



Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem  
Biológiatudományi Doktori Iskola

A FLÓRAKONTINUITÁS-HIPOTÉZIS LEÍRÁSA  
ÉS A PESZÉRI-ERDŐ  
TÖRTÉNETI ÖKOLÓGIAI VIZSGÁLATA

DOI: 10.54598/007370

Doktori (PhD) értekezés

Molnár Ábel Péter

Gödöllő  
2025

A doktori iskola megnevezése:  
tudományága:  
vezetője:

MATE Biológiatudományi Doktori Iskola  
Biológia tudományok  
**Dr. Nagy Zoltán**  
egyetemi tanár, DSc  
Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem  
Növénytermesztési-tudományok Intézet  
Növényélettan és Növényökológia Tanszék

Témavezetők:

**Dr. Sárospataki Miklós**  
egyetemi docens, PhD  
Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem  
Vadgazdálkodási és Természetvédelmi Intézet  
Állattani és Ökológiai Tanszék

**Dr. Saláta Dénes**  
egyetemi docens, PhD  
Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem  
Vadgazdálkodási és Természetvédelmi Intézet  
Természetvédelmi és Tájgazdálkodási Tanszék

.....  
Iskolavezető jóváhagyása

.....  
Témavezető jóváhagyása

.....  
Témavezető jóváhagyása

# TARTALOMJEGYZÉK

1. Bevezetés.....	5
2. Flórakontinuitás-hipotézis: Helyben élhette túl a Kárpát-medence flórájának nagy része a legutóbbi glaciális maximumot .....	7
2.1. Bevezetés.....	7
2.1.1. Célkizűzések.....	8
2.2. Anyag és módszer .....	9
2.2.1. Terület .....	9
2.2.1.1. A Kárpát-medence környezeti viszonyai az LGM idején .....	9
2.2.1.2. A Kárpát-medence flórája és vegetációja az LGM idején .....	10
2.2.2. Vizsgálatok módszerei .....	11
2.2.2.1. A paleoökológiai és filogenetikai vizsgálatok összegzésének módszere.....	11
2.2.2.2. A hideg klímán előforduló fajgazdag élőhelyek irodalmazásának módszere .....	11
2.2.2.3. Hidegtűrség-vizsgálat módszere .....	11
2.3. Eredmények.....	17
2.3.1. A Flórakontinuitás-hipotézis létrehozásához felhasznált érvek.....	17
2.3.1.1. Paleoökológiai és filogenetikai érvek a helyi populációk LGM előtti eredete mellett .....	17
2.3.1.2. Fajgazdag élőhelyek hideg klímán.....	19
2.3.1.3. A jelenlegi őshonos flóra hidegtűrése .....	21
2.3.1.4. Érvek összefoglalása .....	22
2.4. Megvitatás és következtetések .....	23
2.4.1. A Flórakontinuitás-hipotézis biogeográfiai és ökológiai vonatkozásai .....	23
2.4.1.1. Tájak flórája .....	23
2.4.1.2. Élőhelyek fajkészlete.....	25
2.4.1.3. Fajok élőhelypreferenciája .....	25
2.4.1.4. Állatok.....	28
2.4.1.5. Szomszédos régiók.....	29
2.4.1.6. Jövőbeli kutatások inspirálása .....	29
2.4.2. A Flórakontinuitás-hipotézis természetvédelmi vonatkozásai.....	32
2.4.2.1. Fajok védelme élőhelyvédelmen keresztül .....	32
2.4.2.2. Fajvédelem lokális terjesztéssel .....	33
3. A Peszéri-erdő történeti ökológiai elemzése .....	35

3.1. Bevezetés.....	35
3.1.1. Problémafelvetés .....	35
3.1.2. Célkitűzések .....	36
3.2. Anyag és módszer .....	36
3.2.1. A terület leírása .....	36
3.2.1.1. Növényzet.....	38
3.2.2. A tájhasználat-történeti elemzés módszere .....	39
3.3. Eredmények és megvitatásuk .....	40
3.3.1. A Peszéri-erdő és táji környezete az Árpád-kortól a 18. századig .....	40
3.3.2. A Peszéri-erdő, mint a Ráckevei uradalom része.....	42
3.3.3. Erdőállományok .....	43
3.3.4. Erdőgazdálkodás .....	54
3.3.5. Erdőtelepítések és tájidegen fafajok.....	58
3.3.6. Gyeppek .....	61
3.3.7. Gyephasználat .....	66
3.3.8. Homokmozgások.....	70
3.3.9. Védetté nyilvánítások.....	71
3.3.10. Kiemelt jelentőséggel bíró fajok .....	72
3.4. Természetvédelmi vonatkozások .....	75
4. Következtetések és javaslatok .....	77
5. Új tudományos eredmények.....	79
5.1. Flórakontinuitás-hipotézis .....	79
5.2. Peszéri-erdő.....	79
6. Összefoglalás.....	81
7. Summary .....	84
8. Köszönetnyilvánítás .....	87
9. Irodalomjegyzék.....	88
10. Melléklet.....	109

### **Rövidítések jegyzéke**

LGM: legutóbbi glaciális maximum

ÉKH: éves középhőmérséklet

ÉÁCs: éves átlagos csapadékmennyiség

# 1. BEVEZETÉS

A Föld ökológiai rendszerei az utóbbi évszázadokban korábban nem látott átalakulásokon mennek keresztül (IPBES 2019), mely jelenség hazánkban is tetten érhető (Báldi & Batáry 2011; Biró et al. 2018). A modernkori élőhely-pusztulások és fajkihalások hátterében zömében közvetlenül (pl. területhasználat) vagy közvetetten (pl. inváziós fajok terjedése, klímaváltozás) az emberi tevékenység áll (pl. Pievani 2014).

Amellett, hogy az ember számára nélkülözhetetlen a természeti környezet, a modernkori természetvédelem alaptézise, hogy a biodiverzitásnak immanens értéke van (Standovár & Primack 2001), tehát megőrzése kiemelt feladatunk és felelősségünk.

Természeti értékeink megőrzése viszont számos kihívással terhelt (pl. Rands et al. 2010), bizonyos esetekben még egyes fajok megőrzése is kifejezetten nehéz (pl. Haraszthy 2014; Gameiro et al. 2020), a komplex rendszerek megőrzése pedig sok esetben még összetettebb feladat (pl. Molnár 2014b; Keith et al. 2015).

A gyakorlati természetvédelmi döntéshozatal során az élőhelyek és fajok védelmének nagyon gyakran prioritási sorrend felállítására van szükség (Vadász 2015), tehát el kell dönteni, hogy például egy élőhely esetében az adott állapotot (fajkészletet, kompozíciót) vagy a szukcessziós folyamatokat védjük meg, illetve fajok esetében, hogy melyik fajt fontosabb megvédeni adott lokalitásban, akár egy másik értékes faj kárára (pl. a rákosi viperát predáló szalakóta esete)?

A prioritások elővigyázatos megállapításához számos aspektusból gyűjtött adatokra van szükség. Például kiemelten fontosak a rövidtávú populáció-dinamikai (pl. Pigniczki et al. 2019; Bódis et al. 2019) és élőhely-dinamikai ismeretek (pl. Molnár et al. 2017; Demeter et al. 2021; Orbán et al. 2023), továbbá a fajok és élőhelyek kezelésre adott válaszai (pl. Vadász et al. 2016; Kun et al. 2021). Ugyancsak fontos eleme a természetvédelmi prioritizálásnak a rövid és hosszútávú múlt eseményeinek ismerete (Molnár & Biró 2010), mind generálisan, mind pedig specifikusan. Generálisnak tekinthető például a nagyobb klimatikus változások és az ezek hatására bekövetkezett jelentősebb vegetációs átalakulások ismerete (pl. Sümegi et al. 2012; Feurdean et al. 2014), vagy a hatás-mechanismusok története (pl. tüzek, herbivór-fauna, lásd pl. Pearce et al. 2023; Czyzewski et al. megjelenés alatt), specifikusnak pedig például egy konkrét faj (pl. Németh et al. 2024) vagy élőhely-mozaik múltjának ismerete (pl. Molnár & Biró 1996).

A történeti ökológiai kutatásoknak azért is van nagy jelentősége az ökológiai rendszerek megőrzésében, mert azáltal, hogy megismerjük a múltat, jobban fogjuk tudni értelmezni a jelenlegi állapotot, és ezek alapján biztosabban tudjuk becsülni a jövőbeli lehetséges változásokat (Rackham 1986; Molnár & Biró 2010; Barnosky et al. 2017). Ez a hosszú időtávban való gondolkodás segíthet a prioritási sorrendeket is elővigyázatosabban meghatározni, mert folyamatként látunk rá a kérdésre.

A természetvédelmi kezelések koncepcióinak történeti komponense egyszerre táplálkozik általános, regionális ismeretekből és specifikus, lokális ismeretekből – doktori értekezésem egy ilyen tanulmánypárból épül fel. Az első kutatásban arra keresem a választ, hogy a Kárpát-medence flórája milyen arányban élhette túl helyben a legutóbbi glaciális maximumot (LGM), a

másodikban pedig, hogy az Észak-Kiskunságban található, egyedi fajkészletéről híres Peszéri-erdő milyen változásokon ment keresztül az elmúlt két és fél évszázadban? Természetvédelmi szempontból a flóránk hosszú távú folytonosságának ismerete nagyban segítheti a lokális és a regionális természetvédelmi prioritások meghatározását, egy adott terület történetének alaposabb ismerete pedig segít folyamatában látnunk az élőhelymozaikot, így a jövőbeli kezelési irányok meghatározásánál szolgáltathat fontos információkat.

Az értekezésben a könnyebb érthetőség kedvéért nem bontottam meg a két vizsgálat ívét, tehát az általános bevezető után először a Flórakontinuitás-hipotézis, majd a Peszéri-erdő vizsgálata következik, és egy általános „következtetések és javaslatok” fejezet zárja a dolgozatot.

## 2. FLÓRAKONTINUITÁS-HIPOTÉZIS: HELYBEN ÉLHETTE TÚLA KÁRPÁT-MEDENCE FLÓRÁJÁNAK NAGY RÉSZE A LEGUTÓBBI GLACIÁLIS MAXIMUMOT

### 2.1. Bevezetés

Az elsődleges és fajokban gazdag ökoszisztémák védelme régóta a természetvédelem kulcsfontosságú céljai közé tartozik, ezért az ökoszisztémák hosszú távú folytonosságának ismerete különösen fontos a természetvédelmi koncepciók és stratégiák számára (Médail & Diadema 2009; Veldman et al. 2015; Nerlekar et al. 2022). Az ökológiai kutatások is gyakran hangsúlyozzák a hosszú távú (pl. évezredes időléptékű) folyamatok megértésének fontosságát (pl. Wardle et al. 2009), például a fajok hosszú távú együttélését adott ökoszisztémában (Veldman et al. 2015; Tsakalos et al. 2018) vagy a növények és állatok hosszú távú koevolúcióját (pl. Thomas & Schönrogge 2019). A közelmúltbeli genetikai és paleoökológiai tanulmányok szintén arra hívják fel a figyelmet, hogy nagyobb figyelmet érdemes fordítani az „idős” ökoszisztémákra (Hájková et al. 2011; Feurdean et al. 2018).

A negyedidőszaki paleoökológia gyorsan fejlődő módszerei egyre összetettebb történetek rekonstruálását teszik lehetővé, gyakran jelentős mértékben újraértékelve a meglévő modelleket, például a táji léptékű vegetációs mintázatokat (pl. Magyarai et al. 2010; Binney et al. 2017), a növényzeti változások időpontját és okait (Willis et al. 1997; Sümegi et al. 2022), vagy a nagytestű növényevők aktivitás-mintázatait (Kerley et al. 2012; Wooller et al. 2021; Wang et al. 2021). Azonban múltbeli teljes táji flórák bizonyítékokon alapuló rekonstrukciója módszertani és pénzügyi okok miatt továbbra is korlátozott (Pardoe et al. 2021).

A legutóbbi glaciális maximum<sup>1</sup> (LGM, 26,5–19 ezer évvel ezelőtt; Clark et al. 2009) idején Európa három fő részre tagolódott a jég és a permafroszt kiterjedése alapján: 1) Fennoskandia (Balti-ösföld) és környéke, amelyet jégtakaró fedett (Hughes et al. 2016); 2) a Mediterráneum, ahol a permafroszt – a magashegységeket leszámítva – nem volt jelen (Oliva et al. 2018); és 3) a kettő közötti sáv, ahol a permafroszt változó dominanciával fordult elő (Ruszkiczay-Rüdiger & Kern 2016; Lindgren et al. 2018; Stadelmaier et al. 2021), benne az Alpok többnyire eljegesedett tömbjével (Seguinot et al. 2018). Ennek a három régióknak a flóra- és vegetációtörténete jelentősen eltér: közel teljes posztglaciális rekolonizáció az északi részen (Hewitt 1999; Brochmann et al. 2003), jelentős pleisztocén–holocén folytonosság a déli régióban (Weiss & Ferrand 2007; Médail & Diadema 2009; González-Sampériz et al. 2020), a középső sávban pedig a posztglaciális rekolonizáció és az LGM alatti túlélés együttes megléte (Magri et al. 2006; Birks & Willis 2008; Varga 2009; Magyarai et al. 2010; Schmitt & Varga 2012; Chytrý et al. 2017a; Postolache et al. 2017; Kirschner et al. 2020). Egyelőre nincs arról megbízható információ, hogy ennek a középső

---

<sup>1</sup> Az időszakra több magyar terminus is használatban van: utolsó glaciális maximum (Gábris 2003), legutolsó glaciális maximum (Pongrácz 2024), legutóbbi glaciális maximum (Szarka et al. 2024, Szederjesi 2016). Azért használom a legutóbbi glaciális maximum kifejezést, mert a pleisztocén fluktuáció alapján feltételezhetőek további glaciális maximumok [Next Glacial Maximum (Ramstein et al. 2021); továbbá lásd Észak-atlanti-áramlat (AMOC) lehetséges leállása miatt beinduló glaciális ciklus (Jackson et al. 2023; van Westen et al. 2024).

sávnak az egyes régióiban, például a Kárpát-medencében<sup>2</sup> a növényfajok mekkora hányada élhette túl az LGM-et.

A Kárpát-medence LGM alatti flórájának és vegetációjának történetére vonatkozó elterjedt nézet azon a feltételezésen alapul, hogy a flóra jelentősen elszegényedett (pl. hidegtűrő, fajszegény mamutsztyepp-flóra; lásd pl. Járai-Komlódi 2003), és hogy a jelenlegi fajok nagy része az LGM után és a holocén (11,7 ezer évvel ezelőtől napjainkig; Cohen et al. 2013) alatt déli és keleti refúgiumokból kolonizálta újra a régiót (pl. Boros 1958; Járai-Komlódi 2003; Borhidi 2004; Kun 2018). Ennek az elképzelésnek az összefoglaló megnevezéseként használom a Posztglaciális rekolonizációs hipotézis kifejezést a vizsgálatban. Ez az elképzelés soha nem kapott megfelelő alátámasztást, ugyanis az LGM-kori flóra rekonstrukciója még napjainkban sem áll rendelkezésre. Ennek ellenére széles körben elterjed nézetté vált (pl. Járai-Komlódi 1995). A legújabb kutatások új módszereket és technológiákat alkalmazva egyes fajcsoportok – pl. sztyeppi növény- és rovarfajok – esetében megkérdőjelezték ezt a nézetet (lásd Schmitt & Varga 2012; Kajtoch et al. 2016; Kirschner et al. 2020; Willner et al. 2021).

### 2.1.1. Célkizűzések

Munkám során egy új hipotézist fogalmaztam meg a Kárpát-medence jelenlegi őshonos flórájának LGM-kori túléléséről, és felsorakoztattam azon érveket, melyek a legfrissebb paleoökológiai és filogenetikai eredmények, illetve a recens botanikai ismeretek alapján indokolják a hipotézis létjogosultságát. Míg a korábbi elképzelés (Posztglaciális rekolonizációs hipotézis) szerint a Kárpát-medencében jelenleg megtalálható őshonos növényfajok zöme – még ha elő is fordultak a régióban az LGM előtt – nem helyben élték túl az LGM-et, hanem délre húzódva, és az LGM után települtek vissza a régióba, az új hipotézis (Flórakontinuitás-hipotézis) ennek ellenkezőjét állítja: a legtöbb őshonos növényfaj az LGM alatt is jelen volt a régióban, és csak korlátozott számú őshonos faj – a korábban feltételezettnél lényegesen kevesebb – LGM utáni vissza- vagy betelepülő.

Ennek az új hipotézisnek az elméleti lehetőségét az alábbi három kérdéssel vizsgálom:

- 1) Milyen trendeket mutatnak a legfrissebb paleoökológiai és filogenetikai vizsgálatok eredményei az őshonos növényfajok LGM-kori Kárpát-medencei túlélése kapcsán?
- 2) A Kárpát-medence LGM-kori klímájának megfelelő recens tájak élőhelyei alapján feltételezhető-e, hogy a Kárpát-medencében fajgazdagság jellemezte a LGM-kori élőhelyeket?
- 3) Magyarország jelenlegi őshonos flórájának mekkora része fordul elő olyan – vagy hidegebb – éves középhőmérsékletű területen, mint amilyen az LGM-idején volt Magyarország területén?

---

<sup>2</sup> Kárpát-medence: más néven Pannon-medence vagy Kárpát–Pannon régió; Csorba et al., 2018 lehatárolása szerint.

## 2.2. Anyag és módszer

### 2.2.1. Terület

#### 2.2.1.1. A Kárpát-medence környezeti viszonyai az LGM idején

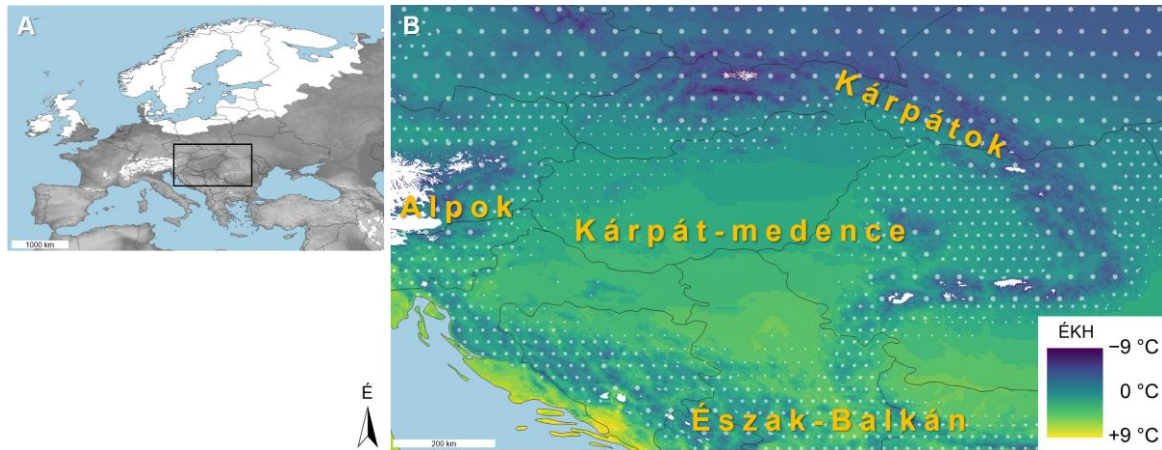
Az LGM idején a Kárpát-medence éghajlata hideg kontinentális volt (Obreht et al. 2019; Sümegi et al. 2022). Az éves középhőmérséklet (ÉKH) a síkságokon +1 és +5 °C között, a dombsági és közephegységi területeken –3 és +1 °C között, míg a Kárpátokban –10 és –3 °C között mozgott (CCSM4.0<sup>3</sup>). Ennek a három tájtypusnak a jelenlegi éves középhőmérsékletei: +9 és +12 °C, +5 és +9 °C, illetve –2 és +5 °C (CCSM4.0). Az LGM előtt csak a Riss-glaciális idején (400–150 ezer évvel ezelőtt; Lauer et al. 2018) voltak az LGM-mel azonos (vagy kissé hidegebb) periódusok, de a Kárpát-medencét ekkor sem borította jégtakaró (Ehlers et al. 2011; Batchelor et al. 2019). A legutóbbi interglaciális (Riss–Würm: 130–115 ezer évvel ezelőtt; Dahl-Jensen et al. 2013) után kezdődő Würm-glaciális (115–11,7 ezer évvel ezelőtt; Andrews 2009) leghidegebb időszaka az LGM volt (Andrews 2009).

Az LGM idején és napjainkban egyaránt jelentős makroklimatikus humiditási grádiens figyelhető meg a Kárpát-medencében a síksági és a magashegységi részek között (LGM: 540–1000 mm, jelenleg: 500–1300 mm; CCSM4.0). Az adatok nem egységesek: egyes tanulmányok aridabb klímát (Fuhrmann et al. 2019; Obreht et al. 2019), míg mások humidabbat jeleznek (Ludwig et al. 2021) az LGM idejére a Kárpát-medencében. A CCSM4.0 modell csapadékadatai összességében humid klímát indikálnak, még a síksági részekre is (a modell bizonytalanságairól lásd később). Feltételezhető, hogy az éghajlat nem volt egységes az LGM alatt, nedvesebb és szárazabb időszakok egyaránt előfordulhattak (lásd Sümegi et al. 2022). A makroklimatikus humiditás és a táji flóra közötti kapcsolatot számos abiotikus és biotikus tényező befolyásolhatja. Például a helyi talajnedvességi viszonyokat a domborzat (pl. délre néző száraz lejtők, nedves völgyek, medencealji vizes élőhelyek) és a vegetáció (pl. lombkorona által biztosított árnyékolás) jelentősen befolyásolja, a növényzet nyíltságára pedig a természetes tüzek (Erdős et al. 2022), rendszertelen erős fagyok (Nagy & Grabherr 2009) és a nagytestű legelő állatok is hatással lehetnek (Pearce et al. 2023; Czyzewski et al. megjelenés alatt), összességében potenciálisan nyíltabbá alakítva az erdősödésre hajlamos tájakat. Ezeknek köszönhetően a legtöbb táj valószínűleg nagyfokú talajnedvességi, termőhelyi és vegetációszerkezeti heterogenitással bírt, lehetővé téve különböző igényű fajok jelenlétét – makroklimatikus csapadékmennyiségtől függetlenül.

Az LGM idején a permafroszt a magashegységekben folytonos térbeli lefedettséggel volt jelen, a közephegységekben és a dombságokban ún. nem folytonos formában fordult elő, míg a síkságokon nagyrészt nem volt jelen (Ruszkiczay-Rüdiger & Kern 2016; Velasquez et al. 2021; Stadelmaier et al. 2021; 2.1. ábra). A régióban összefüggő jégtakaró és gleccserek csak a Kárpátok legmagasabb részein voltak, főként a Tátrában (Zasadni & Kłapyta 2014) és a Déli-Kárpátokban (Ehlers et al. 2011).

---

<sup>3</sup> A vizsgálatban szereplő éghajlati adatok – a kivételes eseteket leszámítva – a Community Climate System model, CCSM4.0 (http1) adatbázisából származnak.



2.1. ábra. Európa (A) és a Kárpát-medence (B) a legutóbbi glaciális maximum idején (LGM, 26,5–19 ezer évvel ezelőtt). Az éves középhőmérséklet (ÉKH) az Alföld déli részén +5 °C, a magashegységekben –10 °C között változott (adatok a CCSM4.0 modellből). A jégtakarók, gleccserek eloszlása (fehér területek) Ehlers et al. (2011) alapján. B ábrán a pontok a permafroszt eloszlását mutatják (nagy pontok = folytonos permafroszt; közepes méretű pontok = ún. nem folytonos permafroszt; kis pontok = sporadikus permafroszt). A pontok nélküli területeken extrém ritka lehetett a permafroszt. A permafroszt előfordulási térképe a Velasquez et al. (2021) és a Stadelmaier et al. (2021) munkákban közölt térképek alapján készült.

Annak ellenére, hogy a paleoklíma-modellezés jelentős fejlődésen ment keresztül az elmúlt időszakban, a CCSM4.0 modell még mindig számottevő bizonytalanságokat tartalmaz az LGM-re vonatkozóan a régiókban. Ezek a bizonytalanságok inkább a csapadékra vonatkoznak, kevésbé a hőmérsékletre (lásd pl. Ludwig et al. 2016). A permafroszt előfordulása az LGM alatt arra utal, hogy az éghajlat valószínűleg nem lehetett jelentősen hidegebb, mint amit a modellek jeleznek (jelenleg a folytonos permafroszt –8 °C ÉKH alatt, a nem folytonos permafroszt pedig –4 °C ÉKH alatt fordul elő; Levavasseur et al. 2011). Az LGM-re vonatkozóan a CCSM4.0 modell által előrejelzett éves átlagos csapadékmennyiség viszont túl magasnak tűnik, ugyanis a paleoökológiai (főként malakológiai) kutatások alapján szárazabb klíma lehetett jellemző (Ludwig et al. 2021; Sümegi et al. 2022), melyre a gyepi (sztyeppi) fajok arányából következtetnek. A tájak nyíltsága ilyen hőmérséklet–csapadék viszonyok mellett a nagytestű növényevő (herbivór) fajok aktivitásával akár magyarázható is lehetne (a herbivór-hatás nyíltabb tájat eredményez, vö. Czyzewski et al. megjelenés alatt), viszont ilyen klímán komolyabb láposodás és összefüggő zárt tajgaerdők jellemzőek napjainkban (Olson et al. 2004), melyre utaló adatok viszont nincsenek a térségben [vö. a Kárpát-medencei mintákban az LGM-ben ritkák a *Sphagnum*-ok (Jakab & Sümegi 2011) és az *Alnus*-ok (Douda et al. 2014), illetve a lösz-profilok is száraz környezetet mutatnak (pl. Böskén et al. 2019)].

### 2.2.1.2. A Kárpát-medence flórája és vegetációja az LGM idején

A Kárpát-medence jelenlegi flórája és vegetációja meglehetősen változatos (Ciocârlan 2000; Doniță et al. 2005; Jarolínek & Šibík 2008; Bölöni et al. 2011; Chytrý et al. 2017a; Molnár et al. 2018). A Kárpátok flórájának összetétele és vegetációs karaktere nagyban hasonlít más közép-európai magashegységekéhez, annyi különbséggel, hogy az eljegesedés minimálisan érintette (Ehlers et al. 2011), illetve jelentős a balkáni flórahatás (Ciocârlan 2000). A Kárpát-medence

középső része (Pannon biogeográfiai régió) egy különálló biogeográfiai egység Európában (Sundseth 2010), mely kontinentális, pontusi, (szub-)mediterrán és európai flóraelemekben egyaránt gazdag (Rédei & Horváth 1995; Ciocârlan 2000; Chytrý et al. 2022).

Az LGM idején a Kárpát-medence növényzetének alapmátrixát fátlan élőhelyek jellemezheték, melyek löszös, sziklás, homoki és szikes termőhelyi adottságok mellett alakultak ki. A fátlan élőhelyek zöme száraz, sztyeppes–rétsztyeppes karakterű lehetett, tundrális vegetáció legfeljebb a magasabb hegységekben fordulhatott elő (Magyari et al. 2014a; Feurdean et al. 2015; Janská et al. 2017; Sümegi et al. 2022). Erdőkomponens a síksági tájakban a folyók mentén és a homokos területeken lehetett (Sümegi et al. 2011a, 2011b; Sümegi et al. 2015), míg a hegységekben többé-kevésbé összefüggő zónákat alkotott (Kuneš et al. 2008; Feurdean et al. 2014; Magyari et al. 2014a; Janská et al. 2017). Erdők előfordulására a térségben malakológiai adatok is utalnak (pl. Juříčková et al. 2014).

## 2.2.2. Vizsgálatok módszerei

A Flórakontinuitás-hipotézis létrehozásának indoklásaként három érvet sorakoztattam fel, melyeknek nem célja a hipotézis bizonyítása, csupán azt a célt szolgálják, hogy a régi hipotézis mellé milyen alapon állítottam fel új hipotézist. Az első érv a paleoökológiai és filogenetikai eredményeket összegzi, a második az LGM-kori klíma élőhelyeinek potenciális fajgazdagságáról szól, a harmadik pedig egy elemzés, mely egy teszterület (Magyarország) őshonos edényes növényfajainak hidegtűrését vizsgálja, olyan – vagy alacsonyabb – éves középhőmérsékletű területek recens fajelőfordulásai alapján, mint amilyen az LGM idején volt a teszterületen.

### 2.2.2.1. A paleoökológiai és filogenetikai vizsgálatok összegzésének módszere

Az irodalmi áttekintést a témában releváns publikációk szintetizálásával végeztem. A cikkeket egy adatbázisban rögzítettem, melybe szisztematikus keresések útján (pl. keresőszavas keresések a Molnár et al. 2023 publikáció és jelen doktori értekezés írása közben), *ad hoc* módon és hólabda-módszerrel (hivatkozás útján megtalált publikáció) talált cikkek kerültek bele.

### 2.2.2.2. A hideg klímán előforduló fajgazdag élőhelyek irodalmazásának módszere

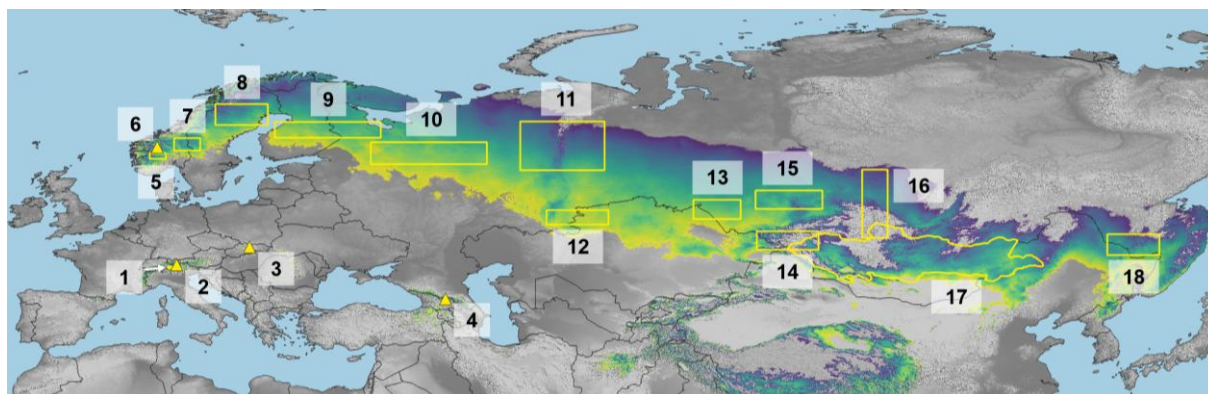
Az LGM-kori Kárpát-medencéhez hasonló éves középhőmérsékletű klímán meglévő fajgazdagság élménye Urál-menti és mongóliai saját tereptapasztalatokból származik. Fajlistákat ugyan készítettem, de szisztematikus fitocönológiai mintavételezéseket nem, ezért publikációkban szereplő fajszaám-adatokat kerestem ezekből a régiókból, ahogy a Kárpát-medencei fajszaamadatokat is hasonlóképpen irodalomból hivatkoztam be.

### 2.2.2.3. Hidegtűrőség-vizsgálat módszere

A hidegtűrőség-vizsgálat során azt elemeztem, hogy a jelenlegi magyarországi őshonos edényes növényfajok közül mennyi fordul elő ma olyan hideg vagy hidegebb klímájú régiókban, mint amilyen Magyarország területén volt az LGM idején.

A fajok hidegtűrőképességét a jelenlegi elterjedésük alapján vizsgáltam, tehát olyan eurázsiai régiókból gyűjtöttem faj szintű adatokat, ahol az éves középhőmérséklet  $+3,5\text{ }^{\circ}\text{C}$  alatti (2.2. ábra). A jelenlegi és a múltbeli éves középhőmérsékleti (ÉKH) értékekhez egyaránt a CCSM4.0 modellt használtam.

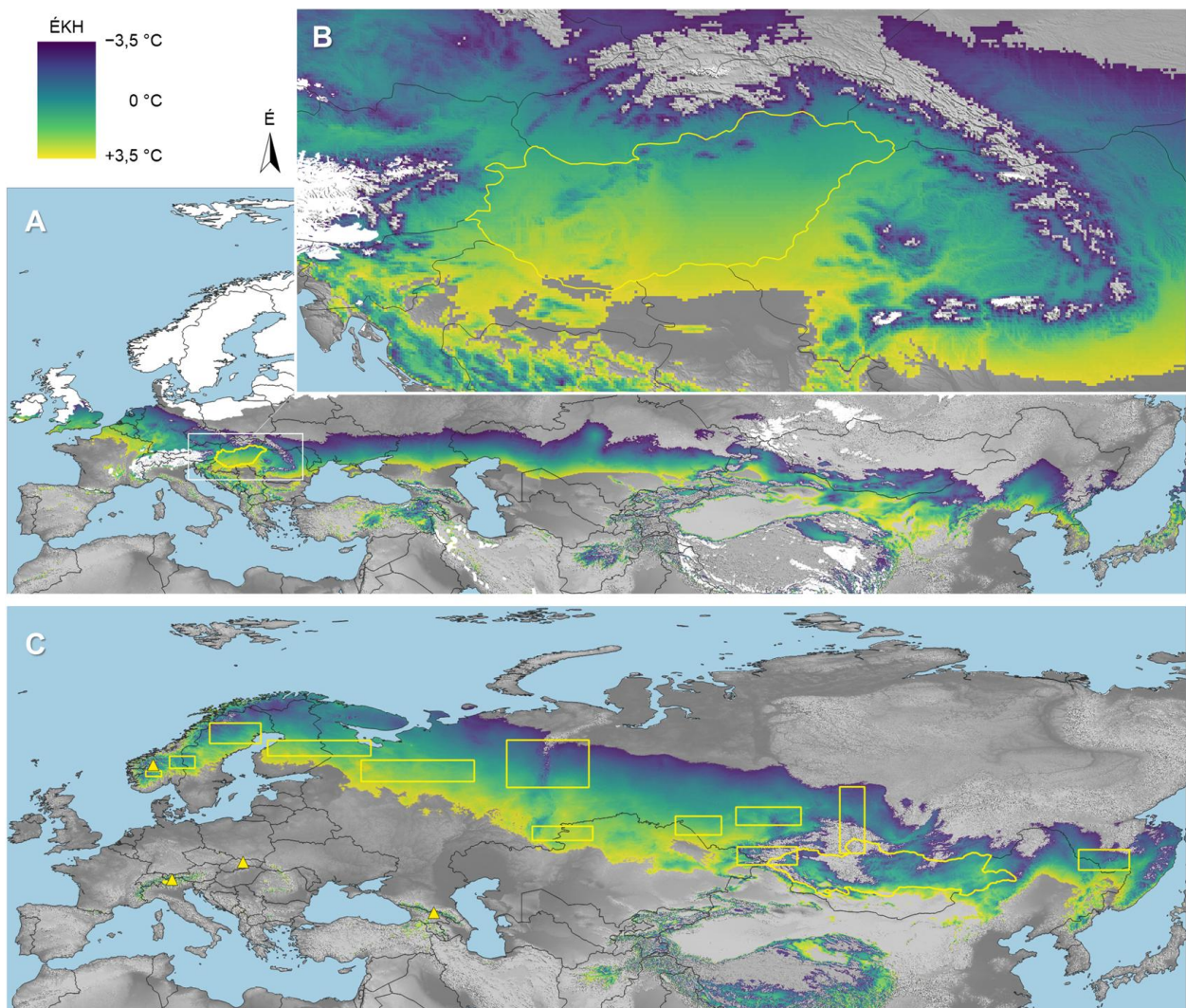
Magyarországot választottam teszterületnek, mert elég nagy és reprezentatív a Kárpát-medence átlagos tájaira vonatkozóan (értsd nem túl magashegységi, nem túl déli). A teszterület őshonos edényes flóráját (Tracheophyta) elemeztem (Horváth et al. 1995; Király et al. 2009), kizárva a hibrid, archeofiton és neofiton fajokat (Csiky et al. 2023), de megtartva a közelmúltban kipusztult őshonos fajokat (Horváth et al. 1995). A fajadatokat a Global Biodiversity Information Facility (GBIF) adatbázisból (http2) kérdeztem le, Európa és Észak-Eurázsia 18 lokalitásából (lásd 2.2. ábra, 2.1. táblázat, 2.3. ábra). A referenciaterületek kijelölésénél az alábbi szempontokat vettem figyelembe: 1) semmiképpen ne legyen a kijelölt területen belül  $+3,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ -nál magasabb éves középhőmérsékletű tájrész; 2) minél nagyobb terület le legyen fedve Eurázsia  $+3,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ -nál hidegebb tájaiból; 3) lehetőleg ne legyenek benne nagyobb városok és botanikus kertek (lásd http3) (ugyanis ezek esetében jelentősebb a telepítés-eredetű fajadatok lehetősége, melyet nem lehet tökéletesen kizárni az adatlekérdezésből). A hegységi referenciaterületek (2, 3, 4, 6; 2.2. ábrán háromszögekkel jelölve) esetében egy adott tengerszint feletti magasság (tszfm) feletti adatokat vizsgáltam. Minden hegységben a CCSM4.0 modell alapján határoztam meg a  $+3,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ -os izotermát, és kizárólag az ezen érték feletti magasságról származó adatokat kérdeztem le a GBIF adatbázisból. A mongóliai referenciaterülethez (17) nem a teljes mongóliai flórát, hanem csak a  $+3,5\text{ }^{\circ}\text{C}$  éves középhőmérsékletnél hidegebb régiók flóráját használtam fel (Gubanov 1996; Urgamal et al. 2014). A fajneveket a GBIF adatbázisa szerint használtam (Page 2016). A referenciaterületekről gyűjtött flóralistákat és a teszterület őshonos fajlistáját Excel munkakörnyezetben elemeztem.



2.2. ábra. A jelenlegi magyarországi őshonos fajok hidegtűrésének elemzéséhez használt referenciaterületek térképe.

2.1. táblázat. A referenciaterületek részletei.

Sorszám	Régiók	Forrás (letöltési link, irodalom)
1	Engadin és a környező hegyek az Alpokban (Svájc, Olaszország)	<a href="https://doi.org/10.15468/dl.8ktr3e">https://doi.org/10.15468/dl.8ktr3e</a> (GBIF)
2	Az Alpok 1700 m feletti része (Ausztria, Svájc)	<a href="https://doi.org/10.15468/dl.xqssaq">https://doi.org/10.15468/dl.xqssaq</a> (GBIF)
3	A Nyugati-Kárpátok (Szlovákia, Lengyelország) és a Szudéták (Lengyelország, Csehország) 1200 m feletti része	<a href="https://doi.org/10.15468/dl.97463f">https://doi.org/10.15468/dl.97463f</a> (GBIF)
4	A Nagy-Kaukázus 2200 m feletti része (Oroszország, Grúzia, Azerbajdzsán)	<a href="https://doi.org/10.15468/dl.t4fw3k">https://doi.org/10.15468/dl.t4fw3k</a> (GBIF)
5	Fennoskandia (Norvégia)	<a href="https://doi.org/10.15468/dl.vedvbc">https://doi.org/10.15468/dl.vedvbc</a> (GBIF)
6	Fennoskandia 700 m feletti része (Norvégia, Svédország)	<a href="https://doi.org/10.15468/dl.7j4faa">https://doi.org/10.15468/dl.7j4faa</a> (GBIF)
7	Fennoskandia (Norvégia, Svédország)	<a href="https://doi.org/10.15468/dl.rhznbd">https://doi.org/10.15468/dl.rhznbd</a> (GBIF)
8	Fennoskandia (Norvégia, Svédország)	<a href="https://doi.org/10.15468/dl.w5pd7h">https://doi.org/10.15468/dl.w5pd7h</a> (GBIF)
9	Fennoskandia (Finnország, Oroszország)	<a href="https://doi.org/10.15468/dl.2sqawb">https://doi.org/10.15468/dl.2sqawb</a> (GBIF)
10	Északnyugat-Oroszország	<a href="https://doi.org/10.15468/dl.nexnn6">https://doi.org/10.15468/dl.nexnn6</a> (GBIF)
11	Urál hegység középső része (Oroszország)	<a href="https://doi.org/10.15468/dl.dynvqz">https://doi.org/10.15468/dl.dynvqz</a> (GBIF)
12	Urál hegység déli része (Oroszország)	<a href="https://doi.org/10.15468/dl.72y4bm">https://doi.org/10.15468/dl.72y4bm</a> (GBIF)
13	Dél-nyugat Szibéria (Oroszország, Kazahsztán)	<a href="https://doi.org/10.15468/dl.f3ku4v">https://doi.org/10.15468/dl.f3ku4v</a> (GBIF)
14	Altáj (Oroszország, Kazahsztán, Mongólia, Kína)	<a href="https://doi.org/10.15468/dl.gh3pc5">https://doi.org/10.15468/dl.gh3pc5</a> (GBIF)
15	Dél-Szibéria (Oroszország)	<a href="https://doi.org/10.15468/dl.q8u9x7">https://doi.org/10.15468/dl.q8u9x7</a> (GBIF)
16	Dél-Szibéria (Oroszország, Mongólia)	<a href="https://doi.org/10.15468/dl.uv8kkm">https://doi.org/10.15468/dl.uv8kkm</a> (GBIF)
17	Mongólia	Gubanov (1996); Urganal <i>et al.</i> (2014)
18	Mandzsúria (Oroszország, Kína)	<a href="https://doi.org/10.15468/dl.g5gvvg">https://doi.org/10.15468/dl.g5gvvg</a> (GBIF)



2.3. ábra. Az azonos éves középhőmérsékletű (ÉKH) zónák Euráziában: (A) Eurázsia azon területei, ahol az LGM során az ÉKH hasonló volt a teszterületéhez (Magyarország, sárga körvonalú terület; ÉKH +3,5 és -3,5 °C között, CCSM4.0 alapján). (B) Az A ábra fehérrel keretezett részének kinagyított képe, amelyen a teszterület ÉKH-e látható az LGM során. (C) Azok a területek, ahol a jelenlegi ÉKH megegyezik a teszterület LGM-kori ÉKH-ével; rajta a referenciaterületek láthatók (normál táji referenciaterületek: sárga téglalap, 13 darab [egy kevésbé látható kis méretű az Alpokban]; hegységi referenciaterületek: sárga háromszög, 4 darab; mongóliai referenciaterület: érintett régiók körvonala sárgával).

#### 2.2.2.1.1. Az éves középhőmérséklet (ÉKH) használatának indoklása

Mivel az LGM volt a késő-pleisztocén (129–11,7 ezer évvel ezelőtt; Cohen et al. 2013) leghidegebb időszaka, ezért a vizsgálat számára az a legfontosabb információ, hogy az ilyen hideg klímát potenciálisan a flóra mekkora része képes túlélni? Ezért a klímamutatók közül a makroklíma hidegségét legkarakteresebben leíró (és egyben legkevesebb bizonytalanságot tartalmazó) éves középhőmérsékletet vettem az elemzés alapjául.

A csapadékmennyiség elemzésbe való bevonásának ökológiai korlátai:

1) A Kárpát-medence makroklímájának humiditásával kapcsolatban a CCSM4.0 klímamodell és a környezettörténeti vizsgálatok eredményei ellentmondásban vannak (lásd fentebb), ezért ennek a paraméternek a használata jelentős pontatlanságot, torzítást eredményezhetett volna.

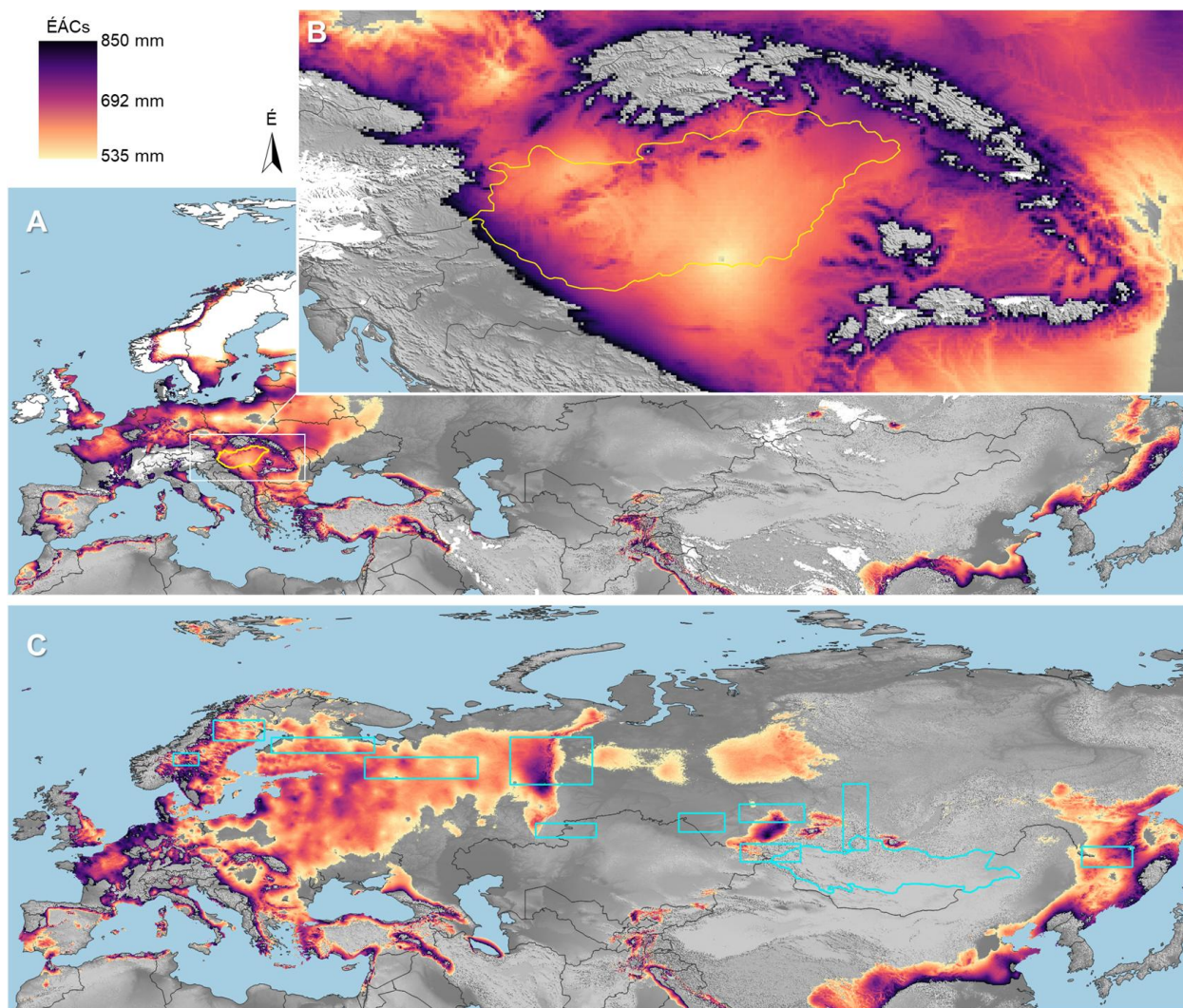
2) A vizsgálati terület (Magyarország) topográfiailag tagolt, erős hidrológiai grádiensek jellemzik, és ez így lehetett az LGM idején is. A dombsági és középhegységi területeken 10–100 méteres, míg az alföldeken 100–1000 méteres léptékben különböző talajnedvesség-dinamikájú talajok lehettek jelen mind a szárazabb, mind pedig a nedvesebb makroklimatikus időszakokban (a teszterület topográfiájáról lásd: Csorba et al. 2018). Ezzel szemben a makroklimatikus hőmérsékleti szélsőségektől való menedékek megtalálása nehezebb feladat (pl. a téli, éjszakai  $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$  a déli és az északi lejtőn is ugyanannyi). Ennek megfelelően a hőmérséklet szigorúbb környezeti szűrőt jelenthetett a növényfajoknak az LGM túlélése szempontjából, mint a makroklimatikus csapadék.

3) Nem egyértelmű, hogy a nedvesebb vagy szárazabb makroklimatikus időszakok okoznak jelentősebb elszegényedést az LGM-idei éves középhőmérsékletű klímán. Humidabb makroklímán az erdők terjeszkedése, míg szárazabb esetében a gyepek kiterjedése lehetett jellemző (lásd Feurdean et al. 2014).

4) Mivel az elemzés célja a flóra LGM-kori potenciális hidegtűrésének vizsgálata, ezért szárazabb és nedvesebb régiókat is bevontam az elemzésbe, a fő kritérium az volt, hogy olyan hideg vagy hidegebb legyen, mint amilyen Magyarország területén volt az LGM idején. Ezzel az volt a cél, hogy a lehető legjobban le legyen fedve azon fajok köre, melyek képesek lehettek tolerálni az LGM hideg hőmérsékleti viszonyait.

