

Egyetemi doktori (PhD) értekezés tézisei

**SPONTÁN SZUKCESSZIÓ ÉS NÖVÉNYI KÖLCSÖNHATÁSOK
VIZSGÁLATA GYEPEK VEGETÁCIÓDINAMIKAI
FOLYAMATAIBAN**

**SPONTANEOUS SUCCESSION AND PLANT INTERACTIONS IN
THE VEGETATION DYNAMICS OF GRASSLANDS**

Albert Ágnes-Júlia

Témavezető

dr. habil. Török Péter
egyetemi docens



DEBRECENI EGYETEM
Juhász Nagy Pál Doktori Iskola
Debrecen, 2015

Bevezetés

A gyepek területe Európa-szerte csökken, főként az intenzív mezőgazdasági művelés következtében (Pullin és mtsai. 2009). A megmaradt gyeppragmentumok diverzitásának további csökkenéséhez vezethet a fokozott tápanyagbevitel, műtrágyázás és a növényvédőszeres használata (Öster és mtsai. 2009). Napjainkban számos, korábban művelésben levő termőföldet hagynak fel, ez tendencia pedig a 90-es évek elejétől kezdődően folyamatos. A parlagterületek kiváló lehetőségeket teremthetnek az aktív gyeprekonstrukciós módszerek vizsgálatához. Ugyanakkor egyre hangsúlyosabb szerepet kap a spontán szukcessziós vizsgálatok eredményeinek beépítése a gyepek helyreállítási munkálataiba. A spontán szukcesszió előtérbe kerülése elsősorban költséghatékonyságának és kis munkaigényének köszönhető (Prach és Hobbs 2008). Eredményeképpen diverz, kísérőfajokban gazdag gyepek keletkezhetnek, amennyiben: (1) a helyreállítani kívánt terület kis kiterjedésű (Prach és Pyšek 2001); (2) a céltársulást alkotó természetes fajok propagulumai a lokális magbankban megtalálhatóak (Hutchings és Booth 1996); illetve (3) a parlagok közvetlen környezetében természetes állapotú gyepek vannak jelen, ahonnan további színező elemek is képesek betelepülni a területre (Ruprecht 2005). A parlagokon zajló gyeppregeneráció tehát sikeresnek tekinthető abban az esetben, ha az évelő vázfajok és kísérőfajok által alkotott gyepek regenerálódnak. Természetvédelmi, restaurációs ökológiai szempontból azonban fontos megvizsgálunk, hogy a regenerálódott gyepek fajösszetétele és tömegességi viszonyai megfelelnek-e a referencia gyepekben tapasztaltaknak.

A másodlagos gyepezés első lépéseként főként olyan rövidéletű fajok megtelepedésére számíthatunk, melyek a nyílt, bolygatott felszíneket kedvelik (Pianka 1970). A rövidéletű fajok csírázását gátolja a szukcesszió előrehaladásával záródó, többnyire évelő fajokból álló vegetáció kialakulása. Ezzel összefüggésben a lecsökkent fényellátottság, a lékek hiánya, illetve a jó versenyképességű, hosszú élettartamú fajok előretörése a szukcesszió előrehaladottabb

stádiumaiban azt eredményezi, hogy a növényfajok együttélését az egyre fokozódó kompetíció alakítja. Produktív környezetben a növényfajok közötti kölcsönhatások közül a negatív kölcsönhatások (kompetíció) erősödnek meg (Grime 1973). Azonban az erősen stresszelt vagy zavart területek esetében ugyanilyen jelentőséggel bír a pozitív kölcsönhatások (facilitáció) felerősödése is (Brooker és Callaghan 1998). Újabb tanulmányok eredményei szerint a facilitáció fontos szerepet tölthet be a közepes tápanyag ellátottságú (Michalet és 1998), illetve a produktív élőhelyeken is (Holmgren és Scheffer 2010).

A kompetícióval kapcsolatos vizsgálatok során ugyanakkor érdemes figyelembe venni, hogy a kölcsönhatások az egyedek különböző egyedfejlődési stádiumában (mag, csíranövény, felnőtt egyed) más-más szerepet tölthetnek be. Az utóbbi években előtérbe került kutatási kérdéskör a magok érzékenységét tanulmányozza a környező vegetáció hatásának függvényében. Azon túlmenően, hogy a magvak csírázását több abiotikus tényező befolyásolhatja (hőmérséklet, a talaj nedvességtartalma, a fény minősége és intenzitása, tápanyagtartalom, lásd például Baskin és Baskin 1998), a magok közvetlen közelében levő növények szintén jelentős hatást gyakorolhatnak a csírázásukra. Ezért jelentős szereppel bír a magok környezetében levő növényzet sűrűsége, a növények fejlettségi állapota és az, hogy milyen faj található a környezetükben. Korábbi vizsgálatok kimutatták, hogy a más fajhoz tartozó egyedek jobban csökkentik a csírázás időtartamát az azonos fajhoz tartozó egyedekhez képest (azaz az interspecifikus kompetíció erősebb lehet, mint az intraspecifikus; Tielbörger és Prasse 2009).

Tekintettel arra, hogy az európai gyepek túlnyomó része természetvédelmi szempontból veszélyeztetettnek tekinthető, kiemelt fontosságúvá váltak az utóbbi évtizedekben a gyepek degradálódását, biodiverzitását, valamint a vegetációdinamikáját vizsgáló kutatások (Tscharrntke és 2011).

Célkitűzések

Három témakörben vizsgálódva, az alábbi kérdésekre kerestem a választ:

1. Spontán szukcessziós vizsgálatok homoki parlagokon

Tér-idő-helyettesítéssel vizsgáltuk a szukcesszió előrehaladtával? (i) Milyen a célfajok betelepülésének dinamikája a szukcesszió során? (ii) Hogyan változik a különböző funkcionális csoportok aránya a szukcesszió során? (iii) Mennyire hatékony a gyepek regenerálódása a szekunder szukcesszió során? (iv) Milyen kapcsolat figyelhető meg a különböző talajjellemzők és a funkcionális csoportok, illetve a spontán regenerálódó vegetáció között?

2. Biotikus interakciók hatása a növények túlélésére és fejlődésére

Kiültetési kísérletben vizsgáltuk a biotikus környezet hatását a kiültetett egyedekre, az egyedek fejlődési stádiumának függvényében: (i) Milyen hatása van a produktivitás növekedésének és a különböző kezeléseknek a kiültetett növényegyedek és a biotikus környezet kölcsönhatására? (ii) Hogyan függ a kiültetett növényegyedek és a biotikus környezet kölcsönhatása a transzplantok fenológiai állapotától?

3. A kompetíciós környezet hatása a parlagfű csírázására

Az egyéves fajok csírázását jelentősen befolyásolhatja az őshonos növényközösség összetétele, szerkezete. A parlagfű csírázási viselkedését vizsgálva a következő kérdéseink voltak: (i) Befolyásolja-e a magok csírázási arányát az őshonos fajokból álló, egyre erősebb kompetitív környezet? (ii) Képes az inváziós faj magja időben eltolni csírázását (előre hozni és/vagy legalább egy évig késleltetni) az őshonos fajokból álló kompetíciós környezet függvényében?

Anyag és módszer

1. Spontán szukcessziós vizsgálatok homoki parlagokon

Különböző korú parlagok (fiatal, középidős, idős) növényzetét hasonlítottuk össze a Kiskunság, illetve a Nyírség homoki területein 2012-ben. A referenciaállapot felméréséhez a parlagok közelében levő nyílt és zárt homokpusztagyepek növényzetét is felmértük. Az 5×20 m-es mintaterületeken belül 5 db 2×2 m-es kvadrátot vettünk fel, melyben feljegyeztük az edényes növényfajok százalékos borításértékeit. Ugyanezzel a mintavételi elrendezéssel vizsgáltuk a nyílt és zárt homokpusztagyepek vegetációját. Mintaterületeinkről talaj átlagmintákat is vettünk.

A vizsgálati területen előforduló fajokat Raunkiaer-féle életforma-típusok szerint osztályoztuk. A Borhidi-féle nitrogén-igény értékeket (NB érték; Borhidi 1995) az elemzésekben súlyoztuk az egyes fajok százalékos borításával. A célfajokat a Borhidi (1995) féle cönoszisztematikai affinitás alapján határoztuk meg. A fajokat klonális terjedőképességük szempontjából hat csoportba osztottuk a CLO-PLA adatbázis alapján (Klimešová és de Bello 2009; <http://clopla.butbn.cas.cz/>).

