisheries impacts on North Atlantic ecosystems: mopdels and analyess Fisheries Centre Research Reports 9. Vancouver: UBC Fisheries Centre. pp. 314-344.
7. De Paula E Silva R, Sousa MI, Caramelo AM (1993) The Maputo Bay ecosystem (Mozambique). In: Christensen V, Pauly D, editors. Trophic models of aquatic ecosystems ICLARM Conference Proceedings 26. 1 ed. Manila, Philippines: International Center for Living Aquatic Resources Management. pp. 214-223.
8. Heymans JJ, Sumaila UR, Christensen V (2009) Policy options for the northern Benguela ecosystem using a multispecies, multifleet ecosystem model. Progress in Oceanography 83: 417-425.
9. Samb B, Mendy AN (2004) Dynamique du réseau trophique de l'écosystème Sénégalais en 1990. In: Palomares MLD, Pauly D, editors. West African marine ecosystems: models and fisheries impacts Fisheries Centre Research Reports 12. Vancouver: UBC Fisheries Centre. pp. 57-70.
10. Heymans JJ, Vakily JM (2002) Ecosystem structure and dynamics of the marine system of Sierra Leone for three time periods: 1964, 1978 and 1990. SIAP Tech. Doc. (SIAP/EP/DT/03) No. 3. In: Pauly D, Palomares MLD, Vakily JM, editors. Mass-balance trophic models of Northwest African marine ecosystems. Vancouver. pp. 109-120.
11. Vosloo MC (2004) A comparative assessment of the impact of recreational and subsistence fishing on selected Eastern Cape estuarine ecosystems using the ECOPATH modelling approach. Port Elizabeth: University of Port Elizabeth. 199 p.
12. Gribble NA (2003) GBR-prawn: modelling ecosystem impacts of changes in fisheries management of the commercial prawn (shrimp) trawl fishery in the far northern Great Barrier Reef. Fisheries Research 65: 493-506.
13. Mustafa MG. (2003) Trophic model of the coastal ecosystem in the waters of Bangladesh, Bay of Bengal. In: Silvestre G, Garces L, Stobutzki I, Ahmed M, Valmonte-Santos RA et al., (eds); 2003. Worldfish Center Conference Proceedings 67. pp. 263-280.
14. Silvestre G, Selvanathan S, Salleh AHM (1993) Preliminary trophic model of the coastal fisheries resources of Brunei Darussalam, South China Sea. In: Christensen V, Pauly D, editors. Trophic models of aquatic ecosystems

- ICLARM Conference Proceedings 26. 1 ed. Manila, Philippines: International Center for Living Aquatic Resources Management. pp. 300-306.
15. Jiang H, Cheng H-Q, Xu H-G, Arreguín-Sánchez F, Zetina-Rejón MJ, et al. (2008) Trophic controls of jellyfish blooms and links with fisheries in the East China Sea. *Ecological Modelling* 212: 492-503.
 16. Abdurahiman KP, Nayak TH, Zacharia PU, Mohamed KS (2010) Trophic organisation and predator-prey interactions among commercially exploited demersal finfishes in the coastal waters of the southeastern Arabian Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 87: 601-610.
 17. Vivekanandan E, Srinath M, Pillai VN, Immanuel S, Kurup KN. (2003) Trophic model of the coastal fisheries ecosystem of the Southwest Coast of India. In: Silvestre G, Garces L, Stobutzki I, Ahmed M, Valmonte-Santos RA et al. (eds); 2003. Worldfish Center Conference Proceedings 67. pp. 281-298.
 18. Garces LR, Man A, Ahmad AT, Mohamad-Norizam M, Silvestre GT. (2003) A trophic model of the coastal fisheries ecosystem off the West Coast of Sabah and Sarawak, Malaysia. In: Silvestre G, Garces L, Stobutzki I, Ahmed M, Valmonte-Santos RA et al. (eds); 2003. Worldfish Center Conference Proceedings. pp. 333-352.
 19. Bozec Y-M, Gascuel D, Kulbicki M (2004) Trophic model of lagoonal communities in a large open atoll (Uvea, Loyalty islands, New Caledonia). *Aquatic Living Resources* 17: 151-162.
 20. Campos WL. (2003) An ecosystem model of San Pedro Bay, Leyte, Philippines: Initial parameter estimates. In: Silvestre G, Garces L, Stobutzki I, Ahmed M, Valmonte-Santos RA et al. (eds); 2003. Worldfish Center Conference Proceedings 67. pp. 353-364.
 21. Bundy A, Pauly D (2001) Selective harvesting by small-scale fisheries: ecosystem analysis of San Miguel Bay, Philippines. *Fisheries Research* 53: 263-281.
 22. Lin H-J, Shao K-T, Hwang J-S, Lo W-T, Cheng I-J, et al. (2004) A trophic model for Kuosheng Bay in Northern Taiwan. *Journal of Marine Science and Technology* 12: 424-432.
 23. Lin H-J, Shao K-T, Kuo S-R, Hsieh H-L, Wong S-L, et al. (1999) A trophic model of a sandy barrier lagoon at Chiku in Southwestern Taiwan. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 48: 575-588.
 24. Christensen V, Walters CJ (2004) Trade-offs in Ecosystem-scale Optimization of Fisheries Management Policies. *Bulletin of Marine Science* 74: 549-562.
 25. Vibunpant S, Khongchai N, Seng-eid J, Eiamsa-ard M, Supongpan M. (2003) Trophic model of the coastal fisheries ecosystem in the Gulf of Thailand. In: Silvestre G, Garces L, Stobutzki I, Ahmed M, Valmonte-Santos RA et al. (eds); 2003. Worldfish Center Conference Proceedings 67. pp. 365-386.
 26. Tomczak MT, Müller-Karulis B, Järv L, Kotta J, Martin G, et al. (2009) Analysis of trophic networks and carbon flows in south-eastern Baltic coastal ecosystems. *Progress in Oceanography* 81: 111-131.
 27. Pinnegar JK, Polunin NVC (2004) Predicting indirect effects of fishing in Mediterranean rocky littoral communities using a dynamic simulation model. *Ecological Modelling* 172: 249-267.
 28. Rybarczyk H, Elkaïm B, Ochs L, Loquet N (2003) Analysis of the trophic network of a macrotidal ecosystem: the Bay of Somme (Eastern Channel). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58: 405-421.
 29. Rybarczyk H, Elkaïm B (2003) An analysis of the trophic network of a microtidal estuary: the Seine Estuary (Eastern Channel, Normandy, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58: 775-791.
 30. Palomares ML, Reyes-Marchant P, Lair N, Zuñure M, Barnabé G, et al. (1993) A trophic model of a Mediterranean lagoon, Etang de Thau, France. In: Christensen V, Pauly D, editors. Trophic models of aquatic ecosystems ICLARM Conference Proceedings 26. 1 ed. Manila, Philippines: International Center for Living Aquatic Resources Management. pp. 224-229.
 31. Lobry J, David V, Pasquaud S, Lepage M, Sautour B, et al. (2008) Diversity and stability of an estuarine trophic network. *Marine Ecology Progress Series* 358: 13-25.
 32. Tsagarakis K, Coll M, Giannoulaki M, Somarakis S, Papaconstantinou C, et al. (2010) Food-web traits of the North Aegean Sea ecosystem (Eastern Mediterranean) and comparison with other Mediterranean ecosystems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 88: 233-248.
 33. Mendy AN (1998) Trophic modelling as a tool to evaluate and manage Iceland's multispecies fisheries. The United Nations University Fisheries Training Programme. 31 p.
 34. Bucharý EA (2001) Preliminary reconstruction of the Icelandic marine ecosystem in 1950 and some predictions with time series data. In: Guénette S, Christensen V, Pauly D, editors. Fisheries impacts on North Atlantic ecosystems: Models and analyses Fisheries Centre Research Reports 9(4). Vancouver BC: Fisheries Centre. pp. 198-206.
 35. Brando VE, Ceccarelli R, Libralato S, Ravagnan G (2004) Assessment of environmental management effects in a shallow water basin using mass-balance models. *Ecological Modelling* 172: 213-232.
 36. Carrer S, Opitz S (1999) Trophic network model of a shallow water area in the northern part of the Lagoon of Venice. *Ecological Modelling* 124: 193-219.
 37. Libralato S, Pastres R, Pranovi F, Raicevich S, Granzotto A, et al. (2002) Comparison between the energy flow networks of two habitats in the Venice Lagoon. *Marine Ecology* 23: 228-236.
 38. Libralato S, Tempesta M, Solidoro C, Spoto M (2006) Un modello di ecosistema applicato alla Riserva Naturale Marina di Miramare: Limiti, vantaggi e prospettive. *Biol Mar Medit* 13: 386-395.
 39. Pranovi F, Libralato S, Raicevich S, Granzotto A, Pastres R, et al. (2003) Mechanical clam dredging in Venice lagoon: ecosystem effects evaluated with a trophic mass-balance model. *Marine Biology* 143: 393-403.