5) Ahogy az éghajlati modellek egyre pontosabbá válnak, elképzelhető, hogy a jövőben részletesebb éghajlatalapú flóraelmézés is készíthető lesz. Azonban ezeknek a modelleknek mindig vannak bizonyos korlátai: még egy nagyon részletes makroklima-alapú modell sem képes pontosan megbecsülni a fajok valódi elterjedési területét (lásd például: Ludwig et al. 2019; Germain & Lutz 2020; Hellegers et al. 2020).

Összességében a csapadékadatok – és egyéb bioklimatikus paraméterek – bevonása a flóra potenciális hidegtűrésének vizsgálatába jelentős torzításához vezetett volna. Ettől függetlenül – egyszerűsített módon – elvégeztem az éves átlagos csapadékmennyiségre vonatkozóan is az elemzést azon területek leválogatásával (18 referenciaterületből 12 terület), ahol az éves átlagos csapadékmennyiség egyenlő (535–850 mm) vagy alacsonyabb volt (néha sokkal alacsonyabb), mint Magyarorszáé az LGM idején (7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18 referenciaterület; lásd 2.4. ábra).



2.4. ábra. Magyarország LGM-idei éves átlagos csapadékmennyisége (ÉÁCs) (A, B) és elterjedése napjainkban (C). Magyarország területén az LGM idején az éves átlagos csapadékmennyiség 535 és 850 mm között volt a CCSM4.0 modell alapján (A, B). A C ábrán az LGM-idei magyarországi éves átlagos csapadékmennyiség jelenlegi előfordulásai látszódnak. A türkiz téglalapok és a mongóliai ökorégió (türkiz körvonalú terület; Gubanov 1996) azon 12 mintaterületet mutatják, amelyeket felhasználtam ahhoz az elemzéshez, amely a hőmérsékletet és a csapadékot együttesen veszi figyelembe. Ezekben a területeken a jelenlegi éves átlagos csapadékmennyiség megegyezik vagy alacsonyabb, mint a teszterület LGM-idei értéke.

#### 2.2.2.1.2. Az elemzésben rejlő bizonytalanságok

A hidegtűrőség-vizsgálatban csak azok a fajok lettek listázva, amelyek a GBIF adatbázisban rendelkeznek olyan adattal, amely olyan hideg (vagy hidegebb) klímán található, mint amelyet a vizsgált területre az LGM idejére becsül a CCSM4.0 modell. Elképzelhető azonban, hogy vannak olyan fajok, amelyek nem szerepelnek a listán, de helyileg túlélhették az LGM-et. Például a lista nem tartalmaz néhány olyan fajt, amelyről genetikai vizsgálatok kimutatták, hogy túlélte az LGM-et a Kárpát-medencében, vagy attól északra (pl. *Linum hirsutum*; Cieślak, 2014).

Számos pontus-pannon, kárpáti, dácsikus és valószínűleg pontus-szubmediterrán flóraelem is fennmaradhatott a Kárpát-medencében (lásd: Willis et al. 2000; Jankovská & Pokorný 2008; Magyarai et al. 2010, 2014a; Varga 2009; Chytrý et al. 2017a), azonban ezek közül sok lokális, szűk areájú és gyakran ritka faj, ezért nem fordul elő a referenciatereken, így hidegtűrésüket nem

tudja tesztelni az elemzés. A pontus-pannon, kárpáti, dácikus és pontus-szubmediterrán flóraelemek a flóra 10,9%-át teszik ki (Rédei & Horváth 1995).

A GBIF adatbázis hiányosságai alulbecslést eredményezhettek a vizsgálatban, mert nem kerültek bele azok a fajok, amelyek jelenleg előfordulnak ugyan LGM-kori éves középhőmérsékletű klímán, de nincsenek az adatbázisban adatolva onnan. Emiatt az adatbázis bővülésével további fajok kerülhetnek fel a hidegtűrőségi listára.

A lista olyan fajokat is tartalmazhat, amelyek nem fordultak elő a vizsgált területen az LGM idején: 1) lehetnek hibák az elérhető elterjedési adatokban (helytelen azonosítás, téves helymeghatározás, telepített egyedek), bár a vizsgált terület őshonos flórájának 67,5%-a legalább két referenciaterületen előfordult; 2) az LGM szárazabb időszakai befolyásolhatták a nedvességet igénylő fajok túlélését (például az atlanti flóraelemeket, melyek a flóra 5,6%-át teszik ki; Rédei & Horváth 1995), bár ezek túlélése sem kizárható a megfelelő élőhelyeken, például olyan üde élőhelyeken vagy árnyalásban, ahol magasabb a talajnedvesség a hideg éghajlat miatti korlátozott párolgás következtében; 3) az LGM idején az alacsony CO<sub>2</sub>-szint (~180 ppm; Jouzel et al. 1993) valószínűleg jelentős hatással lehetett a növényfajokra, elsősorban a fásszárúakra (Harrison & Prentice 2003), amelyek a flóra 7,8%-át teszik ki (Rédei & Horváth 1995); 4) a távoli helyekről származó populációk jelentős genetikai különbségeket mutathatnak, akár kriptikus (értsd: morfológiailag hasonló, de genetikai, ökológiai vagy viselkedési szempontból eltérő) fajokat is képviselhetnek. Érdeemes megjegyezni, hogy néhány példa (lásd Vavrek et al. 1991) arra utal, hogy az LGM előtti fokozatos éghajlati lehülés során (lásd: Sümegi et al. 2022) az új éghajlatot jobban toleráló egyedek fokozatosan kiválasztódhattak, tehát a fajok populáción belüli szelektálódás útján alkalmazkodhattak a hidegebb klímához (pl. egy csenkeszes domboldali gyepben az évről-évre termelődő több millió magban lehet akkora genetikai plaszticitás, hogy fokozatosan a hidegebb klímát elviselő egyedek kerüljenek többségbe). Ez utóbbi bizonytalanság érdekében megvizsgáltam a biogeográfai közelinek tekinthető referenciaterületeket is külön. Ehhez az Urál hegységtől nyugatra található 11 referenciaterületet vettem alapul (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11 referencia terület, lásd 2.2. ábra).

## 2.3. Eredmények

### 2.3.1. A Flórakontinuitás-hipotézis létrehozásához felhasznált érvek

#### 2.3.1.1. Paleoökológiai és filogenetikai érvek a helyi populációk LGM előtti eredete mellett

A legújabb paleoökológiai és filogenetikai kutatások alapján számos növényfaj túlélhette az LGM időszakot a Kárpát-medencében. Egyre több bizonyíték áll rendelkezésre arra vonatkozóan, hogy nem csupán a tipikus hidegtűrő fajok éltek túl helyben az LGM-et, hanem számos egyéb faj is.

Bizonyos melegkedvelő lombos fásszárúak esetében ún. „extra-mediterrán rejtett (kriptikus) refúgiumokban” (Stewart & Lister 2001) való túlélést feltételeznek a Kárpát-medencében, mint például az alábbi taxonok esetében: *Quercus*, *Corylus*, *Fraxinus excelsior*-típus, *Ulmus*, *Fagus* és *Carpinus betulus* (Willis et al. 2000; Willis & Van Andel 2004; Tzedakis et al. 2013; Feurdean et al. 2014; Magyarai et al. 2014b; Mitka et al. 2023). Délkelet-Csehországban *Quercus*, *Tilia*, *Fraxinus*, *Alnus*, *Ulmus*, *Sorbus* és *Corylus* LGM-kori túlélését bizonyították, és feltételezik, hogy

a fajok lokális túlélésében szerepe lehetett a közeli hóforrások mezoklimatikus hatásának (Hošek et al. 2024).

Filogenetikai vizsgálatok alapján bizonyos erdei lágyszárú fajok is túléltek helyben az LGM-et, például az *Erythronium dens-canis* (Bartha et al. 2015), *Hepatica transsilvanica* (Laczkó & Sramkó 2020), továbbá jelentős Kárpát-medencei LGM-kori refúgiumokat mutattak ki az alábbi fajok esetében is: *Aposeris foetida*, *Cardamine trifolia*, *Euphorbia carniolica*, *Hacquetia epipactis*, *Helleborus niger* (Willner et al. 2023).

Számos hidegtűrő és néhány melegkedvelő sztyeppi–erdőssztyeppi faj LGM-kori Kárpát-medencei – vagy attól északabbi – lokális túlélését igazolták vagy feltételezték palinológiai (Willis et al. 2000; Jankovská & Pokorný 2008; Magyari et al. 2010, 2014a), biogeográfiai (Varga 2009; Chytrý et al. 2017b), paleo-area modellezési (Divíšek et al. 2022) és filogenetikai tanulmányok (Cieślak 2014; Kajtoch et al. 2016; Kirschner et al. 2020; Willner et al. 2021 és ezek hivatkozásai). E fajok közé tartozik az *Adenophora liliifolia* (Vaculná et al. 2021), *Adonis vernalis* (Seidl et al. 2022), *Adonis volgensis* (Kajtoch et al. 2016), *Astragalus onobrychis* (Záveská et al. 2019; Plenk et al. 2020), *Atriplex tatarica* (Hodková et al. 2019), *Cirsium pannonicum* (Cieślak 2014), *Euphorbia seguieriana* (Frajman et al. 2019), *Iris aphylla* (Wroblewska et al. 2010; Kajtoch et al. 2016), *Klasea lycopifolia* (Cieślak 2013), *Krascheninnikovia ceratoides* (Seidl et al. 2020, 2021), *Linum flavum* (Cieślak 2014; Kajtoch et al. 2016; Plenk et al. 2017), *Linum hirsutum* (Cieślak 2014), *Pentanema ensifolium* (syn. *Inula ensifolia*) (Cieślak 2014), *Scorzonera purpurea* (Kajtoch et al. 2016; Meindl et al. 2016) és a *Stipa capillata* (Durka et al. 2013).

Az eddigi filogenetikai vizsgálatok alapján nagyon kevés faj esetében mutatnak egyértelmű holocén-kori déli, keleti vagy nyugati bevándorlást a filogenetikai mintázatok. A *Corynephorus canescens*-ről nyugati (Harter et al. 2015), míg a *Sanguisorba minor*-ról (Tausch et al. 2017) és a *Hippocrepis comosa*-ról (Leipold et al. 2017) déli irányú holocén-kori bevándorlást feltételeznek a genetikai mintázatok alapján. Érdeemes megjegyezni, hogy ezekben a vizsgálatokban a Kárpát-medencei állományok extrém alacsony populációszámmal (1–3) szerepelnek, továbbá nincsenek datált filogenetikai elemzések, így a genetikai mintázat mögötti vándorlás időskálája nagyon megbízhatatlan.

Érdekes jelenséget mutattak ki az *Atriplex tatarica* (Hodková et al. 2019), a *Carpinus betulus* (Mitka et al. 2023) és a *Fagus sylvatica* (Magri et al. 2006) esetében, ahol a jelentős délről történő migráció mellett LGM-et lokálisan túlélő populáció genetikai nyomait is megtalálták a Kárpát-medencében.

Magashegységi fajokról is rendszeresen kiderül, hogy az aktuális magashegységi elterjedési területükhöz nagyon közel éltek túl az LGM-et [pl. a *Campanula alpina* (Ronikier et al. 2014), a *Hypochaeris uniflora* (Mráz et al. 2016) és a *Doronicum austriacum* (Stachurska-Swakoń et al. 2020) a Kárpátok különböző részeiben élte túl az LGM-et, míg a *Helleborus niger* a Keleti- és Déli-Alpok belsejében is rendelkezik túlélő populációkkal (Záveská et al. 2021)].

A paleoökológiai és filogenetikai vizsgálatok alapján számos fajról adatolt vagy feltételezhető Kárpát-medencei – vagy attól északabbi – lokális túlélés (2.2. táblázat; 10.1. melléklet). E fajok között nagyon eltérő ökológiai igényűek találhatóak (pl. gyepi és erdei; hideg- és melegkedvelő;

lágú- és fásszárú), mely alapján feltételezhető, hogy az LGM-et helyben túlélő teljes flóra is sokféle ökológiai preferenciájú fajból állhatott.

2.2. táblázat. A paleoökológiai és filogenetikai vizsgálatok alapján az LGM időszakot lokálisan túlélő taxonok. Félkövér: paleoökológiai evidencia; dőlt: filogenetikai evidencia; \*: fásszárú.

	Gyepi és nyíletterdei fajok	Zárterdei fajok	Mocsári és lápi fajok	Nem besorolható
<b>Adatolt vagy filogenetikán alapuló feltételezett lokális túlélés</b>	<i>Aconitum</i>	<i>Acer</i>	* <i>Alnus</i>	<i>Botrychium</i>
	<i>Adenophora liliifolia</i>	<i>Aposeris foetida</i>	* <i>Betula nana</i>	<i>Cerastium</i>
	<i>Adonis vernalis</i>	<i>Cardamine trifolia</i>	* <i>Betula pubescens</i>	<i>Chrysosplenium</i>
	<i>Adonis vologensis</i>	* <i>Carpinus betulus</i>	<i>Drosera</i>	<i>Equisetum</i>
	<i>Allium marginatum</i>	* <i>Carpinus orientalis/Ostrya</i>	<i>Filipendula ulmaria</i>	<i>Euphorbia</i>
	<i>Artemisia</i>	* <i>Corylus (C. avellana)</i>	<i>Galium palustre</i>	<i>Filipendula</i>
	<i>Astragalus onobrychis</i>	<i>Erythronium dens-canis</i>	<i>Lemna</i>	<i>Galium</i>
	<i>Atriplex tatarica</i>	<i>Euphorbia carniolica</i>	<i>Myriophyllum</i>	<i>Ranunculus</i>
	<i>Cirsium pannonicum</i>	* <i>Fagus (F. sylvatica)</i>	<i>Polygonum bistorta</i>	<i>Rumex</i>
	<i>Convolvulus</i>	* <i>Fraxinus excelsior-típus</i>	<i>Potamogeton</i>	<i>Saxifraga</i>
	<i>Ephedra</i>	* <i>Fraxinus ornus</i>	<i>Potentilla palustris</i>	<i>Selaginella</i>
	<i>Euphorbia seguieriana</i>	<i>Hacquetia epipactis</i>	<i>Rhynchospora</i>	<i>Selaginella selaginoides</i>
	<i>Helianthemum</i>	<i>Helleborus niger</i>	* <i>Salix</i>	<i>Thalictrum</i>
	* <i>Hippophae</i>	<i>Hepatica transsilvanica</i>	<i>Saxifraga hirculus-típus</i>	<i>Urtica</i>
	<i>Inula ensifolia</i>	* <i>Juglans</i>	<i>Scutellaria galericulata</i>	
	<i>Iris aphylla</i>	* <i>Larix</i>	<i>Sparganium</i>	
	* <i>Juniperus communis</i>	* <i>Lonicera nigra-típus</i>	<i>Sphagnum</i>	
	<i>Klasea lycopifolia</i>	* <i>Picea (P. abies)</i>	<i>Typha</i>	
	* <i>Krascheninnikovia ceratoides</i>	* <i>Pinus (Diploxylon-típus)</i>	<i>angustifolia/Sparganium</i>	
	<i>Linum flavum</i>	* <i>Quercus</i>	<i>Typha minima</i>	
	<i>Linum hirsutum</i>	* <i>Ribes alpinum-típus</i>		
	<b>Plantago major-media</b>	* <i>Sambucus</i>		
	<b>Polygonum viviparum</b>	* <i>Sorbus</i>		
<b>Sanguisorba</b>	* <i>Tilia</i>			
<i>Scorzonera purpurea</i>	* <i>Ulmus</i>			
<b>Sedum</b>				
<b>Solanum</b>				
<i>Stipa capillata</i>				
<b>Adatolt vagy filogenetikán alapuló feltételezett be/visszatelepülés</b>	<i>Atriplex tatarica</i>	* <i>Carpinus betulus</i>		
	<i>Corynephorus canescens</i>	* <i>Fagus sylvatica</i>		
	<i>Hippocrepis comosa</i>			
	<i>Sanguisorba minor</i>			

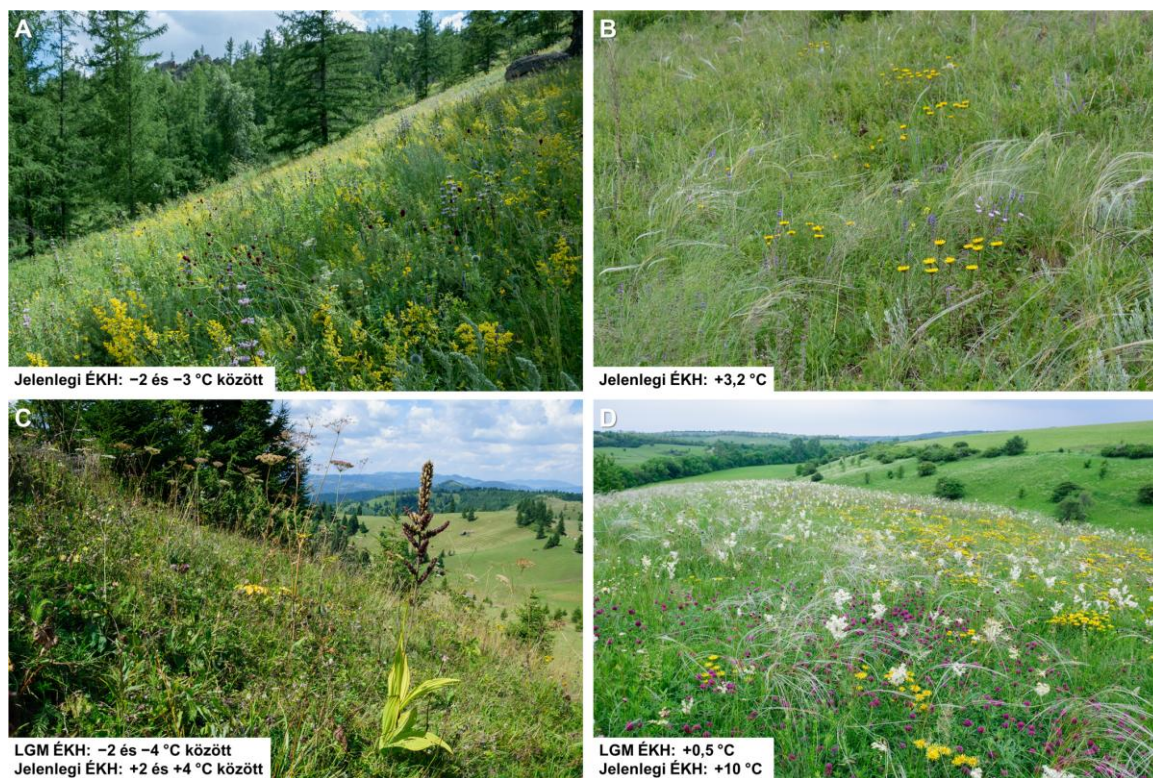
### 2.3.1.2. Fajgazdag élőhelyek hideg klímán

Elsősorban palinológiai eredményekre alapozva a korábbi tanulmányokban olyan feltételezésekkel találkozhatunk, hogy a hideg és száraz LGM-kori klíma jelentős fajszegényedéshez vezetett a Kárpát-medencében (lásd Bevezetés fejezet). A legújabb adatok és megfigyelések Közép-Ázsiából nem támasztják alá ezt a nézetet. Az LGM-kori Kárpát-medence klímájához hasonló adottságok mellett Dél-Szibériában a gyepek (Mühlenberg et al. 2000; Polyakova et al. 2016; Makunina & Parshutina 2017; Palpurina et al. 2017; Chytrý et al. 2019; Sabatini et al. 2022) és az erdők (Chytrý et al. 2007, 2008, 2012; Sabatini et al. 2022) fajgazdagsága arra utal, hogy a Kárpát-medencében is lehettek hasonlóan fajgazdag gyepek és erdők az LGM idején (lásd 2.3. táblázat, 2.5. ábra). Emellett a Keleti-Kárpátokból ismert olyan palinológiai minta, amely a vártnál magasabb fajgazdagságú élőhelyek jelenlétét mutatja az LGM idejéből (Magyari et al. 2014b).

2.3. táblázat. Az edényes növényfajok maximális száma Észak-Eurázsia hideg klímájú, fajgazdag gyepeiben és erdőiben, összevetve a Kárpát-medence élőhelyein található fajszámokkal.

Klíma	Régió	Élőhely-típus	Mintavételi terület	Maximum fajszám	Hivatkozás
Kárpát-medence LGM-kori klímája (ÉKH: $-10$ és $+5$ °C között)	Dél-Urál	gyep	100 m <sup>2</sup>	109	Palpurina et al. (2017)
	Dé-Altáj-Szaján	gyep	100 m <sup>2</sup>	90	Palpurina et al. (2017)
	Észak-Altáj-Saján	gyep	100 m <sup>2</sup>	88	Palpurina et al. (2017)
	Észak-Hakaszföld	gyep	100 m <sup>2</sup>	94	Polyakova et al. (2016)
	Nyugat-Szaján	erdő	100 m <sup>2</sup>	69	Chytrý et al. (2007)
	Észak-Altáj	erdő	100 m <sup>2</sup>	114	Chytrý et al. (2012)
Kárpát-medence jelenlegi klímája (ÉKH: $-2$ és $+12$ °C között)	Nyugati-Kárpátok	gyep	100 m <sup>2</sup>	133	Chytrý et al. (2015)
	Keleti-Kárpátok	gyep	16 m <sup>2</sup>	82	Babai & Molnár (2014)
	Erdélyi-medence	gyep	100 m <sup>2</sup>	127	Dengler et al. (2012)
	Nagyalföld	gyep	20 m <sup>2</sup>	60	Horváth (2010)
	Nyugati-Kárpátok	erdő	100 m <sup>2</sup>	100	Chytrý et al. (2015)

LGM: Legutóbbi Glaciális Maximum; ÉKH: éves középhőmérséklet.



2.5. ábra. Különböző klímán előforduló fajgazdag rétsztyepek. (A) Erdősztyepp Mongóliában  $-2$  és  $-3$  °C közötti éves középhőmérsékleten (ÉKH); ilyen hidegségű klíma a Kárpát-medence magasabb részein fordult elő az LGM idején (1650 m tszfm, Ulánbátortól keletre, Khentii-hegység, Észak-Mongólia). (B) Rétsztyepp az Urál délnyugati előterében  $+3,2$  °C ÉKH-en; ilyen ÉKH a Kárpát-medence alacsonyabb régióiban fordult elő az LGM idején (260 m tszfm, Severnoye közelében, Dél-Urál, Orenburg régió, Oroszország). (C) Kaszálórét a Pogány-havason (1300 m tszfm, Keleti Kárpátok, Erdély, Románia); az ÉKH az LGM idején  $-2$  és  $-4$  °C között volt, a jelenlegi ÉKH  $+2$  és  $+4$  °C közötti. (D) Fajgazdag rétsztyepp (150 m tszfm, Tard, Bükk hegység előtere, Magyarország); ÉKH az LGM idején  $+0,5$  °C, jelenlegi ÉKH  $+10$  °C. A Kárpát-medence LGM-kori klímáján előforduló recens fajgazdag gyepek (A, B, 1. táblázat) alapján feltételezhető, hogy a Kárpát-medencei LGM-kori élőhelyek nem lehettek fajszegények, a maihoz hasonló fajgazdagság is feltételezhető (C, D). (Klíma-adatok: CCSM4.0; fényképek: Molnár Á. P.)

A Kárpát-medencei LGM-kori klímához hasonló jelenlegi tájak élőhelyeinek fajgazdagsága alapján a korábbi nézettel szemben feltételezhető, hogy a Kárpát-medence élőhelyei is lehettek fajgazdagok az LGM idején. Ez a feltételezés azért fontos eleme a hipotézis-generálásnak, mert felveti a lehetőségét annak, hogy akár sok faj is előfordulhatott a régióban. A kérdés ezután az, hogy ez a fajgazdagság a magashegységi és skandináviai flórából, vagy a tájainkban ma is jelen lévő őshonos fajkészletből állhatott?

### *2.3.1.3. A jelenlegi őshonos flóra hidegtűrése*

Az egyik kulcskérdés a hipotézis-generálásakor, hogy egyáltalán megvan-e az elméleti esélye annak, hogy a helyi flóra nagy része potenciálisan képes lehet helyben tolerálni az LGM-kori hideg klímát? Az elemzés során erre az elméleti lehetőségre kerestem a választ, megvizsgálva, hogy a jelenlegi magyarországi őshonos edényes növényfajok közül mennyi fordul elő ma olyan hideg vagy hidegebb klímájú régiókban, mint amilyen Magyarország területén volt az LGM idején.

A referenciaterületekről gyűjtött fajlisták és a magyarországi őshonos flóra összevetésének eredménye ([http5](#)) alapján a Magyarországon jelenleg előforduló 1748 őshonos edényes növényfaj közül 1404 faj (80,3%) előfordul napjainkban olyan – vagy alacsonyabb – éves középhőmérsékletű klímán, mint amilyen Magyarországon volt az LGM idején (példákat lásd a 2.3. táblázatban).

2.3. táblázat: Néhány példa a Magyarországon jelenleg őshonos fajok közül, amelyek előfordulnak napjainkban olyan éves középhőmérsékletű klímán, mint amilyen Magyarország területén volt az LGM idején. A számok azt jelölik, hogy mennyi referenciaterületből lett adatolva a faj (maximum 18), a legalacsonyabb értékek zöld, a legmagasabbak piros háttérszínnel szerepelnek. A fajok élőhelypreferenciáit Horváth et al. (1995) alapján határoztam meg. A fajnevek a Global Biodiversity Information Facility (GBIF) adatbázisát követik (Page 2016).

Gyepi és nyíletterdei fajok	Zárterdei fajok	Mocsári és lápi fajok
9 <i>Achillea nobilis</i>	12 <i>Actaea spicata</i>	14 <i>Alisma plantago-aquatica</i>
8 <i>Adonis vernalis</i>	14 <i>Aegopodium podagraria</i>	11 <i>Butomus umbellatus</i>
4 <i>Anacamptis morio</i>	8 <i>Anemone nemorosa</i>	18 <i>Callitriche palustris</i>
12 <i>Anemone sylvestris</i>	6 <i>Asarum europaeum</i>	7 <i>Carex elata</i>
12 <i>Artemisia campestris</i>	5 <i>Brachypodium sylvaticum</i>	12 <i>Catabrosa aquatica</i>
4 <i>Aster amellus</i>	2 <i>Cardamine trifolia</i>	14 <i>Cicuta virosa</i>
13 <i>Brachypodium pinnatum</i>	7 <i>Carex sylvatica</i>	16 <i>Eleocharis acicularis</i>
18 <i>Campanula glomerata</i>	5 <i>Circaea lutetiana</i>	9 <i>Glyceria fluitans</i>
15 <i>Centaurea scabiosa</i>	13 <i>Convallaria majalis</i>	10 <i>Glyceria maxima</i>
4 <i>Colchicum autumnale</i>	7 <i>Corylus avellana</i>	8 <i>Hydrocharis morsus-ranae</i>
2 <i>Dictamnus albus</i>	16 <i>Elymus caninus</i>	7 <i>Iris pseudacorus</i>
3 <i>Echinops ritro</i>	3 <i>Euonymus europaeus</i>	13 <i>Lathyrus palustris</i>
6 <i>Festuca rupicola</i>	4 <i>Fagus sylvatica</i>	12 <i>Lemna minor</i>
9 <i>Filipendula vulgaris</i>	8 <i>Fragaria moschata</i>	2 <i>Lindernia procumbens</i>
9 <i>Fragaria viridis</i>	6 <i>Fraxinus excelsior</i>	15 <i>Menyanthes trifoliata</i>
2 <i>Iris pumila</i>	7 <i>Hepatica nobilis</i>	13 <i>Nuphar lutea</i>
10 <i>Koeleria macrantha</i>	10 <i>Lapsana communis</i>	9 <i>Nymphaea alba</i>
2 <i>Linum flavum</i>	3 <i>Lathyrus niger</i>	16 <i>Phalaris arundinacea</i>
3 <i>Melica ciliata</i>	17 <i>Maianthemum bifolium</i>	17 <i>Phragmites australis</i>
2 <i>Orlaya grandiflora</i>	7 <i>Mycelis muralis</i>	12 <i>Potamogeton lucens</i>
9 <i>Oxytropis pilosa</i>	15 <i>Paris quadrifolia</i>	15 <i>Ranunculus trichophyllus</i>
16 <i>Plantago media</i>	18 <i>Poa nemoralis</i>	8 <i>Sagittaria sagittifolia</i>
4 <i>Potentilla recta</i>	17 <i>Populus tremula</i>	13 <i>Schoenoplectus lacustris</i>
9 <i>Pulmonaria mollis</i>	3 <i>Primula acaulis</i>	5 <i>Scrophularia umbrosa</i>
3 <i>Rosa gallica</i>	4 <i>Pulmonaria officinalis</i>	2 <i>Sium sisaroides</i>
2 <i>Salvia nutans</i>	5 <i>Rhamnus cathartica</i>	6 <i>Stratiotes aloides</i>
3 <i>Stachys recta</i>	3 <i>Rumex sanguineus</i>	10 <i>Thelypteris palustris</i>
10 <i>Stipa pennata</i>	11 <i>Stachys sylvatica</i>	10 <i>Typha angustifolia</i>
2 <i>Teucrium chamaedrys</i>	2 <i>Ulmus minor</i>	11 <i>Typha latifolia</i>
5 <i>Veronica austriaca</i>	4 <i>Viola odorata</i>	15 <i>Utricularia vulgaris</i>

A 18-ból az a 12 referenciaterület, ahol az éves átlagos csapadékmennyiség egyenlő volt (535–850 mm) vagy alacsonyabb (néha sokkal alacsonyabb) mint Magyarországé az LGM idején, a magyarországi őshonos flóra 1089 fajt (62,3%) tartalmazza.

A biogeográfiailag távolabbinak számító referenciaterületek kizárásával, tehát az Urál hegységtől nyugatra található (biogeográfiailag közelebbinek mondható) 11 referenciaterületben a magyarországi őshonos fajok 76,8%-a fordul elő (1343 faj).

Az elemzés bizonytalanságai ellenére is jól mutatja a nagyságrendeket, miszerint a flóra zöme számára a lokális túlélés elméleti lehetősége megvan. Még a csapadék figyelembevételével és a biogeográfiailag távoli területek kizárásával is magas túlélési arány jött ki (62–76%).

#### 2.3.1.4. Érvek összefoglalása

Összefoglalva tehát a Flórakontinuitás-hipotézis felállításának létjogosultsága az alábbi érvekkel indokolható: 1) Nagyon különböző ökológiai igényű fajok LGM-kori Kárpát-medencei – vagy még északabbi – túlélésére van palinológiai vagy filogenetikai bizonyíték, mely alapján

feltételezhető, hogy az LGM-et helyben túlélő teljes flóra is sokféle ökológiai preferenciájú fajból állhatott; 2) az LGM-kori klímához hasonló területeken a gyepek és erdők egyaránt lehetnek fajgazdagok, mely alapján feltételezhető, hogy a Kárpát-medence élőhelyei is lehettek fajgazdagok az LGM idején; továbbá 3) a jelenlegi őshonos flóra jelentős része (1404 faj, 80,3%) előfordul olyan hideg vagy hidegebb klímán, mint amilyen Magyarország területén volt az LGM idején (éves középhőmérséklet  $\leq +3,5$  °C), mely alapján feltételezhető, hogy Magyarország jelenlegi őshonos edényes flórájának nagy része potenciálisan képes tolerálni a terület LGM-kori klímáját.

A hipotézis létrehozásához felsorakoztatott érvek alapján az új hipotézisnek van elméleti realitása, tehát felállítható a korábbi elképzelés alternatívájának, egyelőre azzal párhuzamos hipotézisként.

## 2.4. Megvitatás és következtetések

### 2.4.1. A Flórakontinuitás-hipotézis biogeográfiai és ökológiai vonatkozásai

#### 2.4.1.1. Tájak flórája

Amennyiben a hipotézis helytálló, alapvető következményei vannak a Kárpát-medence biogeográfiájának és ökológiájának értelmezésében. Ha a régió flórájának túlnyomó része túlélte helyben az LGM-et, a késő-glaciális (LGM és holocén közötti időszak) és a holocént, akkor nincs szükség arra, hogy olyan mértékű rekolonizációt feltételezzünk a régióban, ahogyan korábban gondolták.

A hipotézis azt feltételezi, hogy a Kárpát-medence növényvilágának elszegényedése és újraterelése regionális szinten valószínűleg kevésbé volt dinamikus, mint ahogyan azt korábban vélték. Figyelembe véve a Kárpát-medence tájainak ismert mikro- és mezoklimatikus sokféleségét az LGM alatt és után (pl. Gábris et al. 2018), valamint a nedves és száraz, árnyékos és napos élőhelyek mozaikosságát (Janská et al. 2017), nem kizárható, hogy nem csak a régió, de az egyes tájak flórája is folytonos lehet a Kárpát-medence összes 1800 m tszfm alatti tájában. Bár Borbás (1900), Rapaics (1918) és Soó (1964) az Ősmátra-elmélet esetében, Zólyomi (1942) a közép-dunai-flóráválasztó, Hendrych (1996) az illír-dácikus harapófogó, Borhidi (2004) a hegyretorlódás esetében expliciten vagy impliciten arra utaltak, hogy a Kárpát-medence tájai közötti florisztikai különbségek alapvetően holocén eredetűek, az új hipotézis fényében ezeknek a florisztikai mintázatoknak a nagy része akár sokkal régebbi is lehet (lásd Cieślak 2014 és Kajtoch et al. 2016 munkáit a gyepekről).

Bizonyos endemikus fajokhoz hasonlóan – például *Hepatica transsilvanica* (Laczkó & Sramkó 2020), *Linum dolomiticum* (Dobolyi 2003), *Ferula sadleriana* (Lendvay & Kalapos 2014) – elképzelhető, hogy további széleskörben elterjed fajok endemikus alfajai vagy ökotípusai is jelen lehetnek lokálisan már az LGM előttől a régióban.

Bizonyos közép-európai sztyeppi fajokra elvégzett paleoklíma-alapú area-szimulációk azt mutatják, hogy a Kárpát-medencénél délebbre (Adriai-tenger térsége, Balkán-félsziget és Fekete-tenger környéke) lehettek a vizsgált fajok számára klimatikusan alkalmasabb régiók az LGM alatt (Divíšek et al. 2022). Ezek a modellek azonban makroklimára építenek, nem pedig topoklimára (domborzati mezoklíma) és mikroklimára. Ezért, bár ezek a modellek azokat a régiókat mutatják

meg, amelyek az LGM alatt makroklimatikusan optimálisak lehettek a faj számára (a mai areájuk makroklímájából számolva), de nem nyújtanak információt a kisebb, kevésbé optimális környezetben elhelyezkedő, ám megfelelő mezo- és mikroklimatikus termőhelyekről. Emellett nem képesek azonosítani azokat a régiókat sem, ahol a klíma eltér ugyan a faj jelenlegi klímapreferenciájától, de még a faj tűréshatárán belül van.

A hipotézis összhangban van Magyarai et al. (2010) azon feltételezésével, hogy nem valószínűsíthető nagyobb mértékű pontusi fajbeáramlás délről vagy keletről a holocén során, ahogy korábban Boros (1958), Soó (1973) és Járai-Komlódi (2003) feltételezték. Emellett nem kizárható, hogy bizonyos hidegérzékeny fajok az LGM után északra vándoroltak. Hasonlóképpen, az Alföld LGM utáni rekolonizációja a környező középhegységekből (Ősmátra-elmélet/hegyről füvesedés; Kerner 1863; Borbás 1900; Debreczy 1981; Willner et al. 2021) vagy az ellenkező irányba („hegyretorlódás”; Borhidi 1997; Borhidi 2004) kevésbé lehetett hangsúlyos: azok a fajok, amelyek túléltek az LGM-et a régióban, valószínűleg Magyarország legtöbb tájában előfordulhattak, így a síkságokon sem kizárható a jelenlétük.

Emellett nem kizárt, hogy a lokálisan túlélte populációk felülrétegződtek szomszédos tájban túlélte populációk átterjedésével vagy déli irányból érkező kolonizációval. A déli irányból történő bevándorlással való felülrétegződést már két faj esetében sikerült is kimutatni (*Atriplex tatarica*: Hodková et al. 2019; *Carpinus betulus*: Mitka et al. 2023).

Összességében az új hipotézis képletesen fogalmazva „kinyitja az LGM-kaput” a biogeográfiai mintázatok elemzése számára, hasonlóan Kajtoch et al. (2016) munkájához, mely a szárazgyepek fajkészletének hosszú távú jelenlétének lehetőségét vetette fel. A Flórakontinuitás-hipotézis abban jelent előrelépést, hogy immár nem csupán a gyepekkel, hanem a teljes flórával foglalkozik, melyek esetében ez az „LGM-kapu” kifejezetten erős volt, nagyon sok biogeográfiai jelenséget az LGM utáni időszak eseményeivel magyaráztak az elméletek (pl. klimatikai változások, vándorlási útvonallehetőségek és sebesség, emberi tevékenység; irodalmakat lásd fentebb), miközben elképzelhető, hogy ezek között sokkal régebbi eredetű mintázatok is vannak. A Pleisztocén során az LGM idején, illetve a Riss-glaciális során (400–150 ezer évvel ezelőtt) voltak a leghidegebb időszakok a Kárpát-medencében, tehát az a faj, amely az LGM-et helyben túlélhette, az a korábbi glaciálisokat is túlélhette. Az új hipotézis új elemzési lehetőségeket vet fel, ugyanis a fajok hosszú távú lokális jelenlétének esélyével egészen máshogy lehet értelmezni a Kárpát-medence fajainak elterjedését és tájainak florisztikai mintázatait.

A hipotézis új megvilágításba helyezi Fekete et al. (2011) és Varga (2002) felvetéseit, miszerint a Kárpát-medence egy florisztikai (és faunisztikai) olvasztótégely (Fekete: „*A Kárpát-medence azonban nem csupán egyszerű találkozóhely, mivel teremtőleg át is alakítja, sokszor »összegyűrja« a szomszédos régiók felől érkező hatásokat*”; Varga: „*A Pannóniai Régió, amelynek gazdag természeti öröksége valamiféle »pannonische Mischung«*”), ugyanis ez a keveredés dominánsan nem holocén eredetű, hanem vélhetően sok tízezer vagy sok százezer éve zajlik. Máshogy megfogalmazva az új hipotézis szerint a Kárpát-medence flórájának hosszú távú töltődésében az LGM nem jelentett olyan szintű megszakítást (értsd fajkihálást), mint korábban gondolták.

Amennyiben a Kárpát-medence flórájának nagy része hosszú távon folytonos, akkor feltételezhető, hogy számos faj–faj együttélés lokálisan LGM-előttre nyúlhat vissza (pl. növény–

növény, gomba–növény, rovar–növény együttélések), tehát például olyan koevolúciós folyamatok is történhettek a régiókon belül, amelyeket eddig más régiókba helyeztünk a korábbi elképzelés alapján. Emellett a lokális evolúciós vonalak is sokkal régebbiek lehetnek, tehát előfordulhatnak több tízezer éves tájon belüli evolúciós vonalak is akár (lásd a Dél-Tiszántúl *Phlomis tuberosa* állományainak filogenetikai vizsgálatát, Sramkó 2021).

Mindezek alapján felmerül a lehetősége annak, hogy a komplexebb ökológiai kutatásokban az őshonos növényfajok státuszával kapcsolatos null-hipotézis az legyen, hogy a faj túlélte a LGM-et a Kárpát-medencében. Ezt a hipotézist olyan kutatási eredmény dönthetné meg, amely bizonyítja, hogy a faj az LGM-utáni időben vándorolt be.

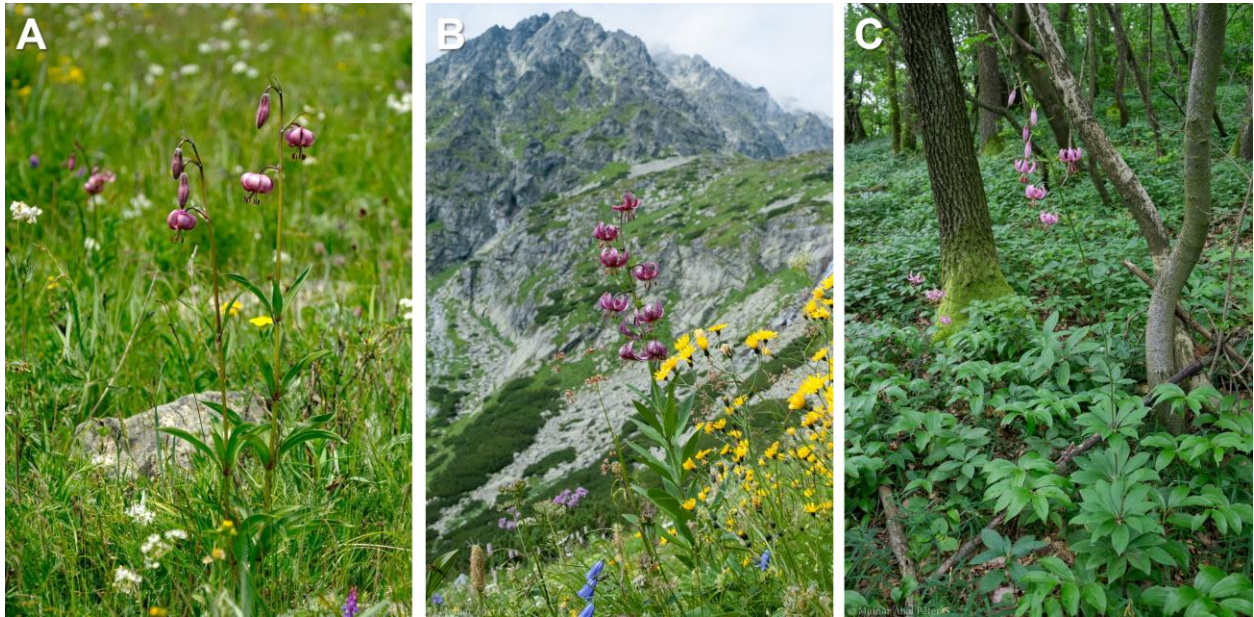
#### 2.4.1.2. Élőhelyek fajkészlete

Az új hipotézis alapján felvethető, hogy bizonyos élőhelyek (pl. sziklagyepek, löszgyepek) és vegetációs mozaikok (pl. dombvidékek, árterek) őshonos fajkészlete viszonylag stabil lehet akár hosszú időn keresztül, akár különböző klímájú időszakokat átívelően. Lehetek kifejezetten fajgazdag élőhelyek a Kárpát-medencében az LGM idején (lásd korábban), ahogy arra bizonyos palinológiai vizsgálatok is utalnak (Magyari et al. 2014b). Elképzelhető, hogy sok közép-európai gyepek fajgazdagságának fontos tényezője lehet a flórájuk hosszú távú, tájon belüli folytonossága (Borbás 1900; Debreczy 1981; Feurdean et al. 2015; a holocénre lásd Hájková et al. 2011; Hájek et al. 2016). Az egyes gyeppálmányok lehetnek fiatalabb eredetűek [pl. középhegységi erdőssztyepprétek (H4) egy része (Horváth et al. 2011)], de a fajaik nagy része táji szinten sokkal régebbi eredetű – akár több tíz-, százezer éves – is lehet.

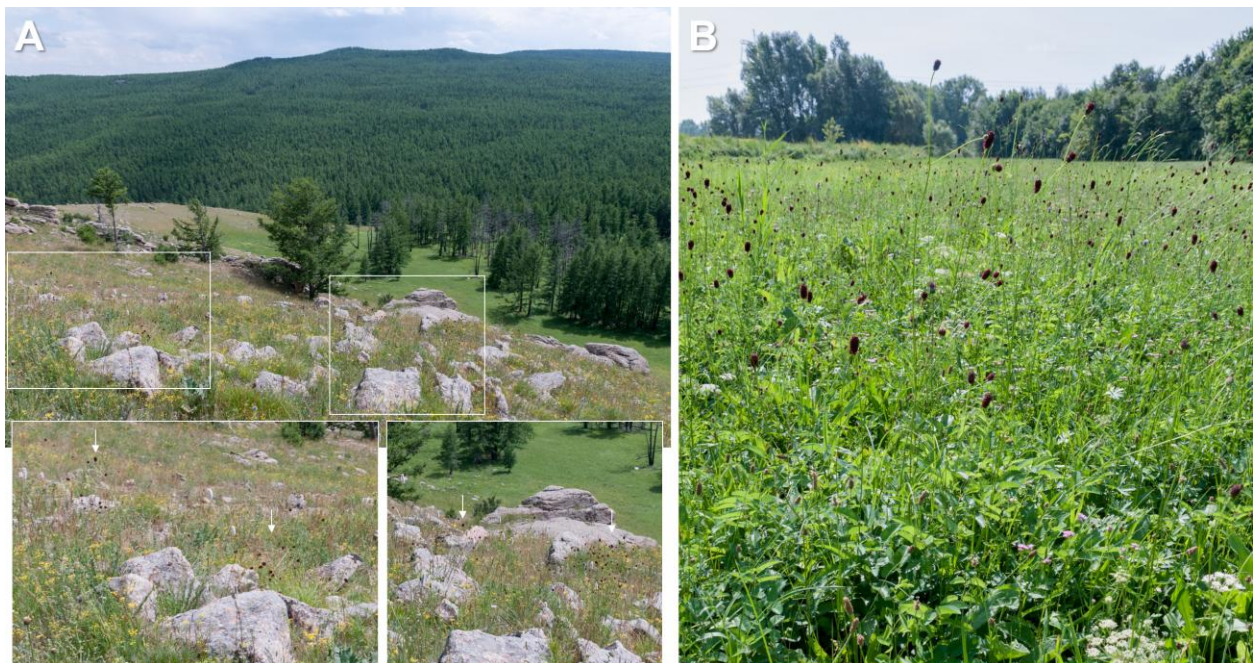
#### 2.4.1.3. Fajok élőhelypreferenciája

Kevésbé ismert és valószínűleg fajspezifikus, hogy a fajok élőhelypreferenciái milyen mértékben képesek változni – vagy stabilak maradni – a glaciális–interglaciális ciklusok során. Az alábbiakban néhány olyan faj–élőhely kapcsolat található, melyek segíthetik megérteni, hogy a glaciálisok során miben lehetett más egyes fajaink élőhelypreferenciája, illetve a glaciális-kori élőhelyek hogyan tartalmazhatták a jelenlegi őshonos fajokat.

Vannak fajok, amelyek különböző klimatikus viszonyok között eltérő élőhelyeken fordulnak elő. Például a *Lilium martagon* Mongóliában gyepekben él (Makunina & Parshutina 2017; saját megfigyelés), és hasonlóan a Kárpátokban is alhavasi gyepek és magaskórósok faja, miközben a *Pannonicum*-ban alapvetően zárterdei faj (Király et al. 2009; Bölöni et al. 2011; 2.6. ábra). A *Sanguisorba officinalis* Szibériában és Mongóliában nagyon különböző erdő- és gyeptípusokban fordul elő, többek között extrém száraz sztyeppes karakterű sziklagyepekben is – együtt az *Agropyron cristatum*-mal (saját megfigyelés), miközben a Kárpát-medencében üde termőhelyről (rétek, mocsárrétek, láprétek) ismert (Király et al. 2009; Bölöni et al. 2011; 2.7. ábra). A *Veronica longifolia* is Mongóliában rétsztyepek faja (saját megfigyelés), nálunk lápi és mocsári magaskórósokban jellemző (Bölöni et al. 2011). Az *Adenophora liliifolia* az Urál hegység nyugati előterében zonális nyílt erdőssztyepp-nyíresekben fordul elő, az Alföldön láperdők üde, félárnyékos szegélyében (saját megfigyelés), a Zemplénben kékperjés nyíresekben (Farkas & Vojtkó 2013).