A fajok borításában és fajszámban megfigyelhető vegetációs változásokat egyutas általános lineáris modellel (GLM), illetve Tukey-tesztel elemeztük (Zar 1999), melyben a korcsoport volt a fix faktor, a mintavételi elrendezés pedig a random faktor. A függő változók a következők voltak: az egyes életforma-csoportok, a rövidéletű és évelő inváziós fajok, a célfajok, a klonális csoportok borításai, illetve a borításokkal súlyozott NB értékek. A parlagokon és a referencia gyepekben előforduló vegetációt klaszteranalízissel osztályoztuk, Rogers-Tanimoto indexet (Ward-féle fúziós algoritmus) használva. A parlagok és referencia gyepek fajösszetételét borításadatokon alapuló NMDS ordinációval hasonlítottuk össze a Hellinger hasonlósági függvény használatával (Legendre és Legendre 1998). A statisztikai elemzéseket az SPSS 17.0, Canoco 4.0 és az R programokkal végeztük (R Development Core team 2010).

2. Biotikus interakciók hatása a növények túlélésére és fejlődésére

A kísérlet során három faj (*Lysimachia vulgaris*, *Prunella vulgaris*, *Plantago lanceolata*) magjait csíráztatták, majd a fiatal csíranövényeket kiültették a vizsgálati területre (Ohrazení, Csehország) 2000 áprilisában. Minden faj esetében két egyedet a 2×2 m nagyságú kvadrátokban levő vegetációba, két egyedet pedig egy 15 cm átmérőjű szabad talajfelszínre, ún. "gap"-be, azaz lékbe ültettek. A vizsgálat során kombinált kaszálást, trágyázást és a domináns faj (*Molinia coerulea*) eltávolítását alkalmazták teljes faktoriális kísérleti elrendezésben. A fajok túlélési arányát május 25.-én, illetve július 1.-jén jegyezték fel, ezután minden életben maradt egyedelt eltávolították. Ekkor feljegyezték a *Plantago lanceolata* esetében a virágzó hajtások jelenlétét/hiányát is. Az egyedek földfelszín feletti és – alatti szárazanyag tömegét (fitomassza) is megmérték.

Az egyedek túlélési válaszait általánosított lineáris kevert modellek (GLMM) segítségével elemeztük, binomiális eloszlást alkalmazva (logit link függvény). A modellek parametrizálását a REML módszerrel (Restricted Maximum Likelihood) végeztük. Az egyedek túlélése függő változóként szerepelt. A három faj, a biotikus környezet (lék vagy vegetáció) és a három típusú kezelés jelenléte vagy hiánya voltak a fix faktorok, míg a mintavételi elrendezés a random faktor. A szignifikáns elemek kiválasztása a „likelihood ratio test” (LRT) nevű statisztikai módszerrel valósult meg. A *P. lanceolata* virágzási sikerét szintén általánosított lineáris kevert modellek (GLMM) segítségével elemeztük, binomiális eloszlást alkalmazva, a korábbiakban leírtak szerint. A virágos hajtások jelenléte/hiánya volt a függő változó. A biotikus környezet, a kezelések jelenléte vagy hiánya voltak a fix faktorok, míg a mintavételi elrendezés a random faktor. A földfelszín feletti biomassza és a gyökér-hajtás arány által kapott válaszokat általános lineáris kevert modellek segítségével elemeztük, a változók logaritmálását követően. Ez utóbbi elemzést mindössze két faj esetében (*Plantago lanceolata*, *Prunella vulgaris*) végeztük el, mivel a *Lysimachia vulgaris* túlélő egyedeinek száma túl alacsony volt. A fajok, a biotikus

környezet, illetve a kezelések jelenléte vagy hiánya jelen esetben is a fix faktorok voltak, a mintavételi elrendezés pedig a random faktor. Az általánosított lineáris kevert modellek alkalmazása, melyek révén az egyedek túlélését, illetve a *P. lanceolata* reprodukciós sikerét vizsgáltuk az lme4 csomagban található *glmer* függvényvel történt (Bates és mtsai. 2013), R 3.02 statisztikai környezetben (R Development Core Team 2013). A logaritmált fitomassza, illetve gyökér-hajtás arány adatok esetében használt általános lineáris kevert modelleket a STATISTICA 10.0 statisztikai környezetben (StatSoft Inc., Tulsa, OK, USA) végeztük.

3. A kompetíciós környezet hatása a parlagfű csírázására

Vizsgálatunk során 20-20 darab parlagfű magot helyeztünk el az 1 literes virágfölddel töltött cserepeken 2011 áprilisában. Kompetíciós környezetet alakítottunk ki azért, hogy a parlagfű magok mellé további három faj (*Erigeron annuus*, *Daucus carota*, *Epilobium tetragonum*), illetve a parlagfű magjait szórtuk el három típusú denzitásban: (1) kontroll, 0 mag, (2) alacsony denzitás, 20 *Ambrosia/Daucus* mag, illetve 40 *Erigeron/Epilobium* mag, (3) magas denzitás, 40 *Ambrosia/Daucus* mag, illetve 80 *Erigeron/Epilobium* mag. Minden kísérleti felállás esetében 16 ismétlést alkalmaztunk. A magvakat a Kisbácshoz (Románia) tartozó parlagterületről gyűjtöttük 2010-2011 során, majd 10 hétig tartó sztratifikációnak vetettük alá őket 4 °C-on, 2011 februárban. A cserepek felénél a kompetítor fajok csírát a csírázás legelső jelénél eltávolítottuk (mag – mag kompetíció). A cserepek másik felénél a csíranövényeket nem távolítottuk el (mag – csíranövény kompetíció). A magvak csírázását kétnaponta ellenőriztük az aktív csírázási periódus egész időtartama alatt. A kísérletet az utolsó parlagfű mag csírázása után két héttel, 2011. június végén fejeztük be, a csíranövények földfeletti biomasszájának levágásával, szárításával és mérésével. A nem csírázó magvakat visszanyertük a talajból, majd az ép magvak életképességét tetrazolium-klorid vizes oldatával teszteltük. Egy második típusú kísérletben, melynek során felnőtt növényekből álló kompetíciós környezetet alakítottunk ki, ugyanolyan kísérleti körülményeket alkalmaztunk, mint az előzőekben leírtak. A 20 parlagfű

mag kiszórása előtt 1 (alacsony denzitás) vagy 3 (magas denzitás) *Ambrosia*, *Daucus*, *Epilobium* vagy *Erigeron* egyedeket ültettünk a cserepekbe. Minden denzitás és faj esetén 8 ismétlést állítottunk össze. A növényeket ugyanarról a területről gyűjtöttük. A csírázó parlagfüveket nem távolítottuk el, és mindenben hasonlóan jártunk el, mint a fentebb részletezett kísérlet esetén. Egy harmadik típusú csíráztatásos kísérletben azt teszteltük, hogy megfelelő, kompetíciómentes környezetben lévő magvak milyen arányban csírának, illetve milyen arányban maradnak dormánsak. 1 literes cserepek felszínére 20 parlagfű magot helyeztünk el. A különbség az volt, hogy a magvakat a legelső csírázási jel esetén eltávolítottuk, így biztosítva a lehető legkevesebb interakciót a magvak között. A kicsírázott magvak számát rögzítettük, a nem csírázott magvakat visszanyertük a talajból, és megvizsgáltuk életképességüket.

A parlagfű magok csírázását két változóval jellemeztük: (1) *csírázási arány*: a csírázó és a kiszórt magvak cserepenkénti aránya százalékban kifejezve, (2) *csírázás átlagos ideje* (napok). A csíranövények fejlettségét az átlagos biomasszával jellemeztük. Ezt a három változót függő változóként használtuk az általános lineáris modellek (LM) felépítése során, melyekben a három kezelési faktor (a kompetitorok identitása: 4 faj), azok életszakasza (mag, csíranövény, felnőtt) és a denzitás (magas, alacsony) függő változókra gyakorolt hatását teszteltük. Az összehasonlításokat egyfaktoros varianciaanalízisekkel (ANOVA) és páronkénti kontrasztok segítségével értékeltük ki. Az egyfaktoros ANOVA-kat külön számoltuk az alacsony és magas denzitású kísérleti felállások esetén, míg a másik két változó (faj és életfázis) kombinálásával egy összetett változót hoztunk létre, mely fix faktorként szerepelt a modellekben. Ugyanazon függő változókat használtuk, melyeket a korábbi elemzéseknél is. A kezelések hatását a talajban maradt dormáns magvakkal szemben általánosított lineáris modell segítségével (negatív binomiális eloszlás) elemeztük, majd a *gIht* függvényt használtuk a kezelési szintek közötti kontrasztok kiszámolására. A csíranövények fejlettségét szintén általános lineáris modellek felépítésével teszteltük a csírázás esetében használt eljáráshoz hasonlóan. Az adatok elemzését R statisztikai környezetben végeztük.