40. Coll M, Santojanni A, Palomera I, Tudela S, Arneri E (2007) An ecological model of the Northern and Central Adriatic Sea: Analysis of ecosystem structure and fishing impacts. *Journal of Marine Systems* 67: 119-154.
41. Pedersen T, Nilsen M, Nilssen EM, Berg E, Reigstad M (2008) Trophic model of a lightly exploited cod-dominated ecosystem. *Ecological Modelling* 214: 95-111.
42. Coll M, Bahamon N, Sardà F, Palomera I, Tudela S, et al. (2008) Improved trawl selectivity: effects on the ecosystem in the South Catalan Sea (NW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series* 355: 131-147.
43. Sánchez F, Olaso I (2004) Effects of fisheries on the Cantabrian Sea shelf ecosystem. *Ecological Modelling* 172: 151-174.
44. Harvey CJ, Cox SP, Essington TE, Hansson S, Kitchell JF (2003) An ecosystem model of food web and fisheries interactions in the Baltic Sea. *ICES J Mar Sci* 60: 939-950.
45. Haggan N, Pitcher TJ (2005) Ecosystem simulation models of Scotland's West Coast and Sea Lochs. Vancouver: UBC Fisheries Centre. 1-67 p.
46. Sayer MD, Magill SH, Pitcher TJ, Morissette L, Ainsworth C (2005) Simulation-based investigations of fishery changes as affected by the scale and design of artificial habitats. *Journal of Fish Biology* 67: 218-243.
47. Araújo JN, Mackinson S, Stanford RJ, Hart PJB (2008) Exploring fisheries strategies for the western English Channel using an ecosystem model. *Ecological Modelling* 210: 465-477.
48. Araújo JN, Mackinson S, Stanford RJ, Sims DW, Southward AJ, et al. (2006) Modelling food web interactions, variation in plankton production, and fisheries in the western English Channel ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 309: 175-187.
49. Stanford R, Pitcher TJ (2004) Ecosystem simulations of the English Channel: Climate and trade-offs. *Fisheries Centre Research Reports* 12(3). Vancouver: Fisheries Centre. 12(3) 12(3). 103 p.
50. Mackinson S (2001) Representing trophic interactions in the North Sea in the 1880s, using the Ecopath mass-balance approach. In: Guénette S, Christensen V, Pauly D, editors. *Fisheries impacts on North Atlantic ecosystems: Models and analyses Fisheries Centre Research Reports*. Vancouver, BC: UBC FC. pp. 35-98.
51. Mackinson S, Daskalov G (2007) An ecosystem model of the North Sea for use in research supporting the ecosystem approach to fisheries management: description and parameterisation. Lowestoft: CEFAS. Cefas Science Series Technical Report 142 Cefas Science Series Technical Report 142. 200pp. p.
52. Heymans JJ, Howell KL, Ayers M, Burrows MT, Gordon JDM, et al. (2011) Do we have enough information to apply the ecosystem approach to management of deep-sea fisheries? An example from the West of Scotland. *ICES Journal of Marine Science* 68: 265-280.
53. Howell K, Heymans JJ, Gordon JDM, Ayers M, Jones E (2009) DEEPFISH Project: Applying an ecosystem approach to the sustainable management of deep-water fisheries. Part 1: Development of an Ecopath with Ecosim model. Oban: Scottish Association for Marine Science. 259a 259a. 116 p.
54. Mackinson S (1996) Strait of Georgia model. In: Pauly D, Christensen V, editors. *Mass-balance models of North-eastern Pacific ecosystems Fisheries Centre Research Report* 4(1). Vancouver BC: UBC. pp. 63-73.
55. Bundy A (2004) Mass balance models of the eastern Scotian Shelf before and after the cod collapse and other ecosystem changes. Dartmouth, NS: Department of Fisheries and Oceans. 2520 2520. 193 p.
56. Morissette L, Despatie S-P, Savenkoff C, Hammill MO, Bourdages H, et al. (2003) Data gathering and input parameters to construct ecosystem models for the northern Gulf of St. Lawrence (mid-1980s). Mont-Joli, Québec: DFO. 2497 2497. 102 p.
57. Savenkoff C, Castonguay M, Chabot D, Hammill MO, Bourdages H, et al. (2007) Changes in the northern Gulf of St. Lawrence ecosystem estimated by inverse modelling: Evidence of a fishery-induced regime shift? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 73: 711-724.
58. Rosado-Solórzano R, Guzmán del Prío SA (1998) Preliminary trophic structure model for Tampamachoco lagoon, Veracruz, Mexico. *Ecological Modelling* 109: 141-154.
59. Vega-Cendejas ME (2003) Trophic dynamics of a mangrove ecosystem in Celestun Lagoon, Yucatan Peninsula, Mexico. *Fisheries Center Research Reports* 11(6): 237-243.
60. Vega-Cendejas ME, Arreguín-Sánchez F (2001) Energy fluxes in a mangrove ecosystem from a coastal lagoon in Yucatan Peninsula, Mexico. *Ecological Modelling* 137: 119-133.
61. Zetina-Rejón M, Arreguín-Sánchez F, Chávez EA (2001) Using an ecosystem modelling approach to assess the management of a Mexican coastal lagoon system. *CalCOFI Rep* 42: 88-96.
62. Zetina-Rejón M, Arreguín-Sánchez F, Chávez EA (2003) Trophic structure and flows of energy in the Huizache-Caimanero lagoon complex on the Pacific coast of Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 57: 803-815.
63. Zetina-Rejón M, Arreguín-Sánchez F, Chávez EA (2004) Exploration of harvesting strategies for the management of a Mexican coastal lagoon fishery. *Ecological Modelling* 172: 361-372.
64. Vega-Cendejas ME, Arreguín-Sánchez F, Hernández M (1993) Trophic fluxes on the Campeche Bank, Mexico. In: Christensen V, Pauly D, editors. *Trophic models of aquatic ecosystems ICLARM Conference Proceedings* 26. 1 ed. Manila, Philippines: International Center for Living Aquatic Resources Management. pp. 206-212.
65. Abarca-Arenas LG, Valero-Pacheco E (1993) Towards a trophic model of Tamiahua, a coastal lagoon in Mexico. In: Christensen V, Pauly D, editors. *Trophic models of aquatic ecosystems ICLARM Conference Proceedings* 26. 1 ed. Manila, Philippines: International Center for Living Aquatic Resources Management. pp. 181-185.

