

DOKTORI (PHD) ÉRTEKEZÉS

BALOGH DÁNIEL ÁKOS

GÖDÖLLŐ

2025



MAGYAR AGRÁR- ÉS ÉLETTUDOMÁNYI EGYETEM

Legeltetett száraz pannon alföldi gyepek vegetációja és a domináns *Festuca* fajok

BALOGH DÁNIEL ÁKOS
GÖDÖLLŐ
2025

A doktori iskola

megnevezése: Természettudományi Doktori Iskola

tudományága: Környezettudományok

vezetője: Dr. Michéli Erika egyetemi tanár, DSc, az MTA rendes tagja,
Egyetemi tanár, DSc, az MTA rendes tagja
MATE KTI

Témavezető(k): Dr. Penksza Károly
egyetemi tanár, DSc.
MATE NTTI Növénytan Tanszék
Dr. Szentés Szilárd
tudományos munkatár, PhD.
ATE, Állattenyésztési, Táplálkozástudományi és Laboratóriumi
Állattudományi Intézet

.....
Az iskolavezető jóváhagyása

.....
A témavezető(k) jóváhagyása

1. Tartalomjegyzék

2. Bevezetés	7
3. Célkitűzések	7
4. Szakirodalmi áttekintés	8
4.1. A legeltetésre vonatkozó irodalom	9
4.2. A <i>Festuca</i> fajokra vonatkozó irodalom	11
4.2.1. A <i>Festuca</i> nemzetség helyzete	11
4.2.2. Főbb <i>Festuca</i> fajcsoportok és taxonómiai sokféleségük a Kárpát-medencében	16
4.2.3. A morfológiai bélyegek cönológiai jelentősége	17
4.2.4. A <i>Festuca</i> fajok filogenetiaki vizsgálata	18
4.2.4.1. A DNS-alapú filogenetika a csenkeszek rendszerezésében	18
4.2.4.2. A <i>Festuca</i> fő evolúciós vonalai: A finom- és széleslevelű kládok	18
4.2.4.3. A <i>Festuca</i> - <i>Lolium</i> - <i>Vulpia</i> komplexum	19
4.2.4.4. Retikulált evolúció: A hibridizáció, poliploidia és genomméret-változás szerepe a fajképződésben	20
4.2.4.5. A modern rendszertan taxonómiai következményei és gyakorlati alkalmazásai	21
4.2.5. Genetikai alapfogalmak és technikák	22
4.2.5.1. DNS-alapú markerek alkalmazása	22
4.2.5.2. Csökkentett reprezentációjú könyvtár (RRL) módszerek	24
4.2.5.3. Citogenetikai és genomi vizsgálatok	25
4.2.5.4. A poliploidia és a hibridizáció szerepe	27
4.2.6. Genom szekvenálás és molekuláris marker alapú kutatások	30
4.2.6.1. Referencia genomok és szekvenálási projektek	30
4.2.6.2. Funkcionális génkutatás és molekuláris biológiai vizsgálatok	31
4.2.7. <i>Festuca</i> és mászásitfű fajok rokonsági viszonyai	33
4.2.7.1. Evolúciós kapcsolatok és filogenetikai viszonyok	33
4.2.7.2. <i>Lolium</i> × <i>Festuca</i> hibridek – <i>Festulolium</i>	35
4.2.8. Alkalmazott genetika	36
4.2.8.1. Aszály- és sótűrés nemesítése	36
4.2.8.2. A takarmányozási érték növelése	38
5. Anyag és módszer	40
5.1 Cönológia vizsgálatok	40
5.1.1. Mintaterületek	40
5.1.1.1. Hortobágy	40
5.1.1.2. Duna-Tisza Köze (Kunpeszér)	41

5.1.3. <i>A vizsgálat során használt ökológia mutatók</i>	44
5.1.3.1 Természetvédelmi érték kategóriák	44
5.1.3.2 Relatív ökológiai mutatók	46
5.1.3.3 Pignatti-féle életforma-kategóriák	47
5.1.3.4. Produkció és takarmányérték becslés	47
5.1.3.5. Statisztikai vizsgálatok módszerei	48
5.2 Genetikai vizsgálatok	49
5.2.1. <i>Ploid vizsgálatok</i>	49
5.2.2. <i>Filogenetikai vizsgálatok</i>	50
5.2.2.1. DNS-izolálás, -amplifikálás és -szekvenálás	50
5.2.2.2. Szekvenca-illesztés és adatmátrix-előkészítés	50
5.2.2.3. Filogenetikai elemzések	51
6. Eredmények és értékelésük	53
6.1. A legelők vegetációja	53
6.1.1. Hortobágy	53
6.1.1.1. Homogenitás, kvadrátonkénti és területenkénti fajszámok alakulása	53
6.1.1.2. A fajok természetvédelmi érték kategóriák (TVK) szerinti megoszlása a vizsgált vegetáció típusokban	55
6.1.1.3. A terméshozam és a takarmányminőség alakulása	59
6.1.1.4. A vizsgált vegetáció típusok diverzitás vizsgálati eredményei	60
6.1.2. Duna-Tisza (Kunpeszér)	64
6.1.2.1. Kvadrátonkénti és területenkénti fajszámok alakulása	64
6.1.2.2. A fajok természetvédelmi érték kategóriák (TVK) szerinti megoszlása a vizsgált vegetáció típusokban	64
6.2.2.3. A terméshozam és a takarmányminőség alakulása	66
6.1.2.4. <i>A vizsgált vegetáció típusok diverzitás vizsgálati eredményei</i>	67
6.2. Festuca vizsgálatok	68
6.2.1. A Festuca ovina és Festuca valesiaca alakkörök kiválasztott taxonjainak morfológiai, genetikai és cönológiai adatok alapján történő kritikai elemzése	68
6.2.1.1. Festuca vaginata Waldst. & Kit. ex Willd. – Magyar csenkesz	68
6.2.1.2. Festuca pseudovaginata Penksza – Tecei csenkesz	72
6.2.1.3. Festuca tomanii Korneck & T.Gregor	75
6.2.1.4. Festuca rupicola Heuff. – Pusztai csenkesz	78
6.2.1.5. Festuca javorkae Májovský – Jávorka-csenkesz	81
6.2.1.6. Festuca wagneri Degen, Thaisz & Flatt – Rákosi csenkesz	83
6.2.1.7. Festuca brevipila Tracey	85
6.2.2. <i>Ploid vizsgálatok eredményei</i>	89

6.2.3. Filogenetikai eredmények	91
7. Összefoglalás	93
8. Summary majd lefordítani és ide beszúrni	95
9. Új tudományos eredmények	98
10. Felhasznált irodalom	100
11. Mellékletek	120

2. Bevezetés

A füves területek a világ szárazföldi élőhely típusainak 30%-át teszik ki (White et al., 2000; Gibson, 2009; Lyons et al. 2023; Bajnok et al., 2024). Az egyik legkiterjedtebb és legváltozatosabb ökoszisztémát képviselik a világon. Sokféle ökoszisztéma-szolgáltatást nyújtanak, mint például a víz és szén-dioxid-tárolás, erózióvédelem az éghajlatváltozás mérséklése és döntő szerepet játszanak a mezőgazdaságban (Bengtsson et al. 2019; Csontos et al. 2022).

A jelen kutatás is gyepek azon belül is legelők, vizsgálatán alapul, melynek során különböző *Festuca* taxonok dominálta vegetáció típusok alakultak ki. A legelő állatok is eltérők voltak, a magyar szürke szarvasmarha és juhok által legelt legelő növényzetét vizsgáltuk. A legelő vegetációjánál a domináns pázsitfű, jelen esetben a *Festuca* nemzetség fajait, taxonjait vizsgáltok behatóbban, ez vált a kutatás meghatározó részévé.

A világ füves területein is az egyik legelterjedtebb és több esetben domináns, kozmopolita nemzetsége a *Festuca* (*Loliinae*, *Poaceae*). Taxonómiai besorolásuk sokáig kizárólag morfológiai bélyegek alapján történt, ám ezek nagyfokú plaszticitása miatt gyakran nem nyújtottak teljesen megbízható információt a fajok tényleges számáról és pontos elterjedésükről (Soreng et al., 2017).

Sok *Festuca* nemzetségbe tartozó faj uralkodó a tápanyagszegény vagy extrém környezeti viszonyok között fennmaradó gyeptársulásokban. Ily módon a csenkeszek gyakran meghatározzák e közösségek szerkezetét, és élőhelyet biztosítanak számos védett állatfaj számára (pl. túzok (*Otis tarda*), európai szalakóta (*Coracias garrulus*), homoki gyík (*Podarcis tauricus*), ürge gyík (*Lacerta agilis*), közönséges ürge (*Spermophilus citellus*) (Vinczeffy, 2004; Tasi et al., 2013; Halász et al., 2018; Bede-Fazekas et al., 2020).

3. Célkitűzések

A kutatás célkitűzései két fő részre oszthatók.

I. A legelő vegetációjára vonatkozó célkitűzések, kérdések:

I.1. Egyrészt, olyan szálas levelű *Festuca* fajok által dominált tipikus pannon vegetációegységek vizsgálata, amelyeken hosszú idő óta, akár több száz éve legeltetés folyik.

I. 2. A legelő állatok megváltoztatják-e a száraz pannon gyeptípusok fajösszetételét?

I.2. Mely *Festuca* fajok lesznek dominánsak az eltérő vegetáció típusokban?

I.3. Változik-e a vegetáció és a domináns *Festuca* faj arányára, a faj éven belüli dinamikájára?

I.4. A különböző legelőterhelések milyen hatást gyakorolnak a gyepfajösszetételére? Különösen fontos annak a meghatározása, hogy mekkora legelőterhelés az, ami a vegetáció összetétele alapján és gyepgazdálkodási szempontból a legalkalmasabb.

II: A domináns *Festuca* fajok vizsgálata.

II.1. A mintaterületeken karakter faj vagy domináns *Festuca* taxonok teljeskörű irodalmi áttekintése, kritikai elemzése és az előforduló taxonok összehasonlítása.

II.2. Az előforduló *Festuca* fajok morfológiai és ploid és molekuláris genetikai vizsgálata.

4. Szakirodalmi áttekintés

A terepi vizsgálatok két kiemelt mintaterülete a Hortobágyon és Bugacon volt.

A Hortobágy, Magyarország első Nemzeti Parkja, ahol a legeltetésnek évszázados hagyománya van. Az UNESCO Világörökség Bizottsága 1999-ben felvette a Világörökségi Listára. Ennek oka, hogy a Hortobágy egy olyan, a pásztorközösségek által művelt kultúrtáj, mely az ember és a természet kétezer éves, hagyományos és kíméletes földhasználaton alapuló, harmonikus együttműködésének kiemelkedő példája. Európa legnagyobb összefüggő, természetes füves pusztája, mely nem az erdők kiirtása eredményeként jött létre, hanem a pásztorkodás révén, és képes volt megőrizni biológiai sokféleségét (http1). Ez a tájhasználat, még ha kisebb mértékben is, de napjainkban is folyik a hortobágyi szikes gyepeken különböző állatfajokkal és fajtákkal. A Hortobágy, mint Közép-Európa egyik legnagyobb máig fennmaradt sztyeppi térsége, melynek értékét az is növeli, hogy a szikes területek eurázsiai előfordulása korlátozott (Boros és Kolpakova, 2018) Növényzete a magyar botanika kezdetétől fogva a tudományos érdeklődés kiemelt tárgyát képezi. A korai főleg feltáró és leíró jellegű munkák közül kiemelendő Kitaibel Pál, aki útjai során dokumentálta a Hortobágy növényzetét is (Kitaibel, 1817 in Gombocz, 1945). A Hortobágy növénytársulásainak első átfogó feldolgozása Soó Rezső nevéhez fűződik (Soó, 1933). A szikes talajok és növényzetük kapcsolatáról Bodrogközi (1980) ad átfogó képet.

A Duna-Tisza közén található homoki vegetáció részletes kutatását Zsolt (1943) az elsők között végezte. Körültekintően beszámol a terület vegetációtípusairól, e vegetáció egységek cönológia felvételeit is közli, és bemutatja a vegetációtérképet is. Adatait a későbbi munkák

mind felhasználják, Zólyomi (1958) nagyszabású munkájában, a *Festucetum vaginatae* danubiale társulás összesített táblázatának fontos forrásként hivatkozik rá. A Duna-Tisza köze átfogó vegetáció leírását, a korábbi irodalmi és a gyűjtések eredményeképpen a Természettudományi Múzeum Növénytárában megtalálható adatokat felhasználva Szujkóné Lacza Júlia állította össze. Borhidi (2003) az alföldi társulások új vagy régebbi megerősített összefüggését közli. A Duna-Tisza köze homokterületein a talaj és vegetáció közötti kapcsolatot Szodfridt (1974/a, 1974/b) értékelte. Szodfridt (1969) Bugac környéki borókás-nyarasok botanikai vizsgálatát is elvégezte. Járó (1974) a Duna-Tisza közti homokhát termőhely típusait foglalta össze, melyben a talajnak nagy jelentőséget nyilvánított. A Duna-Tisza közti termőhely típusok és vegetáció közötti kapcsolatra Szodfridt (1974/a) világított rá.

4.1. A legeltetésre vonatkozó irodalom

A legeltetésnek jelentős hatása van a gyepek ökoszisztémáinak szerkezetére, összetételére és működésére (Gordon et al., 2023; Bahar és Tavşanoğlu, 2024; Bai et al., 2022; Hou et al., 2023, Mipam et al., 2019). Ez a hatás az eltérő környezeti tényezők függvényében változhat, mivel első sorban a vízellátottság jelentős különbségeket okozhat. A nedves gyepeken a legeltetés jelentősen csökkentheti a növénytakarót és a biomasszát, egyszerűsítheti a közösség szerkezetét, és a szárazságtűrőbb fajok felé történő fajváltáshoz vezethet (Guo és Qin, 2022; Bahar és Tavşanoğlu, 2024; Bai et al., 2022; Hou et al., 2023). Száraz gyepeken túl nagy legelőterhelés mellett a legeltetés biomassza- és diverzitásvesztéshez vezethet (Gordon et al., 2023; Bahar & Tavşanoğlu, 2024; Bai et al., 2022; Mipam et al., 2019). Ezzel szemben optimális legelőterhelés mellett a legeltetés növelheti a növényzet biomasszájának, szerkezetének és összetételének térbeli és időbeli heterogenitását (Insúa et al., 2019; Döpper et al., 2022; Serrano et al., 2019). Ezt a heterogenitást olyan tényezők is alakítják, mint a táj jellemzői, a talaj tulajdonságai és a korábbi legeltetési minták (Tonn et al., 2019; Zhou et al., 2008). A legelő állatok szelektív legelési viselkedést mutatnak, előnyben részesítve bizonyos növényfajokat és azoknak bizonyos részeit, ami hozzájárul a legelési nyomás foltszerű eloszlásához (Collins és Smith, 2006; Hartnett et al., 1996). A mérsékelt (közepes) legelési nyomás esetén – amely megfelel a magyar szürke szarvasmarha optimális feltételek melletti tartásának – általában növekszik a fajgazdagság és csökken a domináns fajok túlzott dominanciája (Baur et al., 2007; Alados et al., 2019; Török et al. 2014, 2018), valamint elősegíti a funkciós fajcsoportok keveredését, ami fokozhatja az ökoszisztéma általános ellenálló

képességét (Li et al., 2023). Az enyhe legeltetés növelheti a gyepek talaj alatti biomasszáját és diverzitását azáltal, hogy csökkenti a növények kompetitív kizárását és növeli a növényi biomasszát ezáltal az segítve az élőhely regenerációját egyes területeken (Bakker et al., 2006; Lopez-Marsico et al., 2015; Zhang et al., 2022).

A mérsékelt legeltetéssel szemben a legelőterhelés túlzott növelése azonban egyenletesebb takarmányfelhasználáshoz és a térbeli heterogenitás csökkenéséhez vezethet (Bloor et al., 2020; Remington et al., 1992), emellett a gyepek gyepgazdálkodási szempontból fontos fajok visszaszorulnak. A biomassza csökkenése és a kifejezetten szárazságtűrő, alacsonyabb táplálkozási értékű fajok túlsúlyba kerülése összességében a degradáció felé mozdítja a gyepvegetációt (Fernández et al., 2016; Hao és He, 2019, Deng et al., 2013; Reichert et al., 2021). Az erős legeltetési nyomás következtében a növényi diverzitás lecsökken azáltal, hogy a legelő állat bizonyos fajokat előnyben részesít másokkal szemben, ami szintén az ökoszisztéma potenciális degradációjához vezet (Yu és Li, 2023; Wu et al., 2008). A fentiek mellett további következmény lehet a csupasz talajfelszín kiterjedésének és az eróziós károk növekedése, ami fokozza az elsivatagosodással és a talajtömörődéssel szembeni sebezhetőséget (Yu és Li, 2023), súlyosbíthatja a talajerőforrás stresszt, ami negatívan hat a gyepek növényi biomasszájára és diverzitására (Zhou et al., 2017; Sun et al., 2018; Liang et al., 2021; Zhang et al., 2022; Liang et al., 2021; Sun et al., 2018; Zhang et al., 2022, 2023; Zhou et al., 2017). A taposásból eredő talaj sűrűsödés, tömörödés csak 10-20 cm közötti mélységekben csökken. A mikro- és mezopórusok arányának változása növelheti a talaj vízvisszatartó képességét, ugyanakkor korlátozhatja a gyökérnövekedést és rontja a talaj levegőzöttségét, ami hosszabb távon a gyepek szerkezeti stabilitását és termőképességét is befolyásolja (Fernández et al., 2016).

A szelektív legelés során a magyar szürke szarvasmarha előnyben részesíti a magasabb táplálkozási értékű, növényfajok táplálóból szerveit, elsősorban a pázsitfű fajok leveleit, ami csökkenti a versengő, domináns évelő pázsitfűvek relatív arányát, és teret enged az egyéb kétszikű fajoknak, ami fajgazdagabb élőhelyet eredményez (Liu et al., 2015). Alacsony legeltetési intenzitás mellett a növényzet nem legelhető ki teljesen, míg magas intenzitás mellett az állatok inkább egyenletesebben legelnek (Wan et al., 2015). A legeltetés esetén a mozaikos térszerkezet – a folyamatosan legeltetett foltok és a regenerálódó részek váltakozása – heterogén élőhelyeket hoz létre, amelyek különböző mikroklímátikus és talajviszonyokat kínálnak, s ezáltal növelik a gyepek térbeli és fajösszetételi változatosságát (Bakker et al., 2006; Liu et al., 2015).

A juhok különösen válogatva, a növényeket mélyen harapják le. Ennek a legelési típusnak természetvédelmi szempontból nagy előnye, hogy hatására mozaikos növényzet alakul ki. Mucsi (1993) szerint a juhok normális termelésének a jó legelő és a folyamatos legelés az alapja. Jávor (1993, 1994) és Jávor és Kukovics (1996) alátámasztják a juhok legelőn tartásának pótolhatatlanságát. Az Csizi (2003) alföldi gyepék juheltartó képességét vizsgálta a hasznosítási mód tükrében. Vegyes gyephasznosítási módnál szignifikánsan nagyobbak találta az egységnyi terület termésének, szárazanyag alapján számolt juheltartó képességét. A juhlegelőkre vonatkozó részletes elemzések láttak napvilágok (Varga és Csizi, 2020, 2023a, 2023b, 2023, 2024a, 2024b). A juhok 30% körüli mennyiségben fogyasztanak feltételes gyomokat (Tasi et al. 2004, 2014; Tasi, 2011, 2020). A nyílt homoki gyepben az alacsony hozam következtében csak juhlegeltetés valósítható meg. Ezzel párosulva a Kárpát-medence központi területén a ritka pannon homoki puszták fenntartásában is nagy a jelentőségük. Segítik ezzel a természetvédelmi célú kezeléseket, legtöbb esetben közvetlenül az állományok domináns fajainak mintázatára hatnak.

A legeltetés módja is rendkívül fontos. Nagy eltérés adódhat a pásztoroló (szabad- és lábalóli legeltetés) és a különböző szakaszolási technikákkal legeltetett gyepék között. Utóbbiakra általában magasabb egyenletesség, de valamivel alacsonyabb fajgazdagság jellemző a pásztoroló legeltetéshez képest. Ez valószínűleg az egyenletesebb biomassza eltávolításnak és a talajbolygatásnak köszönhető, amelyek így csökkentik a gyakori fajok dominanciáját (Török et al., 2016). A szabad legeltetés a száraz gyepék ökoszisztémáiban a legeltetési nyomás egyenetlen térbeli eloszlásához vezethet. Az állatok általában bizonyos területeket részesítenek előnyben, ami egyes foltok túlzott, mások pedig alulhasznosításához vezet. Ez a növényzet, a biomassza és a fajok összetételének heterogén eloszlásához vezethet a tájban (Bailey et al., 2006; Walker et al., 1989; Stephenson et al., 2016; Bailey et al., 2006; Stevens et al., 2021).

4.2. A *Festuca* fajokra vonatkozó irodalom

*4.2.1. A *Festuca* nemzetség helyzete*

Festuca nemzetség a pázsitfűfélék (*Poaceae*) családjának egyik legfajgazdagabb és gazdaságilag legjelentősebb csoportja. A nemzetség kozmopolita elterjedésű, fajai az Antarktisz

kivételével minden kontinensen megtalálhatók, elsősorban a mérsékelt és hideg éghajlati övekben. A csenkeszfajok kulcsszerepet töltenek be a természetes gyeptársulások, legelők és kaszálók ökológiai rendszerében, emellett világszerte nélkülözhetetlen takarmány- és gyepalkotó növények.

A *Festuca* nemzetség gazdasági jelenősége is nagy. Magában foglal fontos takarmányfűveket (pl. *F. pratensis*, *F. arundinacea*), amelyek legeltetésre és/vagy széna termesztésre alkalmaznak (Barnes et al., 2003). Olyan fajok is vannak közöttük, amelyeket a gyepgazdálkodásban legelők és kaszálók létesítésére, a kertészetben pedig dísz- és sport gyepként is használják fajaikat (pl. *F. rubra* alfajai és változatai) (Barnes et al., 2003). Ezért a nemzetség rendszertani viszonyainak pontos tisztázása alapvető fontosságú a fajmegőrzési stratégiák kidolgozásához, a növénynevelési programok sikerességéhez, valamint a gyeptársulások ökológiai folyamatainak megértéséhez (Catalán et al., 2004).

A *Festuca* nemzetség fajainak elkülönítése mindezek ellenére gyakran nem egyszerű feladat, mivel a taxonok között nagymértékű a variabilitás. Kezdetben ezen fajok meghatározásához, inkább a morfológiai tulajdonságokat vették alapul (Šmarda et al., 2008; Saint Yves, 1928; Hand et al., 2010). A legfontosabb diagnosztikai jelek közé tartozott a levél szélessége, amely alapján a nemzetséget alapvetően két nagy csoportra, a finom- és a széleslevelű csenkeszekre osztották (Catalán et al., 2004). További meghatározó bélyegek voltak a növekedési forma (tömött tövű, bokros vs. tarackokkal terjedő), a virágzat (buga) szerkezete és felépítése, valamint a toklász végén található szálka hossza és jellege.

A taxonómiai besorolásban kiemelt szerepet kapott a levélkeresztmetszet anatómiai vizsgálata is, különösen a mechanikai szilárdítást biztosító szklerenchima-szövet elrendeződése. Ennek mintázata – amely lehet a levéllemez alatt húzódó folytonos gyűrű vagy elkülönült kötegek sorozata – korábban kiemelten fontos faji szintű megkülönböztető bélyegnek számított (Penksza, 2009).

A kizárólag morfológiai alapokra épülő rendszerezés azonban számos nehézségbe ütközött, ami a nemzetséget taxonómiai szempontból a pázsitfűvek egyik legproblematikusabb csoportjává tette (Galli et al., 2006). A legfőbb kihívást a fajok jelentős fenotípusos plaszticitása jelenti. Ez a jelenség azt takarja, hogy ugyanazon faj genetikailag azonos vagy hasonló egyedei eltérő környezeti feltételek – például talajnedvesség, tápanyag-ellátottság vagy fényviszonyok – hatására jelentősen eltérő megjelenést (fenotípust) mutathatnak (Šmarda et al., 2008). Egy száraz, tápanyagszegény gyepben élő csenkesz például alacsony méretű, vékony szálú és csak kevés, gyér virágzatot alakít ki. Ezzel szemben egy üde, tápanyagdús kaszálórégi populáció

tagjai magas, erőteljes, dús bugájú példányokká fejlődhetnek, miközben ugyanahhoz a fajhoz tartoznak. Ez a plaszticitás, bár evolúciós szempontból sikeres adaptációs stratégiának tekinthető, amely lehetővé teszi a nemzetség széles körű ökológiai toleranciáját és kozmopolita elterjedését (Catalán et al., 2004), a taxonómusok számára komoly nehézségeket és bizonytalanságokat okoz.

A másik jelentős probléma, hogy a morfológiai bélyegek (pl. levélszín, szálka hossza, a pelyvák mérete) gyakran folytonos átmenetet mutatnak a különböző *Festuca* fajok és csoportok között, illetve ezen bélyegek sok esetben jelentős mértékben átfedhetnek. Ez a jelenség megnehezíti a közeli rokon taxonok egyértelmű morfológiai szempontú elhatárolását és gyakran vezetett téves fajmeghatározásokhoz vagy ellentmondásos, nem egyértelmű rendszertani besorolásokhoz (Torrecilla et al., 2003). Az említett morfológiai korlátok és a mögöttük rejlő összetett evolúciós folyamatok (pl. hibridizáció) felismerésével egyre nőtt az igény a környezeti hatásoktól független, a genetikai rokonságon alapuló molekuláris módszerek bevezetésére és használatára.

Ennek hatására napjainkban a genetika és szövettani vizsgálatok jelentősége és szerepe a *Festuca* és más taxonok kutatásában ugrásszerűen megnőtt, és jelentős, olykor meglepő eredményeket mutatnak (Simon, 1992, 2000; Loureiro et al., 2007; Penksza, 2009; Ma et al., 2021). Kiderült, hogy a fajok közötti hasonlóságokat, vagy különbségeket a genetikai távolságok, a genomiális eltérések mutatják meg a legjobban (Šmarda et al., 2008; Šmarda et al., 2007). DNS-alapú vizsgálatokkal és filogenetikai elemzésekkel mára már pontosabban megtudjuk határozni az említett nemzetség taxonjait, elterjedésüket és evolúciós hátterüket (Catalán et al., 2004; Inda et al., 2008; Minaya et al., 2017; Cheng et al., 2016). A világon ma kb. 681 *Festuca* nemzetségbe tartozó fajt írtak le (Catalán, 2006; Šmarda 2008, Šmarda és mtsai. 2008, WFO, 2023, Pallanza et al., 2025), habár ez az újabb genetikai vizsgálatoknak köszönhetően változhat. Plasztid vizsgálatok alapján pedig ezen altörzsön belül két fő klád különíthető el, amelyeket széleslevelű és finomlevelű *Loliinae*-kat, valamint egy kisebb kládot köztes *Loliinae*-nek neveztek el. (Catalán és mtsai. 2004, 2007, Inda és mtsai. 2008. Minaya és mtsai., 2017, Moreno-Aguilar és mtsai. 2020, 2022). A két fő klád a miocénben (13-15 millió évvel ezelőtt) vált ketté, és mindkettő nagymértékben diverzifikálódott a Földközi-tenger medencéjében és a Délnyugat-Ázsiában (Šmarda et al., 2008; Torrecilla et al., 2003; Qiu et al., 2019). Azokon az élőhelyeken, melyeken más növényfajok számára már túl szélsőségesek a körülmények a *Festuca* nemzetség taxonjai a vegetáció meghatározó elemei (Braun et al., 2020; Borhidi et al., 2012; Szentes et al., 2022). A pannon vegetációnak például fontos gyepalkotói

(Borhidi et al., 2012; Molnár et al., 2012). A csenkeszek élőhelyvédelmi szempontból jelentős természetvédelmi értéket képviselhetnek, több védett rovarnak, kismélsőnek, hullőnek biztosítanak élőhelyet (Vinczeffy, 2004; Tasi et al., 2013; Halász et al., 2018; Bede-Fazekas et al., 2020). Gyepgazdálkodási szempontból fajaik legtöbb esetben a gyenge termőképességű gyepeken jelennek meg, mely kategóriába hazánk száraz gyepterületeinek 65%-a tartozik (Tasi, 2020). Ennek köszönhetően, illetve mivel fajaik szárazabb éghajlati feltételekhez is jól alkalmazkodtak a gazdálkodásban és élelmiszertermelésben betöltött szerepük kiemelkedő (Barnes et al., 2003; Kopecký et al., 2008; Frégonèse et al., 2021). A hazai gyepgazdálkodási tevékenységek jelentős része ugyanis az előbb említett növényzeti típusokban, vegetációs zónákban történik (Tasi, 2011).

Eddig részletesebb molekuláris, genetikai vizsgálatokat hazánkban, csak a gazdasági szempontból jelentős, valamint a termesztésbe vont *Festuca* fajokon végeztek el. Habár vannak a természetes flóra taxonjaira vonatkozó, hazai fajokat is magába foglaló eredmények (Galli et al., 2006; Bauer et al., 2003; Qiu, 2019; Szabó et al., 2022), az e-téren szereshető információink még mindig hiányosak és további kutatások szükségesek. A *Festuca* fajok taxonómiai behatárolását ezek mellett tovább nehezíti a meghatározó bélyegek környezeti függősége, a fajok többségének idegentermékenyítő mivolta, valamint a változatos ploid szint (Verseczki és Wichmann 2003, Penksza és mtsai. 2019, 2020). Sajnos hazai szárazgyeptársulásaink folyamatosan csökkennek és átalakulnak, melyeknek mind gazdasági, mind természetvédelmi szempontból jelentős hatásai lehetnek. Ennek következtében a hazai fajok helyzetének tisztázása, elterjedésüknek meghatározása egyre fontosabb és sürgetőbb feladat.

A *Festuca* nemzetség rendkívüli faji és ökológiai sokfélesége, valamint a taxonómiáját jellemző komplexitás nem véletlen jelenségek. Ezek együttesen a poliploidióra, azaz a teljes genomduplikációra (WGD) vezethetők vissza, amelynek jelentős szerepe volt a nemzetség evolúciójának alakulásában (Leitch & Leitch, 2008; Soltis et al., 2015). Ezek a fajok általában idegentermékenyítők (szélbeporzásúak), ami azt eredményezi, hogy a populációikon belül jelentős genetikai változatosság halmozódhat fel (Inda et al., 2008). A kereszteződés révén az egyedek genetikailag sokfélék, és kevésbé jellemző a beltenyésztés, mint például az önmegporzó növényeknél (Charlesworth & Willis, 2009). Ennek következtében egy-egy *Festuca* faj különböző állományaiban magas lehet a heterozigotitás és a génkészlet diverzitása. A populációgenetikai vizsgálatok (pl. mikroszatellita markerekkel) kimutatták, hogy még viszonylag kis földrajzi területen belül is jelentős allélgyakorisági különbségek lehetnek az egymástól izolált gyepfoltok *Festuca* populációi között (Barnett 2005; Šurinová et al 2019). Ez

a genetikai tagoltság a lokális adaptáció eredménye lehet, vagyis az egyes populációk a saját élőhelyükhöz igazodó genetikai kombinációkat tartalmaznak. Például a *F. rubra* populációit vizsgáló tanulmány szerint a tengerparti sós talajokon élő ökotípusok sótoleranciája szignifikánsan magasabb, és ezt élettani mechanizmusok (pl. nátrium-kiválasztás) is alátámasztják (Rozema et al., 1978, Jalali et al., 2010). Az ilyen populációk genetikai elkülönülése is kimutatható, a sótűrő ökotípusok génkészletében specifikus allélok halmozódtak fel, melyek a nátrium felvétel és transzport szabályozásához kapcsolódhatnak.

Egy másik példa a magas hegyvidéki területeken élő csenkeszek (pl. *F. eskia* a Pireneusokban) (Garnatj et al., 2023). Ezek apró élőhelyfoltokra korlátozódnak, és populációik sokszor a génáramlástól elszigeteltek. Molekuláris adatok (AFLP, kloroplasztisz haplotípusok) alapján kiderült, hogy az ilyen izolált populációk akár genetikai külön mikroevolúciós egységeknek tekinthetők, melyek a jégkorszaki refugiumokban vészelték át a kedvezőtlen időszakokat, és utána onnan terjedtek szét (Catalán et al., 2007). Inda és mtsai. (2008) vizsgálatai a *Loliinae* alnemzetség globális filogeográfiájáról kimutatták, hogy egyes amerikai *Festuca* vonalak másodlagos diverzifikációja valószínűleg pleisztocén kori klíma ingadozásokhoz kötődik, amikor a populációk ciklikus szétterjedése és visszahúzódása (expanziók és refugiumok) járult hozzá a genetikai sokféleség növeléséhez. A genetikai diverzitás megőrzése szempontjából fontos felismerés, hogy a csenkeszek esetében nem csupán fajszinten, hanem populációs szinten is érdemes a változatosság fenntartására törekedni, hiszen a lokális genetikai adaptációk (pl. csírázási válaszok vízelérhetőségre, szárazságtűrés, hidegtűrés) később hasznosak lehetnek a nemesítésben és fajmegőrzésben is (Wilkins & Humphreys, 2003 López et al., 2021; Taleb et al., 2023; O'Brien et al., 2021; Vogel & Sleper, 1994;).

A csenkeszek jellemzően szárazság- és hidegtűrő, alacsony termőképességű termőhelyeken is megélő fajok, ezért a gyepok hasznosítása és fenntartása szempontjából, illetve nemesítési szempontból is értékes génforrásoknak tekinthetők (Kopecký et al., 2008).

A nemzetség taxonómiai helyzetének meghatározása rendkívül összetett és nehéz, ami a fajok közötti morfológiai hasonlóságokból, a gyakori hibridizációból és a poliploidia elterjedtségéből fakad (Torrecilla & Catalán, 2002). E három tényező – a morfológiai hasonlóság, a hibridizáció és a poliploidia – nem elszigetelten hat, hanem egy önmagát erősítő komplexitási ciklust hoz létre. A morfológiai és genetikai hasonlóság megkönnyíti a fajok közötti kereszteződést, a poliploidia pedig (különösen az allopoliploidia, amely a hibridizációt követő genomduplikáció) stabilizálja ezeket a hibrid formákat, új, szaporodásképtelen, de

morfológiailag gyakran a szülőkhöz hasonló (kriptikus) leszármazási vonalakat hozva létre. Ezek az említett morfológia és genetikai hatások teszik a *Festuca* nemzetséget a taxonómia egyik korábban már említett klasszikusan „nehéz” csoportjává (Martínez et al., 2021; Moreno et al, 2022; Hand, McGuire, & Saha, 2010).”.