Eredmények

1. Spontán szukcessziós vizsgálatok homoki parlagokon

Megfigyeltük, hogy a parlagokon zajló vegetációfejlődés a referencia gyepek irányába vezetett. A középidős és idős parlagok fajkészlete hasonló összetételű volt és jól elkülönült a fiatal parlagok fajkészletétől. Eredményeink szerint a hemikryptophytonok borítása növekedett, míg a rövidéletű fajok borítása csökkent a szukcesszió során mindkét régióban. A klonális terjedési képességgel nem rendelkező fajok borítása csökkent mindkét régió esetében. A klonális terjedési képességgel rendelkező fajok borítása pedig növekedett a szukcessziós kor előrehaladásával. A rövidéletű inváziós fajok átlagos borítása csökkent a szukcesszió során, bár ez a csökkenés csak a meszes homoki régióban volt szignifikáns. Az évelő inváziós fajok közül csak egy faj (selyemkóró – *Asclepias syriaca*) volt jelen a mintaterületeken, melynek borítása a Kiskunságban szignifikánsan csökkent a parlagok korának növekedésével. A Nyírségben ezzel szemben szignifikánsan az idős parlagokon volt jelen a legnagyobb borításban.

Eredményeink szerint a célfajok átlagos borítása magasabb volt a két idősebb korcsoportba tartozó parlagok esetében, viszont ez csupán a meszes homoki régió esetében volt szignifikáns. A célfajok többsége betelepült már a fiatal, illetve középidős parlagokra. Számos referencia gyepekre jellemző célfaj azonban nem tudott megtelepedni még a középidős és idős meszes homoki parlagokon sem. A borítással súlyozott NB-értékek szignifikánsan csökkentek a szukcessziós korral a meszes homoki régióban, viszont a savanyú homoki régióban nem találtunk ehhez hasonló trendeket.

2. Biotikus interakciók hatása a növények túlélésére és fejlődésére

Eredményeink szerint a fajok túlélési sikere különbözött egymástól, a legnagyobb mortalitási arányt a *Lysimachia vulgaris* esetében tapasztaltuk. Az első időintervallumban az egyedek túlélése

nagyobb volt a környező vegetáció jelenlétében, mint a lékekben, mindhárom faj esetében. A második időintervallumban a műtrágyázás, illetve a biotikus környezet is fajspecifikus hatással volt az egyedek túlélésére. A *Lysimachia vulgaris* és a *Plantago lanceolata* sikeresebben túléltek a lékekben, viszont a *Prunella vulgaris* túlélése sikeresebb volt a vegetációban. Ebben a második időintervallumban a *Lysimachia vulgaris* túlélése jelentősen alacsonyabb volt a nem műtrágyázott foltokban, viszont a másik két faj esetében nem találtunk szignifikáns összefüggést a műtrágyázással kapcsolatban. Az egyetlen faj, amely eljutott a virágzás állapotába a *Plantago lanceolata* volt és szinte kizárólag a lékekben virágzott.

A földfelszín feletti biomassa nagyobb, míg a gyökér-hajtás arány kisebb volt a lékekben, mint a vegetációban, a *Plantago lanceolata* és *Prunella vulgaris* esetében is. A lékekben, illetve vegetációban mért földfelszín feletti biomassa és gyökér-hajtás arány értékei közötti különbségek nagyobbak voltak a *Plantago lanceolata* esetében, mint a *Prunella vulgaris* esetében. A műtrágyázás és a biotikus környezet interakciójának hatása szignifikáns volt a földfelszín feletti biomassa és a gyökér-hajtás arány esetében is. A földfelszín feletti biomassa alacsonyabb volt a vegetációba ültetett egyedek esetén a trágyázott foltokban, mint a nem trágyázott foltokban. A gyökér-hajtás arány esetében a korábban leírt eredményekkel ellentétes trendeket tapasztaltunk.

3. A kompetíciós környezet hatása a parlagfű csírázására

Azt tapasztaltuk, hogy a parlagfű magok zöme már az első évben csírázott megfelelő, kompetíciómentes környezetben, csupán egy nagyon kis százalékuk maradt dormáns állapotban. Ugyanakkor a magvak csírázási arányát szignifikánsan befolyásolta a szomszédos növények életfázisa, denzitása és az, hogy a kompetítor milyen fajba tartozott. Eredményeink rámutattak arra, hogy a magas denzitásban levő felnőtt kompetítorok hatása volt kiemelkedő a magok csírázási arányának csökkenésére. A csírázási arány csökkenése a magok dormáns állapotba való kerülését jelentette, amit a nem csírázott

magvak életképesség vizsgálatával bizonyítottunk. Ezzel szemben a legmagasabb csírázási arányt az intraspecifikus környezet esetében tapasztaltuk. Megfigyeléseink szerint a parlagfű magvak esetében a versenytársak jelenléte nem sietette a magvak csírázását egyetlen kísérleti felállásban sem. A felnőtt versenytársak közül az *Erigeron* és *Epilobium* fajok jelentősen késleltették a csírázási sebességet a kontrollhoz képest. Ugyanakkor azt találtuk, hogy csak a nagy denzitásban levő felnőtt kompetítorok hatottak negatívan a parlagfű magvak csírázási sebességére, késleltetvén azt 12 (*Epilobium*) vagy 7 nappal (*Erigeron*). A dormáns magvak aránya pedig azon kezelések esetében volt a legmagasabb, ahol a legkésőbb csíráztak a magvak.

Következtetések

1. Spontán szukcessziós vizsgálatok homoki parlagokon

Eredményeink szerint a referencia gyepek fajkészlete sikeresebben regenerálódott a meszes homoki régióban, mint a savanyú homoki régió esetében. Ez a jelenség valószínűleg inkább a savanyú homoki régió degradáltabb táji környezetének köszönhető, mintsem a különböző talajtípusoknak. Rámutattunk arra, hogy a középídős parlagok jobban hasonlítottak fajkészletük és borításértékeik tekintetében az idős parlagokra, mint a fiatal parlagokra mindkét régióban. Ez a jelenség összefüggésben áll a "lassuló szukcesszió" elméletével, amit a növekvő niche-kihasználás és a fajok átlagos élettartamának növekedése magyaráz (Lepš 1987). Korábbi vizsgálatok szerint a homoki gyepek regenerációja viszonylag gyors; már a szukcesszió első 10-20 évében számos homoki gyepekre jellemző célfaj megjelenhet a parlagokon (Csecserits és mtsai. 2011). Kimutattuk, hogy bár a homokpuszta gyepekre jellemző fajösszetétel viszonylag gyorsan kialakul a parlagszukcesszió során, a homokpuszta gyepek célfajaira jellemző tömegességi viszonyok nem alakulnak ki a regenerálódó parlagokon (az idős parlagokon sem). A referencia gyepek domináns fajainak (pl. *Festuca vaginata*) borítása alacsony volt mindvégig a parlagokon, de a tendenciák biztatóak voltak a meszes homoki régió

esetében. Bár a fajösszetételben bekövetkező változások ígéretesek voltak, a megfelelő tömegességi viszonyok kialakulása hosszabb időt, akár 40 évet is igénybe vehet (Molnár és Botta-Dukát 1998). A sikeres gyepregenerációt gátolhatja az őshonos (*Botriochloa ischaemum* és *Calamagrostis epigeios*), illetve idegenhonos kompetítor fajok (*Asclepias syriaca*) tömeges jelenléte, vagy a specialista célfajok lassú kolonizációs rátája (Molnár és Botta-Dukát 1998). A folyamat függ a környező vegetáció fajkészletétől, illetve lelassulhat, amennyiben propagulum-limitáltsággal is szembesülünk (Prach és Pyšek 2001). Eredményeink alapján elmondhatjuk, hogy a spontán szukcesszió számos esetben kulcsfontosságú lehet homokpusztagyeppek regenerációjában, és akkor a legígéretesebb, amikor a homokpusztagyeppek célfajai már a szukcesszió első éveiben betelepülnek a parlagokra.