66. Manickchand-Heileman S, Arreguín-Sánchez F, Lara-Domínguez A, Soto LA (1998) Energy flow and network analysis of Terminos Lagoon, SW Gulf of Mexico. *Journal of Fish Biology* 53: 179-197.
67. Rivera-Arriaga E, Lara-Domínguez AL, Villalobos-Zapata G, Yáñez-Arancibia A (2003) Trophodynamic ecology of two critical habitats (seagrasses and mangroves) in Términos Lagoon, southern Gulf of Mexico. *Fisheries Center Research Reports* 11(6): 245-254.
68. Morales-Zárate MV, Arreguín-Sánchez F, López-Martínez J, Lluch-Cota SE (2004) Ecosystem trophic structure and energy flux in the Northern Gulf of California, México. *Ecological Modelling* 174: 331-345.
69. Arreguín-Sánchez F, Calderón-Aguilera LE (2002) Evaluating harvesting strategies for fisheries in the Central Gulf of California ecosystem. In: Pitcher T, Cochrane K, editors. *The Use of Ecosystem Models to Investigate Multispecies Management strategies for Capture Fisheries* Fisheries Centre Research Reports 10(2). Vancouver: UBC Fisheries Centre. pp. 135-141.
70. Lercari D, Arreguín-Sánchez F (2009) An ecosystem modelling approach to deriving viable harvest strategies for multispecies management of the Northern Gulf of California. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 19: 384-397.
71. Manickchand-Heileman S, Soto LA, Escobar E (1998) A Preliminary Trophic Model of the Continental Shelf, South-western Gulf of Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 46: 885-899.
72. Arreguín-Sánchez F, Seijo JC, Valero-Pacheco E (1993) An application of Ecopath II to the North Continental Shelf Ecosystem of Yucatan, Mexico. In: Christensen V, Pauly D, editors. *Trophic models of aquatic ecosystems ICLARM Conference Proceedings* 26. 1 ed. Manila, Philippines: International Center for Living Aquatic Resources Management. pp. 269-278.
73. Browder JA (1993) A pilot model of the Gulf of Mexico Continental Shelf. In: Christensen V, Pauly D, editors. *Trophic models of aquatic ecosystems ICLARM Conference Proceedings* 26. 1 ed. Manila, Philippines: International Center for Living Aquatic Resources Management. pp. 279-284.
74. Arreguín-Sánchez F, del Monte-Luna P, Díaz-Urbe JG (2006) Trophic model for the ecosystem of La Paz Bay, on the Southern Baja California Peninsula, Mexico. *INCOFISH models. Baja Californis Sur: Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del IPN*.
75. Arreguín-Sánchez F, Hernández-Herrera A, Ramírez-Rodríguez M, Pérez-España H (2004) Optimal management scenarios for the artisanal fisheries in the ecosystem of La Paz Bay, Baja California Sur, Mexico. *Ecological Modelling* 172: 373-382.
76. De La Cruz-Aguero G (1993) A preliminary model of Mandinga Lagoon, Veracruz, Mexico. In: Christensen V, Pauly D, editors. *Trophic models of aquatic ecosystems ICLARM Conference Proceedings* 26. 1 ed. Manila, Philippines: International Center for Living Aquatic Resources Management. pp. 193-196.
77. Arreguín-Sánchez F, Valero-Pacheco E, Chávez EA (1993) A trophic box model of the coastal fish communities of the Southwestern Gulf of Mexico. In: Christensen V, Pauly D, editors. *Trophic models of aquatic ecosystems ICLARM Conference Proceedings* 26. 1 ed. Manila, Philippines: International Center for Living Aquatic Resources Management. pp. 197-205.
78. Dalsgaard J, Pauly D (1997) Preliminary mass-balance model of Prince William Sound, Alaska, for the pre-spill period, 1980-1989. *Fisheries Centre Research Report* 5: 1-33.
79. Okey TA, Wright BA (2004) Toward ecosystem-based extraction policies for Prince William Sound, Alaska: Integrating conflicting objectives and rebuilding pinnipeds. *Bulletin of Marine Science* 74: 727-747.
80. Heymans JJ (2005) Ecosystem model of the Western and Central Aleutian Islands in 1963, 1979 and 1991. In: Guénette S, Christensen V, editors. *The Steller sea lion decline: models and data of the Northeast Pacific Fisheries Centre Research Reports* 13(1). pp. 8-82.
81. Aydin KY, Lapko VV, Radchenko VI, Livingston PA (2002) Comparison of the Eastern Bering and Western Bering Sea shelf and slope ecosystems Through the use of mass-balance food web models. *NMFS AFSC 130 NMFS AFSC 130*. 92 p.
82. Olivieri RA, Cohen A, Chavez FP (1993) An ecosystem model of Monterey Bay, California. In: Christensen V, Pauly D, editors. *Trophic models of aquatic ecosystems ICLARM Conference Proceedings* 26. 1 ed. Manila, Philippines: International Center for Living Aquatic Resources Management. pp. 315-322.
83. Venier JM, Pauly D. (1997) Trophic dynamics of a Florida Keys coral reef ecosystem; Panama City. *Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panama*. pp. 915-920.
84. Okey TA, Vargo GA, Mackinson S, Vasconcellos M, Mahmoudi B, et al. (2004) Simulating community effects of sea floor shading by plankton blooms over the West Florida Shelf. *Ecological Modelling* 172: 339-359.
85. Vasconcellos M, Gasalla MA (2001) Fisheries catches and the carrying capacity of marine ecosystems in southern Brazil. *Fisheries Research* 50: 279-295.
86. Gasalla MA, Rossi-Wongtschowski CLDB (2004) Contribution of ecosystem analysis to investigating the effects of changes in fishing strategies in the South Brazil Bight coastal ecosystem. *Ecological Modelling* 172: 283-306.
87. Wolff M (1994) A trophic model for Tongoy Bay - a system exposed to suspended scallop culture (Northern Chile). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 182: 149-168.
88. Neira S, Arancibia H, Cubillos L (2004) Comparative analysis of trophic structure of commercial fishery species off Central Chile in 1992 and 1998. *Ecological Modelling* 172: 233-248.

89. Wolff M, Hartmann HJ, Koch V (1996) A pilot trophic model for Golfo Dulce, a fjord-like tropical embayment, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 44: Supl. 3: 215-231.
90. Wolff M, Koch V, Chavarría-Chaves JB, Vargas-Zamora JA (1998) A trophic flow model of the Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 46: Supl. 6: 63-79.
91. Mendoza JJ (1993) A preliminary biomass budget for the Northeastern Venezuela shelf ecosystem. In: Christensen V, Pauly D, editors. *Trophic models of aquatic ecosystems ICLARM Conference Proceedings* 26. 1 ed. Manila, Philippines: International Center for Living Aquatic Resources Management. pp. 285-297.
92. Opitz S (1993) A quantitative model of the trophic interactions in a Caribbean coral reef ecosystem. In: Christensen V, Pauly D, editors. *Trophic models of aquatic ecosystems ICLARM Conference Proceedings* 26. 1 ed. Manila, Philippines: International Center for Living Aquatic Resources Management. pp. 259-267.
- 10.3.2. Az általunk kiszámolt topológiai indexek rövidítése, leírása és számítása

10. táblázat Az általunk számított topológiai indexek rövid leírása és számítási módszerük