4.2.2. Főbb *Festuca* fajcsoportok és taxonómiai sokféleségük a Kárpát-medencében

A morfológiai hasonlóságok alapján a nemzetségen belül hagyományosan több nagy fajcsoportot, úgynevezett aggregátumot (agg.) vagy fajkomplexumot különítettek el. Ezek közül a legjelentősebbek:

- Finomlevelű csenkeszek: Ide tartoznak a keskeny, gyakran serteszerű levelekkel rendelkező, jellemzően alacsonyabb termetű fajok. Két fő alakköre a *F. ovina* agg. (juhcsenkesz alakkör) és a *F. rubra* agg. (vörös csenkesz alakkör). Előbbi csoport tagjai jellemzően tömött tövűek, míg utóbbiak között gyakoriak a tarackképző fajok (Simon, 2000).
- Széleslevelű csenkeszek: Ebbe a csoportba a lapos, szélesebb levelekkel és robusztusabb megjelenéssel bíró fajok tartoznak. Két fontos gazdasági és ökológiaiszempontból is kiemelt jelentőségű alakköre a *F. pratensis* agg. (réti csenkesz alakkör), amely főként üde kaszálórétek és legelők faja, valamint a *F. arundinacea* agg. (nádképző csenkesz alakkör), amelybe a legmagasabb termetű, szárazságtűrő csenkeszek tartoznak (Torrecilla és Catalán, 2002).

A Kárpát-medence, és különösen a Pannon-síkság, a *Festuca* nemzetség diverzifikációjának egyik fontos európai központja. A régió változatos ökológiai viszonyai, különösen a homok- és löszterületek, számos endemikus vagy szubendemikus taxon kialakulásának kedveztek. E fajok elkülönítése rendkívül nehéz, és gyakran csak mikroszkópos levélanatómiai, valamint citogenetikai (kromoszómaszám-vizsgálat) módszerekkel lehetséges. A homoki gyepekben kiemelt jelentőségű a *F. vaginata* agg., amelybe a meszes homokpuszták karakterfaja, a *F. vaginata* (magyar csenkesz), valamint a zavartabb, korábbi erdőtalajokon kialakult gyepekben élő, 2000-es évek elején leírt *F. pseudovaginata* (tecei csenkesz) tartozik (Penksza, 2003). A zártabb homoki sztyepprétek és löszgyepek fontos taxonjai a *F. wagneri* (rákosi csenkesz), a *F. javorkae* (Jávorka-csenkesz), a *F. rupicola* (pusztai csenkesz) és a *F. valesiaca* (vékony csenkesz) (Simon, 2000, Király, 2009).

Az emberi tevékenység, mint például az erdőirtások vagy a korábbi katonai területhasználat, új, másodlagos élőhelyeket hozott létre a Kárpát-medencében (Bajnok et al., 2024; Magyarai et al., 2024; Valkó, 2021). Ezek a zavart területek egyfajta "evolúciós műhelyként" funkcionálhattak, ahol a megváltozott szelekciós nyomás elősegítette az új, a bolygatott körülményekhez jobban alkalmazkodó taxonok kialakulását és stabilizálódását (Penksza, 2003; Penksza, 2020). Erre kiváló példa a **tetraploid ($2n = 28$) *Festuca pseudovaginata***, amely jellemzően másodlagos, gyakran erdőtalaj-maradványokat tartalmazó homoki élőhelyeken fordul elő, ellentétben a stabil, klimax gyeptársulások **diploid ($2n = 14$) *F. vaginata*** fajával (Penksza, 2003). Ez a folyamat a speciáció egy napjainkban is megfigyelhető példája lehet, ahol az antropogén hatások új evolúciós pályákat nyitnak meg (Penksza et al., 2021)

4.2.3. A morfológiai bélyegek cönológiai jelentősége

A *Festuca* fajok morfológiai és ökológiai tulajdonságai nem csupán a fajok elkülönítése szempontjából fontos, hanem alapvetően meghatározzák a Kárpát-medence jellegzetesebb gyeptársulásainak szerkezetét, működését és fajösszetételét is. A domináns csenkeszfajok gyakran növénytársulástani egységek névadó társulásalkotó- és karakterfajai, így taxonómiai helyzetük tisztázása közvetlen hatással van a vegetáció osztályozására (cönoszisztematikára) is.

A *F. vaginata* a pannon endemikus, nyílt, meszes homokpuszták (*Festucion vaginatae*) növénytársulásának névadó és meghatározó faja. E társulások a Duna–Tisza közének és a Kisalföld homokhátságainak egyedi, természetvédelmi szempontból kiemelten értékes élőhelyei (Borhidi et al., 2012). Ezzel szemben a *F. rupicola* a zártabb, mélyebb talajú szikla- és löszgyepek (*Festucion rupicolae*) uralkodó faja. Ezek a társulások a zonális erdőssztyepp vegetáció részét képezik, és a pannon biogeográfiai régió meghatározó tájképi elemei (Borhidi et al., 2012).

A taxonómia és a cönológia közötti szoros kapcsolatot jól példázza a *F. pseudovaginata* esete. Egy taxonómiai kutatás során Penksza (2003) leírta a *F. pseudovaginata*-t mint új fajt, morfológiai, anatómiai és citológiai adatok alapján. E faj elkülönítése a *F. vaginata*-tól megkérdőjelezte azt a korábbi álláspontot, miszerint a nyílt homoki gyepek egyetlen domináns, társulásalkotó csenkeszfaja a *F. vaginata*. A későbbi cönológiai vizsgálatok kimutatták, hogy a *F. pseudovaginata* által dominált állományok fajösszetételükben (pl. magasabb fajszám, több

zavarástűrő elem jelenléte) és talajtani háttérükben is szignifikánsan eltérnek a klasszikus *Festucetum vaginatae* társulásoktól (Penksza et al., 2021). Ez a felismerés egy új, endemikus növénytársulás, a *Festucetum pseudovaginatae* leírásához vezetett (Penksza et al., 2021), ami jól mutatja, hogy egy taxonómiai felfedezés hogyan indíthat el cönoszisztematikai revíziót, finomítva a vegetációról alkotott képünket. Ez a folyamat közvetlentársulástani és természetvédelmi következményekkel is jár, hiszen ez az új közösség most már célzottan térképezhető, monitorozható és védhető.

4.2.4. *A Festuca* fajok filogenetiki vizsgálata

4.2.4.1. *A DNS-alapú filogenetika a csenkeszek rendszerezésében*

A 21. század elején a molekuláris genetikai módszerek, különösen a DNS-szekvenálás elterjedése új módszereket hozott a növényrendszerben, és ezáltal új megvilágításba helyezte a *Festuca* nemzetség taxonómiai helyzetének tisztázását segítő kutatásokat is (Torrecilla és Catalán, 2002; Catalán et al., 2004). Több kutatás kezdett olyan, a sejtmagban és a színtestekben található DNS-szakaszokat vizsgálni, amelyek evolúciós sebessége megfelelő a közeli rokon fajok közötti rokonsági viszonyok feltárására (White et al., 1990; Taberlet et al., 1991; Shaw et al., 2005; Álvarez és Wendel, 2003). A leggyakrabban alkalmazott markerek a sejtmagi riboszomális DNS belső transzkribált szpacere (ITS) és a kloroplasztisz DNS trnL-F intergénikus régiója (Torrecilla és Catalán, 2002, Galli et al., 2006;).

Ezek a vizsgálatok megerősítették, hogy a *Festuca* nemzetséget és legközelebbi rokonait magában foglaló *Loliinae* alnemzetség valóban természetes, monofiletikus csoportot alkot, azaz minden tagja egyetlen közös őstől származik (Catalán et al., 2004). A nemzetségen belüli taxonómiai kapcsolatok és besorolási kérdések meghatározása azonban továbbra is kérdéses volt. A molekuláris adatok egyfelől megerősítették, vagy cáfolták a korábbi morfológiai vizsgálatok alapján meghatározott hipotéziseket. Másfelől lényegesen komplexebb, dinamikusabb hálózatos (retikulált) fejlődéstani képet tártak fel (Catalán et al., 2004; Shaw et al., 2005; Álvarez és Wendel, 2003; Torrecilla és Catalán, 2002)

4.2.4.2. *A Festuca* fő evolúciós vonalai: *A finom- és széleslevelű kládok*

A molekuláris filogenetiki vizsgálatok egyik legfontosabb eredménye, hogy megerősítették a *Festuca* sensu lato (tág értelemben vett) nemzetség két fő evolúciós vonalra,

azaz kládra való szétválását. E két fő csoport nagyjából megfelel a hagyományos morfológiai alapú felosztásnak (Catalán et al., 2004):

- Finomlevelű (fine-leaved) klád: Ebbe a monofiletikus csoportba tartoznak a *Festuca* nemzetség tipikus, keskeny levelű fajai, mint például a *Festuca* alnemzetség (subg. *Festuca*), amely magában foglalja a *F. ovina* és *F. rubra* szekciókat. Ide soroltak olyan, korábban önálló nemzetségnek tekintett, szintén finom levelű, de egynyári csoportokat is, mint a *Vulpia*, a *Ctenopsis*, *Psilurus*, *Cutandia*, és a *Wangenheimia* (Torrecilla et al., 2004).
- Széleslevelű (broad-leaved) klád: Ez a klád a nagyobb termetű, szélesebb, lapos levelekkel rendelkező csenkeszeket és rokonaikat egyesíti. Ide tartozik a *Festuca* több alnemzetsége, mint a *Schedonorus* (pl. *F. arundinacea*, *F. pratensis*), a *Drymanthele* és a *Leucopoa*, valamint a teljes *Lolium* (perje) nemzetség (Catalán et al., 2004).

A molekuláris óra becslései alapján a két fő klád szétválása a miocén korra, körülbelül 13–15 millió évvel ezelőttre tehető, a csoportok diverzifikációjának központja pedig a Mediterráneum és Délnyugat-Ázsia térsége lehetett (Inda et al., 2008).

4.2.4.3. A *Festuca-Lolium-Vulpia* komplexum

A molekuláris adatok rávilágítottak, hogy a *Festuca* nemzetség hagyományos, morfológiai alapú lehatárolása nem minden esetben pontos, mivel a nemzetség ez alapján parafiletikus, vagyis nem foglalja magában az összes leszármazottját. Ezt a problémát a *Vulpia* és a *Lolium* nemzetségek filogenetikai helyzete okozza. (Torrecilla és Catalán, 2002; Catalán et al., 2004; Inda et al., 2008).”

- A *Vulpia* problémakör: A *Vulpia* nemzetséget hagyományosan az egynyári életmód alapján különítették el a többnyire évelő *Festuca* fajoktól. A filogenetikai elemzések azonban kimutatták, hogy a *Vulpia* nem monofiletikus, azaz fajai nem egyetlen közös őstől származnak. Ehelyett több, egymástól független evolúciós vonalon ágyazódnak be a finomlevelű *Festuca* kládba (Torrecilla és Catalán, 2002; Catalán et al., 2004; Inda et al., 2008). Ez azt jelenti, hogy az egynyári életformára való áttérés többször, egymástól függetlenül is megtörtént a csenkeszek evolúciója során. Ha a *Vulpia* fajokat külön nemzetségként tartanánk számon, a *Festuca* nemzetség parafiletikus lenne. A taxonómiai problémakör megoldásának két lehetséges módja

van: vagy a *Vulpia* fajokat is beolvasztják a *Festuca* nemzetségbe, vagy a finomlevelű *Festuca* kládot több kisebb, monofiletikus nemzetségre bontják szét. A jelenlegi rendszerezés az előbbi, azaz egy tágabban értelmezett, a *Vulpia* fajokat is magában foglaló *Festuca* nemzetséget használ (Torrecilla et al., 2004).

- A *Lolium* problémakör: A *Lolium* (perje) nemzetséget hagyományosan a füzérszerű virágzata különbözteti meg a bugás virágzatú *Festuca* fajoktól. A molekuláris adatok azonban bizonyították, hogy a *Lolium* fajok mélyen beágyazódnak a széleslevelű *Festuca* kládba, legközelebbi rokonaik a *Festuca* subg. *Schedonorus* fajai (*F. pratensis*, *F. arundinacea*) (Catalán et al., 2004). Egyes filogenetikai fák a *Lolium*-ot a *Schedonorus* alnemzetségen belülre helyezik, míg mások annak testvércsoportjaként ábrázolják (Catalán et al., 2004; Inda et al., 2008, Cheng et al., 2016). Ez a rendszertani bizonytalanság, valamint a sejtmagi (ITS) és a kloroplasztisz (pl. trnL-F) DNS-markerek alapján rekonstruált fák közötti ellentmondások (inkongruencia) ősi hibridizációs eseményekre és génáramlásra (retikulált evolúció) utalnak a két csoport között (Catalán et al., 2004). E szoros filogenetikai kapcsolat miatt több modern rendszertan a *Schedonorus* alnemzetség fajait áthelyezi a *Lolium* nemzetségbe (pl. *L. arundinaceum*, *L. pratense*), ezzel monofiletikus csoportokat hozva létre.

4.2.4.4. Retikulált evolúció: A hibridizáció, poliploidia és genoméret-változás szerepe a fajképződésben

A *Festuca* nemzetség és rokonainak evolúcióját a lineáris elágazások mellett nagymértékben befolyásolták nem-lineáris, hálózatos (retikulált) folyamatok is. E komplex evolúciós mintázat legfőbb mozgatórugói a hibridizáció és a poliploidia.

A *Festuca* fajok mintegy 70%-a poliploid, azaz több kromoszómaszerelvényt tartalmaz a sejtjeiben. A ploiditási szintek a diploidtól ($2x=14$) egészen a 14-szereséig ($14x=98$) terjedhetnek (Šmarda et al., 2008). A fajok közötti kereszteződés (hibridizáció), amelyet gyakran a kromoszómaszerelvények megkettőződése (allopoliploidia) követ, kulcsszerepet játszik az új fajok kialakulásában. Az allopoliploidia révén két különböző szülőfaj teljes genetikai állománya és adaptív fenotípusos tulajdonságai megjelenhetnek egyetlen hibrid utódban. Ez a folyamat egyfajta "evolúciós ugrást" jelent, és lehetővé teszi az új faj számára, hogy olyan új ökológiai fülkét foglaljon el, amelyek a szülőfajok számára nehezen kolonizálhatóak (Catalán et al., 2004). Ez a mechanizmus magyarázatot adhat a *Festuca* nemzetség ökológiai szempontból kiemelt sikerességére, kozmopolita elterjedésére és a klímaváltozásokhoz való gyors alkalmazkodóképességére.

A nemzetség evolúcióját a genom méretének és összetételének dinamikus változása is jellemezte. Šmarda és munkatársai (2008) kimutatták, hogy a *Festuca* nemzetség fejlődési vonalának leválását egy ősi genomméret-növekedés és GC-tartalom (guanin-citozin bázispárok aránya) emelkedés előzte meg. Ezt követően azonban mind a finomlevelű, mind a széleslevelű kládban egy párhuzamos, fokozatos genomméret-csökkenés figyelhető meg. A legjelentősebb genomméret-csökkenés a legfiatalabb és leggyorsabban diverzifikálódó csoportokban, mint például a *F. ovina* alakkörben, ment végbe (Šmarda et al., 2008). Ez a jelenség egy erőteljes evolúciós kompromisszumra utal. Míg egy nagyobb genom kezdetben több nyersanyagot szolgáltat az evolúció számára, a kisebb, szerkezetileg egyszerűbb genom, előnyös lehet a gyors fajképződéshez és adaptációhoz, különösen a kihívást jelentő vagy extrém környezetek kolonizálásához, ahol a gyorsabb életciklusok és az anyagcsere-hatékonyság előnyös. Ez arra utal, hogy a genomi "leépülés" kulcsfontosságú adaptív stratégia lehet, és a "nagyobb nem mindig jobb" elve érvényesül a genom evolúciójában (Šmarda et al., 2008).

4.2.4.5. A modern rendszertan taxonómiai következményei és gyakorlati alkalmazásai

A molekuláris adatok és a hagyományos morfológiai, anatómiai és citogenetikai információk integrálása egy dinamikusan fejlődő, az evolúciós kapcsolatokon alapuló "természetes" rendszert eredményez (Catalán et al., 2004). Ez a filogenetikai alapú megközelítés nem csupán elméleti jelentőségű, hanem komoly gyakorlati haszonnal is jár. A fajok rokonsági viszonyainak ismerete elengedhetetlen a genetikai erőforrások megőrzésében, a biodiverzitás-kutatásban és a növénynemesítésben (Qiu et al., 2021).

A filogenetikai rendszer egyfajta prediktív eszközként is funkcionál. Ha ismerjük egy faj helyét az evolúciós törzsfán, következtethetünk potenciális tulajdonságaira, például a más fajokkal való keresztezhetőségére vagy a benne rejlő, gazdaságilag hasznos gének (pl. szárazság-, só- vagy betegségtűrés) jelenlétére. Kiváló példa erre a *Festuca* és a *Lolium* nemzetségek közötti hibridek, a *Festulolium*-ok létrehozása. A filogenetikai adatok igazolták a két nemzetség szoros rokonságát, ami megmagyarázza a sikeres keresztezések lehetőségét (Catalán et al., 2004). E hibridek a *Lolium* fajok kiváló takarmányértékét és a *Festuca* fajok (különösen a *F. arundinacea* és *F. pratensis*) kiemelkedő stressztűrését és perzisztenciáját egyesítik. A filogenetikai ismeretek birtokában a nemesítők célzottan kereshetnek olyan vadon élő rokon fajokat, amelyek a kívánt géneket hordozzák, ezzel jelentősen felgyorsítva a

klímaváltozás hatásaihoz alkalmazkodni képes, ellenállóbb fűmagkeverékek és takarmánynövények kifejlesztését.

4.2.5. Genetikai alapfogalmak és technikák

4.2.5.1. DNS-alapú markerek alkalmazása

A molekuláris markerek bevezetése és egyre szélesebb körű használata nagyban segítik a növényrendszertani és populációgenetikai kutatásokat. A *Festuca* nemzetség vizsgálatában is számos DNS marker típust használnak a genetikai variabilitás feltárására és a filogenetikai kapcsolatok elemzésére. A leggyakrabban alkalmazott markerek közé tartoznak a RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA), az AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) és az SSR (Simple Sequence Repeat, mikroszatellita) markerek (Alsaleh et al. 2020).

- A *RAPD* technika során véletlenszerű primerekkel amplifikálnak a genomból származó fragmentumokat, így kapva jellegzetes sávmintázatot. Előnye, hogy nem igényel előzetes szekvenciaismeretet, hátránya viszont a gyenge reprodukálhatóság és az, hogy a kapott polimorf sávokról nem mindig tudjuk, mely génhez vagy szekvenciához tartoznak. *Festuca* fajoknál *RAPD*-t alkalmaztak például különböző populációk közötti genetikai távolságok becslésére, illetve fajkomplexek (pl. *F. ovina* fajcsoport) variációjának vizsgálatára (Galli et al., 2001)
- Az *AFLP* egy kombinált technika, ahol a genomi DNS-t előbb restrikciós enzimekkel feldarabolják, majd adapter ligálással és szelektív PCR-amplifikációval sokszorozzák fel a fragmentumokat. Az így nyert fragmentmintázat számos polimorf jelzőhelyet tartalmaz a genomban, melyeket gél- vagy kapilláris elektroforézissel detektálnak. Az *AFLP* nagyfokú reprodukálhatósága és sok polimorfizmust feltáró képessége miatt hasznos eszköz a csenkeszek génállományának összehasonlításában is. Például trópusi afrikai *Festuca* fajok és az európai fajkomplexek összehasonlításában alkalmazták az *AFLP*-t, amely egyértelműen elkülönítette a földrajzilag távoli populációkat és fajokat (Torrecilla et al., 2003). Továbbá, a nádképű csenkesznel (*F. arundinacea*) is készítettek *AFLP* és *SSR* alapú genetikai térképet, amely 108 genetikai markert tartalmaz (HTTP

1), segítve a fontos agronómiai tulajdonságok térképezését (Saha et al., 2004, Saha et al., 2005).

- Az *SSR* (*mikroszatellita*) markerek a genomban ismétlődő rövid szekvenciamotívumokon (pl. (GA)_n vagy (CT)_n motívumok) alapulnak, amelyek allélhossz-polimorfizmus formájában variálódnak az egyedek között. Mivel a mikroszatelliták erősen polimorfak és kodomináns öröklődésűek, kiválóan alkalmasak populációgenetikai vizsgálatokra, fajok azonosítására és tenyészanyagok nyomon követésére. A csenkeszek esetében fejlesztettek fajspecifikus mikroszatellita primereket (pl. *F. rubra*, *F. arundinacea*), melyeket aztán hasznosítottak a genetikai diverzitás felmérésében és a szülői vonalak azonosításában a nemesítés során (Saha et al., 2004, Saha et al., 2005).

A fenti *anonim markerek* (RAPD, AFLP, SSR) mellett a *Festuca* nemzetség filogenetikai vizsgálataiban kiemelt szerep jutott a szekvencia-alapú markereknek, azaz meghatározott génszakaszok nukleotidsorrendjének elemzésének. Közülük is a leggyakrabban használtak:

- a nukleáris riboszomális DNS ITS régiója (Internal Transcribed Spacer), és
- a kloroplasztisz DNS nem-kódoló régiói, különösen a *trnL intron – trnL-F spacer* szakasz.

Ezeket a DNS régiókat azért választották, mert evolúciós sebességük lehetővé teszi a fajok és fajcsoportok közötti eltérések vizsgálatára. A kloroplasztisz DNS kódoló génjei viszonylag konzervatívak (lassú változásúak), de a nem-kódoló szakaszok (intronok, spacer-ek) mutációs rátája magasabb, így több információt nyújt az egymáshoz közeli fajok elkülönítéséhez. Korábbi kutatások már bebizonyították, hogy a kloroplasztisz nem-kódoló régiói hasznosak a közeli rokon fajok elkülönítésében (Taberlet et al., 1991; Shaw et al., 2005, 2007). Taberlet és mtsai. (1991) például univerzális PCR primereket terveztek három kloroplasztisz nem-kódoló régióhoz – köztük a *trnT-trnF* régióhoz, amely magában foglalja a *trnL intront* és a *trnL-trnF* közötti szakaszt (Sanger-szekvenálás). Kimutatták, hogy ezek a primerek a növények széles körében (moháktól a zárvatermőkig) működőképesek, így általános eszközt adnak a populációbiológiai és evolúciós vizsgálatokhoz. A korábbi, *Festuca* nemzetséggel foglalkozó vizsgálatokban az említett primerek segítségével már sikeresen amplifikáltak és szekvenáltak számos faj kloroplasztisz *trnL-F* szakaszát, amit később filogenetikai elemzésekben használtak (Catalán et al., 2004; Inda et al., 2008). Az ITS régió szekvenálása szintén rutinszerűvé vált; összehasonlító előnye, hogy haploid magvas

növényekben többpéldányos (tandem ismétlődésű) és általában az anyai és apai vonalaktól is öröklődik (nukleáris genom része), így kombinálható a cpDNS adatokkal a taxonómiai és filogenetikai viszonyok pontosabb feltárása érdekében. A filogenetikai marker-szekvenciák használata ezáltal segítette feltárni a csenkeszek közötti genetikai távolságokat és rokonsági viszonyokat. Az ITS és *trnL-F* régiók együttes elemzése segít a fő kládok pontosabb meghatározásában, ugyanakkor néhány esetben összeférhetetlenséget mutatott a két markerfán kapott eredmény (Álvarez és Wendel, 2003; Shaw et al., 2005; Catalán et al., 2004). Ez arra utalhat, hogy az evolúció során előfordult *hibridizáció* vagy *génkészlet-keveredés* (introgresszió), esetleg az ITS régióban *génduplikáció* (paralógia). A modern filogenetikai elemzések (parsimony és Bayes-féle elemzések) mindenesetre nagyrészt összhangban vannak abban, hogy a *Festuca* nemzetség és a nagyobb alnemzetségük (*Loliinae*) többi tagja monofilétikus csoportot alkotnak, és filogenetikai fájuk szerkezetileg néhány jól elkülönítető ágra bontható Catalán et al., 2004; Inda et al., 2008).

4.2.5.2. Csökkentett reprezentációjú könyvtár (RRL) módszerek

A csökkentett reprezentációjú könyvtár (RRL) módszerek, különösen a Genotyping-by-Sequencing (GBS) és a Restriction-Site Associated DNA (RAD-seq) szekvenálás, segítségével a genom több ezer pontjáról származó információ egyidejű gyűjtését, lehet elvégezni. (Davey et al., 2011). Ezek a módszerek különösen alkalmasak olyan komplex, nagy genomú és referencia genommal nem rendelkező nem-modell szervezetek vizsgálatára, mint a *Festuca* nemzetség tagjai (Poland & Rife, 2012).

A GBS és a RAD-seq közös alapelve a genom komplexitásának csökkentése restrikciós enzimek segítségével. Az enzimek a genomot specifikus felismerőhelyeken vágják, majd a keletkezett fragmensek egy részét szekvenálják, így a teljes genom helyett csak egy reprodukálható, reprezentatív mintát elemeznek (Elshire et al., 2011). Ez a megközelítés lehetővé teszi, hogy a szekvenálási kapacitást ne a teljes genom feltérképezésére, hanem nagyszámú egyed genotipizálására fordítsák, ami kulcsfontosságú a populációgenomikai és filogenetikai vizsgálatokhoz (Andrews et al., 2016).

A **Genotyping-by-Sequencing (GBS)** egy különösen egyszerűsített és költséghatékony RRL protokoll, amelyet Elshire és munkatársai (2011) fejlesztettek ki. A módszer lényege egy vagy két restrikciós enzim alkalmazása, majd a DNS-fragmensekhez vonalkóddal ellátott adapterek ligálása. A mintákat ezután egyetlen csőben egyesítik (multiplexálás) és együtt szekvenálják, ami drasztikusan csökkenti az egy mintára jutó költséget. A GBS egyik

legnagyobb előnye, hogy nem igényel referencia genomot; a szekvenált szekvencia-címkék (tags) önmagukban is kezelhetők domináns markerekként, vagy *de novo* összeilleszthetők lókuszokká (Poland & Rife, 2012). Egyszerűsége és alacsony költsége miatt a GBS ideális eszköz a növénynemesítésben, például a genomi szelekcióban (GS), a genetikai diverzitás felmérésében és a genom-szintű asszociációs vizsgálatokban (GWAS).

A **Restriction-Site Associated DNA (RAD-seq)** és annak változatai (pl. a két enzimet használó ddRAD) nagyobb rugalmasságot kínálnak. A vizsgálatok során a restrikciós enzimek megválasztásával és a fragmensméret-szelekcióval finomhangolhatják a vizsgált lókuszok számát és a szekvenálási mélységet. Egy gyakran vágó enzim több, de sekélyebben szekvenált lókuszt eredményez, míg egy ritkábban vágó enzim kevesebb, de mélyebben fedett lókuszt szolgáltat (Andrews et al., 2016). Ez a rugalmasság teszi a RAD-seq-et különösen alkalmassá a filogenetikai vizsgálatokra, ahol a cél a fajok közötti kapcsolatok megbízható feltárása (Davey et al., 2011). A RAD-seq robusztusabbnak bizonyul a nagyobb evolúciós távolságok áthidalásában, és sikeresen alkalmazták már herbáriummi, részben degradálódott DNS-mintákon is, ami a taxonómiai kutatásokban felbecsülhetetlen értékű (Davey et al., 2011).

A két módszer közül a *Festuca* nemzetség esetében a GBS alkalmas a nagy populációk szűrővizsgálatára, azonban a módszer érzékeny a restrikciós helyeken bekövetkező mutációkra. Ha két távolabbi rokon fajban egy restrikciós hely megváltozik, az adott lókusz „kiesik” (allele dropout), ami nagy mennyiségű hiányzó adathoz vezethet, és torzíthatja a filogenetikai eredményeket (Davey et al., 2011). A RAD-seq, bár technikailag összetettebb, nagyobb kontrollt biztosít a lókuszok kiválasztása felett, és gyakran előnyösebb a fajok közötti, mélyebb filogenetikai kapcsolatok feltárására, ahol a lókusz-kiesés komoly problémát jelent (Andrews et al., 2016).

4.2.5.3. Citogenetikai és genomi vizsgálatok

A citogenetikai elemzések – azaz a kromoszómák vizsgálata – szintén fontos szerepet játszanak a *Festuca* fajok genetikai kutatásában. A csenkeszek változatos ploidszintjei (kromoszómakészlet-sokszorozódás) jól ismertek. A nemzetségben a diploidtól ($2n=2x=14$ kromoszóma) az oktaploidon át ($2n=8x=56$) a tetradecaploid ($2n=14x=98$) kromoszómaszámiokig fordulhatnak elő fajok (Šmarda et al., 2008, Martínez et al., 2021). A *Festuca* fajok alap kromoszómaszáma $x=7$ -nek tekinthető, ami a pázsitfűféléknél gyakori. Például a réti csenkesz (*F. pratensis*) diploid ($2n=14$) (Humphreys et al., 1995; Kopecký et al.,

2008), a nádképű csenkesz (*F. arundinacea*) pedig hexaploid, $2n=6x=42$ kromoszómával (Humphreys et al., 1995; Hand, Cogan, Stewart, és Forster, 2010). Utóbbi faj esetében kimutatták, hogy valójában három különböző algenomot hordoz (allohexaploid), amelyek régebbi hibridizáció eredményeként kerültek együttesen egy fajba (Humphreys et al., 1995; Kopecký et al., 2008; Hand et al., 2010). Humphreys et al., 1995-ös kutatása alapján a hexaploid nádképű csenkesz genomösszetétele úgy alakulhatott ki, hogy egy tetraploid csenkesz (valószínűleg a *F. arundinacea* egy vad altípusa, var. *glaucescens*) két genommal, míg a diploid *F. pratensis* egy genommal járult hozzá a hibridhez. Az így keletkezett hibrid kromoszómái szaporodáskor "diploid módon" viselkednek, ami segíti a meiotikus stabilitást az allohexaploid fajban. Az ehhez hasonló eredmények rávilágítanak a poliploid fajok eredetére és arra, miként kombinálódhat két vagy több rokon faj teljes genomja egy új vonal létrehozásához.

A citogenetikai módszerek közé tartozik a kromoszómák számlálása és morfológiájuk vizsgálata, a kariotípus-elemzés, de ide tartozik a *fluoreszcens in situ hibridizáció (FISH)* és a *genomi in situ hibridizáció (GISH)* is. Utóbbiak különösen hasznosak hibrid eredetű növényeknél, mivel specifikus festéssel láthatóvá teszik, hogy egy hibrid faj kromoszómái mely szülőktől származnak. *Festuca* × *Lolium* hibrideknél (*Festulolium*) alkalmaztak olyan DNS próbákat, amelyek a *Lolium* és *Festuca* ismétlődő szekvenciáit eltérő színnel jelölik, ezáltal a hibrid sejtekben meg lehetett különböztetni a két szülő nemzetség kromoszómakészletét (Pašakinskienė et al., 1998). Ezzel a módszerrel igazolták például, hogy a *Festulolium* hibridek utódnemzedékeiben a genomszerveződés stabil vagy épp instabil-e, és hogyan oszlanak meg a rekombinációk a kétféle genom között (Kopecký et al., 2008).

A *Festuca* fajok esetében a genomméret és az azt alkotó repetitív szekvenciák vizsgálata is fontos információkat szolgáltat. A flow citometriás módszerrel gyorsan meghatározható a fajok genommérete (C-értéke) és ebből a ploidi szintjük. Számos csenkesz esetében elvégezték már ezeket a méréseket, és új fajoknál is gyakran első lépések között van a ploidiás megállapítása. Hazai viszonylatban például a *Festuca vaginata* (pusztai csenkesz) komplex esetében a morfológiailag hasonló populációk eltérő ploidi szintje (tetraploid vs. hexaploid) segített elkülöníteni egymástól a hazai *Festuca* nem Duna-menti fajait (Penksza 2003; Šmarda et al. 2005, 2008). A kariotípus (kromoszómák mérete és alakja) a csenkeszeknél általában kevésbé fajspecifikus, mivel a kromoszómák aprók és nehezen különböztethetők meg. Ugyanakkor bizonyos izolált csoportoknál például a makaróniai (Kanári-szigeteki) endemikus *Festuca* fajoknál jellegzetes lehet, amelyek esetében az elvégzett kariológiai vizsgálatok egyedi

diploid számokat és eltérő kromoszóma morfológiát mutattak ki, ami alátámasztja ezeknek a populációknak az önálló evolúciós történetét (Menezes de Sequeira et al., 2009).

A citogenetikai és genomi vizsgálatok tehát a molekuláris marker analízisekkel párhuzamosan járulnak hozzá a *Festuca* nemzetség genetikai megismeréséhez. Míg a DNS szekvencia adatok a fajok közötti rokonsági viszonyokat tisztázzák, addig a citogenetika a fajok genetikai felépítéséről (kromoszómaszám, szerkezet, hibrid eredet) ad információt. A két megközelítés együttese segít feltárni a csenkeszek evolúciójának mozgatórugóit, például a poliploidizáció szerepét vagy a hibridizáció gyakoriságát.

4.2.5.4. A poliploidia és a hibridizáció szerepe

A poliploidia – azaz a kromoszómaszerelvények megsokszorozódása – a növények evolúciójában általánosan elterjedt jelenség, különösen a pászitfűféléknél. A *Festuca* nemzetség számos faja poliploid, gyakran több ploidiaszint is előfordul egy fajcsoporton belül. Például a *F. ovina* fajkomplexben ismertek diploid és tetraploid populációk, melyeket egyes taxonómiai kutatások külön fajként, vagy alfajként kezelnek (Wilkinson, 1991; Qiu et al., 2021; Kriuchkova et al., 2023). A poliploid egyedek gyakran morfológiailag is eltérhetnek (általában robusztusabbak, nagyobb sejtméret és vastagabb levelek jellemzik őket), de ezek a különbségek nem mindig nyilvánvalóak. A poliploidia evolúciós jelentősége abban rejlik, hogy új genetikai variációt és reprodukív izolációt biztosíthat. A poliploid egyedek gyakran nem, vagy korlátozottan képesek kereszteződni az alacsonyabb ploidiaszintű rokonokkal, így saját fejlődési irányt vehetnek.