2. Biotikus interakciók hatása a növények túlélésére és fejlődésére

Eredményeink rámutattak mind a facilitáció, illetve kompetíció jelenlétére produktív környezetben. A facilitáció a növények korai életszakaszaiban, túlélésben, illetve megtelepedésben játszott szerepét már régóta felismerték (Grubb 1977). Az egyedek környezetében jelen lévő vegetáció csökkenti a napsugárzás, hőmérséklet, illetve szél okozta szélsőségeket, így kedvezőbb körülményeket teremtve a csíranövények fejlődéséhez (Eckstein 2005). Eredményeink szerint a környező vegetáció pozitív hatása (facilitáció) erőteljes volt az egyedek korai egyedfejlődési stádiumaiban, majd csökkent idővel, illetve a későbbiekben felülkerekedett a növekedésért folytatott kompetíció. Erre az "ontogenetic shift" nevű jelenségre adott egyik magyarázat az lehet, hogy a kompetíció méretfüggő (Grubb 1977). A kompetíció erőteljesebb a magasabb egyedek között, mivel ők több tápanyagot és helyet használnak alacsonyabb társaikkal szemben (Grubb 1977). A fiatal egyedek pedig jóval érzékenyebbek lehetnek a stresszre, mint a felnőtt egyedek (Liancourt és mtsai. 2005), ezért a fiatal egyedek szűkebb niche-t tudnak használni, így erősebb lehet a környező vegetáció rájuk gyakorolt pozitív hatása a környezeti feltételek javításán keresztül (McIntire és Fajardo 2013). Rámutattunk arra is, hogy az

“ontogenetic shift” mértéke nagyobb a műtrágyázással kezelt területeken. Trágyázás hatására többnyire megnövekedik a gyepek magassága (Lepš 1999), ami a fényért való versengés felerősödését idézi elő (Grime 1973). A növények virágzási sikere nagyban függ az egyedek méretétől (Eckstein 2005), amely csökken az erősödő kompetícióval. Ezt a megfigyelést erősíti a tény, hogy virágzó egyedeket főképp a lékekben találtunk. A környező vegetációba ültetett egyedek műtrágyázás hatására történő földfelszín feletti biomasszájának csökkenése inkább a fényért való versengésre utal, mintsem a földfelszín alatti tápanyagokért folyó versengésre (Lepš 1999). A gyökér-hajtás arányt leginkább a földfelszín feletti biomasszában történő változások befolyásolták, hiszen a gyökereknek nem volt elég ideje a növekedésre a három hónapig tartó vizsgálat során.

3. A kompetíciós környezet hatása a parlagfű csírázására

Vizsgálatunk során rámutattunk, hogy a parlagfű magvak érzékelik környezetük állapotát, illetve a várható kompetíciós nyomást, és ennek megfelelő csírázási választ adnak, azaz plasztikus csírázási stratégiával rendelkeznek. A megfelelően megválasztott csírázási stratégia ugyanakkor biztosíthatja a faj hosszú távú perzisztenciáját és terjedését, valamint sikeres invázióját is. Megfigyeltük, hogy a nagy denzitású felnőtt versenytársak szomszédságában a magvak jelentős százaléka a kompetíció-kerülő stratégiát választotta, és másodlagos dormanciába esett. Korábbi vizsgálatok szerint a parlagfű magvak, amennyiben nem megfelelő a mikrokörnyezetük, illetve ha jelentős kompetícióra számíthatnak, többnyire másodlagos dormancia állapotába kerülnek (Baskin és Baskin 1998). Ez megmagyarázza azt is, hogy miért tűnik el nagyon hamar a parlagfű a felhagyott szántókon a szukcesszió kezdeti stádiumai után: valószínűleg az évelő növények előretörésével egyre árnyékoltabb lesz a talajfelszín, ahol ezek a magvak csírázhatnának. Mivel a parlagfű magvairól tudjuk, hogy többszörös másodlagos dormancia esetén sem veszítik el életképességüket, ez a stratégia segítheti a faj hosszú távú perzisztenciáját a populációban mutatkozó fluktuációk ellenére is. Ezzel szemben a parlagfű magvak a

kompetitív konfrontáció stratégiáját (Novoplansky 2009) alkalmazzák, illetve maximalizálják csírázási arányukat amennyiben kevésbé kompetitív mikrokörnyezetet érzékelnek (például üres talajfelszínnek esetében, vagy ha további magokkal és fiatal csíranövényekkel kell felvenniük a versenyt). Mivel a parlagfű csíranövényekről tudjuk, hogy sikeresen elnyomják a velük egykorú és hasonló méretű növények fejlődését, viszont rá ezek a szomszédok nem hatnak negatívan (Miller és Werner 1987), így megteheti, hogy a konfrontációs stratégiát választja, hiszen kompetíciós előnyt élvez a szomszéd egyedekkel szemben.

Köszönetnyilvánítás

Köszönöm szépen témavezetőmnek, Török Péternek, illetve Tóthmérész Bélának a munkám során nyújtott hozzáértő felügyeletét, a kutatási közösség és helyszín biztosítását, a konferenciákon és találkozókön való megjelenési lehetőségeket. Köszönettel tartozom kollégáimnak: Valkó Orsolyának, Kelemen Andrásnak, Deák Balázsának, Miglécz Tamásnak munkám során nyújtott nélkülözhetetlen segítségükért és támogatásukért. Köszönet illeti továbbá Balogh Nórát, Bartha Sándort, Besnyői Verát, Csecserits Anikót, Kelbert Bernadettet, Lorenzo Lazzaro-t, Rédei Tamást, Tóth Katalint.

Köszönöm szépen Ruprecht Eszter és Fenesi Annamária szakmai tanácsait, biztatását és családom, barátaim megértését, támogatását!

Köszönöm az Oktatási és Kulturális Minisztérium „Balassi-ösztöndíj”-ának a PhD képzésem során nyújtott anyagi támogatását. A dolgozat elkészülését segítették a TÁMOP 4.2.1./B-09/1/KONV-2010-0007, TÁMOP-4.2.2_B-10_1-2010-0024, TÁMOP 4.2.4.A/2-11-1-2012-0001 pályázatok. A Campus Hungary Program Ösztöndíjbizottságának pedig köszönöm, hogy lehetővé tette a South Bohemia egyetem Botanikai tanszékén, České Budějovice-ban, Csehországban megrendezésre került kvantitatív ökológiai képzésen való részvételt, 2013-2014 téli félév során. Köszönöm a csehországi egyetem Botanikai tanszékén oktató Jan Lepš, illetve Francesco De Bello, Yoann Le Bagousse-Pinguet, Lars Götzenberger szakmai segítségét, támogatását!

Introduction

The extension of grasslands is decreasing throughout Europe due to the intensified agricultural production (Pullin et al. 2009). The diversity of the remaining grassland fragments is also diminishing due to the nutrient input and the frequent use of fertilizers and pesticides (Öster et al. 2009). Meanwhile, several agricultural lands have been abandoned since the beginning of the 90's. Thus, technical restoration methods were increasingly involved in grassland restoration practice on former croplands, but studying spontaneous succession became also a focal issue in restoration ecology. Spontaneous succession offers a cost-effective and natural substitutive or accessory technique to the technical reclamation methods (Prach & Hobbs 2008). Fast and successful spontaneous grassland recovery can be expected in old-fields in case that (i) the extension of old-field is relatively small (Prach & Pyšek 2001); (ii) the propagule sources of the target species are present in the local seedbank (Hutchings & Booth 1996), and (iii) natural grasslands are in the surroundings of old-fields as sources for the immigration of other target species (Ruprecht 2005). The spontaneous grassland recovery is therefore successful if the perennial herbaceous species and other target species establish successfully on old-fields. However, from the nature conservation and restoration point of view it is important to survey whether the species pool and abundance levels correspond to the relations and values observed in the target grasslands.

As a first step of secondary grassland recovery we can expect the establishment and germination of short-lived species that require open, competition free and disturbed microsites (Pianka 1970). The germination of short-lived species is hampered later by closing of the vegetation that is composed mostly of perennial species, because perennial species favour reduced light conditions, absence of gaps and more productive environment. The perennial life-form is at the same time represented by strong competitors and species with longer lifespan. The coexistence of plant species is therefore shaped by the cumulative competitive interactions. Competition among plants has been proposed as the dominant interaction type occurring between

plants in productive habitats (Grime 1973). However, in plant communities subjected to high stress and/or disturbance, facilitation should be more frequent (Brooker & Callaghan 1998). Some recent outcomes suggest that facilitation may also be important in intermediate-constrained communities (Michalet et al. 2006, Malkinson & Tielborger 2010) and in productive habitats (Holmgren & Scheffer 2010).

Related to competition it is important to survey the different interaction levels of different life stages (seeds, seedlings and adult species) of specimens. A recent topic of a great interest in plant ecology is the sensitivity of seeds facing the surrounding vegetation. Besides that the germination of seeds is affected by many abiotic constraints (temperature, soil moisture, the quality and intensity of light, nutrient content; but see Baskin & Baskin 1998), the neighbouring plants can also have a remarkable effect on the germination. The density of vegetation, the stage of development and the identity of plants in the surroundings of seeds can have therefore a major impact on germination. The type of competition can affect also the development and growing of germinating specimens. For example, it has been shown that the interspecific competition can have a stronger effect on the germination span than the intraspecific competition (Tielbörger & Prasse 2009).

From a conservation point of view, European grasslands are an endangered ecosystem, and therefore studies investigating grassland degradation, biodiversity and vegetation dynamics have become of a great importance in the recent years (Tscharntke et al. 2011).