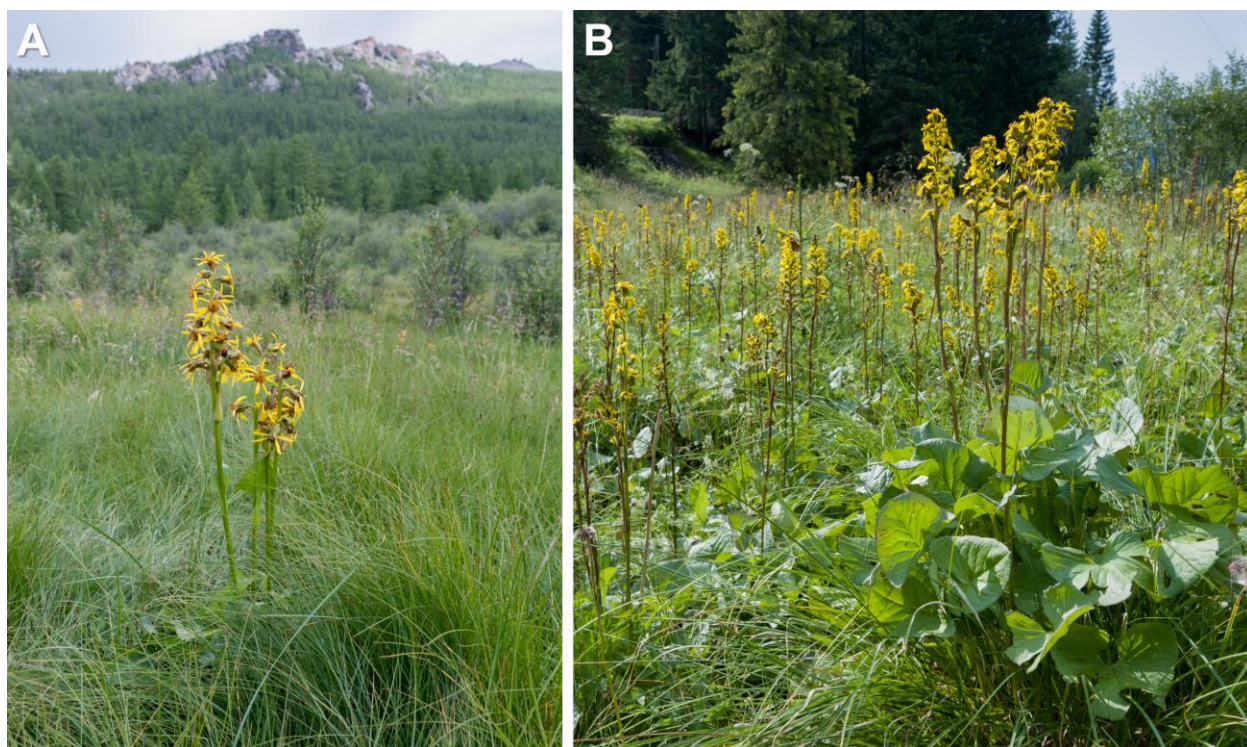
2.6. ábra. A *Lilium martagon* különböző klímán eltérő élőhelypreferenciával rendelkezik. Hideg, magashegységi klímán gyepi-magaskórós faj (A: Mongólia, Mörön régió, 2200 m; B: Szlovákia, Magas-Tátra, 1700 m), míg a hazai dombosági erdősztyepp-zónában zárterdei élőhelypreferenciájú (C: Magyarország, Dorog, 250 m). (Fényképek: Molnár Á. P.)



2.7. ábra. A *Sanguisorba officinalis* is eltérő élőhelypreferenciával rendelkezik különböző klímájú tájakban. Dél-Szibériában, hideg kontinentális erdősztyepp klímán a humidabb termőhelyek mellett az egészen száraz, sziklagyepi körülmények között is előfordul (A: Mongólia, Bogdul, 1900 m), addig a pannon erdősztyepp klímában mocsárrétek és láprétek faja (B: Vácrátót, 150 m). (Fényképek: Molnár Á. P.)

Egyes fajok viszont nagyon hasonló élőhelypreferenciával rendelkeznek eltérő klimatikus körülmények között is. Például a *Ligularia sibirica* mind a Kárpát-medencében (Ciocârlan 2000; Király et al. 2009), mind Szibériában (Horsák et al. 2015; saját megfigyelés) lápokban fordul elő (2.8. ábra). Ilyen „élőhelyhű” fajok még a hasonlóan lápi *Parnassia palustris* és a *Primula farinosa*

is (Király et al. 2009; Bölöni et al. 2011; saját megfigyelés), illetve szárazgyepi fajként a *Pulsatilla patens*, *Agropyron cristatum*, *Koeleria macrantha*, *Veronica incana*, melyek Mongóliában és hazánkban is szárazgyepi fajok (Király et al. 2009; Bölöni et al. 2011; saját megfigyelés).



2.8. ábra. A *Ligularia sibirica* Dél-Szibériában és a Kárpát-medencében is lápokhoz kötődő faj (A: Mongólia, Khangai-hegység, 2200 m; B: Szlovákia, Gömör-Szepesi-érchegység, 930 m). (Fényképek: Molnár Á. P.)

Számos Közép-Európában bükkösökre és tölgyesekre jellemző, árnyéktűrő lágyszárú faj előfordul nyíres-nyáras vagy lucos erdőkben az Urál hegységben, Szibériában és Mongóliában [pl. *Adoxa moschatellina*, *Maianthemum bifolium*, *Paris quadrifolia* (Ermakov et al. 2000; Chytrý et al. 2008; saját megfigyelés)]. Ezeknél a fajoknál a legfontosabb tényező a lombkorona árnyékolásának mértéke és az ezzel párosuló éven belüli talajnedvesség-dinamika lehet, és nem az árnyéket adó fa faja. A keleti példák alapján felvethető, hogy ezek a fajok nem a bükkös-tölgyes (Fagetalia) erdőkhez kötődnek, tehát nem azokkal terjedtek vissza a holocén során, hanem a glaciális időszakban is jelen lehettek, más fafajú erdőkben (pl. nyíres-nyáras, fenyves erdőkben vagy zárt cserjésekben).

Összességében tehát elmondható, hogy vannak olyan fajok, melyek más élőhelytípusban lehettek jelen a glaciálisokban, mint most (élőhelyváltók; pl. gyeperdő váltó: *Lilium martagon*, szárazgyep–nedves gyeperdő váltó: *Sanguisorba officinalis*) és lehettek olyanok, amelyek a maihoz hasonló élőhelyen éltek a glaciálisokban is (élőhelyhűek; pl. lápi, szárazgyepi fajok). A két csoport közötti átmenetet képviselhetik azok az erdei fajok, melyeknek az erdő típusa mindegy (élőhelyváltó), de az árnyalás (élőhely-struktúra) szükséges (erdőhűek). Ezek alapján feltételezhető, hogy az LGM idején egy adott táj fajai egészen más kombinációkban fordulhattak elő, mint napjainkban. Tehát elképzelhető, hogy miközben egy táj őshonos fajokészlete a

glaciálisban és az interglaciálisban zömében nem különbözik, addig a tájon belüli élőhelyek fajkombinációi jelentősen eltérők lehetnek.

A *Koenigia islandica*-t a Kárpát-medencéből Járai-Komlódi (1966) adatolta a Würm Brørup interstadiálisából (kb. 60 ezer évvel ezelőtt; a pontos kormeghatározás azóta megkérdőjelezhetővé vált, Jakab Gusztáv szóbeli közlése, 2023). Az adat alapján a Würm ezen időszakára Járai-Komlódi (2003) humid tundrális környezetet feltételezett a faj jelenkori európai areája alapján (északi, tipikus tundrális elem). Azonban a jelenlegi mongóliai erdőssztyepp-zónában ( $-2\text{ }^{\circ}\text{C}$  ÉKH) források és folyóparti vizes élőhelyek iszapos részein fordul elő a faj (saját megfigyelés), melyek táji környezetében fajgazdag rétsztyeppék és erdők találhatók, tundrák pedig nincsenek (2.9. ábra). A faj mongóliai élőhelypreferenciája alapján kérdésessé válik, hogy milyen élőhelyen fordulhatott elő a Kárpát-medencében a Würm idején a faj, és óvatosságra int tundraindikátorként való értelmezésével kapcsolatban.



2.9. ábra. A *Koenigia islandica* olyan tájakban is előfordul Dél-Szibéria erdőssztyepp-zónájában, ahol nincs a tájon belül tundrális vegetáció (A, B: a faj előfordulási lokalitása egy ártéri víztest szegélyében; B: környező táj fajgazdag rétsztyeppje). (Fényképek: Molnár Á. P.)

#### 2.4.1.4. Állatok

A Flórakontinuitás-hipotézis logikája átvihető bizonyos állatcsoportokra is, mely felvetés összhangban van az extramediterrán refúgiumok koncepciójával (Schmitt 2007; Stewart et al. 2009; Varga 2009; Schmitt & Varga 2012; Kirschner et al. 2020; Sümegi et al. 2022).

Populációk lokális LGM-kori túlélését már bizonyították, vagy erre utaló adatok alapján felvetették néhány olyan faj esetében is, amelyekről nem volt „magától értetődő”, hogy túlélhették az LGM-et helyben. Ilyen például a *Parnassius mnemosyne* (Pecsenye et al. 2016), a *Salamandra salamandra* (Vörös et al. 2016), a *Nannospalax* spp. (Németh et al. 2020), a *Dolichophis caspius*

(Mahtani-Williams et al. 2020), illetve két götefaj, a *Triturus cristatus* és a *Lissotriton montandoni* (Wielstra et al. 2017). Több tipikus pleisztocén-kori faunára jellemző emlősfajnál is kimutatható a késő-pleisztocén–holocén folytonosság az archeológiai adatok alapján (Németh Attila írásbeli közlése, 2023). Továbbá a madarak LGM-kori lokális fajgazdagságát modellezések alapján feltételezik (Végyvári 2023).

Bizonyos állatcsoportoknál a flóra hidegtűrőségére vonatkozó elemzéshez hasonló módszerrel becsülhető lehetne a lokálisan túlélő fajok potenciális köre [pl. a szerecsensáska (*Celes variabilis*), a sztyeppelejtősáska (*Arcyptera microptera*), a tűzok (*Otis tarda*), a kékvércse (*Falco vespertinus*) és a szalakóta (*Coracias garrulus*) előfordul ma olyan éves középhőmérsékletű klímán, mint amilyen Magyarország területén volt az LGM idején; lásd GBIF].

#### 2.4.1.5. Szomszédos régiók

Ugyan a Flórakontinuitás-hipotézis kidolgozása a Kárpát-medencére történt meg, de több közép-európai régióban is hasonló túlélési arányok feltételezhetők, például a Kárpátok északi és keleti előterében (pl. Románia, Moldova, Közép- és Nyugat-Ukrajna, Dél-Lengyelország), valamint Csehország és Dél-Németország területén.

#### 2.4.1.6. Jövőbeli kutatások inspirálása

Remélhetőleg a Flórakontinuitás-hipotézis további kutatásokat ösztönöz majd. Az LGM alatti élőhelyek fajgazdagságáról alkotott ismereteinket jelentősen bővíthetnék a hasonló klímájú régiók részletesebb vizsgálatait, illetve további paleoökológiai kutatásokat. Elképzelhető, hogy a paleoklimatikai modellek pontosabbá válásával, biológiai paramétereik bővülésével és finomodásával (lásd Brun et al. 2022) precízebb becslések készíthetők majd azon fajok elterjedési területéről, amelyek potenciálisan túlélhették helyben az LGM-et. Azonban a klímaalapú modellek mindig korlátozottak lesznek, mindig csupán lehetőséget fognak tudni megállapítani, mivel:

- 1) A fajok elterjedési területe nem írható le csupán a makroklímával (pl. Ludwig et al. 2019; Germain & Lutz 2020; Hellegers et al. 2020; Willner et al. 2023).
- 2) Nincs megbízható modern analógiája az LGM-kori Kárpát-medencei klímának, különösen az akkoriban sokkal alacsonyabb CO<sub>2</sub>-szint miatt (Jouzel et al. 1993).
- 3) Ugyancsak nincs recens táji analógiája az ökológiai rendszereknek (Magyari et al. 2014a; Varga 2009). Például az adott élőhelyen belüli faj–faj kölcsönhatások nagyon tájspecifikusak, nem reprodukálhatók (adott flóra fajai vannak kölcsönhatásban). Vagy például az élőhelyet érő külső biotikus hatások is nagyon meghatározók lehetnek, ugyanis például egy természetes herbivór-faunával és tűzrezimmal működő tájban egészen más az élőhelyek belső dinamikája (Czyzewski et al. megjelenés alatt), ezért jelentősen különbözhetnek a fajok lokális terjedési lehetőségei, például egyes klimatikus változások kisléptékű lekövetése egészen más ütemű lehet, mint a jelenlegi tájainkban.

A Flórakontinuitás-hipotézis teszteléséhez további paleoökológiai és filogenetikai bizonyítékokra van szükség, ezért kiemelten fontosak ezek a kutatási irányok.

A jövőbeli filogenetikai kutatások céljainak meghatározásához érdemes lehet figyelembe venni a hidegtűrési elemzés eredményeit. A fajlistából ki lehetne választani például különböző fajokat az alapján, hogy mennyi referenciaterületen kerültek elő. Ha azt kapjuk, hogy a sok referenciaterületről kimutatott fajok között is vannak olyanok, amelyek bizonyíthatóan LGM utáni bevándorlók, akkor az elemzés eredménye hibásnak nyilvánítható. Egy ilyen teszteléssel tehát validálni, illetve pontosítani lehetne a hidegtűrőség-vizsgálat eredményeit. Továbbá érdekes filogenetikai vizsgálati lehetőségeket vetnek fel az alábbi jelenségek is:

Vannak olyan fajok például, amelyekről – a mai előfordulásaik alapján – feltételezhető lenne, hogy túlélhették helyben az LGM-et, mégsem kerültek bele a fajlistába (egy referenciaterületen sem fordultak elő). Például olyan alföldi/dombsági fajok, amelyek előfordulnak napjainkban hűvösebb montán/szubalpin gyepekben is, mint például az *Asyneuma canescens*, a *Carex michelii*, az *Iris graminea* és a *Pulsatilla pratensis*. Vagy például lápi fajok, mint a *Hottonia palustris* és az *Urtica kioviensis*. Továbbá olyan fajok, amelyek nagyon gyenge terjedési képességűek napjainkban (és nehezen elképzelhető, hogy korábban lényegesen jobban tudtak volna terjedni, hegységeken, ártereken keresztül), például az *Ajuga laxmannii*, a *Satureja montana* és a *Sternbergia colchiciflora*.

Néhány fajt valószínűleg azért nem sikerült hidegtűrőként azonosítani, mert (szub)pannon endemizmusok (pl. *Cirsium brachycephalum*, *Ferula sadleriana*, *Linum dolomiticum*, *Plantago schwarzenbergiana*), és szűk elterjedési területük miatt nem fordulnak elő egyik referenciaterületen sem. Egy kis területű area nem feltétlenül jelenti azt, hogy a faj nem képes elviselni a hideg klímát, sőt ezek a fajok regionális endemizmusok, valószínűleg a térségben fejlődtek ki, és nagyon eltérő éghajlati időszakokat élhettek túl helyben.

Ezzel szemben a hidegtűrőség-elemzés fajlistája olyan fajokat is tartalmaz, amelyek túlélése az LGM idején ökológiai szempontból kevésbé tűnik valószínűnek (pl. melegkedvelő vagy atlanti fajok, mint az *Asphodelus albus*, a *Cotinus coggygria* és a *Hedera helix*). Ezek a fajadatok két okból kerülhettek bele a hidegtűrőség-listába: 1) telepített egyedek, melyek ugyan túlélnek, de nem szaporodnak; 2) spontán előforduló egyedek. Ez a kérdéses fajokra ellenőrizhető, és amennyiben az utóbbi, akkor érdemes a filogenetikájukkal foglalkozni.

További genetikai vizsgálatok és új kutatási módszerek fejlesztése (pl. paleopollenek elektronmikroszkópos és genetikai vizsgálatai, metagenomika) számos további fajt adathozhatnak a Kárpát-medence LGM-kori flórájából. Ugyanakkor sok faj kimutatása palinológiai módszerekkel nehézségekbe ütközik (pl. rovarbeporzású fajok, víztestektől távol növe – pl. szárazgyepi – fajok; Meltsov et al. 2011), és egy teljes flóra filogenetikai mintázatainak elemzése költséges és időigényes folyamat.

A Flórakontinuitás-hipotézis a hazai LGM-kori tájakról alkotott képünket is átírhatja, mert a korábban fajszegénynek gondolt, sivár tájak helyett a mai tájakból ismerős fajok alkotta fajgazdagság lehetett jelen (2.10. és 2.11. ábra).



2.10. ábra. Korábban azt feltételezték, hogy a Kárpát-medence tájai az LGM idején fajszegények voltak. Ennek a feltételezésnek hatására a közép-európai tájakról készült LGM-ábrázolásokon többnyire alacsony fajgazdagságú élőhelyeket láthatunk (Illusztráció: Zsoldos Márton, 2016).



2.11. ábra. A flórakontinuitás-hipotézis szerint az LGM idején a Kárpát-medencében olyan fajgazdag élőhelyek lehettek, amelyek a ma is előforduló őshonos növényfajok túlnyomó részét tartalmazták. Az illusztráció a Mátra déli előterét ábrázolja egy LGM-kori nyárközepi időpontban. Az előtérben szereplő fajok a táj mai flórájából lettek válogatva a hidegtűrőség vizsgálat és a filogenetikai eredmények alapján (megnevezéseiket lásd az 10.2. mellékletben). A táj vegetációmintázatának és állatvilágának ábrázolása a releváns paleoökológiai és archeozoológiai kutatásokra alapul (Illusztráció: Zsoldos Márton, 2023).

## 2.4.2. A Flórakontinuitás-hipotézis természetvédelmi vonatkozásai

A Flórakontinuitás-hipotézis tesztelése évtizedeket vehet igénybe, ezért a hipotézis-generáláshoz felsorakoztatott érvek alapján javasolt már addig is eszerint az új hipotézis szerint gondolkodnunk az ökológiai rendszereink védelmének tervezésekor, mely elsősorban az őshonos fajaink lokális populációinak erősebb védelmében nyilvánulhat meg. A hazai és az európai természetvédelmi stratégiákban is elképzelhető, hogy javasolt módosításokat végezni annak fényében, hogy Közép-Európa tájainak flórái sokkal idősebbek lehetnek, mint korábban gondoltuk (pl. magterjesztési régiók, kiemelt jelentőségű fajok és élőhelyek listája).

### *2.4.2.1. Fajok védelme élőhelyvédelmen keresztül*

A természeti örökségünk megőrzésében rendkívül fontos lehet az olyan élőhelyek védelmének erősítése, melyekben magas a hidegtűrőség-vizsgálatban listázott, potenciális LGM-túlélő növényfajok aránya (illetve a nem listázott, de endemikus és/vagy nehezen terjedő fajok aránya), ugyanis az ilyen élőhelyek idősebb lokális evolúciós vonalakkal rendelkező populációkat őriznek. Például egy adott tájrészben a jelentősen elszigetelt, kisméretű, fragmentált, fajgazdag gyepek esetében fokozottabb védelemre lenne szükség az elcserjésedés vagy az inváziós fajok térhódításának megakadályozása érdekében (2.12. ábra). Előfordulhat, hogy olyan populációkat veszítünk el ilyen esetekben, amelyek évtízezredek óta jelen vannak a tájban, így hosszú távú helyi evolúciós vonalat képviselnek.



2.12. ábra. Jelentős természetvédelmi problémát tud okozni a gyepek homogén elcserjésedése abban az esetben, ha táji szinten ritka fajok állományainak kipusztulását eredményezi. Domsági környezetben a völgyoldalokban fennmaradt sztyepprétek (A), míg síksági környezetben a szántók közé ékelődő löszgyepek vagy üde gyepek (B) homogén elcserjésedése jelent gondot (Fényképek: Molnár Á. P.).

#### 2.4.2.2. Fajvédelem lokális terjesztéssel

Néhány faj – gyakran ritka és védett fajok – meglepően alacsony terjedési képességgel rendelkeznek napjainkban (Molnár & Botta-Dukát 1998; Hermy et al. 1999). Az alacsony terjedési

képességük egyik lehetséges magyarázata a hosszú távú helyi fennmaradásuk, tehát nem történt szelekció nagyobb távolságú terjedésre a holocén során. Javasolható az ilyen fajokat az ökológiai helyreállítások során lokálisan olyan területekre terjeszteni, ahová csupán a korlátozott terjedési képességük miatt nem tudnak spontán visszatelepülni (lásd Molnár 2020).

A korlátozott terjedőképességük másik lehetséges oka, hogy a jelenlegi klíma szuboptimális számukra (de ez a jövőben változhat egy újabb glaciális ciklus beindulásával). Ezen fajok esetében is nagy szerepe lehet a faj hosszú távú lokális fennmaradásában (és ezáltal a tájadaptív, akár több tízezer éves evolúciós vonal megmaradásában) annak, hogy a tájban minél több életképes populációt hozunk létre.

Úgy vélem, hogy a nemrégiben kijelölt propagulum-terjesztési zónák (Durka et al. 2017; Cevallos et al. 2021) túl nagy méretű terjesztési régiókat határoznak meg, melyben a helyi populációk elsődleges genetikai állományának védelme nem feltétlenül tud megvalósulni. Ehelyett – a gyakorlati megvalósíthatóság szempontjait is figyelembe vevő – legközelebbi populációk használatának elvét javaslom alkalmazni a természetvédelmi célú élőhely-helyreállítások során (Molnár 2020).

### 3. A PESZÉRI-ERDŐ TÖRTÉNETI ÖKOLÓGIAI ELEMZÉSE

#### 3.1. Bevezetés

A természetközeli erdőssztyepek Eurázsia-szerte drasztikusan csökkentek az utóbbi évszázadokban, mely folyamat Európában még hangsúlyosabb, mint a közép-ázsiai területeken (Erdős et al. 2018). Magyarországon az erdőssztyepp-erdők (Euro-szibériai erdőssztyepp-tölgyesek – 91I0\*) 92%-a eltűnt az elmúlt három évszázadban (Biró et al. 2018), a nyíltabb és zártabb homoki tölgyesek a Kiskunságban csupán néhány foltban maradtak fenn (Bölöni et al. 2011), melyek közül az egyik legjelentősebb a Peszéri-erdő, ahol nem csupán idős állományok találhatóak, de újonnan létrejövő, nyílt homoki tölgyesek is előfordulnak (Molnár et al. 2017).

A megmaradt erdőssztyepp-erdők ökológiai állapota nagyon eltérő (Molnár & Kun 2000), természetvédelmi kezelésük igen részletes dinamikai háttérismeretet igényel (Molnár 2014a). Az ilyen célú kezelések tervezésében egyre nagyobb hangsúly kerül az adott ökológiai rendszer történetének ismeretére (Biró & Molnár 2010).

A Peszéri-erdő hazánk egyik utolsó tölgyes alapláncos homoki erdőssztyepp-mozaikja (Molnár & Kun 2000), mely olyan megritkult növényfajoknak ad otthont, mint például az *Anemone sylvestris*, *Iris arenaria*, *Gladiolus palustris*, *Jurinea mollis*, *Pulsatilla pratensis*, *Peucedanum arenarium*, *Sternbergia colchiciflora*, illetve rovarfajoknak, mint az *Euphydryas maturna* és a *Bolbelasmus unicornis*. Emellett számos közösségi jelentőségű Natura 2000-es élőhely fordul elő a Peszéri-erdő területén belül (2340\*, 6260\*, 91I0\*, 91N0\*, 6410, 7230) (Máté & Vidéki 2015; Erdélyi & Hartdégén 2020).

##### 3.1.1. Problémafelvetés

A Peszéri-erdő elmúlt három évszázadának történeti elemzését elsősorban a természetvédelmi tervezések során felmerülő kérdések motiválták, tehát például milyen gyepp-erdő-cserjés mozaikosság a kívánatos, milyen kezelés szükséges a gyepeken, milyen beavatkozásoknak köszönhető a mai állapot? A kutatás megkezdését másodsorban pedig a terület vegetációdinamikai vizsgálata során talált anomáliák inspirálták, ugyanis a Peszéri-erdő erdei specialista növényfajokban igen szegény, és a huzamos erdőborításra utaló rozsdabarna erdőtalaj is csupán apró foltokban található meg az erdő területén (a környező buckásokban viszont gyakorinak tekinthető). Eközben az erdő apró tisztásain és nyílt erdőiben számos gyepi és szegélyfaj fordul elő, és a 20. század elejére kipusztult növény- és rovarfajok közül is több a gyepekhez kötődött (pl. Peszéri-erdőből: *Melanargia russiae*, *Onconotus servillei*, *Oxytripia orbiculosa*, vélhetően a Peszéri-erdőből: *Bradyporus dasypus*).

Emellett a vizsgálatot időszerűvé tette az is, hogy az előzetes vizsgálatok alapján (lásd Molnár 2019b) meglepően nagyszámú forrás áll rendelkezésre a Peszéri-erdő múltjából, ennek ellenére még nem készült az átfogó történeti elemzése. Korábban a Peszéri-erdő az erdőssztyepp-erdők között alulkutatottnak számított (Molnár & Kun 2000), mára viszont a természetvédelmi kutatások célkeresztjébe került (lásd pl. Molnár et al. 2017; Andrési et al. 2020; Erdélyi et al. 2021, 2023; Fejes et al. 2023; Höhn et al. 2023), ezáltal a történeti vizsgálat eredményei számos egyéb kutatás számára is tartalmazhatnak hasznos információkat.

### 3.1.2. Célkitűzések

Természetvédelmi szempontból érdekes és fontos kérdés, hogy a Peszéri-erdő különleges fajkészletet őrző élőhely-mozaikja milyen állapotokon keresztül jutott el a mai, még mindig értékes, de egészen más jellegű állapotba.

Vizsgálatom célja feltárni a Peszéri-erdő elmúlt 250 éves ökológiai történetét, hogy ezzel jobban megértsük az értékes fajok kipusztulásának okát, és a túlélők jövőbeli fennmaradásának kulcsát. A kutatás gyakorlati célja, hogy történeti információkkal segítse a Peszéri-erdő természetvédelmi kezelésének tervezését.

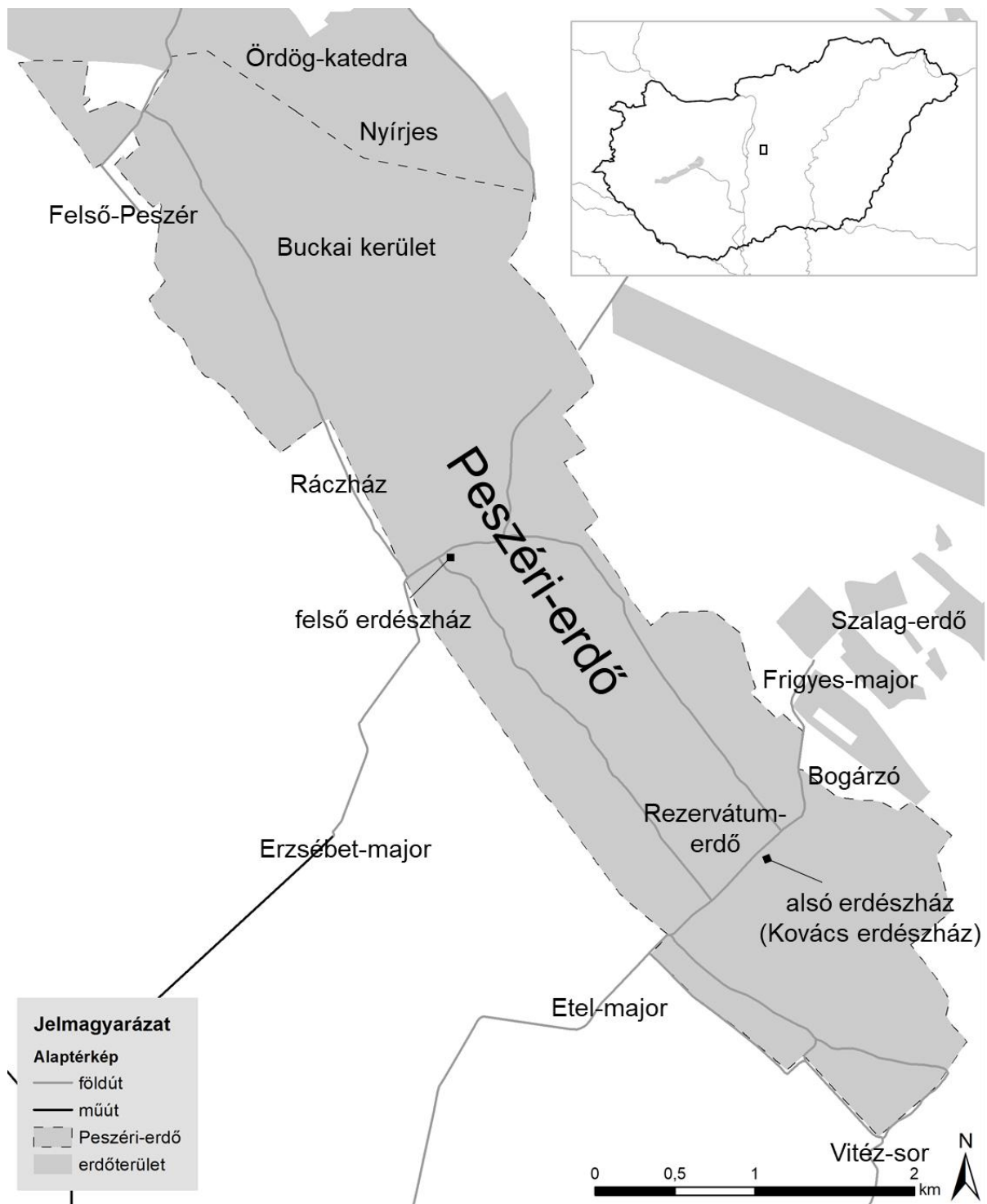
A fenti kérdéseket az alábbi részletesebb célkitűzésekkel vizsgálom:

- 1) Milyen vegetációs karaktere volt az erdészeti átalakítások előtt a Peszéri-erdőnek, és ez hogyan változott meg azóta?
- 2) Hogyan befolyásolta a gazdálkodás az erdőállományokat és a gyepeket az elmúlt 250 évben, és ez milyen hatással lehetett az értékes fajokra?
- 3) Mi okozhatta az értékes fajok egy részének kipusztulását, és mi segítheti a megmaradt fajok hosszú távú megőrzését?

## 3.2. Anyag és módszer

### 3.2.1. A terület leírása

A Peszéri-erdő (másik helyi nevén Nagy-erdő) az Észak-Kiskunságban helyezkedik el, Kunpeszér településtől észak-keletre (N47.10, E19.30; 3.1. ábra). A vizsgálati terület a Peszéri-erdő kiemelt jelentőségű természetmegőrzési terület (HUKN20002) nagyobb részét alkotó, 1152 ha-os erdőtümb (a Natura 2000 terület része még a Szalag-erdő is, mely jelen tanulmányban nem kerül tárgyalásra). A térségben az éves középhőmérséklet 12,2 °C (1993–2022; [http4](#)), az éves átlagos csapadékmennyiség 530–570 mm, az uralkodó szélirány északnyugati (Kocsis 2018).



3.1. ábra. A Peszéri-erdő elhelyezkedése és jelentősebb helynevei.

Az erdő egy ÉNy–DK irányú homokbucka-vonulaton található, két oldalról mélyebb térszínnek határolják. Talajai a meszes homoktalajok különböző típusai. A rozsdabarna erdőtalaj nagyon sporadikus a Peszéri-erdő területén. Egy eltemetett szintről van szóbeli közléses forrás az erdő középső részéből (Jakab Gergely szóbeli közlése, 2019), a 29/A erdőrészletben<sup>4</sup> ismert egy nagyon

<sup>4</sup> A szövegben használt erdőrészlet-megnevezések a 2018-as üzemterv alapján szerepelnek (lásd 10.3. melléklet).

kezdetleges rozsdabarna elszíneződés (saját megfigyelés), továbbá a 45/F és E erdőrészlet területén vannak nagyobb rozsdabarna foltok (saját megfigyelés). A környező buckásokban viszont rendszeresen nagyobb kiterjedésben is megfigyelhető a rozsdabarna erdőtalaj, buckaoldalban vagy sík részeken (Dabastól Tatárszentgyörgyön keresztül Kunbaracsig; AGROTOPO adatbázis; saját megfigyelés).

A területről rendelkezésre álló nagyfelbontású LIDAR-felvétel alapján elmondható, hogy a Peszéri-erdő területének nagy részén már történt valamilyen jellegű talajbolygatás (Molnár 2021). Az erdő jelenlegi kiterjedésének a 60%-a másodlagos felszínű (talajbolygatás biztosan történt), a 36%-a elsődleges felszínű (talajbolygatás biztosan nem történt), 4%-a pedig bizonytalan vagy egyéb bolygatással érintett (pl. vaditató, udvar). A LIDAR-felvételen az erdő területén számos kör vagy négyzet alakú apró sáncolás található, melyeket zömében a 18. század óta hozhattak létre.

Az Árpád-korban elszórt, aprófalvas településrendszer volt a környező tájban (Czagányi 2000). A mai Peszéri-erdő nyugati peremén volt megtalálható a török hódoltság idején elnéptelenedett Peszér falu (Czagányi 2000; Pánya István szóbeli közlése, 2021), és az erdőtől északra lehetett Hartján település (Czagányi 2000). Peszér falu templomának romjait a 18. századi térképek még jelölik (Kneidinger 1778; Első Katonai Felmérés 1783).

### 3.2.1.1. Növényzet

A Peszéri-erdő alapmátrixát napjainkban akácok (*Bromo sterilis-Robiniatum*; S1<sup>5</sup>) és homoki nyáras-tölgyesek (*Polygonato latifolio-Quercetum roboris*, *Populo canescenti-Quercetum roboris*; L5, M4, RB) alkotják, amelyekben homoki sztyepprétek (*Astragalo austriaci-Festucetum sulcatae*; H5b, H4), nyílt homoki gyepek (*Festucetum vaginatae*; G1), kékperjés nyíreszek (RB), kékperjés rétek (*Molinio-Salicetum rosmarinifoliae*) és zárt cserjések (*Pruno spinosae-Crataegum*) fordulnak elő foltszerűen (Erdélyi & Hartdében 2020; 3.2. ábra).

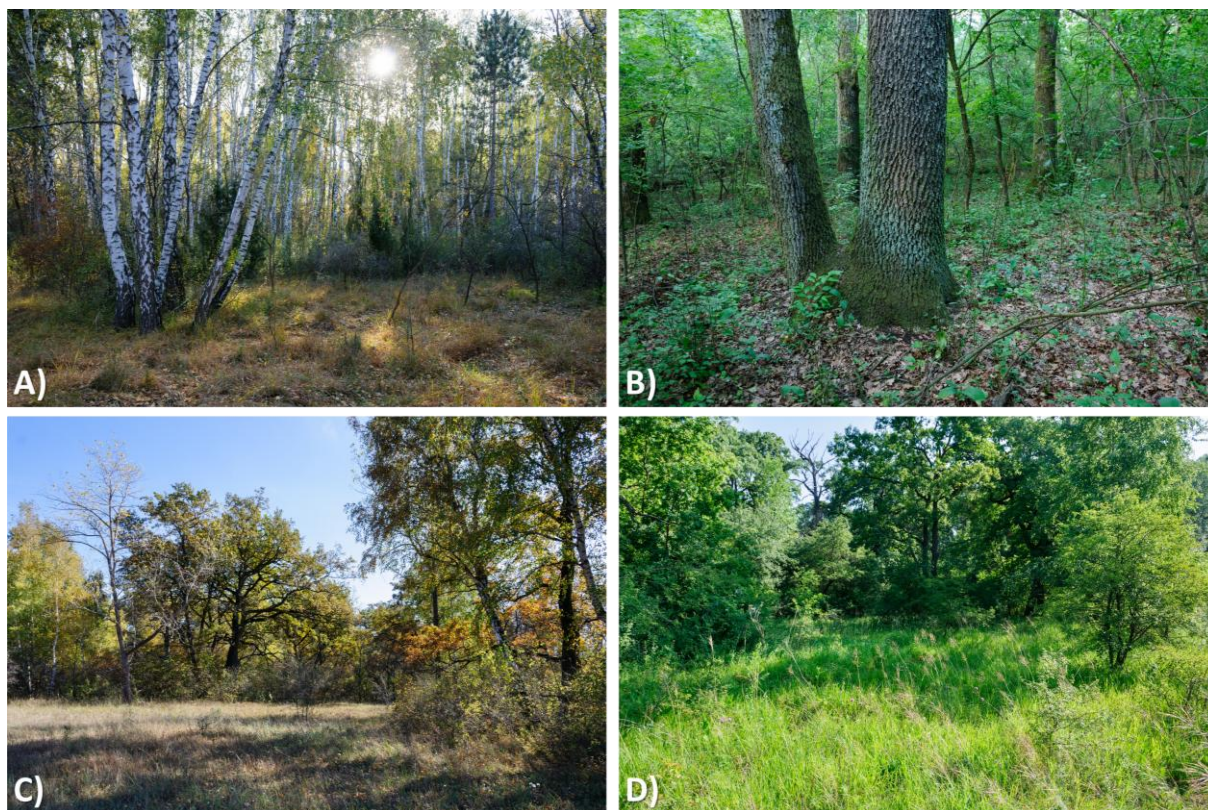
A Peszéri-erdőben jelenleg alacsony azoknak az erdei specialista növényfajoknak a száma, amelyek rossz terjedőképességük miatt a hosszú távú erdőborítás indikátorainak tekinthetők (recens adat: *Arum cylindraceum*, *Circaea lutetiana*, *Convallaria majalis*, *Galeopsis pubescens*, *Lithospermum purpureocaeruleum*, *Neottia nidus-avis*, *Polygonatum latifolium*; archív adat: *Lathyrus vernus*, *Vitis sylvestris*; továbbá kétes őshonosságú fajok: *Acer tataricum*, *Carpinus betulus*, *Corylus avellana*, *Viburnum lantana*), miközben a környező erdőkben számos további faj előfordul (pl. Kunbaracs: *Acer tataricum*, *Carpinus betulus*, *Corylus avellana*, *Salvia glutinosa*, *Viburnum lantana*; Gyón: *Paris quadrifolia*, *Salvia glutinosa*, *Scilla vindobonensis*, *Stachys sylvatica*, Pusztaavacs: *Salvia glutinosa*). A huzamos erdőborítás miatt kisavanyodott homoki gyepekre jellemző fajok közül a *Rumex acetosella* van jelen (csak sporadikusan), míg a *Jasione montana* és a *Corynephorus canescens* hiányzik a Peszéri-erdőből és környezetéből (vö. Pusztaavacs, Csévharaszt, Nagykőrösi-erdő, ahol ezek a fajok gyakoriak).

Az erdő tisztásain és nyílt erdőiben számos gyepi és szegélyfaj fordul vagy fordult elő (recens adat: *Anemone sylvestris*, *Campanula glomerata*, *Carex humilis*, *Ephedra distachya*, *Festuca wagneri*, *Gentiana crutiata*, *Gladiolus palustris*, *Iris arenaria*, *Jurinea mollis*, *Peucedanum*

---

<sup>5</sup> A bekezdésben használt kódok az ÁNÉR 2011 (Bölöni et al. 2011) élőhelyosztályozási rendszer élőhelytípus-kódjai.

*arenarium*, *Pulsatilla pratensis*, *Seseli libanotis*, *Sternbergia colchiciflora*; archív adat: *Astragalus exscapus*, *Dracocephalum austriacum*, *Geranium sanguineum*, illetve *Dianthus diutinus* melyről csak feltételezhető, hogy az erdő területén fordult elő).



3.2. ábra. A Peszéri-erdő jellegzetes élőhelytípusai: A) kékperjés nyíres; B) idős homoki zárt kocsányostölgyes (L5); C) a Rezervátum-tisztás nyílt homoki tölgyese (M4\*H5b\*G1) és D) élesmosófüves szegélye (M4\*H4). (Fényképek: Molnár Á. P.)

### 3.2.2. A tájhasználat-történeti elemzés módszere

A vegetáció változásának történeti elemzését a Peszéri-erdő aktuális vegetáció-dinamikai elemzése (lásd Molnár et al. 2017), illetve a környező táj történeti ökológiai elemzése előzte meg (lásd Molnár 2019a). A Peszéri-erdő történeti elemzéséhez részletes forrásgyűjtést végeztem.

Kulcsszavas kereséseket az alábbi nagyobb adatbázisokban végeztem (kulcsszavak: Peszéri-erdő, Peszér, Kunpeszér, környező települések nevei, helynevek stb.). A keresési találatokat szisztematikusan néztem végig:

- Arcanum Digitális Tudománytár ([adtplus.arcanum.hu](http://adtplus.arcanum.hu)) – 1228 tétel;
- Hungaricana Könyvtár ([library.hungaricana.hu](http://library.hungaricana.hu)) – 962 tétel;
- The Biodiversity Heritage Library ([biodiversitylibrary.org](http://biodiversitylibrary.org)) – 224 tétel;
- Elektronikus Periodika Archívum és Adatbázis ([epa.oszk.hu](http://epa.oszk.hu)) – 529 tétel;
- Magyar Nemzeti Múzeum Régészeti adatbázisa ([archeodatabase.hnm.hu](http://archeodatabase.hnm.hu)) – 28 tétel;
- Magyar Néprajzi Múzeum Fényképgyűjteménye ([gyujtemeny.neprajz.hu](http://gyujtemeny.neprajz.hu)) – néhány száz tétel.

A következő témakörökben teljességre törekvő irodalmi feldolgozás készült: a Peszéri-erdőre vonatkozó botanikai, rovtartani, talajtani és erdészeti publikációk; a környező települések helytörténeti tanulmányai; a környező településeket említő késő középkori oklevelek; a Peszér környéki erdeifenyő-említések. Továbbá megtörtént a Ráckevei uradalom 34 dobozos erdőgondnoksági iratanyagából 18 doboz átnézése (Magyar Nemzeti Levéltár, Országos Levéltár); Anton Kerner 102 florisztikai cikkéből (Kerner 1869–1879) a Peszér környékére vonatkozó említések kigyűjtése; Boros Ádám naplójából (Boros 1915–1972) a Kunpeszér környékére vonatkozó részletek kigyűjtése és digitalizálása; a hazai digitalizált herbáriumi gyűjtemény-nyilvántartásokból (Magyar Természettudományi Múzeum, Debreceni Egyetem) a Kunpeszér környéki települések herbáriumi anyagainak lekérdezése.

A 20. század második felének történeti eseményeire vonatkozóan 2018 és 2021 között 9 személlyel készítettem félig strukturált interjúkat Newing et al. (2011) módszertana alapján.

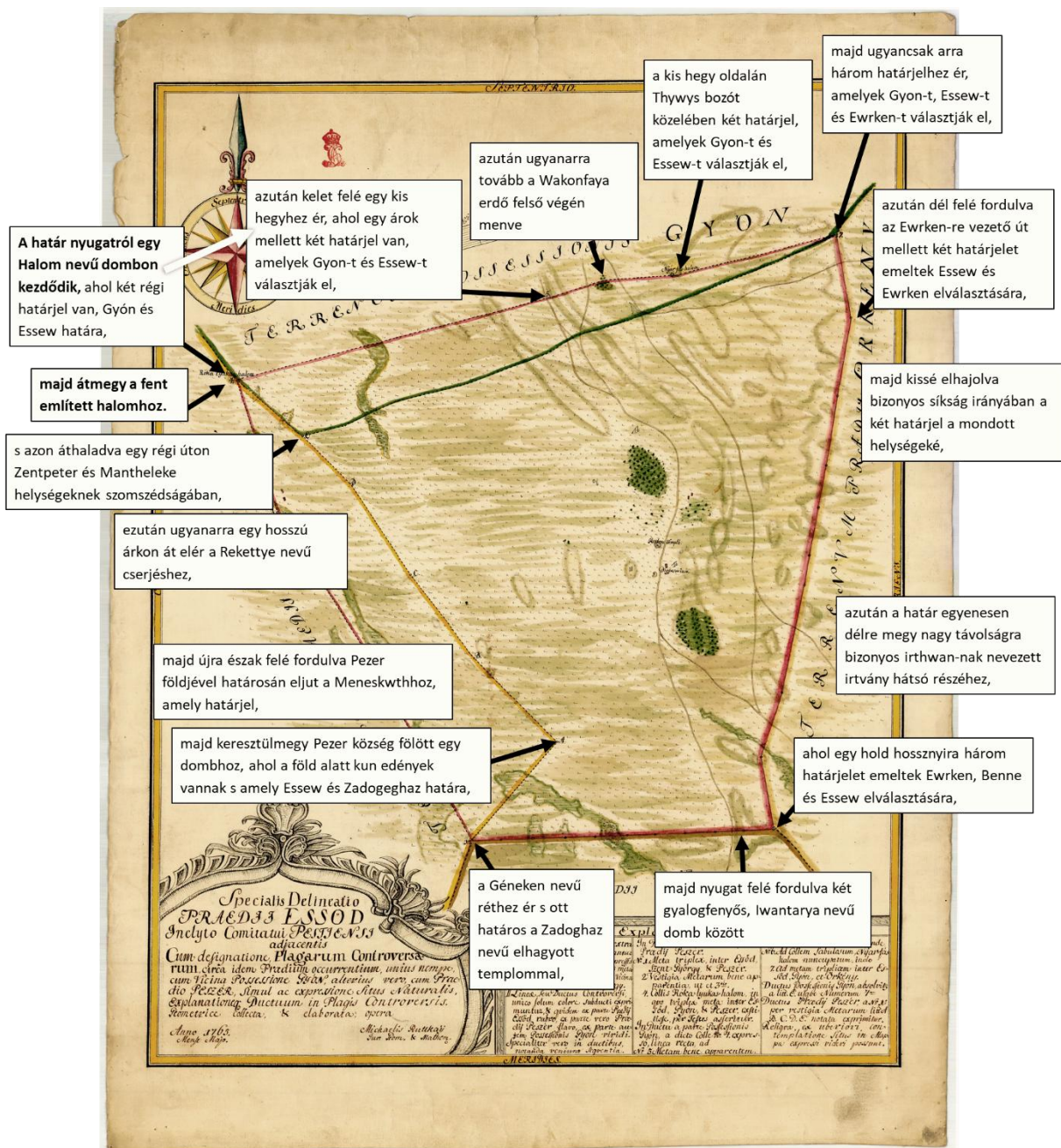
A térképekről leolvasható információk kigyűjtéséhez és feldolgozásához az alábbi forrásokat használtam: kéziratos térképek (Hungaricana–Térképek, MNL), katonai felmérések és a 19. századi kataszteri térképek (Arcanum Adatbázis), archív és közelmúltbeli légifelvételek, műholdképek és térképek (Fentről.hu, Geoshop.hu, Erdőtérkép portál, Google Earth Pro); a Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatóság növénybiotikai adatbázisának Peszéri-erdőre vonatkozó része, továbbá a terület digitális domborzatmodellje (LIDAR-felvétel).

A történeti vizsgálatot megelőzően, illetve annak során terepi vizsgálatokat végeztem, melyek a vegetációdinamikai elemzések mellett (Molnár et al. 2017) mikrodomborzat-elemzésekkel (Molnár 2021), fajelőfordulások regisztrálásával a történeti adatok megbízhatóbb értelmezését voltak hivatottak segíteni. A térinformatikailag kezelhető fedvények rendszerezéséhez a QGIS programcsomagot használtam. A szöveges forrásokat Word programban rendszereztem, melyből egy eredeti szövegrészeket, interjúkat tartalmazó 942 oldalas gyűjtemény jött létre (Molnár 2022).