A poliploidia során meg kell említeni a Teljes-genom duplikáció (WGD) eseményét. Az eseményt követően a sejtmag egyfajta „genomi sokk” állapotába kerül (Hegarty & Hiscock, 2008). Az újonnan létrejött poliploid genomban azonnali és kiterjedt átrendeződések indulnak be, beleértve a génvesztést, a kromoszómális átrendeződéseket, valamint a génkifejeződés mintázatának megváltozását szabályozó epigenetikai módosulásokat (pl. DNS-metiláció) (te Beest et al., 2012). A teljes-genom duplikációnak két fő típusa különíthető el: az *autopoliploidia*, ahol egy fajon belül történik a genomszerelvény megkettőződése; és az *allopoliploidia*, ahol két különböző faj kereszteződését (hibridizációt) követi a genomduplikáció (Soltis et al., 2015). Az allopoliploidia különösen kulcsfontosságú eleme az evolúciós újításoknak, mivel két eltérő, már önmagában is adaptálódott genomot egyesít, ami ugrásszerűen megnöveli a genetikai variabilitást és a heterozigotitást (Soltis et al., 2015). Ez a

hirtelen megnövekedett genetikai variabilitás biztosítja a gyors adaptív evolúció alapját (Van de Peer et al., 2021). A folyamat során két különböző faj kromoszómaszerelvényének megkettőződésével jön létre egy olyan új poliploid faj, amely mindkét szülő génkészletét tartalmazza. Ennek a legismertebb példája talán a *Festuca–Lolium* hibridizáció, amelyről kimutatták, hogy egy múltbéli hibridizáció révén a *F. pratensis* és egy másik *Festuca* faj genomját egyesíti magában (Humphreys et al., 1995). Az így létrejött allohexaploid faj új tulajdonságkombinációkkal rendelkezik (például a *Lolium* jellegű gyors kezdeti növekedést ötvözi a *Festuca* jellegű stressztűréssel). Érdekes módon a hexaploid csenkesz kromoszómái meiózis során páronként, diploidként viselkednek (diszómikus szétválás), ez a mechanizmus hozzájárult az új faj genetikai stabilitásához (Humphreys et al., 1995). Ez a mechanizmus egyúttal lehetővé tette, hogy a faj hosszú távon fennmaradjon és evolúciósan sikeressé váljon – ma a nádképi csenkesz világszerte elterjedt takarmánynövény.

A poliploidizáció és hibridizáció együttese tehát kulcsfontosságú a *Festuca* nemzetség evolúciójában. A molekuláris filogenetikai adatok is utalnak retikuláris evolúcióra, vagyis egyes fajok génvonalai nem egyszerűen elválnak, hanem újra össze is keveredhetnek. Erre utal például, hogy a nukleáris ITS törzsfán és a kloroplasztisz törzsfán bizonyos taxonok helyzete eltér – ez gyakran hibrid eredetre utal (Catalán et al., 2004; Inda et al., 2008). Inda és mtsai. (2008) eredményei szerint a pleisztocén során kialakult magas poliploid csenkesz vonalak különösen sikeresek voltak az újonnan jégmentessé váló területek benépesítésében. A jégkorszak utáni időkben (12000 éve) megjelenő poliploid komplexek gyorsan kolonizálták mind Észak, mind a déli félteke új gyeptársulásait, ami arra utal, hogy a poliploid státusz versenyelőnyt nyújthatott a szélsőséges körülményekhez való alkalmazkodásban.

Az evolúciós kapcsolatok feltárásában a genetikai markerek mellett a genomösszetétel vizsgálata is segít. Újabban repetitív DNS-szakaszok elemzésével próbálják rekonstruálni a poliploid *Festuca* fajok őseinek kilétét (Humphreys et al., 1995). Hasonló megközelítéssel vizsgálják a *Festuca* nemzetségen belüli fajkomplexeket is, például a juhcsenkesz (*F. ovina*) csoport esetében is próbálják azonosítani, hogy a poliploid kládok, melyik diploid ősök kereszteződéséből származhatnak (Šmarda et al., 2008).

A poliploidia egyik legszembetűnőbb és leggyakrabban vizsgált következménye a **fokozott stressztolerancia**. Számos kutatás igazolta, hogy a poliploid növények gyakran jobban ellenállnak a különböző abiotikus stresszhatásoknak, mint például a szárazságnak, a sókoncentrációnak vagy a szélsőséges hőmérsékleteknek (Rozema et al., 1978, Jalali et al., 2010, Wang et al., 2022). Ennek háttérében több, egymást erősítő mechanizmus áll:

- **Anatómiai és fiziológiai változások:** A poliploidióval gyakran együtt járó sejtméret-növekedés, az ún. „gigász-hatás”, robusztusabb szervek kialakulásához vezet. A vastagabb levelek, a mélyebbre hatoló gyökérzet, valamint a nagyobb, de kevesebb, ritkább elhelyezkedésű gázcserenyílások (sztómák) mind hozzájárulhatnak a hatékonyabb vízgazdálkodáshoz és a jobb szárazságtűréshez (Tossi et al., 2022.).
- **Biokémiai védekezés:** A poliploidok sejtjeiben gyakran magasabb koncentrációban halmozódnak fel ozmotikusan aktív anyagok (pl. prolin, cukrok), amelyek segítenek fenntartani a sejtek turgornyomását vízhiányos állapotban. Emellett az oxidatív stresszt kivédő antioxidáns enzimek (pl. SOD, CAT) aktivitása is fokozott lehet, ami védelmet nyújt a stressz okozta sejtkárosodással szemben (Tossi et al., 2022).
- **Genetikai redundancia és funkcionális újdonság:** A megkettőződött génkészlet azonnali előnyt jelent, mivel a génkópiák puffereklik a káros mutációk hatását. Hosszabb távon pedig lehetőséget teremt a duplikált gének funkcionális divergenciájára, melynek során az egyik kópia elláthatja az eredeti funkciót, míg a másik új, adaptív szerepet vehet fel (neofunkcionalizáció), vagy a két kópia megoszthatja az eredeti funkciót (szubfunkcionalizáció) (Tossi et al., 2022). Ez a folyamat új, stresszválaszban szerepet játszó génfunkciók kialakulásához vezethet.

A poliploidia által generált új tulajdonságok lehetővé teszik a frissen kialakult poliploid genetikai vonalú fajok számára, hogy **új ökológiai fülkéket (niche-eket) hódítsanak meg**, és ezzel elkerüljék a szülői fajokkal való közvetlen versenyt. Számos elméleti és empirikus tanulmány kimutatta, hogy a poliploid fajok ökológiai niche-e gyorsabban és gyakrabban változik, mint a diploid rokonaiké (Baniaga et al., 2020, Kiedrzyński et al., 2021, Zielińska et al., 2024). Az allopoliploidok, amelyek a hibridizáció és a WGD előnyeit is egyesítik, különösen sikeresek lehetnek új, zavart vagy szélsőséges élőhelyek kolonizálásában, és gyakran transzgresszív fenotípusokat mutatnak, amelyek sok szempontból felülmúlják a szülői fajokat, növelve kompetitív képességüket és akár invazív potenciáljukat is (te Beest et al., 2012). Az említett kiemelkedő adaptív képesség a poliploid formáknál a *Festuca* nemzetség esetében is sokszor megfigyelhető. Például a *Festuca amethystina* tetraploid citotípusa szélesebb ökológiai niche-et foglal el, mint a diploid forma (Kiedrzyński et al., 2021; Zielińska et al., 2024). Hasonló mintázat figyelhető meg a *Festuca rubra* komplexben is, ahol a poliploid citotípusok gyakoribbak szélsőségesebb földrajzi régiókban (Dirihan et al., 2016). Ez alapján a poliploidia és a hibridizációról tehát elmondható, hogy a *Festuca* evolúció hajtóerői közé tartozik. Ezek a

folyamatok növelik a genetikai változatosságot, új kombinációkat hoznak létre, és lehetővé teszik, hogy a csenkeszek új ökológiai fülkét hódítsanak meg. A fajok keresztezését és a poliploidizációt a gyakorlatban a nemesítés is tudatosan kihasználja (Humphreys és Zwierzykowski, 2020). Ezáltal lehetőséget biztosít az új, jobb tulajdonságú fajták előállítására. Ezentúl ezen folyamatok vizsgálatával jobban megértjük az éghajlaltváltozás fajképződésre gyakorolt hatásait (Soltis és Soltis, 2009; Van de Peer et al., 2021).

4.2.6. Genom szekvenálás és molekuláris marker alapú kutatások

4.2.6.1. Referencia genomok és szekvenálási projektek

A genom vizsgálatok fejlődésének köszönhetően a *Festuca* nemzetség rendszertanát és fejlődésének történetét is egyre jobban megértjük. Annak az oka, hogy genetikai értelemben több nyitott kérdés is van ennél a csoportnál, egyrészt a viszonylag nagy genomméret (különösen a poliploid fajoknál), másrészt a bonyolult, ismétlődő szekvenciákban gazdag genomszerkezet. Mindeddig teljes, összeállított referencia genom kevés *Festuca* fajnál áll rendelkezésre. Azonban részleges genomikai adatokat és teljes kloroplasztisz genomokat már publikáltak néhány gazdaságilag kiemelt jelentőségű fajra (Cahoon et al., 2010; Garnatj et al., 2023; Hand et al., 2013; Islam et al., 2023).

A kloroplasztisz genomok terén például a *F. arundinacea* teljes kloroplasztisz genomját, illetve a faj különböző változatainak (tarackos vs. bokros típusú) kloroplasztisz szekvenciáit is összehasonlították (Islam et al., 2023). Ezek az adatok segítenek az egyes genotípusok közötti filogenetikai különbségek azonosításában és fajon belüli evolúciós folyamatok (pl. varietások differenciálódása) megértésében. A nukleáris genom szintjén is történtek előrelépések, mint például a hatszoros kromoszómaszerelvényű *F. brevipila* esetében modern szekvenálási módszerekkel állítottak össze egy referencia transzkriptómát (Qiu et al., 2021). Ez a referencia transzkriptómás adathalmaz (PacBio és Illumina szekvenálás kombinációjával) lehetővé tette több ezer gén azonosítását és annak vizsgálatát, hogy milyen génkészlettel rendelkezik egy poliploid csenkesz faj (Islam et al., 2023). Hasonlóképpen, mivel e fajnak még nincs teljes genomja, egy *pseudo-haploid* genom-összeállítást is készítettek belőle, hogy megkönnyítsék a további genomikai vizsgálatokat (Bushman et al., 2024).

A genomikai kutatások nemcsak a szekvenciák meghatározására irányulnak, hanem a gének helyének (térképezésének) feltárására is. A *F. arundinacea*-nál már pontosan (Saha et al.,

2004, Saha et al., 2005) elkészítettek egy viszonylag részletes genetikai térképet SSR és AFLP markerek segítségével (HTTP 1). Ez a térkép megalapozta bizonyos fontos tulajdonságok (pl. szármagasság, télállóság, emészthetőség) QTL-analízisét. Napjainkban a genetikai térképalapú megközelítést kiegészítik a genom szintű asszociációs vizsgálatokkal (GWAS) és a vizsgált kulcsgének szerepét tanulmányozó megközelítésekkel. Az említett módszerekkel konkrét géneket próbálnak azonosítani, amik adott fenotípusos tulajdonságokat befolyásolnak (Korte & Farlow, 2013; Varshney et al., 2014).

Példaként említhető, hogy a *Festuca–Lolium* esetében összehasonlító transzkriptomikai elemzéseket végeztek, és számos géncsalád azonosításra került, amelyek valószínűleg szerepet játszanak a két nemzetség közötti morfológiai különbségekben (Czaban et al., 2015). Egy összehasonlító tanulmány több száz olyan gént talált, amely divergensen expresszálódik a *Lolium* és a *Festuca* fajokban, tükrözve az eltérő életmódjukhoz (pl. éves / évelő, gyeper / szántóföldön termesztett takarmányfű) való alkalmazkodást (Czaban et al., 2015). Ez is rámutat arra, hogy a genomika eszköztára nemcsak filogenetikai, hanem ökológiai-élettani kérdések vizsgálatára is alkalmas.

Mindezen említett példák ellenére a *Festuca* nemzetség fajainak genomfeltárása még korai szakaszban jár a nagy kultúrnövényekhez képest. Nehézséget jelent, hogy sok fontos *Festuca* faj (pl. *F. arundinacea*, *F. pratensis*) nagy és összetett genomú poliploid (Humphreys et al., 1995; Hand, Cogan, Stewart, & Forster, 2010). A korábbi kutatások gyakran a rokon nemzetség, a *Lolium* teljesen szekvenált genomját (pl. *Lolium perenne* genomját) használják referenciaként a *Festuca* adatok értelmezéséhez, mivel a két nemzetség génkészlete és gének sorrendje nagyrészt szinkronban van (Cahoon et al., 2010; Hand et al., 2013).”.

4.2.6.2 Funkcionális génkutatás és molekuláris biológiai vizsgálatok

A genetika fejlődésével párhuzamosan a *Festuca* fajokban is megindult a funkcionális gének azonosítása és szerepük vizsgálata. Ez a terület azt kutatja, hogy a csenkesz genom mely génjei felelősek az egyes fontos agronómiai vagy ökológiai tulajdonságokért (mint például szárazságtűrés, sótűrés, növekedési ütem, tápanyag-összetétel. (Humphreys & Thomas, 1993, Kopecký és Studer, 2014,).

Az egyik megközelítés a transzkriptomikai elemzés, amely során különböző körülmények között (pl. abiotikus stresszhatás alatti körülményeket összehasonlítva optimális, stresszmentes körülményekkel) vizsgálják a génextpresszió mintázatát (Diédhiou et al., 2009,

Amombo et al., 2017, Li et al., 2017). A *F. pallens* esetében például megvizsgálták, hogyan változik a gének aktivitása szárazság és sóstressz együttes fennállásakor (Chakrabarti et al., 2022). E vizsgálat során az élettani válaszokat (pl. ozmotikus állapot, fotoszintetikus paraméterek) összevetették a génszintű válaszokkal, így azonosítva kulcsfontosságú stresszválasz géneket. A vizsgálat számos olyan gént talált, amelyek kifejeződése drasztikusan megváltozik stressz hatására (pl. LEA fehérjék, antioxidáns enzimek génjei, membrántranszporterek). Hasonló megközelítéssel, a deres csenkesz (*F. glauca*) különböző szöveteiben (levél, gyökér, szár) is elemezték a gének kifejeződés változását aszály hatására, és szövet-specifikus stresszválasz géneket azonosítottak (Lechowicz et al., 2019, Xu et al., 2024). Ezek az adatok hozzájárulnak annak megértéséhez, hogy a csenkeszek milyen molekuláris mechanizmusok révén viselik el a kedvezőtlen környezeti hatásokat (Yang et al., 2020, Chakrabarti et al., 2022;).”.

Egy másik fontos kutatási irány a jelölt gének vizsgálata. Ilyenkor egy előzetes információ (pl. más fajokban ismert gén) alapján vizsgálnak meg bizonyos *Festuca* géneket, és kísérletesen igazolják funkciójukat. Például a csenkeszek tartaléktápanyag-összetételét (rost, cukor arány) befolyásoló enzimek génjei – mint a klónolt COMT, CCR vagy CAD gének *F. arundinacea*-ban (Katoch és Tripathi, 2020), vagy a *Festuca pratensis* „staygreen” jelölt génje (Armstead, 2006) – értékes információt adhatnak a takarmányozási vizsgálatokhoz. A lignin-bioszintézis kulcsenzimeit kódoló gének (pl. fenilalanin-ammónia-liáz, kávé-sav-metiltranszferáz) közül többet vontak ki és szaporítottak fel *Festuca* fajokból, és megvizsgálták expressziójukat különböző fajtákban (Barnes et al., 2003). Azt találták, hogy az alacsonyabb lignintartalmú (jobban emészthető) csenkeszfajokban és fajtákban ezeknek a géneknek az expressziója eltérő mintázatot mutat a virágzás után, ami felveti e gének nemesítési célú módosításának lehetőségét (Barnes et al., 2003).

A biotechnológiai beavatkozások is megjelentek a *Festuca* kutatásban. Ilyenek a bizonyos tulajdonságok javítására létrehozott transzgenikus csenkeszek (Sato, 2022; Takamizo & Sato, 2020; Tossi et al., 2022). Érdekes lehet itt megemlíteni a fruktán-anyagcsere genetikai szabályozásának vizsgálatát, mivel a fruktánok fontos szerepet játszanak mind a takarmány energiatartalmának növelésében, mind a stressztolerancia (pl. aszály- és fagy-tűrés) fokozásában (Livingston et al., 2009). Korábbi vizsgálatok már kimutatták, hogy a *Festuca arundinacea* leveleiben jelentős fruktán-felhalmozódás megy végbe (Housley és Volenec, 1988), és a fruktán mennyisége szoros kapcsolatban áll a növény stresszválaszaival (Vijn & Smeekens, 1999; Livingston et al., 2009). Más genetikai megközelítések, például *Festulolium* kromoszóma-

szubstitúciós vonalak alkalmazása, lehetővé tették, hogy azonosítsák a fruktán-bioszintézis szabályozásában részt vevő genomrégiókat. Kimutatták, hogy egyes *Festuca* kromoszómák beillesztése a *Lolium* genomba szignifikánsan módosítja a fruktán mennyiségét és polimerizációs tulajdonságait (Gallagher et al., 2015).

Egy másik típusú biotechnológiai beavatkozás, a CRISPR/Cas9 genomszerkesztés alkalmazása a pázsitfűféléknél (Jiang et al., 2013; Zhang et al., 2014), bár *Festuca* fajon még kevés példa van rá a bonyolult genom miatt (Christensen et al., 2002; Bilal et al., 2024).

A funkcionális gének kapcsán meg kell említeni az endofita gombákkal való kapcsolatot is. A *F. arundinacea* szimbiotikus kapcsolatban él az endofita *Epichloë coenophiala* gombával, amely a gomba által kódolt alkaloidokat (pl. ergovalin) termel (Dirihan et al., 2016). Ezek bár növelik a növény ellenálló képességét a rovarokkal szemben, a legelő állatokban mérgezési tüneteket okozhatnak. A nemesítés ma már olyan endofita törzsek bevitelére törekszik (ú.n. "barátságos endofiták"), amelyek nem termelnek káros alkaloidokat (Schardl et al., 2013). A növények és gombák kölcsönhatásának genetikai szabályozása komplex folyamat. *Festuca* oldaláról igyekeznek azonosítani azokat a géneket, amelyek lehetővé teszik a gomba kolonizációját a növényben, illetve a védekező reakciókat. A genetikai kutatásoknak fejlődésének hála, mind a csenkesz, mind a vele élő gomba teljes genomját egyre részletesebben ismerjük (Schardl et al., 2013). A CRISPR/Cas9 technológiával alkalmazásával pedig a jövőben lehetővé válhat a specifikus gének célzott kiütését vagy módosítását célzó genetikai módosítások, például a nem kívánt toxikus alkaloidokat termelő növény-endofita szimbiózis (*Festuca–Epichloë* szimbiózis) befolyásolására (Young et al., 2013;).

4.2.7. *Festuca* és máspázsitfű fajok rokonsági viszonyai

4.2.7.1. Evolúciós kapcsolatok és filogenetikai viszonyok

A *Festuca* nemzetség tágabb evolúciós kontextusban a *Poaceae* (pázsitfűfélék) család *Loliinae* alnemzetségébe tartozik. Ide soroljuk a *Festuca* mellett a szoros rokon nemzetségeket is, mint a *Lolium* és több, kevesebb fajjal rendelkező nemzetséget is. Filogenetikai elemzések megerősítették, hogy a *Festuca* és legközelebbi rokonai (pl. *Lolium*, *Vulpia* stb.) a *Loliinae* alnemzetségbe sorolhatók, amely a *Poaceae* családon és a *Poeae* nemzetségcsoporton belül egy monofiletikus egységet alkot (Catalán et al., 2004, Torrecilla et al., 2004). A *Festuca–Lolium* ág testvércsoportjai a *Poeae* más alcsaládjai, például a *Cynosurinae* (pl. a *Cynosurus cristatus*) és a *Dactylidinae* (*Dactylis glomerata*), amelyekkel közös ősök van. Ebből a közös ősből válik

ki a tágabb értelemben (beleértve a rokon nemzetségeket) vett *Festuca* nemzetség. Ennek a helyszíne a már említett mediterrán és Délnyugat-Ázsia szubtrópusi régió területe lehetett (Inda et al., 2008, Šmarda et al., 2008; Torrecilla et al., 2003; Qiu et al., 2019).

A DNS-szekvenciákon alapuló törzsfák részletes képet adnak a *Festuca* és rokon nemzetségek evolúciós viszonyairól. Kiderült, hogy két csoportot tudunk elkülöníteni a *Loliinae* csoporton belül a korábban már tárgyalt „széleslevelű *Festuca* csoportot”, illetve a „finomlevelű *Festuca*” csoport, amely a *Vulpia* fajokat és néhány egynyári apró nemzetséget is magába foglalja (Catalán et al. 2004). Torrecilla et al. (2004) részletes elemzése kimutatta, hogy a finomlevelű csenkeszek önmagukban parafiletikusak, és a *Vulpia* fajok több különböző ágon helyezkednek el a csenkeszek között, vagyis a *Festuca* nemzetség csak akkor marad monofiletikus, ha a *Vulpia*-t is beleértjük (Torrecilla et al., 2004). Ugyanez az elemzés szerint a *Festuca* sect. *Eskia* fajai alkotják a finomlevelű klád bazális, átmeneti csoportját, míg a finomlevelű klád többi része négy jól alátámasztott alcsoportra bomlik (Torrecilla et al., 2004). Ilyen alcsoport például az *Aulaxyper* + diploid *Vulpia* közös ág, illetve a *Festuca* (ovina típus) + *Wangenheimia* közös kládja (Torrecilla et al 2004). Ezzel szemben a széleslevelű klád viszonylag összefogottabb, benne a *Lolium* fajok egy külön ágat alkotnak, de szorosan a *Festuca* széleslevelű alnemzetségei mellett (Catalán et al., 2004; Inda et al., 2008). Érdekes módon a nukleáris ITS és a kloroplasztisz markerek adatai némileg eltérő helyzetbe sorolják a *Lolium*-okat, mely alapján a *Lolimok.* beékelődhet a *Festuca* ágak közé (Catalán et al., 2004; Inda et al., 2008).

Az evolúciós fák létrehozásához rengeteg szekvenciaadat áll rendelkezésre. Ilyen a GenBank adatbázisban elérhető *Festuca* és rokon nemzetségbeli szekvenciákat is felhasználják. Például Inda et al. (2008) filogeográfiai tanulmányában 157 taxon DNS-adatait elemezték, köztük számos *Festuca* faj ITS és *trnL-F* szekvenciáját. Az elemzéshez olyan GenBank hozzáférési számú szekvenciákat is bevontak, mint *EF592976* és *EF592977* (nukleáris ITS szakaszok), illetve *AY528943* és *AY528948* (kloroplasztisz *trnL-F* régiók), amelyek a *Festuca* különböző fajait reprezentálják. Az így összeállított kombinált adathalmaz alapján végzett Bayes-féle filogenetikai analízis alátámasztotta a korábbi kládokat, és időkalibrációval meg is becsülte a fontos elágazások idejét (Huelsenbeck és Ronquist, 2001; Ronquist és Huelsenbeck, 2003, Drummond és Rambaut, 2007). A csoport biogeográfiáját tekintve Inda és munkatársai (2008) arra jutottak, hogy a *Festuca* és rokon nemzetségek ősei Euráziából kiindulva több hullámban kolonizálták az Újvilágot. Először Ázsiából Észak-Amerikába, majd onnan Dél-Amerikába terjedtek szét (10–3,8 millió éve), sőt valószínűleg Dél-Amerika és Új-Zéland

között is történt transzkontinentális terjedés. Makarónézia (pl. Kanári-szigetek) *Loliinae* flórája a pliocénben, többszöri európai-afrikai bevándorlással alakult ki, míg a legfiatalabb, magas ploidiaszámú csenkeszvonalak a pleisztocén során jelentek meg, benépesítve az eljegesedés után felszabaduló területeke (Catalán et al., 2006; Inda et al., 2008; Menezes de Sequeira et al., 2009).

4.2.7.2. *Lolium* × *Festuca* hibridek – *Festulolium*

A *Festuca* nemzetség közeli rokona a *Lolium* nemzetség fajai között lehetséges a kereszteződés. A természetben is előfordulhatnak spontán hibridek, de a 20. század második felétől a növénynevelés tudatosan is létrehozott *Festuca* × *Lolium* hibrideket, amelyeket *Festulolium* néven tartanak számon (Catalán et al., 2004). A *Festulolium*-ok azért keltették fel a kutatók figyelmét, mert egyesítik a *Festuca* és a *Lolium* fajok előnyös tulajdonságait. A *Festuca* szülőtől öröklik a stressztűrést (pl. szárazság- és hidegtűrés, hosszú élettartam, évelő habitus), míg a *Lolium* szülőtől a gyors növekedést és jó takarmányértéket (nagy hozam, ízletesség) (HTTP2). Ezen hibrid fűvek így a "mindkét őstől a legelőnyösebb tulajdonságokat" hordozhatják, és ígéretes takarmánynövények lehetnek intenzív és extenzív rendszerekben egyaránt (HTTP3).

Számos *Festulolium* változatot hoztak létre különböző szülőfajok kombinációjával. Gyakori keresztezési páros a *F. pratensis* (diploid réti csenkesz) × *L. perenne* (diploid angolperje), illetve a *F. arundinacea* (hexaploid nádképű csenkesz) × *Lolium multiflorum* (tetraploid olaszperje). Az így létrejött hibridek olykor termékenyek, máskor sterilitási problémák lépnek fel a kromoszómaszám különbségek miatt. A nemesítés gyakran alkalmaz kolhicinnal indukált poliploidizációt a hibrideken, hogy megkétszerezze a kromoszómakészletüket és helyreállítsa a páros kromoszómákat – ezzel sikerül termékeny tenni a hibrideket. A keletkezett *Festulolium* fajtákat már kereskedelmi forgalomba is hozták takarmánykeverékek részeként, különösen Európában (HTTP4).

A *Festulolium* hibridek a szántóföldön is a szülőfajok közötti jelleget mutatnak, vagyis jobban tűrik a telet és az aszályt, mint a tiszta *Lolium* fajták, ugyanakkor gyorsabban kezdenek nőni tavasszal és jobb minőségű takarmányt adnak, mint a *Festuca* fajták. Mindez nagyon értékesé teszi őket a klímaváltozás kihívásai közepette, hiszen várhatóan növekszik az igény a szélsőségeket is elviselő, de nagy hozamú takarmánynövények iránt (HTTP5).

A *Festulolium* hibridek előállítására nem csak gyakorlati, de kutatási szempontból is érdekes. Általuk vizsgálható, hogyan viselkedik két evolúciósan közeli, de mégis különálló genom egy közös sejtben, és hogyan történik az úgynevezett genomösszeillesztés (genome alignment). A citogenetikai vizsgálatok kimutatták, hogy a *Festulolium* hibridekben a *Lolium* és *Festuca* eredetű kromoszómák általában elkülönülten párosodnak (homeológ kromoszóma-párosodás) (Kopecký et al., 2008), de előfordulhatnak rekombinációk is közöttük (Pašakinskienė et al., 1998). Ez hosszú távon új génkombinációkhoz vezethet, és potenciálisan létrejöhetnek stabil, mindkét szülőnél különböző genommintázatú új fajok. Valójában a természetben is ismerünk olyan eseteket, amikor a két nemzetség rendszertani besorolása megkérdőjelezhető. Korábban már említettük, hogy egyes vizsgálatok a széleslevelű csenkeszek egy részét (*Festuca* subgen. *Schedonorus*) külön nemzetségnek veszik (ez esetben *Lolium arundinaceum* néven hivatkoznak a nádképző csenkeszre), ami szintén a *Festuca* és *Lolium* nemzetség közötti szoros kapcsolatot jelzi (Darbyshire, 1993; Inda et al., 2008; Hand et al., 2010).

4.2.8. Alkalmazott genetika

4.2.8.1. Aszály- és sótűrési nemesítése

A klímaváltozás és az egyre gyakoribb szélsőséges időjárás miatt a szárazságtűrés és sótűrési javítása a pázsitfű-nemesítés központi kérdésévé vált. A *Festuca* nemzetség fajai eredendően sok tekintetben jól viselik a kedvezőtlen körülményeket. Több fajuk őshonos száraz sztyeppéken és szikes talajokon, így genetikai alapjaikban megvan a stressztolerancia. Például a *F. arundinacea* egy közepesen sótűrő faj, mivel – kb. 10 dS/m talajszalinitásig elviseli a sót, ami a legtöbb pázsitfűféléhez képest magasabb toleranciát jelent (Gao és Li, 2014; Pawłowicz et al., 2018). Hasonlóképpen a *F. rubra* fajcsoport is kiemelkedően jól tűri a sót. Korábbi vizsgálatokban kimutatták, hogy a *F. rubra* bizonyos változatai hasonló sótűrést mutatnak, mint a szívós angol perje (*Lolium perenne*) vagy a nádképző csenkesz (*F. arundinacea*) (Harivandi és Marcum, 2008, Diédhiou et al., 2009). A nemesítés során ezt a meglévő variációt hasznosítják úgy, hogy a legellenállóbb genotípusokat szelektálják tovább. Például a tengerparti sólepárlók közelében élő *F. rubra* populációkból szelektált genotípusok kevesebb nátriumot halmoznak fel a szöveikben (ion-exklúzió mechanizmus) és magasabb K^+/Na^+ arányt tartanak fenn, így jobban tolerálják a sós közegeket (Rozema et al., 1978, Marcum, 2007, Jalali et al., 2010.). E tulajdonságokat keresztezéses nemesítéssel igyekeznek átvinni a gyepgazdálkodásban használt fajtákba (Marcum, 2007, Braun et al., 2020).”.

A sovány csenkesz (*F. pseudovina*) hazánkban kifejezetten a szikes gyepek jellegzetes gyepek alkotója (Kun és Molnár, 2008). A faj stressztoleranciáját jól mutatja, hogy az említett szikes élőhelyek alacsony szervesanyag- és víztartalmú, valamint nagy sókoncentrációjú talajokon alakultak ki, (Szabó et al., 2017). A fajon eddig elvégzett genetikai szerkezet elemzés alapján, a *F. pseudovina* csoport xerofita taxonjai közeli rokonságot mutatnak egymással, amely tükrözi a száraz, szikes élőhelyekhez való hosszú távú adaptációjukat (Angelov, 2013) A jövőben eme tulajdonságát fellehet használni a nemesítésben.

Ez is jól példázza, hogy szárazságtűrés javításában a csenkeszek értékes génforrást jelentenek. A *F. arundinacea* mélyre hatoló gyökérzettel és nyári szárazság idején való inaktivitással reagál a vízhiányra (Huang & Gao, 2000). A nemesítésben felhasználják például a mediterrán eredetű *F. arundinacea* vonalakat, amelyek nagyobb fokú nyári inaktivitást mutatnak, mint az északibb típusok – ez a tulajdonság segíthet túlélni a hosszan tartó aszályos időszakokat (Volaire és Lelièvre, 2001; Volaire, 2002; Norton, et al., 2009). Nemesítési programokban kereszteznek kontinentális és mediterrán ökotípusú területekről származó nádképző csenkeszeket, majd a hibrid utódokból válogatják ki azokat, amelyek egyszerre bírnak jó hozammal és kiemelkedő aszálytoleranciával (Talukder et al., 2018). Emellett folyamatban van számos QTL (quantitative trait loci) azonosítása, amelyek a csenkeszekben a szárazságtűrés komponenseit (pl. gyökérmélység, vízmegkötő képesség, ozmotikus védekezés) befolyásolják (Yamada et al., 2004). Mihelyt e QTL-ekhez kapcsolódó markereket találnak, lehetővé válik a marker-asszisztált szelekció, azaz már fiatal korban, DNS-vizsgálattal kiszűrhetők a jobbnak ígérkező genotípusok (Yamada et al., 2004.; Xu és Crouch, 2008).

Černoch és Kopecký 2020-as átfogó kísérletben például több tucat *Festuca* és *Lolium* genotípus szárazság utáni regenerációs képességét hasonlították össze, és jelentős különbségeket találtak a faji hovatartozás és ploideaszt szint függvényében. Az ilyen kísérletek eredményeit ezután alátámasztják a további laboratóriumi vizsgálatokkal (pl. levélpotenciál mérése, antioxidáns enzimek aktivitása) (Volaire, et al., 1998; Perlikowski et al., 2016)., illetve molekuláris elemzéssel (stresszfehérjéket kódoló gének expressziójának vizsgálata) (Kosmala et al., 2012; Perlikowski et al., 2014; Perlikowski et al., 2016). A komplex megközelítés – a fiziológiai, molekuláris és genetikai adatok integrálása – lehetővé teszi, hogy a nemesítésben nagy biztonsággal azokat a vonalakat válasszák ki, amelyek a szántóföldön is túlélnek és megfelelő hozamot hoznak extrém körülmények között (Humphreys és Thomas, 1993; Xu és Crouch, 2008). A *Festuca* fajok aszály- és sótűrése már alaptól jobb sok más pázsitfűnél, de a

meglévő genetikai variabilitás kiaknázásával és célzott keresztezésekkel ezt tovább fokozható (Volaire et al., 1998).

4.2.8.2. A takarmányozási érték növelése

A csenkeszek nemesítésének másik fő iránya a takarmányminőség javítása. A *Festuca* fajok általában szívósak és bőtermők, viszont némelyikük (különösen a nagyobb csenkeszek) leveli durvábbak, rostosabbak, így kevésbé könnyen emészthetők a kérődzők számára, mint például a puhább levelű perjefélék. A nemesítők célja ezért kettős. Megőrizni a csenkeszek jó hozamát és ellenálló képességét, ugyanakkor közelíteni takarmányértéküket a perjékéhez.

Az egyik stratégia a már korábban tárgyalt *Festulolium* hibridek létrehozása és felhasználása, hiszen ezek kombinálják a két szülőfaj előnyeit (Catalán et al., 2004). A jelenleg forgalomban lévő *Festulolium* fajták többsége kifejezetten jó takarmányozási tulajdonságokkal bír, mint a magas fehérjetartalom, a kedvező rost/fehérje arány és jó emészthetőség jellemzi őket, miközben élettartamuk és perzisztenciájuk felülmúlja a szülőfajokat (HTTP 1). Ennek következtében a *Festulolium* hibridek megtartják a két szülőfaj legkedvezőbb és legelőnyösebb tulajdonságait, ami különösen értékessé teszi őket az intenzív állattenyésztésben, ahol a nagy hozamú, de igénytelen gyeptakarmány a cél.

A kutatások másik iránya a csenkeszek beltartalmának genetikai módosítását célozza. A takarmány minőségét rontó egyik fő tényező a magas *lignin* és rosttartalom, ami csökkenti a fű emészthetőségét. A nemesítésben ezért törekednek alacsonyabb rosttartalmú fajták előállítására. Kísérletek folynak például alacsony lignintartalmú egyedek szelektálására vagy előállítására (kémiai mutagenézissel), illetve a ligninszintézis útvonalat szabályozó gének befolyásolására klasszikus keresztezéssel és biotechnológiai úton is (Chen és Dixon, 2007; Jung et al., 2012; Katoch és Tripathi, 2020). Már sikerült azonosítani néhány olyan QTL-t és gént (pl. egy bizonyos O-metil-transzferáz gén allélját), amely összefügg a lignintartalom csökkenésével (Chen et al., 2003) – az ilyen alléleket próbálják bevinni új fajtákba. Ezzel párhuzamosan a vízoldható szénhidrátok (cukrok) arányának növelése is cél, mivel a magas cukortartalmú fű javítja a bendőfermentáció hatékonyságát (Turner et al., 2001; Miller et al., 2001). Az Egyesült Királyságban sikerült olyan magasabb szénhidrátartalmú fajtákat nemesíteni (például: *AberDart*, *AberMagic Expo*), amelyek több Új-Zélandon végzett tesztelés alapján a magas cukortartalmuk révén javítják a takarmány minőségét (Parsons et al., 2013, Rasmussen et al., 2009).