Rövidítés	Index neve	Leírás és számítási mód
DC	Degree centrality (fokszám)	Az adott csomópontokhoz közvetlen kapcsolódó csomópontok száma (DC), illetve az adott csomópontokhoz tartozó közvetlen kapcsolatok súlyának összege (wDC) (Wasserman & Faust, 1994).
wDC	Weighted degree (súlyozott fokszám)	
BC	Betweenness Centrality (összekötési centralitás)	A csomópontokat összekötő legrövidebb útvonalak azon hányada, amely áthalad a vizsgált csomóponton. (Wasserman & Faust, 1994). $BC_i = \frac{2 \sum_{j < k} g_{jk(i)}}{(N-1)(N-2)}, i \neq j, k$ g_{jk} a j és k csomópontok közötti legrövidebb útvonalak száma $g_{jk(i)}$ a j és k csomópontok közötti legrövidebb útvonalak közül azok száma, melyek áthaladnak az i csomóponton is
CC	Closeness Centrality (közelség centralitás)	Adott csomópont többtől való távolságának rövidege (Wasserman & Faust, 1994). $CC_i = \frac{N-1}{\sum_{j=1}^N d_{ij}}, i \neq j$ d_{ij} az i és j csomópontok között húzódó legrövidebb útvonal hossza
TI	Topological Importance (topológiai fontosság)	TI, WI: adott csomópont egy meghatározott (n) lépésszámgig terjedő hatásainak összege bináris (TI) vagy súlyozott (WI) hálózatban. $TI_i^n = \frac{\sum_{m=1}^n \sigma_{m,i}}{n} = \frac{\sum_{m=1}^n \sum_{j=1}^N a_{m,ji}}{n}$ $a_{m,ji}$ a j csomópont hatása i-re, amikor i elérhető j-ből indulva n lépéssel (Jordán et al., 2003). Esetünkben a maximum lépésszám (n) 3 volt. TO, WO: A TIⁿ és WIⁿ mátrixok és egy t küszöbérték segítségével meghatározza az egyes csomópontok szomszédságának átfedését és ez alapján megbecsüli a csomópontok pozíciójának egyediségét/redundanciáját (Jordán et al. 2009, Lai et al. 2012).
WI	Weighted Importance (súlyozott fontosság)	
TO	Topological Overlap (topológiai átfedés)	
WO	Weighted Overlap (súlyozott átfedés)	
s	Status	Egy hierarchikus, irányított hálózatban a status az adott csomópont többtől való távolságának összege. A kapcsolatok irányának megfordításával ugyanez a számítás adja a contrastatus-t, míg a netstatus az adott csoport status-ának és contrastatus-ának különbsége (Harary, 1959): $\Delta s_i = s_i - s'_i$
s'	Contra-status	
Δs	Net status	
K	Keystone index (kulcsindex) és komponensei	Az i csomópont keystone indexe (K) Jordán et al. (1999) alapján: $K_i = K_{bu,i} + K_{td,i} = K_{dir,i} + K_{indir,i} =$ $= \sum_{c=1}^n \frac{1}{d_c} (1 + K_{bc}) + \sum_{e=1}^m \frac{1}{f_e} (1 + K_{te})$ n az i faj fogyasztóinak száma,
K _{bu} ,	K _{bottom-up} (kulcs forrás)	
K _{td} ,	K _{top-down} (kulcs fogyasztó)	

K_{indir}	K_{direct} (közvetlen hatás)	d_c a c -edik fogyasztó zsákmányainak száma,
	$K_{indirect}$ (közvetett hatás)	K_{bc} a c -edik fogyasztó K_{bu} (lentől felfelé ható, <i>bottom-up</i> K) indexe, m az i faj zsákmányainak száma, f_e az e -edik zsákmány fogyasztóinak száma K_{te} az e -edik zsákmány K_{td} (fentről lefelé ható, <i>top-down</i> K) indexe, $K_{bu,i}$ az i faj lentől felfelé ható, <i>bottom-up keystone</i> indexe, $K_{td,i}$ az i faj fentről lefelé ható, <i>top-down keystone</i> indexe, $K_{dir,i}$ az i faj közvetlen (direkt) hatásai, $K_{indir,i}$ az i faj közvetett (indirekt) hatásai

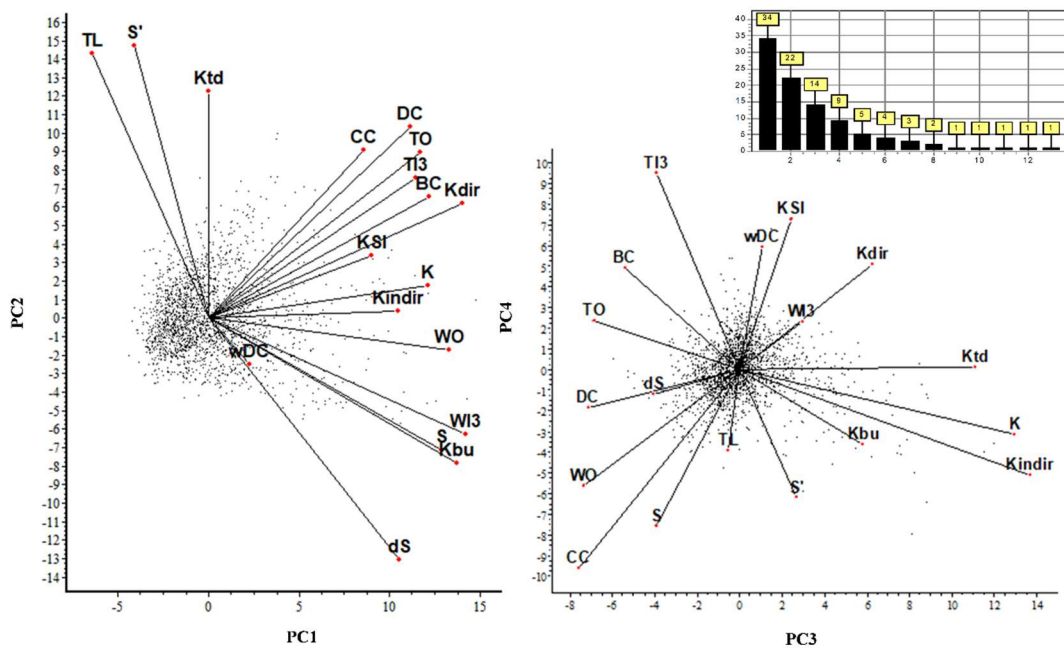
10.3.3. A hurkok eltávolítási módszertana

A hierarchikus indexek kiszámításához 58 táplálékhálózathoz a következő módszerrel minden hurkot eltávolítottunk:

- Első lépés: 2 lépéses (oda-vissza) hurkok megkeresése, egyik kölcsönhatás törlése,
- Második lépés: az összes 2 lépéses hurok eltávolítása után ugyanez a folyamat 3 lépéses hurkokkal, majd - ha maradt – a 4 lépcsős hurkokkal

A törlendő kapcsolat kiválasztásának módszere: Ha a két összekötött csoport trofikus szintje között jelentős az eltérés, akkor a magasabb trofikus szintről induló és az alacsonyabb trofikus szint felé mutató kölcsönhatást töröltük, ellenkező esetben a gyengébb (kisebb súlyú) kölcsönhatást töröltük. Jelentős eltérésnek a maximális trofikus szint 20%-nál nagyobb eltérést vettük, vagyis, ha $|TL_i - TL_j| > 0,2 * TL_{max}$, ahol TL_i és TL_j az i -edik illetve j -edik csoport trofikus szintje, TL_{max} pedig a maximális trofikus szint a táplálékhálóban.