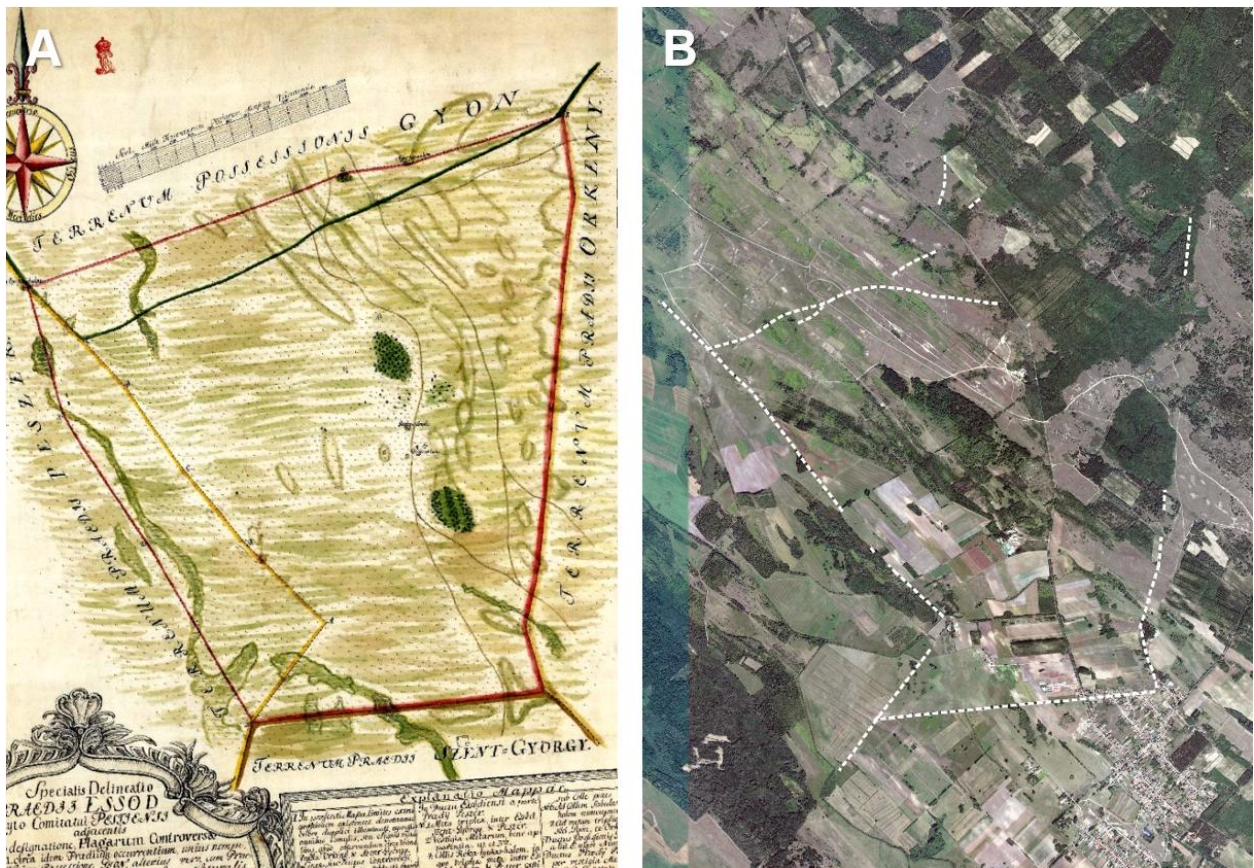
### 3.3. Eredmények és megvitatásuk

#### 3.3.1. A Peszéri-erdő és táji környezete az Árpád-kortól a 18. századig

A Peszéri-erdőről, mint erdőfoltról az első forrás a 18. századból származik (Kneidinger 1778). Ezt megelőzően a tájról és növényzetéről felületes ismereteink vannak. A 13–15. század időszakából a mai Peszéri-erdő környezetéből csupán Gyón és Esső területéről ismertek olyan oklevelek, amelyeknek vegetációs információtartalmuk van. A Peszéri-erdőtől közvetlenül keletre fekvő Esső településhatárának leírását tartalmazó 1385. évi oklevél az akkori Esső település északi határáról tövis bozótot (*Thywys bozót*), délkeleti határpontjáról egy irtványt (*Irthwan-nak nevezett irtvány*), ennek közvetlen közeléből két borókás dombot (*inter duos monticulos juniperosos, Iwantarya nuncupatos*), a déli határról Gyékényes nevű rétet (*Géneken nevű rét*), a nyugati határról lólegeltetésre utaló Ménes-kutat (*Meneskwth*) és egy Rekettyés nevű cserjést (*ad quedam rubetam Rekettye dictam*) említ (MNL OL DL 99040, idézetek Bakács 1982 átiratából). Az oklevél helyjellemzései jól lokalizálhatók a Ruttkay (1765) kéziratos térkép alapján (lásd Molnár 2019a; 3.3–3.4. ábra).



3.3. ábra. Az essői határ 1385. évi határjárásának szövege az 1765. évi határtérképre (Ruttkay 1765) helyezve.



3.4. ábra. Esső-puszta 1765. évi térképe (Ruttkay 1765; A), illetve a napjainkban megtalálható sáncok (B).

Egy 1477. évi oklevél (MNL OL DL 73453) Gyón területéről réteket (*pratium/prata*), berket (*nemus*) és erdőt (*silva*) említ. Az erdőket és berkeket kőrös (*Kerewsberék*), fűz (*quasdam arbores salicum*), különböző nyárok (*Nyaras, Iegenyes*) és talán nyír (*Gyrews* – nyíres) alkothatta az oklevél alapján (szavak jelentése Magyar 1975 szerint). Konkrétan a Peszéri-erdőre lokalizálható erdő- vagy faemlítés még nem került elő a 18. század előtti időszakból, ahogy a terület használatáról sincs információ.

### 3.3.2. A Peszéri-erdő, mint a Ráckevei uradalom része

Peszér-puszta – és vele a mai Peszéri-erdő területe – a 17. században Ráckeve pusztái közé került (Szakály 1994), majd átmenetileg Kecskemét pusztája volt (F. Szabó 1930), de 1736-ban, amikor Ráckeve és pusztái a királyi család birtokába kerültek újra Ráckevéhez került (Miskei 2016). A birtok vezetését 1839-ig a jószágkormányzó, 1840-től a tisztartó látta el, akinek alárendelve Erdőhivatal (Waldamt) működött (Miskei 2016). A főerdész (Waldbereitherr) feladata az erdő- és vadgazdálkodásra terjedt ki (Miskei 2016). A császári és királyi tulajdonban lévő Ráckevei uradalom – melynek részét képezte a Peszéri-erdő is – az 1945. évi földreformkor szűnt meg (Miskei 2016).

### 3.3.3. Erdőállományok

#### 3.3.3.1. 18. század

A 18. század végi térképek következetesen ábrázolják az erdőt (Kneidinger 1778; Első Katonai Felmérés 1783; Anonymus ~1787; Bedekovich 1792; Balla 1792), míg a korábbi térképeken vagy nem tüntették fel az erdőket (Mikoviny 1737), vagy a Peszéri-erdő területe éppen nem szerepelt a térképen (Ruttkay 1763, 1765).

A Peszéri-erdőre, mint erdőállományra vonatkozó legkorábbi forrás egy Ráckevei uradalmat ábrázoló térkép (Kneidinger 1778; 3.5. ábra). A Peszéri-erdőre vonatkozó 18. századi források kizárólag térképek vagy térképen szereplő szövegek.

A 18. század végén a hosszanti erdőtömb középső szakaszát tölgyesként, a délit és az északit nyíres–nyáras erdőként ábrázolják a térképek (Kneidinger 1778; Anonymus ~1787). Kneidinger (1778) két részre osztja az erdőtömböt, az északi részt „*Peszér birtok tölgyes erdeje*”, míg a délit „*nyár és nyír erdő*” megnevezéssel látja el (német nyelven). Anonymus (~1787) latin feliratokat tartalmazó térképe három részre tagolja az erdőt: déli része „*nyárfával vegyes nyíres erdő*”, középső része „*tölgyes erdő*” (benne a felső-erdészházzal), míg az északi része „*a nyíres erdőhöz tartozó*” [értsd a déli részhez tartozó] megnevezést kapta (3.6. ábra). A térkép a tölgyes részt részletesen kidolgozva tisztásokkal tagolt erdőnek, míg a nyáras–nyíres részeket felületesen egy zárt erdőtömbnek ábrázolja, mely ábrázolási különbség az erdőrészek gazdasági hasznosságából származhat, és nem feltétlenül tükrözi a valódi mozaikosságuk különbségét (vö. a későbbi, részletesebb térképekkel).



3.5. ábra. A Kneidinger (1778) térkép az első térképes ábrázolása a Peszéri-erdőnek, egyben a legkorábbi adat az erdőfolt meglétéről.

„Rengeteg fiatal felnövé fája lenne, ha a fák kivágása után nem legeltetnek majd itt.”



„[Az erdőfoltok] legnagyobb részt fiatalok, de a felnövé fákkal végül erdővé gyarapodnának, ha az állatok legeltetéséből majd kimaradnak. A helység színe előtt ezeket kijelölték és megjelenítették, a körös-körül lévő és szomszédos legelőktől pedig el kellett ezeket különíteni.”

3.6. ábra. Az Anonymus (~1787) térkép a rajta található ökológiai relevanciájú információk fordításával (Péterfi Bence fordítása).

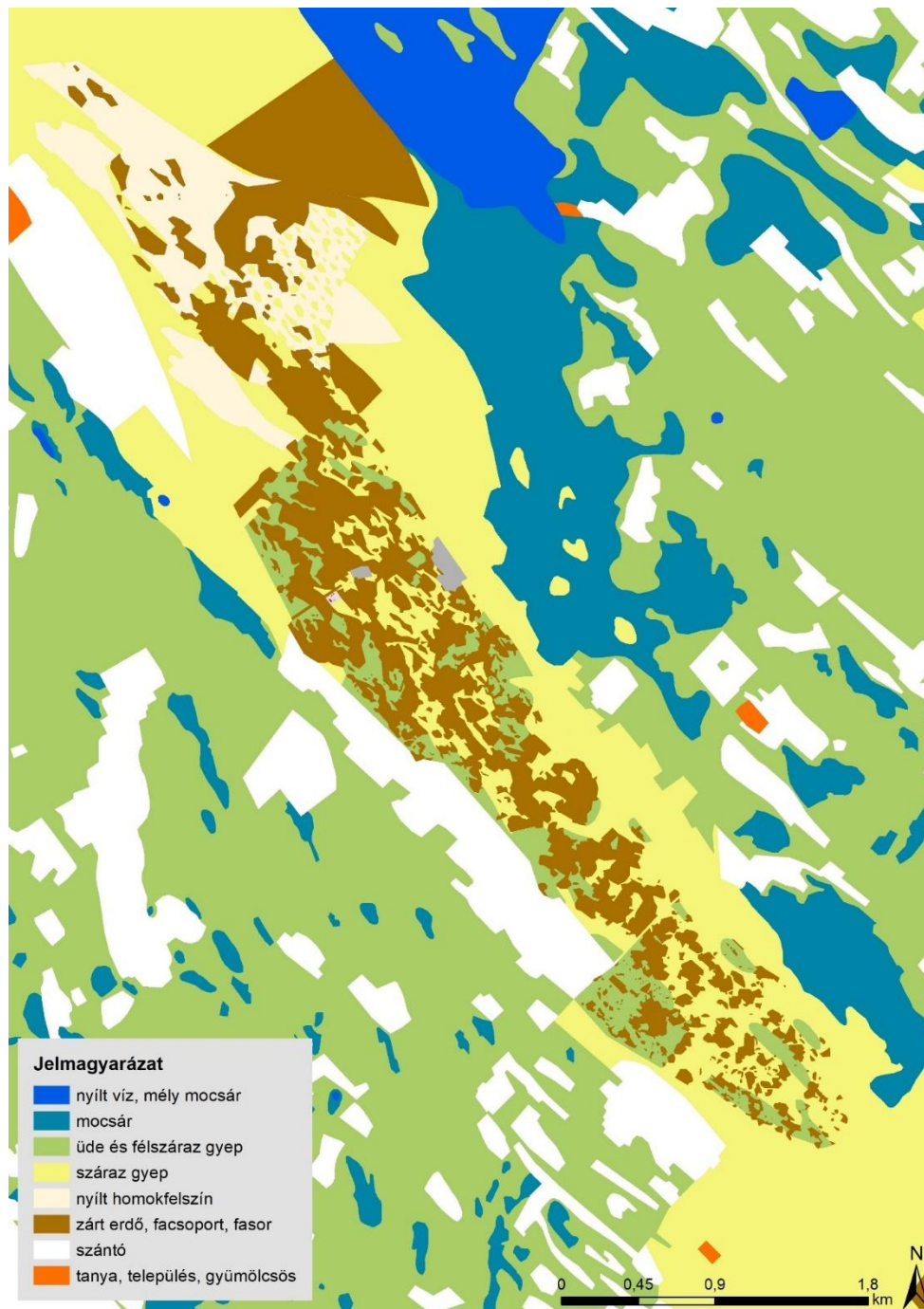
A felső-erdészház már jelen van a 18. század végi térképeken (Kneidinger 1778; Első Katonai Felmérés 1783; Anonymus ~1787). Az ellenőrzött erdészeti jelenlétre utal a déli résznek a kijelölése is, miszerint „a helység [község] színe előtt ezeket [foglalt részeket] kijelölték és megjelenítették [kialakították a határt], a körös-körül lévő és szomszédos legelőktől pedig el kellett ezeket [foglalt részeket] különíteni” (Anonymus ~1787; Péterfi Bence fordítása).

A források szerint a tölgyes „közepes méretbe tartozó” volt (Országleírás 1783), az erdőfoltok mellett „kaszálók”-at és „terméketlen homok miatt fátlan részek”-et tartalmazott (Anonymus ~1787). Az északi rész „igen ritkás nyárfákkal borított, (...) homokos talajú” és „sok fiatal sarjadék van rajta, [ezért] ha a fák kivágása után megkímélnék a legeltetéstől, akkor erdővé sarjadna” (Anonymus ~1787; Péterfi Bence fordítása). A déli rész hasonló az északi részhez, főleg „oldalvást a foglalt részesedések [erdőhatár és erdőfolt között], melyek legnagyobb részt fiatal, végül azonban erdővé alakuló hajtásokkal gyarapodnának, ha a jószágok legeltetéséből majd kimaradnak (Anonymus ~1787; Péterfi Bence fordítása).

Az Első Katonai Felmérés (1783) és a Kneidinger (1778) térkép alapján megállapítható, hogy a 18. század második felében a Peszéri-erdő tömbje egy alapvetően fátlan táji alapmátrixban volt található.

### 3.3.3.2. 19. század

A Peszérei-erdő egy alapvetően fátlan környezetben található markáns erdőfolt maradt a 19. században is (3.7. ábra): „a Peszérei-erdő oázisszerűen fekszik egy kiégett homokpuszta közepén” (Landbeck 1843); „a puszta-peszérei erdő (...) a vizenyős rétság és sivatag homoktenger közepett viruló oázként kerül el” (Frivadszky 1859).



3.7. ábra. A Peszérei-erdő és táji környezete a 19. században [az erdő területén a Blahausch (1846) térképet, a táji környezetben a Harmadik Katonai Felmérést (1882) használtam, a színezést egységesítettem].

A 19. század első felében a Peszéri-erdő a rendelkezésre álló erdészeti térképek (Stulmiller 1839; Blahausch 1846) és szöveges források (Ballabár 1835; Landbeck 1843) alapján gyepekkel erősen tagolt, facsoportok és erdőfoltok változatos mozaikja volt.

Az erdőfoltokat Landbeck (1843) leírása alapján tölgy, nyír, szil, fehér nyár és rezgőnyár, míg Blahausch (1846) térképének jelmagyarázata szerint tölgy, nyár, nyír, szil, erdei fenyő és akác alkotta. A fafajok legrészletesebb felsorolását Frivaldszky<sup>6</sup> (1859) adja meg: „*a Százados Tölgy [Quercus robur], az Ágasbogas Gyertyán [Carpinus betulus], a Dús lombosatóú Kőrös [Fraxinus cf. angustifolia], Sötétzöld Töpolyp [Populus nigra], Suttogó Jegenyé [Populus tremula], Szomorú Nyír [Betula pendula], Buja Fűz [Salix sp.], Sima kérgű Éger [Alnus incana] és Hatalmas Szil [Ulmus minor/laevis], a Terepélyes Vadalma [Malus sylvestris] s Körtefák [Pyrus pyraeaster] díszlenek itt; nem hiányzik még az Örökzöld Fenyő [Pinus sylvestris] s a Boróka [Juniperus communis] sem.*”

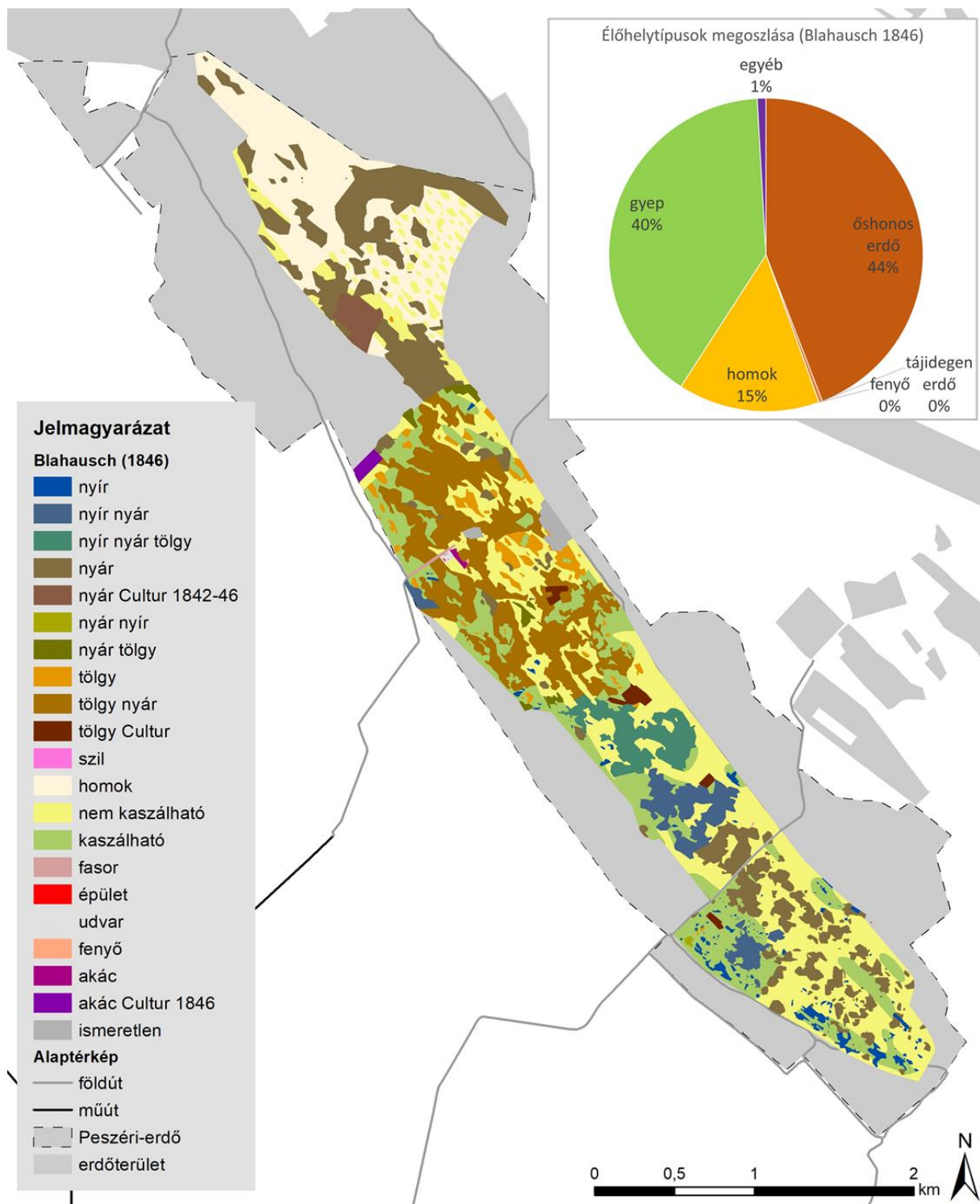
A Blahausch (1846) térkép (3.8. ábra.) alapján az erdő nagyobb vegetációs egységei a következőképpen alakultak: őshonos fafajú erdő 44%, tisztások 40%, nem őshonos fafajú erdők 0,3%, mozgó homokfelszínnek 14,5% (3.9. ábra). A Peszéri-erdő három részre tagolódtott a 19. században: a legészakibb részen futóhomokos, nyárasokat és gyepeket is tartalmazó mozaik volt (Blahausch 1846), a középső rész alapvetően tölgy dominanciájú erdőkből állt (Ballabár 1835; Blahausch 1846), míg a déli részt nyáras–nyíresek alkották (Ballabár 1835; Blahausch 1846; 3.10. ábra). A Peszéri-erdőnek mind a tölgyes, mind a nyíres–nyáras részei tisztásokkal erősen átjártak voltak, tehát a Peszéri-erdő a 19. század első felében egy többnyire fátlan táji alapmátrixban lévő kisebb-nagyobb facsoportok és erdőfoltok hálózataként jellemezhető (Második Katonai Felmérés 1859; Harmadik Katonai Felmérés 1882; Ballabár 1835; Stulmiller 1839; Blahausch 1846). A digitális domborzatmodell (LIDAR-felvétel) és a Blahausch (1846) térkép összehasonlításából kiderül, hogy az erdőfoltok többnyire a buckaközökben voltak, a buckatetők pedig nagyrészt fátlanok voltak, miközben voltak gyepes buckaközök és erdősült buckák is, melyet több írásos forrás is megerősít (pl. Landbeck 1843; Frivaldszky 1859). Az aprófoltos gyeperdő mozaikosságából adódik, hogy jelentős volt a szegélyélőhelyek kiterjedése (lásd a gyepeket tárgyaló fejezetben).

---

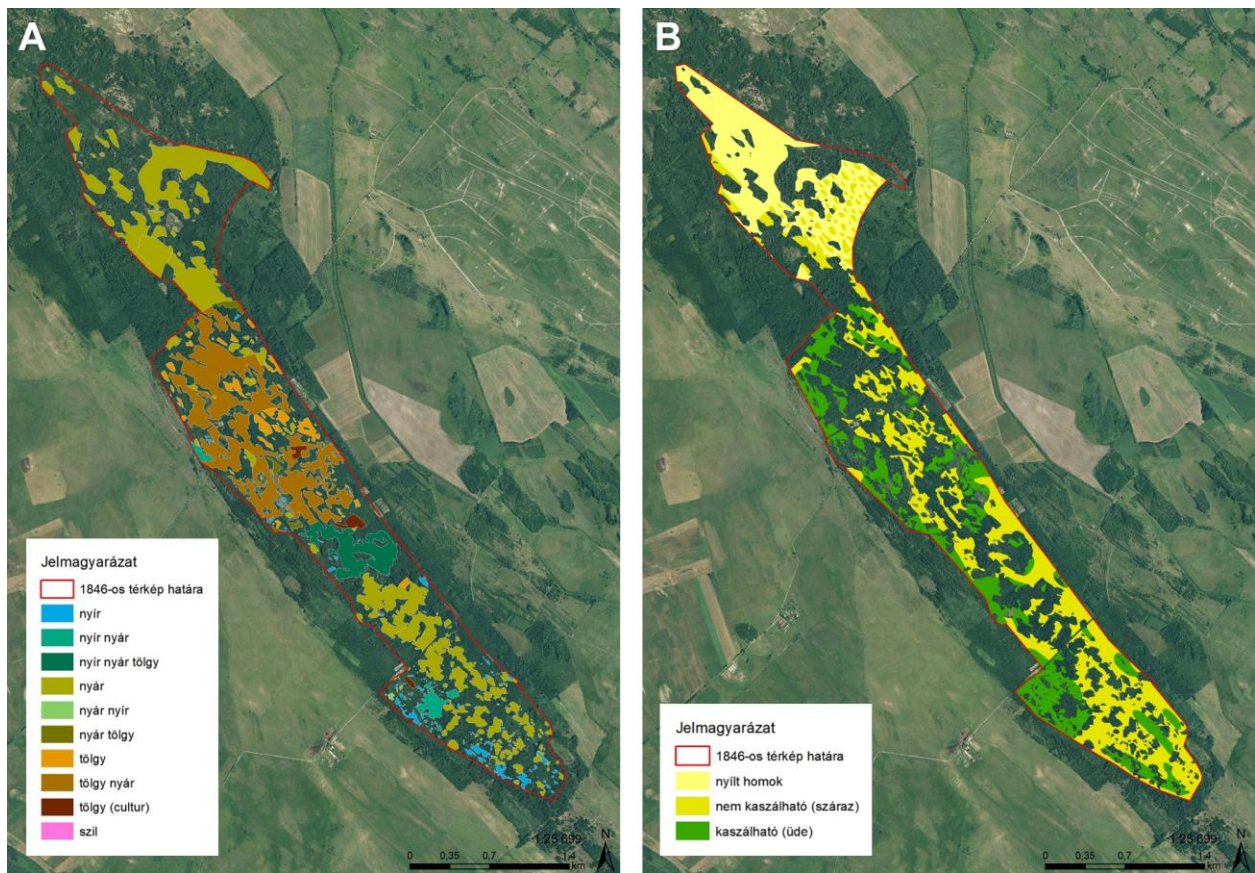
<sup>6</sup> Frivaldszky Imre összesen négy alkalommal járhatott a Peszéri-erdőben, ezek az 1850-es évekre datálhatók. A különböző irodalmakban legtöbbször emlegetett bejárása az 1854-es volt, amikor Metelka Ferencet is magával vitte, ki utána rendszeresen gyűjtött neki rovarokat a térségből (Bálint & Frivaldszky 2009). Ez előtt már három évben is járt Peszér-pusztán Frivaldszky Imre (Frivaldszky 1859). Ezek alapján a Frivaldszky (1859) cikkben szereplő növényzeti jellemzések több bejárás tapasztalatait összegzik.



3.8. ábra. A Blahausch (1846) térkép átnézeti képe, illetve egy részlete, jelmagyarázata (magyar fordítással) és georeferált változata.

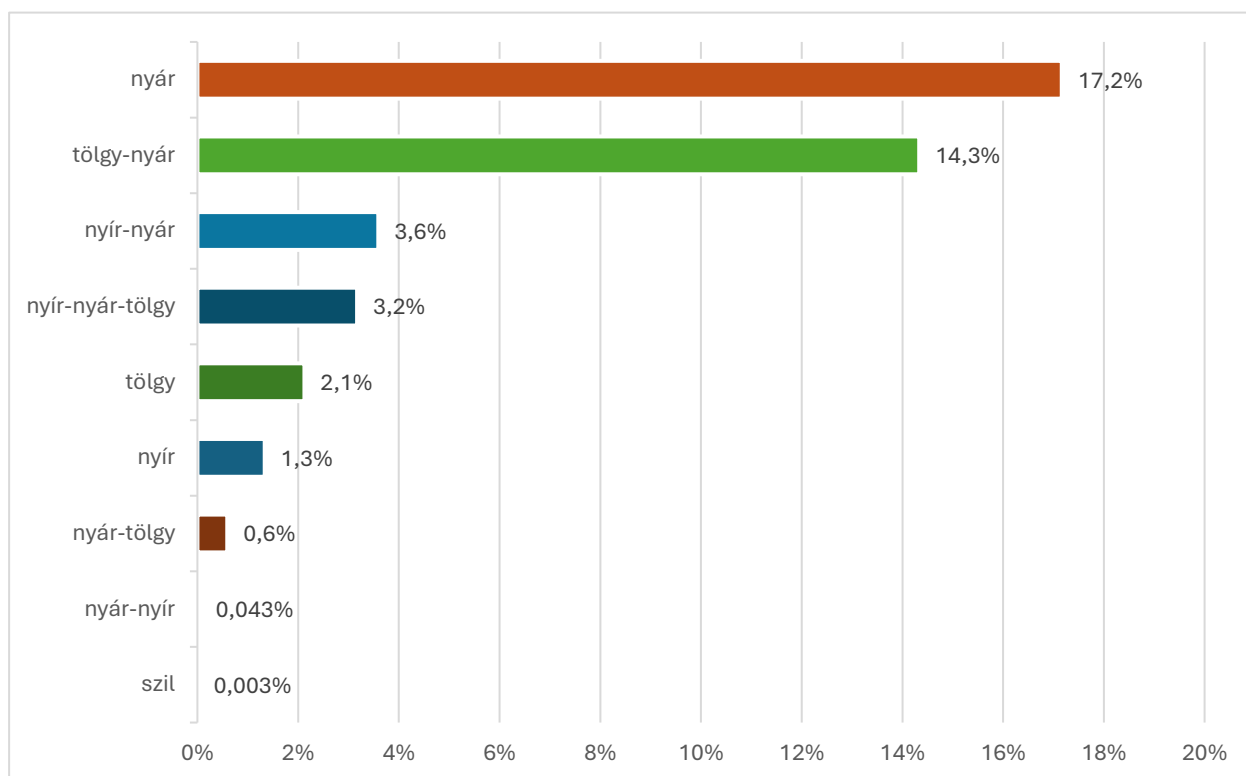


3.9. ábra. A Blahausch (1846) térkép első (eredeti) rétegének feldolgozott verziója, illetve az élőhelycsoportok megoszlása.



3.10. ábra. A Blahausch (1846) térkép erdő-komponense és fátlan komponense.

Az erdőfoltokat alapvetően egy-kettő, néha három fafaj dominálta (Blahausch 1846; 3.11. ábra), melyet Landbeck (1843) leírása is megerősít, ugyanis az erdőfoltokat többnyire egyfajúnak érzékeli. Landbeck (1843) a tölgyekről a következőt írja: „a göcsörtös törzsek, amelyek már 60 éves korukban – talán a túl nedves altalaj következtében, amelybe a gyökerek fokozatosan behatolnak – gyengülni kezdenek, csúcscsáradtá válnak, vagy megfagynak és teljesen elpusztulnak.” A fehér nyárat magasnövése miatt emeli ki (Landbeck 1843).



3.11. ábra. Az őshonos fafajú erdőállományok fafajösszetétel szerinti megoszlása a Blahausch (1846) térképen. A fajok sorrendje a dominanciaviszonyokat jelentik, csökkenő sorrendben.

A Peszéri-erdő intenzív gazdálkodása ellenére (lásd később) változatos erdőállományokkal rendelkezhetett a 19. század közepén. Ballabár (1835) írja, hogy a tölgyes részen egy „33 hold 1006 négyszögölnyi [19,3 ha] területen egy vágástól megkímélt, vágáséretté vált, satnya tölgyes is létezik”, miközben a másodosztályú részen „a faállomány nyírből és satnya törzsű nyárakból áll, (...) az erdő keresztül-kasul igen ritkásan nő, (...) az eddig legkedvezőtlenebbül benőtt állományokat már kitermelték, ezért most a sűrűbben benőtt” erdőterületet tervezik levágni, továbbá Frivaldszky (1859) szerint az erdő „különnemű fái és cserjéi választékos csoportozatban valódi természetes angol parkot képeznek.”

Anton Kerner járt a Peszéri-erdőben: „1860-ban (...) az erdőket monornál és a Peszér Pusztán alaposan átvizsgáltam” (Kerner 1867), tehát a fajemlékei – legalább részben – saját megfigyelésből származhatnak. A 19. század közepén egy erdőfolt volt Peszér Pusztán területén, a Peszéri-erdő (Második Katonai Felmérés 1859). Pusztán Peszérhez az alábbi fafajokat sorolja fel: *Fraxinus ornus* [minden bizonnyal *F. angustifolia*], *Ulmus minor*, *Quercus robur*, *Carpinus betulus* (Frivaldszky-tól idézi), *Salix alba*, *Populus alba*, *P. × canescens*, *P. tremula*, *P. nigra*, *Betula pendula*, *Alnus glutinosa*, *Pinus sylvestris* (Kerner 1867–1879).

A cserjefajokról a németországi származású Ludwig Landbeck szűkszavú megjegyzést tesz: „csak a Németországban is elterjedt cserjefajok fordulnak elő” (Landbeck 1843), miközben Frivaldszky (1859) nagyobb figyelmet szentel nekik: „A ligeteket képző cserjék mintegy vetélkedve magasztos rokonaikkal, szinte dús változatosságban tűnnek fel. Itt tenyészik az illatos virágú *Fagyal* (*Ligustrum*), a *Pirosló Kecskerágó* (*evonymus*) [*Euonymus europaeus*], *Veres Gyűrű* (*cornus*) [*Cornus sanguinea*], a *Hófehér Labdabokor*, vagy *Bangita* (*viburnum*) [*Viburnum opulus/lantana*],

a Sóskafa vagy Borboja (*berberis*) [*Berberis vulgaris*], a Festő Benge (*rhamnus*) [*Rhamnus cathartica*], a Kökény, Bodza és Csipkerózska, több Zanut faj (*cythisus*) [*Chamaecytisus* spp.] stb. A kúszó Bércse Iszalag [*Clematis vitalba*], Vadszőlő [*Vitis sylvestris*], Földi Szeder [*Rubus caesius*] s más falyondárok helylyel helylyel járhatatlan sűrűséget képeznek, védhelyül szolgálva több állatfaj szaporodásának”. Kerner (1867–1879) Pusztá Peszérhez az alábbi cserjefajokat sorolja fel: *Berberis vulgaris*, *Euonymus europaeus*, *Rhamnus cathartica*, *Rubus caesius*, *Rosa gallica*, *Cornus sanguinea*, *Viburnum lantana*, *Ligustrum vulgare*, *Juniperus communis*. A 19. századi erdészeti térképek nem jelölnek cserjéseket (melynek térképészeti oka is lehet). Sajnos a források nem tartalmaznak erre vonatkozó információt, de feltételezhető, hogy ezek a cserjefajok nem különálló cserjéseként, hanem az erdő cserjeszintjeként és szegélycserjéseként fordulhattak elő. Az erdőfoltok alatti aljnövényzetről kevés adat áll rendelkezésre. Lehetek gyepesebb aljú részek, illetve teljesen zárt, szinte növénymentes foltok egyaránt (Landbeck 1843; Frivaldszky 1859). Az erdőben „az aljas árnyas helyeken a hegyközi növényzetet, az illatos Ibolyát [*Viola odorata/suavis*], Gyöngyvirágot [*Convallaria majalis*], Tavaszi Ledneket [*Lathyrus vernus*], s ezekhez hasonlókát találunk” (Frivaldszky 1859). Kerner (1867–1879) által Peszér Pusztáról említett lágyszárúak közül az alábbiak köthetők a Peszéri-erdő zártabb erdőfoltjaihoz: *Vicia dumetorum* [kétes adat, mert jelenleg nincs Duna–Tisza közti adata; Bartha 2021+], *Lathyrus sylvestris*, *Lactuca quercina*, *Polygonatum multiflorum*, *Polygonatum latifolium*, *Convallaria majalis*.

A Peszéri-erdő még a 20. század elején is alapvetően fátlan környezetű: „az egész peszéri erdő (...) mintegy oázist képez a beláthatatlanul elterülő szántóföld és legelő, valamint a Peszértől jobbra-balra (...) húzódó turjánok között (Abafi-Aigner 1902a).

A Peszéri-erdő belső mozaikosságának változásáról az 1846 és 1958 (első ismert üzemterv) közötti időszakról még nem került elő térképi információ.

### 3.3.3.3. 20. század

A 20. század elején az erdőfoltokat alapvetően az erdészeti hasznosítás határozta meg. A felső-erdésztháztól délre akáccal és nyárral elegyes idősebb tölgyes szálerdők, míg ettől északra a 19. század legvégén kitermelt, éppen újarasradó tölgyes–nyáras–akácos állományok voltak (Abafi-Aigner 1902a).

Frohawk & Rothschild (1912) a magyar sakktáblalepke élőhelyül szolgáló Peszéri-erdő középső (tölgyes) és déli részét a következőképpen jellemzi az 1910-ben tett bejárásuk alapján: „Az erdő középső harmada nagyrészt tölgyfákból áll (vagy talán inkább állt), amelyek között számos fátlan terület van, a talaj pedig homok és humusz keveréke (...). Az erdő legdélebbi része a középső részhez hasonlít [értsd hasonló mozaikosságú és talajú], (...) de nagymértékben hiányzik belőle a tölgy, amelyet itt a nyírfa vált fel.”

Az utolsó rovarász, aki a Peszéri-erdőben magyar sakktáblalepkét fogott, 1912. júniusi bejárása alapján így jellemzi az erdőt: „a Peszéri-erdő egy hosszú, keskeny erdősáv, amely főként akác- és nyárfákból áll, bár egy részen a tölgy és a nyír dominál; a talaj nagyon homokos. Az erdő déli végén számos homokdomb található, amelyek között nyílt tisztások vannak; a növényzet rendkívül dús és változatos” (Gurney 1913).

Boros Ádám először 1920. június 30-án halad keresztül a Peszéri-erdőn (Boros 1915–1972). Az erdő déli részét „szép homoki cserjés-erdő”-nek nevezi, majd a felső-erdésztház felé haladva a

fafajok közül a következőket említi: *Quercus robur*, *Pyrus pyraeaster*, *Pinus sylvestris* („ültetve” megjegyzéssel), *Betula pendula*. Következő bejárása során, 1933. augusztus 15-én észak felől érkezik, és a Peszéri-erdő északi részét jellemzi: „homokbuckás erdő (...), legszebb rész az »Ördög-katedra« nevű nagy bucka (119 m.) környéke, tiszta nyires-tisztásokkal” (Boros 1915–1972).

A Peszéri-erdőben a 20. század első felében vágáséretté váló tölgyesek jelentős részét érinthette az az állomány-átalakítás, amelyről Babos (1958) számol be: „1922–1936 között gazdasági megfontolások alapján mintegy 100 ha területen elegyetlen akácossokká alakítottuk át Kunpeszér gyöngyvirágos-tölgyes-nyárasainak egy részét.” „A peszéri erdőnek akácossá átalakítása már a múlt század közepén (1862) kezdetét vette, nagy arányokat azonban 1924–1936 között öltött, amikor a ligetes tölgyes-nyárasokat a vágásfelújítások során azért alakították át akácossokká, mert a tölgy és a nyár fáját helyben nehezen tudták értékesíteni” (Kolossváry 1961). A 20. század közepén már az erdőállományok 65%-ában a fehér akác volt a főfafaj (Kolossváry 1961). Részben erdők (Babos 1958), részben pedig még meglévő tisztások helyén hozhattak létre akácokat (a mai akácok, a LIDAR-felvétel és az 1846-os térkép összevetése alapján).

A magyar sakktablalepkét az első világháború után kereső külföldi rovarászok szerint 1920-as évek legvégén a Peszéri-erdő „fő fafaja a *Robinia*; a tölgyek, kőrisek, fehér nyár és fenyők többnyire elszórtan fordulnak elő. A boróka és a kökény gyakran megtalálható aljnövényzetként. Az erdőt számos nyiladék/tisztás szeli át, amelyek a legjobb gyűjtőhelyek közé tartoznak [rovartani szempontból] a *Scabiosa* és a bogáncsok jelenléte miatt. (...) Normál években az északi rész helyenként nedves jelleget mutat; 1928-ban, ottlétünk idején [július 1–14.] ennek szinte semmi jele nem volt, csak a fű eltérő növekedése alapján lehetett felismerni ezeket a helyeket” (Daniel & Kolb 1929).

A 20. század első feléből két alkalommal ismert jelentősebb tüzesemény a Peszéri-erdőben. Az első említés Babos (1955) egyik fényképének leírásában szerepel: „az egykori tölgyes-nyáras helyén 102 évvel ezelőtt erdeifenyőt ültettek. Az 1922-ben leégett fenyvesből 16 törzs maradt életben, az elpusztult állomány helyét akáccal ültették be.” Majd a második világháború idején a „peszéri »Ördögkatedra« alatti borókás-nyárfás is leégett” (Kolossváry 1961).

A Peszéri-erdőben a 20. század közepén a tölgyeseket Babos (1955) két csoportra osztva jellemzi: 1) „A gyöngyvirágos kocsányostölgyes-nyárasok. Rendszerint kis csoportokban, elegyedve települ. Ritka a nyárfák egyenkénti előfordulása, gyakoribb ez a tölgyek esetén. Az erdőtípus a domborzati viszonyoktól függően mélyebb fekvésű tisztásokkal és fátlan, alacsony homokhátakkal tagolt, kissé ligetszerű. Cserjeszintjére jellemző a vörösgyűrű som szórványos, a fagyal foltokban zárt előfordulása. Igen gyakori a csíkos kecskerágó, a varjútövis, elvétve található a bodza. Tömeges a gyöngyvirág jelentkezése, helyenként a szeder talajborítása. Gyakori a kőmagvú gyöngyköles, ritka az erdei gyöngyköles (*Lithospermum purpureo-coeruleum*) előfordulása. Nagyobb csomókban jelentkezik az erdei szálkaperje, igen gyakori a széleslevelű Salamon pecsétje (*Polygonatum latifolium*).” 2) „A tulajdonképpeni gyöngyvirágos kocsányostölgyesek. Az előbbi típusra a nyárfák túlsúlya, itt a tölgyek majdnem tökéletes elegyetlensége a jellemző. A fehérnyárok már csak kis csoportokban biztosíthatják területüket. A tölgyek között elszórtan vadgyümölcsfák találhatóak. Cserjeszintjük eléri a 60%-os borítást. Jellemző a vörösgyűrű som tömeges előfordulása, ritkán a mogyoró jelentkezése. Elmaradhatatlanok a fagyal, a varjútövis.

Vályogtalajon az alsó szintben jelentkezik a mezeijuhar. A lágyszárúak közül jellemző a gyöngyvirág, az erdei szálkaperje, a kőmagvú gyöngyköles, az erdei varázslófű (*Circea lutetiana*), az édeslevelű csüdfű (*Astragalus glycyphillus*) előfordulása.” Leírásából és a fényképfelvételekből a mai tölgyesekhez nagyon hasonló erdőképre lehet következtetni (3.12. ábra), valamivel fiatalabbak az állományok, kevésbé dús a cserjeszintjük, de hasonlóan erdei lágyszárúakkal jellemezhető a gyepszintjük, tehát akkor sem gyepi fajok voltak jelen a gyöngyvirágos (nyáras–)tölgyesnek nevezhető erdők alatt.



3.12. ábra. Gyöngyvirágos tölgyes a Peszéri-erdőben a 20. század közepén (A, B: Zsabakorszky J. felvétele, in Babos 1955) és napjainkban (C: Erdélyi & Hartdégén 2022).

Az 1958-as üzemterv alapján „Kunpeszéren az erdősült területnek 51%-át, (...) 11–20 éves állományok foglalják el” (Kolossváry 1961). A 20. század második felében a Peszéri-erdőből írásos élőhelyjellemezés meglepően kevés született. A legfontosabbnak a védett területek jellemzései tekinthetők: 1) „Kunpeszéri gyöngyvirágos tölgyesek – A Duna–Tisza-közi homokhát középső részén ma még elszórtan megtalálható pusztai tölgyesek (*Festuco-Querceto roboris danubiale*) legszebb foltjait nyilvánították védetté (...). Ezek jelentik az oázist a száraz homoki akácosok, kultúrfenyvesek között, gazdag cserjeszinttel és lágyszárú növényekkel. Érdekes a kányabangita (*Viburnum opulus*), ostorbangita (*Viburnum lantana*) és fagyal (*Ligustrum vulgare*) tömeges előfordulása [a *V. lantana* gyakorisága tévedés lehet, mert ma extrém ritka a területen, Erdélyi & Hartdégén 2022; az egyik ismert tő a Második Katonai Felmerésen Rövid tanyának nevezett helyen található]. Lágyszárú jellemzők a gyöngyvirág (*Convallaria majalis*), ligeti perje (*Poa nemoralis*), erdei szálkaperje (*Brachypodium silvaticum*) és a gyöngyköles (*Lithospermum purpureo-coeruleum*).” 2) „Kunpeszéri nyíres-nyáras – A Duna–Tisza-közi homokhát buckaközi teknőjében humuszos homokkal borított réti talajkombináción álló 50–70 év közötti életkorú nyíres-nyáras erdőrészlet, elszórtan kocsányostölgy eleggyel” (Tóth 1973).

### 3.3.4. Erdőgazdálkodás

#### 3.3.4.1. 18. század

A Peszéri-erdőben a 18. században tervezett erdőgazdálkodás folyt, melyre az erdő három vágássorozatra osztottsága utal Anonymus (~1787) térképén. A térkép sarkában található leírásokban „két évnyi vágásterület” és a „18 évnyi vágásterület” megjegyzések is szerepelnek. Eszerint az erdőt tervszerűen, évente egy–egy sáv tarvágásával, majd a levágott terület sarjztatásával hasznosították. Az erdő megújulását nehezítette a déli és északi rész legeltetése. Erdőtelepítésről a 18. századból nincs adat.

A 18. század végén már ábrázolják a térképek a felső-erdészházat (Kneidinger 1778, Első Katonai Felmerés 1783, Anonymus ~1787), mely a 19. században folyamatosan használatban lehetett, ugyanis az összes térkép ábrázolja (Stulmiller 1839, Blahausch 1846, Második Katonai Felmerés 1859, Kataszteri térkép 1880, Harmadik Katonai Felmerés 1882). Landbeck (1843) leírása szerint az erdészház „egy lankás dombon fekszik, amelyet magas tölgy- és nyárfaerdő vesz körül”, melyet a Blahausch (1846) térkép is megerősít.

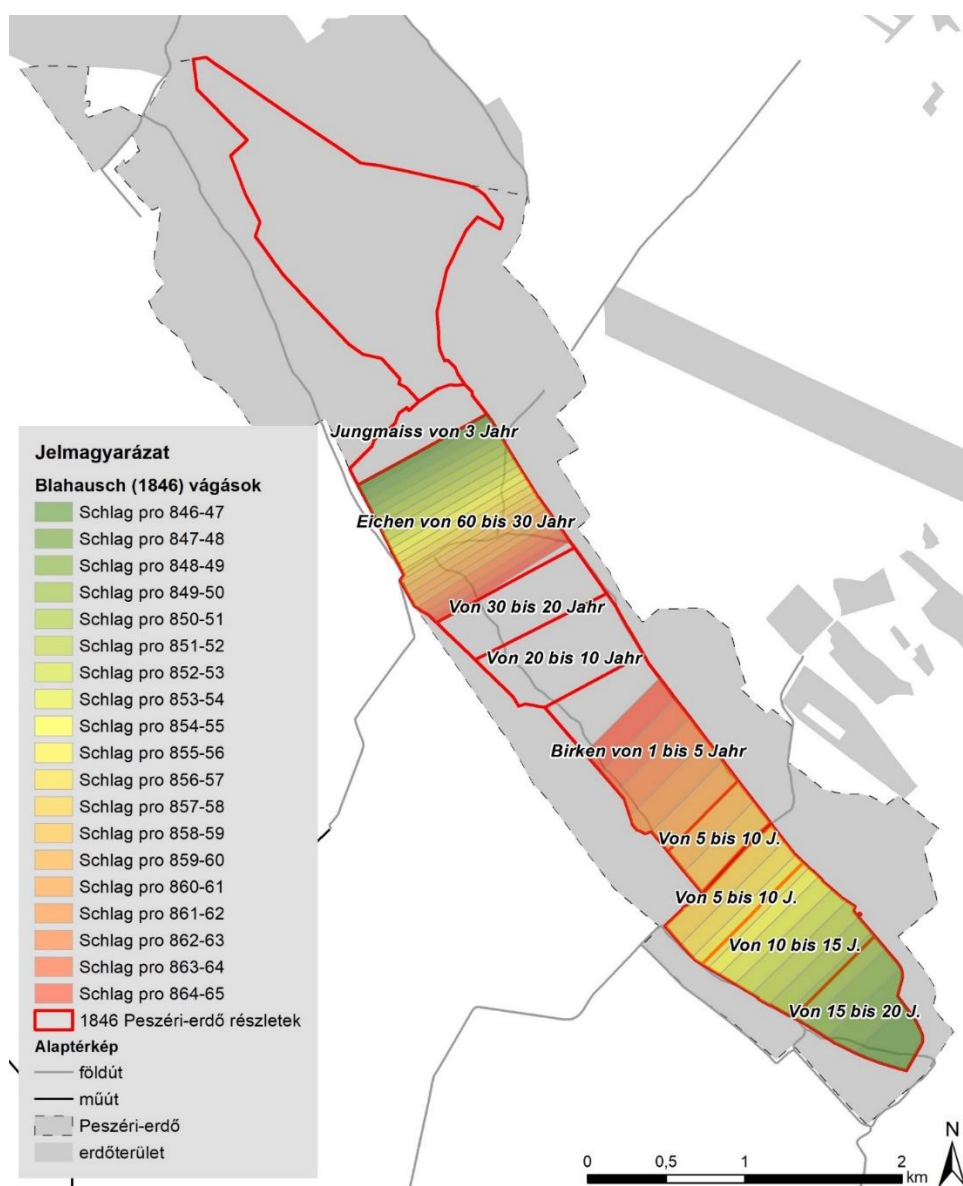
#### 3.3.4.2. 19. század

A Peszéri-erdő uradalmi erdőként funkcionált a 19. században. Sánccal volt körbekerítve, melynek töréspontjain határkövek álltak (Blahausch 1846). A sánc legtöbb szakasza (LIDAR-felvétel) és a kövek egy része (Rác 2020) még napjainkban is megtalálható.

A Peszéri-erdőt gazdasági szempontból Ballabár (1835) két részre tagolva mutatja be: „169 hold [97,2 ha] tölgyerdő, 248 hold [142,7 ha] pusztaság” és „másodosztályú [állomány], amely vegyes nyár- és nyírerdőt tartalmaz, az erdőállomány 277 hold [159,4 ha], a pusztaság 217 hold [124,8 ha].” A pusztaság ebben az esetben olyan fátlan területet takarhat, amit nem szántanak: használt (legeltetett, kaszált) vagy nem használt gyeperület, de mozgó homokfelszín is lehet.