Aims of the study

Related to three main topics, we were seeking the answers for the questions below:

1. Spontaneous succession on old-fields

Using the method of *space for time substitution*, we aimed to answer the following questions: (i) How do the proportions of different

functional groups change during succession? (ii) Which target species establish successfully in the old-fields during the course of succession? (iii) How successful is spontaneous succession in the recovery of target grasslands? (iv) What is the influence of successional age and soil parameters on the cover and species number of functional species groups?

2. The role of facilitation and competition in the development of different seedlings

Establishing a transplant experiment in a wet meadow with the aim to assess the effects of surrounding vegetation on individual plants under varying environmental conditions (fertilisation, mowing, removal of dominant species) we aimed to answer the following questions: (i) Does the net effect of plant interactions differ under different productivity and disturbance levels? (ii) Does the net effect of interactions differ according to the ontogenetic stage of an individual and the performance measure used?

*3. The effect of competitive environment on the germination of *Ambrosia artemisiifolia* L.*

The germination of an annual species can be strongly affected by the composition and structure of the native vegetation. Surveying the germination behaviour of *Ambrosia artemisiifolia* we aimed to answer the following questions: (i) Can *A. artemisiifolia* seeds modify the time of their germination with the environment becoming more and more competitive? (ii) Is the germination fraction of seeds correlated with the severity of the competitive environment (plastic germination) or is it independent of it (bet-hedging germination)?

Material and methods

1. Spontaneous succession on old-fields

In the vegetation season 2012 we studied differently aged old-fields (young, middle-aged, old) in the calcareous sand region of

Kiskunság and the acidic sand region of Nyírség, Hungary. In each region, we selected open and closed sand grasslands as a baseline vegetation reference. In a 5×20 m sample site the percentage cover of vascular plants was recorded in five 2×2 m plots in both regions. For the baseline vegetation reference, we used the same sampling design as mentioned above. We collected soil samples from each old-field and reference grassland in early May.

We classified the detected species into: (i) life-form categories based on Raunkier's classification; (ii) target and non-target species based on their phytosociological affiliations (based on the classification of Borhidi 1995); species of the *Festuco-Brometea* class were considered as target species; (iii) six groups based on the potential terminal effectiveness of clonal spreading (Clo-Pla database; Klimešová & De Bello 2009; <http://clopla.butbn.cas.cz/>). The relative ecological indicator values of Ellenberg for nutrients adapted to Hungarian conditions (NB; Borhidi 1995) were calculated and weighted by the specific cover scores.

For the analysis of changes in the cover and species number of different functional species groups, we used univariate GLM and Tukey post-hoc test (Zar 1999), the fixed factor being the field-age and the random factor being the sampling design. Dependent variables were the cover of various life-forms, short-lived and perennial invasive species, target species and clonal groups, as well as the NB-values weighted by covers. We used TWINSpan cluster analysis and Ward's fusion algorithm for the classification of studied old-fields and grasslands. For comparison of the vegetation of old-fields and reference grasslands we used NMDS ordination based on Hellinger similarity considering the cover of species as main dataset (Legendre & Legendre 1998). The analyses were carried out using SPSS 17.0 (GLM; SPSS Inc. Released 2008.), CANOCO (CCA ordination; version 4.0, ter Braak and Šmilauer 2002), and R software (version 2.11.1, R Development Core Team 2010).

2. The role of facilitation and competition in the development of different seedlings

During a long-term experiment seeds of three species (*Lysimachia vulgaris*, *Prunella vulgaris*, and *Plantago lanceolata*) were germinated, and seedlings were transplanted to the experimental site (Ohrazení, Czech Republic) in April 2000. Four individuals from each of the three target species were transplanted in 2×2m plots; two of the target individuals were transplanted into the surrounding vegetation, and two into 15 cm diameter gaps. The experiment combined mowing, fertilization and removal of the dominant species (*Molinia caerulea*) in a full factorial design. Survival status (alive/dead) was recorded on May 25th, and finally on July 1st when all alive target individuals were harvested. Fertile shoots of *Plantago lanceolata* were also recorded, and above- and below-ground biomass of all individuals was subsequently determined.

The survival response of the individuals to the experimental factors was analyzed using generalized linear mixed effects models (GLMMs) adopting a binomial distribution (logit link function). Restricted maximum likelihood method (REML) was used to parameterise the models. The survival of the individuals was used as response variable. Target species (*Lysimachia vulgaris*, *Plantago lanceolata*, and *Prunella vulgaris*), surrounding vegetation (gap or vegetation), fertilization (unfertilized or fertilized), mowing (unmown or mown) and *Molinia caerulea* removal (unremoved or removed) were used as fixed factors, whereas plot effect was used as a random factor. The selection of significant terms was carried out by means of model comparisons using likelihood ratio test (LRT) starting from a null model and adding significant terms. The analysis of the flowering success of *P. lanceolata* was also studied using GLMMs adopting binomial distribution (logit link function). Presence/absence of fertile shoots was used as a response variable, surrounding vegetation, fertilization, mowing and *Molinia caerulea* removal were used as fixed factors, and plot effect was used as a random factor. The response of above-ground

biomass and root-shoot ratio was also analysed GLMMs, after log-transformation of the variables. Only two species out of the three transplanted species were used in this analysis, because the number of survived individuals of *Lysimachia vulgaris* was too low for the analysis. Species (*Plantago lanceolata* and *Prunella vulgaris*), surrounding vegetation, fertilization, mowing and *Molinia caerulea* removal were used as fixed factors similarly to the above mentioned analysis, and plot effect was used as a random factor. The GLMMs studying the survival of the species and the reproduction of *P. lanceolata* were carried out using the *glmer* function within the *lme4* package (Bates et al. 2013; R software; R Core Team 2013). The GLMMs on log-transformed biomass and root-shoot ratio were performed using STATISTICA 10.0 (StatSoft Inc., Tulsa, OK, USA).

3. The effect of competitive environment on the germination of *Ambrosia artemisiifolia*

We conducted a pot experiment in order to study the effect of a competitive environment on the germination of *A. artemisiifolia*. In April 2011 we evenly distributed twenty achenes (hereafter seeds) of *A. artemisiifolia* on the soil surface of each 1 L pots filled with commercial potting soil. We established a full factorial experiment to create various competitive environments for the germinating of the *A. artemisiifolia* seeds, distributing the seeds of three different species (*Erigeron annuus*, *Daucus carota*, and *Epilobium tetragonum*) or the *A. artemisiifolia* seeds next to the already 20 sown seeds of *A. artemisiifolia* in three different densities: (1) control, 0 seed; (2) low density, 20 *Ambrosia/Daucus* seed, or 40 *Erigeron/Epilobium* seed; (3) high density, 40 *Ambrosia/Daucus* seed, or 80 *Erigeron/Epilobium* seeds. Each of the experimental setups had 16 replicates. We collected the seeds from a recently abandoned old field in Baci, Romania in 2010-2011, and we put all seeds to be stratified at 4°C for 10 weeks from the beginning of February 2011. The life stages of the four competitor species were manipulated as follows: (i) in the half of the pots *A. artemisiifolia* seedlings were removed when showing the first sign of germination (seed-seed competition); (ii) in the

other half of the pots the germinated seeds were left to develop (seed-seedling competition). In each case, target seeds (*A. artemisiifolia*) were left in pots after germination and allowed to develop until the end of the experiment. Pots were monitored throughout the entire period of active emergence, and we concluded the study at the end of June 2011 (1 week after the last germination event). At the end of the experiment, we harvested, oven-dried, and measured the aboveground biomass *A. artemisiifolia*. All non-germinating seeds were recovered from the soil, and their dormancy and viability were tested by physical examination and by dissecting and soaking them in 1% tetrazolium chloride solution. To establish the competitive environment of adult plants we established a second experiment when one (low density) or three (high density) seedlings of *D. carota*, *E. tetragonum*, *E. annuus*, or *A. artemisiifolia* were transplanted into experimental pots. In case of each density and species we had 8 replicates. The transplanted plants were collected in the same old field in Baciu. The germinated *A. artemisiifolia* seeds were not removed, and we used the same methods as in the above-mentioned experimental setup. We also installed a third type of experiment with pots containing 20 *A. artemisiifolia* seeds, where those seeds presenting the first signs of being germinated were immediately removed (no competitive environment, used for quantifying the rate of germinated, dormant and dead seeds in optimum conditions).