10.3.4. Az indexek kapcsolatát mutató főkomponens-analízis (PCA) eredményei

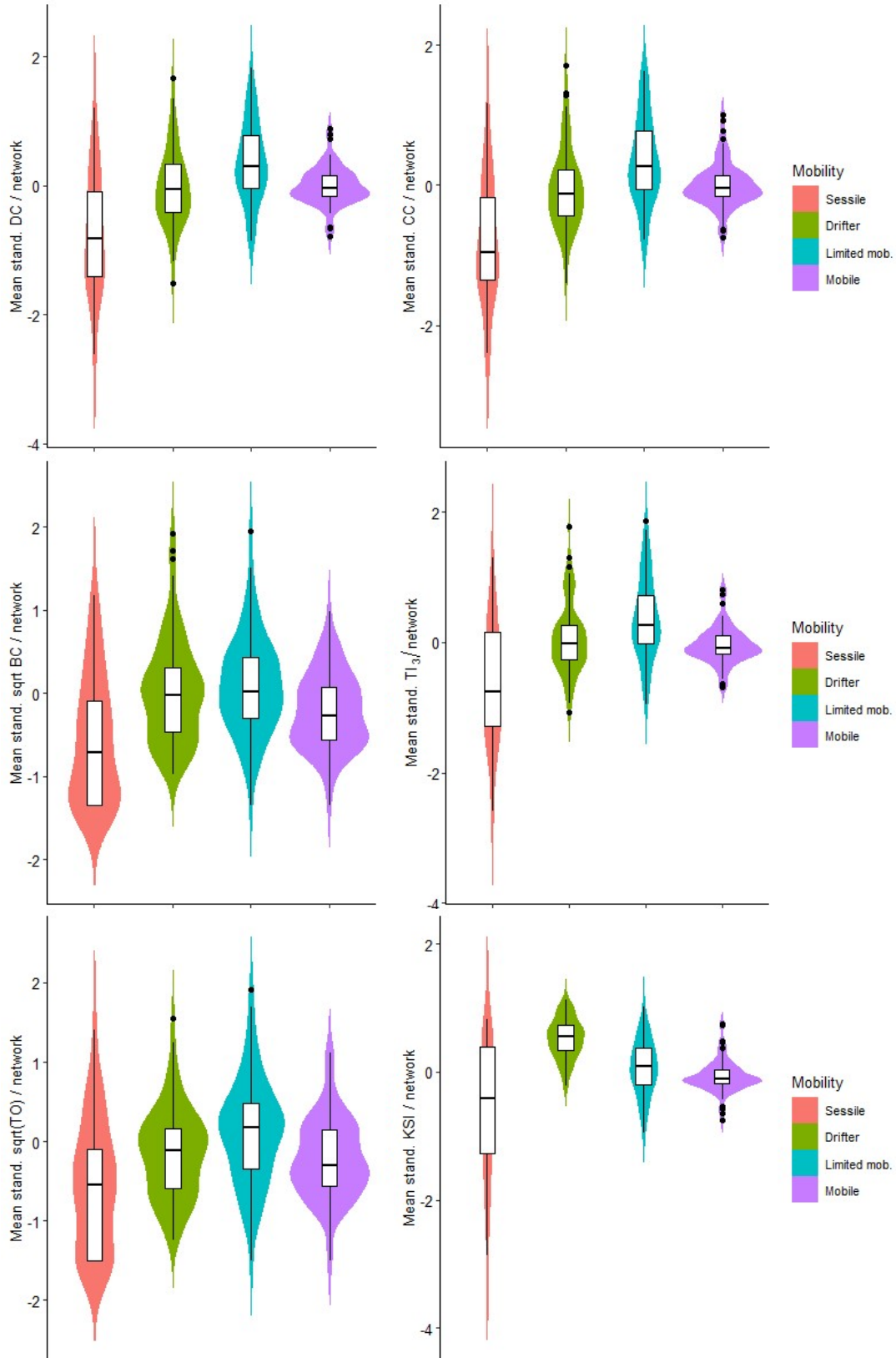


34. ábra A topológiai indexek kapcsolatát mutató főkomponens-analízis (PCA) eredményei

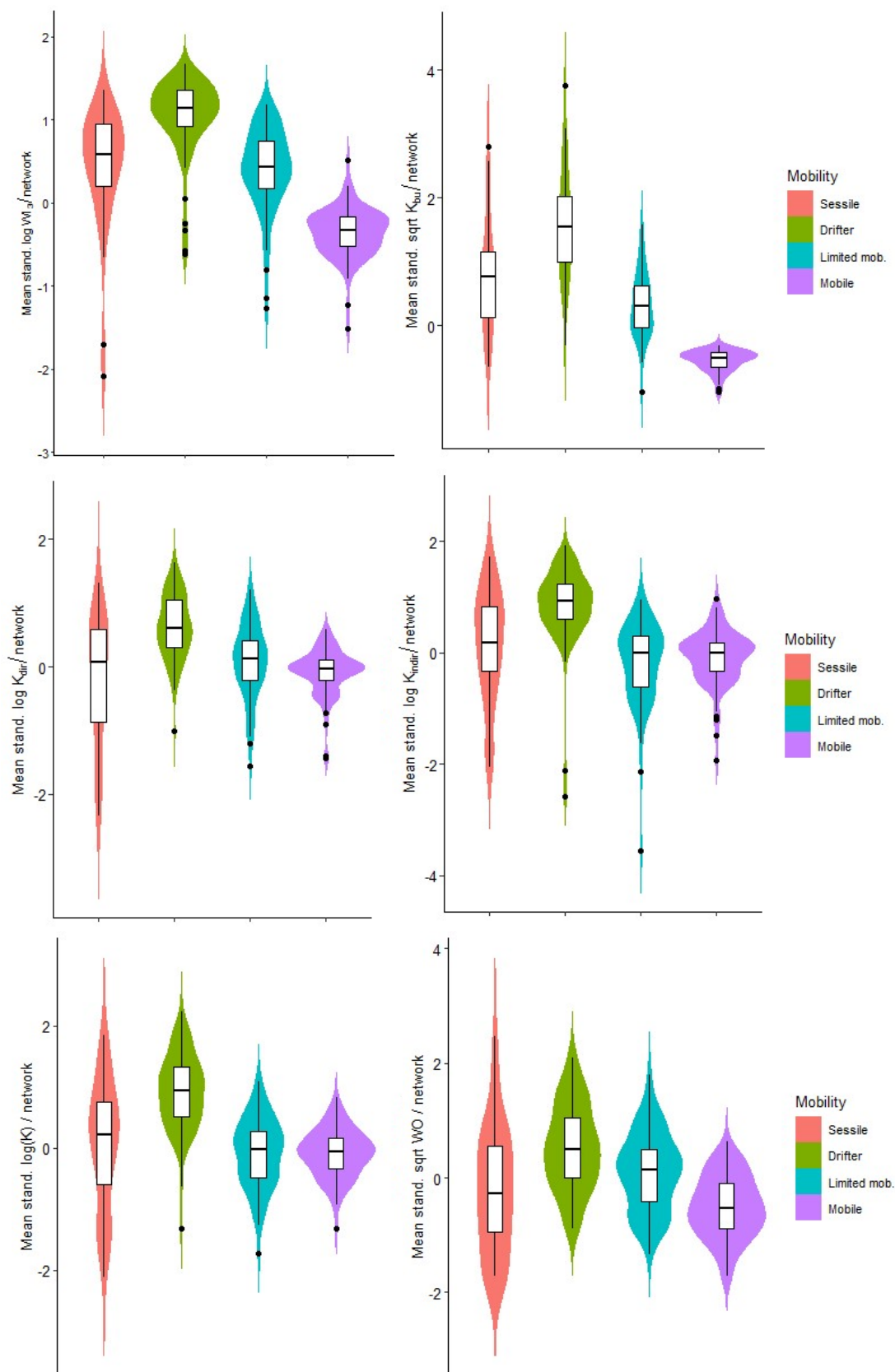
10.3.5. Az indexek és a jellegek kapcsolatát bemutató hegedűábrák

A 35-42. ábrák az indexek hálózatonkénti átlag-eloszlását mutatják a három biológiai jelleg szerint. Az ábrákhoz az indexeket a hálózatokon belül standardizáltuk, hogy az értékek ne függjenek a hálózattól. Egyes indexeket transzformáltunk (logaritmizáltuk vagy gyök-transzformáltuk), hogy eloszlásuk megfeleljen a modellek feltételeinek. Ezt minden esetben feltüntettük a tengelyfeliratokban (pl. stand log WI3). Az ábrák sorrendje követi az általunk kapott index-csoportosítást (lásd 25. ábra).