Fontos szempont a toxikus alkaloidok kérdése is a csenkeszek takarmányozási értékénél. Mint említettük, a nádképű csenkesz gyakran endofita gombával él együtt, amely ergot alkaloidokat (pl. ergovalint) termelhet (Dirihan et al., 2016, Schardl et al., 2013). Ezek az anyagok a szarvasmarháknál a festucosis/fescue foot nevű mérgezést okoznak (étvágytalanság, hőstressz, szaporodási problémák, végtag betegségek) (Schardl et al., 2013). Ennek megelőzésére fejlesztették ki a korábban már említett “barátságos endofita” technológiát. Az így előállított mesterségesen oltott fajták (pl. MaxQ® technológiával) már kereskedelmi forgalomban vannak az USA-ban és Ausztráliában, és jelentősen javították a marhák súlygyarapodását a hagyományos, vad endofitás fajtákhoz képest (Gunter és Beck., 2004, Beck et al., 2008, Allen et al., 2021).

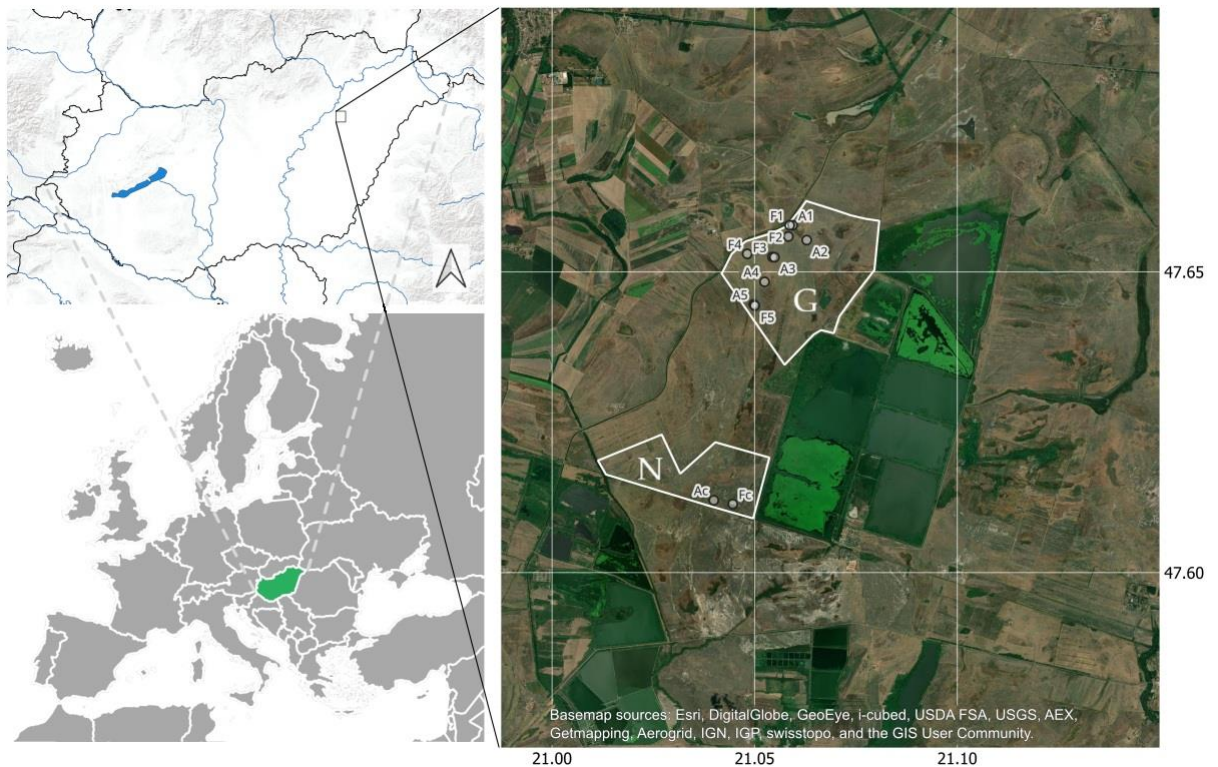
5. Anyag és módszer

5.1 Cönológia vizsgálatok

5.1.1. Mintaterületek

5.1.1.1 Hortobágy

Hortobágyi kutatásainkat a 523 ha területű Nagy-Kecskés legelőn végeztük (1. ábra), ahol az ürmös szikespuszta (*Artemisia santonici-Festucetum pseudovinae* Soó in Máthé 1933 corr. Borhidi 1996) (2. ábra), és az Ecsetpázsitos sziki rét (*Agrostio stoloniferae–Alopecuretum pratensis* Soó 1933 corr. Borhidi 2003) (3. ábra) vegetációját vizsgáltuk, amit 172 magyar szürke szarvasmarha tehénnel és szaporulatával legeltetnek. Az átlagos legelőterhelés 0,46 ÁE/ha (Szentés et al. 2025).



1. ábra A vizsgált mintaterület a Hortobágyon (G: legeltetett terület, N: nem legeltetett terület, F: száraz szikes rét, A: közepesen nedves szikes rét, c: kontroll; 1: 50 m, 2: 250 m, 3: 500 m, 4: 1000 m, 5: 1700 m távolság a legelőállás körül: Szentés et al. 2025)

Mivel a cönológiai felvételezések során a legeltetési nyomás során bekövetkezett változások nyomon követése fontos cél volt, ezért a felvételek, a nagy legelőterület lehetőségével élve, öt csoportban készültek 2024. május 25-n és 2024. november 7-n:

- ❖ 1. az állattartó telephez közel 50 m,

- ❖ 2. a karámoktól 250 m-re,
- ❖ 3. a karámoktól 500 m-re,
- ❖ 4. a karámoktól 1000 m-re,
- ❖ 5. a karámoktól 1700 m-re,
- ❖ Nem legeltetett kontroll terület.



2. ábra ürmös szikespuszta. *Artemisia santonici-Festucetum pseudovinae* Soó in Máthé 1933 corr. Borhidi 1996



3. ábra ürmös Ecsetpázsitos sziki rét: *Agrostio stoloniferae-Alopecuretum pratensis* Soó 1933 corr. Borhidi 2003

5.1.1.2 Duna-Tisza Köze (Kunpeszér)

Kunpeszér környezetében juhokkal legeltettek. Ezen a területen lehetett a hortobágyi régióhoz hasonló eltérő legeltetési nyomásnak kitett és homoki területet vizsgálni. A cönológiai felvételeket a karámtól, az állattartó teleptől távolodva három csoportban lehetett rendezni (4. ábra). Az első leginkább legeltetésnek kitett terület a Vitézsor volt, ami korábban szőlő terület volt. Innen haladtunk a nemzeti park által is a legértékesebbnek ítélt homoki területek felé, ahol még legeltetnek, de csak kis intenzitással.



4. ábra A vizsgált mintaterület Kunpeszér környékén (A: 0-50 m; B: 50-150 m; C: 150 m-)

Az állattartó telephez közel (0-50 m), a bekerített karámokban készült felvételek. Ez a Vitézsor volt (5. ábra).

B. Az intenzíven igénybe vett területek, a karámoktól 50-150 m-re.

C: A legeltetési nyomásnak legkevésbé kitett terület. A 150 m-nél távolabbi területek, az állatok ritkábban tartózkodnak.



5. ábra A legnagyobb legeltetési nyomásnak kitett mintaterület



6. ábra A közepes legeltetési nyomásnak kitett mintaterület Festuca tomnii tővel



7. ábra A legeltetési nyomásnak legkevésbé kitett terület.

5.1.2. A cönológiai felvételezés módszere

A kvadrátokat Braun-Béanquet (1964) módszerével készítettük, a borítási értéket %-ban adtuk meg. A védett fajok mellett különös figyelmet fordítottunk az invazív, és a cserjésedést előidéző fajokra. A fajnevek Király (2009) nomenklatúráját követik, a társulás nevek használatakor Borhidi (2003) rendszerét vettük alapul. Minden terület kategóriában 10-10 db 4×4 m-es felvétel készült.

5.1.3. A vizsgálat során használt ökológia mutatók

5.1.3.1 Természetvédelmi értékkategóriák

A mintaterületek természetességi állapotát és ezek tendenciáit Simon (2000) **természetvédelmi értékkategóriái (TVK)** alapján értékeltük.

A terület vegetációjának az állapota jól jellemezhető ezen kategóriák megoszlásával. Jól tükrözi a természetes állapottól való eltérést, a degradáltságot, esetleg zavartságot, de mellette a lokális viszonyok figyelembevétele is ajánlott.

Természetes állapotra utaló fajok:

- U: Unikális fajok
- KV: Fokozottan védett fajok
- V: Védett fajok

E: Társulás alkotó fajok
K: Kísérő fajok
TP: Pionír fajok
Degradációra utaló fajok:
A: Adventív fajok
TZ: Zavarástűrők
GY: Gyomfajok
G: Gazdasági növények

A növények szociális magatartási típusai egy Borhidi (1993) által kidolgozott **Szociális magatartás típusok (SBT)** rendszer. A növényfajok szociális magatartás típusai a növényfajoknak a társulásokban betöltött szerepén alapulnak. A növények termőhelyéhez való kapcsolódási módját, a kapcsolódás információtartalmát és a kapcsolódás természetességét fejezik ki.

1. Természetes kompetitorok: C (+5)

Természetes társulások vagy azok valamely szintjének domináns fajai.

2. Stressztűrők: ST

- Szűk ökológiájú stressztűrők = specialisták S (+6)

Valamely termőhelyi feltétel vagy termőhelytípus érzékeny indikátorai, valamint valamely társulás, illetve társuláscsoport karakterfajai.

- Tág ökológiájú stressztűrők = generalisták G (+4)

Különböző termőhelyen és növénytársulásban megélnek, de az antropogén zavarást rosszul tűrik.

3. Ruderálisok:

- Természeti tényezőktől zavart termőhelyek növényei = természetes pionírok: NP (+3)

Az abiotikus termőhelyi feltételek szélsőségeit jól tűrik, a társulások regenerációs folyamatainak fontos eszközei, stabilitás megőrző képességük azonban csekély.

- Emberi tényezőktől zavart termőhelyek növényei

a. Természetes termőhelyek zavarástűrő növényei: DT (+2)

Tartós növénytársulások destrukciója után meginduló másodlagos szukcesszió pionír elemei, valamint a mesterséges létesítmények szubsztrátumainak benépesítésében résztvevő évelő növények tartoznak ide.

b. A honos flóra antropofil növényei (honos gyomfajok): W (+1)

Tartós antropogén hatás alatt álló mesterséges termőhelyek növénytársulásainak növényei.

c. Antropogén tájidegen elemek

Meghonosított és kivadult haszonnövények: I (-1)

Behurcolt gyomok (adventív elemek): A (-1)

d. Másodlagos termőhelyek kompetitorai

A honos flóra ruderalis kompetitorai: RC (-2)

A természetes flóra domináns gyomjai, a termőhely átalakítására és a szukcesszió irányának megváltoztatására képesek.

Tájidegen, agresszív kompetitorok: AC (-3)

Agresszív tájidegen inváziós fajok, táj és flóraidegen növények, melyek képesek arra, hogy uralkodóvá váljanak.

5.1.3.2 Relatív ökológiai mutatók

A relatív ökológiai indikátor értékek közül Borhidi (1995) alapján a következőket alkalmaztuk: relatív talajvíz, illetve talajnedvesség (WB), relatív nitrogénigény (NB).

A nitrogénigény relatív értékszámai (NB):

1. Steril, szélsőségesen tápanyagszegény helyek (pl. tőzegmohalápok) növényei
2. Erősen tápanyagszegény termőhelyek növénye
3. Mérsékelt oligotróf termőhelyek növényei
4. Szubmezotróf növények élőhelyei
5. Mezotróf növények élőhelyei
6. Mérsékelt tápanyag gazdag termőhelyek növényei
7. Tápanyagban gazdag termőhelyek növényei
8. Trágyázott talajok nitrogén-jelző növényei
9. Túltrágyázott hipertróf termőhelyek (pászortanyák), romtalajok növényei (BORHIDI 1995)

A relatív talajvíz- illetve talajnedvesség indikátor számai (WB):

10. A relatív talajvíz- illetve talajnedvesség indikátor számai Ellenberg (1964) 12 fokú skálája szerint készültek (BORHIDI 1995).
11. Erősen szárazságtűrő növények gyakran teljesen kiszáradó, vagy huzamosan szélsőségesen száraz (sziklai, félsivatagi jellegű) termőhelyeken.
12. Szárazságjelző növények hosszú, száraz periódusú termőhelyeken.
13. Szárazságtűrő növények, melyek alkalmilag üde termőhelyeken is előfordulnak.
14. Félszáraz termőhelyek növényei.
15. Félüde termőhelyek növényei.
16. Üde termőhelyek növényei.
17. Nedvességjelző növények, súlypontosan jól átszellőzött, nem vizenyős talajok növényei.
18. Nedvességjelző, de rövid elárasztást is eltűrő növények.
19. Talajvízjelző növények, súlypontosan átitatott (levegőszegény) talajokon.
20. Változó vízállású, rövidebb ideig kiszáradó termőhelyek vízi növényei.
21. Vízben úszó, gyökerező vagy lebegő vízi szervezetek.
22. Alámerülő vízi növények (BORHIDI 1995).

5.1.3.3. Pignatti-féle életforma-kategóriák

Az életforma elemzést Pignatti (2005) életforma típusai alapján végeztük el. A következő kategóriákat alkalmaztuk:

Évelő fajok

H scap	scapose hemicryptophytes (felemelkedő szárú évelők)
H caesp	caespitose hemicryptophytes (gyepes évelők)
H ros	rosulate hemicryptophytes (tőlevélrózsával rendelkező évelők)
H rept	reptant hemicryptophytes (tarackkal, indával vagy gyöktörzsszel rendelkező évelők)
H bienn	biennial hemicryptophytes (kétéves fajok)
G bulb	bulbose geophytes (gumókkal rendelkező geofiták)
G rhiz	rhizome-geophytes (rizómával rendelkező geofiták)
G rad	rootbudding geophytes

Egyévesek

T scap	scapose therophytes (egyéves felemelkedő szárú fajok)
T caesp	caespitose therophytes (egyéves gyepes fajok)
T rept	reptant therophytes (tarackkal, indával vagy gyöktörzsszel rendelkező egyévesek)

Törpecserjék

Chfrut	frutescens chamaephytes
Chrept	reptant chamaephytes (kúszó szárú törpecserjék)
Chsucc	succulent chamaephytes (pozsgás hajtású törpecserjék)

5.1.3.4. Produkció és takarmányérték becslés

A fajokra alkalmazott gyepgazdálkodási kategória értékeinek feldolgozásakor is TASI (2000, 2007, 2018, 2020) jelöléseit alkalmaztuk.

A gyepprodukció becslése a Balázs-féle (BALÁZS 1960) módszer szerint a következő képlet alapján történt:

$$P = ((M-s) \cdot B_M \cdot b) / 100$$

P: produkció [Kg/ha]

M: gyepmagasság [cm]

s: tarlómagasság [cm]

B_M: gyep esetében 400 [kg/ha]; lucernás esetében 470 [kg/ha]

b: borítási % [%]

Az átlagos gyepmagasság és az összborítottság ismeretében (április-szeptember) megbecsültük az éves terméshozamot, ennek időbeli eloszlását, és ez alapján a gyeppek állat eltartóképességét. Szarvasmarhák esetében 60 kg/nap zöldtömeeggel és 210 napos legeltetési idővel, juhoknál 7 kg/nap zöldtömeeggel és 210 napos legeltetési idővel, lovaknál 80 kg/nap zöldtömeeggel és 180 napos legeltetési idővel számoltunk.

Az egyes gyeppek takarmányértékét (Balázs 1960; Briemle et al. 2002; Klapp et al. 1953) a következő képlet alapján számoltuk ki:

$$TÉ = ((a \cdot A + b \cdot B + c \cdot C \dots) / 100) \cdot \underline{x}$$

TÉ: A gyep takarmány értéke

a, b, c...: A fajok takarmányérték kategóriái

A, B, C...: A fajok borítása

x: A fajok összborítása

Az egyes 0,5 × 0,5 m-es nyírás mintákat TASI (2000, 2007, 2018, 2020) csoportosítása alapján válogattuk szét, és adtuk meg az összetevők mennyiségét. Ezek a következők:

1. gyephasznosítás szempontjából fontos pázsitfűvek,
2. gyephasznosítás szempontjából fontos pillangósok,
3. savanyúfűvek és egyéb egyszikűek,
4. gyephasznosítás szempontjából közömbös kétszikűek,
5. szúrós növények,
6. avar.

5.1.3.5. Statisztikai vizsgálatok módszerei

A különböző csoportokba tartozó fajok borítottsági értékeinek elemzésére nem parametrikus statisztikai módszert alkalmaztunk, mivel ezek a változók a Shapiro-Wilk-teszt szerint nem voltak normális eloszlásúak ($p < 0,05$). Ennek megfelelően a nem-parametrikus Kruskal-Wallis-tesztet ($\alpha = 0,05$) használtuk, és a nem-parametrikus Dunn-tesztet Bonferroni korrekcióval a többszörös páronkénti összehasonlításokhoz. Minden statisztikai eljárást az XL-

STAT (Addinsoft, N.Y., USA 2016; UShey et al. 2024) szoftverrel végeztünk. Ezen elemzések adatainak a közzétevése folyamatban van.

A vegetáció diverzitásának méréséhez Shannon és Simpson diverzitást használtunk (Tóthmérész 1995).

5.2 Genetikai vizsgálatok

5.2.1. Ploid vizsgálatok

A vizsgálataink alapját képező egyedeket a Dunát követve 5 helyszínről lettek begyűjtve. A mintavételi területek és fajok a következők voltak: *Festuca vaginata* – Homoktövis természetvédelmi terület, továbbiakban Homoktövis TT, *Festuca pseudovaginata* – Homoktövis TT, *Festuca tomani* – Homoktövis TT, *Festuca brevipila* – Barcs, *Festuca rupicola* – Györszentiván, *Festuca javorkae* – Csenke (Čenkov), *Festuca wagneri* – Kunbaracs.

A mintavételi helyekről 2018-ban és a külföldi gyűjtések esetében 2019-ben gyűjtött élő töveket a Szent István Egyetem Genetikai Kísérleti terén ültettük be. Minden egyedből legalább 6 tövet ültettünk be, ahol a sorokat és a beültetett egyedeket is sorszámmal láttuk el. Ezeket a töveket alkalmaztuk a morfológiai és a genetikai vizsgálatok során is. Minden termőhelyről egy sorba kerültek a tövek a sorokat és a töveket is megszámozva.

Az anatómiai vizsgálatokat a citogenetikai adatok egészítik ki. A ploiditási szint (kromoszómaszám) meghatározása áramlási citometriás vizsgálatokkal történik (Qiu et al., 2019). A különböző ploiditási szintek (diploid, tetraploid, hexaploid stb.) gyakran korrelálnak a morfológiai jellegekkel, az ökológiai niche-sel és a reprodukív izolációval (Šmarda, 2008; Šmarda et al., 2008). A ploid szint vizsgálathoz fiatal, zöld, életképes levelekből 100 mg-ot vágunk le mintánként, minden vizsgálatra szánt taxonból. Összesen 101 egyeddel dolgoztunk. A flow citometriás mérések a Szegedi Gabonakutatóban történtek, Lantos és mtsai. (2012) módszere alapján a CytoFLEX Flow Cytometer (Beckman Coulter Inc., Brea, Kalifornia, USA) műszerrel. A mintákat részben Doležel et. al 1989-es protokollja alapján készítették elő. A mintákat homogenizátorral Galbraith pufferbe aprították, majd 20 mikronos szűrőn szűrték át. A mintákon RNáz kezelést alkalmaztak 60 percen át, majd 40 mikroliter 1 mg/ml Propidium jodid oldattal festették 30 percig szobahőmérsékleten.

A propidium jodid stationerikusan kapcsolódik a vizsgált egyed nukleotidjaihoz és fluoreszcensként viselkedik. A fluoreszcensek mennyisége megegyezik a sejtből található DNS mennyiségével. A műszerbe bekerülve az adott minta egy csőbe kerül melyben köpenyfolyadék található. A köpenyfolyadék koncentrikus körökben veszi körül a mintafolyadékot, melynek

hatására a sejtek egyesével érkeznek kapillárisokba. A kapillárisokban lézer világítja meg a sejteket és beépített szenzorok detektálják a szórt és a visszavert fényt. A szórt fény a sejt méretét detektálja, illetve jelzi az áthaladását. A fluoreszcens által adott hullámhosszon visszavert fény pedig a sejtben található DNS határozza meg. Az adatokat a számítógép értékelése után grafikonon jelenik meg. Melyen az x tengely a relatív DNS-tartalmat, míg az y tengely az adott időben áthaladt sejt számot méri.

Referenciának a Homoktövis TT-en gyűjtött, bizonyítottan diploid *Festuca vaginata* egyedek ploidvizsgálati grafikonját használtuk.

5.2.2. Filogenetikai vizsgálatok

5.2.2.1. DNS-izolálás, -amplifikálás és -szekvenálás

A molekuláris genetikai markerek, mint például a riboszomális DNS belső transzkribált spacer (ITS) régiója vagy a kloroplasztisz *trnL* (UAA) intronja, fontos információkkal szolgálhatnak a filogenetikai kapcsolatokról. A filogenetikai vizsgálatokhoz a teljes genomi DNS-t a vizsgált *Festuca* egyedek friss vagy szilikagélben szárított levélszövetéből izoláltuk, standard DNS-extrakciós protokollok (pl. DNeasy Plant Mini Kit, Qiagen) alkalmazásával. A filogenetikai analízishez három, a *Festuca* nemzetség taxonómiájában széles körben alkalmazott génrégiót választottunk ki: a sejtmagi riboszomális DNS két belső transzkribált spacer régióját (nucITS1, nucITS2) és a kloroplasztisz *trnL* (UAA) intronját.

Az ITS régió (ITS1-5.8S-ITS2) amplifikálását a KRC (forward) és ITS4 (reverz) primerekkel végeztük, a Catalán et al. (2004) által leírt protokoll alapján. A kloroplasztisz *trnL-F* régió egy szakaszának felszaporításához a Taberlet et al. (1991) által publikált 'c' (forward) és 'f' (reverz) primereket használtuk. A polimeráz láncreakciót (PCR) standard protokoll szerint végeztük, majd a sikeresen amplifikált termékeket tisztítottuk és Sanger-szekvenálással határoztuk meg a nukleotid sorrendjüket.

5.2.1.2. Szekvencia-illesztés és adatmátrix-előkészítés

A nyers szekvenciákat manuálisan ellenőriztük és szerkesztettük. A saját generálású szekvenciák kiegészítéseként homológ szekvenciákat töltöttünk le az NCBI GenBank adatbázisából, különös tekintettel az Ina et al. (2008), Catalán et al. (2004) és Torrecilla et al. (2003) munkáiban felhasznált taxonokra, hogy az eredményeket szélesebb filogenetikai kontextusba helyezhessük.

Az adathalmazok összeállítása során jelentős heterogenitást tapasztaltunk a saját és a génbanki szekvenciák között:

1. **ITS régió:** A génbanki adatok jellemzően tartalmazták a teljes ITS1-5.8S-ITS2 régiót. Mivel a saját elemzéseink fókusza az ITS1 és ITS2 régiókra irányult, az 5.8S gént kihagytuk az illesztésből, és a két spacer régiót (ITS1, ITS2) külön partícióként kezeltük a későbbi elemzések során.
2. **trnL régió:** A génbankból letöltött *trnL-F* szekvenciák gyakran a teljes *trnL* gént, annak intronját, a *trnL-trnF* intergenikus spacert (IGS) és esetenként a *trnF* gént is magukban foglalták. Ezzel szemben a saját szekvenálási eredményeink a "tggttcaagtcctctatcccc" motívumnál véget értek, így a spacer régió jelentős része hiányzott. Annak érdekében, hogy a nagyméretű, informatív értékkel nem bíró hiányzó adatok (gaps) ne torzítsák a filogenetikai számításokat, az illesztett adatmátrixot a legrövidebb, minden mintában homológ szakaszt tartalmazó régióra vágtuk. Így a filogenetikai elemzés alapját a *trnL* intron egy közös, minden minta által lefedett szakasza képezte.

A végső, kombinált adatmátrixot a MAFFT v7 programmal illesztettük, majd az illesztést manuálisan finomítottuk a BioEdit szoftverben.

5.2.1.3. Filogenetikai elemzések

A filogenetikai kapcsolatok feltárására két, eltérő statisztikai alapokon nyugvó módszert alkalmaztunk: a Maximum Likelihood (ML) és a Bayes-i inferencia (BI) módszerét. Az elemzéseket egy kombinált, három partícióra (ITS1, ITS2, *trnL* intron) osztott adatmátrixon végeztük.

A partíciókhoz tartozó legmegfelelőbb nukleotid-szubsztitúciós modelleket a PartitionFinder2 szoftverrel, a Bayes-i információs kritérium (BIC) alapján választottuk ki.

- **Maximum Likelihood (ML) analízis:** Az ML-elemzést az IQ-TREE v2 szoftverrel végeztük, 1000 ultrasnellen bootstrap replikációval a kládok támogatottságának (bootstrap support, BS) becslésére. A particionált elemzés során minden partícióhoz a korábban meghatározott optimális modellt rendeltük.
- **Bayes-i inferencia (BI) analízis:** A BI-elemzést a MrBayes v3.2.7 programmal futtattuk. Két független futtatást indítottunk, futtatásonként négy Markov-lánc Monte Carlo (MCMC) láncal. Az analízist 10 millió generáción keresztül futtattuk, a fák mintavételezése minden 1000. generációban történt. Az első 25%-ot (2.5 millió

generáció) "burn-in" fázisként elvetettük. A két futtatás konvergenciáját a Tracer v1.7 programmal ellenőriztük, biztosítva, hogy a topológia és a paraméterek stacionárius fázisba értek (az átlagos standard deviáció a split frekvenciák között < 0.01). A kládok támogatottságát a poszterior valószínűségek (posterior probability, PP) adják meg.

Kísérleti jelleggel egy alternatív ML-elemzést is végeztünk, amelyben a hiányzó adatokat (gaps) bináris karakterként kódoltuk. Mivel ez a megközelítés nem eredményezett magasabb támogatottsági értékeket a csomópontokban, a végső következtetéseket a hiányzó adatok kódolása nélküli elemzésekre alapoztuk. A kapott törzsfákat a FigTree v1.4.4 programmal vizualizáltuk és szerkesztettük.

6. Eredmények és értékelésük

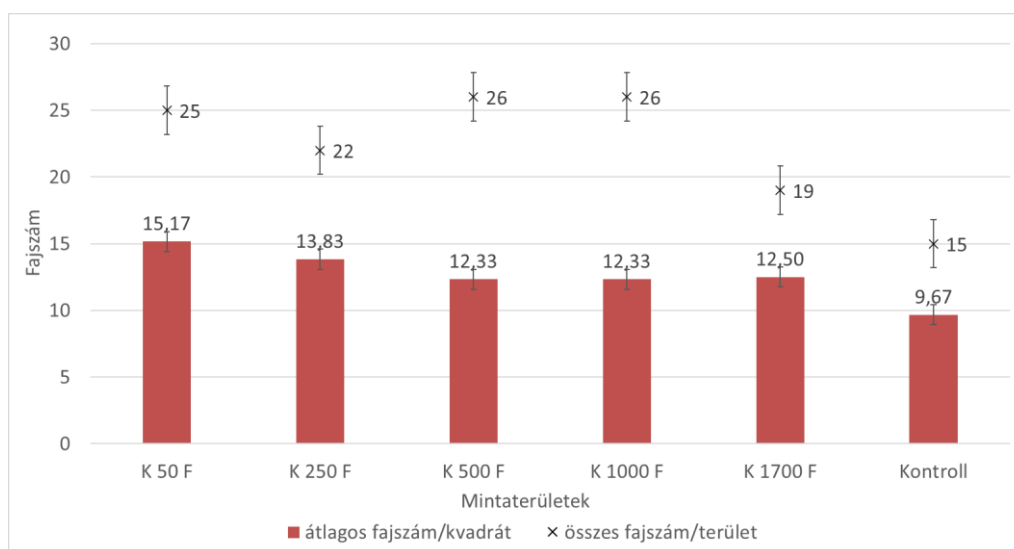
6.1. A legelők vegetációja

6.1.1. Hortobágy

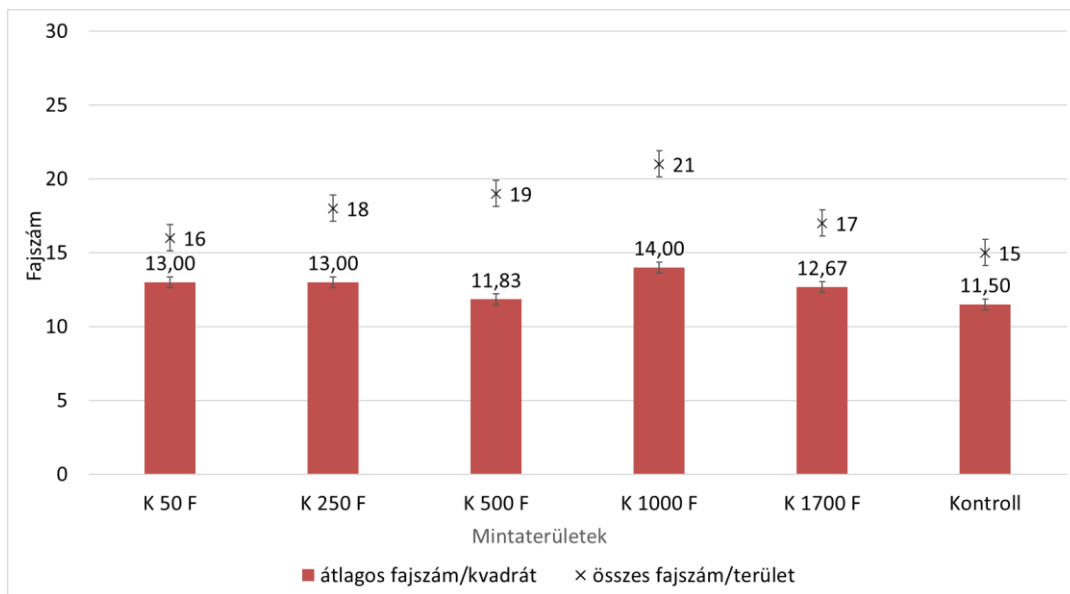
6.1.1.1. Homogenitás, kvadrátonkénti és területenkénti fajszámok alakulása

A szárazgyepi, az ürmös szikespuszta (*Artemisio santonici-Festucetum pseudovinae*) vegetáció típusban a fajszám nagyobb (1-2. ábra), mint az üde, ecsetpázsitos sziki rét (*Agrostio stoloniferae-Alopecuretum pratensis*) állományokban (3-4. ábra). A két vegetációtípusban azonos tendencia, hogy a tavaszi felvételek fajgazdagabbak, mint az őszi felvételek, és hogy a kontroll felvételek a legkevésbé fajgazdagok.

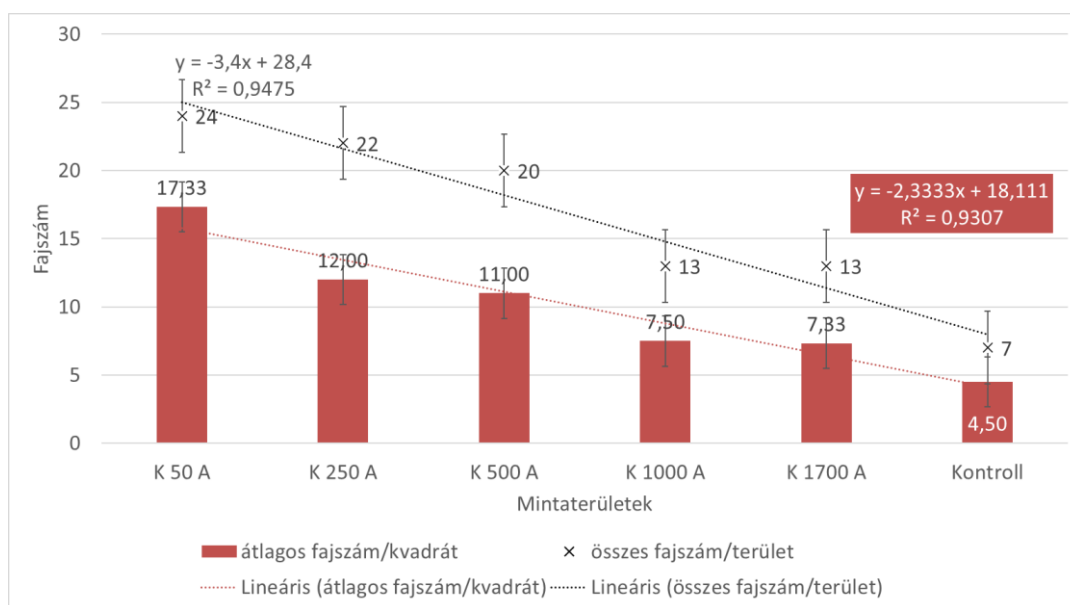
A két vizsgált vegetációtípusban meghatározó különbség, hogy a karámtól való távolság során a fajszám alakulás eltérően alakul. Kvadrátonkénti és területenként is a homogenitás alakulása különbözik a két vizsgált vegetációtípusban. Az ürmös szikespuszta (száraz gyep) esetében a fajszámok jelentősen nem változnak (8-9. ábra). A sziki rét (üde gyep) állományokban viszont a fajszámok a távolsággal párhuzamosan csökkennek (10-11. ábra), mind a két aspektusban. Ezen túl a két vegetáció típusban jelentős eltérések tapasztalhatók az eltérő legeltetési nyomás alatt álló területek, a karámtól való távolságok, az eltérő legeltetési nyomás alatt álló területek, függvényében. A szikes legelő (száraz gyep) a karámtól való távolság függvényében nincs jelentős változás. A kontroll területen, ahol nem legeltetnek a fajszám mind a két időszakban jelentősen a legalacsonyabb a legeltetett területen tapasztaltaknál.