A 19. században folytatódik a 18. századra is jellemző vágássorozatok alapján történő rövid vágásfordulójú sarjerdő-gazdálkodás. A tölgyes részen megnövelik a vágásforduló idejét „mindeddig 10 éves, [most] azonban a tölgyállomány számára a jobb fejlődés és nagyobb

növekmény érdekében 40 éves növekedési időszakot irányoztak elő”, a másodosztályú részen „18 éves növekedési időszakot irányoztak elő” (Ballabár 1835). A 19. század első felében két térkép is készült a Peszéri-erdőről (Stulmiler 1839; Blahausch 1846), mindkettő a Ballabár (1835) által leírtak után készült. Mindkét térkép ábrázol vágássorozat-beosztást, de ezek egymással csak részben fednek át, melynek az lehet az oka, hogy ezek tervtérképek voltak. Az erdészeti térképek vágássorozat-beosztásának eltérései ellenére az biztosnak tekinthető, hogy a Peszéri-erdőt az erdőtömb hosszanti irányára merőleges sávok tarvágásával és sarjztatásával hasznosították, hasonlóan a 18. századi használathoz, továbbá, hogy külön vágássorozatokra osztva vágták az erdőtömb tölgyes (hosszabb vágásforduló) és nyáras–nyíres (rövidebb vágásforduló) részeit (Ballabár 1835; Stulmiler 1839; Blahausch 1846; 3.13. ábra, az egyes térképek kivágási-osztásait lásd a 10.4–10.5. mellékletben).



3.13. ábra. A vágássorozatok (színskála) és az állományok aktuális kora a Blahausch (1846) térképen. Kiegészítés a jelkulcs értelmezéséhez: „Schlag pro 846–847” jelentése a jelkulcsban: 1846–1847. év során kivágásra betervezett részlet.

A tarvágásokat telente végezhetők, melyre a kivágandó területbe írt dátum utal: pl. Schlag pro 846–847, tehát 1846–1847 telén kivágandó terület (Blahausch 1846). Az adott évre betervezett területről a „[fa]tönkre vágott rönkfát árverés útján értékesítik” mind a tölgyes, mind a nyíresnyáras részen (Ballabár 1835), melyről részletes kimutatás is készül (elérhetőek a Ráckevei uradalom iratanyagai között, MNL OL).

Blahausch (1846) térképe alapján a 19. század közepén a legidősebb erdőrészek 60–80 évesek voltak, melyek kitermelése a vágássorozat szerint 1865-ig megtörténik.

Az uradalomban üzemterv alapján zajlott az erdőgazdálkodás a 19. század második felében. *„Kunpeszérre legelőször 1860-ban (...) készült erdőtérkép. Az üzemterv szerinti gazdálkodás egészen 1848-ig vezethető vissza a ráckevei uradalmi erdők esetében”* (Kolossváry 1961).

A Ráckevei uradalom erdészeti tevékenységéről Véssey (1881) részletesen beszámol, de nincsenek a Peszéri-erdőre megbízhatóan lokalizálható jellemzései.

A 19. század végéről a Peszéri-erdő vágási rendszeréről egy adat van, mely 40 éves vágásfordulót említ (Anonymus 1897). A Ráckevei uradalom területén még mindig a rövid vágásfordulójú sarjerdő-gazdálkodás működött, *„az évi vágásterület a részletes terv szerint jelöltetik ki és mérőlánc segítségével tűzetik ki. A használt vágásmód a tarvágás, és történik ősszel és télen október hó elejétől egész január végéig”* (Anonymus 1897).

A 19. század második felében létesülhetett az erdő középső részén található négyzetes alakú épület (lásd Kataszteri térkép 1880), amely funkciójáról egyelőre nincs pontos információ [adatok: a közelében található nyiladék neve ma Fácános-nyiladék; a Második Katonai Felmérésen (1859) „*Órh.*” (értsd őrház) felirattal és vadászház jelöléssel ábrázolják; a Harmadik Katonai Felmérésen (1882) ábrázolnak mellette egy gémeskutat; a romok között talált egyik téglája valószínűleg a Kecskeméti Egyesült Gőztéglagyárban 1894–1948 között készülhetett (Kincses László szóbeli közlése, 2021)].

#### 3.3.4.3. 20. század

A vágássorozat-alapú rövid vágásfordulójú sarjerdő-üzemmódról az erdőrészlet-alapú gazdálkodásra a 20. század elején állhattak át (Kolossváry 1961). Az első ismert üzemtervi térkép (1958) már a maihoz nagyban hasonló erdőrészlet-beosztást ábrázol, nem vehető ki a 19. századra jellemző sávos erdőgazdálkodás. Vannak adatok a 19. század második és a 20. század első feléből üzemtervekre (Kolossváry 1961; Pirkner 1915), de ezeket egyelőre még nem sikerült elérni.

Az uradalmi erdők gazdálkodásában 1922-ben változás történt: korábban *„évente mintegy 50 ha területet erdősítettek. (...) 1922-ben megszűnt a bécsi vezérigazgatóság erdőgazdálkodást felkaroló tevékenysége. (...) Az erdősítésekre rányomta bélyegét a pénztelenség. Elterjedt a sarjról való felújítás”* (Kolossváry 1961).

A 19. század közepén jól dokumentált rövid vágásfordulójú sarjerdő-üzemmód északról dél felé haladó kitermelési ütemezése még tetten érhető a 20. század legelején, ugyanis *„az erdőszlaktól északnak eső részt már régebben vágták ki”* míg *„az erdőszlaktól délnek még épségben áll, de évről-évre fogy, mivel rendszeresen kivágják”* (Abafi-Aigner 1902a).

A tölgyesek kitermeléseit rendszeresen követte mesterséges talajelőkészítés és állományátalakítás: *„kétkesz munkával, 50 cm teljes talajfordítással készítettük elő a letarolt és kituskózott*

*tölgyes-nyárasok területén az akácok ültetését*” (Babos 1958). A Ráckevei uradalom területén a 20. század legelejétől válik egyre elterjedtebbé a kitermelt állományok kituskózása, a talaj forgatása és a csemetével történő erdőfelújítás (Pirkner 1915).

Az „1922–1936 között gazdasági megfontolások alapján mintegy 100 ha területen elegyetlen akácokká alakítottuk át Kunpeszér gyöngyvirágos-tölgyes-nyárasainak egy részét” (Babos 1958). A 20. század következő évtizedeiben is tovább folytatódott a tölgyesek kitermelése és átalakítása. Például az 1950-es évek elején: „a kitermelendő állomány 40–60 éves gyökértuskóról nőtt, tölgy-sarj erdő volt” (Kalády 1952).

A 20. század közepén a Peszéri-erdőben található gyöngyvirágos tölgyesek erdészeti koncepciója Babos Imre<sup>7</sup> leírása alapján: „*Felújítása a természetes és a mesterséges erdősítés kombinációja. Előzetesen részben vagy teljesen távolítsuk el a sok vizet fogyasztó cserjeszintet. A tarravágást megelőzően vessük alá a területet lehetőleg helyben gyűjtött tölgyekkel. Biztosítsuk az állomány gyors bontásával az újulat növekedését. Óvjuk az újulatot a tarolást követően nyeséssel a katlanos tuskózás nyomán feltörő nyár- és gyökérsarjaktól, tányéros kapálással a gyomnövényzettől. Támogassuk a tölgyek fejlődését tisztításaink, gyériteéseink során. Telepítsük alá a legkedvezőbb mikroklímájú termőhelyeken gyertyánnal a tölgyek csoportjait. Helyes, ha tág hálózatban a földártól mindenkor megkímélt területrészeken koránfakadó kanadainyárasokat [Populus ×euramericana] ültetünk. Ápoljuk, gondozzuk azokat és termeljük ki már az előhasználataink során. Ne erőszakoljuk az állományok közötti mélyfekvésű tisztások erdősítését. Rendszeresen talajhibásak és fagyzugok. Ültessünk ezzel szemben feketefenyőt a fátlan, alacsony, közbefogott homokhátra*” (Babos 1955).

Csupán az 1950-es évekre készül el a Babos (1958) által említett tölgy–akác átalakítások kiértékelése, miszerint „*nem volt tehát helyes a rendszerint gyöngébb tölgyesek-nyárasoknak akáccal lecserélése. Ehelyett a jobb termőhelymozaikokon a csoportos tölgy-nyárfoltok meghagyása, egyébként pedig az erdeifenyő-akác-nyár célállomány kialakítása javasolható. (...) A Duna–Tisza közti homokhat erdőgazdasági táján ma már sehol sem helyezelhető a még meglévő, kis területű, őshonos tölgyes-nyárasok átalakítása. Ezekre magtermésük miatt is szükségünk van*” (Babos 1958). Úgy tűnik, hogy a 20. század közepén konszenzus születik az akácosításról: „*A természetes tölgy-nyár állományoknak akácokká átalakítása és a száraz termőhelyekre – a homokdombok tetejére – akácállományok telepítése az erdőgazdálkodás súlyos tévedése volt. Az akácok többsége ma gyenge fejlődésű, kis hozamú állomány*” (Kolossváry 1961).

A tölgyesek kitermelése és részben átalakítása egészen az 1990-es évek közepéig tartott a Peszéri-erdőben. 1991–1992 telén a felső-erdészháznál egy 117 éves tölgyest tarvágás útján, mesterséges talajelőkészítéssel nyár–akác főfafajú ültetvényvé alakították át (1992-es üzemterv). „*Ki volt már örege, 100 éven felül volt, sok volt benne a kiszáradt. Nem volt cserjés, tiszta volt az alja*” (Gengelicki István szóbeli közlése, 2021). Legutoljára, 1994 évelején a Rezervátum-tölgyestől északra termeltek le egy 100 éves tölgyest (Berta Tibor szóbeli közlése, 2021). A kocsányos tölgy kivágásának tilalma az 1990-es évek közepén lépett érvénybe a Peszéri-erdőben (Máté András szóbeli közlése, 2021).

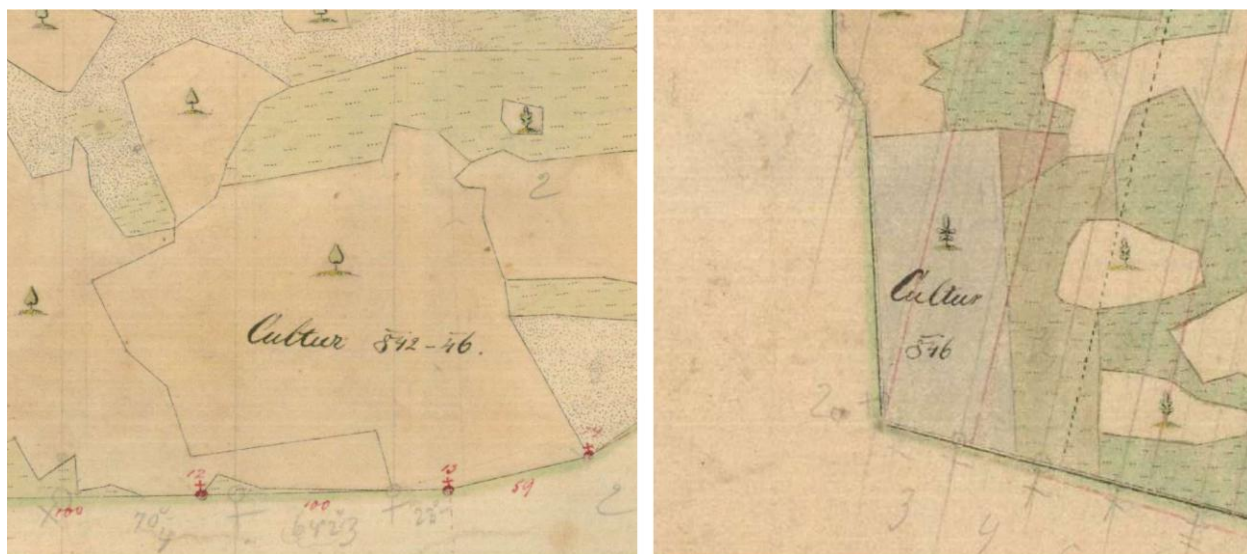
---

<sup>7</sup> Babos Imre 1925–1948 között a Ráckevei uradalom erdésze volt.

Az alsó-erdészház létesítésének pontos időpontja egyelőre nem ismert, elképzelhető, hogy a második világháború előtt építették (Gengelicki István szóbeli közlése, 2021), de az 1941-ben készült térképen még nincs ábrázolva (Negyedik Katonai Felmérés 1941). A 20. század második felében „a nyiladék szélén lenyesték a fákat, hogy ne hajoljon annyira össze, nem volt gyepes, kaszált sáv a nyiladékokon” (Kovács Jánosné szóbeli közlése, 2021)

### 3.3.5. Erdőtelepítések és tájidegen fafajok

Új erdőfoltok telepítése a 19. század első felében kezdődik meg. Az első utalás, miszerint szükséges volna erdőt telepíteni, a másodosztályú erdő területének kihasználtságát célozza: „művelés alá kell fogni azokat a pusztaságokat és legelőket, amelyek az erdőterületek között fekszenek” (Ballabár 1835). E javaslatnak a kezdeti megvalósulása lehet a Blahausch (1846) térkép eredeti rétegének „Cultur” felirattal ellátott akácos (1 db), nyáras (1 db) és tölgyes (4 db) erdőrészlete (3.14. ábra). Nagyobb erdősítések csupán a térkép használata közben (rárajzolás útján) született második rétegén jelennek meg, tehát valamikor közvetlen 1846 után történhetek (3.15. ábra). A felső-erdészház körül akác (7 db) és erdeifenyő (1 db) csemetekert-parcellákat ábrázol Blahausch (1846) térképének eredeti rétege, míg a rárajzolt rétegen újabb 31 parcella létesítése látható (3.15. ábra).



3.14. „Cultur” feliratú telepített erdők a Blahausch (1846) térképen (balra telepített nyáras, jobbra telepített akácos).



3.15. ábra. A Blahausch (1846) térkép első és második rétege. Az utóbbit a használat során rajzolhatták rá (balra erdőtelepítés, jobbra csemetekert különböző ábrázolásai láthatók).

A Ráckevei uradalom 18–19. századból származó erdészeti irataiban a 19. század közepéig szinte kizárólag faeladás szerepel (környékbelieknek az erdőből), majd az 1840-es évektől jelenik csak meg az összesítőtáblázatokban a fátelépítés is (tölgy és akác) (Ráckevei uradalom okiratai, MNL OL). A Peszéri-erdőben az első akáctelepítés 1846-ban történhetett, ugyanis a Blahausch (1846) térképén szereplő egyedüli akácfolton „Cultur [1]846” felirat olvasható, hasonló jelölésből ítélve az első nyártelepítés pedig 1842 és 1846 között. A tölgytelepítéseknél nem szerepel évszám, és szisztematikusan le van kaparva a térkép eredeti „Cultur” felirata, mely oka egyelőre nem ismert. Ha az eredeti réteg helyes, abban az esetben feltételezhető, hogy tölgyet is telepítettek a Peszéri-erdő területén 1846 előtt, négy folton, összesen 3,8 ha-on. Az adat bizonytalansága ellenére elmondható, hogy a többi tölgyes viszont biztosan nem telepítés-eredetű, melyre egyébként a domborzatot lekövető foltmintázatuk is utal (LIDAR-felvétel és a Blahausch-térkép foltmintázatának összevetése). Állományaik a sarjaztatás során elsősorban sarjról újulhattak fel (vö. Anonymus ~1787).

A Peszéri-erdőbe az erdőgazdálkodás révén már a 19. század végén számos fafaj bekerülhetett, ugyanis a Ráckevei uradalom területén 1866 körül „bálványfa, gleditsia, déli celtisz, szederfa, jegenyenyárfafa sat.-nek nagyobb mennyiségben faiskolában való nevelése és kiültetése divott”, továbbá az 1870–1880-as években az uradalmi területek „tisztá futóhomokból álló részei, nyár, fűz és akác csemetékkal, a fűvel borított s részben már megkötött részek erdei- s fekete fenyő s a mélyebb, az agyagos altalajhoz közelebb eső részek pedig tölgy, kőris, nyír s hamvas égerfa csemetékkal s esetleg tölgyemaggal ültet[ett]nek be” (Véssey 1881). Ez az idézet egyben leírja a az uradalom 19. század második felében alkalmazott erdőtelepítési koncepcióját is, a bekezdés így folytatódik: „Ha azonban a talaj minőségét s azt, vajjon melyik fanemnek felel meg az leginkább, különböző okok miatt felismerni nem lehet, akkor egyes sorokban felváltva, az akác, fűz- és nyárfafa, esetleg erdei- és fekete fenyő ültetetik, s már rövid idő lejárta után az egyes fanem plántái útmutatóul fognak szolgálni, hogy jövőre ezen területen mely csemeték lesznek leginkább alkalmazandók.” Véssey (1881) leírásaiból pontosan nem derül ki, hogy a Peszéri-erdőben konkrétan milyen telepítések történtek. Ugyancsak általánosságban az uradalom területéről származik az a leírás, miszerint „a részben megkötött legalább némi fűvel benőtt [homokos] részek

*pedig erdei és fekete fenyővel, továbbá tölgy, kőris, hamvas égerrel ültették be*” (Anonymus 1897).

A századfordulón a magok egy része a Dunántúlról érkezhetett a területre: *„az elvetésre szánt magvak közül az akácot neveljük, ha makktermés volt, úgy a tölgyet is, a többi magcsemetéket azonban Meithner körmendi magpergetőtől hozatjuk*” (Anonymus 1897), majd 1912-ben újra egy körmendi csemetekerttől érkezik feketefenyő csemete, akác mag és nyír csemete (Ráckevei uradalom okiratai, MNL OL).

A Ráckevei uradalomban az 1920–1930-as években egyre elterjedtebbé vált a mesterséges talajelőkészítés: *„gőzekével szántásba ültettek, vagy Kalocsáról fogadott kubikosokkal végeztették a talajforgatást, vagy helyben alkalmazott munkások rigoliroztak. Ahol letarolt erdőket fafajcserével újítottak fel, bakacsolást végeztek (tuskózással egybekötött 50 cm-es mélyszántást). A fenyőket mindig mély művelésű, forgatott talajba ékásóval ültették*” (Kolossváry 1961).

A 20. század elején nyáras foltokat is telepítettek *„az uradalmi erdőgondnokság a kunpeszéri erdő laposaiban elegyetlen fehér- és szürkenyárfásokat telepített, amelyek ma magtermelési és nemesítési célokra szolgálnak*” (Kolossváry 1961).

A Peszéri-erdő Arborétumnak nevezett erdőrészletét (minden ismert üzemtervben: 8B) 1937-ben létesítették, majd az ERTI továbbfejlesztette (Kolossváry 1961).

A Peszéri-erdő a 20. század folyamán a környező gyepek és szántók erdősítése révén fokozatosan szélesebbé vált. Az apróbb foltok erdősítését követően az 1940-es évek végétől az 1970-es évek végéig történik nagyobb területeken erdőtelepítés a Peszéri-erdő peremén (Negyedik Katonai Felmérés 1941; archív légifelvételek; üzemtervek; Molnár 2021). A Szalag-erdő különálló erdőfoltjait az 1940–1950-es években telepítették (üzemtervek), részben gyepekre, részben szántókra (Harmadik Katonai Felmérés 1882). Korábban, tehát a 18–19. század során nem voltak itt jelen erdőfoltok (lásd katonai és kéziratós térképek).

A 20. század közepén a tuskózást még kézi erővel végezték: *„ásták, fordították és a gyökeret dobálták ki. Azt [a gyökeres tuskókat] hazavitték. A helyét meg ültették be tölgygyel vagy más fával. De ha szabadon szedték a tuskót az erdőben, az feles volt [értsd a felét az erdésznek le kellett adni]”* (Gengelicki István szóbeli közlése, 2021). Az 1970-es évek előtt a mesterséges erdőfelújításokban az első néhány évben köztes művelés folyt: *„az ültetvénybe kukorica volt közvetve, krumpli, vagy répa, ha olyan volt a föld. Csemetével együtt kellett kapálni az egész területet. Az első-második évben csinálták, mert utána már beárnyékolta a növényt. Amikor bejöttek a gépek, akkor [fix] sortáv volt, tárcsázták a közét, akkor már nem tudtak vetni. Mert még lovakkal ekézték a csemetéket meg a terményt. Volt, aki még dinnyét is vetett közé. Kiadta az erdésznek bérbe*” (Gengelicki István és Gengelicki Aranka szóbeli közlése, 2021). A mesterséges erdőfelújításokat *„általában kapálták, elejében kiadták, ahol föl volt szántva, lehetett bele vetni krumplit, ezt-azt, és akkor megkapálták, és ezzel együtt meg lett kapálva a csemete is, az első három-négy évben csinálták ezt. Utána volt tisztítás, ami volt sarj, azt levágták, az ott maradt, elszáradt, elkorhadt, nem hozták ki. Ritkítás is volt, az értékeseit ezeknek már felhasználták. Fatermelésnél az értékes fát felhasználták tűzifának meg épületfának, a gallyat meg összeszedték*” (Kovács Jánosné szóbeli közlése, 2021).

### 3.3.6. Gyeppek

A Peszéri-erdőt ábrázoló legkorábbi kéziratos térképek közül a részletgazdagabb (Anonymus ~1787) jelöl tisztásokat, illetve nagyobb gyepes foltokat, sőt legeltetést és kaszálást is említ. Anonymus (~1787) térképének feliratai szerint a Peszéri-erdő tölgyes részének 41%-a erdő, 8%-a kaszáló és 51%-a puszta volt, míg a nyíres–nyáras résznek 56%-a volt ritkás erdő és 44%-a puszta. Ballabár (1835) is minden bizonnyal ezt a felmérést vette alapul, ugyanis ugyanezeket az arányokat írja le. A Peszéri-erdő legkorábbi ismert állapotáról (Anonymus ~1787) tehát elmondható, hogy az erdőkomponens mellett igen jelentős volt a gyepes komponens, amely nem csupán az erdő környezetében volt jellemző (lásd Első Katonai Felmérés 1783), hanem az erdő belsejében is. A puszta, pusztaság megnevezések alapvetően fátlan területet jelenthetnek ezekben a forrásokban. Ezek lehetettek gyepes és/vagy futóhomokos területek, illetve hasznosítottak (pl. legeltetett, kaszált) vagy nem kezelték.

A 19. század közepén a Peszéri-erdő erdőállománnyal borított részei (44,5%, 257 ha) mellett jelentős arányban voltak még jelen a gyeppek (40%, 231 ha) (Blahausch 1846). A gyeppek 36,5%-a kaszálható („*mähbare*”; vélhetően üdébb), 63,5%-a nem kaszálható („*unmähbare*”; vélhetően szárazabb) jelölést kapott Blahausch (1846) térképén.

Landbeck (1843) leírása szerint az erdőfoltok „*sok fűvel és más szép, illatos növényekkel borított homokdombokkal váltakoznak.*” Landbeck (1843) a tisztásokról az alábbi fajokat említi: *Linum austriacum/perenne*, *Achillea nobilis* (elképzelhető, hogy *A. ochroleuca*), *Thymus angustifolius* (*Th. glabrescens/pannonica*), *Centaurea coriacea* és *C. atropurpurea* (*C. scabiosa*), *Galium verum*, *Gypsophila fastigiata*, *Stipa pennata*. Frivaldszky (1859) bevezetőként leírja, hogy „*a vigályos [ritkás] erdő virányos [virágos] oázai*”-ban milyen gazdag rovarvilág van, majd később részletesen is beszámol az erdőben található gyepokról: „*A homokdombok Serte levelű Cziczkoróval (achilea setacea) [elképzelhető, hogy A. ochroleuca], Vesszős és Nyéltelen Bókával (astragalus virgatus és exscapus) [Astragalus varius, A. exscapus], Sallangos Pofókával [Dracocephalum austriacum], a Derczefű (gypsophila) több fajaival, s foltonként Homoki Gyopárral [Helichrysum arenarium] borítvák (...) a nyílt lapályos-nedves rétek szokott dús növényzetekkel díszlenek.*” Kerner (1867–1879) Peszér Pusztához felsorolt lágyszárú fajai közül az alábbiakról feltételezhető leginkább, hogy csak a Peszéri-erdő tisztásain láthatta: *Astragalus exscapus*, *Dracocephalum austriacum*, *Geranium sanguineum*, míg a *Dianthus polymorphus* [*Dianthus diutinus*] származhat az erdőn kívülről is.

A Peszéri-erdőben a 20. század elején a felső-erdészháztól délre húzódó „*buczkás területű szál erdőnek [tölgyes] azonban sok tisztása van, – részint homokos dombocskák, melyeken (...) a Gnaphalium arenarium [Helichrysum arenarium], valamint a nálunk ritka Dracocephalum ruschyanum [értsd Dracocephalum austriacum] is előfordul, – részint pedig mélyebben fekvő völgyecskék, melyekben mindenféle fű és virág buján terem*” (Abafi-Aigner 1902). Minden bizonnyal ezeket a tölgyeseket és apró tisztásait érinthette „*a vágásérett, gyöngyvirágos tölgyeseknek akácossokká való átalakítása*” (Babos 1972) az 1920–1930-as években (Babos 1958).

A Peszéri-erdő északi végében az 1910-es években a már megkötött, de még többnyire gyepes–cserjés homokbuckák között meglepően vízgazdag „*mocsárszemek*” voltak: „*maguk a mocsárszemek a buczkák közötti mélyedésekben vannak; nyirkos teknők, laposok, amelyekben már egy-két ásónyom mélységben szennyes, sárgás víz fakad. Közepükön igen gyakran kerekded,*

süppedős víztócsa van, a mely vagy be van nőve, vagy közepén nyílt víztükröt mutat” (Tuzson 1915). Tuzson (1915) még a mocsárszemek egyéb vegetációs karaktereiről és fajkészletéről (*Betula pendula*, *Phragmites australis*, *Juniperus communis*, *Orchis palustris*, *Epipactis palustris*, *Anacamptis pyramidalis*) is részletesen beszámol, továbbá a körülöttük található gyepes–cserjés homokbuczkákról is sorol fel fajokat, többek között az *Astragalus varius*-t, *Linum hirsutum*-ot, *Tragopogon floccosus*-t, és kiemeli, hogy nem látott *Dianthus diutinus*-t.

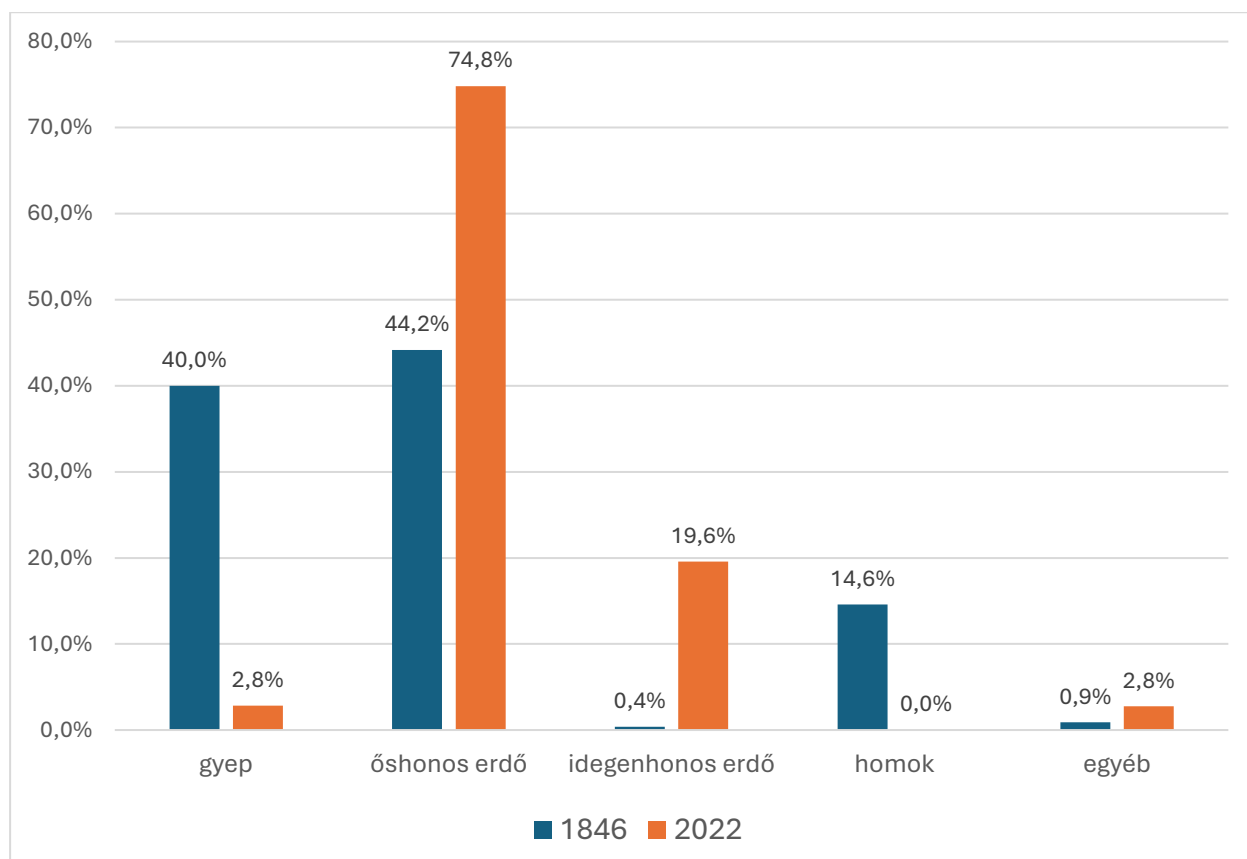
Az 1910-es években a felső-erdészháztól délre biztosan voltak még tisztások, ugyanis a magyar sakktáblalepke (*Melanargia russiae*) két tisztáson fordult elő, melyek „nincsenek messze egymástól, és egy-egy hektárnyi területűek” (Gurney 1913). Az erdő középső és déli részében „a buckákon csak kevés növény található (...), de a köztük lévő jó vízellátottságú laposabb részeket sokféle virág borítja, sőt, néhány esetben, a különösen mélyfekvésű részekben, a talaj kifejezetten mocsaras, kedvez a nádnak” (Frohawck & Rothschild 1912). Hasonlóan a Peszéri-erdő vízbő buckaközeit emeli ki Schmidt (1913): „az erdők és tisztások mélyebben fekvő helyein nád, sás, *Iris pseudacorus* és egyéb vízi- illetőleg mocsári növények jelzik az egykori mocsarak nyomait.”

Az erdő déli részének szárazgyepjeiből 1920-ban Boros Ádám az alábbi fajokat jegyzi fel: *Helianthemum nummularium*, *Astragalus varius*, *Linum glabrescens* [*L. hirsutum*], *Dianthus serotinus*, *Sedum hillebrandtii*, *Thesium ramosum*, *Orobanche arenaria*, *Dorycnium sericeum* [*D. germanicum*], *Thalictrum flexuosum* [*Th. minus*], *Erigeron acer*, *Thalictrum galioides* [*Th. simplex* subsp. *galioides*], *Melampyrum arvense*, *M. cristatum*, *Anacamptis pyramidalis*, *Geranium divaricatum*, *Iris variegata*, *Anthericum ramosum*, *Peucedanum arenarium* (Boros 1915–1972).

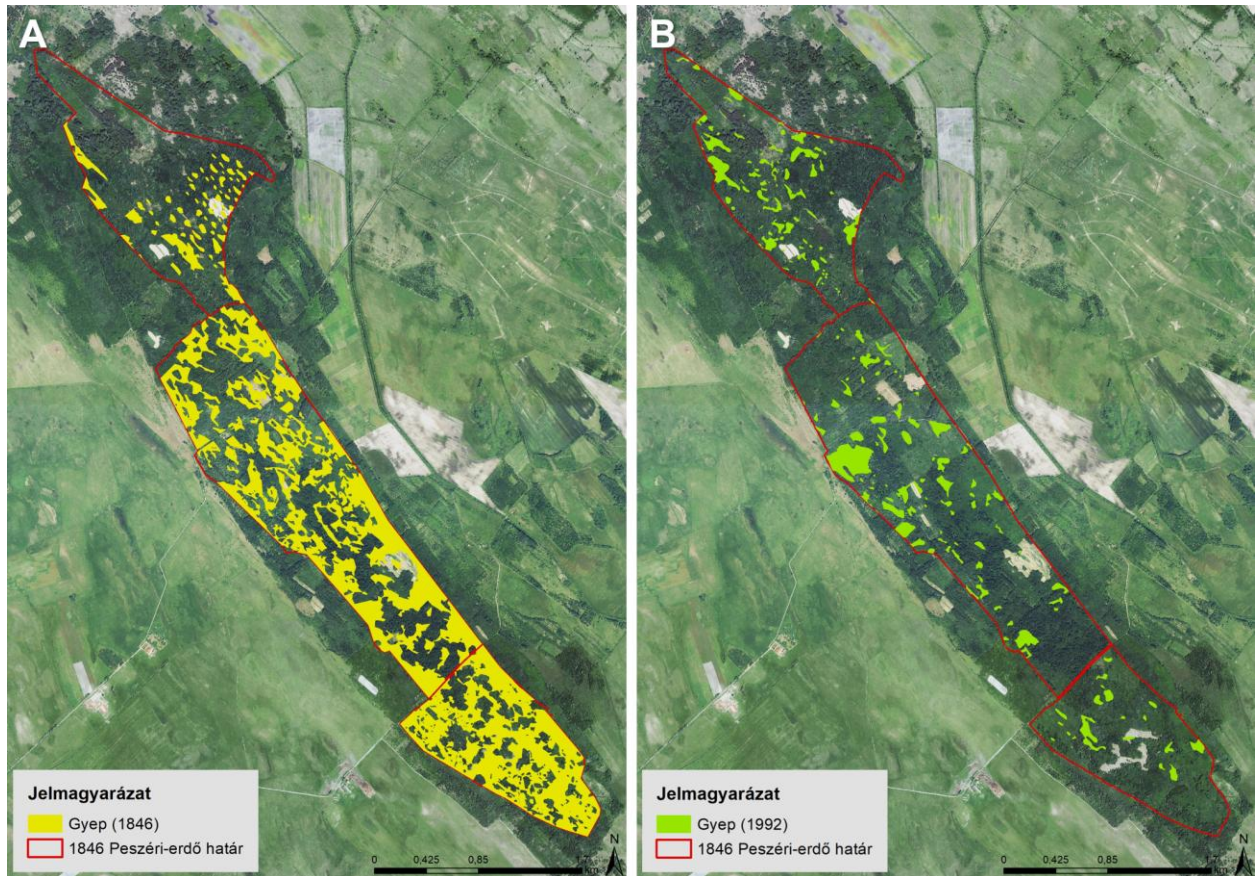
Boros Ádám 1920-ban a Peszéri-erdőben található „buckaköz, mélyebb helyek” növényei közül az alábbiakat sorolja fel: *Hypochoeris maculata*, *Inula salicina*, *Centaurium uliginosum*, *Trifolium medium*, *Betonica officinalis*, *Veronica longifolia*, *Epipactis palustris*. A 13 évvel későbbi bejárása során, 1933. augusztus 15-én az erdő északi részének homokbuckásáról a következőket jegyzi fel: „*Populus tremula* (...), *Ephedra distachya*, *Carex glauca* [*C. flacca*], \**Anacamptis pyramidalis*, \**Epipactis atropurpurea*, \**Salix alba*, \**Betula pendula*, *Linum glabrescens* [*L. hirsutum*], *Helianthemum nummularium*, \**Gentiana crutiata*. A \*jelűek főleg nyírfás laposokban, a *Gentiana* csak egy ilyen mélyedésben. E helyeket jellemzik még a következők állományai: *Deschampsia caespitosa*, *Molinia caerulea*, *Schoenus nigricans*” (Boros 1915–1972).

A rendelkezésre álló források alapján a Peszéri-erdő még jelentős mennyiségű gyepkomponenst tartalmazhatott a 20. század elején. A gyepnek jelentős része buckatetői nyílt homoki gyepjei (G1) és buckaoldalak sztyepprékjei (H4, H5b) lehettek, miközben a buckaközökben változó vízbőségű kékperjések (D2), láprétek (D1) és esetleg mocsárfoltok (B1a) lehettek. Az üde teknők növényzete az 1920-as években a környező tájban lezajlott lecsapolási munkálatokat követően drasztikusan szárazodhatott, ugyanis Babos (1942) azt írja, hogy „méréseinkkel a húszas évek végén megállapítottuk, hogy a talajvíz szintje kereken másfél méterrel szállt alá a peszéri erdőben”. Az 1920-as évek legvégén tett bejárások alapján írja Daniel & Kolb (1929), hogy „Pfeiffer [helyi vezetőjük] szerint az erdő a korábbi években sokkal nedvesebb volt, és ennek megfelelően sokkal gazdagabb növényzetet mutatott. Például a nyiladékokban található kiterjedt *Scabiosa*-állományokból, amelyekkel H. Pfeiffer még korábban találkozott, a mi kétéves tartózkodásunk alatt csak apró maradványokat találtunk. Ez a kiszáradás minden bizonnyal a talajvízszint csökkenése miatt történt, melyet a mocsaras területek lecsapolása okozott.”

Az erdőbelseji gyepek a 19. század közepe és napjaink között jelentős területi csökkenésen mentek keresztül a Peszéri-erdőben. A 19. század közepi 40%-os gyeppel szemben – ugyan arra a területre vonatkoztatva – az 1990-es években csupán 9,2% volt a tisztások kiterjedése (Molnár 2021), 2022-ben pedig már csak 2,8% (Erdélyi & Hartdégén 2022), miközben az őshonos főfafajú, illetve az idegenhonos főfafajú erdők kiterjedése jelentősen növekedett (3.16–3.17. ábra). A gyepek csökkenésének pontos üteméről nincs információ, ugyanis a Blahausch (1846) térkép és az első légifelvételek (1970-es évek) között nem ismert az erdő belső mozaikosságát ábrázoló forrás (az üzemtervek nem jelenítik meg a kisebb tisztásokat).

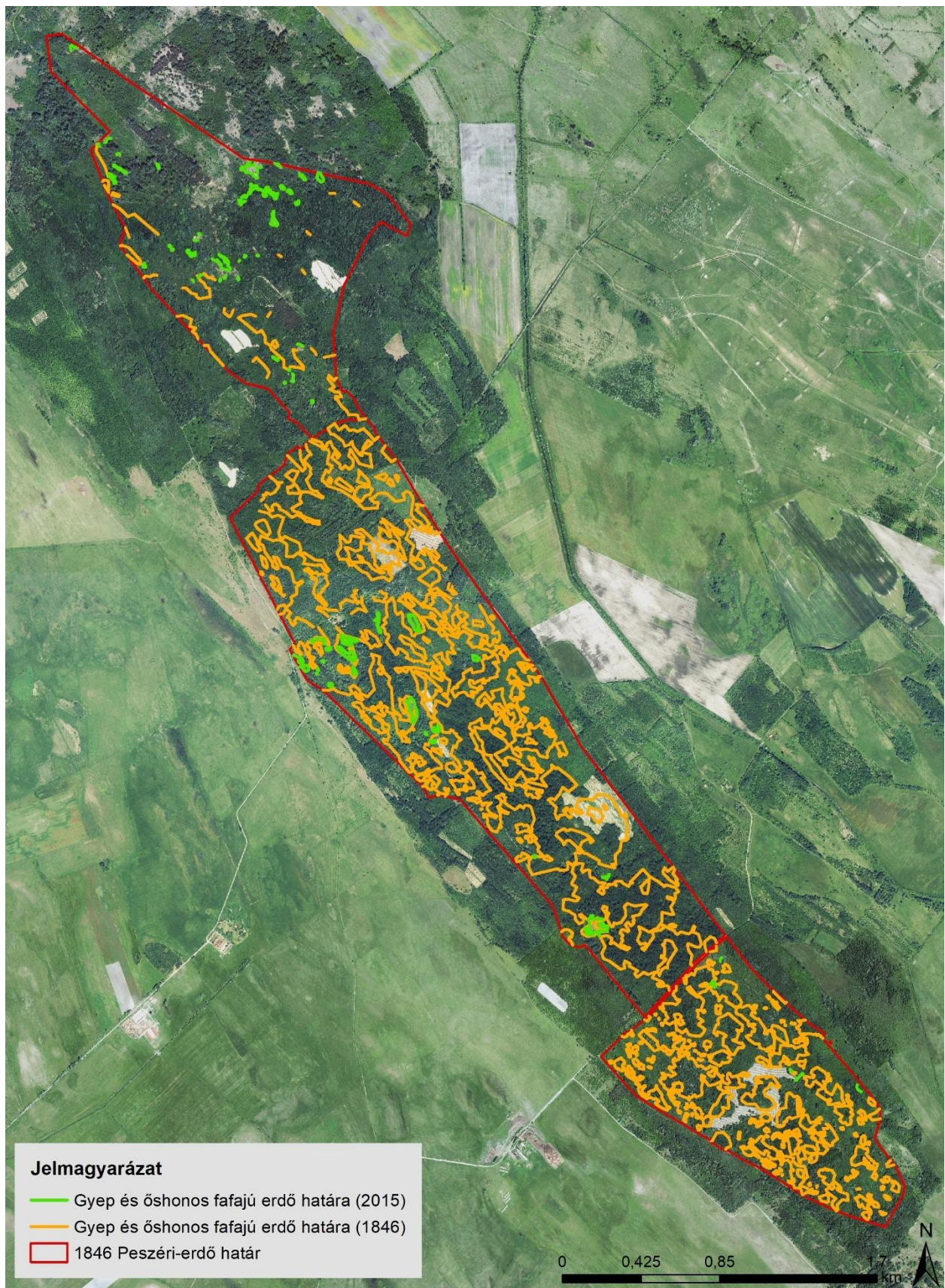


3.16. ábra. A Peszéri-erdő élőhelyeinek változása 1846 (Blahausch 1846) és 2022 (Erdélyi & Hartdégén 2022) között.



3.17. ábra. Gyepkiterjedésének változása A) 1846 (Blahausch 1846) és B) 1992 (saját digitalizálás az 1992-es légifelvételről) között (mintaterület az erdő 1846-os területe).

A Peszéri-erdő gyepkomponensének drasztikus csökkenésével együtt a szegélyélőhelyek kiterjedése is jelentősen csökkent. Az ökológiai szempontból legértékesebb, tehát az őshonos fafajokból álló erdőterületek és a gyepkiterjedés közötti szegélyek hossza 1846-ban 88,9 km volt, míg 2015-ben már csak 6,8 km, tehát 92,4%-os csökkenés ment végbe a két időpont között (3.18. ábra).



3.18. ábra. Ökológiai szempontból értékes szegélyélőhelyek (értsd őshonos fafajú erdőállományok és gyepek határának) változása 1846 (Blahausch 1846) és 2015 (saját digitalizálás a 2015-ös légifelvételről) között.

### 3.3.7. Gyephasználat

A 18. század második feléből származó gyephasználatot is tartalmazó egyedüli forrás az Anonymus (~1787) térkép. A térképen egy helyen jelöl egy kaszálót a déli rész északi végében (a foltban szerepel a „*falcastrum*” felirat), továbbá a középső (tölgyes) részre vonatkozóan fás, kaszáló és puszták kategóriákra adja meg a területi arányokat. A térkép sarkaiban található jellemzéseknél legeltetés miatt gyengén fejlődő sarjerdőket ír az erdő északi és déli részéhez, amely legeltetést korlátozták a térkép létrehozásakor (lásd korábban). A déli rész nyugati peremén egy pásztorszállást is ábrázol, „*Tugurium Pastorum*” felirattal, melyet egyébként az Első Katonai Felmérés 1783-ban *Waldhütter*-nek, tehát erdészháznak jelöl. A középső rész (tölgyes) leírása nem tartalmaz legeltetéssel kapcsolatos megjegyzést, miközben az erdő tisztásokkal erősen tagoltnak van ábrázolva (Anonymus ~1787).

Az uradalmi erdőben található gyepek 19. századi használatáról is csupán szórványadataink vannak. Ballabár (1835) az erdőtömb déli részéről „*erdőterületek között fekvő*” „*pusztaságokat és legelőket*” említ, Landbeck (1843) az 1838 nyarán történt bejárása alapján írja: „*a Peszéri-erdő kiváló legelőket kínál, amely megkönnyíti az ebben az elszigetelt pusztaságban mindenképpen szükséges állattartást.*” Frivaldszky (1859) semmilyen gyephasználati tevékenységet nem említ. Blahausch (1846) térképe az erdő területén található gyepeket a kaszálhatóságuk alapján kategorizálja, mely egyaránt utalhat aktuális vagy tervezett használatukra, de valószínűleg leginkább a termőhelyi adottságaikra. A Második Katonai Felmérésről (1859) nem olvashatók le egyértelmű használati információk. A Harmadik Katonai Felmérésen (1882) az erdő északi és déli végében ritkás erdőt ábrázolnak, melyekben legeltetésre utaló „*H*” jelzés (Heide) szerepel (3.19. ábra).

A 19. század második felében a Kataszteri térképen (1880) az uradalmi erdő északi és déli foltjában fákkal együtt ábrázolt „*L*” betűt tüntetnek fel, mely a jelkulcs szerint „*legelő erdei fákkal*” (Pályi 2014), tehát ezekben az erdőrészekben legeltetés is történt, miközben a középső részen az erdő grafika mellett csak „*sz.e.*” található a faábrázolások mellett, mely a jelkulcs alapján „*szálerdőt*” jelent (Pályi 2014), tehát itt vélhetően nem volt legeltetés, legalábbis hivatalosan (lásd 3.19. ábra). A 19. században mindkét természettudományos forrás (Landbeck 1843; Frivaldszky 1859) az erdő környezetét pusztaságként jellemzi, míg az erdőben virágos réteket ír, gazdag rovarvilággal. A források alapján a Peszéri-erdő középső részének legelésmentes vagy enyhébb legeltetéssel jellemezhető használatára lehet következtetni, miközben az erdő északi és déli részei rendszeres legeltetéssel lehettek érintve.



3.19. ábra. A Harmadik Katonai Felmérés (1882; A) és a Kataszteri térkép (1880; B) területhasználati ábrázolásai.

A 20. század elejének gyephasznosításáról ugyancsak nagyon kevés az adat, de rendelkezésre áll három fénykép, melyeken a Peszéri-erdő egy-egy tisztása szerepel (3.20–3.22. ábrák). Egy fényképpár készült 1910-ben, melyek a magyar sakktáblalepke élőhelyéül szolgáló két tisztást ábrázolják (Frohawk & Rothschild 1912). A harmadik fénykép 1912-ben készült a Peszéri-erdőben, vélhetően a középső rész valamelyik tisztásán (Gurney 1913). Az egyik 1910-es képen látható tisztás növényzetéről feltételezhető, hogy egy rendszeresen kezelt gyep (legeltetett és/vagy kaszált), míg a másik 1910-esen és az 1912-esen egy vélhetően huzamos ideje kezeletlen tisztásgyep látható. A fényképek alapján a Peszéri-erdőben egyaránt lehettek kaszált és/vagy legeltetett, illetve nem kezelt gyepes tisztások. Ezek a tisztások az erdő középső részére sejthetők a leírások alapján, a felső erdészháztól délkeleti irányba.



3.20. ábra. Az egyik tisztás, amelyen 1910-ben előfordult a magyar sakktáblalepke. Eredeti képalírás: „Pusztá Peszér. Tipikus lapos nyílt hely” („A typical flat open space”) (Frohawk & Rothschild 1912). Három független, a terület aktuális élőhelyeit ismerő botanikus képértelmezésének egyező részletei a következők: az előtérben egy üdébb gyeper (kékperjés rét – D2 vagy erdőssztyepprét – H4) látható, az erdő előtt egy homoki sztyepprét (H5b) sáv valószínűsíthető; a tisztás mindkét gyeptípusa kezeltnek tűnik: ezévi legeltetés és/vagy előző évi kaszálás feltételezhető.



3.21. ábra. A másik tisztás, amelyen 1910-ben előfordult a magyar sakktáblalepke. Eredeti képalírás: „Pusztá Peszér. Tipikus »Buczka«” (Frohawk & Rothschild 1912). Három független, a terület aktuális élőhelyeit ismerő botanikus képértelmezésének egyező részletei a következők: valószínűleg egy kezeletlen homoki sztyepprét látszódik a képen, melyen *Peucedanum arenarium* tavalyi kórói állnak.



3.22. ábra. Czillinger János erdőfelügyelő (balra) és Schmidt Antal lepkész (jobbra) (Gurney G. H. fényképe, in Bálint & Katona 2013). A kép – az előzőekkel ellentétben – nem feltétlenül egy sakktáblalepkés tisztáson készült, növényzete homoki sztyepprét (H5b) és erdősztyepprét (H4) karaktereket mutat, alapvetően kezeletlennek tűnik.