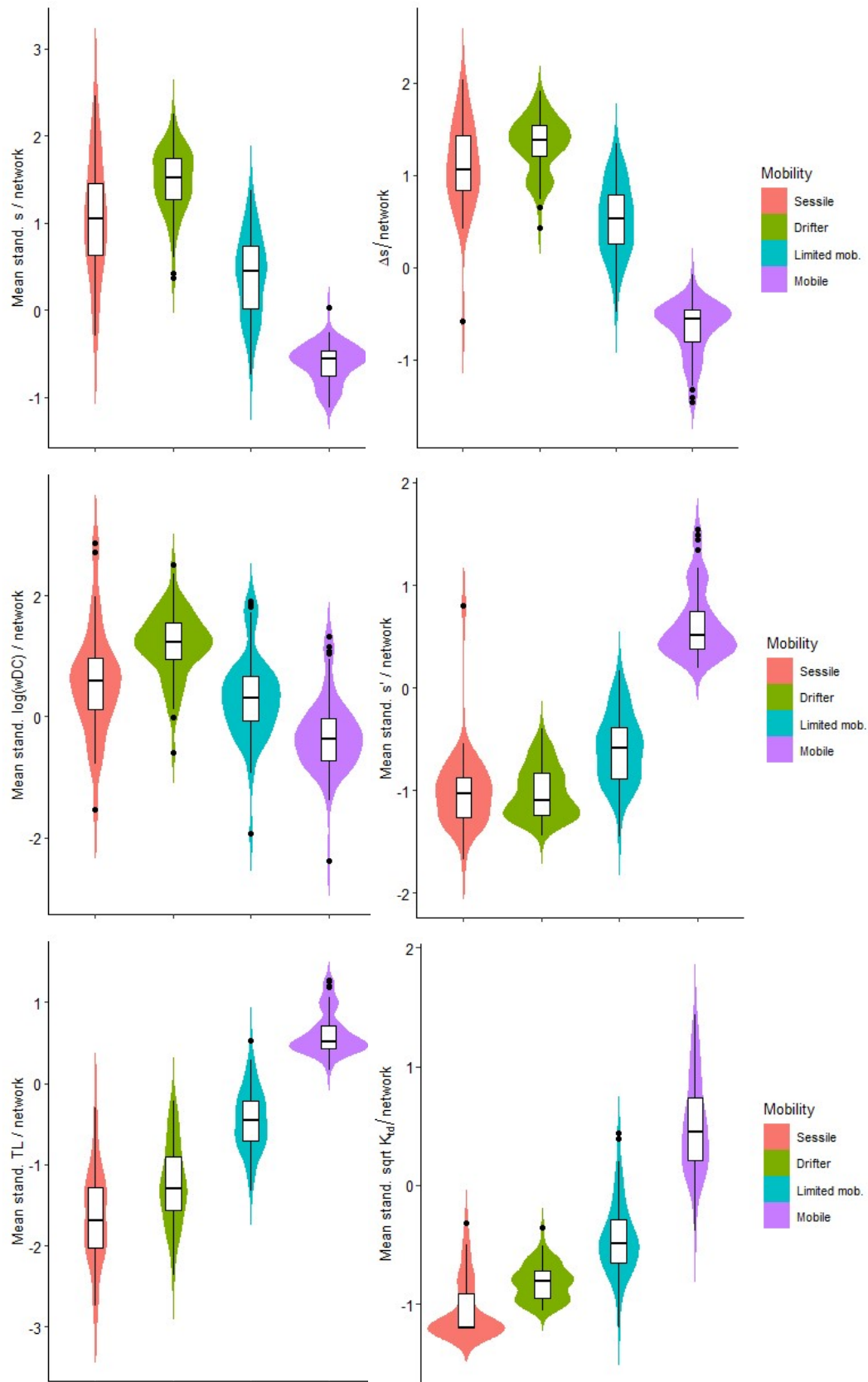
10.3.5.1. Mobilitás jelleg



35. ábra A topológiai indexek hálózatszintű átlaga a különböző mobilitással rendelkező élőlények esetén. A mobilitás balról jobbra növekszik a rögzült életmódú fajoktól a sodródó, majd lassan mozgó fajokon át egészen a gyors mozgású csoportokig.

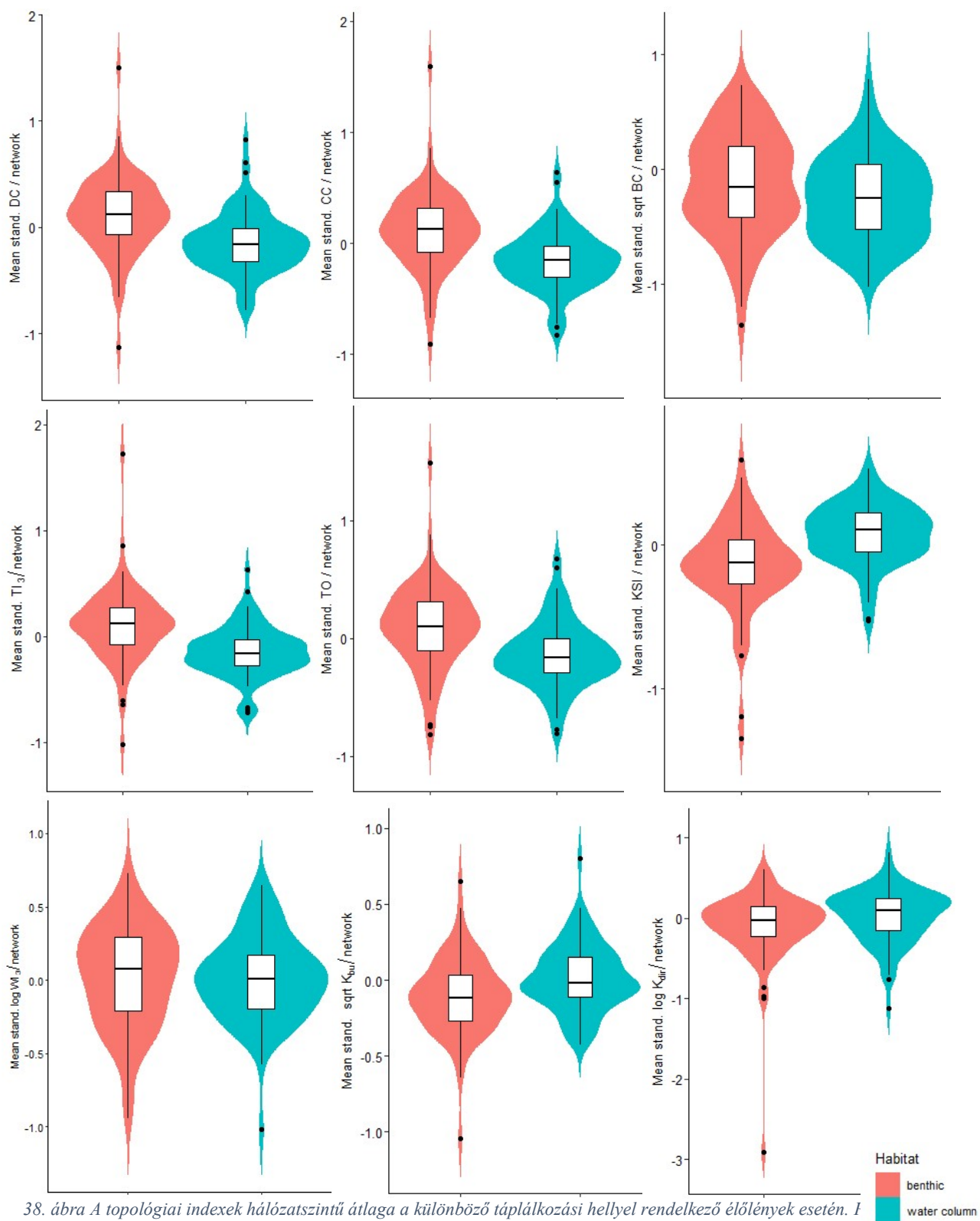


36. ábra A topológiai indexek hálózatszintű átlaga a különböző mobilitással rendelkező élőlények esetén. A mobilitás balról jobbra növekszik a rögzült életmódú fajoktól a sodródó, majd lassan mozgó fajokon át egészen a gyors mozgású csoportokig