The germination response of *A. artemisiifolia* seeds was described by two variables: (1) germination fraction, which was calculated by dividing the number of germinating seeds by the number of supplemented seeds in each pot; (2) the timing of germination (days). The performance of *A. artemisiifolia* seedlings was characterised by their mean biomass. These three above-mentioned variables were used as the dependent variables when building up the general linear models (LMs) to test the effects and the interactions of the explanatory variables (the competitor identity with four levels, the life-stages with three levels and the density with two levels). Comparisons were made by a set of one-way ANOVAs, using planned pairwise contrasts within them. In this set of ANOVAs, we used the same dependent variable as above for low- and high-density setups separately, while the factor was

a composite variable created by combining life stage and species identity of the neighbours. The effect of treatment factors and their interactions on the number of dormant seeds was tested with a generalised linear model (GLM) with negative binomial error distribution. The contrasts between levels were extracted using the `glht` function within the *multcomp* package. The performance of *A. artemisiifolia* was also tested by a LM built exactly in the same way as in the case of germination fraction. Analyses were carried out using R software (R Development Core Team, 2010).

Results

1. Spontaneous succession on old-fields

We found that vegetation development on old-fields led towards the reference grasslands. The species pools of middle-aged and late-succession old-fields were quite similar and were clearly separated from the young old-fields. We detected an increase in the cover of hemicryptophytes and a decrease in the cover of short-lived species with time in both studied regions. The cover of species without clonal spreading ability decreased with increasing field age regardless of the study region, while the cover of the other clonal spread groups generally increased with increasing field age. The mean cover of short-lived invasive group of species decreased with increasing field age with significant scores only in the Kiskunság sand region. We detected only one perennial invasive species, *Asclepias syriaca*, in both regions. The mean cover of this species decreased with increasing field age in the Kiskunság region, and increased with increasing field age in the Nyírség sand region. According to our results the mean cover of the target species was higher in the two older age groups of old-fields, but with significant scores only in the Kiskunság sand region. The majority of target species established already in young and middle-aged old-fields. However, several target species detected in reference grasslands were not able to establish in the old-fields. The weighted means of N-values were significantly affected both by the region and the field age; these

scores decreased with the age of the old-fields in the Kiskunság sand region, but in the Nyírség sand region no such trends were detected.

2. *The role of facilitation and competition in the development of different seedlings*

The sown species differed in their survival, with *Lysimachia vulgaris* showing highest mortality irrespective of the sampling period. In the first sampling period the survival was higher in vegetation than in a gap concordantly for all three species. During the second period fertilization and surrounding vegetation had an impact on species survival, with a species-specific effect. *Lysimachia vulgaris* and *Plantago lanceolata* survived slightly better in the gaps, but *Prunella vulgaris* survival was still higher in vegetation. During this second period, species survival was also differently affected by fertilization, with survival of *L. vulgaris* significantly lower in unfertilized plots, but no significant effect of fertilization on the survival rates of *P. lanceolata* and *P. vulgaris*. *Plantago lanceolata* was the only species that reached the flowering stage, and almost exclusively in gaps.

The above-ground biomass was higher, and the root-shoot ratio was lower in the gaps than in presence of surrounding vegetation for *P. lanceolata* and *P. vulgaris*. The differences in above-ground biomass and in root-shoot ratio values between plants in gaps and in vegetation were higher for *Plantago lanceolata* than for *Prunella vulgaris*. Significant interaction terms between fertilization and surrounding vegetation were detected both for above-ground biomass and root-shoot ratio. The above-ground biomass was lower for individuals transplanted into vegetation in fertilized plots than in unfertilized. In case of the root-shoot ratio scores the exact opposite results were detected.

3. *The effect of competitive environment on the germination of *Ambrosia artemisiifolia**

The majority of the viable seeds germinated in adequate conditions without competition in the first year, and only a small

fraction of the recovered seeds were dormant after the germination period. At the same time, we found that the germination fraction of seeds was highly dependent on the neighbours' life stage and density, as well on the identity of neighbouring species. We detected that the presence of particular plant species at the adult stage and mostly at high density delayed the emergence of *A. artemisiifolia*. The reduction of germination fraction was mainly caused by the induced secondary dormancy of seeds that we proved later by viability tests. In contrast, the highest germination fraction was observed in the case of the intraspecific environment. The presence of competitor species did not urge the germination of seeds in any of the experimental setups. Compared with the control, the neighbourhood of *E. tetragonum* and *E. annuus* significantly reduced the germination fraction of *A. artemisiifolia* seeds. At the same time we observed that only the adult competitors with high density reduced the germination time of *A. artemisiifolia* seeds, retarding it by 12 (*Epilobium*) or 7 days (*Erigeron*). Moreover, the proportion of dormant seeds was the highest in case of those treatments where seeds were germinating the latest.

Conclusions

1. Spontaneous succession on old-fields

The recovery of target grassland species pool was more successful in the calcareous sand region than in the acidic one. This phenomenon was probably not only caused by different soil types, but by the more degraded surrounding landscape in the acidic region. We showed that middle-aged and old old-fields were more similar to the reference grasslands regarding their floristic composition than young old-fields in both acidic- and calcareous sand regions. This phenomenon indicates that succession is slowing down, likely due to the increasing niche utilization and the increasing average life-span of species (see Lepš 1987). Although the floristic composition was established relatively quickly during the secondary succession, we detected that the cover of target species in old-fields (even in the old old-fields) remained

quite different from reference grasslands. The cover scores of dominant species of the reference grasslands (e.g. *Festuca vaginata*) remained low, but the trends were promising in the calcareous region. However, the recovery of species pool was promising; the recovery of characteristic species cover scores is a long-term process, longer than 40 years (Molnár és Botta-Dukát 1998). The successful recovery can be delayed by native (*Botriochloa ischaemum* and *Calamagrostis epigeios*) or adventive competitors (*Asclepias syriaca*) in several old-fields, or the slow colonization rate of the specialist species (Molnár és Botta-Dukát 1998). However, the success of grassland recovery can be strongly influenced by the surrounding species pool and slow if seed dispersal is limited (Prach & Pyšek 2001). Based on our results, we conclude that spontaneous succession can be a vital option in recovery of sand grassland vegetation in Central-Europe, and it is the most promising when the target species of grasslands immigrate at the very beginning of the succession in the first few years.

2. The role of facilitation and competition in the development of different seedlings

On the whole, our results suggest the occurrence of both facilitation and competition in a benign habitat. The role of facilitation in the early life-stages of plants (survival and establishment) is recognized for a long time (Grubb 1977), knowing that it is responsible for moderating the extremities of solar radiation, temperature and wind (Eckstein 2005). According to our results, a positive effect of the surrounding vegetation (i.e. facilitation) was intense in the early stages, and decreased over time, and finally competition for plant growth became dominant. One potential explanation for ontogenetic shifts is that competition is size-related (Grubb 1977). Competition is stronger between taller plants, because they need more resources and space for their growth compared to shorter ones (Grubb 1977). The relative stress experienced by young individuals can be relatively higher than the stress experienced by adult individuals (Liancourt et al. 2005). Hence, young individuals can usually use narrower niches than adult

individuals, allowing surrounding plants to expand their niches (McIntre & Fajardo 2013). We found an ontogenetic shift in plant interactions also in case of fertilization treatments. Fertilization can usually increase the canopy height of the wet meadow (Lepš 1999), and it can lead to increasing size-asymmetric competition for light (Grime 1973). The flowering success of plants is strongly dependent on the size of the individuals (Eckstein 2005), which decreases with the increasing competition. This is supported by the fact that we detected flowering individuals almost only in the gaps. The decrease in the aboveground biomass of target individuals in the presence of surrounding vegetation and under fertilized conditions suggests the occurrence of competition for light rather than belowground resources (Lepš 1999). The root-shoot ratio was mostly influenced by changes in above-ground biomass, likely because roots did not have enough time to expand during the three-month experiment.

3. *The effect of competitive environment on the germination of Ambrosia artemisiifolia*

Our results demonstrate the ability of *A. artemisiifolia* seeds to perceive the severity of their competitive environment, and to respond correspondingly to it by a plastic germination strategy. The adequately chosen germination strategy can also ensure the long-term persistence, spread and successful invasion of the species. We observed that *A. artemisiifolia* followed a competition avoidance strategy in the presence of established adult heterospecific neighbours by delaying germination and reducing the germination fraction through induction of secondary dormancy. According to previous studies, *A. artemisiifolia* seeds induct secondary dormancy when facing unfavourable environmental conditions and high competitive preponderance (Baskin és Baskin 1998). This can elucidate the fact that *A. artemisiifolia* can disappear quickly from old-fields after the early successional stages; soil surface would be possibly more shaded by perennial species, inhibiting therefore the germination of *A. artemisiifolia* seeds. Being aware of the fact that *A. artemisiifolia* does not lose its viability even after multiple

stages of secondary dormancy, this strategy can help in the long-term persistence of species despite the fluctuations in population. In contrast, in the presence of less competitive environment (in the presence of bare ground surface or other seeds or seedlings in a similar life-stage) *A. artemisiifolia* adopts the competitive confrontation strategy (Novoplansky, 2009). *Ambrosia artemisiifolia* is known to have a suppressive effect on the seedlings of other species in a similar life-stage and state of development, but the reverse situation not being available (Miller & Werner, 1987), it may choose the confrontation strategy having a competitive benefit against the neighbouring specimens.