Egy szóbeli közlés alapján az első világháború idején, a Tanácsköztársaság alatt szarvasmarhákat rejtettek el az erdőben (Rusznyák István szóbeli közlése, in Bálint & Katona 2013; ezt a szóbeli közlést megerősítő vagy cáfoló forrás nem ismert).

Az 1950–1960-as években az arra alkalmas tisztásokat környékbeliek kaszálták. A széna felét az erdészlet lovai részére le kellett adni (Kovács Jánosné szóbeli közlése, 2021; Gengelicki István szóbeli közlése, 2021). *„Ilyen kaszálók az erdő szélein voltak főleg, Bogárzói rész, meg az erdő vége felé. Az erdőben lévő tisztásokat lehetett kaszálni, szóltak az erdésznek, vagy megengedte vagy nem. Az erdő alatt nem kaszáltak, a nyiladékokat nem kaszálták”* (Kovács Jánosné szóbeli közlése, 2021). *„A Rapcsák Pista bácsi abból pénzült egész nyáron. Az erdészetenél dolgozott, de amikor letették a munkát, akkor ment ezeket a tisztásokat kaszálni. Az erdészetenek is voltak lovai, és felezték. (...) Május végén kaszálni kell a tisztásokat. A fák alatt is kikaszálták, ahogy befértek”* (Gengelicki István szóbeli közlése, 2021). A tisztások ilyen típusú kaszálása akkor szűnt meg, amikor a lovakat gépekre váltották, tehát az 1960-as évek végén (Gengelicki István szóbeli közlése, 2021). Ezt követően a Bogárzó-tisztás kivételével nem volt kaszálás a belső tisztásokon (Kovács Jánosné szóbeli közlése, 2021; Gengelicki István szóbeli közlése, 2021).

Az erdő tisztásain a 20. század második felében alapvetően nem történt legeltetés, csupán az 1980-as évek végén a felső-erdészház körülötti tisztásokat legelte hat-hét darab hízó bika. *„Szabadon jártak, nem voltak bekerítve. Járták a tisztásokat. Kárt nem csinált benne, csak tisztán tartotta az erdőnek az alját. Ekkoriban már a tisztásokat nem kaszálták”* (Gengelicki István szóbeli közlése, 2021). Az erdő nyugati és délkeleti szegélyét az 1990-es években juhokkal legeltették (Kajdácsi Józsefné szóbeli közlése, 2021).

### 3.3.8. Homokmozgások

A 19. század első felében a környező tájban több helyen is voltak mozgó homokbuckások, melyek túllegetetés során alakultak ki (Molnár 2019a). Megkötésüket fásítással és/vagy a legeltetés korlátozásával végezték (Molnár 2019a). A Peszéri-erdő környezetében a 18. századból nincsen egyértelmű homokmozgásra utaló adat, az első egy 1820–1830-as évekből származó térképfelirat a mai Robbantó-tér (Ördög-katedrától északra) környéki területről: *„Peszéri határra fekvő homok”* (Kaszap-Nagy 1820/1831).

A Peszéri-erdő középső és déli részén nem volt a 19. században mozgó homokfelszín, kizárólag az északi részen (Buckai kerület északi fele) és az erdőtől közvetlen délre (a Vitéz-soron) jelölik a térképek, sokszor egészen pontosan lehatárolva a mozgó foltokat (Blahausch 1846; Második Katonai Felmérés 1859; Kataszteri felmérés 1880; Harmadik Katonai Felmérés 1882). Az északi rész mozgó homokfelszínei között gyepek és nyáras facsoportok, erdőfoltok fordultak elő (Blahausch 1846). A futóhomok megkötése korán megkezdődhetett, mert a Blahausch (1846) térkép egy 1842 és 1846 között telepített nyárust jelöl a mozgó homokbuckás részről, illetve Frivadszky (1859) már így jellemzi az erdő északi részét: *„éjszak felől habos idomú, dombjait futó, részben már megkötött homok, aljasait televény képezi”*. A magyar rovarászoktól származhat Frohawk & Rothschild (1912) információja, miszerint az erdő *„északi harmadát mintegy nyolcvan évvel ezelőtt [1830 környékén] mesterségesen erdősítették, és nagyrészt akácfákból (Robinia*

*pseudacacia)* és nyárfákból áll, amelyeket olyan homokdombokra ültettek, amelyek az erdősítés idején szélfúttá és mozgó homokdombok voltak.”

A homokmozgás megfékezése sokáig elhúzódhatott, mert az 1850-es években még nagy kiterjedésben (Második Katonai Felmérés 1859), majd az 1880-as években már kisebb kiterjedésben láthatók növénymentes foltok (Harmadik Katonai Felmérés 1882; Kataszteri felmérés 1880). Véssey (1881) részletesen jellemzi a futóhomok megkötésének szükségességét és gyakorlatát a Ráckevei uradalom területén, például, hogy a „*tiszta futóhomokból álló részei nyár, fűz és ákác csemetékkal*” köthetők meg. A 20. század elejére megszűnhettek a mozgó homokbuckások a Peszéri-erdő környezetében, ugyanis „*sívó homok csak a peszéri üzemosztályhoz tartozó adacsi pusztán található*” a Ráckevei uradalom területén (Anonymus 1897), és se Tuzson (1915) se Boros Ádám 1920-ban (Boros 1915–1972) nem számol be róluk, a Buckai kerületből csupán gyepes–cserjés homokbuckásokat említenek.

### 3.3.9. Védetté nyilvánítások

A Peszéri-erdő bizonyos részeit már a 20. század elején védetté nyilváníthatták, ugyanis 1913-ban már, mint védett területet említi egy brit lap: „*Magyarországon több védett terület is van, az egyik Pusztá-Pészer, Pest megyében*” (Anonymus 1913). Ugyancsak egy brit lapban írják 1915-ben, hogy „*Magyarországon a legritkább fajok közül többeket a pusztulás veszélye fenyeget, különösen azokat, amelyek a Nagy-Alföldön fordulnak elő. Örvedetes, hogy (...) a jól ismert Pusztá-Peszerezen is erőfeszítéseket tesznek mintegy hét hektárnyi terület megőrzésére*” (Anonymus 1915). A védettségi státusz valószínűleg annyira külföldi kezdeményezés lehetett, hogy még Kaán Károly sem értesült róla, mert a következőket írja: „*egy rezerváció önkéntes létesítése nem került volna számottevő áldozatába ott [a magyar sakktáblalepke élőhelyén] az uradalomnak*” (Kaán 1931). Mivel a „*lepke az erdőgazdasági üzem során úgylátszik végleg kipusztult*” (Kaán 1931) nem is kapott védelmet az erdő ebben a védetté nyilvánítási hullámban.

A 20. század második felében történnek meg az első védetté nyilvánítások Babos Imre javaslatára, immár a különleges homoki erdők védelmét célozva (Csapody & Szodfridt 1970). Helyi védettséget kapott 1958-ban a „*Gyöngyvirágos-tölgyes*” (jelenleg 7B) (1194/1958. számú OTT. határozat), majd 1965-ben a „*Nagy-tölgyfai-tag erdőállománya*” (jelenleg 32D, a Rezervátum-tölgyes) és a „*Nyíres-nyáras*” (jelenleg 3C) (1984/1965. számú OTvH. határozat).

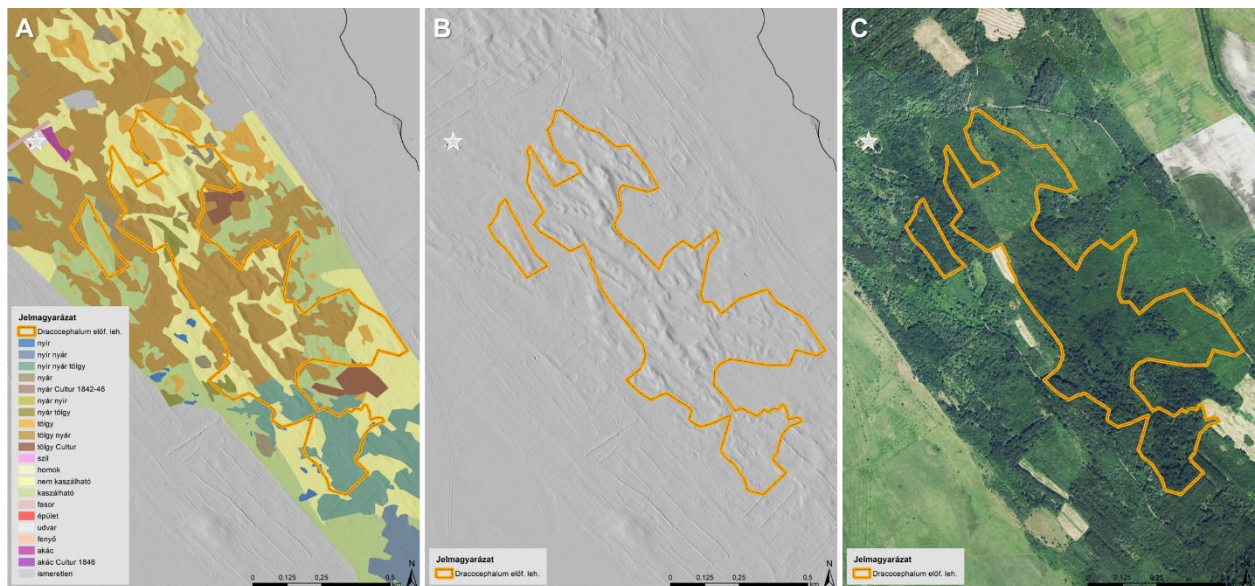
Az 1993-ban létrehozott Peszéradacsi Tájvédelmi Körzetnek [17/1993. (IV. 7.) KTM rendelet], és jelenlegi utódjának, a Peszéradacsi rétek nemzeti parki törzsterületnek [22/1996. (X. 9.) KTM rendelet] nem része a Peszéri-erdő, továbbá a Kunpeszéri Szalag-erdő országos jelentőségű természetvédelmi terület [24/1998. (VII. 10.) KTM] is a klasszikus értelemben vett Peszéri-erdőtől keletre található.

A Peszéri-erdő szinte teljes területe (a honvédelmi rendeltetésű, észak-keleti rész kivételével) a Natura 2000 hálózat részévé 2004-ben a Felső-Kiskunsági szikes puszták és turjánvidék különleges madárvédelmi terület (HUKN10001), majd 2010-ben a Peszéri-erdő kiemelt jelentőségű természetmegőrzési terület (HUKN20002) formájában vált [14/2010. (V. 11.) KvVM rendelet].

### 3.3.10. Kiemelt jelentőséggel bíró fajok

Osztrák sárkányfű (*Dracocephalum austriacum*): Frivaldszky (1859) a Peszéri-erdő gyepeiből „*Sallangos Pofóka*”-ként említi, majd Kerner az 1860-as Peszér-pusztát – és annak erdejét, a Peszéri-erdőt – is érintő bejárása során (Kerner 1867) láthatta és említi adatközlő cikksorozatában: „*auf der Puszta Peszér bei Alsó Dabas*” (Kerner 1874). Érdeemes megjegyezni, hogy Kerner vett át másoktól adatokat hivatkozás nélkül (Molnár Zsolt szóbeli közlése, 2021), ezért nem kizárt, hogy annak ellenére, hogy járt az erdőben, nem ő látta, hanem Frivaldszky adatát közli. Ezt követően két herbáriumi lapon szerepelnek Peszér Pusztáról gyűjtött példányok (Richter 1889: „*Puszta-Peszér*”; Steetz 1893: „*Puszta Peszér*”, cédula nyomtatott felirata: „*Richter L. gyűjteményéből*”). A faj utolsó említését és egyben legpontosabb lokalizálását Abafi-Aigner (1902) adja meg, miszerint az állomány a felső erdészháztól délkeletre lévő tölgyes szálerdő homokbuckás tisztásain fordul elő, együtt a *Helichrysum arenarium*-mal. Boros Ádám több ízben is járt a Peszéri-erdőben (1920, 1933, 1934), de nem említi a fajt, miközben a Nyíri-erdőben még látta (Boros-napló 1915–1972).

A történeti és domborzati adatok alapján lehatárolható az a terület, ahol potenciálisan előfordulhat még a *Dracocephalum austriacum*. Az egyik bemenő információ az Abafi-Aigner (1902) leírása, a másik pedig a LIDAR-felvételen elsődleges domborzatúnak látszó (tehát talajbolygatással nem érintett) homokbuckás részek (3.23. ábra). A Blahausch (1846) térképen látható, hogy ez a rész – legalábbis akkor még – tölgyesek közötti tisztásokkal erősen tagolt volt, melyek közül már lényegesen kevesebb lehetett jelen Abafi-Aigner idejében. A gyakorlati természetvédelem számára fontos üzenet, hogy ezen a területen a mesterséges erdőfelújítást javasolt kerülni, vagy előzetesen néhány éven keresztül a tarvágást alaposan átvizsgálni. A faj huzamosabb erdőborítás utáni előkerülésére van esély, ugyanis rokona, a *Dracocephalum ruyschiana* Németországban 70 éves erdőborítást is túlél, vélhetően vegetatív állapotban (Máté András szóbeli közlése, 2014).



3.23. ábra. A *Dracocephalum austriacum* lehetséges fennmaradásának területe (A: Blahausch 1846 térképe; B: LIDAR felvétel; C: 2015-ös légifelvétel; szürke csillag jelöli az erdészház lokalitását).

Közönséges gyertyán (*Carpinus betulus*): A gyertyánt Frivaldszky (1859) megemlíti a Peszéri-erdő fafajai között („*Ágasbogas Gyertyán*”). Frivaldszky (1859) fafajfelsorolása között úgy tűnik, hogy keverednek a telepített és nem telepített fajok (vö. erdeifenyő), ezért nem lehet eldönteni, hogy őshonos állományt említ-e a gyertyán esetében. Ma 5 erdőrészből ismertek közepidős egyedei. Babos Imre a Peszéri-erdőt jól ismerte, mégis azt írja, hogy csak Pótharaszton és Kunbaracson van aktuálisan (1954-ben) gyertyán állomány, továbbá, hogy „*be fogjuk vinni többek között Kunpeszér (...) tölgyesei, tényleg jó akácsoai alá*” (Babos 1954). Elképzelhető tehát, hogy a gyertyán jelen lehetett őshonos fajként az erdőben még a 19. század közepén (Frivaldszky 1859 alapján), de mai állományait a 20. század közepén telepítették (Babos 1954 alapján). Jelenleg a gyertyán az üzemtervek szerint a Kunpeszér 115C és 32B erdőrészekben fordul elő, továbbá előkerült a 26F, a 29D (csak újulat), illetve a 8G és 8B határán két helyről is (Erdélyi et al. 2019).

Hamvas éger (*Alnus incana*): Első adata az 1850-es évekből származik, „*Sima kérgű Éger*” megnevezéssel említi Frivaldszky (1859). A 19. század második felében a Ráckevei uradalom területén egyéb fafajok mellett a hamvas égert is ültették az üdőbb termőhelyekre (Véssey 1881), majd a század legvégén írják, hogy „*a tisztán futóhomok területek nyár és akácczal, a részben megkötött legalább némi fűvel benőtt részek pedig erdei és fekete fenyővel, továbbá tölgy, kőris, hamvas égerrel ültettetnek be*” (Anonymus 1897). Napjainkban a Buckai kerületben két buckaközi állománya ismert (Vadász Csaba szóbeli közlése, 2018; Erdélyi et al. 2019). A faj őshonossága nem egyértelmű az eddig előkerült irodalmi adatok alapján, ugyanis az 1850-es években már legalább egy évtizede történtek uradalmi erdőtelepítések (lásd korábban).

Magyar sakktablalepke (*Melanargia russiae*): Bálint & Katona (2013) a magyar sakktablalepke első Peszéri-erdőből történő említését a Frivaldszky (1859) tanulmányhoz kötötte. Landbeck 1838-ban járt a Peszéri-erdőben, és 1843-ban megjelent cikkében a faj nagy egyedszámú állományáról ír: „*a közönséges sakktablalepkéhez (...) hasonló, de annál nagyobb és szebb nappalilepke faj (Melanargia clotho) virágról virágra repkedett a napsütötte homokdombokon. Ez utóbbi faj mérhetetlenül sok volt [„ungemein zahlreich”], de nehéz volt elkapni a ragyogó napsütésben; ezzel szemben reggel, amikor harmattól átázva, még álmosan lógtak a virágokról, minden mennyiségben le tudtuk szedni az ujjunkkal.*” A 19–20. század fordulójának időszakából számos megfigyelés és gyűjtési adat rendelkezésre áll (lásd Bálint & Katona 2013). Új forrásként került elő Gurney (1913) cikke, mely azért érdekes, mert a megelőző években közölt alacsony egyedszámú említésektől eltérően a cikk szerzője nagy mennyiségben látja a magyar sakktablalepkét az 1912-es bejárása során: „*két óra körül értük el ennek a nagyon lokális fajnak (Melanargia iapygia var. suvarovius) a lelőhelyét, két helyen nagyon bőségesen és tökéletes állapotban találtuk*” (Gurney 1913). A bejárásról készült fotó hátulján kézírással szereplő mondat is erre utal: „*Suw. sok volt*” (lásd in Bálint & Katona 2013). A faj utolsó említései 1912-es bejárásokból származnak (Frohawk & Rothschild 1912; Frohawk & Rothschild 1913; Gurney 1913). Az első világháború után nem találták már meg a fajt.

A 20. század elején a fajt már csak két tisztásról emlegetik a források (pl. Frohawk & Rothschild 1912). Ezeknek a tisztásoknak a lokalitása a felső erdészahztól délkeletre feltételezhető, a Peszéri-erdő középső részébe. Ez azért érdekes, mert a magyar sakktablalepke a petéit júniusban rakja le, zombékoló füvek (csenkesz, fényperje) leveleire, és a petéből csak július során kel ki a lárva

(Frohawk & Rothschild 1912; Bálint & Katona 2013). Ha ebben az időszakban erőteljes legeltetéssel érintett a gyepterület, az a peték pusztulásához vezethet. Elképzelhető, hogy a faj a 20. század elején azért fordulhatott elő már csak a középső erdőrészben, mert a 19. század során ott nem volt, vagy alacsonyabb volt a tisztások legeltetésének intenzitása, mint a déli és északi részeken (lásd fentebb).

A kipusztulás oka a lepkész szakirodalomban egyelőre nem teljesen tisztázott (lásd Bálint & Katona 2013), több tényező is felmerült, mint például a tisztások beerdősítése és egyéb erdőgazdálkodási tevékenységek (Kaán 1931; Kovács 1955; Gozmány 1968; Varga 1990), a táji környezet lecsapolása (Bálint & Katona 2013), az első világháború alatti tisztás-legeltetés (Bálint & Katona 2013) és a túlgyűjtés (Varga 1990).

A túlgyűjtés miatti kipusztulást Gurney (1913) leírásai alapján nem tartom reálisnak, ugyanis nagy mennyiségben volt jelen a faj az „intenzív” gyűjtési időszak lezáródásakor. A táji lecsapolás valóban befolyásolhatta a buckás mikro- és mezoklimatikus viszonyait, de valószínűleg ez önmagában nem lenne elegendő a kipusztuláshoz.

A kipusztulás egyik legvalószínűbb okának a tisztások 1920-as években történő beerdősítését vélem, melyről több forrás is említést tesz (pl. Babos 1958; Kolossváry 1961). Emellett nem kizárható, hogy szerepe lehetett a Tanácsköztársaság ideje alatti legeltetésnek is (Bálint & Katona 2013), ugyanis egy erőteljes nyári legeltetés a peték elpusztulását eredményezi, mely egy kis méretű, elszigetelt populáció esetében végzetes is lehet.

Tüskés lábú pozsgóc (*Bradyporus dasypus*): Egyetlen adata a bécsi Brunner-gyűjteményben található két lárvá stádiumú egyed, amelyek céduláin Pusztá-Peszér áll: „*Pusztá-Peszér (duo specimina larvarum vidi Viennae in coll. Brunneriana.)*” (Pungur 1918). Egyelőre nem ismert a gyűjtő (lehetett Metelka Ferenc, ugyanis osztrák rovargyűjtőkkel kapcsolatban állt, lásd Váangel 1885b), a gyűjtés dátuma (ha Metelka gyűjtötte, akkor 1854 és 1885 között), illetve a Peszérpusztán belüli pontos gyűjtési lokalitása sem (egyelőre nem derült ki, hogy a Peszéri-erdőből származnak-e a példányok vagy valahonnan a környező gyepekből). A pozsgóc peszéri előfordulásáról több forrás egyelőre nem ismert.

Érdes vemhe (*Onconotus servillei*): A pozsgóccal szemben több adata is van Peszérpusztáról, konkrétan a Peszéri-erdőből: „*a peszéri pusztán*” (Frivaldszky 1865); „*pestmegyei Peszéri homoktalajú pusztán*” (Frivaldszky 1867); Metelka Ferenc „*a peszéri erdőben találta meg*” (Váangel 1885b); „*az 1879-ik év július havában, midőn a peszéri erdőt meglátogattam, a többi között e szöcskéből is két, még teljesen ki nem fejlődött példányt sikerült kézrekerítenem.*” Váangel (1885a); „*Alsó-Dabas, Örkény, Pusztá-Peszér*” (Pungur 1918). Kastélypeszéréről ismert még egy bizonyítópéldány nélküli megfigyelés az 1990-es évekből (Máté András szóbeli közlése, 2021). A faj egykori előfordulásának pontos lokalitása, kipusztulásának lehetséges időszaka és oka egyelőre még nem tisztázott.

Kék vércse (*Falco vespertinus*): Az első kék vércse adat Petényi Salamonhoz köthető, aki az 1820-as években a faj viselkedését és tojásait alaposan tanulmányozza a Peszéri-erdőben (Herman 1891). Majd az 1930-as évek végén Landbeck (1843) említi, aki Petényivel járt a területen. Az

1850-es években „a *Vörhenyeslábu Sólyom (falco rufipes)* (...) itt nagy mennyiségben tenyészik” (Frivaldszky 1859). Egyszer még megemlítik egy összefoglaló munkában (Frivaldszky 1879a), de Bécsy (1971–1972) már nem említi az erdőből. A faj Peszéri-erdőben való telepes költése azért érdekes, mert a hasonló adottságú (kiterjedés, fátlan környezet) Ohat-erdőben is előfordult a 20. században (Gencsi 2021), de napjainkban a fajnak nem ismert hasonló adottságok közötti telepe.

Fakó keselyű (*Gyps fulvus*): A faj egyedüli említése a Peszéri-erdőből Frivaldszky Imrétől származik: „1854-ben európai ragadozóink legnagyobbika, egy pár fakó keselyű is tartózkodott ezen erdőségben, valószínűleg fészkelési szándokkal; de, mielőtt ezt létesíthették, a vadász szenvedélynek estek martaléku” (Frivaldszky 1859). Azért fontos ezt az idézetet kiemelni, mert számos közelmúltbeli szakirodalomban úgy hivatkoznak a Peszéri-erdőre, mint a fakó keselyű utolsó hazai költési helyszínére, de erre nincs adat, vélhetően a fenti idézet félreértelmezéséből származhat ez a megállapítás.

### 3.4. Természetvédelmi vonatkozások

A Peszéri-erdő hosszú távú vegetációs változásait és múltbeli használatát feltáró kutatás eredményei alapján elmondható, hogy a Peszéri-erdő a legkorábbi források (18–19. század) alapján gyepes alapmátrixú erdőfolt-hálózat volt az erdészeti átalakítások előtt. A tisztások területének csökkenése már a 19. század közepén megindult. A gyepeket fokozatosan beerdősítették, a megmaradt tisztásokon az utóbbi évtizedekben intenzív cserjésedés zajlik.

A 18. században a tisztásokat kisrészben kaszálták, nagyobb részben legeltették. A 19. századból az erdő északi és déli részéről van egyértelmű legeltetésre utaló adat, a középső rész feltételezhetően sokkal mérsékeltebben, vagy egyáltalán nem volt legeltetve. Kaszálásról nincs konkrét adat a 19. századból. A 20. században a legeltetés többnyire csak a szegélyeken volt jellemző, a belső tisztásokon legfeljebb rövidebb ideig történhetett. A belső tisztások egy részét az 1960-as évek végéig kézzel kaszálták. A 18–20. század során az uradalmi erdő tisztásain történő gyephasználat intenzitását nem lehet pontosan feltárni, de a szórványadatokból körvonalazható, hogy a környező táj gyepeinél enyhébben használhatták, legalább az erdő középső részét. Az enyhébb használatnak jelentős hatása lehetett a gyepek fajkészletére, és hozzájárulhatott bizonyos fajok túléléséhez.

A heterogén termőhely, a gyepes–erdős mozaikosság és az alacsonyabb intenzitású gyephasználat együttesen eredményezhette a Peszéri-erdő egyedi fajkészletének 20. század elejéig való fennmaradását. A Peszéri-erdő különleges gyepi fajainak egyik része a tisztások beerdősítésével párhuzamosan pusztult ki (pl. *Melanargia russiae*, *Onconotus servillei*, *Dracocephalum austriacum*), másik része viszont a mai napig megtalálható a megmaradt tisztásokon (pl. *Anemone sylvestris*, *Gladiolus palustris*, *Iris arenaria*, *Iris variegata*, *Jurinea mollis*, *Pulsatilla pratensis*, *Seseli libanotis*).

A Peszéri-erdő elsődleges (értsd nem telepített) erdőállományát (tölgy, nyár, nyír erdőfoltok) a 18–19. században néhány évtizedes vágásfordulóval hasznosították, mely a kor fahiányából adódó „kényszermegoldás” volt. A rövid vágásforduló ugyan hozzájárulhatott a tisztások

fennmaradásához, de az erdők erős kihasználását jelentette (vö. Nagykörösi-erdők, Molnár et al. 2010).

A történeti vizsgálat alapján a Peszéri-erdőre jellemző egyedi fajkészlet megőrzésében kiemelt szerepe van a gyep–erdő mozaikosságnak (amelyet a gyepkehez és az erdőszegélyhez kötődő fajok relatív nagy száma is jelez), ezért a tisztások arányának növelése, tehát a még meglévők fenntartása és lehetőség szerint újabb tisztások kialakítása javasolható. Az utóbbi évek sikeres kezeléseinek tapasztalatai alapján (OAKEYLIFE 2017–2022) lehetőség van az erdőállományok és a tisztások hosszú távú együttes fenntartására.

Számos növény- és állatfajnak a Peszéri-erdőben élő állománya Duna–Tisza közti léptékben is kiemelt jelentőségű (pl. *Anemone sylvestris*, *Gladiolus palustris*, *Jurinea mollis*, *Pulsatilla pratensis*, *Seseli libanotis*, *Sternbergia colchiciflora*, *Bolbelasmus unicornis*, *Euphydrias matura*). A regionálisan ritka fajok lokális kihalásának veszélye jelenleg is releváns (pl. tisztások cserjésedése, termőhelyi és klimatikus változások). A történeti vizsgálat során előkerült források (térképek, leírások, szóbeli közlések) a Peszéri-erdő ritka állat- és növényfajainak gyakorlati természetvédelmében jelentős szerepet kaphatnak. Lehetőség nyílik ugyanis annak vizsgálatára, hogy a lokálisan értékes fajok aktuális előfordulási mintázatait milyen múltbeli (vegetációmintázat, használat, bolygatás) és jelenlegi adottságok (termőhely, vegetációszerkezet, erdőművelés) határozzák meg.

## 4. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

A természetvédelem egyik legfontosabb célja az ökológiai rendszerek és fajaik hosszú távú megőrzése (Standovár & Primack 2001). A történeti ökológiai kutatások a természetvédelem számára olyan információkat szolgáltatnak, amelyek segítik a hosszú időtávlatban való gondolkodást is a stratégiák megalkotásánál vagy a prioritási sorrendek felállításánál. A megalapozott, nagy tudásbázisra épülő stratégiák és koncepciók jelentősen hatékonyabbá tehetik természeti értékeink megőrzését.

A Flórakontinuitás-hipotézis legfontosabb üzenete a természetvédelem számára, hogy azok a táji flórák, amelyeket védünk, sokkal régebb óta lehetnek jelen a tájainkban, mint ahogy az elmúlt évtizedekben, a jelentősebb természetvédelmi stratégiák megalkotásakor gondolta a tudomány. A hosszabb távú lokális jelenlét esélye a tájon belüli és tájak közötti populációk nagyobb evolúciós távolságára hívja fel a figyelmet. Ennek két természetvédelmi következménye van: 1) az élőhelyrestaurációs célú fajterjesztések esetében nagyobb elővigyázatosságra van szükség a terjesztési távolság meghatározásában, tehát például a tájak közötti propagulumterjesztésnek komoly introgressziós kockázatai lehetnek; 2) az élőhelyek átalakulásával vagy megszűnésével (pl. cserjésedés, erdősödés, felszántás, beépítés) történő fajkipusztulások megelőzésére nagyobb hangsúlyt érdemes fektetni, mert ilyen esetekben akár több 10 ezer éves evolúciós vonalakkal rendelkező populációk pusztulhatnak ki, melyek pótlására nincs lehetőség.

A hipotézis felveti a lehetőségét annak is, hogy a különböző fajgyűttélések között is gyakoriak lehetnek a nagyon hosszú lokális múltra visszavezethető kombinációk (növény–növény és állat–növény egyaránt), amely arra hívja fel a figyelmet, hogy a fajgazdag, jól szervezett, természetközeli állapotú élőhelyeknek természetvédelmi és ökológiai szempontból különös figyelmet érdemes szentelni (Rakonczay 2002; Illyés & Bölöni 2007; Molnár et al. megjelenés alatt).

A fajok közötti priorizálás esetében a hipotézisnek két fontos üzenete lehet: 1) fontosabb azoknak a fajoknak a megvédése, amelyek régebb óta élhetnek a tájainkban, mert lokális populációik ősbibb, tájra egyedi evolúciós vonalat képviselhetnek; 2) azok a fajok, amelyek nagy eséllyel helyben túléltek az LGM-et, egy esetleges jövőbeli jégkorszakot is sikeresebben élhetnek túl helyben, ezért lokális állományaik megőrzése nem csupán a jelenlegi interglaciális végéig predikálható, hanem annál sokkal távolabbi jövőbe.

Összességében a hipotézis fő üzenete, hogy a tájak őshonos populációinak és ezek genetikai tisztaságának megőrzésére – még akár gyakoribb fajok esetében is –, nagyobb hangsúlyt érdemes fektetni, mert nagyon idős, a tájban régóta jelenlévő evolúciós vonalakat képviselhetnek.

A Peszéri-erdő történeti ökológiai elemzése alapján elmondható, hogy az erdőtömb a 19. században egy aprófoltos gyep–erdő mozaik volt, és hogy ennek meghatározó szerepe lehetett a táji szinten is egyedinek tekinthető fajkészlet meglétében.

A gyepek lecsökkenésével párhuzamosan számos értékes faj pusztult ki, és a megmaradt fajok zöme is napjainkban erdőszegélyekhez, tisztásokhoz kötődik. Mindezek alapján a történeti vizsgálat

legfontosabb üzenete, hogy a Peszéri-erdő egyedi fajkészletének megőrzésében kulcsszerepe van az aprófoltos gyep–erdő mozaikosságnak. Az utóbbi évek során – részben jelen vizsgálat hatására – számos helyen hoztak létre tisztásokat, és ezeken megkezdték a termőhelynek megfelelő gyepek rekonstrukcióját is a környező tájból származó propagulumok bevitelével (OAKEYLIFE projekt). A történeti vizsgálat abban is segíthet, hogy a helyi természetvédelmi döntéshozatal történeti ívben tudjon rátekinteni a Peszéri-erdőre, és ne csupán a jelenlegi állapot értelmezéséből származzanak az ismeretei.

Számos esetből ismert, hogy az ökológiai rendszerek megőrzése nem egyszerű feladat, és egy megalapozott kezelési stratégia létrehozásához és megvalósításához egyszerre szükségesek általános elméleti, regionális és kifejezetten lokális ismeretek. A jelenlegi körülmények között az élőhelyek és a fajok megőrzése egyre nagyobb kihívásnak látszik, de a tudományos vizsgálatok eszköztára jelenleg a korábbi időszakokénál jóval szélesebb (pl. digitális adatbázisok, hozzáférhető nemzetközi irodalom, pályázati finanszírozási lehetőségek), ezért szorgalmazzuk a regionális és lokális természetvédelmi tervezéshez a megalapozó kutatások még intenzívebb támogatását.

Jelen doktori értekezésnek elsődleges célja a természeti örökségünk hatékonyabb megőrzésének segítése. Remélem, hogy ehhez valóban hozzá tudnak járulni a dolgozat eredményei, illetve hogy további kutatásokat inspirál majd mind a Kárpát-medence flórájának múltbeli megismerésében, mind pedig a különösen értékes és fajgazdag erdőssztyepp-élőhelyeink múltjának és jelenének megértésében.

## 5. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

### 5.1. Flórakontinuitás-hipotézis

(1.1) Kimutattam, hogy paleoökológiai és filogenetikai bizonyítékok alapján a legutóbbi glaciális maximumot (LGM) helyben túlélő fajok között nagyon eltérő ökológiai igényűek vannak jelen (pl. gyepi és erdei; hideg- és melegkedvelő; lágy- és fásszárú), mely alapján feltételezhető, hogy az LGM-et helyben túlélő teljes flóra is sokféle ökológiai preferenciájú fajból állhatott.

(1.2) A Kárpát-medencei LGM-kori klímához hasonló jelenlegi tájakban a gyepek és az erdők egyaránt lehetnek fajgazdagok, mely alapján feltételezhető, hogy a korábbi nézettel szemben a Kárpát-medence élőhelyeit is fajgazdagság jellemezte az LGM idején.

(1.3) A Magyarország jelenlegi őshonos flórájának klímaturését vizsgáló elemzés szerint a fajok 80,3%-a előfordul ma olyan – vagy alacsonyabb – éves középhőmérsékletű területen, mint amilyen Magyarország területén volt az LGM idején. Még a csapadék figyelembevétele és a biogeográfia távoli területek kizárása is magas klímaturési arányt eredményezett (62,3%; 76,8%). Az elemzés alapján feltételezhető, hogy Magyarország jelenlegi őshonos edényes flórájának nagy része potenciálisan képes tolerálni a terület LGM-kori klímáját.

(1.4) A Kárpát-medence jelenlegi őshonos edényes flórájának eredetéről alkotott korábbi nézetek (Posztglaciális rekolonizációs hipotézis) újraértékelése alapján egy új, alternatív hipotézist állítottam fel (Flórakontinuitás-hipotézis), mely szerint a Kárpát-medence jelenlegi őshonos edényes flórájának nagy része (kb. 75–85%) az LGM-et helyben élte túl, tehát őshonos fajaink többsége folyamatosan jelen lehetett a régióban a késő-pleisztocén és a holocén során.

### 5.2. Peszéri-erdő

(2.1) Elvégeztem a Peszéri-erdő elmúlt 250 éves múltjának történeti ökológiai feltárását, mely során elemeztem a terület használatának módjait és vegetációs átalakulásait. A Peszéri-erdő a legkorábbi források (18–19. század) alapján gyepes alpmatrixú erdőfolt-hálózat volt az erdészeti átalakítások előtt. A tisztások területének csökkenése már a 19. század közepén megindult. A gyepeket fokozatosan beerdősítették, a megmaradt tisztásokon az utóbbi évtizedekben intenzív cserjésedés zajlik, ezáltal a 19. század közepén még 40%-os arányú gyepkomponens mára 2,8%-ra csökkent le, az erdő–gyep szegélyek hossza pedig 88,9 km-ről 6,8 km-re csökkent.

(2.2) A 18–20. század során az uradalmi erdő tisztásain történő gyephasználat intenzitását nem lehet pontosan feltárni, de a szórványadatokból körvonalazható, hogy a környező táj gyepeinél enyhébben használhatták, legalább az erdő középső részét. Az enyhébb használatnak kedvező hatása lehetett a gyepek fajkészletére, és hozzájárulhatott bizonyos fajok túléléséhez.

(2.3) A Peszéri-erdő elsődleges (értsd nem telepített) erdőállományát (tölgy, nyár, nyír erdőfoltok) a 18–19. században néhány évtizedes vágásfordulóval hasznosították. A rövid vágásforduló ugyan hozzájárulhatott a tisztások fennmaradásához, de az erdők erős kihasználását jelentette.

(2.4) A Peszéri-erdő 19. századból ismert egyedi fajkészletét a heterogén termőhely, a gyepes–erdős mozaikosság és az alacsonyabb intenzitású gyephasználat együttes megléte tette lehetővé.

Az utoljára a 19. század végén, 20. század elején adatolt gyepi fajok kipusztulása mögött minden bizonnyal a tisztások beerdősítése állhat (pl. *Melanargia russiae*, *Onconotus servillei*, *Dracocephalum austriacum*).

## 6. ÖSSZEFOGLALÁS

A Föld ökológiai rendszerei az utóbbi évszázadokban korábban nem látott átalakulásokat mennek keresztül, mely jelenség hazánkban is tetten érhető. Természeti értékeink megőrzése nem egyszerű feladat, és gyakran a természetvédelmi döntéshozatal során az élőhelyek és fajok védelmének prioritási sorrend felállítására van szükség. A prioritások elővigyázatos megállapításához számos aspektusból gyűjtött adatok szükségesek, melyek között fontos szerepe van a rövid és hosszú távú múlt eseményeit vizsgáló történeti ökológiának. A múlt ismeretével jobban érthetővé válik a jelenlegi állapot, és biztosabban lehet becsülni a jövőbeli lehetséges változásokat. A természetvédelmi kezelések koncepcióinak történeti komponense egyszerre táplálkozik általános, regionális ismeretekből és specifikus, lokális ismeretekből. Jelen értekezés egy ilyen vizsgálatpárból épül fel:

Az első kutatás alapkérdése, hogy a Kárpát-medence flórája milyen arányban élhette túl a legutóbbi glaciális maximumot (LGM), a másodikkal pedig, hogy az Észak-Kiskunságban található, különleges flórájú és faunájú Peszéri-erdő milyen változásokon ment keresztül az elmúlt két és fél évszázadban? Természetvédelmi szempontból a flóránk hosszú távú folytonosságának ismerete nagyban segítheti a lokális és regionális védelmi prioritások meghatározását, egy adott terület történetének alaposabb ismerete pedig segít folyamatában látnunk az élőhelymozaikot, így a jövőbeli kezelési irányok meghatározásánál szolgált fontos információkat.

A közép-európai ökoszisztémák negyedidőszaki ökológiai és evolúciós történetéről szóló uralkodó paradigma szerint a jégkorszakok alatt a legtöbb faj regionális kihalásai miatt az élőhelyek ismételtenszegenyedtek, amelyeket az interglaciális időszakokban déli és keleti menedékhelyekről történő tömeges újratelepülések követtek (Posztglaciális rekolonizációs hipotézis). A legújabb szakirodalom számos tekintetben ellentmond ennek a nézetnek, és felveti az újraértékelés lehetőségét. Egy új, alternatív hipotézist állítottam fel (Flórakontinuitás-hipotézis), mely szerint a Kárpát-medence őshonos edényes flórájának nagy része (kb. 75–85%) az LGM-et helyben élte túl, tehát a jelenlegi őshonos edényes flóránk hosszú távú folytonossága valószínűbb, mint az LGM alatti jelentős elszegényedése, majd posztglaciális visszatelepülése.

Az új hipotézis felállításához összegeztem a filogenetikai, paleoökológiai és paleoklimatológiai kutatások legújabb eredményeit, valamint recens analógiákkal megvizsgáltam, hogy biztosan fajszegénység jellemezte-e a Kárpát-medence LGM-kori élőhelyeit, továbbá aktuális fajelterjedések alapján elemeztem, hogy a magyarországi őshonos flóra mekkora része lehetett képes elviselni az LGM-kori hideg klímát?

A hipotézis létrehozásához az alábbi érveket állítottam fel: 1) nagyon különböző ökológiai igényű fajok LGM-kori Kárpát-medencei – vagy attól északabbi – túlélésére van palinológiai vagy filogenetikai bizonyíték; 2) az LGM-kori klímához hasonló területeken a gyepek és erdők egyaránt lehetnek fajgazdagok, mely alapján feltételezhető, hogy a Kárpát-medence élőhelyei is lehettek fajgazdagok az LGM idején; továbbá 3) a jelenlegi őshonos flóra jelentős része (1404 faj, 80,3%) előfordul jelenleg olyan – vagy alacsonyabb – éves középhőmérsékletű klímán, mint amilyen Magyarország területén volt az LGM idején (éves középhőmérséklet  $\leq +3,5$  °C).

A fenti érvek alapján az új hipotézisnek van elméleti realitása, tehát felállítható a korábbi elképzelés alternatívájaként, egyelőre mint azzal párhuzamos hipotézis.

Amennyiben a hipotézis helyes, és a régiónk flórája hosszú távon folytonos, akkor ennek alapvető hatásai lehetnek nemcsak a helyi biogeográfiai és ökológiai jelenségek értelmezésére (pl. a folyamatok időbeli léptéke), hanem az olyan természetvédelmi stratégiák megalkotására is, amelyek az ősi, fajgazdag ökoszisztémák és a helyi génkészletek védelmére összpontosítanak.

A Peszéri-erdő hazánk egyik kiemelten értékes homoki erdőssztyepp élőhelykomplexe. A 19. században még olyan értékes fajok élőhelyeül szolgált, mint az osztrák sárkányfű (*Dracocephalum austriacum*), a magyar sakktáblalepke (*Melanargia russiae clotho*) vagy az érdes vemhe (*Onconotus servillei*). Az elmúlt években végzett vegetációdinamikai vizsgálatok és a természetvédelmi tervezések során felmerülő kérdések megteremtették az igényt az erdő történeti elemzésének elkészítésére.

A Peszéri-erdő az Észak-Kiskunságban, Kunpeszér településtől észak-keletre található. Az erdő alatt egy homokbuckás vonulat húzódik, amely heterogén termőhelyi viszonyokat teremt. Az erdőt homoki tölgyesek és nyárasok, illetve kékperjés nyíresek jellemzik, a tisztásokon kiemelten értékes homoki gyepek és kékperjés rétek találhatók.

A Peszéri-erdő a Ráckevei uradalom részét képezte a 18. század elejétől a 20. század közepéig. Az erdőt a 19. század végéig rövid vágásfordulójú sarjerdő-üzemmóddal hasznosították. A tisztásait a 19. század közepétől kezdték el erdősíteni, így a kezdetben 40% körüli gyeppkomponens az 1990-es évekre fokozatosan 9,2%-ra, 2022-re pedig 2,8%-ra csökkent. Az erdő területén – legalábbis a középső részen – a környező táj használatánál jóval alacsonyabb intenzitású gyephasznosítás folyhatott a 19–20. században.

A heterogén termőhely, a gyepes-erdős mozaikosság és az alacsonyabb intenzitású gyephasználat együttesen eredményezhette az egyedi fajkészlet 20. század elejéig való fennmaradását. A 20. század során alapvetően a tisztások szinte teljes megszűnése okozhatta a fajkészlet egyes érzékenyebb fajainak kipusztulását. A történeti vizsgálat alapján megállapítható, hogy a Peszéri-erdő máig fennmaradt értékes fajkészletének megőrzésében nagy szerepe van az erdőállományok és a tisztások együttes jelenlétének.

A természetvédelem egyik legfontosabb célja az ökológiai rendszerek és fajaik hosszú távú megőrzése. A történeti ökológiai kutatások a természetvédelem számára olyan információkat szolgáltathatnak, amelyek segítik a hosszú időtávban való gondolkodást is a stratégiák megalkotásánál vagy a prioritási sorrendek felállításánál.

A Flórakontinuitás-hipotézis legfontosabb üzenete a természetvédelem számára, hogy azok a táji flórák, amelyeket védünk, sokkal régebb óta lehetnek jelen a tájainkban, mint ahogy az elmúlt évtizedekben, a jelentősebb természetvédelmi stratégiák megalkotásakor gondolta a tudomány. A hipotézis fő üzenete, hogy a tájak őshonos populációinak és ezek genetikai tisztaságának megőrzésére – még akár gyakoribb fajok esetében is –, nagyobb hangsúlyt érdemes fektetni, mert nagyon idős, tájadaptív evolúciós vonalakat képviselhetnek.

A Peszéri-erdő történeti ökológiai elemzésének legfontosabb üzenete, hogy az erdőtömb egyedi fajkészletének megőrzésében kulcsszerepe van az apróoltos gyep-erdő mozaikosságnak. A történeti vizsgálat abban is segíthet, hogy a helyi természetvédelmi döntéshozatal történeti ívben tudjon rátekinteni a Peszéri-erdőre.

Számos esetről ismert, hogy az ökológiai rendszerek megőrzése nem egyszerű feladat, és a jelenlegi körülmények között az élőhelyek és fajok megőrzése egyre nagyobb kihívásnak látszik, de a tudományos vizsgálatok eszköztára jelenleg a korábbi időszakokénál jóval szélesebb, ezért szorgalmazzuk a regionális és lokális természetvédelmi tervezéshez a megalapozó kutatások még intenzívebb támogatását.

## 7. SUMMARY

The ecosystems of the Earth have been undergoing unprecedented transformations in recent centuries, a phenomenon that is also observable in our country. Preserving natural values is a complex task, often requiring the establishment of a priority ranking in conservation decision-making regarding the protection of habitats and species. The careful determination of such priorities necessitates data collection from multiple perspectives, among which historical ecology – examining past events over short and long timescales – plays a crucial role. Understanding the past enhances comprehension of the present state and allows for more accurate predictions of potential future changes. The historical component of conservation management concepts is informed by both general, regional knowledge and specific, local insights. The present dissertation is built upon such a pair of investigations:

The central question of the first study is what proportion of the flora of the Carpathian Basin may have survived the Last Glacial Maximum (LGM), while the second investigates the changes that have taken place over the past two and a half centuries in the Peszér Forest, located in the Northern Kiskunság and characterized by its unique flora and fauna. From a conservation perspective, understanding the long-term continuity of our flora can significantly aid in establishing local and regional conservation priorities. Furthermore, a thorough knowledge of a given area's history helps us to perceive the habitat mosaic in its dynamic progression, offering essential insights for defining future management strategies.

According to the prevailing paradigm concerning the Quaternary ecological and evolutionary history of Central European ecosystems, glacial periods repeatedly impoverished habitats due to the regional extinction of most species, followed by mass recolonization from southern and eastern refugia during interglacial periods (Postglacial Recolonization Hypothesis). Recent literature, however, contradicts this view in several respects and raises the possibility of its reassessment. I have proposed a new, alternative hypothesis (Flora Continuity Hypothesis), according to which the majority (approximately 75–85%) of the native vascular flora of the Carpathian Basin survived the LGM *in situ*. Consequently, a long-term continuity of our present native vascular flora appears more probable than significant impoverishment during the LGM followed by postglacial recolonization.

To formulate the new hypothesis, I synthesized the most recent findings from phylogenetic, paleoecological, and paleoclimatological research. Furthermore, using contemporary analogues, I examined whether the habitats of the Carpathian Basin during the LGM were necessarily characterized by low species richness. In addition, based on current species distributions, I analyzed what proportion of the native Hungarian flora might have been capable of tolerating the cold climate of the LGM.

To support the development of the hypothesis, I formulated the following arguments: (1) palynological or phylogenetic evidence exists for the survival of species with highly diverse ecological requirements in the Carpathian Basin – or even further north – during the LGM; (2) in regions with climates similar to that of the LGM, both grasslands and forests can be species-rich,

suggesting that the habitats of the Carpathian Basin may also have been species-rich during the LGM; and (3) a substantial proportion of the present native flora (1,404 species, 80.3%) currently occurs in climates with annual mean temperatures equal to or lower than those prevailing in the territory of present-day Hungary during the LGM (annual mean temperature  $\leq +3.5$  °C).

Based on the arguments presented in support of this hypothesis, we consider that the new hypothesis has theoretical validity and can thus be established as an alternative to the previous concept, at least currently, as a parallel hypothesis.

If the hypothesis is correct and the flora of our region has maintained long-term continuity, this could have fundamental implications not only for the interpretation of local biogeographical and ecological phenomena (e.g., the temporal scale of processes) but also for developing conservation strategies that focus on protecting ancient species-rich ecosystems and local gene pools.

The Peszér Forest is one of Hungary's most valuable sandy forest-steppe habitat complexes. In the 19th century, it served as a habitat for valuable species such as *Dracocephalum austriacum*, *Melanargia russiae clotho*, and *Onconotus servillei*. Vegetation dynamics studies conducted in recent years and questions arising during conservation planning have created the need for a historical analysis of the forest.

The Peszér Forest is located in North Kiskunság, to the northeast of the village of Kunpezser. There is a sand dune in the forest area, creating heterogeneous site conditions. The forest is characterized by sandy oak woodlands and poplar stands, as well as birch forests. The clearings are home to particularly valuable sandy grasslands and *Molinia* meadows.