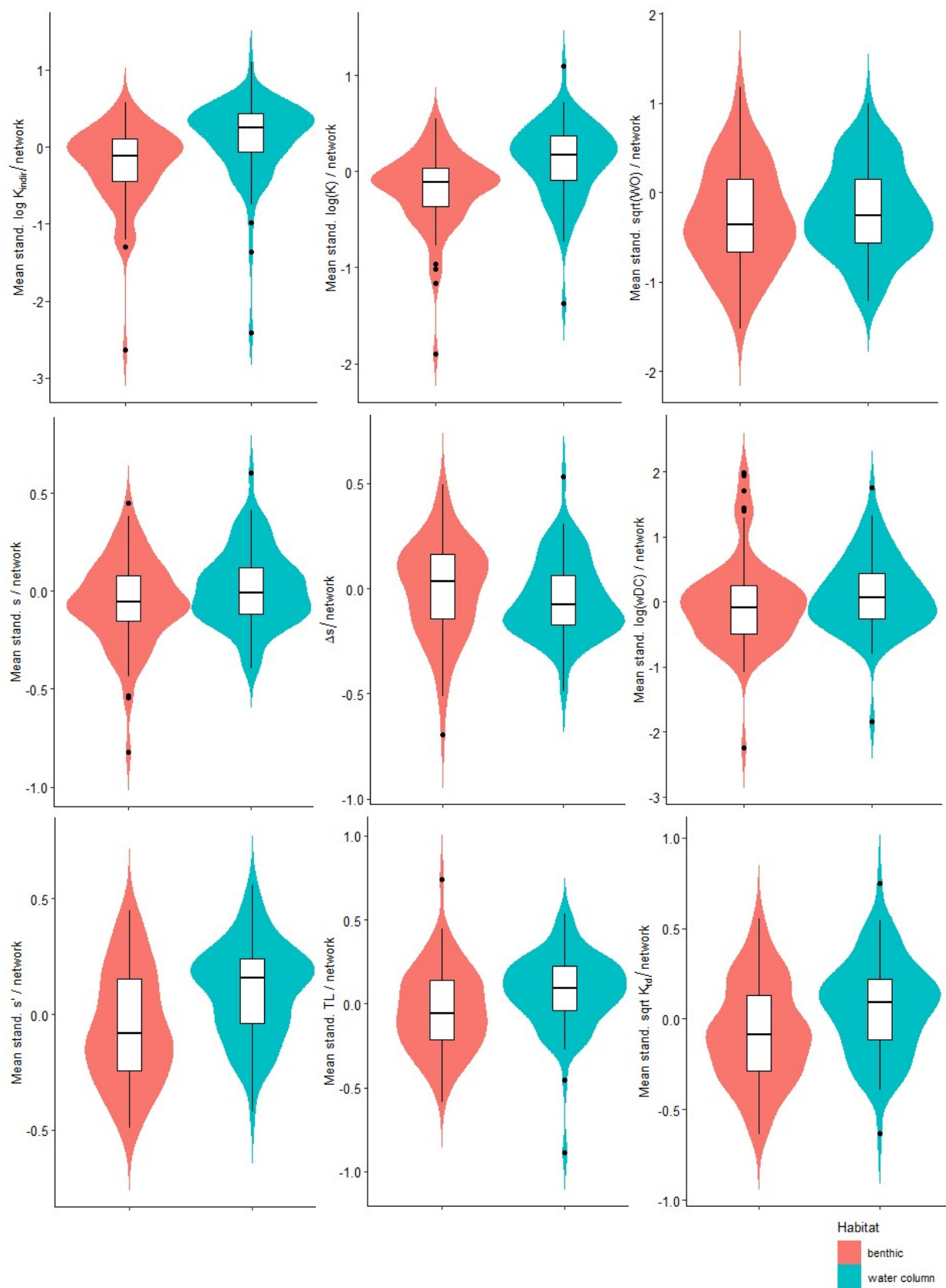


37. ábra A topológiai indexek hálózatszintű átlaga a különböző mobilitással rendelkező élőlények esetén. A mobilitás balról jobbra növekszik a rögzült életmódú fajoktól a sodródó, majd lassan mozgó fajokon át egészen a gyors mozgású csoportokig

10.3.5.2. Habitat jelleg

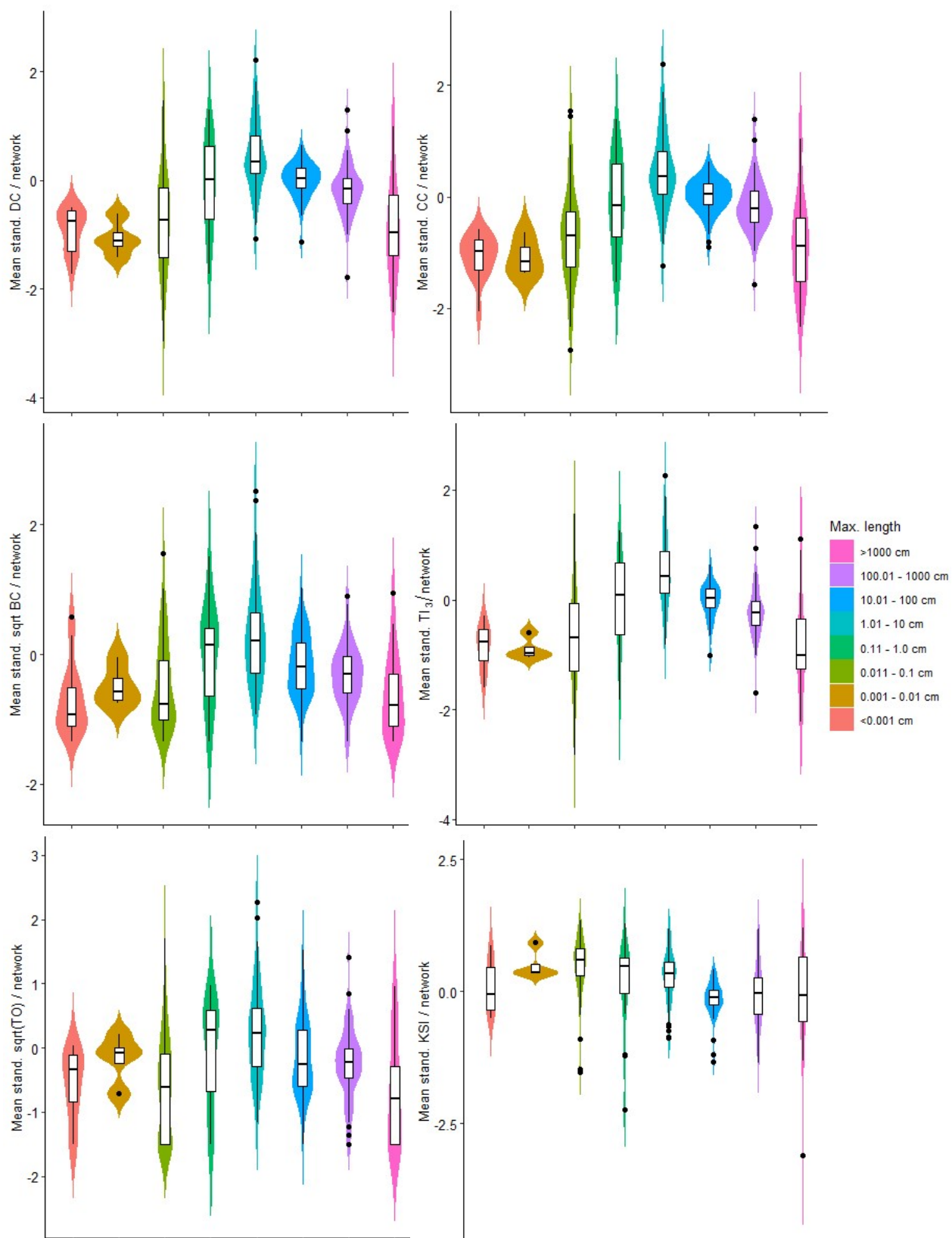


38. ábra A topológiai indexek hálózatszintű átlaga a különböző táplálkozási hellyel rendelkező élőlények esetén. I aljzaton élő csoportokat, késsel pedig a vízoszlopban élőket jelöltük.