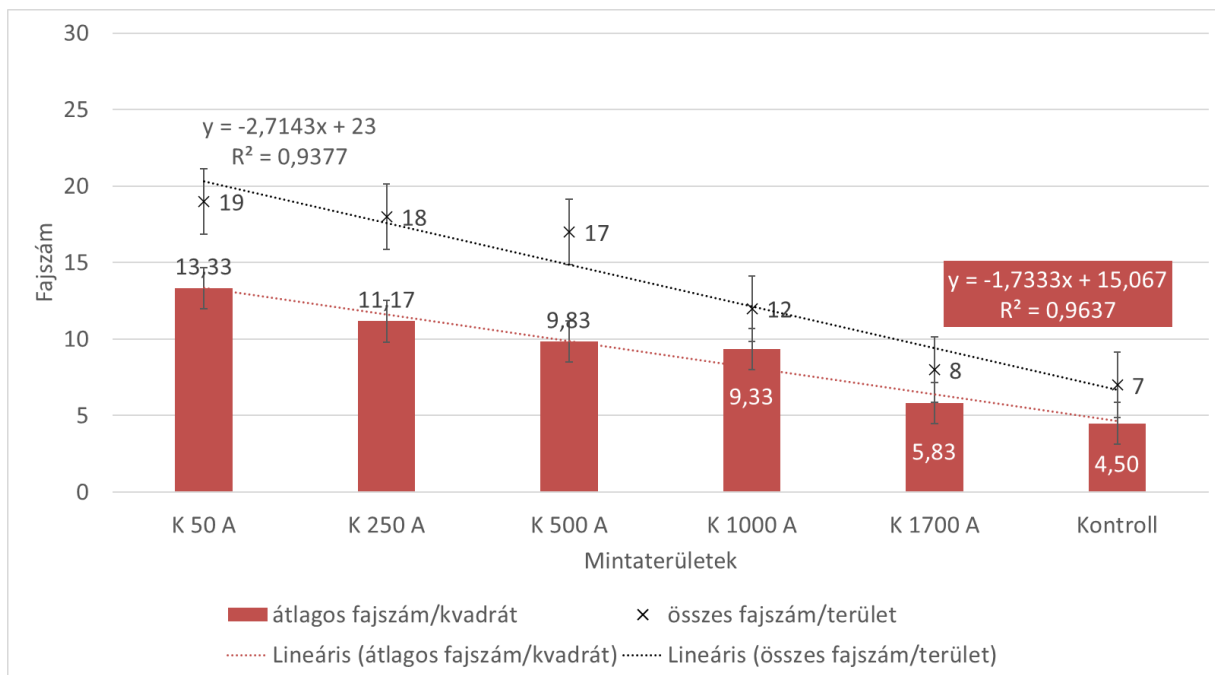
8. ábra A Nagy-kecskés terület ürmös szikespuszta fajszámai a tavaszi aspektus idején a karámtól való távolság függvényében



9. ábra A Nagy-kecskés terület ürmös szikespuszta fajszámai az őszi aspektus idején a karámtól való távolság függvényében



10. ábra A Nagy-kecskés terület ecsetpázsitos sziki rét fajszámai a tavaszi aspektus idején a karámtól való távolság függvényében

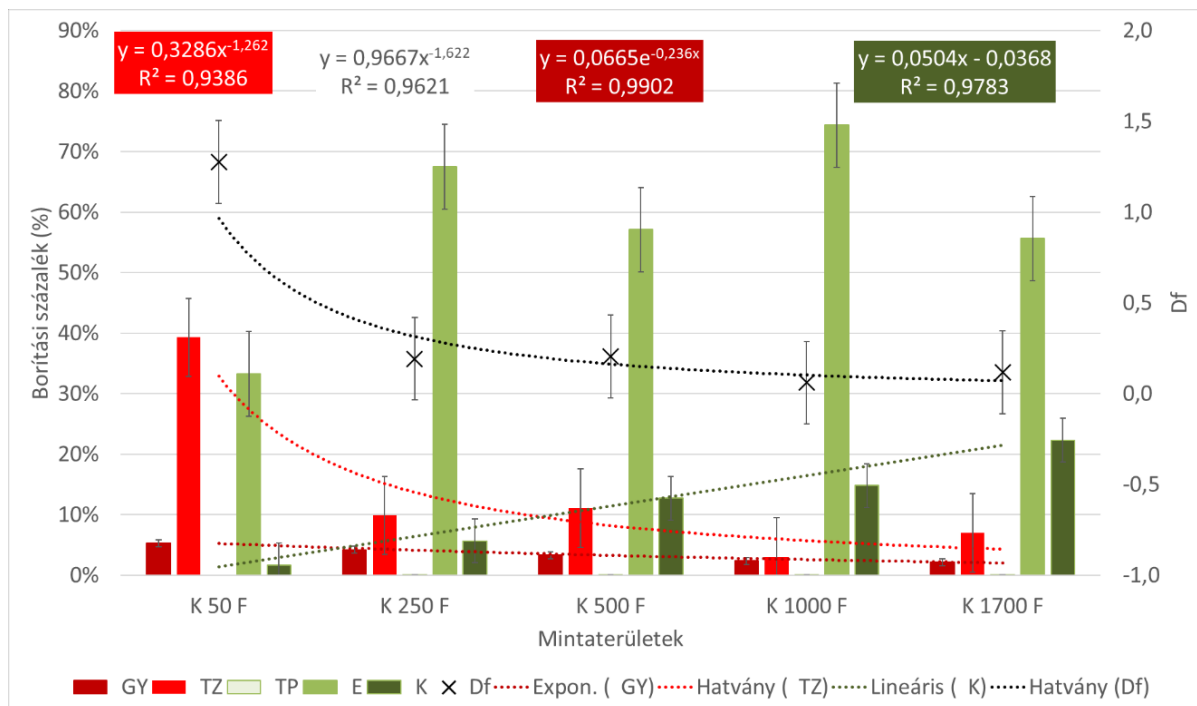


11. ábra A Nagy-kecskés terület ecsetpázsitos sziki rét fajszámai az őszi aspektus idején a karántól való távolság függvényében

6.1.1.2. A fajok természetvédelmi érték kategóriák (TVK) szerinti megoszlása a vizsgált vegetáció típusokban

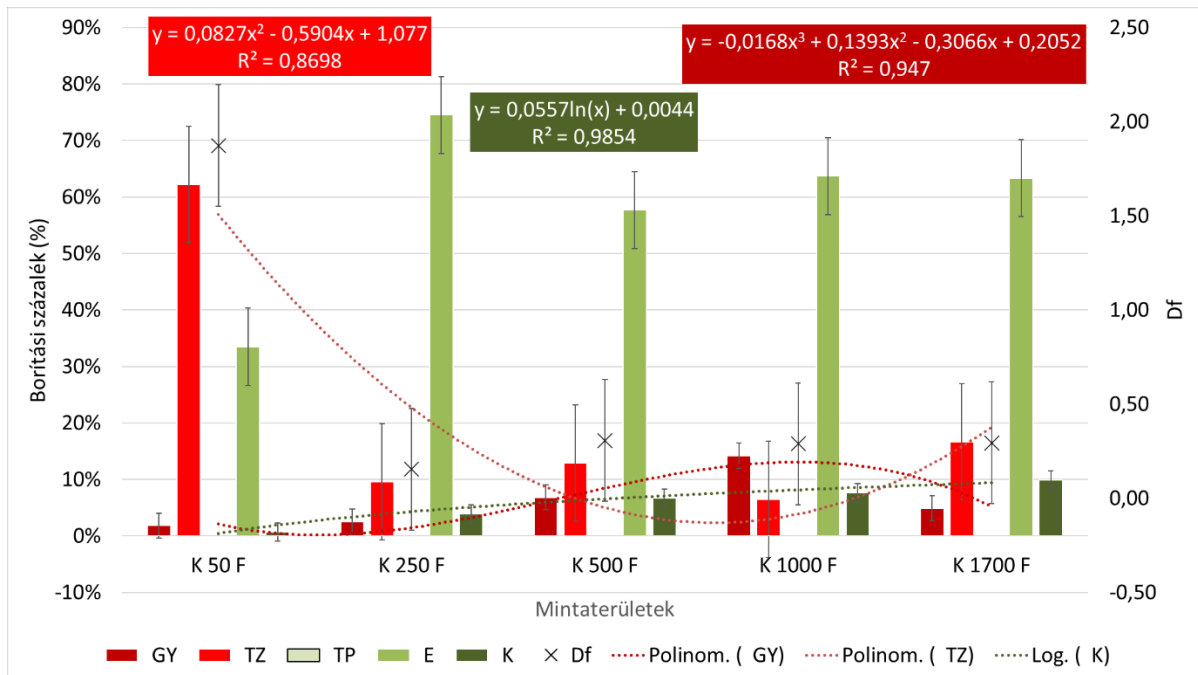
A területek értékelésekor nem csak a fajszám, hanem a fajösszetétel is rendkívül fontos. A vegetáció természetességének a megállapítására a gyepeképzőfajok alapján Simon (2000) természetvédelmi kategóriát (TVK) alkalmaztuk, ami a degradált és a természetes fajokat jól elkülöníti.

Az ürmös szikespuszta (száraz gyepek) vegetációtípus tavaszi aspektusában a degradációs fok, alapján hatványos az adatok trendje (12. ábra), annak ellenére, hogy némi ingadozás mutatkozik, mert az 500 m távolságban lévő felvételeknél magasabb az érték, de a távolság függvényében mégis csökkenés jellemző. A gyomfajok (GY) esetében exponenciális csökkenés mutatható ki. A természetes zavarástűrő (TZ). A társulás természetességét leginkább kifejező kísérő fajok esetében lineáris növekedés jellemző. Az állományalkotó (E) fajok tekintetében a domináns pázsitfűvek, így a *Festuca pseudovina* és az *Alopecurus pratensis* is ebbe a kategóriába tartozik, és ezen fajok borítási értékei lesznek a meghatározók.



12. ábra A Nagy-kecskés ürmös szikespuszta vegetációt alkotó fajok természetvédelmi mutatói (TVK) alapján történő megoszlása a tavaszi aspektus idején a karántól való távolság függvényében

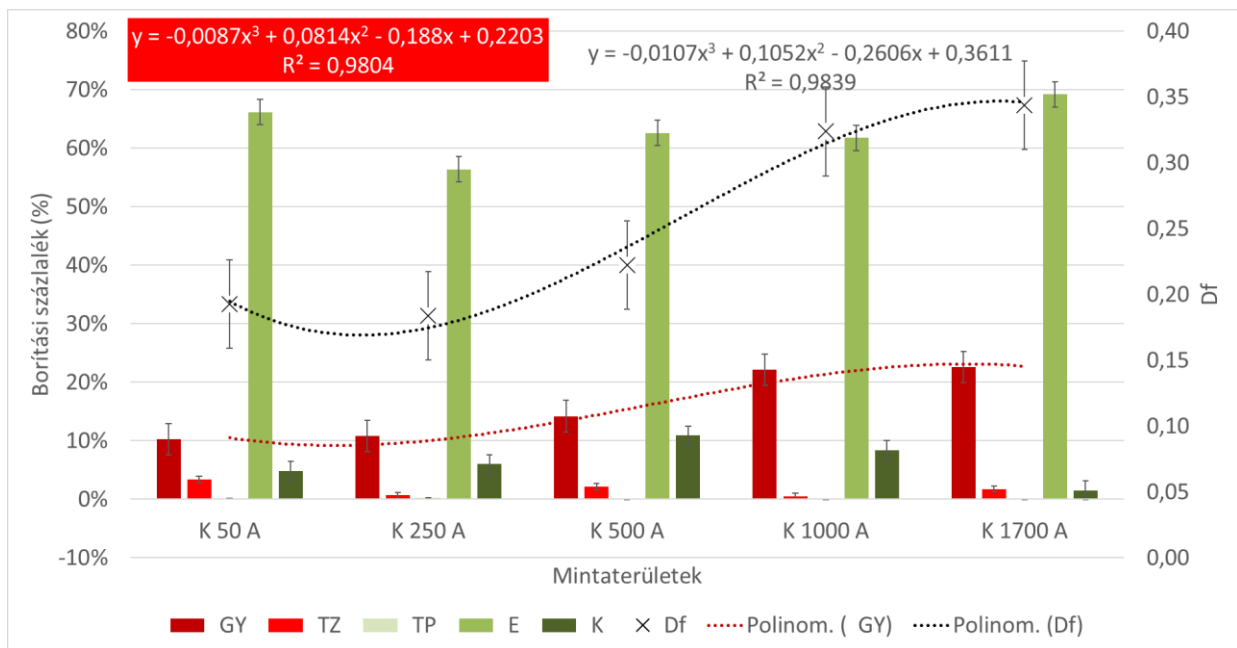
Az ürmös szikespuszta őszi aspektusában a degradációs fok, a zavarást jelző fajok borítása/ természetes fajok borítása, alapján szintén hatványos trend mutatható ki (13. ábra), a lefutása hasonló, min a tavaszi felvételeknél. Szintén az 500 m távolság nő, de a távolabbi kvadrátok esetében viszont már alig csökken. A gyomfajok (GY) és a természetes zavarástűrők (TZ) estében a trendvonal polinomiális, de a lefutása eltérő. A gyomok borítási értékei emelkednek és az 1000 m-es távolságban érik el a legmagasabb értéket, majd a legtávolabbi mintanégyzeteknél újra csökken a borításuk. A természetes zavarástűrők (TZ) trendje eltérő, mennyiségük nő, majd a legtávolabbi sávban újra csökken. A társulás természetességét kifejező kísérő (K) fajok esetében logaritmusos növekedés jellemző a távolsággal párhuzamosan. Az állományalkotó (E) fajok tekintetében is a tavaszi képhez képest változás következik be, a mennyiségi csúcsuk előre tolódik. Legnagyobb arányban a 250 m-es sávban találhatók meg.



13. ábra A Nagy-kecskés ürmös szikespuszta vegetációt alkotó fajok természetvédelmi mutatói (TVK) alapján történő megoszlása az őszi aspektus idején a karámtól való távolság függvényében

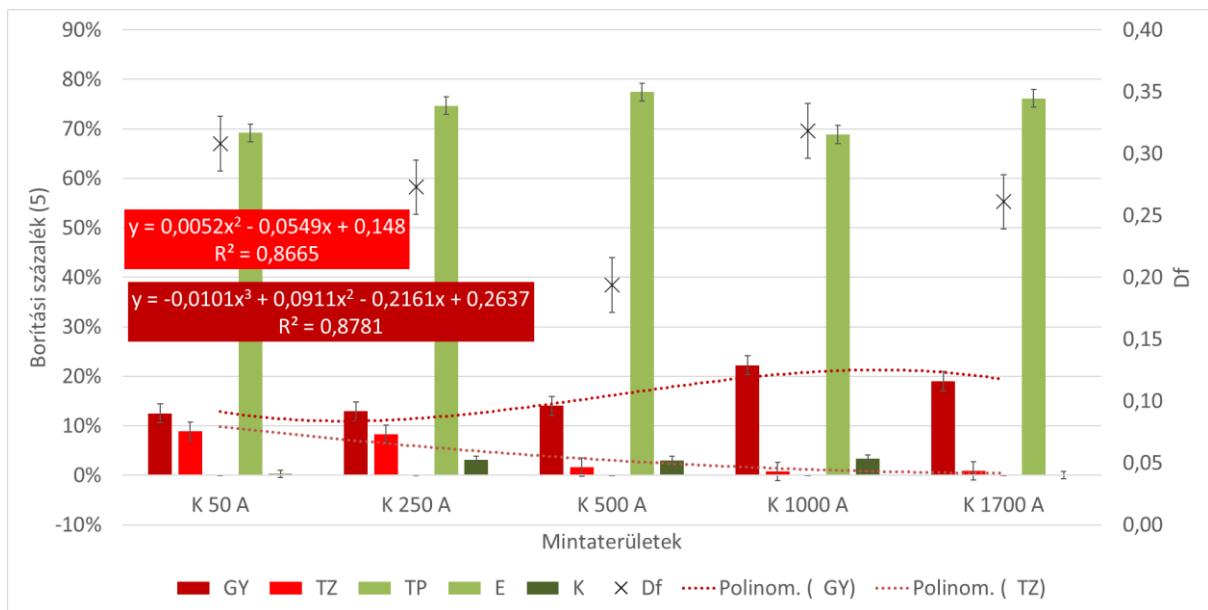
Az ürmös szikespuszta vegetációjának az elemzése során, annak ellenére, hogy nagy a közeli, 50 m-re lévő kvadrátok fajszáma, a fajok nagy része gyom vagy természete zavarás tűrő faj, tehát ez a sáv degradált. A legeltetési időszak végére a távolabbi területek is degradálódnak a növényfajok természetvédelmi érték kategóriái alapján, de továbbra is a legközelebbi 50 m-nél lévő kvadrátok adatai mutatják a legdegradáltabb állapotot.

Az ecsetpázsitos sziki rét vegetációtípus tavaszi aspektusában a degradációs fok, alapján az adatok trendje polinomiális (14. ábra). Ezzel párhuzamosan a gyomfajok (GY) borítási értékeinek alakulása is polinomiális trendet mutat. A természetes zavarástűrő (TZ) fajok borítási aránya minden távolsági kategóriában nagyon alacsony. A társulás természetességét leginkább kifejező állományalkotó (E) fajok, ami jelen esetben az *Alopecurus pratensis* jelenlétét mutatja értékei minden távolsági kvadrátcsoporthoz magas és hullámzó tendenciát mutat.



14. ábra A Nagy-kecskés ecsetpázsitos rét vegetációt alkotó fajok természetvédelmi mutatói (TVK) alapján történő megoszlása az őszi aspektus idején a karámtól való távolság függvényében

Az ecsetpázsitos sziki rét vegetációtípus őszi aspektusában a degradációs fok az adatok trendje jelentősen más volt, mint a tavaszi felvételezéskor. Az 50 m-es csoporttól a 3. kategóriáig a 250 m-re lévő csoportokig fokozatosan csökken, majd ezen a távolságon ezen túl szintén magasabb (9. ábra). Ezzel párhuzamosan a gyomfajok (GY) és természetes zavarástűrő (TZ) fajok alakulása is polinomiális trendet mutat. A természetes zavarástűrő (TZ) fajok az őszi felvételekben is tavaszi állapothoz hasonlóan csak kis borítási értékekkel vannak jelen. Az állományalkotó (E) fajok, amit szintén az *Alopecurus pratensis* jelent szintén hullámzó tendenciát mutat, de a csúcs borítási értékek változnak.

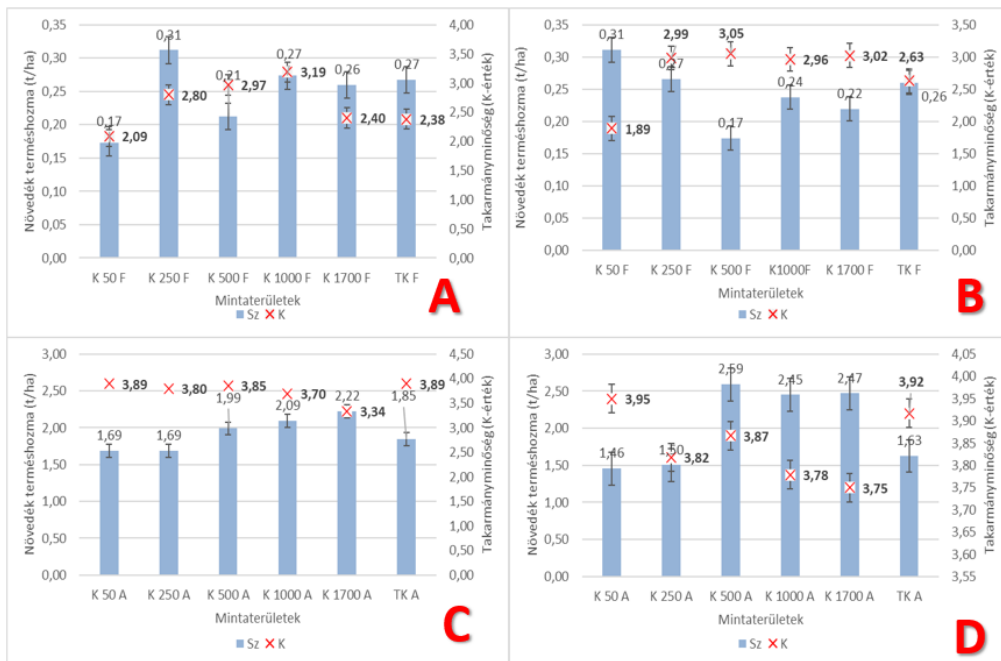


15. ábra A Nagy-kecskés ecsetpázsitos rét vegetációt alkotó fajok természetvédelmi mutatói (TVK) alapján történő megoszlása az őszi aspektus idején a karántól való távolság függvényében

Az ecsetpázsitos sziki réten minden távolsági sávban a réti ecsetpázsit a dominás faj, ami 500 m-től ér el stabil, domináns szintet elérő borítási értékeket. Itt mind a két időszakban közel azonos mennyiségben van jelen, de a legközelebbi és a legtávolabbi kvadrátokban is csökken ősze a mennyisége (15. ábra). A degradáció maximuma az ősze áttevéődik az 50 m-ről a 250 m-re lévő kvadrátokra. A gyomok mennyisége pedig távolodva egyre nagyobb borítási értéket mutat mind a két időszakban. Az eredmények alakulásban nagy szerepe van a felhalmozott avarnak, ami jelentős borítással volt jelen.

6.1.1.3. A terméshozam és a takarmányminőség alakulása

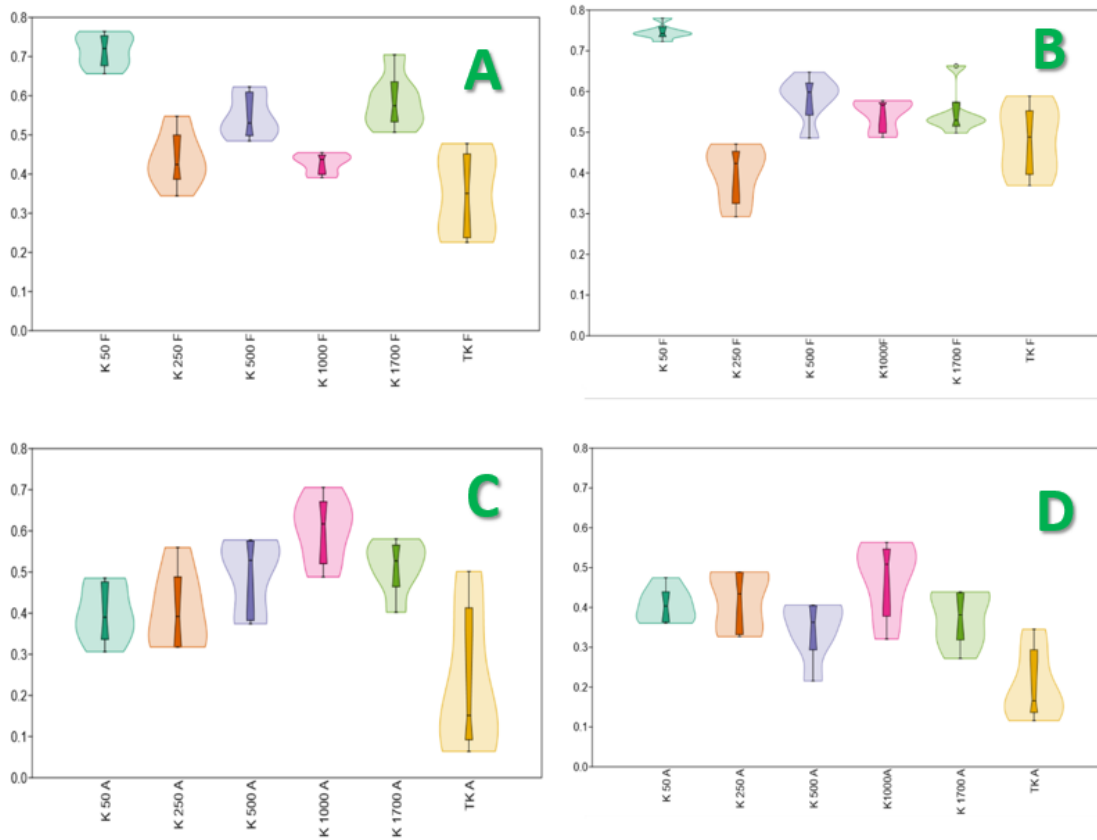
Az ürmös szikespusztán tavasszal 250 m-nél alakul a maximum, és ősze az 50 m-es kvadrátokra tevődik át (16. ábra). A takarmányminőség tavasszal az 50 m-es területektől haladva nő, majd 1700 m-nél visszaesik, ez az őszi időszakban is hasonlóan alakul. Az sziki rét terméshozamai az 50 m és 250 m-en lévő kvadrátokban a legalacsonyabbak, majd növekednek. A takarmány minőség tavasszal nagyobb értékeket mutat, majd ősze a távolsággal arányosan jelentősen visszaesik.



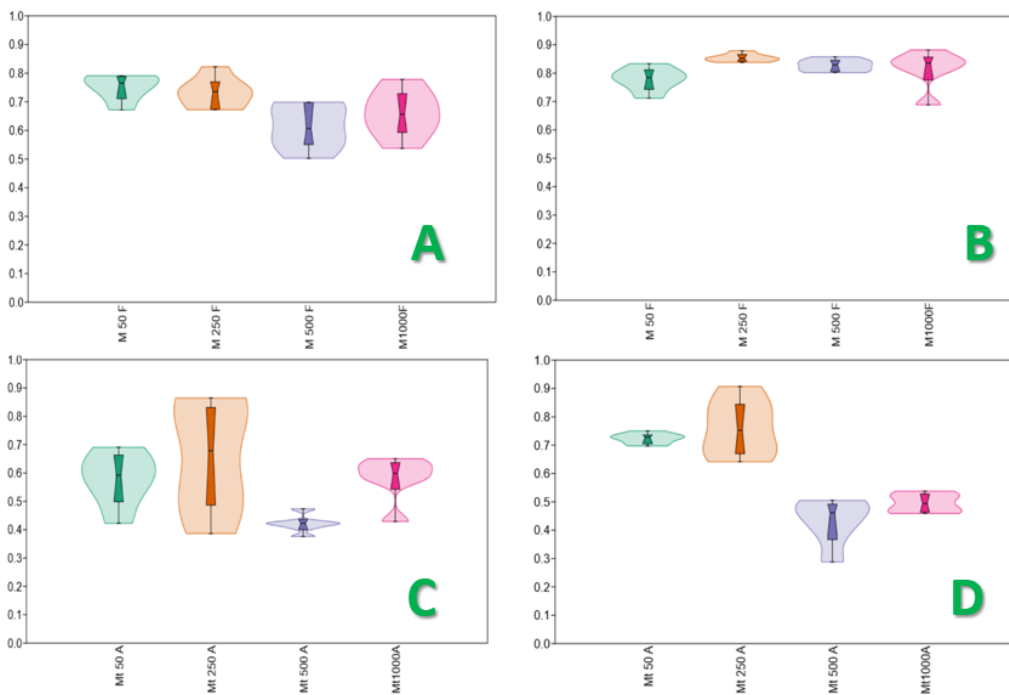
16. ábra A marhalegelő ürmös szikespuszta tavaszi (A) és őszi (B) aspektusának és az ecsetpázsitos sziki rét tavaszi (C) és őszi (D) aspektusának a terméshozama és a takarmányminőség alakulása a karámtól való távolság függvényében

6.1.1.4.A vizsgált vegetáció típusok diverzitás vizsgálati eredményei

A Simpson és a Shannon diverzitási értékek alapján is (17-18. ábra) hasonló a kép. Az ürmös szikespuszta felvételein az 50 m-es sávban az erőteljes legelőhasználat hatására diverzebb közösség alakult ki. A sziki rét felvételi alapján az 50 m-es sávba, ezzel ellentétben pont ellentétesen alakultak az értékek, és kisebb diverzitású növényközösség jelent meg. Mind két vegetációtípusra mind a két felvételezés alkalmával jellemző volt, hogy nem legeltetett kontroll területek diverzitása elmaradt a legeltetett területektől



17. ábra A marhalegelő ürmös szikespuszta tavaszi (A) és őszi (B) aspektusának és az ecsetpázsitos sziki rét tavaszi (C) és őszi (D) aspektusának a terméshozama Simpson diverzitási értékek alapján a karántól való távolság függvényében



18. ábra A marhalegelő ürmös szikespuszta tavaszi (A) és őszi (B) aspektusának és az ecsetpázsitos sziki rét tavaszi (C) és őszi (D) aspektusának a terméshozama Shannon diverzitási értékek alapján a karámtól való távolság függvényében

Összességében a vizsgálati terület alkalmas volt arra, hogy száraz gyepi és üdébb területek vegetációjában bekövetkező változásokat párhuzamosan tudjuk elemezni. Ezzel nem csak azt tudtuk megerősíteni, hogy az állattartás olyan emberi tevékenység, amely jelentősen befolyásolja a gyepi ökoszisztémákat és a növényi biomasszáját és a biológiai sokféleségét, hanem hogy közel egymáshoz azonos legelő terheltség mellett is jelentős különbségek alakulnak ki (Jiang et al., 2020; Mugica et al., 2021).

A vizsgálat során így a párhuzamosságokat, az azonos tendenciákat és az eltéréseket is feltártuk. Igazolódott a jelen vizsgálattal is, ami számos közölt adatok alapján is vonatkozik a legeltetésre, hogy a legeltetés különböző mechanizmusok révén megváltoztathatja a növények közötti erőforrás-versenyt és a talaj tulajdonságainak szerkezetét, ezáltal pedig a növényi biomasszáját és a gyepek ökoszisztémájának sokféleségét is (Bagchi és Ritchie, 2010; Li et al., 2021, 2023; Sun et al., 2017, 2021a; Hou et al. 2023; Portugal et al. 2022). A legelő állatok táplálékválasztása közvetlenül megváltoztathatja a növényközösség összetételét azáltal, hogy kiválaszt bizonyos fajokat és eltávolítja a megszáradt biomasszáját, ami csökkentheti a növényfajok közötti fényért folyó versenyt is (Rook et al., 2004; Wang et al., 2017), és ezáltal idővel megváltoztathatja a növényi biomasszáját és a terület diverzitását is. Az állatok taposása is befolyásolj az élőhelyet, tömörítheti a talajt, csökkentve annak vízmegtartó képességét és levegő ellátását is (Zhan et al., 2020, 2022; Tian et al., 2021; Wang et al., 2017, 2021). A taposás csupasz talajfelszín kialakulását is eredményezi, ami fokozhatja a nem domináns fajok csírázási arányát és növelheti az évelő fajok klónális terjedését (Liu et al., 2021; Ludvikova et al., 2014; Zhang et al., 2019). Ezenkívül kimutatták, hogy a növényevő állatok ürüléke növeli a tápanyag-bevitelt és serkenti a talaj mikrobiális aktivitását (He et al., 2022; Tian et al., 2021), ami valószínűleg elősegíti a talaj tápanyag-ellátottságát és a növények növekedését (Li et al., 2023). Az állattenyésztésből származó trágya és vizelet is közvetetten befolyásolhatja a növények egyenletes eloszlását, mivel a növényevők (pl. szarvasmarhák) nem táplálkoznak a trágyafoltok közelében (Rook et al., 2004). A magyar szürkemarha mérsékelt legeltetése hajlamos elnyomni a dominánsan magasra növekvő pázsitfű fajokat, és mikro élőhelyeket hoz létre a kevésbé versenyképes, alacsonyabb fűfélék számára (Török et al. 2014, 2018). Jelen esetben ez az eltolódás első sorban a szárazgyepi (*Artemisio santonici-Festucetum pseudovinae*) vegetáció típusban valósult meg, teljesen dominánssá vált a *F. pseudovina*, illetve őszi a *Hordeum hystrix*

is. Egy mozaikos alkáli tájban Török és munkatársai (2014) kimutatták, hogy a magyar szürke szarvasmarha mérsékelt állománysűrűsége (<1 állategység/ha) növelte a fajgazdagságot és a fűfélék borítottságát a száraz gyepekben.

A száraz régiókban a szarvasmarhák legeltetésének hatása a gyepek ellenálló képességére különösen jelentős. A magas legeltetési nyomással párosuló aszályos körülmények a vegetatív erőforrások kimerüléséhez vezethetnek, ami negatívan befolyásolja az ökoszisztéma teljes funkcióit (Vova et al., 2020; Liu et al. 2022), de a szarvasmarhák történő legeltetése beépíthető a természetvédelmi stratégiákba, és segítheti a mozaikos vegetáció kialakulását (Hayes & Holl, 2003).

Nagyon fontos tényező volt, hogy két aspektusban is végeztünk felmérést, ami rámutat arra, hogy miért is maradhatott és működhett évszázadokon át a legeltetés ezen a területen, hiszen ősszel is van egy második optimum a vegetációban. Fontos megállapítás volt a vizsgálatnak, hogy azonkívül, hogy párhuzamos tendenciák voltak, mert mind a két vegetáció típusban sz őszi időszakban a tavaszi aspektushoz képest fajszegényebb vegetáció jelent meg. A lényeges eltérés, hogy a száraz gyepek minden estében fajgazdagabb, és az eltérő legeltetési nyomásra eltérő módon válaszol. Mind a két legelő típusban a tavaszi és az őszi időszak a terméshozamok közel azonosan alakultak. Az ürmös szikespuszta (*Artemisio santonici-Festucetum pseudovinae*) pusztán tavasszal 250 m-nél alakul a maximum, és őszre az 50 m-es kvadrátokra tevődik át. A takarmány minőség tavasszal az 50 m-es területektől haladva nő, majd 1700 m-nél visszaesik, ez az őszi időszakban is hasonlóan alakul. A sziki rét (*Alopecuretum pratensis*) a terméshozamok az 50 és 250 m-en lévő kvadrátokban a legalacsonyabbak, majd növekednek, ami azt mutatja, hogy ez alapján a legeltetés optimuma 250 m után található. Ezeket az eredmények jól használhatók az éves legeltetés megtervezésekor.

A száraz gyepekben a karámtól való távolság függvényében nincs jelentős változás. A kontroll területen, ahol nem legeltetnek viszont a fajszám mind a két időszakban jelentősen a legalacsonyabb, ami azt igazolja, hogy a magára hagyott terület mindene tekintetben leromlik, az avar felhalmozódik, ami fajszegényedést okoz (Magyar et al. 2017; Pensza et al. 2025).