Acknowledgements

I am grateful to my supervisor Péter Török and our professor Béla Tóthmérész for their expert supervising, for warranting the place and community of research and for supporting the appearance on several conferences and meetings. Many acknowledgements to my colleagues: Orsolya Valkó, András Kelemen, Balázs Deák and Tamás Miglécz for their essential help and support during my work. Thank you for your help: Nóra Balogh, Sándor Bartha, Vera Besnyői, Anikó Csecserits, Bernadett Kelbert, György Kröel-Dulay, Lorenzo Lazzaro, Tamás Rédei, Katalin Tóth.

I also render many thanks to Eszter Ruprecht and Annamária Fenesi for their professional advices, encouragement.

I am grateful to the Balassi Institute for the support of “PhD studies scholarship” program. My work was supported by TÁMOP 4.2.1./B-09/1/KONV-2010-0007, TÁMOP-4.2.2_B-10_1-2010-0024 and TÁMOP- 4.2.4.A/2-11-1-2012-0001 projects. I am grateful for the support of Campus Hungary Program that allowed the participation on the “Quantitative Ecology” module organized by the Department of Botany, University of South Bohemia in České Budějovice, Czech Republic during the winter semester 2013-2014. Last but not least I am very grateful for the professional assistance and support of Jan Lepš and the co-supervisors (Yoann Le Bagousse-Pinguet, Francesco De Bello, Lars Götzenberger) from the Czech institute.

Irodalom – References

- Baskin J.M. & Baskin C.C. 1998: Seeds: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. Academic Press, San Diego.
- Bates D., Maechler M., Bolker B. & Walker S. 2013: lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.0-5. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Borhidi A. 1995: Social behaviour types, the naturalness and relative ecological indicator values of the higher plants in the Hungarian Flora. *Acta Botanica Hungarica* 39 (1-2): 97–181.
- Brooker R. W. & Callaghan T. V. 1998: The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. – *Oikos* 81: 196–207.
- Csecserits A., Czúcz B., Halassy M., Kröel-Dulay G., Rédei T., Szabó R., Szitár K. & Török K. 2011: Regeneration of sandy old-fields in the forest steppe region of Hungary. *Plant Biosystems* 145: 715–729.
- Eckstein R. L. 2005: Differential effects of interspecific interactions and water availability on survival, growth and fecundity of three congeneric grassland herbs. *New Phytologist* 166: 525–536.
- Grime J. P. 1973: Competitive exclusion in herbaceous vegetation. – *Nature* 242: 344–347.
- Grubb P. J. 1977: The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. – *Biological Reviews* 52: 107–145.
- Holmgren M. & Scheffer M. 2010: Strong facilitation in mild environments: the stress gradient hypothesis revisited. *Journal of Ecology* 98: 1269–1275.
- Hutchings M.J. & Booth K.D. 1996: Studies on the Feasibility of Re-Creating Chalk Grassland Vegetation on Ex-Arable Land. I. The Potential Roles of the Seed Bank and the Seed Rain. *Journal of Applied Ecology* 33: 1171–1181.
- Klimešová J. & de Bello F. 2009: CLO-PLA: the database of clonal and bud bank traits of Central European flora. *Journal of Vegetation Science* 20: 511–516.

- Legendre P. & Legendre L. 1998: Numerical Ecology. Elsevier, Amsterdam, NE.
- Lepš J. 1987: Vegetation dynamics in early old field succession: a quantitative approach. *Vegetatio* 72: 95-102.
- Lepš J. 1999: Nutrient status, disturbance and competition: an experimental test of relationships in a wet meadow. *Journal of Vegetation Science* 10: 219-230.
- Liancourt P., Callaway M. & Michalet R. 2005: Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology* 86: 1611-1618.
- Malkinson D. & Tielbörger K. 2010: What does the stress-gradient hypothesis predict? Resolving the discrepancies. *Oikos* 119: 1546-1552.
- McIntire E.J.B. & Fajardo A. 2013: Facilitation as a ubiquitous driver of biodiversity. *New Phytologist* 201: 403-416.
- Michalet R., Brooker R. W., Cavieres L. A., Kikvidze Z., Lortie C. J., Pugnaire F. I., Valiente-Banuet A. & Callaway R. M. 2006: Do biotic interactions shape both sides of the humpedback model of species richness in plant communities? *Ecology Letters* 9: 767-773.
- Miller T.E. & Werner P.A. 1987: Competitive effects and responses between plant species in a first-year old-field community. *Ecology* 68:1201-1210.
- 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: 1-29.
- Novoplansky A. 2009: Picking battles wisely: plant behaviour under competition. *Plant, Cell and Environment* 32: 726-741.
- Öster M., Ask K., Cousins S.A.O. & Eriksson O. 2009: Dispersal and establishment limitation reduces the potential for successful restoration of semi-natural grassland communities on former arable fields. *Journal of Applied Ecology* 46: 1266-1274.
- Pianka E.R. 1970: On r- and k-selection. *American Naturalist* 104: 592-597.

- Prach K. & Pyšek P. 2001: Using spontaneous succession for restoration of human-disturbed habitats: Experience from Central Europe. *Ecological Engineering* 17: 55-62.
- Prach K. & Hobbs R.J. 2008: Spontaneous succession versus technical reclamation in the restoration of disturbed sites. *Restoration Ecology* 16: 363-366.
- Pullin A.S., Báldi A., Can O.E., Dieterich M., Kati V., Livoreil B., Lövei G., Mihók B., Nevin O., Selva N. & Sousa-Pinto I. 2009: Conservation focus on Europe: major conservation policy issues that need to be informed by conservation science. *Conservation Biology* 23: 818-824.
- R Development Core Team (2009, 2010, 2013). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Ruprecht E. 2005: Secondary succession in old-fields in the Transylvanian Lowland (Romania). *Preslia* 77: 145-157.
- Tielbörger K. & Prasse R. 2009: Do seeds sense each other? Testing for density-dependent germination in desert perennial plants. *Oikos* 118:792–800.
- Tscharntke T., Batáry P. & Dormann C.F. 2011: Set-aside management: How do succession, sowing patterns and landscape context affect biodiversity? *Agriculture, Ecosystems & Environment* 143: 37-44.
- Zar J.H. 1999: Biostatistical analysis. Prentice Hall, University of Michigan, Michigan, US.

Publikációk – Publications

Impakt faktoros közlemények - Articles with impact factor

- Albert, Á-J.**, Kelemen, A., Valkó, O., Miglécz, T., Csecserits, A., Rédei, T., Deák, B., Tóthmérész, B., Török, P. (2013): Trait-based analysis of spontaneous grassland recovery in sandy old-fields. *Applied Vegetation Science* doi: 10.1111/avsc.12068. [IF2012: 2.263]
- Fenesi, A., **Albert, Á-J.**, Ruprecht, E. (2013): Fine-tuned ability to predict future competitive environment in common ragweed seeds. *Weed Research* doi: 10.1111/wre.12048 [IF2012: 2.045]
- Kelemen, A., Lazzaro, L., Besnyői, V., **Albert, Á-J.**, Dobay, G., Konečná, M., Memelink, I., Götzenberger, L., de Bello, F., Le Bagousse-Pinguet, Y., Lepš, J. (2015). Intensity of ontogenetic shifts in plant interactions increases with productivity in a wet meadow. *Preslia* [IF2012: 2.778] (under revision)
- Volf, M., Redmond, C., **Albert, Á-J.**, Le Bagousse-Pinguet, Y., Biella, P., Götzenberger, Hrázský, Z., Janeček, Š, Klimešová, J., Lepš, J., Šebelíková, L. Vlasata, T., de Bello, F. (2015). Effects of long- and short-term management on functional structure of meadows due to species turnover or intraspecific trait variability. *Oecologia* [IF2012: 3.248] (under revision)

Hazai, lektorált lapokban megjelent közlemények - Articles without impact factor

- Albert Á-J.**, Tóthmérész B., Török P. (2013): Parlagokon zajló spontán gyepesedési folyamatok restaurációs ökológiai szempontú értékelése. *Botanikai Közlemények* 100 (1-2): 201–216.
- Török P., Miglécz T., Valkó O., Tóth K., Kelemen A., **Albert Á-J.**, Matus G., Molnár V. A., Ruprecht E., Papp L., Deák B., Horváth O., Takács A., Hüse B., Tóthmérész B. (2013): Seed weights support Social Behaviour Types – Analysis and new thousand-seed weight records of the Pannonian flora. *Acta Botanica Hungarica* 55 (3-4): 1-44.