The Peszér Forest was part of the Ráckeve estate from the early 18th century until the mid-20th century. Until the late 19th century, the forest was managed under a short rotation coppice system. From the mid-19th century, efforts to reforest the clearings began, leading to a gradual reduction of the grassland component, which initially accounted for around 40%, to 9.2% by the 1990s and further down to 2.8% by 2022. Throughout the forest area – at least in the central parts – grazing intensity was much lower than that of the surrounding landscape during the 19th and 20th centuries.

The combination of heterogeneous site conditions, the grassland-forest mosaic, and the lower intensity of grazing likely contributed to the preservation of the unique species assemblage until the early 20th century. During the 20th century, the near-total disappearance of the clearings was likely the primary cause of the extinction of some of the more sensitive species. Based on historical analysis, it can be concluded that the preservation of the valuable species assemblage in the Peszér Forest to this day is largely due to the coexistence of forest stands and clearings.

One of the primary goals of nature conservation is the long-term preservation of ecological systems and their species. Historical ecological research not only provides valuable information for conservation but also supports long-term thinking in the development of strategies and the establishment of priority rankings.

The key message of the Flora Continuity Hypothesis for conservation is that the landscape floras we are protecting may have been present in our landscapes far longer than previously thought,

according to scientific understanding during the formulation of significant conservation strategies in recent decades. The main takeaway of the hypothesis is that greater emphasis should be placed on preserving the native populations of landscapes and their genetic integrity – even in the case of more common species – because they may represent very old, landscape-adapted evolutionary lineages.

The key message of the historical ecological analysis of the Peszér Forest is that the preservation of the forest's unique species assemblage is critically dependent on the fine-grained grassland-forest mosaic. The historical study also helped local conservation decision-making by providing a historical perspective on the Peszér Forest.

It is well-known from numerous cases that the preservation of ecological systems is not a simple task, and under current conditions, the conservation of habitats and species appears to be an increasing challenge. However, the research opportunities are among the best ever, which is why we advocate for even greater support for research to inform regional and local conservation planning.

## 8. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Szeretném elsőként megköszönni Sárospataki Miklós és Saláta Dénes témavezetőimnek a doktori képzés során, illetve az értekezés elkészítésében nyújtott segítségüket. Emellett szeretném megköszönni a tudomány területén való iránymutatást további mentoraimnak, akik a doktori időszak előtt és alatt jelentősen segítettek szakmai fejlődésemet: Molnár Zsolt, Biró Marianna, Vadász Csaba, Bánfi Péter, Máté András. Továbbá köszönetemet szeretném kifejezni korombeli kutatótársaimnak, akikkel az elmúlt 10 évben számtalan tudományos diskurzust folytattunk: Demeter László, Kun Róbert, Bihaly Áron, Erdélyi Arnold, Hartdégen Judit. Kiemelten köszönöm Családomnak, Katicának és Zsályának a doktori kutatómunka és az értekezés-írás során nyújtott támogatásukat.

A 2. fejezet a Molnár et al. (2023) cikk lefordításával, jelentős átdolgozásával és kibővítésével készült. Köszönöm a társszerzőknek a cikk megírásában nyújtott segítségüket, Molnár Zsoltnak a kutatás mentorálását, Demeter Lászlónak, Biró Mariannának és Bartha Sándornak a hazai, Milan, Chytrý-nek a közép-európai és közép-ázsiai, Batdelger, Gantuya-nak a mongóliai botanizálások során nyújtott segítségét, illetve az összes társszerzőnek, hogy szakirodalmi ismereteikkel és logikai észrevételeikkel támogatták a nemzetközi cikk minőségének javulását. Továbbá köszönöm Lövei Gábornak, Varga Zoltánnak és Babai Dánielnek a cikkhez fűzött megjegyzéseiket és tanácsaikat.

Köszönöm Zsoldos Mártonnak, hogy elkészítette az új eredményeknek megfelelő tájrekonstrukciós illusztrációt. Köszönöm Steve Kane-nek az eredeti cikk angol nyelvű korrekcióját.

A 3. fejezet a Molnár et al. (2022) cikk átdolgozásával és kibővítésével készült el. Köszönöm a társszerzőknek a cikk megírásában nyújtott segítségüket: Erdélyi Arnold, Hartdégen Judit, Biró Marianna, Pánya István, Vadász Csaba. Az eredeti cikk lektorálását köszönöm Öllerer Kingának és Oroszi Sándornak.

Közvetlenül a történeti munkában nyújtott segítségükért hálás köszönettel tartozom: Bálint Zsolt (MTTM), Barina Zoltán (MTTM), Bölöni János (ELKH), Czagányi László, Darányi Nikoletta, Demeter László (ELKH), Hajagos Gabriella (MATE), Horváth Ferenc (ELKH), Horváth Gergő (MNL JNSZML), Höhn Mária (MATE), Irwin, Tony (Norfolk Museum), Katona Gergely (MTTM), Kincses László, Künstlerné Virág Éva (MNL OL), Lestyán Csaba János, Máté András, Molnár Zsolt (ELKH), Molnár-Kocsis Katica, Németh Imre (KEFAG), Pifkó Dániel (MTTM), ifj. Pongrácz József (KEFAG Zrt.), Puskás Gellért (MTTM), Rácz Nándor, Saláta Dénes (MATE), Semanova, Magdalena (STM KE), Szövényi Gergely (ELTE), Takács Attila (DE), Tímár Gábor (NFK), Tóth György, Török Enikő (MNL OL), Zsupos Zoltán (MNL OL).

Szóbeli közléseikért köszönettel tartozom: Bartalné Kovács Ildikó, Berta Tibor, Gazdik Istvánné, Gengelicki Aranka, Gengelicki István, Kajdácsi Józsefné, Kovács Jánosné, Máté András, Németh Imre, Németh Lajos, Pajor Mihály, Szörös Kálmán.

A kézírásos latin és német nyelvű források fordításában köszönöm Péterfi Bence és Palásti Péter segítségét.

Köszönöm Dr. Höhn Máriának (MATE) és Dr. Kröel-Dulay Györgynek (NUN-REN) az értekezés házi védelemre történő bírálatát.

Továbbá szeretném megköszönni még az alábbi személyeknek, hogy beszélgetéseink, közös terepbejárásaink során segítették a doktori értekezés gondolatiságát és szakmai tartalmát: Bakonyi Gábor (MATE), Balogh Gábor, Barczy Attila † (SZIE), Biró Csaba (KMNPI), Biró Zsolt (MATE), Centeri Csaba (MATE), Czyżewski, Szymon (Uniwersytet Jagielloński), Csathó András István, Csergő Anna Mária (MATE), Csóka Annamária (DINPI), Demeter Imre (HUN-REN), Forgách Balázs (KMNP), Gyulai Ferenc (MATE), Horváth Dénes, Horváth Ferenc (HUN-REN), Jakab Gusztáv (ELTE), Koszta Mihály (KMNP), Kovács Balázs (MNM), Lengyel György (KMNP), Magos Gábor (BNPI), Malatinszky Ákos (MATE), Máté Klaudia (KMNP), Mészáros András (BfNPI), Miholcsa Zsombor (Universitatea Babeş-Bolyai), Mile Orsolya (KNPI), Milinkó István (MATE), Mizsei Edvárd, Molnár Attila (HNPI), Molnár Csaba, Molnár Géza (KMNPI), Nagy Péter (MATE), Németh András (DINPI), Németh Tamás (MATE), Palcsek István Szilárd (KMNP), Papp László (ELTE), Pető Ákos (MATE), Pifkó Dániel †, Rák Gergő (DE), Ruprecht Eszter (Universitatea Babeş-Bolyai), Rusvai Katalin (MATE), Schmotzer András (BNPI), Seres Anikó (MATE), Sümegi Pál, Szabolcs Márton (HUN-REN), Szénási Valentin (DINPI), Tormáné Kovács Eszter (MATE), Tóth Albert, Tóth Imre (KMNP), Türke Ildikó (ANPI), Vadász-Besnyői Vera, Vidra Tamás (DINPI).

## 9. IRODALOMJEGYZÉK

- Abafi-Aigner, L. (1902): Peszéri kirándulásaim. *Rovartani lapok* 9(4): 75–82.
- Andrési, D., Nyúl, M. R. & Janik, G. K. (2020): A magyar futrinka (*Carabus hungaricus*) elterjedése a Peszéri-erdőben. *Erdészeti lapok* 155(11): 342.
- Andrews, J. T. (2009): Wisconsinan (Weichselian, Würm) Glaciation. In: Gornitz, V. (eds): *Encyclopedia of Paleoclimatology and Ancient Environments*. Encyclopedia of Earth Sciences Series. Springer, Dordrecht. pp. 986–992.
- Anonymus (~1787): *Delineatio generalis sylva betularea, populis intermixtae praedii Pöszér* (S 168 - No. 32. Kunpeszér (Pest m., ma Bács-Kiskun m.)). Kézirat, Magyar Nemzeti Levéltár Országos Levéltára, Budapest.
- Anonymus (1897): Nincs cím. – Kézírt írott kézirat, P2178 F 1. 209 és 219. doboz, Magyar Nemzeti Levéltár Országos Levéltára, Budapest.
- Anonymus (1913): Nature reserves – Formation of a new society (reprint of *The Times* 1913. dec. 18.). – *The Irish naturalist* 22: 111–115.
- Anonymus (1915): The President's Adress. *Transactions of the Entomological Society of London* 131–151.
- Babai, D. & Molnár, Z. (2014): Small-scale traditional management of highly species-rich grasslands in the Carpathians. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 182: 123–130.
- Babos, I. (1942): Időszerű kérdések. *Erdészeti Lapok* 81(7): 301–308.
- Babos, I. (1954): Alsó koronaszintek létesítése a Duna-Tisza-köze homokhatán. *Erdőgazdaság* 8(18): 10–11.

- Babos, I. (1955): A Duna–Tisza közti homokhát termőhelyfeltárása. *Erdészeti Kutatások* 2: 3–53.
- Babos, I. (1958): Szemelvények a homoki akácosok termőhelyvizsgálati eredményeiből. *Az MTA Agrártudományok Osztályának Közleményei* 3–4: 381–398.
- Babos, I. (1972): A ráckevei volt királyi uradalom peszéri és adacsi erdeinek a történetéből. *Az Országos Erdészeti Egyesület Erdészettörténeti Szakosztálya Közleményei* 5–7: 53–60.
- Bakács, I. (1982): *Iratok Pest megye történetéhez 1002–1437*. Pest Megyei Levéltár, Budapest. 532 p.
- Báldi, A. & Batáry, P. (2011): The past and future of farmland birds in Hungary. *Bird Study* 58(3): 365–377.
- Bálint, Zs. & Frivaldszky, J. (2009): A magyar Parnasszuson: Frivaldszky Imre (1799–1870): a természet kutatója. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest. 243 p.
- Bálint, Zs. & Katona, G. (2013): Notes on the Hungarian populations of *Melanargia russiae* (Esper, 1783) extinct since a hundred years (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae). *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici* 105: 179–198.
- Balla, A. (1792): *Mappa specialissima regionibus coeli juxta recentissimas observ: astronomicas accomodata i. regni Hungariae comitatum Pest Pilis et Solth articulariter unitorum: item Jazygiae Cumaniae Majoris et Minoris*. S\_107\_-No.\_76/1-2. 1:300 000. Magyar Nemzeti Levéltár Országos Levéltára, Budapest.
- Ballabár, A. (1835): Beszámoló a Peszéri kerületről. P-2178-F-1 1834–1836, Magyar Nemzeti Levéltár Országos Levéltára, Budapest.
- Barnosky, A. D., Hadly, E. A., Gonzalez, P., Head, J., Polly, P. D., Lawing, A. M., et al. & Zhang, Z. (2017): Merging paleobiology with conservation biology to guide the future of terrestrial ecosystems. *Science* 355(6325): eaah4787.
- Bartha, D., Bán, M., Schmidt, D. & Tiborcz, V. (2021+): Magyarország edényes növényfajainak online adatbázisa (<http://floraatlasz.uni-sopron.hu>). Soproni Egyetem, Erdőmérnöki Kar, Növénytan és Természetvédelmi Intézet.
- Bartha, L., Sramkó, G., Volkova, P. A., Surina, B., Ivanov, A. L. & Banciu, H. L. (2015): Patterns of plastid DNA differentiation in *Erythronium* (Liliaceae) are consistent with allopatric lineage divergence in Europe across longitude and latitude. *Plant Systematics and Evolution* 301(6): 1747–1758.
- Batchelor, C. L., Margold, M., Krapp, M., Murton, D. K., Dalton, A. S., Gibbard, P. L., Stokes, Ch. R., Murton, J. B. & Manica, A. (2019): The configuration of Northern Hemisphere ice sheets through the Quaternary. *Nature communications* 10(1): 1–10.
- Bécsy, L. (1971–1972): Adatok a Peszéri-erdő madárvilágához. *Aquila* 78–79: 93–97.
- Bedekovich, L. (1792): *Mappa super situ, et extensione aquarum a Danubio videlicet usque territoria Iocorum Oltsa, Inács, Gyón, Eső, Sz/ent/ György, Baracs, Kiss Balázs, ac Izsák diffusarum juxta illum statum, in quo die 22 et successivis app, et maji diebus constiterunt, delineata*, T\_21. Magyar Nemzeti Levéltár Jász-Nagykun-Szolnok Megyei Levéltára, Szolnok.
- Binney, H., Edwards, M., Macias-Fauria, M., Lozhkin, A., Anderson, P., Kaplan, J. O., Andreev, A., Bezrukova, E., Blyakharchuk, T., Jankovska, V., Khazina, I., Krivonogov, S., Kremenetski, K. Nield, J., Novenko, E., et al. & Zernitskaya, V. (2017): Vegetation of Eurasia from the last

- glacial maximum to present: Key biogeographic patterns. *Quaternary Science Reviews* 157, 80–97.
- Birks, H. J. B. & Willis, K. J. (2008): Alpines, trees, and refugia in Europe. *Plant Ecology and Diversity* 1(2): 147–160.
- Biró, M., Bölöni, J. & Molnár, Zs. (2018): Use of long-term data to evaluate loss and endangerment status of Natura 2000 habitats and effects of protected areas. *Conservation Biology* 32(3): 660–671.
- Biurrun, I., Pielech, R., Dembiczy, I., Gillet, F., Kozub, Ł., Marcenò, C., Reitalu, T., Van Meerbeek, K., Guarino, R., Chytrý, M., Pakeman, R. J., Preislerová, Z. Axmanová, I, Burrascano, S., Bartha, S., et al. & Dengler, J. (2021): Benchmarking plant diversity of Palaeartic grasslands and other open habitats. *Journal of Vegetation Science* 32(4): e13050.
- Blahausch, W. (1846): Forst-Karte über den zur k. k. Familie Herrschaft Peszérer Wald (S 168 - No. 41. Kunpeszér (Pest m., ma Bács-Kiskun m.)), 1:5680. Kéziratós térkép. Magyar Nemzeti Levéltár Országos Levéltára, Budapest.
- Bódis, J., Biró, É., Nagy, T., Takács, A., Sramkó, G., Bateman, R. M., et al. & Molnár, V. A. (2019): Biological flora of central Europe *Himantoglossum adriaticum* H. Baumann. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 40: 125461.
- Borbás, V. (1900): A Balaton flórája. Kilián Frigyes M. K. Egyetemi. Könyvtáros Bizománya, Budapest. 431 p.
- Borhidi, A. (1997): Gondolatok és kételyek: Az Ósmátra-elmélet. *Studia phytologica jubilaria* 161–188.
- Borhidi, A. (2004): Kerner és Rapaics szellemi örökségének tükröződése Magyarország növényföldrajzának mai megítélésében, különös tekintettel az Ósmátra-elméletre. *Tilia* 12: 199–226.
- Boros, Á. (1915–1972): Florisztikai jegyzetek. Kézirat, MTM Tudománytörténeti Tára, Budapest.
- Boros, Á. (1958): A magyar puszták növényzetének származása. *Földrajzi Értesítő* 7: 33–52.
- Bölöni, J., Molnár, Z. & Kun, A. (2011): Magyarország élőhelyei. A hazai vegetációtípusok leírása és határozója. MTA ÖBKI, Vácrátót. 441 p.
- Bösken, J., Obrecht, I., Zeeden, C., Klasen, N., Hambach, U., Sümegi, P. & Lehmkuhl, F. (2019): High-resolution paleoclimatic proxy data from the MIS3/2 transition recorded in northeastern Hungarian loess. *Quaternary International* 502: 95–107.
- Brochmann, C., Gabrielsen, T. M., Nordal, I., Landvik, J. Y. & Elven, R. (2003): Glacial survival or tabula rasa? The history of North Atlantic biota revisited. *Taxon* 52(3): 417–450.
- Brun, P., Zimmermann, N. E., Hari, C., Pellissier, L. & Karger, D. N. (2022): Global climate-related predictors at kilometer resolution for the past and future. *Earth System Science Data*, 14(12): 5573–5603.
- Cevallos, D., Szitar, K., Halassy, M., Kövendi-Jakó, A. & Török, K. (2021): Does seed trait variability support preliminary seed transfer zones for Hungary? *Applied Ecology And Environmental Research* 19(5): 4129–4149.
- Chytrý, M., Danihelka, J., Ermakov, N., Hájek, M., Hájková, P., Kočí, M., Kubešová, S., Lustyk, P., Otýpková, Z., Popov, D., Roleček, J., Řezníčková, M., Šmarda, P. & Valachovič, M. (2007): Plant species richness in continental southern Siberia: effects of pH and climate in the context of the species pool hypothesis. *Global Ecology and Biogeography*, 16(5): 668–678.

- Chytrý, M., Danihelka, J., Kubešová, S., Lustyk, P., Ermakov, N., Hájek, M., Hájková, P., Kočí, M., Otýpková, Z., Roleček, J., Řezníčková, M., Šmarda, P., Valachovič, M., Popov D. & Pišút, I. (2008): Diversity of forest vegetation across a strong gradient of climatic continentality: Western Sayan Mountains, southern Siberia. *Plant Ecology* 196(1): 61–83.
- Chytrý, M., Danihelka, J., Horsák, M., Kočí, M., Kubešová, S., Lososová, Z., Otýpková, Z., Tichý, L., Martynenko, V. B. & Baisheva, E. Z. (2010): Modern analogues from the Southern Urals provide insights into biodiversity change in the early Holocene forests of Central Europe. *Journal of Biogeography* 37(4): 767–780.
- Chytrý, M., Ermakov, N., Danihelka, J., Hájek, M., Hájková, P., Horsák, M., Kočí, M., Kubešová, S., Lustyk, P., Otýpková, Z., Pelánková, B., Valachovič, M. & Zelený, D. (2012): High species richness in hemiboreal forests of the northern Russian Altai, southern Siberia. *Journal of Vegetation Science* 23(4): 605–616.
- Chytrý, M., Dražil, T., Hájek, M., Kalníková, V., Preislerová, Z., Šibík, J., Ujházy, K., Axmanová, I., Bernátová, D., Blanár, D., Dančák, M., Dřevojan, P., Fajmon, K., Galváněk, D., Hájková, P., et al. & Vymazalová, M. (2015): The most species-rich plant communities in the Czech Republic and Slovakia (with new world records). *Preslia* 87: 217–278.
- Chytrý, M., Danihelka, J., Kaplan, Z. & Pyšek, P. (eds.) (2017a): Flora and vegetation of the Czech Republic. *Plant and Vegetation, Volume 14*. Springer. 466 p.
- Chytrý, M., Horsák, M., Syrovátka, V., Danihelka, J., Ermakov, N., German, D. A., Hájek, O., Hájková, P., Horsáková, V., Kočí, M., Kubešová, S., Lustyk, P., Nekola, J. C., Preislerová, Z., Resl, P., et al. Valachovič, M. (2017b): Refugial ecosystems in central Asia as indicators of biodiversity change during the Pleistocene–Holocene transition. *Ecological Indicators* 77: 357–367.
- Chytrý, M., Horsák, M., Danihelka, J., Ermakov, N., German, D. A., Hájek, M., Hájková, P., Kočí, M., Kubešová, S., Lustyk, P., Nekola, J. C., Pavelková Řičánková, P., Preislerová, Z., Resl, P. & Valachovič, M. (2019): A modern analogue of the Pleistocene steppe-tundra ecosystem in southern Siberia. *Boreas* 48(1): 36–56.
- Chytrý K., Prokešová H., Duchoň M., Grulich V., Chytrý M., Divíšek J. (2022) Substrate-associated biogeographical patterns in the Central European forest-steppe. *Preslia* 94: 215–232.
- Cieślak, E. (2013): Variation and genetic structure of *Serratula lycopifolia* populations (Vill.) Kern.(Asteraceae) in Poland and adjacent regions. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 82: 67–75.
- Cieślak, E. (2014): Phylogeography of pontic-pannonian species in Central Europe. *Polish Botanical Studies* 30: 1–53.
- Ciocârlan, V. (2000): Flora ilustrată a României: Pteridophyta et Spermatophyta. Editura Ceres, București. 1139 p.
- Clark, P. U., Dyke, A. S., Shakun, J. D., Carlson, A. E., Clark, J., Wohlfarth, B., Mitrovica, J. X., Hostetler, S. W. & Marshall McCabe, A. (2009): The Last Glacial Maximum. *Science* 325: 710–714.
- Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L. & Fan, J.-X. (2013; updated): The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes* 36: 199–204.
- Czagányi, L. (2000): Bugyi község története. Bugyi Önkormányzat, Bugyi. 971 p.
- Czyzewski, Sz. et al.: In the last 20 million years European forest biome was covered by a mosaic woodland, likely shaped by large herbivores. *Megjelenés alatt*.
- Csapody, I. & Szodfridt, I. (1970): Természetes erdőtípusok védelme. *Erdészeti Lapok* 105(5): 222–226.

- Csiky, J., Balogh, L., Dancza, I., Gyulai, F., Jakab, G., Király, G., Lehoczky, É., Mesterházy, A., Pósa, P. & Wirth, T. (2023): Checklist of Alien Vascular Plants of Hungary and Their Invasion Biological Characteristics. *Acta Botanica Hungarica* 65(1–2): 53–72.
- Csorba, P., Ádám, S., Bartos-Elekes, Z., Bata, T., Bede-Fazekas, Á., Czúcz, B., Csimá, P., Csüllög, G., Fodor, N., Frisnyák, S., Horváth, G., Illés, G., Kiss, G., Kocsis, K., Kollányi, L., et al. & Vasvári, M. (2018): Tájak. In: Kocsis, K. (szerk.): Magyarország nemzeti atlasza: természeti környezet. Magyar Tudományos Akadémia, Csillagászati és Földtudományi Kutatóközpont, Földrajztudományi Intézet. pp. 112–129.
- Dahl-Jensen, D., Albert, M. R., Aldahan, A., Azuma, N., Balslev-Clausen, D., Baumgartner, M., Berggren, A. -M., Bigler, M., Binder, T., Blunier, T., Bourgeois, J. C., Brook, E. J., Buchardt, S. L., Buizert, C., Capron, E., et al. (2013): Eemian interglacial reconstructed from a Greenland folded ice core. *Nature* 493 (7433): 489–94.
- Daniel, F. & Kolb, L. (1929): Beiträge zur Lepidopteren-Fauna Zentral-Ungarns. *Mitteilungen der münchener entomologischen Gesellschaft* 19–20: 335–346.
- Debreczy Zs. (1981): Növényvilág a Balaton körül. In: Illés I. (szerk.): Tavunk, a Balaton. *Natura*, Budapest. pp. 75–119.
- Demeter, L., Molnár, Á. P., Öllerer, K., Csóka, G., Kiš, A., Vadász, C., et al. & Molnár, Zs. (2021): Rethinking the natural regeneration failure of pedunculate oak: The pathogen mildew hypothesis. *Biological Conservation* 253: 108928.
- Dengler, J., Becker, T., Ruprecht, E., Szabó, A., Becker, U., Beldean, M., Bita-Nicolae, C., Dolnik, C., Goia, I., Peyrat, J., Sutcliffe, L. M.E., Turtureanu, P. D. & Uğurlu, E. (2012): Festuco-Brometea communities of the Transylvanian Plateau (Romania)—a preliminary overview on syntaxonomy, ecology, and biodiversity. *Tuexenia* 32: 319–359.
- Dengler, J., Biurrun, I., Boch, S., Dembicz, I. & Török, P. (2020): Grasslands of the Palaearctic biogeographic realm: introduction and synthesis. *Encyclopedia of the world's biomes* 3: 617–637.
- Divíšek, J., Večeřa, M., Welk, E., Danihelka, J., Chytrý, K., Douda, J. & Chytrý M. (2022): Origin of the Central European steppe flora: insights from palaeodistribution modelling and migration simulations. *Ecography* 44: e06293.
- Dobolyi, K. (2003): Phytosociological evaluation and multivariate analysis of the habitat of *Linum dolomiticum* Borbás (Linaceae) I. *Studia botanica hungarica* 34: 111–120.
- Doniță, N., Paucă-Comănescu, M., Popescu, A., Mihăilescu, S. & Biriș, I. A. (2005): *Habitatele din România*. București, Editura Tehnică Silvică. 496 p.
- Douda, J., Doudova, J., Drašnarová, A., Kuneš, P., Hadincová, V., Krak, K., et al. & Mandak, B. (2014): Migration patterns of subgenus *Alnus* in Europe since the Last Glacial Maximum: a systematic review. *PLoS One* 9(2): e88709.
- Durka, W., Michalski, S. G., Berendzen, K. W., Bossdorf, O., Bucharova, A., Hermann, J. M., Hölzel, N. & Kollmann, J. (2017): Genetic differentiation within multiple common grassland plants supports seed transfer zones for ecological restoration. *Journal of Applied Ecology* 54(1): 116–126.
- Durka, W., Nossol, C., Welk, E., Ruprecht, E., Wagner, V., Wesche, K. & Hensen, I. (2013): Extreme genetic depauperation and differentiation of both populations and species in Eurasian feather grasses (*Stipa*). *Plant Systematics and Evolution* 299(1): 259–269.
- Ehlers, J., Gibbard, P. L., Hughes P. D. (2011): *Quaternary Glaciations - Extent and Chronology - A Closer Look*. Elsevier. 1108 p.

- Erdélyi, A., Hartdégén, J., Halpern, B. & Vadász, Cs. (2019): A Peszéri-erdőben előforduló idegenhonos fásszárú növényfajokról. Kutatási jelentés, Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület, Budapest.
- Erdélyi, A. & Hartdégén, J. (2020): Élőhelyterképezés a Peszéri-erdőben. Kutatási jelentés, Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület, Budapest. 80 p.
- Erdélyi, A., Hartdégén, J., Malatinszky, Á. & Vadász, Cs. (2021): Silvicultural practices as main drivers of the spread of tree of heaven (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle). *Biology and Life Sciences Forum* 2(1): 17.
- Erdélyi, A. & Hartdégén, J. (2022): Élőhelyterképezés a Peszéri-erdőben II. – Az élőhelyek változása a projektidőszak alatt. Kutatási jelentés, OAKEYLIFE, 104 p.
- Erdélyi, A., Hartdégén, J., Malatinszky, Á. & Vadász, Cs. (2023): Historical reconstruction of the invasions of four non-native tree species at local scale: a detective work on *Ailanthus altissima*, *Celtis occidentalis*, *Prunus serotina* and *Acer negundo*. *One Ecosystem* 8: e108683.
- Erdős, L., Ambarlı, D., Anenkhonov, O. A., Bátori, Z., Cserhalmi, D., Kiss, M., Kröel-Dulay, Gy., Liu, H., Magnes, M., Molnár, Zs., Naqinezhad, A., Semenishchenkov, Y. A., Tölgyesi, Cs. & Török, P. (2018): The edge of two worlds: A new review and synthesis on Eurasian forest-steppes. *Applied Vegetation Science* 21(3): 345–362.
- Erdős, L., Török, P., Veldman, J. W., Bátori, Z., Bede-Fazekas, Á., Magnes, M., Kröel-Dulay, Gy. & Tölgyesi, Cs. (2022): How climate, topography, soils, herbivores, and fire control forest–grassland coexistence in the Eurasian forest-steppe. *Biological Reviews* 97(6): 2195–2208.
- Ermakov, N., Dring, J. & Rodwell, J. (2000): Classification of continental hemiboreal forests of North Asia. *Braun-Blanquetia* 28: 1–131.
- F. Szabó, G. (1930): Pest-Pilis-Solt-Kiskun vm. általános ismertetője és címtára. Budapest. 360 p.
- Farkas, T. & Vojtkó, A. (2013): Az illatos csengettyűvirág (*Adenophora liliifolia*/L./Ledeb. ex A. DC.) aktuális helyzete, morfológiai változatossága és élőhelyválasztása Magyarországon. *Botanikai Közlemények* 100(1–2): 77–102.
- Fejes, Zs., Vadász, Cs., Andrési, D. & Kovács, E. T. (2023): Konfliktusok és közös pontok feltárása a Peszéri-erdő főbb érintett csoportjai között az OAKEYLIFE Projekt kapcsán. *Tájökológiai Lapok* 21(2): 29–46.
- Fekete, G., Molnár, Z., Magyarai, E., Somodi, I. & Varga, Z. (2011): Egyediség, szabályszerűség és deviáció a pannon régió vegetációjának példáján. *Botanikai Közlemények* 98: 29–59.
- Feurdean, A., Perşoiu, A., Tanţău, I., Stevens, T., Magyarai, E. K., Onac, B. P., Marković, S., Andrič, M., Connor, S., Fărcaş, S., Gałka, M., Gaudeny, T., Hoek, W., Kolaczek, P., Kuneš, P., et al. & Zernitskaya, V. (2014): Climate variability and associated vegetation response throughout Central and Eastern Europe (CEE) between 60 and 8 ka. *Quaternary Science Reviews* 106: 206–224.
- Feurdean, A., Marinova, E., Nielsen, A. B., Liakka, J., Veres, D., Hutchinson, S. M., Braun, M., Timar-Gabor, A., Astalos, C., Mosburgger, V. & Hickler, T. (2015): Origin of the forest steppe and exceptional grassland diversity in Transylvania (Central-eastern Europe). *Journal of Biogeography* 42(5): 951–963.
- Feurdean, A., Ruprecht, E., Molnár, Z., Hutchinson, S. M. & Hickler, T. (2018): Biodiversity-rich European grasslands: Ancient, forgotten ecosystems. *Biological Conservation* 228: 224–232.

- Frajman, B., Záveská, E., Gamisch, A., Moser, T., The STEPPE Consortium & Trucchi, E. (2019): Integrating phylogenomics, phylogenetics, morphometrics, relative genome size and ecological niche modelling disentangles the diversification of Eurasian *Euphorbia seguieriana* s. l. (Euphorbiaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 134: 238–252.
- Frivaldszky, I. (1859): Hazánk faunájára vonatkozó adatok és a puszta-peszéri erdő. *Magyar Tudós Társaság Évkönyvei* 9: 19–28.
- Frivaldszky, I. (1865): Jellemző adatok Magyarország Faunájához (13 kőrajzú tábla). *A Magyar Tudományos Akadémia Évkönyvei* 11. kötet (1864–1869). 275 p.
- Frivaldszky, J. (1867): A magyarországi egyenesröptűk magánrajza (*Monographia orthopterorum hungariae*). Székfoglaló értekezés, Budapest. 216 p.
- Frivaldszky, J. (1879): A budapesti fauna rövid rendszeres átnézete a fajok lelhelyeivel s azokra vonatkozó jegyzetekkel, Aves-Madarak. In: Margó T.: Budapest és környéke állattani tekintetben II. A budapesti fauna rövid rendszeres átnézete. 140 p.
- Frohawk, F. W. & Rothschild, H. N. Ch. (1912): Some Notes on the Life-history of *Melanargia japigia* subsp. *suwarovius*. *The Entomologist* 45: 237–241.
- Frohawk, F. W. & H. N. Ch. Rothschild (1913): Complementation of the Life-history of *Melanargia japigea* subsp. *suwarovius*. *The Entomologist* 46: 275–278.
- Fuhrmann, F., Diensberg, B., Gong, X., Lohmann, G. & Sirocko, F. (2019): Global aridity synthesis for the last 60 000 years. *Climate of the Past, Discussions*. pp. 1–24.
- Gábris Gy. (2003): A földtörténet utolsó 30 ezer évének szakaszai és a futóhomok mozgásának főbb periódusai Magyarországon. *Földrajzi Közlemények* 127(1–4): 1–14.
- Gábris Gy., Pécsi M., Schweitzer F. & Telbisz T. (2018): Domborzat. In: Kocsis, K. (szerk.): Magyarország nemzeti atlasza: természeti környezet. Magyar Tudományos Akadémia, Csillagászati és Földtudományi Kutatóközpont, Földrajztudományi Intézet. pp. 42–57.
- Gameiro, J., Franco, A. M., Catry, T., Palmeirim, J. M. & Catry, I. (2020): Long-term persistence of conservation-reliant species: Challenges and opportunities. *Biological Conservation* 243: 108452.
- Gencsi, Z. (2021): Debreceni erdőskönyv. Nyírerdő Zrt, Debrecen. 124 p.
- Germain, S. J. & Lutz, J. A. (2020): Climate extremes may be more important than climate means when predicting species range shifts. *Climatic Change* 163: 579–598.
- González-Sampériz, P., Gil-Romera, G., García-Prieto, E., Aranbarri, J., Moreno, A., Morellón, M., Sevilla-Callejo, M. Leunda, M., Santos, L., Franco-Múgica, F., Andrade, A., Carrión, J.S. & Valero-Garcés, B. L. (2020): Strong continentality and effective moisture drove unforeseen vegetation dynamics since the last interglacial at inland Mediterranean areas: The Villarquemado sequence in NE Iberia. *Quaternary Science Reviews* 242: 106425.
- Gozmány, L. 1968: Nappali lepkék – Diurna. In: Magyarország Állatvilága (*Fauna Hungariae*), XVI, 15. – Akadémiai Kiadó, Budapest. 204 p.
- Gubanov, I. A (1996): *Conspectus of flora in Outer Mongolia*. Valang, Moscow. 136 p.
- Gurney, G. H. (1913): A Month's Collecting in Hungary. *The entomologist* 46: 158–164.
- Hájek, M., Dudová, L., Hájková, P., Roleček, J., Moutelíková, J., Jamrichová, E. & Horsák, M. (2016): Contrasting Holocene environmental histories may explain patterns of species richness and rarity in a Central European landscape. *Quaternary Science Reviews* 133: 48–61.

- Hájková P., Roleček J., Hájek M., Horsák M., Fajmon K., Polák M. & Jamrichová E. (2011): Prehistoric origin of the extremely species-rich semi-dry grasslands in the Bílé Karpaty Mts (Czech Republic and Slovakia). *Preslia* 83: 185–204.
- Haraszthy, L. (2014): Natura 2000 fajok és élőhelyek Magyarországon. Pro Vértes Közalapítvány. 956 p.
- Harrison, S. P. & Prentice, C. I. (2003): Climate and CO<sub>2</sub> controls on global vegetation distribution at the last glacial maximum: analysis based on palaeovegetation data, biome modelling and palaeoclimate simulations. *Global Change Biology* 9(7): 983–1004.
- Harter, D. E., Jentsch, A. & Durka, W. (2015): Holocene re-colonisation, central–marginal distribution and habitat specialisation shape population genetic patterns within an Atlantic European grass species. *Plant biology* 17(3): 684–693.
- Hellegers, M., Ozinga, W. A., Hinsberg van, A., Huijbregts, M. A., Hennekens, S. M., Schaminée, J. H., Dengler, J. & Schipper, A. M. (2020): Evaluating the ecological realism of plant species distribution models with ecological indicator values. *Ecography*, 43(1): 161–170.
- Hendrych, R. (1996): *Primula vulgaris* in der Slowakei und in den umliegenden Gebieten. *Preslia* 68: 135–156.
- Herman, O. (1891): J. S. v. Petényi Der Begründer der Wissenschaftlichen Ornithologie in Ungarn 1799–1855 – Ein Lebensbild. Ungarisches Nationalmuseum, Budapest. 137 p.
- Hermý, M., Honnay, O., Firbank, L., Grashof-Bokdam, C. & Lawesson, J. E. (1999): An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological conservation* 91(1): 9–22.
- Hewitt, G. M. (1999): Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* 68(1–2): 87–112.
- Hodková, E., Doudová, J., Douda, J., Krak, K. & Mandák, B. (2019): On the road: Postglacial history and recent expansion of the annual *Atriplex tatarica* in Europe. *Journal of Biogeography* 46(11): 2609–2621.
- Horsák, M., Chytrý, M., Hájková, P., Hájek, M., Danihelka, J., Horsáková, V., Ermakov, N., German, D. A., Kočí, M., Lustyk, P., Nekola, J. C., Preislerová, Z. & Valachovič, M. (2015): European glacial relict snails and plants: Environmental context of their modern refugial occurrence in southern Siberia. *Boreas* 44(4): 638–657.
- Horváth, A. (2010): Validation of description of the xeromesophilous loess grassland association, *Euphorbio pannonicæ-Brachypodietum pinnati*. *Acta Botanica Hungarica* 52(1–2): 103–122.
- Horváth, A., Illyés, E., Molnár, Cs., Bölöni, J., Fekete, G., Varga, Z., Nagy, J., Kun, A., Óvári, M. (2011): Erdősztyeprétek, félszáraz irtásrétek, száraz magaskórósok. In: Bölöni J., Molnár Zs., Kun A. (szerk.): Magyarország élőhelyei. Vegetációtípusok leírása és határozója – ÁNÉR 2011. MTA ÖBKI, Vácrátót. pp. 167–174.
- Horváth, F., Dobolyi, Z. K., Morschhauser, T., Lőkös, L., Karas, L. & Szerdahelyi, T. (1995): Flóraadatbázis 1.2, Taxonlista és attribútum-állomány. MTA ÖBKI, Vácrátót.
- Hošek, J., Pokorný, P., Storch, D., Kvaček, J., Havig, J., Novák, J., Hájková, P., Jamrichová, E., Brengman, L., Radoměský, T., Křížek, M., Magna, T., Rapprich, V., Laufek, F., Hamilton, T., Pack, A., Di Rocco, T. & Horáček, I. (2024): Hot spring oases in the periglacial desert as the Last Glacial Maximum refugia for temperate trees in Central Europe. *Science Advances* 10(22): eado6611.

- Höhn, M., Major, E., Molnár, Á., Bordács, S. & Vadász, C. (2023): Molecular diversity and genetic lineage of *Pinus sylvestris* population at Kunpeszér, Kiskunság National Park. *Acta Biologica Plantarum Agriensis* 11: 396–416.
- Hughes, A. L. C., Gyllencreutz, R., Lohne, Ø. S., Mangerud, J. & Svendsen, J. I. (2016): The last Eurasian ice sheets – a chronological database and time-slice reconstruction, DATED-1. *Boreas* 45(1): 1–45.
- Illyés, E., & Bölöni, J. (2007). *Lejtősztyepek, löszgyepek és erdőssztyeprétek Magyarországon*. MTA ÖBKI, Budapest. 236 p.
- IPBES (2019): Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. IPBES secretariat, Bonn. 56 p.
- Jackson, L. C., Hewitt, H. T., Bruciaferri, D., Calvert, D., Graham, T., Guiavarc'h, C., Menary, M. B., New, A. L., Roberts M. & Storkey, D. (2023): Challenges simulating the AMOC in climate models. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 381: 20220187.
- Jakab, G. & Sümegi, P. (2011): *Negyedidőszaki makrobotanika*. GeoLitera SZTE TTIK Földrajzi és Földtani Tanszékcsoport, Szeged. 252 p.
- Jankovská, V. & Pokorný, P. (2008): Forest vegetation of the last full-glacial period in the Western Carpathians (Slovakia and Czech Republic). *Preslia* 80(3): 307–324.
- Janská, V., Jiménez-Alfaro, B., Chytrý, M., Divíšek, J., Anenkhonov, O., Korolyuk, A., Lashchinskyi, L. & Culek, M. (2017): Palaeodistribution modelling of European vegetation types at the Last Glacial Maximum using modern analogues from Siberia: Prospects and limitations. *Quaternary Science Reviews* 159: 103–115.
- Járai-Komlódi, M. (1966): Etudes palynologiques des couches de la dernière époque glaciaire (Brörup, pléniglaciaire) de la Grande Plaine Hongroise. *Pollen et Spores* 8: 479–496.
- Járainé Komlódi M. (1995): *Pannon enciklopédia - Magyarország növényvilága*. Dunakanyar 2000, Budapest. 430 p.
- Járai-Komlódi, M. (2003): *Quaternary Vegetation History in Hungary*. Geographical Research Institute, Research Centre for Earth Sciences, Hungarian Academy of Sciences, Budapest. 76 p.
- Jarolímek, I. & Šibík, J. (ed.) (2008): *Diagnostic, constant and dominant species of the higher vegetation units of Slovakia*. Veda, Bratislava. 332 p.
- Jouzel, J., Barkov, N. I., Barnola, J. M., Bender, M., Chappellaz, J., Genthon, C., Kotlyakov, V. M., Lipenkov, V., Lorius, C., Petit, J. R., Raynaud, D., Raisbeck, G., Ritz, C., Sowers, T., Stievenard, M., et al. & Yiou, P. (1993): Extending the Vostok ice-core record of palaeoclimate to the penultimate glacial period. *Nature* 364(6436): 407–412.
- Juříčková, L., Horáčková, J. & Ložek, V. (2014): Direct evidence of central European forest refugia during the last glacial period based on mollusc fossils. *Quaternary Research* 82(1): 222–228.
- Kaán, K. (1931): A Kiskunsági ősturjánok és tartozékaik. In: Kaán K.: *Természetvédelem és a természeti emlékek*. Révai testvérek irodalmi Intézet Rt., Budapest. pp. 130–134.
- Kajtoch, Ł., Cieślak, E., Varga, Z., Paul, W., Mazur, M. A., Sramkó, G. & Kubisz, D. (2016): Phylogeographic patterns of steppe species in Eastern Central Europe: a review and the implications for conservation. *Biodiversity and Conservation* 25(12): 2309–2339.
- Kalády, J. (1952): Tegyük ipari jellegűvé a fakitermelés munkáját. *Erdészeti lapok* 87(2): 107–115.

- Kaszap Nagy, J. (1820/1831): Halász Péter Úr három, ugymint Péter, Zsigmond és Julianna successori gyóni és némely a dabasi külső és belső allerodialis birtokainak föld abrosza (PML IV. 165. d. (PMU) 77. Gyón és Dabas (Pest m.) közötti határban lévő, a Halász családot illető földterületekről készített térkép), 1:7200. Kéziratós térkép. Pest Megyei Levéltár, Budapest.
- Keith, D. A., Rodríguez, J. P., Brooks, T. M., Burgman, M. A., Barrow, E. G., Bland, L., et al. & Spalding, M. D. (2015): The IUCN red list of ecosystems: Motivations, challenges, and applications. *Conservation Letters* 8(3): 214–226.
- Kerley, G. I., Kowalczyk, R. & Cromsigt, J. P. (2012): Conservation implications of the refugee species concept and the European bison: king of the forest or refugee in a marginal habitat?. *Ecography* 35(6): 519–529.
- Kerner, A. (1863): *Das Pflanzenleben der Donauländer*. Wagner, Innsbruck. 348 p.
- Kerner, A. (1867): Die Vegetations-Verhältnisse des mittleren und östlichen Ungarns und angrenzenden Siebenbürgens, I. Einleitung. *Oesterreichische Botanische Zeitschrift* 17(5): 133–141.
- Kerner, A. (1867–1879): Die Vegetations-Verhältnisse des mittleren und östlichen Ungarns und angrenzenden Siebenbürgens 1–102. *Oesterreichische Botanische Zeitschrift*.
- Király, G., Virók, V., Szmorad, F. & Molnár, V. A. (2009): Új magyar fűvészkönyv: Magyarország hajtásos növényei: határozókulcsok. Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság, Jósvafő. 616 p.
- Kirschner, P., Záveská, E., Gamisch, A., Hilpold, A., Trucchi, E., Paun, O., Sanmartín, I., Schlick-Steiner, B. C., Frajman, B., Arthofer, W., The STEPPE Consortium, Steiner F. M. & Schönswetter, P. (2020): Long-term isolation of European steppe outposts boosts the biome's conservation value. *Nature Communications* 11(1): 1–10.
- Kneidinger, A. (1778): Charten von denen ka[mmer]jal Pradien Adáts und Pöszér zur Herrschafft Ráczeve gehörig, der löbl. Pester Gespansschafft einverleibet ... (S 11 - No. 830:96.), 1:57 600. Kéziratós térkép, Magyar Nemzeti Levéltár Országos Levéltára, Budapest.
- Kocsis, K. (szerk.) (2018): Magyarország Nemzeti Atlasza. Természeti környezet. Magyar Tudományos Akadémia, Csillagászati és Földtudományi Kutatóközpont, Földrajztudományi Intézet, Budapest. 187 p.
- Kolossváry, Sz. (1961): Adatok a kerekgyházai homokfásító kísérleti erdészet történetéből. *Erdészeti kutatások* 1–3: 241–273.
- Kovács, L. (1955): The Macrolepidoptera characteristic to our sandy districts. *Annales historico-naturales Musei Nationalis Hungarici* 6: 327–342.
- Kun, A. (2018): Kétféle erdőhatár: Gondolatok a Turjánvidék vegetációjának történetéről, növényzeti gazdagságának okairól. – In: Korda M. (ed.): *Természetvédelem és kutatás a Turjánvidék északi részén*. Duna-Ipoly Nemzeti Park Igazgatósága., Budapest. 253–270.
- Kun, R., Babai, D., Csathó, A. I., Vadász, Cs., Kálmán, N., Máté M. & Malatinszky, M. (2021): Simplicity or complexity? Important aspects of high nature value grassland management in nature conservation. *Biodiversity and Conservation* 30: 3563–3583.
- Kuneš, P., Pelánková, B., Chytrý, M., Jankovská, V., Pokorný, P. & Petr, L. (2008): Interpretation of the last-glacial vegetation of eastern-central Europe using modern analogues from southern Siberia. *Journal of Biogeography* 35(12): 2223–2236.