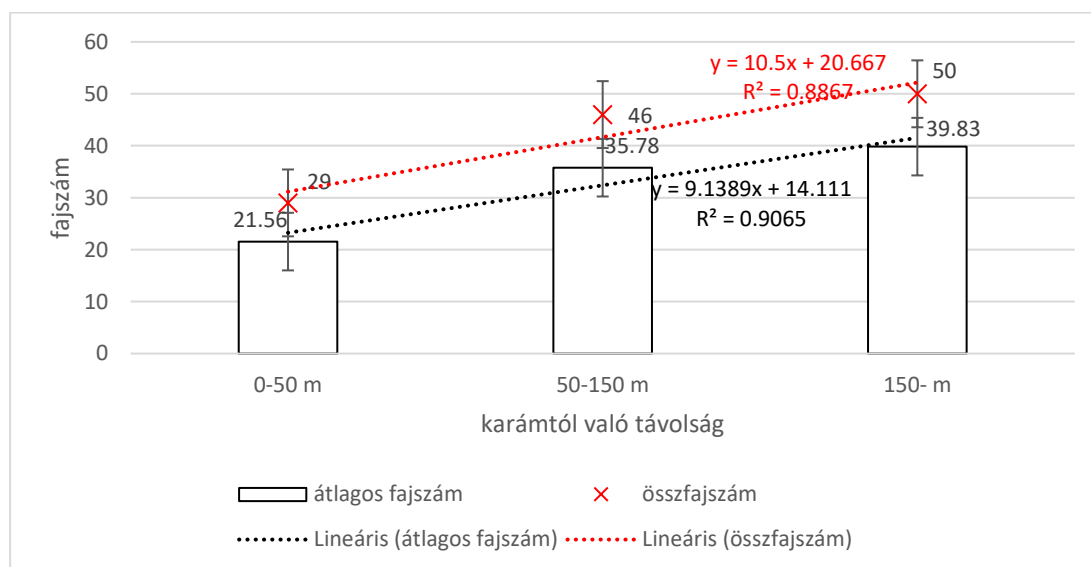
A legeltetési nyomás egyenetlen térbeli eloszlása jelentős következményekkel járhat a száraz gyepek ökoszisztémáinak szerkezetére, összetételére és működésére. Ez a biomasza- és a diverzitás veszteséghez vezethet, különösen az erősen legeltetett területeken, és elősegítheti a szárazságtűrőbb fajok dominanciáját (Guo & Qin, 2022; Gordon et al., 2023; Bahar & Tavşanoğlu, 2024; Bai et al., 2012, 2022; Mipam et al., 2019), ami a jelen vizsgált területeinken

is hasonlóan alakult. A legintenzívebb legeltetési sávban a (50 m) a száraz gyepben a teljesen a szárazságot jelző *Hordeum hystrix* vált dominánssá.

6.1.2. Duna-Tisza (Kunpeszér)

6.1.2.1. Kvadrátonkénti és területenkénti fajszámok alakulása

A vizsgált Kunpeszér környéki legelőkön a fajszám a karamtól való távolság esetében folyamatosan nőtt (19. ábra). A leginkább igénybe vett sávban a 0-50 m-re jellemzett a legeltetési nyomás a legnagyobb, meghaladja az 1 állat/ha értéket. Ez jelentős taposással is jár. A gyomok számára sincs ennek ellenére jó környezeti lehetőség kialakulni, rendszerint tömegesen csak 1-1 gyom faj 3képes csak eluralkodni. Minelemzett érték az össz fajszám és az átlagos fajszám is lineáris növekedést mutatott a legeltetési nyomás csökkenésével.



19. ábra A kunpeszér melletti Vitézsor fajszámjai a karámtól való távolság függvényében

6.1.2.2. A fajok természetvédelmi érték kategóriák (TVK) szerinti megoszlása a vizsgált vegetáció típusokban

A területek értékelésekor hasonlóan a hortobágyi régióhoz a fajszám mellett a vegetáció összetétele is nagyon fontos, hanem a fajösszetétel is rendkívül fontos. A szikes hortobágyi adatokhoz képest a homoki felvételekben nem csak egy *Festuca* faj jelnet meg, hanem sikerült több taxont is azonosítanunk. Az 1. táblázat tartalmazza a fajokat és azt, hogy az egyes eltérő

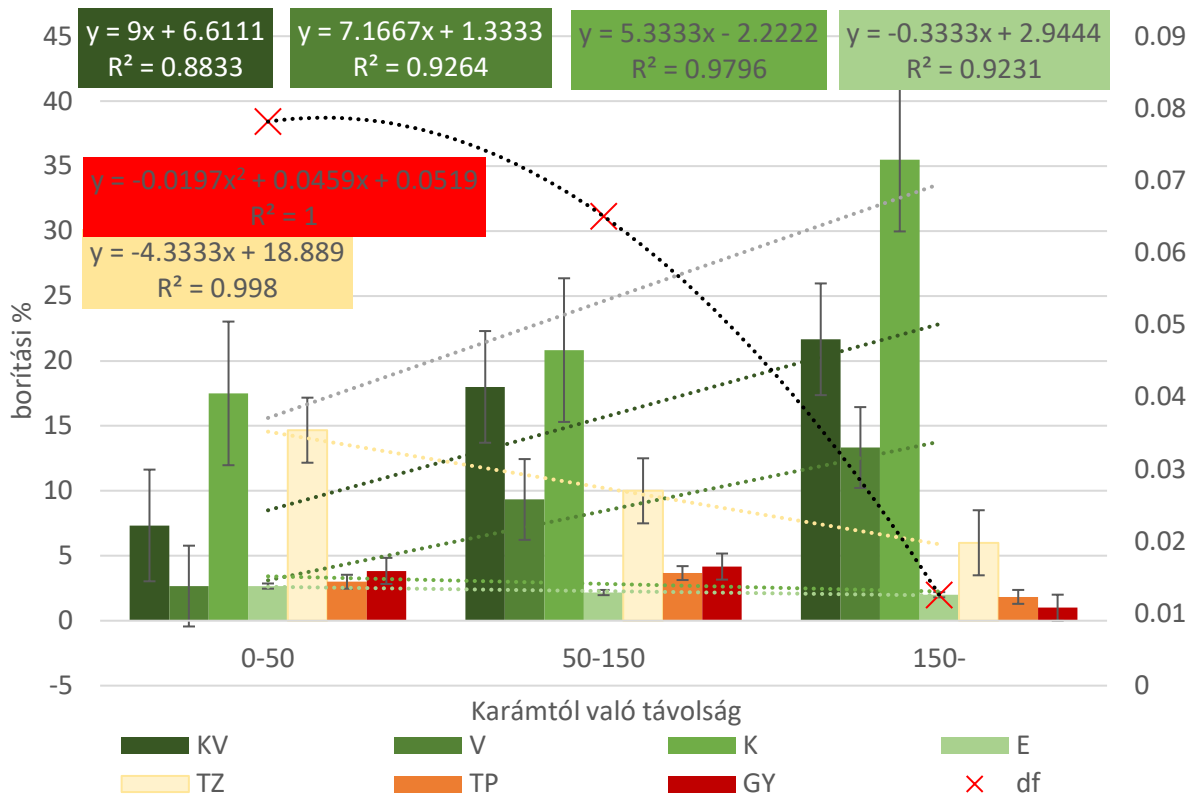
legeltetési nyomás alatt álló területeken mely fajok jelentek meg. A területen 4 *Festuca* fajt is azonosítottunk. A *Festuca vaginata*, ami várható volt a nyílt homoki gyepekben minden sávban megjelent és leginkább a leginkább igénybe vett, legkisebb összborítású területeken fordult elő. A *Festuca wagneri* szintén mind a három sávban megtalálható, de a kisebb legeltetési nyomás alatt álló területeken nagyobb a borítása. A *Festuca pseudovaginata* és a *Festuca tomanii* is legnagyobb arányban a közepes legeltetési nyomás alatt álló területen fordult elő. A két faj közül a *Festuca tomanii* borítási értékei voltak kisebbek

1. táblázat A vizsgált területeke előforduló *Festuca* fajok borítási értékei %-ban

	0-50 mm					50-150 m					150 m-							
	10	5	2	1	0	10	5	2	1	0	10	5	2	1	0			
<i>Festuca pseudovaginata</i>	10					10	5	10	5	4	4	10	5	4	5	5	4	
<i>Festuca tomanii</i>	5	5			4	4	4	5		4	4		2			4	4	
<i>Festuca vaginata</i>	2		5		2	1		2		2	2					4	2	
<i>Festuca wagneri</i>		2		4		4	10	8	8	4	5	5	15	20	5	10	5	5

A vegetáció természetességének a megállapítására a gyepképzőfajok alapján a hortobágyi mintákhoz hasonlóan itt is a Simon (2000) természetvédelmi kategóriát (TVK) alkalmaztuk, ami a degradált és a természetes fajokat jól elkülöníti.

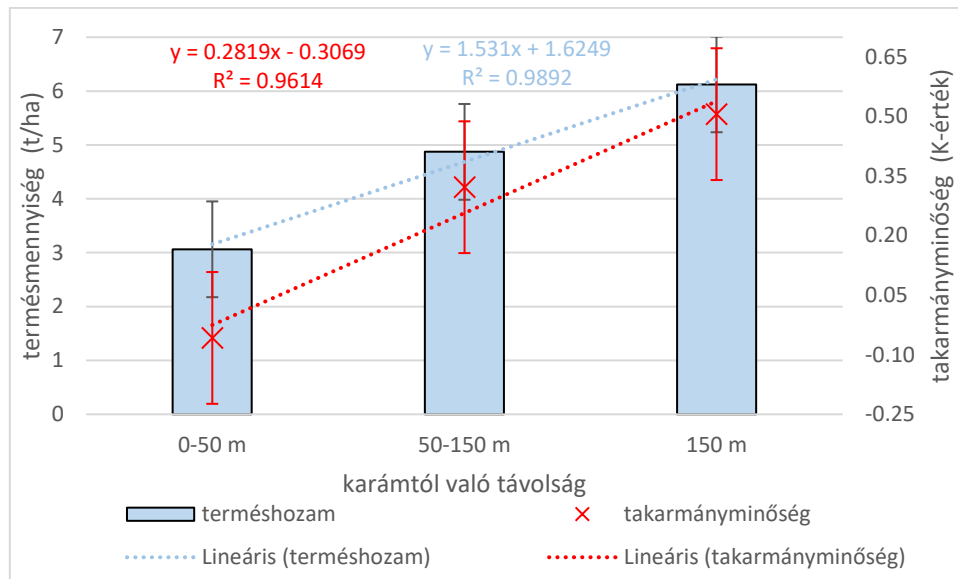
A legeltetési nyomás csökkenésével a természetes fajok (a védett: KV, V; a kísérő: K; az állományalkotó: E) aránya nőtt és a degradációt jelző fajok itt a természetes zavarástűrők (TZ) aránya csökkent (20. ábra). A gyomfajok (GY) estében történt emelkedés a második kategóriába tartozó felvételek adatainak alapján, aztán a legtávolabbi sávban szintén csökkent a gyomok aránya.



20. ábra A Kunpeszér melletti területek vegetációt alkotó fajainak természetvédelmi mutatói (TVK) alapján történő megoszlása a karámtól való távolság függvényében

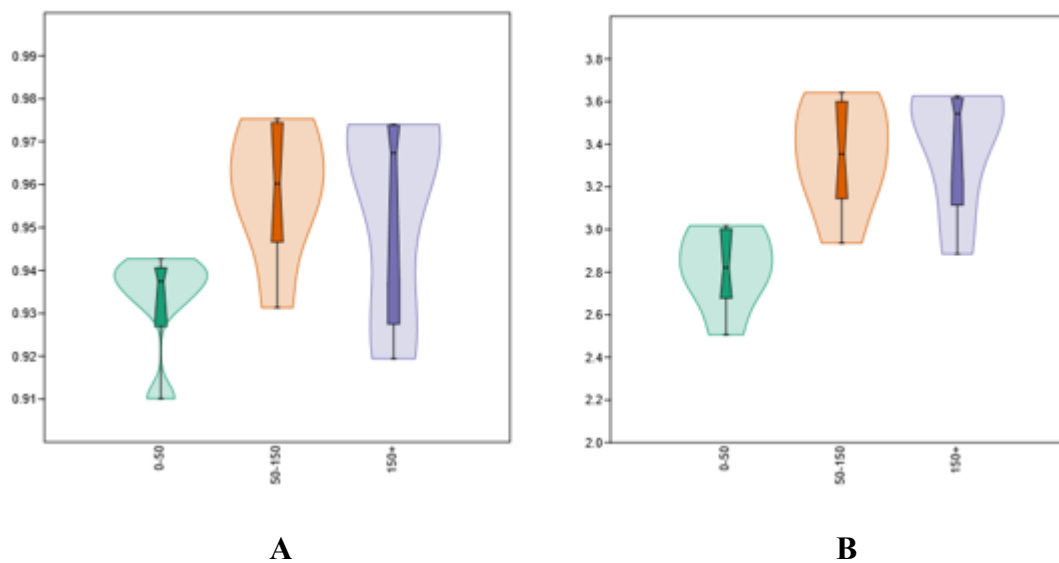
6.2.2.3. A terméshozam és a takarmányminőség alakulása

A legeltetési nyomás csökkenésével a terméshozamok és a takarmány minőség folyamatosan nőtt (21. ábra).



21. ábra A kunpeszér melletti mintaterületek vegetációjának a terméshozama és a takarmányminőség alakulása a karámtól való távolság függvényében

6.1.2.4.A vizsgált vegetáció típusok diverzitás vizsgálati eredményei



22. ábra A kunpeszér melletti mintaterületek A: Simpson és B: Shannon diverzitási értékei a karámtól való távolság függvényében

A vizsgált honoki gyepek diverzitási értékein alapján csak a legeltetési nyomásnak

Összeségében a biológiai sokféleség szempontjából a legeltetés egyszerre károsíthatja és segítheti a gyepi ökoszisztémákat. Míg a túlzott legeltetési nyomás az őshonos növényfajok jelentős csökkenéséhez vezethet, a kiegyensúlyozott legeltetésről kimutatták, hogy elősegíti a

bizonyos gyepi madarak és más vadon élő állatok számára kedvező feltételeket (Kotsonas et al., 2021). A legeltetés és más ökológiai folyamatok közötti kölcsönhatások összetettek; például míg a mérsékelt legeltetés növelheti a növényfajok sokféleségét, a legeltetés hiánya a fás növények térhódításához vezethet, ami tovább rontja a gyepek élőhelyét (Wu et al., 2008, 2014).

A természetvédelmi értékelések alapján közös volt, hogy az 50 m-en lévő vegetáció a legdegradáltabb mind a két időszakban is. Eltérés is kimutatható a tendenciában a szikes területen és a homoki vegetációban is. Az ürmös szikes pusztá (*Artemisio santonici-Festucetum pseudovinae*) fajösszetételére a legeltetési intenzitás erőssége jelentősen nem változott meg, ami azt erősíti meg, hogy ebben a gyeptípusban a legeltetési intenzitás ellenére a gyeppen történő vegetáció változás kisebb volt. Az ecsetpázsitos (üde gyepek) sziki rét esetében, ami igazolja azt a korábbi tájhasználati formát is, hogy az ecsetpázsitos vegetáció állományokat kaszálni kell.

A homoki területen viszont a vegetáció degradációja és a legeltetési nyomás között egyenes arányosság volt. A homok a legeltetési nyomást a gyepek nem tolerálja olyan mértékben, mint a szikes gyepek. Összevetve a homoki területek legeltetési nyomás során kialakult vegetáció gazdagságát az ürmös pusztán, ami a legfajgazdagabb volt az átlagos kvadrátonkénti fajszám csak 14 volt, addig a homoki területen az „A” sávban 20 feletti, és a legtávolabbi területeken, a legkisebb legeltetési nyomásnak kitett „C” sávban 40 fölött volt a fajok száma, sőt az 50 faj is elért. Ezen túl a domináns fajok a *Festuca* taxonok esetében változatosak voltak a szikes területhez képest, ahol csak egy *Festuca pseudovina* található meg.

6.2. *Festuca* vizsgálatok

*6.2.1. A *Festuca ovina* és *Festuca valesiaca* alakkörök kiválasztott taxonjainak morfológiai, genetikai és cönológiai adatok alapján történő kritikai elemzése*

*6.2.1.1. *Festuca vaginata* Waldst. & Kit. ex Willd. – Magyar csenkesz*

Rendszertani besorolás és nomenklátúra

A *F. vaginata*, közismert nevén magyar csenkesz, a *Festuca ovina* aggregátum egyik legjellegzetesebb és legjobban ismert tagja a Kárpát-medencében. Rendszertanilag a *Psammophilae* Pawlus sorozatba tartozik, amely a homoklakó (psammofita) fajokat tömöríti

magába (Galli et al., 2006; Penksza, 2009). A faj a pannon homokpuszták egyik legfontosabb karakterfaja, és egyben a *Festucetum vaginatae* növénytársulás névadója és domináns eleme (Soó, 1964; Borhidi et al., 2012). Taxonómiai státuszát és elhatárolását a rokon fajoktól számos vita övezte. Különösen a savanyú homokterületeken előforduló taxonokkal való kapcsolata nem volt egyértelmű. Korábban a savanyú homoki gyepek domináns csenkeszét is gyakran *F. vaginata*-ként azonosították, vagy a morfológiailag hasonló *Festuca dominii* Krajina taxonnal hozták összefüggésbe. A legújabb kutatások azonban, herbáriumi és terepi gyűjtésekre alapozva, egyértelműsítették, hogy a *F. dominii* nem fordul elő a Pannon-régióban, és a savanyú homoki gyepek domináns faja a *Festuco vaginatae-Corynephorretum* társulásban maga a *F. vaginata* (Penksza et al., 2019).

Morfológiai és anatómiai leírás

A *F. vaginata* morfológiai és anatómiai bélyegei viszonylag jól körülhatároltak, és kulcsfontosságúak a terepi és laboratóriumi azonosítás során.

Habitus és vegetatív szervek: Élő, sűrű, kemény, félgömb alakú zsombékot képező pázsitfű. Tőlevelei mereven felálló, drótszerűek, keresztmetszetben összehajtottak. A legfontosabb vegetatív bélyege a tőlevelek színe és felülete: a levelek szőrtelenek és jellegzetesen kékeszöldek, viaszos bevonattól hamvasak (glaucous). Ez a szín a terepen is könnyen felismerhetővé teszi, és élesen megkülönbözteti a rokon, élénkzöld levelű *F. pseudovaginata*-tól (Penksza, 2003 in Szabó et al., 2017; Penksza et al., 2020).

Levél-anatómia: A faj azonosításának legmegbízhatóbb módszere a tőlevél keresztmetszetének vizsgálata. A *F. vaginata* az ún. *eu-ovina* típusba tartozik, amelyre a folytonos szklerenchima-gyűrű jellemző. A levéllemezben a szilárdítószövet (szklerenchima) egybefüggő, vastag gyűrűt alkot a külső epidermisz alatt, amely a mezofillum mentén végigfutva egységes vastagságú. Ez a bélyeg egyértelműen elválasztja a megszakított szklerenchima-kötegekkel rendelkező fajoktól, mint amilyen a *Festuca rupicola* (Galli et al., 2006; Penksza, 2009; Penksza, 2003 in Szabó et al., 2017).

Generatív szervek: A bugavirágzat (panícula) viszonylag rövid és tömött, hossza általában (4–)5–7 cm között változik (Penksza, 2003 in Szabó et al., 2017). A füzérkéek 4–5 virágból állnak (Penksza et al., 2020). A legfontosabb generatív diagnosztikai bélyeg a külső toklász (lemma) csúcsának morfológiája. A *F. vaginata* esetében a lemma szálkátlan, vagy csak egy rendkívül rövid, legfeljebb 0,1–0,4 mm-es hegyben végződik, amely szálkának nem tekinthető (Penksza et al., 2020; Šmarda et al., 2007 in Penksza et al., 2021). Ez a tulajdonság

markánsan megkülönbözteti a jól fejlett szálkával rendelkező rokon taxonoktól, mint a *F. pseudovaginata* vagy a *F. tomanii*.

Genetikai jellemzők

A *Festuca vaginata* genetikai jellemzői, különösen a ploiditási szintje, a taxonómiai viták középpontjában állnak, ami rávilágít a fajon belüli lehetséges komplexitásra.

Ploiditási szint: A faj kromoszómaszámára vonatkozóan a szakirodalomban egymásnak ellentmondó adatok találhatók. Šmarda (2008) romániai és magyarországi populációkból származó minták áramlási citometriás vizsgálata alapján a fajt egyértelműen **diploidnak** ($2n \approx 2x$) találta. Ezzel szemben Penksza (2003) eredeti leírására és az ő munkásságára hivatkozó későbbi közlemények (pl. Szabó et al., 2017) a fajt **tetraploidként** ($2n=4x=28$) említik. Ez a jelentős eltérés arra utalhat, hogy a *Festuca vaginata* név alatt valójában egy kriptikus fajkomplexum, vagy legalábbis eltérő ploiditási szintű citotípusok sora húzódhat meg. A taxonómiai stabilitás megkérdőjeleződik, amint a citogenetikai adatokat is figyelembe vesszük. Míg a faj morfológiailag és cönológiailag jól körülhatárolhatónak tűnik, a szakirodalomban fellelhető, egymásnak ellentmondó ploiditási szintekre vonatkozó adatok arra utalnak, hogy a *Festuca vaginata* név alatt egy kriptikus fajkomplexum vagy legalábbis citotípusok sora húzódhat meg. Ez a bizonytalanság alapvetően befolyásolja a rokon taxonokkal, például a *F. pseudovaginata*-val való összehasonlítások értelmezését, hiszen nem egyértelmű, hogy az összevetés melyik citotípussal történik. A taxonómia alapja a tiszta, jól definiált egységek megkülönböztetése, és a *F. vaginata* hagyományosan ilyen "horgonyfajnak" számított a pannon homoki gyepekben. A $2x/4x$ különbség nem elhanyagolható; a poliploidia gyakran morfológiai és ökológiai eltolódásokkal jár, és a reprodukív izoláció első lépése lehet. Amíg a $2x$ és $4x$ citotípusok elterjedésének, morfológiájának és ökológiájának esetleges különbségei nem tisztázódnak, addig a fajjal kapcsolatos taxonómiai és cönológiai következtetések bizonytalan alapokon nyugszanak.

Molekuláris adatok: Galli et al. (2006) a *F. ovina* aggregátum tíz, taxonómiailag problematikus faján végeztek molekuláris vizsgálatokat, köztük a *F. vaginata*-n is. Az eredmények szerint a nukleáris riboszomális DNS ITS régiója és a kloroplasztisz *trnL* (UAA) intronja rendkívül alacsony variabilitást mutatott a vizsgált taxonok között. A *F. vaginata* esetében nem találtak intraspecifikus variációt, és a szekvenciák nem különböztek el szignifikánsan a többi vizsgált fajtól. Ezek a molekuláris adatok önmagukban nem támasztják alá a morfológiai és ploiditásbeli különbségek alapján leírt fajok önálló státuszát, és a csoporton

belüli közös anyai eredetre vagy egy evolúciósan nagyon fiatal, gyors adaptív radiációra utalhatnak, ahol a morfológiai differenciálódás megelőzte a neutrális markerek divergenciáját (Galli et al., 2006).

Ökológia és cönológia

Élőhely: A *F. vaginata* egy kifejezetten psammofita, azaz homoklakó faj, amely a Duna–Tisza közti meszes, karbonátos homokterületek pionír vegetációjának kulcsszereplője. Jellemzően nyílt, extrém száraz, alacsony szervesanyag- és tápanyagtartalmú talajokon fordul elő, ahol a kompetíció gyenge (Penksza et al., 2019; Penksza et al., 2020). Gyökérzetének jelentős része a felső 20 cm-es talajrétegben koncentrálódik, amely a leginkább ki van téve a gyors kiszáradásnak (Fekete et al., 1976 in Szabó et al., 2017) (2. táblázat).

Társulástani szerep: A faj a pannon medencére endemikus *Festucetum vaginatae* Rapaics ex Soó 1929 em. Borhidi 1996 (magyar csenkeszes homokpusztagyep) nevű növénytársulás névadó és domináns faja. Ez a társulás a *Festucion vaginatae* Soó 1929 (pontus-pannon évelő homokpuszták) szövetségbe és a *Festucetalia vaginatae* Soó 1957 rendbe tartozik (Borhidi et al., 2012; Penksza et al., 2021). A *Festucetum vaginatae* gyepek természetes állapotukban is nyíltak, alacsony (40-50%) borítással rendelkeznek, és a talajfelszínen jelentős a kriptogám (moha-zuzmó) színúzia, amely fontos szerepet játszik a talajfelszín stabilizálásában és a vízháztartásban (Borhidi et al., 2012; Szabó et al., 2017).

Összefoglaló táblázat

A faj legfontosabb diagnosztikai bélyegeit az 2. táblázat mutatja be.

2.Táblázat: A *Festuca vaginata* legfontosabb diagnosztikai bélyegei

Jellemző	Leírás	Forrás(ok)
Habitus	Sűrű, kemény, félgömb alakú zomb	Simon (2000)
Tőlevél színe	Kékeszöld, hamvas (glaucous)	Penksza (2003) in Szabó et al. (2017)
Tőlevél felülete	Szörtelen, sima	Penksza et al. (2020)
Szklerenchimagyűrű	Folytonos, a mezofillum mentén egységes vastagságú	Galli et al. (2006); Penksza (2003) in Szabó et al. (2017)

Buga hossza	(4–)5–7 cm	Penksza (2003) in Szabó et al. (2017)
Szálka hossza	Hiányzik, vagy max. 0,1–0,4 mm-es hegy	Penksza et al. (2020); Šmarda et al. (2007)
Ploiditási szint	Diploid (2n≈2x) VAGY Tetraploid (2n=4x=28)	Šmarda (2008); Penksza (2003)
Jellemző társulás	<i>Festucetum vaginatae</i>	Borhidi et al. (2012)

6.2.1.2. *Festuca pseudovaginata* Penksza – Tecei csenkesz

Rendszertani besorolás és nomenklatura

A *Festuca pseudovaginata* Penksza egy viszonylag új, a tudomány számára 2003-ban leírt faj, amely a Kárpát-medencében endemikus (Penksza, 2003). A faj a *Festuca ovina* aggregátumba tartozik, és nevét a *F. vaginata*-hoz való feltűnő morfológiai hasonlóságáról, de egyben markáns különbségeiről kapta. A taxon leírásának alapjául szolgáló típuspéldányok (locus classicus) a Vácrátót melletti Kis-tecei-legelőről származnak, innen a magyar neve is (Penksza, 2003; Penksza et al., 2021). Felfedezése és leírása jelentős lépés volt a pannon homoki gyepek taxonómiai és cönológiai viszonyainak megértésében, mivel egy korábban rejtett diverzitáselemre hívta fel a figyelmet (Penksza, 2003; Penksza et al., 2017).

Morfológiai és anatómiai leírás

A *Festuca pseudovaginata* morfológiailag és anatómiailag is jól elkülöníthető a rokon *F. vaginata*-tól, a különbségek mind vegetatív, mind generatív szervekben megmutatkoznak (3. táblázat).

Habitus és vegetatív szervek: A *F. vaginata*-hoz hasonlóan sűrű, gyepes növekedésű évelő. A legszembetűnőbb és a terepi azonosítást leginkább segítő bélyege a tőlevelek színe. Ellentétben a *F. vaginata* hamvas, kékeszöld leveleivel, a *F. pseudovaginata* tőlevelei élénk- vagy világoszöldek, és hiányzik róluk a viaszos bevonat (Penksza, 2003 in Szabó et al., 2017; Penksza et al., 2021).

Levél-anatómia: A levélkeresztmetszet vizsgálata megerősíti a faj önállóságát. Bár a szklerenchimaszövet ennél a fajnál is folytonos gyűrűt alkot, annak szerkezete eltér a *F. vaginata*-étól. A szklerenchima-gyűrű rendkívül vastag, és a mezofillum oldalán nem egységes, hanem változó vastagságú, ami kulcsfontosságú anatómiai különbség. Fiatal levelek esetében

a gyűrű akár szakadozott is lehet, ami további megkülönböztető jegy (Penksza, 2003; Penksza et al., 2021).

Generatív szervek: A bugavirágzat 5–8,5 cm hosszú, tehát átlagosan hosszabb, mint a *F. vaginata* esetében. A füzérkében gyakran megfigyelhető egy meddő virág a füzérke csúcán (Penksza et al., 2020). A legfontosabb generatív elkülönítő bélyeg a külső toklászon (lemma) található, jól fejlett, 1,2–1,8 mm hosszú szálka, amely a szálkátlan *F. vaginata*-ról egyértelműen megkülönbözteti (Penksza, 2003 in Szabó et al., 2017; Penksza et al., 2020). A pelyvák is hosszabbak: az alsó pelyva 2,9–3,2 mm, a felső 3,9–4,1 mm (Szabó et al., 2017).

Genetikai jellemzők

Ploiditási szint: A faj genetikai jellemzői konzisztensek és megerősítik taxonómiai elkülönülését. A leírása óta végzett citogenetikai vizsgálatok egyöntetűen **diploidnak** ($2n=2x=14$) találták (Penksza, 2003 in Szabó et al., 2017; Šmarda, 2008). Ez a stabilan diploid szint megegyezik a *F. vaginata* egyik közölt citotípusával, de eltér a másik (tetraploid) citotípustól, ami alátámasztja a két taxon genetikai elkülönülését.

Molekuláris adatok: Mivel a fajt 2003-ban írták le, a korábbi, széleskörű molekuláris taxonómiai vizsgálatok (pl. Galli et al., 2006) még nem tartalmazták. Azonban a későbbi, morfológia, anatómia, ploiditási és ökológiai vizsgálatok megerősítették faji önálló státuszát. A Penksza et al. (2020) által végzett fitolit-analízis érdekes eredményt hozott: a fitolit-összetétel (különösen az ELONGATE SINUATE típusú fitolitok gyakorisága) alapján a *F. pseudovaginata* közelebb áll a *F. tomanii*-hoz, mint a morfológiailag hasonlóbb *F. vaginata*-hoz, ami komplexebb rokonsági viszonyokra utal a homoki csenkeszek között.

Ökológia és cönológia

A *Festuca pseudovaginata* ökológiai és cönológiai jellemzői markánsan eltérnek a *F. vaginata*-étól, és a faj jelenléte specifikus tájtörténeti és szukcessziós folyamatokra utal.

Élőhely: A faj nem a stabil, pionír homokpuszták növénye. Jellemzően bolygatott, másodlagos (szekunder) élőhelyeken, gyakran felhagyott szántók, egykori katonai területek vagy erdőirtások helyén kialakult regenerálódó gyepekben jelenik meg (Penksza et al., 2017; Szabó et al., 2017). Talaja a *F. vaginata* élőhelyekhez képest fejlettebb, gyakran egykori barna erdőtalajok maradványain alakul ki, amelyek szervesanyag-tartalma magasabb, míg pH-ja és tápanyagtartalma alacsonyabb lehet (Péter, 2021; Szabó et al., 2017). Fenológiai is

elkülönül, virágzása 2-3 héttel korábban kezdődik, mint a *F. vaginata*-é, ami a kompetíció elkerülésének stratégiája lehet a sűrűbb, fajgazdagabb vegetációban (Szabó et al., 2017).

A *F. pseudovaginata* nem csupán egy morfológiailag különböző faj, hanem egy ökológiai specialista, amely az ember által létrehozott "tájtörténeti sebekben", azaz a bolygatott, de a pionír állapotnál már fejlettebb talajú élőhelyeken találja meg életterét. Jelenléte egy adott területen a múltbéli erdőirtásra és az azt követő másodlagos szukcessziós folyamatokra utal. Míg a *F. vaginata* a természetes, hosszú ideje stabil, extrém körülményekkel jellemezhető pionír homokpuszták faja, a *F. pseudovaginata* a "zavart területeken" és "volt erdőtalajokon" jelenik meg. A társulása, a *Festucetum pseudovaginatae*, fajgazdagabb és több zártabb gyepre jellemző fajt tartalmaz, ami arra utal, hogy egy szukcessziós sorban előrehaladottabb állapotot képvisel. A *F. pseudovaginata* léte és elterjedése a pannon táj antropogén átalakulásának biológiai lenyomata, amely a dinamikusán változó, regenerálódó területek faja. Ezért cönológiai és természetvédelmi szempontból is kiemelt indikátorértékkel bír: jelenléte egy terület múltbéli bolygatottságát és jelenlegi regenerációs potenciálját jelzi.

Társulástani szerep: A *Festuca pseudovaginata* saját, önálló, a Pannon-medencére endemikus asszociációt alkot, a *Festucetum pseudovaginatae*-t (Penksza et al., 2021). Ez a társulás szignifikánsan különbözik a *Festucetum vaginatae*-től. Fajösszetétele gazdagabb, borítása sűrűbb, és szignifikánsan több *Festuco-Brometea* (zártabb, mezofilabb gyepekre jellemző) elemet tartalmaz. Diagnosztikai fajai többek között a *Colchicum arenarium*, *Ephedra distachya*, *Koeleria majoriflora* és *Astragalus onobrychis*, míg a zavarást jelző *Cynodon dactylon* is gyakori benne (Penksza et al., 2021).

3. Táblázat: A *Festuca pseudovaginata* és a *F. vaginata* összehasonlító diagnosztikája

Jellemző	<i>Festuca pseudovaginata</i>	<i>Festuca vaginata</i>	Forrás(ok)
Levél színe	Élénk-/világoszöld, nem hamvas	Kékeszöld, hamvas	Penksza (2003) in Szabó et al. (2017)
Szálka hossza	1,2–1,8 mm	Hiányzik, vagy <0,4 mm	Penksza (2003) in Szabó et al. (2017)
Szklerenchimagyűrű	Folytonos, de egyenetlenül vastag	Folytonos, egységesen vastag	Penksza (2003); Penksza et al. (2021)

Ploiditási szint	Diploid (2n=14)	Diploid (2n≈2x) vagy Tetraploid (2n=28)	Penksza (2003); Šmarda (2008)
Tipikus talaj	Bolygatott, fejlettebb (volt erdő) talaj	Pionír, nyers, meszes homoktalaj	Péter (2021); Szabó et al. (2017)
Társulás	<i>Festucetum pseudovaginatae</i>	<i>Festucetum vaginatae</i>	Penksza et al. (2021)
Fajgazdagság (társulásé)	Magasabb	Alacsonyabb	Penksza et al. (2017); Penksza et al. (2021)
Zavarástűrés	Magas, zavart élőhelyek specialistája	Alacsony, stabil élőhelyek faja	Szabó et al. (2017)

6.2.1.3. *Festuca tomanii* Korneck & T.Gregor

Rendszertani besorolás és nomenklátúra

A *Festuca tomanii* Korneck & T.Gregor a *Festuca ovina* aggregátum egy viszonylag újabban felismert és vizsgált tagja, amely a Duna menti homoki gyepekben a *F. vaginata* és *F. pseudovaginata* mellett fordul elő (Penksza et al., 2020). Taxonómiai helyzete és rokonsági köre még aktív kutatások tárgyát képezi, de a morfológiai és mikromorfológiai vizsgálatok egyértelműen elkülönítik a rokon homoki fajoktól. Magyarország flórájában új fajként tartják számon (Péter et al., 2024).

Morfológiai és anatómiai leírás

A *Festuca tomanii* a legfeltűnőbb morfológiai és anatómiai bélyegei alapján különíthető el a többi homoki csenkesztől (4. táblázat).