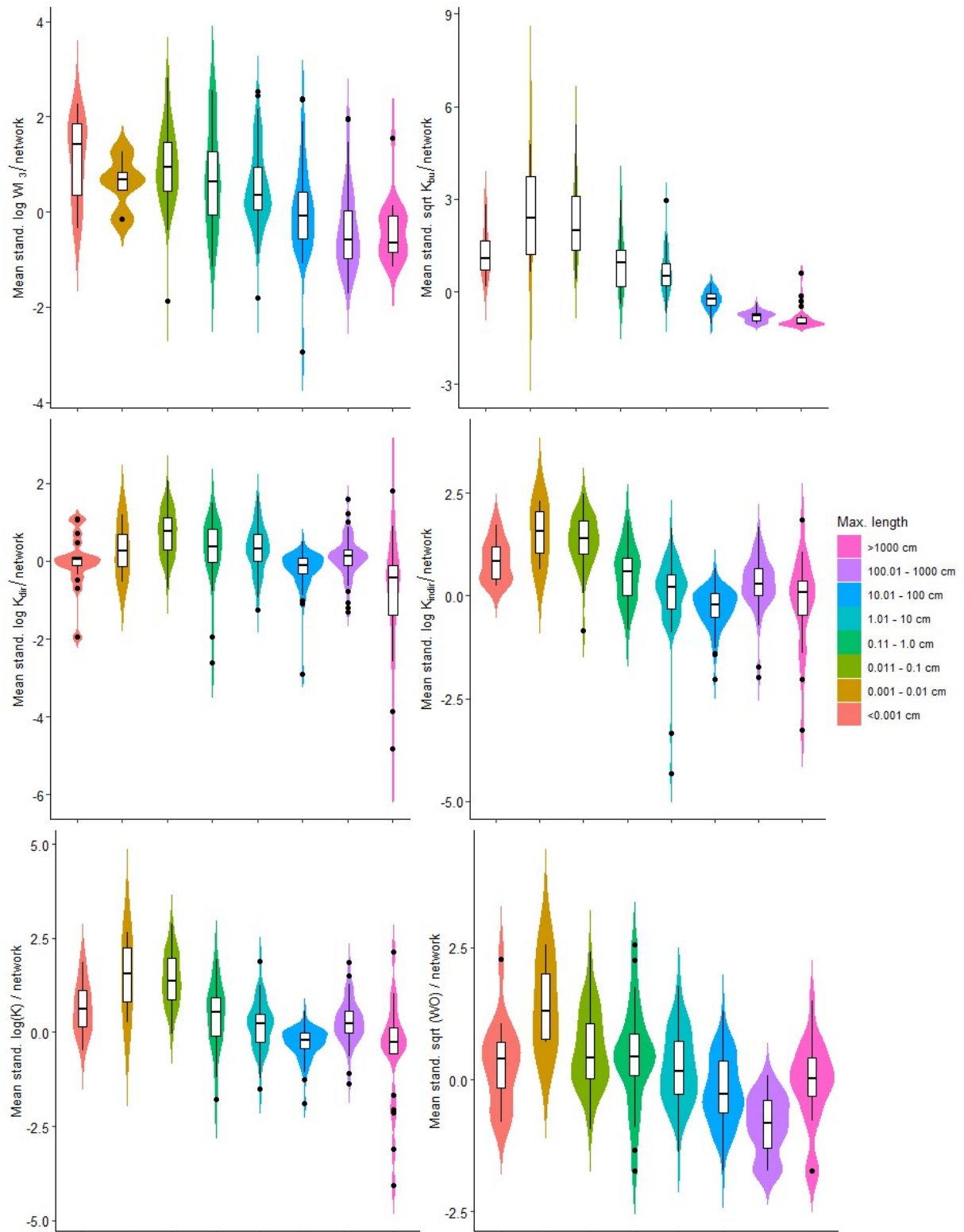


39. ábra A topológiai indexek hálózatszintű átlaga a különböző táplálkozási hellyel rendelkező élőlények esetén. Pirossal az aljzaton élő csoportokat, kékkel pedig a vízoszlopban élőket jelöltük.

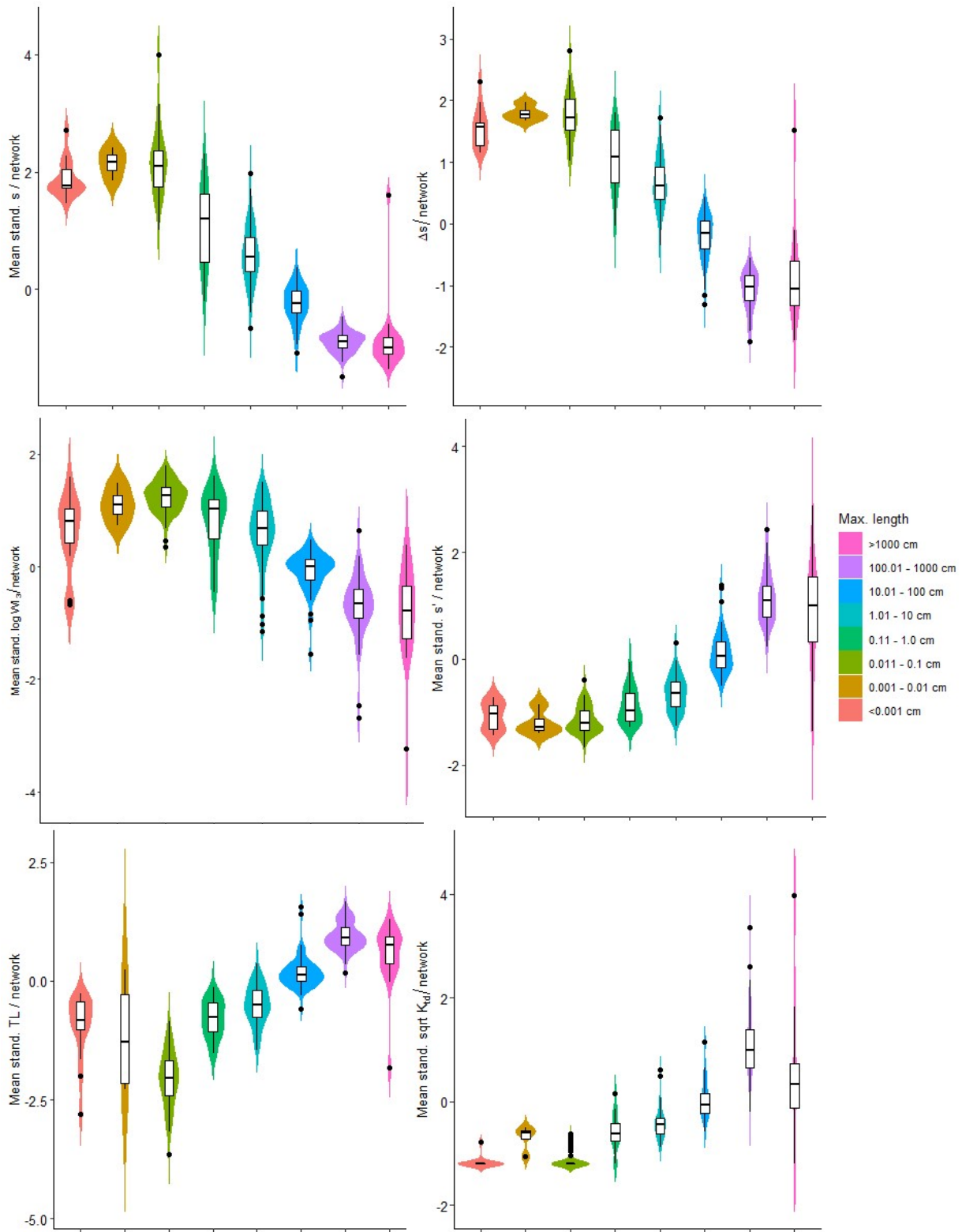
10.3.5.3. Maximum hossz (cm) kategória jelleg



40. ábra A topológiai indexek hálózatszintű átlaga a különböző méretű élőlények esetén.



41. ábra A topológiai indexek hálózatszintű átlaga a különböző méretű élőlények esetén.



42. ábra A topológiai indexek hálózatszintű átlaga a különböző méretű élőlények esetén.

11. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Szeretném megköszönni témavezetőmnek, Dr. Nagy János Györgynek, hogy a soha nem szűnő lelkesedése a növények iránt segített a pályán tartani és elhinni, hogy lehet ezt a szakmát örömmel művelni. Dr. Jordán Ferencnek köszönöm, hogy olyan sokat tanulhattam tőle és hogy segített sokkal jobb kutatóvá válnom. Dr. Vad Csabának köszönöm a támogatást és türelmet a dolgozat megírásának időszakára, illetve neki köszönhetem a dolgozat címét is. Emellett köszönettel tartozom a sok kollégának, volt hallgatónak is, akikkel együtt dolgozhattam és jelentősen hozzájárultak az itt bemutatott kutatásokhoz: Gilián Lilla, Sőth Ármin, Ércz Dóra, Tóth Kata Mária, Patonai Katalin és még sokan mások. Végül köszönöm a családomnak is a sok-sok segítséget és türelmet.