Tóth, K., Babai, D., Kelemen, A., Deák, B., **Albert, Á.**, Valkó, O. (2015): *Sisyrinchium bermudiana* L. új előfordulási adata a Kárpát-medencében. *Kitaibelia* (in press).

Konferencia-kiadványok - Conference proceedings

Kelemen, A., Török, P., Valkó, O., **Albert, Á.-J.**, Tóthmérész, B. (2012): Spontaneous grassland recovery in extensively managed alfalfa fields. Extended abstract 8th European Conference on Ecological Restoration, České Budějovice, Czech Republic. SER Europe Knowledge Base (www.ser.org/europe)

Nemzetközi konferenciák - International conferences

Kelemen, A., Török, P., Valkó, O., Deák, B., Miglécz, T., Tóth, K., **Albert Á.-J.**, Tóthmérész B. (2014): Facilitation as a crucial biotic interaction in plant communities of alkali grasslands, a trait-based approach. 11th European Dry Grassland Meeting. Tula, 5-15th of June, 2014 (presentation)

Babai, D., Tóth, K., Valkó, O., Török, P., **Albert, Á.**, Kelemen, A., Deák, B., Miglécz, T., Molnár, Zs. (2014): Use of hayseeds on species-rich hay meadows in a Csángó community in Gyimes (Eastern Carpathians, Romania). 1st European Conference for the Implementation of the UNESCO-SCBD Joint Programme on Biological and Cultural Diversity – Linking Biological and Cultural Diversity in Europe. Florence, 8-11th of April, 2014 (presentation)

Deák B., Miglécz T., Valkó O., Kelemen A., Tóth K., **Albert Á.-J.**, Tóthmérész B., Török P. (2014): The role of litter in the suppression of weed seedling establishment in grassland restoration. 13th meeting on vegetation databases: Vegetation Databases and Ecological Restoration. Koblenz, 24-26th of February, 2014 (presentation)

Tóth, K., **Albert, Á.-J.**, Kelemen, A., Valkó, O., Miglécz, T., Csecserits, A., Rédei, T., Deák, B., Tóthmérész, B., Török, P. (2013): Spontaneous

grassland recovery in sandy old-fields of Kiskunság and Nyírség regions. VIII. Carpathian Basin Biological Symposium – I. Sustainable development in the Carpathian Basin international conference. Budapest, 21-23th of November, 2013 (presentation)

Albert, Á.-J., Kelemen, A., Valkó, O., Miglécz, T., Csecserits, A., Rédei, T., Deák, B., Tóthmérész, B., Török, P. (2013): Trait-based analysis of spontaneous grassland recovery in sandy old-fields. Open Landscapes – Ecology, Management and Nature conservation. Hildesheim, 29th of September-3th of October 2013 (poster)

Deák, B., Török, P., Kelemen, A., Valkó, O., Miglécz, T., **Albert, Á.-J.**, Tóth, K., Tóthmérész, B. (2013): Spontaneous regeneration of extensively managed lucerne fields - A promising example of grassland recovery of loess grasslands. 56th Annual Symposium of the International Association of Vegetation Science, Tartu 26-30th of June, 2013 (poster)

Albert, Á.-J., Kelemen, A., Valkó, O., Miglécz, T., Csecserits, A., Rédei, T., Deák, B., Tóthmérész, B., Török, P. (2013): Trait-based analysis of spontaneous grassland recovery in sandy oldfields. 10th European Dry Grassland Meeting *When theory meets practice: Conservation and restoration of grasslands*, Zamosc, 24-31th of May, 2013 (presentation)

Tóth, K., Török, P., Miglécz, T., Valkó, O., Kelemen, A., **Albert, Á.-J.**, Matus, G., Molnár, V. A., Ruprecht, E., Papp, L., Deák, B., Horváth, O., Takács, A., Hüse, B., Tóthmérész, B. (2013): A new seed weight database of the Pannonian flora. 10th European Dry Grassland Meeting, Zamosc, 24-31th of May, 2013 (poster)

Török, P., Miglécz, T., Valkó, O., Tóth, K., Kelemen, A., **Albert, Á.-J.**, Matus, G., Molnár, V. A., Ruprecht, E., Papp, L., Deák, B., Horváth, O., Takács, A., Hüse, B., Tóthmérész, B. (2013): Development of a new seed weight database of the Pannonian flora. Linking vegetation and plant trait databases. Leipzig, 4-6th of March, 2013 (poster)

Török P., Miglécz T., Valkó O., Tóth K., Kelemen A., **Albert Á.-J.**, Matus G.,

- Molnár V. A., Ruprecht E., Papp L., Deák B., Horváth O., Takács A., Hüse B., Tóthmérész B. (2013): Development of a new seed weight database of the Pannonian flora. Linking vegetation and plant trait databases. Leipzig, 4-6th of March, 2013 (poster)
- Valkó O., Török P., Kelemen A., Deák B., Miglécz T., **Albert Á-J.**, Tóth K., Tóthmérész B. (2013): Spontaneous regeneration of extensively managed lucerne fields – A promising example of grassland recovery. Grassland Management and Nature Conservation, Budapest, 25-26th of February, 2013 (presentation)
- Fenesi, A., **Albert, Á-J.** (2011): Factors influencing the establishment of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) in a newly invaded area - the germination phase. 11th International Conference on the Ecology and Management of Alien Plant Invasions (EMAPI), Szombathely 30th of August- 3th of September (poster)

Hazai konferenciák - Hungarian conferences

- Albert Á-J.**, Kelemen A., Valkó O., Miglécz T., Csecserits A., Rédei T., Deák B., Tóth K., Tóthmérész B., Török P. (2014): Spontán szukcesszió szerepe homoki gyepek növényzetének regenerálódásában. 15. Kolozsvári Biológus Napok, Cluj-Napoca 4-6th of April (presentation)
- Kelemen A., Török P., Valkó O., Deák B., Tóth K., **Albert Á-J.**, Miglécz T., Tóthmérész B. (2014): Növényfajok közötti interakciók szikes gyepekben. 15. Kolozsvári Biológus Napok, Cluj-Napoca 4-6th of April (presentation)
- Török P., Deák B., Miglécz T., Kelemen A., Tóth K., **Albert Á-J.**, Valkó O., Béres V., Borics G., Tóthmérész B., Török-Krasznai E. (2014): Biomassa és fajgazdagság kapcsolata: Általánosan jellemző-e az egycsúcsú görbe? 15. Kolozsvári Biológus Napok, Cluj-Napoca 4-6th of April (presentation)
- Török P., Deák B., Miglécz T., Kelemen A., Tóth K., **Albert Á-J.**, Valkó O. (2014): Szürkemarha legeltetés hatása: Élőhelytípus-függő változások nedvesség-gradiens mentén (The grazing impact of Grey cattle: Habitat type dependent changes along a moisture

- gradient). X. "Aktuális Flóra- és Vegetációkutatás a Kárpát-medencében" Konferencia. Sopron, 7-9th of March (presentation)
- Babai D., Valkó O., Török P., **Albert Á-J.**, Tóth K., Deák B., Kelemen A., Miglécz T., Tóthmérész B., Molnár Zs. (2014): A szénamurha (szénatörek) szórásának hatása irtásrétek fajgazdagságára Gyimesben (Keleti-Kárpátok, Románia). The impact of scattering of hayseed on the species-richness of cutting-meadows in „Gyimes” (Eastern-Carpathians, Romania). X. "Aktuális Flóra- és Vegetációkutatás a Kárpát-medencében" Konferencia. Sopron, 7-9th of March (presentation)
- Kelemen, A., Török, P., Valkó, O., Deák, B., Tóth, K., **Albert, Á-J.**, Lengyel, Sz., Tóthmérész, B. 2012: Szikes gyepek rekonstrukciója - esettanulmányok a Hortobágyi Nemzeti Parkból. XII. természetvédelmi szeminárium - Gyakorlati természetvédelmi beavatkozások tapasztalatai változó hazai környezetben. Túrkeve, 16-18th of November, 2012 (presentation)
- Albert Á-J.**, Fenesi A. (2011): A parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia* L.) megtelepedését befolyásoló tényezők. VII. Magyar Természetvédelmi Biológiai Konferencia, Debrecen, 3-6th of November, 2011 (poster)
- Albert Á-J.**, Fenesi A., Tyirla H. (2011): A parlagfű megtelepedését befolyásoló tényezők. 12. Kolozsvári Biológus Napok, Cluj-Napoca, 8-9th of April, 2011 (presentation)
- Albert Á-J.** (2008): Morfológiai bélyegek vizsgálata az *Orchis ustulata* kosboron, a korán-, illetve a későn virágzó populációk közti különbségek. 9. Kolozsvári Biológus Napok, Cluj-Napoca, 25-26th of April, 2008 (presentation)