Habitus és vegetatív szervek: A faj leglátványosabb és legkönnyebben felismerhető tulajdonsága az ezüstös-szürke levélszín. Ezt a színt a levél abaxiális (külső) epidermiszén található sűrű, a többi fajhoz képest hosszabb trichomák (szőrök), valamint a sejtfalakba beépült magas szilícium-dioxid (szilika) tartalom okozza. Ez a jellegzetesség nemcsak a faj azonosítását segíti, hanem fontos ökológiai adaptáció is (Penksza et al., 2020).

Levél-anatómia: A levélkeresztmetszetben a szklerenchima-gyűrű ennél a fajnál is folytonos, ami a *F. vaginata* csoportba sorolja. Azonban a gyűrű szerkezete egyedi: a középső ér közelében

egy-három beékelődő epidermiszsejt gyakran megszakítja a szilárdítószövet folytonosságát. Ez a finom anatómiai bélyeg eltér mind a *F. vaginata* teljesen egységes, mind a *F. pseudovaginata* egyenetlenül megvastagodott gyűrűjétől, és fontos mikroszkópos diagnosztikai karakter (Penksza et al., 2020).

Generatív szervek: A bugavirágzata a három vizsgált homoki faj (*vaginata*, *pseudovaginata*, *tomanii*) közül a legnagyobb és leglazább szerkezetű. A füzérek 5–6 virágból állnak. A legfontosabb kvantitatív különbség a külső toklász szálkájának hosszában rejlik: a *F. tomanii* szálkája a leghosszabb, jellemzően meghaladja a 2 mm-t, ami szignifikánsan hosszabb, mint a *F. pseudovaginata* (~1,5 mm) és a szinte szálkátlan *F. vaginata* szálkája (Penksza et al., 2020).

Genetikai jellemzők

Ploiditási szint: A morfológiai és fitolit-elemzések alapján a *F. pseudovaginata*-hoz áll közelebb (Penksza et al., 2020). A ploiditási szint áramlási citometriával történő meghatározása után a faj diploid jelleget mutat, ami megnehezíti a kormoszómaszám alapján történő elkülönítését a *Festuca wagneri*-től. (Balogh et al. 2023)

Molekuláris adatok: A fitolit-analízis, amely a növényi szövetekben felhalmozódó szilika-testecskék morfológiáját vizsgálja, érdekes rokonsági viszonyokra derített fényt. A *F. tomanii* fitolit-összetétele, különösen az ELONGATE SINUATE típusú fitolitok magasabb aránya, nagyfokú hasonlóságot mutat a *F. pseudovaginata*-val. Mindkét faj fitolit-garnitúrája eltér a *F. vaginata*-étól, ami arra utal, hogy ez a két, szálkával rendelkező faj közelebbi rokonságban állhat egymással, mint a szálkátlan *F. vaginata*-val (Penksza et al., 2020). Az epidermisz magas szilíciumtartalmát energiadiszperzív röntgenspektroszkópiái (EDX) mérések is megerősítették, ami a mikromorfológiai adaptáció biokémiai hátterét igazolja (Penksza et al., 2020).

A *Festuca tomanii* esete tökéletesen demonstrálja, hogy a makromorfológiai hasonlóságok mögött mikroszkopikus szintű, de ökológiailag és evolúciósan rendkívül jelentős különbségek húzódnak. Az ezüstös levélszint okozó szőrözöttség és szilikát-berakódás nem csupán megjelenés szempontból fontos, hanem egy komplex adaptációs stratégia. A szilícium felhalmozása a növényekben ismert védekezési mechanizmus a szárazság (a párologtatás csökkentése révén) és a herbivória (a kemény, koptató hatású levelek miatt) ellen. A *F. tomanii* egy olyan evolúciós utat képviselhet, ahol a speciációt egy specifikus mikromorfológiai-biokémiai adaptáció hajtotta. Ez az adaptáció, a "szilikát-páncél", lehetővé tette számára,

hogy a *F. pseudovaginata* mellett vagy helyett sikeresen kolonizálja a zavart, száraz homoki élőhelyeket. Ez rávilágít arra, hogy a *Festuca*-taxonómia jövője a klasszikus morfológia mellett az ilyen funkcionális-adaptív bélyegek vizsgálatában rejlik.

Ökológia és cönológia

Élőhely: A *F. tomanii* ökológiai niche-e a *F. pseudovaginata*-éhoz hasonló. Jellemzően zavart élőhelyeken, másodlagos gyepekben, erdőfoltok szegélyén és felhagyott területeken fordul elő, ahol a talajviszonyok már eltérnek a pionír homokpusztákétól (Penksza et al., 2020; Péter, 2021).

Társulástani szerep: Cönológiai szerepe még további vizsgálatokat igényel, de gyakran a *F. pseudovaginata*-val együtt fordul elő olyan élőhelyeken, amelyek potenciális speciációs "forrópontoknak" tekinthetők (Penksza et al., 2020). Esztétikus, ezüstös megjelenése és feltételezett szárazságtűrése miatt kertészeti és gyeptelepítési felhasználhatóságát is aktívan kutatják. A csírázási kísérletek azt mutatták, hogy a magjai jobban csírának tőzeges vagy kókuszrostos közegen, mint a természetes homoktalajon, ami arra utal, hogy a szervesanyag-felhalmozódás kulcsfontosságú a megtelepedéséhez (Péter et al., 2024).

4. Táblázat: A Duna-menti homoki gyepök három rokon *Festuca* fajának összehasonlítása

Jellemző	<i>Festuca vaginata</i>	<i>Festuca pseudovaginata</i>	<i>Festuca tomanii</i>	Forrás(ok)
Levél színe	Hamvas, kékeszöld	Élénkzöld	Ezüstös-szürke	Penksza et al. (2020)
Levél felülete	Sima, szörtelen	Sima, szörtelen	Sűrűn, hosszan szőrös	Penksza et al. (2020)
Szálka hossza	< 0,4 mm (gyakorlatilag nincs)	1,2–1,8 mm	> 2,0 mm	Penksza et al. (2020)
Szklerenchimagyűrű	Folytonos, egységes	Folytonos, egyenetlenül vastag	Folytonos, de megszakított	Penksza et al. (2020)
Ploiditás	2x vagy 4x	2x	Ismeretlen	Šmarda (2008);

				Penksza (2003)
Fitolit-összetétel	Eltérő	Hasonló a <i>F. tomanii</i> -hoz	Hasonló a <i>F. pseudovaginata</i> -hoz	Penksza et al. (2020)
Jellemző élőhely	Stabil, pionír meszes homok	Bolygatott, szekunder homok	Bolygatott, szekunder homok	Penksza et al. (2017); Penksza et al. (2020)

6.2.1.4. *Festuca rupicola* Heuff. – Pusztai csenkesz

Rendszertani besorolás és nomenklátúra

A *Festuca rupicola* Heuff., vagy pusztai csenkesz, a *Festuca ovina* aggregátum egyik legelterjedtebb és ökológiailag legjelentősebb faja a Pannon-régióban. A folytonos szklerenchimájú *eu-ovina* csoporttal ellentétben a *Festuca valesiaca* alakkörbe (agg.) tartozik, amelyre a megszakított szklerenchima-gyűrű a jellemző. Ez a taxonómiai besorolás alapvető anatómiai különbségen alapul. A pannon lösz- és sziklagyepek, valamint a zártabb homoki sztyepprétek egyik legfontosabb és leggyakrabban domináns faja (Soó, 1964; Borhidi et al., 2012).

Morfológiai és anatómiai leírás

Habitus és vegetatív szervek: Erőtéljes, sűrű, nagy töveket képező évelő pázsitfű, amely gyakran nagy területeket borít be, és a gyepeknek jellegzetes, domináns megjelenést kölcsönöz. Leveli általában zöldek, merevek és erőteljesek (5. táblázat).

Levél-anatómia: A faj legfontosabb és legmegbízhatóbb diagnosztikai bélyege a levélkeresztmetszetben látható. A szklerenchimaszövet nem alkot folytonos, egybefüggő gyűrűt, hanem 3, 5, 7 vagy esetenként több, az erekkel szemben elhelyezkedő, elkülönült kötegre tagolódik. Ez az anatómiai szerkezet alapvetően megkülönbözteti a *F. vaginata* csoportba tartozó fajoktól (pl. *F. vaginata*, *F. pseudovaginata*, *F. tomanii*), és a *Festuca valesiaca* alakkörbe sorolja (Penksza, 2009; Penksza et al., 2018).

Generatív szervek: A buga és a füzérek mérete, valamint a virágok száma a füzéren belül meglehetősen változatos. A külső toklász (lemma) jól fejlett, határozott szálkában végződik. A

virágzati bélyegek (pl. szálahossz, füzérkehossz, pelyvák mérete) azonban nagymértékben kvantitatív jellegűek, és jelentős átfedést mutatnak a rokon taxonokkal, mint például a *F. valesiaca* vagy a *F. brevipila*. Emiatt a biztos azonosításhoz a morfológiai vizsgálatok mellett a levélanatómiai struktúra ellenőrzése elengedhetetlen (Alegro & Šoštarić in Penksza et al., 2019; Penksza et al., 2022).

Genetikai jellemzők

Ploiditási szint: A közép-európai, különösen a pannon populációk citogenetikai vizsgálatai konzisztensen **hexaploidnak ($2n=6x=42$)** találták a fajt (Šmarda, 2008; Šmarda & Kočí, 2003). Ez a magas ploiditási szint jól korrelál a faj robusztus morfológiájával, széleskörű ökológiai toleranciájával és kompetitív képességével.

Molekuláris adatok: Galli et al. (2006) ITS-régióra vonatkozó vizsgálataiban a *F. rupicola* mutatta a legnagyobb intraspecifikus variabilitást a vizsgált tíz taxon közül. Ez a nagyobb genetikai változatosság összhangban van a faj hexaploid, valószínűleg allopoliploid (több különböző ősi hibridizációjából származó) természetével és kiterjedt földrajzi elterjedésével. A genomméret-vizsgálatok tágabb evolúciós kontextusba helyezik a fajt. Šmarda et al. (2008) kimutatták, hogy a *Festuca* nemzetség evolúciója során egy ősi, a nemzetség kialakulását megelőző genomduplázódást követően a monoploid genomméret csökkenésének tendenciája figyelhető meg. Ez a "genom-downsizing" folyamat különösen a fiatal, gyorsan evolváló csoportokban, mint amilyen a *F. valesiaca* alakkör is, drámai mértékű lehet. A hexaploid *F. rupicola* genomja is ezen, a felesleges genetikai anyag eltávolítására irányuló, evolúciósan előnyös folyamat részese lehet (Šmarda et al., 2008).

A *Festuca rupicola* hexaploid természete nem csupán egy citogenetikai adat, hanem a faj ökológiai sikerének és dominanciájának kulcsa a pannon gyepekben. A megduplázódott genomkészlet nagyobb genetikai variabilitást és adaptációs potenciált biztosít, ami lehetővé teszi számára, hogy a pionír homoki fajoknál (pl. *F. vaginata*) kompetitívebb, zártabb és produktívabb élőhelyeket hódítson meg. A pannon csenkeszeknél megfigyelhető ploiditási sor ($2x \rightarrow 4x \rightarrow 6x$) egyértelmű mintázatot mutat, amely egyben egy ökológiai-szukcessziós sort is leképez a nyílt homoktól a zárt sztyeppig. A poliploidia általánosan ismert hatása a "gigász-hatás" (nagyobb sejtek, robusztusabb szervek) és a megnövekedett stressztolerancia. A *F. rupicola* ökológiai niche-e (lősz, sziklagyep) stabilabb, de egyben kompetitívebb környezetet jelent, mint a nyílt homok. A sikerhez nagyobb biomassza-produkcióra és a többi fajjal szembeni jobb versengőképességre van szükség. A hexaploidia biztosítja a *F. rupicola* számára

azt a genetikai "nyersanyagot", amelyből a sikeres adaptáció és a kompetitív fölény kialakulhatott.

Ökológia és cönológia

Élőhely: A *Festuca rupicola* ökológiai igényei jelentősen eltérnek a *F. vaginata* csoport tagjaitól. Nem a nyers homoktalajok faja, hanem a mélyebb rétegű, kötöttebb, tápanyagokban gazdagabb talajokat részesíti előnyben. Elsősorban a pannon löszhátak, a hegylábi lejtők, a sziklagyeppek és a humuszban gazdagodott, zártabb homoki sztyepprétek jellemző faja (Penksza et al., 2022).

Társulástani szerep: A *Festuca rupicola* a pannon erdősztyepp-zóna kulcsfontosságú, zonális növénytársulásainak névadó és domináns faja. A *Festucion rupicolae* Soó 1940 corr. 1964 (pannóniai sztyepprétek) szövetség és a *Festucetalia valesiaca* Br.-Bl. & Tx. ex Klika 1934 (szubkontinentális száraz gyeppek) rend karakterfaja (Borhidi et al., 2012). Jelenléte és dominanciája stabil, zárt, nagy fajgazdagságú, természetvédelmi szempontból rendkívül értékes gyepekre utal. Ezek a társulások az eurázsiai sztyepp-vegetáció legnyugatibb előőrsei, és számos ritka, védett növény- és állatfajnak adnak otthont (Szentés et al., 2013; Borhidi et al., 2012).

5. Táblázat: A *Festuca rupicola* diagnosztikai profilja

Jellemző	Leírás	Forrás(ok)
Szklerenchima típusa	Megszakított, 3-7 (vagy több) elkülönült köteg	Penksza (2009); Penksza et al. (2018)
Ploiditási szint	Hexaploid ($2n=6x=42$)	Šmarda (2008); Šmarda & Kočí (2003)
ITS variabilitás	Viszonylag magas intraspecifikus variabilitás	Galli et al. (2006)
Jellemző talajtípus	Lösz, sziklagyep talaj, kötöttebb homok	Borhidi et al. (2012)
Fő társulástani egység	<i>Festucion rupicolae</i> , <i>Festucetalia valesiaca</i>	Borhidi et al. (2012)
Ökológiai szerep	Zonális sztyepprétek domináns, társulásalkotó faja	Soó (1964); Borhidi et al. (2012)

6.2.1.5. *Festuca javorkae* Májovský – Jávorka-csenkesz

Rendszertani besorolás és nomenklátúra

A *Festuca javorkae* Májovský a *Festuca rupicola* alakkörbe tartozó, vitatott taxonómiai státuszú és kevésbé ismert faj. Eredetileg a Csallóközből (Szlovákia, Čenkov környéke) írták le, és a Pannon-medencében endemikus taxonnak tartják (Penksza, 2000 in Herczeg et al., 2009; Péter, 2021). Nomenklaturai helyzetét tisztázták, és a *Festuca májovszky* név szinonimájának tekintik (Dostal, 1989 in Péter et al., 2021). Önálló faji státuszát elsősorban a *F. rupicola*-tól eltérő ploiditási szintje alapozza meg, morfológiai elkülönítése azonban rendkívül problematikus.

Morfológiai és anatómiai leírás

Habitus és vegetatív szervek: Morfológiailag rendkívül hasonlít a *F. rupicola*-hoz, és a terepi elkülönítésük szinte lehetetlen. Az eredeti leírást később kiegészítették szövettani eredményekkel, de a rendelkezésre álló források ezeket a finom anatómiai különbségeket nem részletezik (Péter et al., 2021).

Levél-anatómia: Mivel a *F. rupicola* alakkörbe tartozik, a szklerenchimája valószínűleg megszakított kötegekből áll. A taxonómiai problémák miatt a biztos azonosításhoz a levélszövettani vizsgálat fontos, de még ez sem mindig vezet egyértelmű eredményre a morfológiai bélyegek átfedése miatt (Penksza et al., 2020).

Generatív szervek: A virágzati morfológiai bélyegek valószínűleg teljes mértékben átfednek a *F. rupicola* és más rokon fajok értékeivel, így diagnosztikai értékük csekély (6. táblázat).

Genetikai jellemzők

Ploiditási szint: A faj legfontosabb és legstabilabb elkülönítő bélyege a ploiditási szintje. A *F. javorkae* egyértelműen **tetraploid ($2n=4x=28$)**, ami markánsan megkülönbözteti a hexaploid *F. rupicola*-tól (Galli et al., 2001, 2006; Šmarda et al., 2007, 2008 in Péter et al., 2021). Ez a citogenetikai különbség adja a faj önállóságának legfőbb érvét.

Molekuláris adatok: A *F. javorkae* szerepelt a Galli et al. (2006) által végzett széleskörű molekuláris vizsgálatban. Az eredmények szerint az ITS és *trnL* szekvenciák alapján a faj nem mutatott szignifikáns eltérést a többi vizsgált *F. ovina* agg. taxontól. Ez ismételt a

csoporton belüli recens, komplex evolúciós folyamatokra utal, ahol a ploiditási szintek változása és a morfológiai differenciálódás gyorsabb lehet, mint a neutrális DNS-markerek evolúciója (Galli et al., 2006).

A *Festuca javorkae* tetraploid citotípusként egy evolúciós köztes lépcsőfokot képviselhet a diploid ősök és a sikeresebb, domináns hexaploid *F. rupicola* között. Ökológiai szerepe ezt tükrözi: egy szűk, átmeneti niche-t foglal el, ahol a pionír fajok már kiszorulóban vannak, de a zárt gyepek kompetitív fajai (mint a *F. rupicola*) még nem vették át teljesen az uralmat. A ploiditási sor a pannon csenkeszeknél ($2x \rightarrow 4x \rightarrow 6x$) egyértelmű, és a *F. javorkae* a $4x$ szintet képviseli. Társulásai fajszegényebbek és alacsonyabb diverzitásúak, mint a környező gyepeké, ami arra utalhat, hogy egy kompetitíven gyengébb fajról van szó, amely csak ebben a specifikus, átmeneti zónában tud fennmaradni. A *F. javorkae* egy élő példa lehet a poliploid evolúció egy lehetséges "zsákutcájára" vagy egy még folyamatban lévő, de kevésbé sikeres ágára. Míg a hexaploidia a *F. rupicola* esetében egyértelműen sikeres adaptációt eredményezett, a tetraploidia a *F. javorkae* esetében egy ökológiailag szűkebb, kevésbé stabil niche elfoglalására volt elegendő. Természetvédelmi szempontból ezért kiemelten értékes, mint egy evolúciós folyamat ritka tanúja.

Ökológia és cönológia

Élőhely: A *F. javorkae* homoki területeken fordul elő, de nem a nyílt, pionír gyepekben. Ökológiai szempontból a nyílt és a zárt homoki gyepek közötti átmeneti (ekoton) zónában helyezkedik el (Péter, 2022; Péter et al., 2021). Nem jellemző a tipikus szikes pusztákra, bár előfordulhat lösz- és szikes talajok kontaktzónájában (Herczeg et al., 2009).

Társulástani szerep: A faj képes önálló, de viszonylag fajszegény, alacsony diverzitású társulást (*Festucetum javorkae*) alkotni. Ezekben a gyepekben a *Festucion vaginatae* (nyílt homoki gyepek) szövetség elemei még dominálnak, de már megjelennek a *Festucetalia valesiaca* (zártabb sztyepprétek) rendjének fajai is, ami a társulás átmeneti jellegét mutatja (Péter et al., 2021). A faj magyarországi előfordulása és társulásalkotó szerepe további megerősítést igényel, mivel a hazai, korábban *F. javorkae*-ként azonosított példányok egy része a vizsgálatok során *F. rupicola*-nak bizonyult (Péter, 2022).

6. Táblázat: A *Festuca javorkae* és a *F. rupicola* összehasonlítása

Jellemző	<i>Festuca javorkae</i>	<i>Festuca rupicola</i>	Forrás(ok)
----------	-------------------------	-------------------------	------------

Ploiditási szint	Tetraploid ($2n=4x=28$)	Hexaploid ($2n=6x=42$)	Péter et al. (2021); Šmarda (2008)
Morfológiai elkülönítés	Nagyon nehéz, gyakorlatilag lehetetlen	-	Penksza et al. (2020); Péter et al. (2021)
Ökológiai niche	Szűk, átmeneti (nyílt-zárt gyepek között)	Széles, stabil (zárt sztyepp, sziklagyep)	Péter (2022); Borhidi et al. (2012)
Társulásának jellege	Fajszegény, alacsony diverzitású	Fajgazdag, magas diverzitású	Péter et al. (2021)
Elterjedési státusz	Pannon endemikus, ritka	Széles körben elterjedt, gyakori	Péter (2021); Simon (2000)

6.2.1.6. *Festuca wagneri* Degen, Thaisz & Flatt – Rákosi csenkesz

Rendszertani besorolás és nomenklátúra

A *Festuca wagneri* Degen, Thaisz & Flatt, vagy rákosi csenkesz, a Pannon-medencére endemikus, a *Festuca ovina* aggregátumba tartozó faj (Péter et al., 2021). Taxonómiai státusza sokáig bizonytalan volt, gyakran csak a *F. sulcata* (ma *F. rupicola*) egyik változatának tekintették. Penksza & Engloner (1999/2000) munkája erősítette meg önálló faji rangját, amelyet azóta a legtöbb modern flóramű elfogad (Péter, 2021). A záródó homoki gyepek és homoki sztyepprétek jellemző, társulásalkotó faja (Simon, 2000; Borhidi, 2003 in Péter et al., 2021).

Morfológiai és anatómiai leírás

Habitus és vegetatív szervek: A fajon belül jelentős morfológiai variabilitás figyelhető meg, ami a taxonómiai azonosítást nehezítheti, ugyanakkor a gyakorlati felhasználás szempontjából potenciált rejt magában. Kutatók elkülönítettek felálló (upright), elfekvő (spreading) és alacsony (low) növekedésű típusokat, amelyek eltérő gypesedési tulajdonságokkal rendelkezhetnek (Péter et al., 2024).

Levél-anatómia: A faj levélszöveti jellemzőiről a rendelkezésre álló források nem adnak részletes leírást. Mivel ökológiailag és ploiditási szintjét tekintve a *F. rupicola* és *F. javorkae* fajokhoz áll közelebb, valószínűsíthető, hogy szklerenchimája a *valesiaca* típushoz hasonlóan megszakított kötegekből áll, de ennek megerősítése további vizsgálatokat igényel.

Generatív szervek: A virágzati morfológiai paraméterekben szignifikáns különbségek mutathatók ki a rokon fajokhoz képest. Például a *F. wagneri* és a *F. tomanii* összehasonlító vizsgálata során a két faj több virágzati paraméterben is eltért egymástól, ami alátámasztja elkülönülésüket (Péter et al., 2021) (7. táblázat).

Genetikai jellemzők

Ploiditási szint: A *Festuca wagneri* citogenetikai vizsgálatok alapján **tetraploid (2n=4x=28)** (Šmarda & Kočí, 2003). Ezzel a ploiditási szinttel a *F. javorkae*-val áll egy csoportban, és elkülönül a diploid homoki fajoktól (*F. pseudovaginata*) és a hexaploid löszgyepi fajtól (*F. rupicola*). Ez a tetraploid szint a pannon csenkeszek evolúciós és szukcessziós sorában egy fontos köztes állapotot képvisel.

Molekuláris adatok: Galli et al. (2006) vizsgálataiban a *F. wagneri* is szerepelt. Az ITS és *trnL* szekvenciák alapján a faj nem mutatott intragenomikus polimorfizmust, és a kapott szekvenciák azonosak voltak a többi vizsgált *F. ovina* agg. taxonéval. Ez ismételten a csoporton belüli szoros genetikai rokonságra és a vizsgált markerek alacsony felbontóképességére utal ebben a komplexumban (Galli et al., 2006).

A *Festuca wagneri* ökológiai és genetikai profilja alapján a pannon homoki vegetáció szukcessziójának egy kulcsfontosságú, stabilizáló elemét képviseli. Tetraploid természetű és a köztes (záródó homok) élőhelyekhez való adaptációja ideális fajjá teszi a degradált homoki területek ökológiai restaurációjához. A szukcesszió a nyílt homoktól (*F. vaginata*) a zárt löszgyepekig (*F. rupicola*) tart, és a *F. wagneri* a kettő közötti, humuszosodó, záródó homoki fázist foglalja el. Genetikailag is "köztes" helyzetű. Jelentős intraspecifikus morfológiai variabilitása nagy genetikai változatosságra és adaptációs potenciálra utal, ami rendkívül értékes a változó környezeti feltételekhez való alkalmazkodásban és a restaurációs projekteknél. A *F. wagneri* nem csupán egy ritka endemikus faj, hanem a pannon homok természetes regenerációs folyamatainak motorja. Természetvédelmi kezelések és restaurációs programok során a faj megtelepítése vagy a számára kedvező feltételek biztosítása kulcsfontosságú lehet a nyílt homokpuszták stabilizálásában és a fajgazdagabb, zártabb sztyepprétek felé történő elmozdulásban.

Ökológia és cönológia

Élőhely: A *Festuca wagneri* nem a pionír homoki gyepék faja. Élőhelyei a záródó, a nyílt homoknál humuszosabb, fejlettebb talajú területek. Gyakran semleges vagy enyhén

savanyú kémhatású homoktalajokon fordul elő, buckaközi mélyedések szegélyén vagy olyan területeken, amelyek korábban erdővel borítottak voltak, és a talajprofiljuk fejlettebb, mint a nyers homokpusztáké (Borhidi et al., 2012; Péter, 2021).

Társulástani szerep: A pannon homokpuszták bennszülött, domináns, társulásalkotó faja (Simon, 2000; Borhidi, 2003 in Péter et al., 2021). Elsősorban a homoki sztyepprétek, mint például az *Astragalo austriaci-Festucetum sulcatae* jellemző eleme (Péter et al., 2021). Társulásaiban a homokpusztagyepi (*Festucion vaginatae*) és a réti, mezofilabb elemek egyaránt megtalálhatók, ami élőhelyének átmeneti jellegére utal (Borhidi et al., 2012). Korábban csak a Duna-Tisza közéről volt ismert, de újabb kutatások a Kisalföldön is kimutatták jelenlétét, ami fontos új adat a faj elterjedésével kapcsolatban (Péter et al., 2021). Takarmányértékét is vizsgálták, és a többi homoki csenkeszhez hasonlóan magas szárazanyag- és rosttartalom, de alacsony nyersfehérje-tartalom jellemzi (Fűrész et al., 2022).

7. Táblázat: A *Festuca wagneri* öko-taxonómiai adatlapja

Jellemző	Leírás	Forrás(ok)
Ploiditási szint	Tetraploid ($2n=4x=28$)	Šmarda & Kočí (2003)
Morfológiai variabilitás	Magas (felálló, elfekvő, alacsony típusok)	Péter et al. (2024)
Jellemző talaj	Záródó, humuszosodó, semleges-enyhén savanyú homok	Borhidi et al. (2012); Péter (2021)
Jellemző társulás	Homoki sztyepprétek (<i>Astragalo-Festucetum sulcatae</i>)	Péter et al. (2021)
Szukcessziós szerep	Köztes, a nyílt és zárt gyepek közötti stabilizáló faj	Péter (2021); Borhidi et al. (2012)
Természetvédelmi/Gyakorlati jelentőség	Pannon endemikus, homokterületek restaurációjában potenciális kulcsfaj	Péter et al. (2024); Fűrész et al. (2022)

6.2.1.7. *Festuca brevipila* Tracey

Rendszertani besorolás és nomenklatura

A *Festuca brevipila* Tracey a *Festuca ovina* aggregátum egyik széles körben elterjedt és gazdaságilag is jelentős tagja. A taxonómiában gyakran a *Festuca trachyphylla* (Hack.) Krajina név szinonimájaként kezelik. Eurázsiai elterjedésű faj, amelyet világszerte természetnek gyeptelepítési és takarmányozási célokra (Ruemmele et al., 2003). A magyar flórában való jelenlétét csak a közelmúltban erősítették meg, így hazai elterjedése és cönológiai szerepe még kevésbé ismert (Penksza et al., 2022).

Morfológiai és anatómiai leírás

Habitus és vegetatív szervek: Finom levéltextúrájú, sűrű, tömött gyepet alkotó évelő. A levelek abaxiális (külső) felületén rövid, merev szőrök (trichomák) találhatóak, ami fontos megkülönböztető bélyeg a csupasz levelű taxonokkal szemben, és a tapintása érdes (scabrous) (Penksza et al., 2018; Bednarska et al., 2024).

Levél-anatómia: A levélkeresztmetszetben a szklerenchima megszakított kötegekből áll, ami a *Festuca valesiaca* alakkörbe sorolja. A kötegek elrendeződése jellegzetes, ún. "brevipila típusú", ahol a diszkrét szilárdítókötegek nemcsak a főbb erekkel, hanem a kisebb, járulékos erekkel szemben is kialakulnak. Ez a finom anatómiai bélyeg segíthet az elkülönítésében más, megszakított szklerenchimájú fajoktól (Bednarska et al., 2024).

Generatív szervek: A virágzati morfológiai bélyegeket, mint például a szálla hossza, rendkívül változékonyak és jelentős átfedést mutatnak a rokon hexaploid fajokkal, mint a *F. rupicola*. Ezért a biztos azonosításhoz az anatómiai és genetikai vizsgálatok elengedhetetlenek (8. táblázat).

Genetikai jellemzők

A *Festuca brevipila* a listán szereplő fajok közül genomikai szempontból a legalaposabban vizsgált taxon, ami modellszervezetté teszi a nemzetség evolúciójának megértésében.

Ploiditási szint: A faj a citogenetikai vizsgálatok alapján konzisztensen **hexaploid** ($2n=6x=42$) (Šmarda, 2008; Šmarda & Kočí, 2003; Qiu et al., 2020).

Molekuláris adatok és genomika: A faj komplex evolúciós történetének megértésében áttörést hoztak Qiu et al. (2020) kutatásai, akik PacBio Iso-Seq és Illumina szekvenálási technológiák kombinációjával hoztak létre egy magas minőségű referencia transzkriptomot a faj számára. A filotranszkriptomikai analízis, amely a kifejeződő gének szekvenciáit hasonlítja

össze a rokon fajokéval, egyértelműen alátámasztotta a faj **alloploid** eredetét. Ez azt jelenti, hogy a *F. brevipila* genomja több különböző ősi hibridizációjából és az azt követő kromoszómaszerelvény-duplázódásból jött létre. A kutatások szerint a feltételezett szülői vonalak között diploid (*Festuca ovina subsp. ovina*, *Festuca valesiaca*) és tetraploid (*Festuca ovina*) taxonok egyaránt szerepelnek. Ez a komplex, hálózatos (retikulált) evolúciós minta jellemző a teljes *Festuca ovina* aggregátumra. A *F. brevipila* genomjában található különböző eredetű szubgenomok nagyfokú hasonlósága a szekvenálási hibáktól való megkülönböztetést is megnehezíti, ami a szülői vonalak közeli rokonságára utal (Qiu et al., 2020).

A *Festuca brevipila* esete kiválóan szemlélteti, hogyan képesek a modern genomikai eszközök választ adni a klasszikus taxonómia által évszázada feltett kérdésekre. Az alloploid eredet és a szülői vonalak azonosítása konkrét bizonyítékot szolgáltat a *Festuca ovina* aggregátumot jellemző hibridizációs és poliploidizációs folyamatokra, amelyek a morfológiai sokféleség hátterében állnak. A *F. brevipila* genomikai vizsgálata egy modellt szolgáltat a teljes *Festuca* csoport evolúciójának megértéséhez. Megmutatja, hogy a morfológiailag nehezen szétválasztható fajok valójában különböző hibridizációs események eredményei. Ez a megközelítés – a genomikai adatok integrálása a morfológiával és ökológiával – jelenti a kiutat a taxonómiai bizonytalanságból.

Ökológia és cönológia

Élőhely: A *Festuca brevipila* egy rendkívül szárazságtűrő, alacsony tápanyagigényű faj. Jól teljesít ún. "low-input management" rendszerekben, azaz kevés öntözést, trágyázást és gondozást igénylő körülmények között. Ezen tulajdonságai rendkívül értékessé teszik a gyeptelepítésben, a kertészetben és az erózió elleni védelemben (Qiu et al., 2020; Ruemmele et al., 2003).

Társulástani szerep: Magyarországi természetes cönológiai szerepe még feltárás alatt áll, mivel csak nemrég azonosították a hazai flórában (Penksza et al., 2022). Valószínűsíthető, hogy elsősorban másodlagos, zavart gyepekben, útszéleken, vagy régebbi gyeptelepítésekből kivadulva fordul elő. Természetes társulásokban betöltött szerepének tisztázása további kutatásokat igényel.

7. Táblázat: A *Festuca brevipila* genomikai és taxonómiai profilja

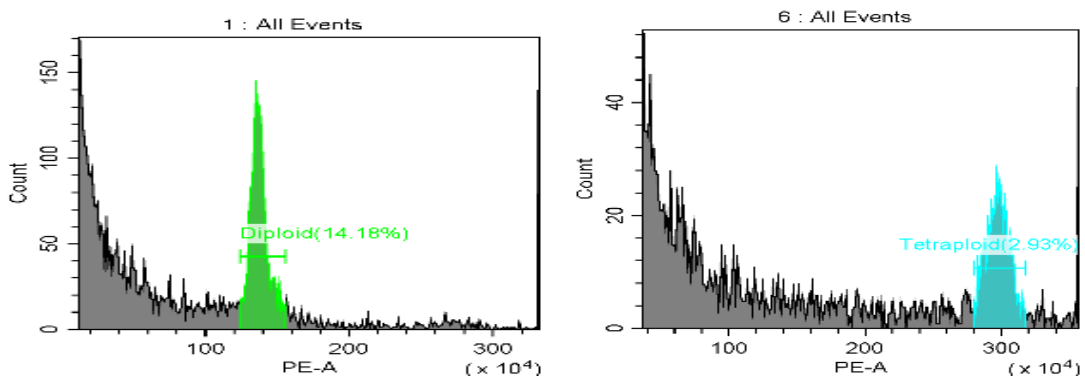
Jellemző	Leírás/Adat	Forrás(ok)
----------	-------------	------------

Ploiditási szint	Hexaploid ($2n=6x=42$)	Šmarda (2008); Qiu et al. (2020)
Evolúciós eredet	Allopoliploid	Qiu et al. (2020)
Feltételezett szülői vonalak	<i>F. ovina</i> (2x), <i>F. valesiaca</i> (2x), <i>F. ovina</i> (4x)	Qiu et al. (2020)
Genomikai erőforrások	PacBio Iso-Seq referencia transzkriptóm	Qiu et al. (2020)
Kulcsfontosságú anatómiai bélyeg	Megszakított, "brevipila típusú" szklerenchima	Bednarska et al. (2024)
Gyakorlati jelentőség	Szárazságtűrő gyepalkotó, takarmány	Ruemmele et al. (2003); Qiu et al. (2020)

6.2.2. Ploid vizsgálatok eredményei

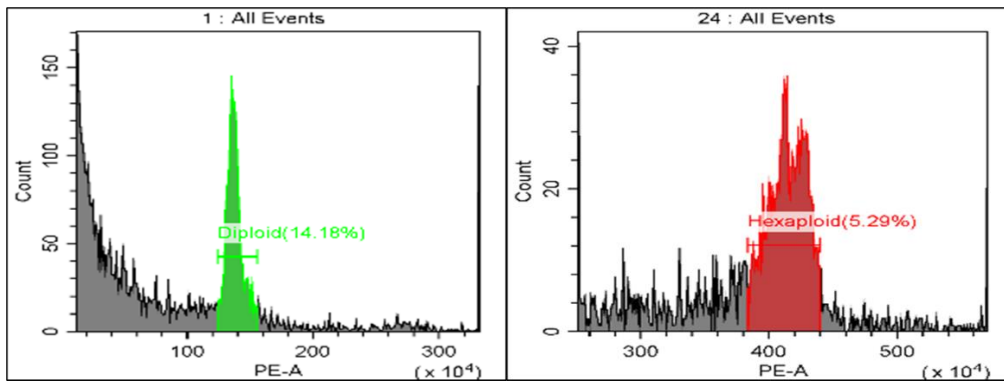
Előzetesen végzett morfológiai és szövettani vizsgálatok eredményeként potenciálisan meghatároztuk a taxonokat és az irodalmi adatok alapján a ploid szintet is megadtuk. A vizsgálat után a ploid szint ismeretében korrigáltuk a meghatározásokat és megadtuk a fajok neveit is. Az általunk használt műszer a sejtciklus G0/G1 szakaszát tudta mérhetően kimutatni. Ez a sejtciklusban a növekedési szakasz.