- Laczkó, L. & Sramkó, G. (2020): *Hepatica transsilvanica* Fuss (Ranunculaceae) is an Allotetraploid Relict of the Tertiary Flora in Europe - Molecular Phylogenetic Evidence. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 89(3): 1–14.
- Landbeck, L. (1843): *Der Pöszérer-Wald und seine Bewohner. Das Buch der Welt* 2: 164–169.
- Lauer, T. & Weiss, M. (2018): Timing of the Saalian- and Elsterian glacial cycles and the implications for Middle–Pleistocene hominin presence in central Europe. *Scientific Reports* 8: 5111.
- Leipold, M., Tausch, S., Poschlod, P. & Reisch, C. (2017): Species distribution modeling and molecular markers suggest longitudinal range shifts and cryptic northern refugia of the typical calcareous grassland species *Hippocrepis comosa* (horseshoe vetch). *Ecology and Evolution* 7(6): 1919–1935.
- Lendvay, B. & Kalapos, T. (2014): Population dynamics of the climate-sensitive endangered perennial *Ferula sadleriana* Ledeb. (Apiaceae). *Plant Species Biology* 29(2): 138–151.
- Levavasseur, G., Vrac, M., Roche, D. M., Paillard, D., Martin, A. & Vandenberghe, J. (2011): Present and LGM permafrost from climate simulations: contribution of statistical downscaling. *Climate of the Past* 7(4): 1225–1246.
- Lindgren, A., Hugelius, G. & Kuhry, P. (2018): Extensive loss of past permafrost carbon but a net accumulation into present-day soils. *Nature* 560(7717): 219–222.
- Ludwig, P., Schaffernicht, E. J., Shao, Y. & Pinto, J. G. (2016): Regional atmospheric circulation over Europe during the Last Glacial Maximum and its links to precipitation. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 121(5): 2130–2145.
- Ludwig, P., Gómez-Navarro, J. J., Pinto, J. G., Raible, C. C., Wagner, S. & Zorita, E. (2019): Perspectives of regional paleoclimate modeling. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1436(1): 54–69.
- Ludwig, P., Gavrilov, M. B., Radaković, M. G. & Marković, S. B. (2021): Malaco temperature reconstructions and numerical simulation of environmental conditions in the southeastern Carpathian Basin during the Last Glacial Maximum. *Journal of Quaternary Science* 36(8): 1426–1435.
- Magri, D., Vendramin, G. G., Comps, B., Dupanloup, I., Geburek, T., Gömöry, D., Latałowa, M., Litt, T., Paule, L., Roure, J. M., Tantau, I., Van Der Knaap W. O., Petit, R. J. & De Beaulieu, J. L. (2006): A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: Palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist* 171(1): 199–221.
- Magyar, E. (1975): Dabas és környéke a középkorban. In: Petri E. (szerk.): *Tanulmányok a 700 éves Dabas történetéből. Dabas Nagyközségi Tanács, Dabas.* pp. 30–54.
- Magyari, E., Jakab, G., Rudner, E., & Sümegi, P. (1999). Palynological and plant macrofossil data on Late Pleistocene short-term climatic oscillations in north-eastern Hungary. *Acta Palaeobotanica* 2: 491–502.
- Magyari, E. K., Chapman, J. C., Passmore, D. G., Allen, J. R. M., Huntley, J. P. & Huntley, B. (2010): Holocene persistence of wooded steppe in the Great Hungarian Plain. *Journal of Biogeography* 37(5): 915–935.
- Magyari, E. K., Kuneš, P., Jakab, G., Sümegi, P., Pelánková, B., Schäbitz, F., Braun, M. & Chytrý, M. (2014a): Late Pleniglacial vegetation in eastern-central Europe: Are there modern analogues in Siberia? *Quaternary Science Reviews* 95: 60–79.
- Magyari, E. K., Veres, D., Wennrich, V., Wagner, B., Braun, M., Jakab, G., Karátson, D., Pál, Z., Ferenczy, Gy., St-Onge, G., Rethemeyer, J., Francois, J.-P., von Reumont, F. & Schäbitz, F. (2014b): Vegetation and environmental responses to climate forcing during the Last Glacial

- Maximum and deglaciation in the East Carpathians: attenuated response to maximum cooling and increased biomass burning. *Quaternary Science Reviews* 106: 278–298.
- Magyari, E. K. (2015): A Kárpát-medence és DK-Európa késő pleniglaciális és holocén vegetációfejlődése különös tekintettel a gyors felmelegedési és lehülési hullámokra mutatott vegetációs válaszokra. MTA doktori értekezés, Budapest. 176 p.
- Mahtani-Williams, S., Fulton, W., Desvars-Larrive, A., Lado, S., Elbers, J. P., Halpern, B., Herczeg, D., Babocsay, G., Lauš, B., Nagy, Z. T., Jablonski, D., Kukushkin, O., Orozco-terWengel, P., Vörös, J. & Burger, P. A. (2020): Landscape genomics of a widely distributed snake, *Dolichophis caspius* (Gmelin, 1789) across Eastern Europe and Western Asia. *Genes* 11(10): 1218.
- Makunina, N. I. & Parshutina, L.P. (2017): Floodplain steppe meadows of the Eastern part of the Altai-Sayan mountain region. *Vegetation of Russia* 30: 78–93.
- Máté, A. & Vidéki, R. (2015): Peszéri-erdő (HUKN20002) kiemelt jelentőségű természetmegőrzési terület. Natura 2000 fenntartási terv. Felsőcsatár-Kecskemét. 114 p.
- Médail, F. & Diadema, K. (2009): Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography* 36(7): 1333–1345.
- Meindl, C., Brune, V., Listl, D., Poschlod, P. & Reisch, Ch. (2016): Survival and postglacial immigration of the steppe plant *Scorzonera purpurea* to Central Europe. *Plant Systematics and Evolution* 302: 971–984.
- Meltsov, V., Poska, A., Odgaard, B. V., Sammul, M. & Kull, T. (2011): Palynological richness and pollen sample evenness in relation to local floristic diversity in southern Estonia. *Review of Palaeobotany and Palynology* 166(3–4): 344–351.
- Mikovinyi, S. (1737): Pest megye térképe. Országos Széchenyi Könyvtár.
- Miskei, A. (2016): A Csepel-sziget és Ráckeve mint királyi és szultáni birtok (15–18. század). Líceum Kiadó, Eger. 426 p.
- Mitka, J., Wróblewska, A., Boroń, P., Kucharzyk, S. & Stachurska-Swakoń, A. (2023): Perhaps there were northern refugia in LGM? The phylogeographic structure of the thermophilic tree *Carpinus betulus* in the Carpathian region. *Science of the Total Environment* 905: 167214.
- Molnár, Á. (2013): Tájhasználati változások hatására átalakult egyenesszárnyú együttesek az Ohat-erdőben (1942–2012). – XXXI. Országos Tudományos Diákköri Dolgozat, SZIE MKK Állattani és Állatökológiai Tanszék, Gödöllő. 48 p.
- Molnár, Á., Demeter, L., Fülöp, B., Csicsek, G., Nyári, L., Vadász-Besnyői, V., Koncz, P., Deák, M., Bódis, J., Sisák, I., Lestyán, Cs. J. & Vadász, Cs. (2017): Az észak-kiskunsági meszes homoki erdőssztyepp-komplex recens vegetáció-dinamikája. Poszter, XI. Magyar Természetvédelmi Biológiai Konferencia, Eger.
- Molnár, Á. P. (2019a): A Turjánvidék Natura 2000 terület déli részének tájtörténeti elemzése. Duna–Ipoly Nemzeti Park Igazgatóság, Budapest. 159 p.
- Molnár, Á. P. (2019b): Monitoring-tevékenységet megalapozó tájtörténeti elemzés a Peszéri-erdő kiemelt jelentőségű természetmegőrzési területen. Kutatási jelentés, Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatóság, Kecskemét. 828 p.
- Molnár, Á. P. (2020): Javaslatok természetvédelmi gyeprekonstrukciók tervezéséhez két Körös–Maros közti védett terület példáján. *Crisicum* 11: 127–151.

- Molnár, Á. P. (2021): A P19-111/2021 ikt.sz. kutatási jelentés. Kutatási jelentés, Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatóság, Kecskemét.
- Molnár, Á. P. (2022): A Peszéri-erdő tájtörténeti forrásadatbázisa. Kézirat, Gödöllő. 942 p.
- Molnár, Á. P., Erdélyi, A., Hartdégen, J., Biró, M., Pánya, I. & Vadász, Cs. (2022): Természetvédelmi célú történeti elemzés – A Peszéri-erdő elmúlt három évszázada. *Tájökológiai Lapok* 20(1): 73–105.
- Molnár, Á. P., Demeter, L., Biró, M., Chytrý, M., Bartha, S., Gantuya, B. & Molnár, Zs. (2023): Is there a massive glacial–Holocene flora continuity in Central Europe? *Biological Reviews* 98(6): 2307–2319.
- Molnár, Á. P. (2024): A Csanádi puszták löszgyepjeinek természetvédelmi élőhelykezelési koncepciója. Kutatási jelentés, Körös-Maros Nemzeti Park Igazgatóság, Szarvas. 12 p.
- Molnár, Á. P., Máté, K., Bánfi, P.: „Nagyvizites módszertan” – Ökológiai koncepcióra, közös tudásalkotásra és visszatérő terepi egyeztetésekre épülő természetvédelmi élőhelykezelési gyakorlat a Körös-Maros Nemzeti Parkban. *Természetvédelmi közlemények*. Megjelenés alatt.
- Molnár, Zs. & Biró, M. (1996): A Pitvarosi-puszták és környékük vegetáció-és tájtörténete a Középkortól napjainkig. *Natura Bekesiensis* 2: 65–97.
- Molnár, Zs. & Botta-Dukát Z. (1998): Improved space-for-time substitution for hypothesis generation: secondary grasslands with documented site history in SE-Hungary. *Phytocoenologia* 28 (1): 1–29.
- Molnár, Zs. & Kun, A. (szerk.) (2000): Alföldi erdőssztyepp-maradványok Magyarországon. WWF Füzetek 15. WWF Magyarország, Budapest. 55 p.
- Molnár, Zs. & Biró, M. (2010): A néhány száz évre visszatekintő, botanikai célú történeti tájökológiai kutatások módszertana. *Földrajzi Tanulmányok* 5: 109–126.
- Molnár, Zs., Biró, M., Szollát, Gy. (2010): A nagykörösi homoki erdőssztyepp-tölgyesek tájtörténete. In: Molnár, Cs., Molnár, Zs., Varga, A. (szerk.): „Hol az a táj szab az életnek teret, Mit az Isten csak Jókedvében teremt.” Válogatás az első tizenhárom MÉTA-túrafüzetből. 2003–2009., MTA ÖBKI, Vácrátót. pp. 325–330.
- Molnár, Zs. (2014a): Élőhelyek. In: Haraszthy, L. (szerk.): *Natura 2000 fajok és élőhelyek Magyarországon*. Pro Vértes Közalapítvány. pp. 749–934.
- Molnár, Zs. (2014b): 9110 Kontinentális erdőssztyepp-tölgyesek. In: Haraszthy, L. (szerk.): *Natura 2000 fajok és élőhelyek Magyarországon*. Pro Vértes Közalapítvány. pp. 904–909.
- Molnár, Zs., Király G., Fekete G., Aszalós R., Barina Z., Bartha D., Biró M., Borhidi A., Bölöni J., Csiky J., Czúcz B., Dancza I., Dobor L., Farkas E., Farkas S., et al. & Vojtkó, A. (2018): Növényzet. In: Kocsis, K. (szerk.): *Magyarország nemzeti atlasza: természeti környezet*. Magyar Tudományos Akadémia, Csillagászati és Földtudományi Kutatóközpont, Földrajztudományi Intézet. pp. 94–103.
- Mráz, P., Gaudeul, M., Rioux, D., Gielly, L., Choler, P., Taberlet, P. & IntraBioDiv Consortium. (2007): Genetic structure of *Hypochaeris uniflora* (Asteraceae) suggests vicariance in the Carpathians and rapid post-glacial colonization of the Alps from an eastern Alpine refugium. *Journal of Biogeography* 34(12): 2100–2114.
- Mühlenberg, M., Slowik, J., Samjaa, R., Dulamsuren, C., Gantigmaa, C. & Woyciechowski, M. (2000): The conservation value of West Khentii, North Mongolia: evaluation of plant and butterfly communities. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 45: 63–90.

- Nagy, L. & Grabherr, G. (2009): *The biology of alpine habitats*. Oxford University Press, USA. 376 p.
- Németh, A., Csorba, G., Laczkó, L., Mizsei, E., Bereczki, J., Pásztor, J. A., Petró, P. & Sramkó, G. (2020): Multi-locus genetic identification of a newly discovered population reveals a deep genetic divergence in European blind mole rats (Rodentia: Spalacidae: Nannospalax). *Annales Zoologici Fennici* 57(1–6): 89–98.
- Németh, A., Mizsei, E., Laczkó, L., Czabán, D., Hegyeli, Z., Lengyel, Sz., et al. & Sramkó, G. (2024): Evolutionary history and systematics of European blind mole rats (Rodentia: Spalacidae: Nannospalax): Multilocus phylogeny and species delimitation in a puzzling group. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 190: 107958.
- Nerlekar, A. N., Chorghhe, A. R., Dalavi, J. V., Kusom, R. K., Karuppusamy, S., Kamath, V., Pokar, R., Rengaiyan, G., Sardesai, M. M. & Kambale, S. S. (2022): Exponential rise in the discovery of endemic plants underscores the need to conserve the Indian savannas. *Biotropica* 54(2): 405–417.
- Newing, H., Eagle, C.M., Puri, R.K. & Watson, C.W. (2011): *Conducting Research in Conservation. Social Science Methods and Practice*, Routledge, Abingdon. 376 p.
- Obrecht, I., Zeeden, C., Hambach, U., Veres, D., Marković, S. B. & Lehmkuhl, F. (2019): A critical reevaluation of palaeoclimate proxy records from loess in the Carpathian Basin. *Earth-science reviews* 190: 498–520.
- Oliva, M., Žebre, M., Guglielmin, M., Hughes, P. D., Çiner, A., Vieira, G., Bodin, X., Andrés, N., Colucci, R.R., García-Hernández, C., Mora, C., Nofre, J., Palacios, D., Pérez-Alberti, A., Ribolini, A., et al. & Yıldırım, C. (2018): Permafrost conditions in the Mediterranean region since the Last Glaciation. *Earth-Science Reviews* 185: 397–436.
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V.N., Underwood, E.C., D'Amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P. & K.R. Kassem (2004): *Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth*. *BioScience* 51: 933–938.
- Orbán, I., Ónodi, G. & Kröel-Dulay, G. (2023): The role of drought, disturbance, and seed dispersal in dominance shifts in a temperate grassland. *Journal of Vegetation Science* 34(4): e13199.
- Page, R. D. M. (2016): *The Plant List with literature*. Institute of Biodiversity, Animal Health and Comparative Medicine, College of Medical, Veterinary and Life Sciences, University of Glasgow. Checklist dataset DOI: 10.15468/btkum2 accessed via GBIF.org on 2022-11-09.
- Palpurina, S., Wagner, V., von Wehrden, H., Hájek, M., Horsák, M., Brinkert, A., Hölzel, N., Wesche, K., Kamp, J., Hájková, P., Danihelka, J., Lustyk, P., Merunková, K., Preislerová, Z., Kočí, M., et al. Chytrý, M. (2017): The relationship between plant species richness and soil pH vanishes with increasing aridity across Eurasian dry grasslands. *Global Ecology and Biogeography* 26(4): 425–434.
- Pályi, Zs. K. (2014): A kataszteri térképek 1869. évi jelkulcsa. *Catastrum* 1(3): 19–23.
- Pardoe, H. S., Cleal, C. J., Berry, C. M., Cascales-Miñana, B., Davis, B. A., Diez, J. B., Filipova-Marinova, M. V., Giesecke, T., Hilton, J., Ivanov, D., Kustatscher, E., Leroy, S. A. G., McElwain, J. C., Opluštil, S., Popa, M. E., et al. & Uhl, D. (2021): Palaeobotanical experiences of plant diversity in deep time. 2: How to measure and analyse past plant biodiversity. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 580: 110618.

- Pearce, E. A., Mazier, F., Normand, S., Fyfe, R., Andrieu, V., Bakels, C., Balwierz, Z., Bińka, K., Boreham, S., Borisova, O. K., Brostrom, A., de Beaulieu, J-L., Gao, C., González-Sampériz, P., Granoszewski, W., Hrynowiecka, A., Kołaczek, P., Kuneš, P., Magri, D., Malkiewicz, M., Mighall, T., Milner, A. M., Möller, P., Nita, M., Noryśkiewicz, B., Pidek, I. A., Reille, M., Robertsson, A-M., Salonen, J. S., Schläfli, P., Schokker, J., Scussolini, P., Šeirienė, V., Strahl, J., Urban, B., Winter H. & Svenning, J. C. (2023): Substantial light woodland and open vegetation characterized the temperate forest biome before *Homo sapiens*. *Science advances* 9(45): eadi9135.
- Pecsenye, K., Tóth, J. P., Bereczki, J., Szolnoki, N. & Varga, Z. (2016): Genetic structure of *Parnassius mnemosyne* (Lepidoptera: Papilionidae) populations in the Carpathian Basin. *Organisms Diversity & Evolution* 16(4): 809–819.
- Pievani, T. (2014): The sixth mass extinction: Anthropocene and the human impact on biodiversity. *Rendiconti Lincei* 25: 85–93.
- Pigniczki, Cs., Nagy, T., Oláh, J., Nagy, G. G., Karcza, Z. & Schmidt, A. (2019): Breeding, dispersal, migration and conservation of the Black-winged Stilt (*Himantopus himantopus*) in Hungary. *Ornis Hungarica* 27(2): 1–19.
- Pirkner, E. (1915): Az uralkodó család rászkevei uradalma. *Erdészeti lapok* 54(2): 46–60.
- Plenk, K., Bardy, K., Höhn, M., Thiv, M. & Kropf, M. (2017): No obvious genetic erosion, but evident relict status at the westernmost range edge of the Pontic-Pannonian steppe plant *Linum flavum* L. (Linaceae) in Central Europe. *Ecology and Evolution* 7(16): 6527–6539.
- Plenk, K., Willner, W., Demina, O. N., Höhn, M., Kuzemko, A., Vassilev, K. & Kropf, M. (2020): Phylogeographic evidence for long-term persistence of the Eurasian steppe plant *Astragalus onobrychis* in the Pannonian region (Eastern Central Europe). *Flora* 264: 151555.
- Polyakova, M.A., Dembiczy, I., Becker, T., Becker, U., Demina, O.N., Ermakov, N., Filibeck, G., Guarino, R., Janišová, M., Jaunatre, R., Kozub, Ł., Steinbauer, M.J., Suzuki, K. & Dengler, J. (2016): Scale- and taxon-dependent patterns of plant diversity in steppes of Khakassia, South Siberia (Russia). *Biodiversity and Conservation* 25: 2251–2273.
- Pongrácz Á. (2024): Fajmegőrzési tervek - Békászó sas. Agrárminisztérium Természetmegőrzési Főosztály. 45 p.
- Postolache, D., Popescu, F., Paule, L., Ballian, D., Zhelev, P., Fărcaș, S., Paule, J., Badea, O. (2017): Unique postglacial evolution of the hornbeam (*Carpinus betulus* L.) in the Carpathians and the Balkan Peninsula revealed by chloroplast DNA. *Science of the Total Environment* 599–600: 1493–1502.
- Pungur, Gy. (1918): Ordo. Orthoptera. Classis. Insecta. In: Paszlavszky J. (szerk.): A Magyar Birodalom állatvilága III. Arthropoda, Királyi Magyar Természettudományi Társulat, Budapest: 1–16. (kézirat lezárva 1899)
- Rackham, O. (1986): *The History of the Countryside: The full fascinating story of Britain's landscape.* J.M. Dent & Sons Ltd., London. 446 p.
- Rácz, N. (2020): Keresőzés fémkereső nélkül. Kézirat, Szentendre. 14 p.
- Rakonczay, Z. (2002): *Természetvédelem. Szaktudás Kiadó Ház, Budapest.* 330 p.
- Ramstein, G., Landais, A., Bouttes, N., Sepulchre, P., Govin, A. & Minnock, M. (2021): *Paleoclimatology.* Springer Cham. 478 p.

- Rands, M. R., Adams, W. M., Bennun, L., Butchart, S. H., Clements, A., Coomes, D., et al. & Vira, B. (2010): Biodiversity conservation: challenges beyond 2010. *Science* 329(5997): 1298–1303.
- Rapaics R. (1918): Az Alföld növényföldrajzi jelleme. *Erdészeti Kísérletek* 21: 1–164.
- Rédei, T. & Horváth, F. (1995): A flóraelemek kategória-rendszere. In: Horváth, F., Dobolyi, Z. K., Morschhauser, T., Lőkös, L., Karas, L. & Szerdahelyi, T. *Flóraadatbázis 1.2, Taxonlista és attribútum-állomány*. MTA ÖBKI, Vácrátót.
- Roleček, J., Čornej, I. I. & Tokarjuk, A. I. (2014): Understanding the extreme species richness of semi-dry grasslands in east-central Europe: A comparative approach. *Preslia* 86: 13–34.
- Roleček, J., Dřevojan, P., Hájková, P., Goia, I. & Hájek, M. (2021): Update on maxima of fine-scale vascular plant species richness in a Transylvanian steppe meadow. *Tuexenia* 41: 459–466.
- Ronikier, M. & Zalewska-Gałosz, J. (2014): Independent evolutionary history between the Balkan ranges and more northerly mountains in *Campanula alpina* sl (Campanulaceae): genetic divergence and morphological segregation of taxa. *Taxon* 63(1): 116–131.
- Ruszkiczay-Rüdiger, Z. & Kern, Z. (2016): Permafrost or seasonal frost? A review of paleoclimate proxies of the last glacial cycle in the East Central European lowlands. *Quaternary International* 415: 241–252.
- Ruttkay, M. (1763): *Generalis Topographia defluxus Danubii per Comitatus Articulariter unitos Pest-Pilis-Solth decurrentis, ... S\_12\_-\_Div.\_XIV.\_-\_No.\_3*.
- Ruttkay, M. (1765): *Specialis Delineatio Praedii Eszöd Inclyto Comitatus Pestiensis adjacentis Cum designatione Plagarum Controversarum, circa idem Praedium occurentium, unius nempe, cum Vicina Possessione Gyón, alteriu vero, cum Praedio Peszér, Simul ac expressione Situs Nat (S 11 - No. 718.), 162 mm = 1 200 bécsi öl. Kéziratos térkép. Magyar Nemzeti Levéltár Országos Levéltára, Budapest.*
- Sabatini, F.M., Jiménez-Alfaro, B., Jandt, U., Chytrý, M., Field, R., Kessler, M., Lenoir, J., Schrodtt, F., Wiser, S. K., Arfin Khan, M. A. S., Attorre, F., Cayuela, L. De Sanctis, M., Dengler, J., Haider, S., et al. & Bruelheide, H. (2022): Global patterns of vascular plant alpha diversity. *Nature Communications* 13: 4683.
- Schmidt, A. (1913): Az *Oxytrypia orbiculosa* Esp. fejlődési és elterjedési viszonyai. *Rovartani Lapok* 20(3–6): 33–62.
- Schmitt, T. (2007): Molecular biogeography of Europe: Pleistocene cycles and postglacial trends. *Frontiers in Zoology* 4: 1–13.
- Schmitt, T. & Varga, Z. (2012): Extra-Mediterranean refugia: The rule and not the exception? *Frontiers in Zoology* 9: 1–12.
- Seguinot, J., Ivy-Ochs, S., Juvet, G., Huss, M., Funk, M. & Preusser, F. (2018): Modelling last glacial cycle ice dynamics in the Alps. *The Cryosphere* 12(10): 3265–3285.
- Seidl, A., Pérez-Collazos, E., Tremetsberger, K., Carine, M., Catalán, P. & Bernhardt, K. G. (2020): Phylogeny and biogeography of the Pleistocene Holarctic steppe and semi-desert goosefoot plant *Krascheninnikovia ceratoides*. *Flora* 262: 151504.
- Seidl, A., Tremetsberger, K., Pfanzelt, S., Blattner, F. R., Neuffer, B., Friesen, N., Hurka, H., Shmakov, A., Batlai, O., Čalasan, A. Ž., Vesselova P. V. & Bernhardt, K. G. (2021): The phylogeographic history of *Krascheninnikovia* reflects the development of dry steppes and semi-deserts in Eurasia. *Scientific Reports* 11(1): 6645.

- Seidl, A., Tremetsberger, K., Pfanzelt, S., Lindhuber, L., Kropf, M., Neuffer, B., Blattner, F. R., Király, G., Smirnov, S. V., Friesen, N., Shmakov, A. I., Plenk, K., Batlai, O., Hurka, H. & Bernhardt, K. G. (2022): Genotyping-by-sequencing reveals range expansion of *Adonis vernalis* (Ranunculaceae) from Southeastern Europe into the zonal Euro-Siberian steppe. *Scientific Reports* 12(1): 1–13.
- Soó R. (1964): A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve I. Akadémiai Kiadó, Budapest. 589 p.
- Soó R. (1973): Az erdőspuszta Magyarországon. *Búvár* 18: 131–137.
- Sramkó G. (2021): A gumós macskahere (*Phlomis tuberosa*) populációgenetikai változatosságának a vizsgálata különböző típusú élőhelyeken. Kutatási jelentés, Körös-Maros Nemzeti Park Igazgatóság, Szarvas. 26 p.
- Stachurska-Swakoń, A., Cieślak, E., Ronikier, M., Nowak, J. & Kaczmarczyk, A. (2020): Genetic structure of *Doronicum austriacum* (Asteraceae) in the Carpathians and adjacent areas: toward a comparative phylogeographical analysis of tall-herb species. *Plant Systematics and Evolution* 306(2): 14.
- Stadelmaier, K. H., Ludwig, P., Bertran, P., Antoine, P., Shi, X., Lohmann, G. & Pinto, J. G. (2021): A new perspective on permafrost boundaries in France during the Last Glacial Maximum. *Climate of the Past* 17(6): 2559–2576.
- Standovár, T. & Primack, R. B. (2001): A természetvédelmi biológia alapjai. Nemzeti Tankönyvkiadó. 542 p.
- Stewart, J. R., Lister, A. M., Barnes, I. & Dalén, L. (2009): Refugia revisited: Individualistic responses of species in space and time. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277(1682): 661–671.
- Stewart, J. R. & Lister, A. M. (2001): Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology & Evolution* 16(11): 608–613.
- Stulmiller, M. (1839): Situations Plan von dem k. k. Wald in Pescér (S 168 - No. 33.), 1:11 040. Kéziratós térkép. Magyar Nemzeti Levéltár Országos Levéltára, Budapest.
- Sundseth, K. (2010): Natura 2000 in the Pannonian Region. European Commission, Directorate-General for Environment, Publications Office. 12 p.
- Sümegei, P., Molnár, M., Jakab, G., Persaits, G., Majkut, P., Páll, D. G., et al. & Töröcsik, T. (2011a): Radiocarbon-dated paleoenvironmental changes on a lake and peat sediment sequence from the central Great Hungarian Plain (Central Europe) during the last 25,000 years. *Radiocarbon* 53(1): 85–97.
- Sümegei, P., Lócskai, T. & Hupuczki, J. (2011b): Late Quaternary palaeoenvironment and palaeoclimate of the Lake Fehér (Fehér-tó) sequence at Kardoskút (South Hungary), based on preliminary mollusc records. *Open Geosciences* 3(1): 43–52.
- Sümegei, P., Persaits, G. & Gulyás, S. (2012): Woodland-grassland ecotonal shifts in environmental mosaics: lessons learnt from the environmental history of the Carpathian Basin (Central Europe) during the Holocene and the last ice age based on investigation of paleobotanical and mollusk remains. In: Myster, R. W. (ed.): *Ecotones Between Forest and Grassland*. Springer, New York. pp. 17–57.
- Sümegei et al. (2013): Responses of terrestrial ecosystems to Dansgaard–Oeschger cycles and Heinrich-events: A 28,000-year record of environmental changes from SE Hungary. *Quaternary International* 293: 34–50.

- Sümegei, P., Náfrádi, K., Molnár, D. & Sávai, S. (2015): Results of paleoecological studies in the loess region of Szeged-Óthalom (SE Hungary). *Quaternary International* 372: 66–78.
- Sümegei, P., Molnár, D., Náfrádi, K., Makó, L., Cseh, P., Törőcsik, T., Molnár, M. & Zhou, L. (2022): Vegetation and land snail-based reconstruction of the palaeoecological changes in the forest steppe eco-region of the Carpathian Basin during last glacial warming. *Global Ecology and Conservation* 33: e01976.
- Szakály, F. (1994): Gazdasági és társadalmi változások a török hódítás árnyékában. Előadások a történettudomány műhelyeiből 5. História Könyvtár, Budapest. 39 p.
- Szarka L. Cs., Bérczi I., Csernai L., Bársony I. & Kiss Á. (2024): Földi klímaszabályozás – természettudományi perspektívában. Válasz Embey-Isztin Antalnak. Professzorok Batthyány Köre. 13 p.
- Szedzerjesi T. (2016): A balkán–anatolia kapcsolatok hatása a régió földigiliszta faunájának kialakulására. Doktori disszertáció. 135 p.
- Tausch, S., Leipold, M., Poschlod, P. & Reisch, C. (2017): Molecular markers provide evidence for a broad-fronted recolonisation of the widespread calcareous grassland species *Sanguisorba minor* from southern and cryptic northern refugia. *Plant Biology* 19(4): 562–570.
- Thomas, J. A. & Schönrogge, K. (2019): Conservation of co-evolved interactions: understanding the *Maculinea–Myrmica* complex. *Insect Conservation and Diversity* 12(6): 459–466.
- Tóth, K. (1973): Természetvédelem Bács-Kiskun megyében. *Erdészeti Lapok* 108(5): 227–232.
- Tsakalos, J. L., Renton, M., Dobrowolski, M. P., Feoli, E., Macintyre, P. D., Veneklaas, E. J. & Mucina, L. (2018): Community patterns and environmental drivers in hyper-diverse kwongan scrub vegetation of Western Australia. *Applied Vegetation Science* 21(4): 694–722.
- Tuzson, J. (1915): A Magyar Alföld növényföldrajzi tagolódása. *Mathematikai és Természettudományi Értesítő* 33: 170–179.
- Tzedakis, P. C., Emerson, B. C. & Hewitt, G. M. (2013): Cryptic or mystic? Glacial tree refugia in northern Europe. *Trends in ecology & evolution* 28(12): 696–704.
- Urgamal, M., Oyuntsetseg, B., Nyambayar, D. & Dulamsuren, C. (2014): Conspectus of the vascular plants of Mongolia. Admon Press, Ulaanbaatar, Mongolia. 282 p.
- Vaculná, L., Majeský, L., Ali, T., Seregin, A. P., Prausová, R., Kapler, A., Iakushenko, D., Thines, M. & Kitner, M. (2021): Genetic structure of endangered species *Adenophora liliifolia* and footprints of postglacial recolonisation in Central Europe. *Conservation Genetics* 22(6): 1069–1084.
- Vadász, Cs. (2015): A természetvédelmi célú élőhelykezelés irányelvei és gyakorlata a védett gyepeken. In: Iványosi-Szabó, A. (szerk.): A Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatóság negyven éve, Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatóság, Kecskemét. pp. 301–311.
- Vadász, Cs., Máté, A., Kun, R. & Vadász-Besnyői, V. (2016): Quantifying the diversifying potential of conservation management systems: An evidence-based conceptual model for managing species-rich grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 234: 134–141.
- Vadász, Cs., Kocsán, G. & Ónodi, G. (2022): Testing different isolation distances in woodpecker territory mapping in Central Hungary. *Ornis Hungarica* 30(2): 1–9.
- Van Westen, R. M., Kliphuis, M. & Dijkstra, H. A. (2024): Physics-based early warning signal shows that AMOC is on tipping course. *Science advances* 10(6): eadk1189.
- Váγγελ, J. (1885a): Várnász egy szöcskefajnál. *Rovartani lapok* 2(1): 18–19.

- Váangel, J. (1885b): Metelka Ferencz életrajza (1814–1885). *Rovartani Lapok* 2(7): 129–133.
- Varga, Z. (1990): Lepkék (Lepidoptera) rendje. [Order Lepidoptera.] – In: Rakonczay Z. (szerk.): Vörös könyv. A Magyarországon kipusztult és veszélyeztetett növény- és állatfajok. Akadémiai kiadó, Budapest. pp. 188–244.
- Varga, Z. (2002): *Ők élnek Pannóniában*. Well-Press Kiadó. pp. 211.
- Varga, Z. (2009): Extra-Mediterranean Refugia, Post-Glacial Vegetation History and Area Dynamics in Eastern Central Europe. In: Habel, J., Assmann, T. (eds). *Relict Species*. Springer, Berlin, Heidelberg. pp. 57–87.
- Vavrek, M. C., McCgraw, J. B. & Bennington, C. C. (1991): Ecological genetic variation in seed banks. III. Phenotypic and genetic differences between young and old seed populations of *Carex bigelowii*. *The Journal of Ecology* 79(3): 645–662.
- Végvári, Z. (2023): High functional diversity of avian breeders of the mammoth steppe during the last glacial maximum. *Quaternary Science Reviews* 304: 107977.
- Velasquez, P., Kaplan, J. O., Messmer, M., Ludwig, P. & Raible, C. C. (2021): The role of land cover in the climate of glacial Europe. *Climate of the Past* 17(3): 1161–1180.
- Veldman, J. W., Buisson, E., Durigan, G., Fernandes, G. W., Le Stradic, S., Mahy, G., Negreiros, D., Overbeck, G. E., Veldman, R. G., Zaloumis, N. P., Putz, F. E. & Bond, W. J. (2015): Toward an old-growth concept for grasslands, savannas, and woodlands. *Frontiers in Ecology and the Environment* 13(3): 154–162.
- Véssey, F. (1881): A cs. és kir. család ráczkevei uradalma futóhomok-területének erdősítése. *Erdészeti Lapok* 20(5): 329–337.
- Vörös, J., Ursenbacher, S., Kiss, I., Jelić, D., Schweiger, S. & Szabó, K. (2016): Increased genetic structuring of isolated *Salamandra salamandra* populations (Caudata: Salamandridae) at the margins of the Carpathian Mountains. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 55(2): 138–149.
- Wang, Y., Pedersen, M. W., Alsos, I. G., De Sanctis, B., Racimo, F., Prohaska, A., Coissac, E., Owens, H. L., Merkel, M. K. F., Fernandez-Guerra, A., Rouillard, A., Lammers, Y., Alberti, A., Denoëud, F., Money, D., et al. & Willerslev, E. (2021): Late Quaternary dynamics of Arctic biota from ancient environmental genomics. *Nature* 600(7887): 86–92.
- Wardle, D. A., Bardgett, R. D., Walker, L. R. & Bonner, K. I. (2009): Among- and within-species variation in plant litter decomposition in contrasting long-term chronosequences. *Functional Ecology* 23(2): 442–453.
- Weiss, S., Ferrand, N. (2007): Current perspectives in phylogeography and the significance of South European refugia in the creation and maintenance of European biodiversity. In: Weiss, S., Ferrand, N. (eds). *Phylogeography of Southern European Refugia*. Springer, Dordrecht. pp. 341–357.
- Wielstra, B., Ziełiński, P. & Babik, W. (2017): The Carpathians hosted extra-Mediterranean refugia-within-refugia during the Pleistocene Ice Age: genomic evidence from two newt genera. *Biological Journal of the Linnean Society* 122(3): 605–613.
- Willis, K. J., Braun, M., Sümegi, P. & Tóth, A. (1997): Does soil change cause vegetation change or vice versa? A temporal perspective from Hungary. *Ecology* 78(3): 740–750.
- Willis, K. J., Rudner, E. & Sümegi, P. (2000): The full-glacial forests of central and southeastern Europe. *Quaternary Research* 53(2): 203–213.
- Willis, K. J. & Van Andel, T. H. (2004): Trees or no trees? The environments of central and eastern Europe during the Last Glaciation. *Quaternary Science Reviews* 23(23–24): 2369–2387.

- Willner, W., Moser, D., Plenk, K., Ačić, S., Demina, O. N., Höhn, M., Kuzemko, A., Roleček, J., Vassilev, K., Vynokurov, D. & Kropf, M. (2021): Long-term continuity of steppe grasslands in eastern Central Europe: Evidence from species distribution patterns and chloroplast haplotypes. *Journal of Biogeography* 48(12): 3104–3117.
- Willner, W., Wessely, J., Gattringer, A., Moser, D., Závieská, E., Dullinger, S., Schönswetter, P. & Hülber, K. (2023): Post-glacial range formation of temperate forest understorey herbs—Insights from a spatio-temporally explicit modelling approach. *Global Ecology and Biogeography* 32(7): 1046–1058.
- Wooller, M. J., Bataille, C., Druckenmiller, P., Erickson, G. M., Groves, P., Haubenstock, N., Howe, T., Irrgeher, J., Mann, D., Moon, K., Potter, B. A., Prohaska, T., Rasic, J., Reuther, J., Shapiro, B., et al. & Willis, A. D. (2021): Lifetime mobility of an Arctic woolly mammoth. *Science* 373(6556): 806–808.
- Wróblewska, A., Brzosko, E., Chudzińska, E., Bordács, S. & Prokopiv, A. I. (2010): Cytotype distribution and colonization history of the steppe plant *Iris aphylla*. *Annales Botanici Fennici* 47(1): 23–33.
- Zasadni, J. & Kłapyta, P. (2014): The Tatra Mountains during the last glacial maximum. *Journal of Maps* 10(3): 440–456.
- Závieská, E., Maylandt, C., Paun, O., Bertel, C., Frajman, B., The STEPPE Consortium & Schönswetter, P. (2019): Multiple auto- and allopolyploidisations marked the Pleistocene history of the widespread Eurasian steppe plant *Astragalus onobrychis* (Fabaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 139: 106572.
- Závieská, E., Kirschner, P., Frajman, B., Wessely, J., Willner, W., Gattringer, A., et al. & Schönswetter, P. (2021): Evidence for glacial refugia of the forest understorey species *Helleborus niger* (Ranunculaceae) in the southern as well as in the northern limestone Alps. *Frontiers in Plant Science* 12: 683043.
- Zólyomi, B. (1942): A középdunai flóraválasztó és a dolomitjelenség. *Botanikai Közlemények* 39(5): 209–231.

Egyéb források:

- Első Katonai Felmérés, Magyarország (1782–1785). Arcanum Adatbázis Kft., Österreichisches Staatsarchiv, <https://maps.arcanum.com/hu/map/firstsurvey-hungary>
- Második Katonai Felmérés, Magyar Királyság (1819–1869). Arcanum Adatbázis Kft., Österreichisches Staatsarchiv, <https://maps.arcanum.com/hu/map/secondsurvey-hungary>
- Harmadik Katonai Felmérés, Habsburg Birodalom (1869–1887), 1:75000. Arcanum Adatbázis Kft., HM Hadtörténeti Intézet és Múzeum Hadtörténeti Térképtára, <https://maps.arcanum.com/hu/map/thirdsurvey75000>
- Negyedik Katonai Felmérés, Magyarország (1941). Arcanum Adatbázis Kft., Hungarian War Archives, <https://maps.arcanum.com/hu/map/hungary1941>
- Kataszteri térképek, Habsburg Birodalom (XIX. század). Arcanum Adatbázis Kft., <https://maps.arcanum.com/hu/map/cadastral>
- AGROTOPO-Magyarország Agrotopográfiai Adatbázisa (MTA TAKI), <https://atk.hun-ren.hu/hu/taki/szolgaltatasok/agrotopo/>
- Erdészeti üzemtervek 1958–2002, KEFAG Zrt. Észak-Kiskunsági Erdészete, Kerekegyháza.

LIDAR felvétel 2020: A Peszéri-erdő digitális domborzatmodellje. Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatóság.

Ráckevei uradalom okiratai, Magyar Nemzeti Levéltár Országos Levéltára, Budapest.

Országleírás 1783: A II. József-féle (I.) katonai felmérés Országleírás című, német nyelvű, katonai szempontú szöveges jegyzőkönyvei. HM Hadtörténeti Intézet és Múzeum Hadtörténeti Térképtára, Budapest.

99040 1385. szeptember 1. Magyar Nemzeti Levéltár Országos Levéltárának Diplomatikai Levéltára

73453 1477 november 19. Magyar Nemzeti Levéltár Országos Levéltárának Diplomatikai Levéltára

Internetes források:

http1: <https://www.cesm.ucar.edu/models/ccsm4.0/ccsm/>

http2: <https://www.gbif.org/>

http3: <https://tools.bgci.org/map.php>

http4: <https://climatecharts.net/>

http5:

<https://onlinelibrary.wiley.com/action/downloadSupplement?doi=10.1111%2Fbrv.13007&file=brv13007-sup-0003-AppendixS3.xlsx>

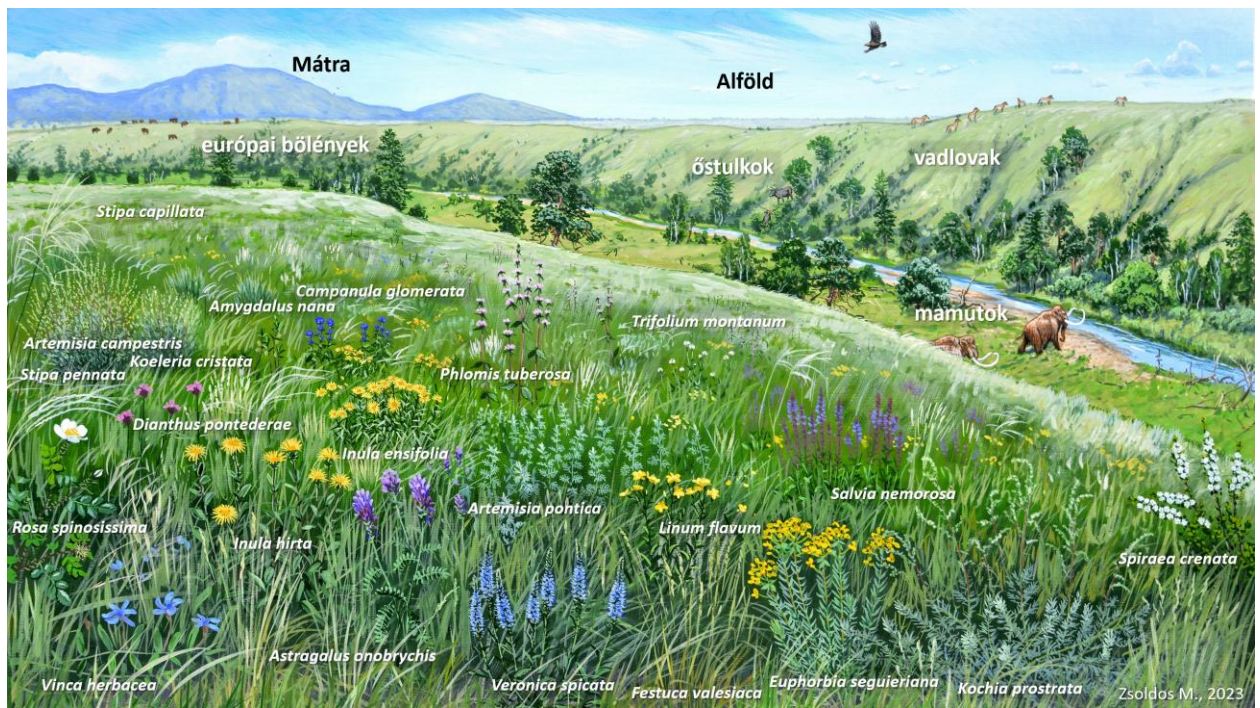
## 10. MELLÉKLET

10.1. melléklet. Kárpát-medencei paleoökológiai vizsgálatok LGM időszakra adatolt taxonjai. A legalább nemzetség szintű taxoncsoportokat gyűjtöttem ki, az ennél tágabb kategóriákat nem (pl. Poaceae). Felhasznált irodalmak: Kardoskúti Fehér-tó: Magyarai (2015), Sümegei et al. (2013); Szent Anna-tó: Magyarai et al. (2014b), Magyarai (2015); Keleméri Nagymohos: Magyarai et al. (1999), Magyarai (2015)

	Kardoskúti Fehér-tó	Szent Anna-tó	Keleméri Nagymohos
Acer	1	1	1
Aconitum		1	
Alnus	1		
Artemisia	1	1	1
Betula	1	1	1
Betula nana			1
Betula pubescens			1
Botrychium	1		
Carpinus betulus	1	1	1
Carpinus orientalis/Ostrya		1	
Cerastium		1	
Chrysosplenium	1		
Convolvulus	1		
Corylus (C. avellana)	1	1	1
Drosera	1		
Ephedra		1	
Equisetum	1	1	1
Euphorbia	1		
Fagus (F. sylvatica)		1	1
Filipendula	1		
Filipendula ulmaria			1
Fraxinus excelsior-típus	1	1	1
Fraxinus ornus		1	
Galium	1		
Galium palustre			1
Helianthemum	1	1	1
Hippophae	1		
Juglans	1		
Juniperus		1	
Juniperus communis			1
Larix	1	1	1
Lemna			1
Lonicera nigra-típus			1
Myriophyllum	1	1	
Picea (P. abies)	1	1	1
Pinus (Diploxylon-típus)		1	1
Plantago			1
Plantago major–media	1		
Polygonum bistorta			1

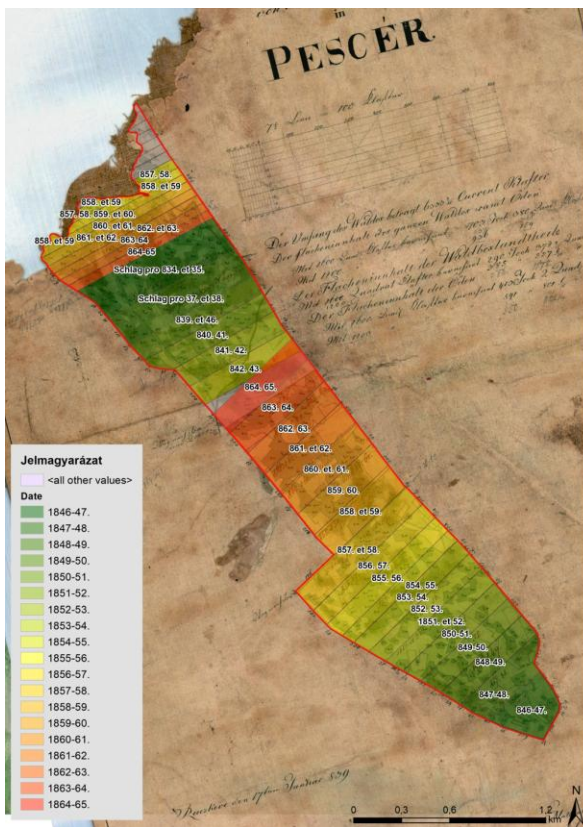
Polygonum viviparum		1	
Potamogeton	1		1
Potentilla palustris			1
Quercus	1	1	1
Ranunculus		1	
Rhynchospora		1	
Ribes	1		
Ribes alpinum típus			1
Rumex	1		
Salix	1	1	1
Sambucus	1		
Sanguisorba	1		
Saxifraga		1	1
Saxifraga hirculus-típus			
Scutellaria galericulata			1
Sedum			1
Selaginella	1		
Selaginella selaginoides			1
Solanum		1	
Sparganium	1		
Sphagnum		1	1
Thalictrum	1	1	1
Tilia	1	1	1
Typha angustifolia/Sparganium	1	1	
Typha minima		1	
Ulmus	1	1	1
Urtica	1		1

---

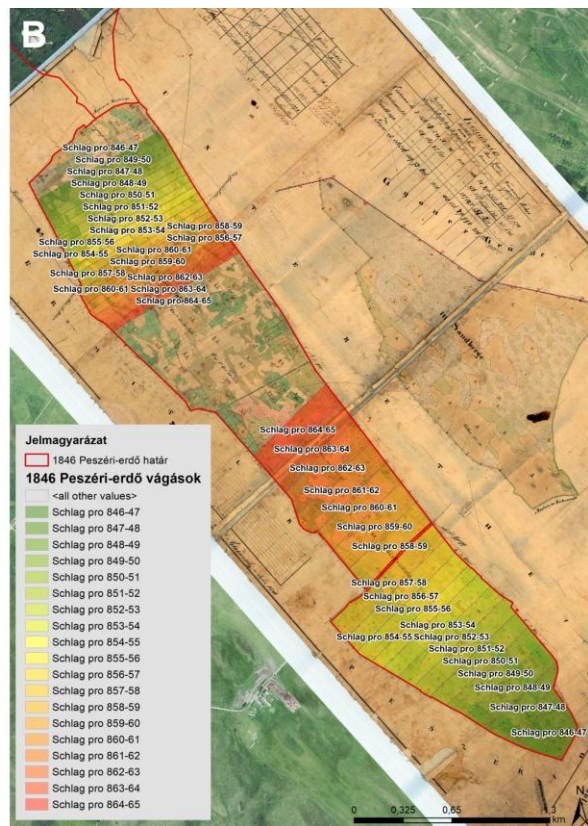
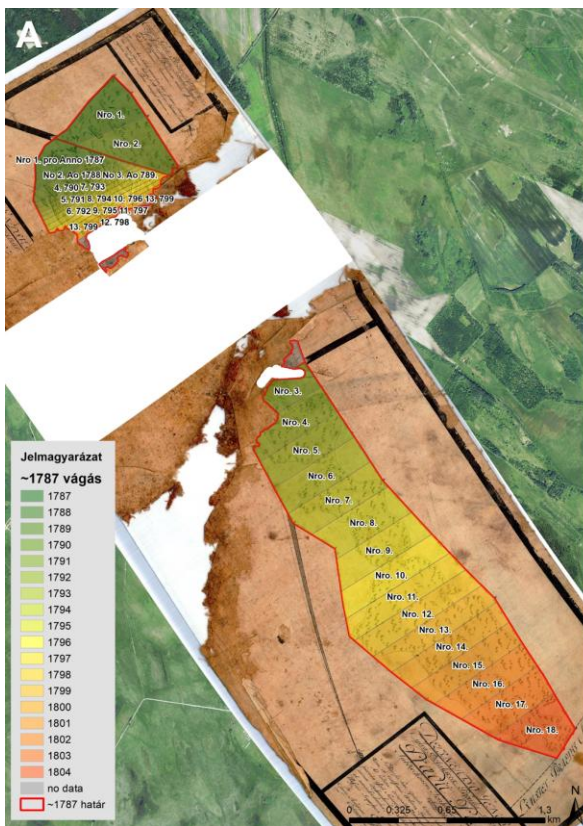


10.2. melléklet. A tájrekonstrukciós illusztráción szereplő fajok és tájelemek megnevezései.





10.4. melléklet. A Stulmiler (1839) térkép kivágási osztásai.



10.5. melléklet. Az Anonymus (~1787) térkép (A), és a Blahausch (1846) térkép (B) kivágási osztásai.