Az 23. ábrán a Homoktövis Természetvédelmi Területről származó *Festuca pseudovaginata* ploid szintje látható, amely tetraploid fajt mutat. A faj tetraploid mivolta onnan látható, hogy az x tengelyen a G1 növekedési szakaszban mért kiemelkedés (sejtfelszaporodás) kétszer olyan messze van, mint a diploid referencia *Festuca vaginata*-nál.



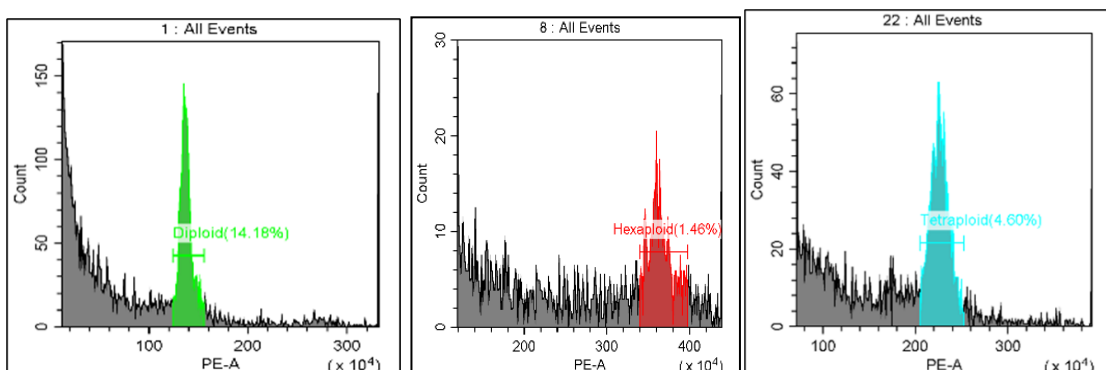
23. ábra: A diploid *Festuca vaginata* (Homoktövis TT) és tetraploid *Festuca pseudovagina* (Homoktövis TT) ploiditásának összehasonlítása.

A 24. ábrán a Barcsról származó *Festuca brevipila* minták hasonlítottuk össze a referencia anyagként használt, diploid Homoktövis TT-ről származó *Festuca vaginata* mintákkal. Az eredményből jól látszik, hogy a *Festuca brevipila* kiemelkedése háromszor olyan messze helyezkedik el a grafikonon, mint a *Festuca vaginata*-é.



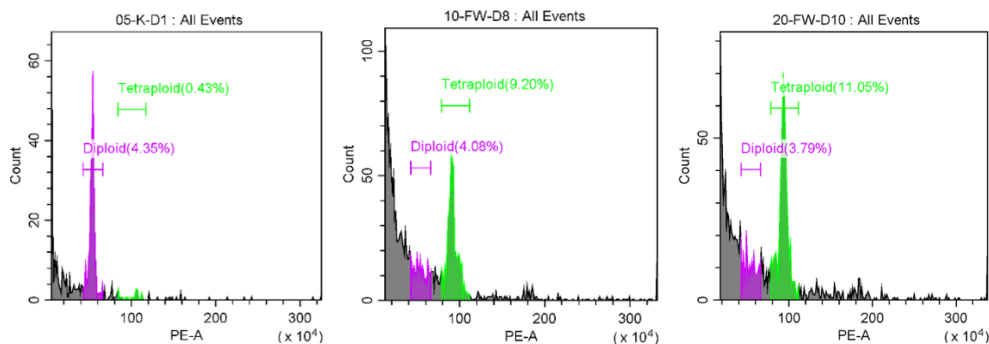
24. ábra: A diploid *Festuca vaginata* (Homoktövis TT) és a *Festuca brevipila* (Barcs) ploiditás összehasonlítása.

A 25. ábrán a korábbi morfológiai bélyegekre alapozó felmérések alapján (Soó 1964) feltételezett győrszentiváni *Festuca javorkae* populációból vett minták ploid szint összehasonlítása látható a bizonyítottan *Festuca javorkae* fajhoz tartozó szlovákiai Csenkéből, a locus classicus területről származó egyedekel, valamint a diploid Homoktövis TT-ből származó *Festuca vaginata* referencia eredménnyel. Az ábrán jól látszik, hogy a Győrszentivánról származó minták hexaploidok, ugyanis a kiemelkedési szakasza háromszor olyan távol vanak mint a referencia anyagban használt, diploid *Festuca vagneri*. Ezentúl eltérnek a Csenkéről származó tetraploid *Festuca javorkae* mintáktól, melyek a diploid referencia értékektől kétszer olyan távolságban emelkedik ki. Ez alapján elképzelhető, hogy a győrszentiváni faj az ismert hexaploid *Festuca rupicola*-hoz tartozik.



25. ábra: A diploid *Festuca vaginata* (Homoktövis TT) a hexaploid *Festuca rupicola* (Győrszentiván) és a tetraploid *Festuca javorkae* (Csenke) ploiditásának összehasonlítása

A 26. ábrán látható grafikonok kicsit eltérnek a többitől. Ezeken az ábrákon a lilaszín a referencia anyagként használt *Festuca vaginata* ploid vizsgálati adatainak grafikonon való elhelyezkedését míg a zöld az összehasonlításban résztvevő fajok a Kunbaracson gyűjtött *Festuca wagneri* és a Homoktövis TT-en gyűjtött *Festuca tomanii* minták elhelyezkedését mutatja. Az ábrákon jól látszik, hogy a *Festuca wagneri* és a *Festuca tomanii* szinte ugyanolyan távolságra helyezkednek el a grafikonon és mind a kettő diploid, tehát a ploid szintjük megegyezik.



26. ábra: A diploid *Festuca vaginata* (Homoktövis TT) a tetraploid *Festuca wagneri* (Kunbaracs) és a *Festuca tomanii* (Homoktövis TT) ploiditásának összehasonlítása

6.2.3. Filogenetikai eredmények

Az eddigi vizsgálati eredmények alapján a psbA-trnH2, kloroplasztisz szekvencia alapján vannak jelentős különbségek, és az irodalmi adatok alapján kirajzoltunk egy törzsfát, ami utal arra, hogy eltérések lehetnek, de egyértelműen még nem tudtuk kimutatni, hogy a vizsgált minták kizárólag külön fajokként tekinthetők-e!

7. Összefoglalás

A Hortobágyon a száraz (*Artemisio santonici-Festucetum pseudovinae*) és az üde (*Alopecuretum pratensis*) gyepterületek pérhuzamos tavaszi és őszi vizsgálata lehetővé tette, hogy a legeltetés hatásait ne elkülönített esetként, hanem a legelő nyomás gradiense mentén, összehasonlító keretek között elemezzük. Ez a módszer lehetővé tette annak egyértelmű kimutatását, hogy a legeltetésre adott válaszreakció nem egyetemes, hanem erősen függ az ökológiai feltételektől és a vegetációtípus ökológiai és történeti adottságaitól. Míg a korábbi kutatások gyakran általánosítottak a legeltetés hatásairól, jelen eredmények alapján egyértelműen megállapítható, hogy a száraz gyepek funkcionális stabilitása és rezisztenciája jelentősen eltér az üdebb, érzékenyebb sziki rétektől.

A komplex és interdiszciplináris megközelítés, vagyis annak szemelőtt tartása, hogy az ökológiai folyamatok alapos elemzése (pl. fajösszetétel, abiomassza-termelés és diverzitás változásának téridődinamikája) szervesen összekapcsolódik a talajtani (avarfelhalmozódás, taposás által okozott tömörödés), mikrobiológiai (trágya hatása a talaj mikrobiális aktivitására és a tápanyag-körforgásra) és társadalmi-gazdasági (legeltetés vs. kaszálás gazdasági optimumának meghatározása) aspektusokkal. Ez az integrált nézőpont lehetővé teszi a gyepeken zajló folyamatok holisztikus megértését, ami nélkülözhetetlen a hatékony természetvédelmi stratégia és a fenntartható gazdálkodási modellek kialakításához.

Az eredmények alapján a két aspektus vizsgálata indokolt, mert így a tavaszi állapotok után kialakult őszi viszonyok is értékelhetők és gazdasági szempontból fontos, hogy akkor mi várható, hogyan változik a vegetáció a legeltetés mellett. Összességében megállapítható, hogy a száraz gyep (*Artemisio santonici-Festucetum pseudovinaere*) legeltetésre alkalmas, természetvédelmi, biomassza és a diverzitás szempontjából jól tolerálja a legeltetést. Az üde gyep típus (*Alopecuretum pratensis*) fajszegény és a legeltetésre érzékenyen reagál, jelentős leromlás mutatható ki minden szempontból, ezért gazdasági hasznosítás szempontjából kaszálóként való alkalmazás indokolt.

A karámtól való távolság függvényében, gradient alapú mintavételezés nemcsak kvalitatív, hanem kvantitatív módon feltárta a legeltetési nyomás térbeli gradienseit, lehetővé téve a degradáció folyamatainak és a regenerációs zónáknak a pontosabb lokalizálását és értelmezését. Ugyanakkor a tavaszi és őszi aspektusok együttes értékelése betekintést nyújt a gyepek szezonális dinamikájába, regenerációs képességébe és a klímaváltozás által egyre szélsőségesebbé váló csapadékeloszlás következményeibe. Kimutattuk, hogy a hagyományos tavaszi maximum helyett az őszi csapadékbőség új fenntarthatósági lehetőséget teremthet a

legeltetési idény kiterjesztésére, ami nemcsak ökológiai, hanem jelentős gazdasági implikációkkal is bír a hazai állattartás számára. Az eredményeink alapján az igazolódott, hogy az ürmös szikes puszta fajösszetételére, a legeltetési intenzitás erőssége kisebb hatással volt, mint az ecsetpázsitos sziki rétére.

Gyepgazdálkodási szempontból fontos, hogy a mennyi biomasszára lehet számítani a területen. Ezen a téren az ürmös szikespuszta és az ecsetpázsitos sziki rét vegetációja eltérő képet mutat. Mind a két vegetációtípusban a tavaszi és az őszi terméshozamai közel azonosan alakultak. Ez vélhetően a szélsőséges csapadékeloszlás számlájára írható, mivel a napjainkban gyakran elmaradó, illetve kis mennyiségű csapadék visszaveti a gyep elsönövedékének a fejlődését, míg a korábban megszokotthoz képest bőségesebb őszi csapadék, megnöveli az őszi sarjú tömegét, ezzel lehetőséget teremtve a legeltetési idény meghosszabbítására.

A homoki területen viszont a vegetáció degradációja és a legeltetési nyomás között egyenes arányosság volt. A homok a legeltetési nyomást a gyep nem tolerálja olyan mértékben, mint a szikes gyep. Összevetve a homoki területek legeltetési nyomás során kialakult vegetáció gazdagságát az ürmös pusztán, ami a legfajgazdagabb volt az átlagos kvadrátonkénti fajszám csak 14 volt, addig a homoki területen az „A” sávban 20 feletti, és a legtávolabbi területeken, a legkisebb legeltetési nyomásnak kitett „C” sávban 40 fölött volt a fajok száma, sőt az 50 fajt is eléti. Ezen túl a domináns fajok a *Festuca* taxonok esetében változatosak voltak a szikes területhez képes, négy is előfordul a honoki gyepekben: *Festuca vaginata.*, *F. pseudovaginata.*, *F. tomnii*, *F. wagneri*.

A Pannon-medence *Festuca* taxonjai a speciális éghajlati és talajviszonyokhoz való környezeti alkalmazkodás és a növénynemzetségen belüli genetikai sokféleség gyönyörű példái. Kiválóan alkalmazkodtak a legeltetési mezőgazdasági hasznosításhoz és a nyári aszályokhoz is, melyek után kiváló regenerációs képességük segíti a megújulásukat. Ezek miatt, illetve hatalmas területi arányuk miatt nemzetgazdasági jelentőségük is nagy. Genetikai potenciáljuk felhasználásához azonban kulcsfontosságú az egyes taxonok genetikai alapon történő elkülönítése.

A vizsgált *Festuca* taxonok morfológiai és genetikai alapokon történő taxonómiai vizsgálata, a legmodernebb filogenetikai és citogenetikai kutatások eredményit egészíti ki. A ploidiaszint-meghatározás alkalmazása, különösen a hazai anyagból, nemcsak a hazai gyakorlatban, de nemzetközi szinten is korszerű és elengedhetetlen módszertan. A *F. rupicola* hexaploid természetének egyértelmű igazolása, a *Festuca javorkae* feltételezett előfordulásának revíziója, és a Homoktővisi egyedek helyes besorolása döntő lépést jelentenek évszázados taxonómiai viták megoldásában és megalapozzák a nemzetség hazai fajok taxonómiai

helyzetének tudományos alapon történő pontosítását. A morfo-anatómiai (pl. levélkeresztmetszet) és a genetikai (ploidia) megközelítések integrálása, elengedhetetlen a hasonlóan komplex taxonómiai kutatások számára.

A taxonómiai bizonytalanságok közvetlen cönológiai (növénytársulástani) következményekkel is járnak. Egy-egy növénytársulás helyes azonosítása, leírása és cönoszisztematikai besorolása alapvetően függ a domináns, társulásalkotó *Festuca* faj precíz meghatározásától. A Kárpát-medence homoki gyepeiben például a *Festuco dominii-Corynephorum* és a *Festuco vaginatae-Corynephorum* társulások elterjedésének és nomenklatúrájának tisztázása szorosan összefüggött a névadó *Festuca* taxonok taxonómiai revíziójával (Penksza et al., 2019).

A ploid vizsgálatok során a négy hazai és egy külföldi helyszínen gyűjtött, százegy mintából végzett ploiditás vizsgálat több új, érdekes eredménnyel szolgált. A jelen vizsgálat során a hazai potenciálisan *Festuca rupicola*-nak határozott példányok, amiket Györszentiván mellől gyűjtöttünk, hexaploidok voltak, amely megerősíti az említett feltételezést. Elleneben elveti, hogy a faj esetlegesen a korábban feltételezett *Festuca javorkae* fajhoz tartozzon (Soó 1964). Ebből az következik, hogy a *Festuca javorkae* hazai előfordulásának bizonyítása további vizsgálatokat igényel. Kérdéses volt a Homoktövis Természetvédelmi Területről gyűjtött szálkás külső toklással rendelkező, erősen ezüstös, érdes levelű *Festuca* egyedek hovatarozása is. Tartozhattak volna a hexaploid *Festuca tracyhyphylla* taxonhoz, de ezek tetraploidok, így az említett feltételezés kizárható. Vizsgálataink során telepített gyepeken megtaláltuk az északi-elterjedésű *Festuca brevipilla* fajt. Természetes vegetációban a Barcs melletti savanyú homoki területen fordul elő. A ploid vizsgálat pedig igazolni látszik a feltételezésünket, ugyanis a korábbi irodalmak alapján a fajról lehet tudni, hogy hexaploid (Qiu és mtsai. 2020).

A *Festuca wagneri* és *tomanii* bár morfológiailag eltérő, de ploid szintjeik megegyeznek, mindkét faj diploid, ezért náluk a ploiditás alapján történő elkülönítést nem lehet alkalmazni. A jövőben ezért szükséges részletesebb genetikai meghatározás: például DNS szintézis alapján történő elkülönítést alkalmazni, vizsgálni.

8. Summary majd lefordítani és ide beszúrni

In Hortobágy, parallel spring and autumn studies of dry (*Artemisio santonicifescetum pseudovinae*) and wet (*Alopecuretum pratensis*) alkaline grasslands made it possible to analyze the effects of grazing not as isolated cases, but within a comparative framework along the grazing pressure gradient. This method made it possible to clearly

demonstrate that the response to grazing is not universal, but strongly depends on ecological conditions and the ecological and historical characteristics of the vegetation type. While previous studies often generalized about the effects of grazing, based on the present results, it can be clearly stated that the functional stability and resistance of dry grasslands differ significantly from those of wetter, more sensitive salt marshes

A complex and interdisciplinary approach, i.e., keeping in mind that a thorough analysis of ecological processes (e.g., species composition, abiotic biomass production, and spatiotemporal dynamics of diversity change) is intrinsically linked to the pedological (litter accumulation, compaction caused by trampling), microbiological (the effect of manure on soil microbial activity and nutrient cycling) and socio-economic (determining the economic optimum of grazing vs. mowing) aspects. This integrated perspective allows for a holistic understanding of the processes taking place in grasslands, which is essential for the development of effective conservation strategies and sustainable management models.

Based on the results, it is reasonable to examine both aspects, because this allows us to evaluate the autumn conditions that developed after the spring conditions, and it is important from an economic point of view to know what to expect and how the vegetation will change with grazing. In summary, it can be concluded that dry alkaline grassland with wormwood (*Artemisio santonici-Festucetum pseudovinaere*) is suitable for grazing and tolerates grazing well in terms of nature conservation, biomass, and diversity. The wet alkaline grassland type with foxtail (*Alopecuretum pratensis*) is species-poor and sensitive to grazing, showing significant deterioration in all respects, therefore its use as hay meadow is justified from an economic point of view.

Depending on the distance from the animals pen, gradient-based sampling revealed not only qualitative but also quantitative spatial gradients in grazing pressure, enabling more accurate localization and interpretation of degradation processes and regeneration zones. At the same time, the combined assessment of spring and autumn aspects provides insight into the seasonal dynamics of grasslands, their regeneration capacity, and the consequences of increasingly extreme precipitation distribution due to climate change. We have shown that, instead of the traditional spring maximum, autumn precipitation abundance may create new sustainability opportunities for extending the grazing season, which has not only ecological but also significant economic implications for domestic animal husbandry. Our results confirm that grazing intensity had less impact on the species composition of the than on the dry alkaline grassland with wormwood than on the wet alkaline grassland type with foxtail.

From a grassland management perspective, it is important to know how much biomass can be expected in the area. In terms of biomass, the vegetation of the the dry alkaline grassland with wormwood and the the wet alkaline grassland type with foxtail show different patterns. In both vegetation types, spring and autumn yields were almost identical. This is probably due to extreme changes in rainfall, as the frequent lack of or low amount of precipitation nowadays slows down the growth of the first crop of grass, while the more abundant autumn precipitation compared to previous years increases the mass of autumn shoots, thus creating the possibility of extending the grazing season.

In sandy areas, however, there was a direct correlation between vegetation degradation and grazing pressure. Sandy grasslands do not tolerate grazing pressure to the same extent as alkaline grasslands. Comparing the richness of vegetation developed under grazing pressure in sandy areas with that in the wormwood grassland, which was the most species-rich, the average number of species per quadrat was only 14, while in the sandy area it was over 20 in zone "A" and in the most remote areas, in zone "C," which was exposed to the least grazing pressure, the number of species was over 40, and even exceeded 50. In addition, the dominant species in the *Festuca* taxa were more diverse than in the saline areas, with four occurring in the sandy grasslands: *Festuca vaginata*, *F. pseudovaginata*, *F. tomnii*, and *F. wagneri*.

The *Festuca* taxa of the Pannonian Basin are beautiful examples of environmental adaptation to specific climatic and soil conditions and genetic diversity within the plant genus. They are well adapted to grazing agriculture and summer droughts, after which their excellent regenerative capacity helps them to recover. For these reasons, and due to their vast territorial coverage, they are also of great importance to the national economy. However, in order to exploit their genetic potential, it is essential to separate the individual taxa on a genetic basis.

The morphological and genetic taxonomic examination of the *Festuca* taxa studied complements the results of the most recent phylogenetic and cytogenetic research. The application of ploidy level determination, especially from domestic material, is a modern and indispensable methodology not only in domestic practice but also at the international level. The clear confirmation of the hexaploid nature of *F. rupicola*, the revision of the presumed occurrence of *Festuca javorkae*, and the correct classification of Homoktövisi specimens represent a decisive step in resolving centuries-old taxonomic disputes and lay the foundation for the scientific clarification of the taxonomic status of domestic species of the genus. The integration of morpho-anatomical (e.g., leaf cross-section) and genetic (ploidy) approaches is essential for similarly complex taxonomic research.

Taxonomic uncertainties also have direct consequences for plant community ecology. The correct identification, description, and coenological classification of a plant community fundamentally depends on the precise determination of the dominant, community-forming *Festuca* species. In the sandy grasslands of the Carpathian Basin, for example, the clarification of the distribution and nomenclature of the *Festuco dominii*-*Corynephorretum* and *Festuco vaginatae*-*Corynephorretum* communities was closely linked to the taxonomic revision of the eponymous *Festuca* taxa (Penksza et al., 2019).

During the ploidy tests, the ploidy analysis of 101 samples collected from four local and one foreign location yielded several new and interesting results. In the present study, the Hungarian specimens potentially identified as *Festuca rupicola*, collected near Györszentiván, were hexaploid, confirming the above assumption. However, it rejects the possibility that the species belongs to the previously assumed *Festuca javorkae* species (Soó 1964). It follows that further studies are needed to prove the occurrence of *Festuca javorkae* in Hungary. The classification of *Festuca* specimens with bristly outer glumes and strongly silvery, rough leaves collected from the Homoktövis Nature Reserve was also questionable. They could have belonged to the hexaploid *Festuca tracyhyphylla* taxon, but these are tetraploids, so this assumption can be ruled out. During our investigations, we found the northerly distributed *Festuca brevipilla* species in planted grasslands. In natural vegetation, it occurs in the acidic sandy area near Barcs. The ploidy test seems to confirm our assumption, as previous literature indicates that the species is hexaploid (Qiu et al. 2020).

Although *Festuca wagneri* and *tomanii* differ morphologically, their ploidy levels are identical: both species are diploid, so they cannot be distinguished on the basis of ploidy. More detailed genetic determination will therefore be necessary in the future: for example, distinguishing them on the basis of DNA synthesis should be investigated.

9. Új tudományos eredmények

- A száraz sziki legelő (*Artemisio santonici-Festucetum pseudovinaere*) legeltetésre alkalmas, természetvédelmi szempontból, biomassza terelés és a fajdiverzitás szempontjából jól tolerálja a legelést. Igazoltam, hogy a sziki legelőn a két aszpektus vizsgálata indokolt: tavaszi állapotok után kialakult őszi viszonyok is értékelhetők. Az üde sziki kaszáló (*Alopecuretum pratensis*) viszont a legeltetésre érzékenyen reagál, jelentős leromlás, faj szegényedés következik be, kaszálásra alkalmas.

- Az ürmös szikes pusztá fajösszetételére, és a homoki száraz gyepre is a legeltetési intenzitás, a karámtól, állattartó teleptől távolodva a legeltetési nyomás térbeli gradiense mentén degradáció történik. Mindkét esetben a karamközeli vegetáció a legdegradáltabb. Kimutattam, a kisebb legeltetési nyomásnak kiatett vegetáció teljesen eltérő módon alakul a sziken és a homoki vegetációban.
- A legelő területen eltérő domináns *Festuca* fajok jellemezik meg. A szikes területen a *Festuca pseudovina* volt az uralkodó. A homoki legelők esetében a *Festuca vaginata* mellett, a *F. wagneri*, *F. pseudovaginata*, *F. tomanii* és a *F. javorkae* is előfordul. Ezen fajok előfordulását először sikerült ezekről a homoki területekről közölni. Ezen fajok által képzett vegetáció típusok ökológiai felvételeit elsőként elemeztem.
- A Duna menti összes *Festuca* faj ploiditása vizsgálatát elvégeztük. Tisztáztuk a *Festuca vaginata* és *F. pseudovaginata* ploiditási helyzetét. Minden gyűjtött mintánál meghatároztuk a ploiditási szintet. Elkülönítettük a *Festuca javorkae* taxont, tisztáztuk a *Festuca vaginata* és *Festuca pseudovaginata* ploid szintjét.

10. Felhasznált irodalom

- Allen, I., Robertson, S. M., Broster, J. C., & Friend, M. A. (2021). Evaluation of tall fescue cultivars containing endophytes on pasture productivity and lamb performance. *Small Ruminant Research*, 202, 106463. <https://doi.org/10.1016/j.smallrumres.2021.106463>
- Alsaleh, A., Çopur Doğrusöz, M., Başaran, U., & Tamkoc, A. (2020). Genetic diversity and molecular taxonomy study of genus *Festuca*. *The Journal of Animal and Plant Sciences*, 30(4), 931–943. <https://doi.org/10.36899/JAPS.2020.4.0109>
- Amombo, E., Li, X., Wang, G., An, S., Wang, W., & Fu, J. (2017). Comprehensive transcriptome profiling and identification of potential genes responsible for salt tolerance in tall fescue leaves under salinity stress. *Genes (Basel)*, 9(10):466. doi: [10.3390/genes9100466](https://doi.org/10.3390/genes9100466)
- Andrews, K. R., Good, J. M., Miller, M. R., Luikart, G., & Hohenlohe, P. A. (2016). Harnessing the power of RAD-seq for ecological and evolutionary genomics. *Nature Reviews Genetics*, 17(2), 81–92. <https://doi.org/10.1038/nrg.2015.28>
- Angelov, G. (2013). Genetic structure and affinity among xerophyte taxa of *Festuca pseudovina* group (Poaceae). *Proceedings of the Bulgarian Academy of Sciences*, 66(6), 849–856.
- Álvarez, I., & Wendel, J. F. (2003). Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 29(3), 417–434. [https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(03\)00208-2](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(03)00208-2)
- Armstead, I., Donnison, I., Aubry, S., Harper, J., Hörtensteiner, S., James, C., Mani, J., Moffet, M., Ougham, H., Roberts, L., Thomas, A., Weeden, N., Thomas, H & King, I. (2006). From crop to model to crop: Identifying the genetic basis of the staygreen mutation in the *Lolium/Festuca* forage and amenity grasses. *New Phytologist*, 172(4), 592–597. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01922.x>
- Bajnok, M., Penksza, K., Fűrész, A., Penksza, P., Csontos, P., Szentes, S., Stilling, F., Saláta-Falusi, E., Fuchs, M., Melenya, C., Házi, J., Balogh, D., & Wagenhoffer, Z. (2024). Military

activity impact on vegetation in Pannonian dry sandy grasslands. *Land*, 13(5), 252.

<https://doi.org/10.3390/land13020252>

Balogh, D., Fűrész, A., Penksza, K., Lantos, Cs., & Szőke, A. (2023). *Festuca* taxonok ploid vizsgálata Magyarországon. In Sz. Bene (Szerk.), *XXIX. Ifjúsági Tudományos Fórum: Konferenciakötet* (pp. 149–154). Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem, Georgikon Campus.

Baniaga, A. E., Marx, H. E., Arrigo, N., & Barker, M. S. (2020). Polyploid plants have faster rates of multivariate niche differentiation than their diploid relatives. *Ecology Letters*, 23(1), 68–78. <https://doi.org/10.1111/ele.13402>

Barnett, O. E. (2005). *The population genetics of Festuca rubra on Park Grass* (PhD-értekezés, The Open University). <https://oro.open.ac.uk/54484/>

Bauer, L., Galli, Z., Penksza, K., Engloner, A., Szerdahelyi, T., Kiss, E., & Heszky, L. (2003). Morfológiai és molekuláris taxonómiai vizsgálatok kárpát–medencei *Festuca* fajokon. III. Kárpát–medencei Biológiai Szimpózium, 33–37.

Barnes, R. F., Nelson, C. J., Collins, M., & Moore, K. J. (2003). *Forages: An introduction to grassland agriculture* (6th ed.). Iowa State Press.

Beck, P. A., Gunter, S. A., Lusby, K. S., West, C. P., Watkins, K. B., & Hubbell, D. S., III. (2008). Animal performance and economic comparison of novel and toxic endophyte tall fescues to cool-season annuals. *Journal of Animal Science*, 86(9), 2043–2055.

<https://doi.org/10.2527/jas.2007-0522>

Bilal, M., Geng, J., Chen, L., García-Caparrós, P., & Hu, T. (2024). Genome editing for grass improvement and future agriculture. *Horticulture Research*, 12(2), uhae293.

<https://doi.org/10.1093/hr/uhae293>

Borhidi, A., Kevey, B., & Lendvai, G. (2012). *Plant communities of Hungary*. Akadémiai Kiadó.

Boros, E., & Kolpakova, M. (2018). A review of the defining chemical properties of soda lakes and pans: An assessment on a large geographic scale of Eurasian inland saline surface waters. *PLoS ONE*, 13(8), e0202205. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202205>

- Braun, R. C., Patton, A. J., Watkins, E., Koch, P. L., Anderson, N. P., Bonos, S. A., & Brillman, L. A. (2020). Fine fescues: A review of the species, their improvement, production, establishment, and management. *Crop Science*, *60*(3), 1142–1187. <https://doi.org/10.1002/csc2.20122>
- Briemle, G., Nitsche, S., Nitsche, L. 2002. Nutzungswertzahlen für Gefäßpflanzen des Grünlandes. Schriftenreihe für Vegetationskunde; Bundesamt für Naturschutz: Bonn, Germany, pp. 203–225.
- Bushman, B. S., Robbins, M. D., Qiu, Y., Watkins, E., Hollman, A., Mihelich, N., Petrella, D., Breullin-Sessoms, F., Chou, M. Y., & Koch, P. (2024). Association of hard fescue (*Festuca brevipila*) stress tolerances with genome mapped markers. *Crop Science*, *64*(2), 1002–1014. <https://doi.org/10.1002/csc2.21155>
- Cahoon, A. B., Sharpe, R. M., Mysayphonh, C., Thompson, E. J., Ward, A. D., & Lin, A. (2010). The complete chloroplast genome of tall fescue (*Lolium arundinaceum*; Poaceae) and comparison of whole plastomes from the family Poaceae. *American Journal of Botany*, *97*(1), 49–58. <https://doi.org/10.3732/ajb.0900008>
- Catalán, P., Torrecilla, P., López-Rodríguez, J. A., Müller, J., & Stace, C. A. (2007) A Systematic Approach to Subtribe Loliinae (Poaceae: Pooideae) Based on Phylogenetic Evidence *Systematic Botany*, *23*(1), 380–405. [10.5642/aliso.20072301.31](https://doi.org/10.5642/aliso.20072301.31)
- Catalán, P., Torrecilla, P., López Rodríguez, J. Á., & Olmstead, R. G. (2004). Phylogeny of the festucoid grasses of subtribe Loliinae and allies (Poaceae, Pooideae) inferred from ITS and trnL-F sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *31*(2), 517–541. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2003.08.025>
- Černoch, V., & Kopecký, D. (2020). Drought tolerance and regrowth capacity revealed in the *Festuca–Lolium* complex. *Biologia Plantarum*, *64*(3), 561–568. <https://doi.org/10.32615/bp.2020.093>
- Chakrabarti, M., Nagabhyru, P., Schardl, C. L., & Dinkins, R. D. (2022). Differential gene expression in tall fescue tissues in response to water deficit. *The Plant Genome*, *15*(2), Article e20199. <https://doi.org/10.1002/tpg2.20199>

- Charlesworth, D., & Willis, J. H. (2009). The genetics of inbreeding depression. *Nature Reviews Genetics*, 10(11), 783–796. <https://doi.org/10.1038/nrg2664>
- Chen, F., & Dixon, R. A. (2007). Lignin modification improves fermentable sugar yields for biofuel production. *Nature Biotechnology*, 25(7), 759–761. <https://doi.org/10.1038/nbt1316>
- Chen, L., Auh, C. K., Dowling, P., Bell, J., Chen, F., Hopkins, A., Dixon, R. A., & Wang, Z. Y. (2003). Improved forage digestibility of tall fescue (*Festuca arundinacea*) by transgenic down-regulation of cinnamyl alcohol dehydrogenase. *Plant Biotechnology Journal*, 1(6), 437–449. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1467-7652.2003.00040.x>
- Cheng, Y., Zhou, K., Humphreys, M. W., Harper, J. A., Ma, X., Zhang, X., Yan, H., & Huang, L. (2016). Phylogenetic relationships in the *Festuca–Lolium* complex (Loliinae; Poaceae): New insights from chloroplast sequences. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4, 89. <https://doi.org/10.3389/fevo.2016.00089>
- Christensen, M. J., Bennett, R. J., & Schmid, J. (2002). Growth of *Epichloë/Neotyphodium* and p-endophytes in leaves of *Lolium* and *Festuca* grasses. *Mycological Research*, 106(1), 93–106. <https://doi.org/10.1017/S095375620100510X>
- Czaban, A., Sharma, S., Byrne, S. L., Spannagl, M., Mayer, K. F. X., & Asp, T. (2015). Comparative transcriptome analysis within the *Lolium/Festuca* species complex reveals high sequence conservation. *BMC Genomics*, 16, Article 249. <https://doi.org/10.1186/s12864-015-1447-y>
- CSIZI I. (2003): A hasznosítási módok hatása a növényi összetételre, a termésre és a juh eltartóképességre extenzív kezeléssű gyeptársulásban. Agrártudományi Közlemények 10. különszám.
- Darbyshire, S. J. (1993). Realignment of *Festuca* subgenus *Schedonorus* with the genus *Lolium* (Poaceae). *Novon*, 3(3), 239–243. <https://doi.org/10.2307/3391460>
- Davey, J. W., Hohenlohe, P. A., Etter, P. D., Boone, J. Q., Catchen, J. M., & Blaxter, M. L. (2011). Genome-wide genetic marker discovery and genotyping using next-generation sequencing. *Nature Reviews Genetics*, 12(7), 499–510. <https://doi.org/10.1038/nrg3012>

Diédhiou, C. J., Popova, O. V., & Gollmack, D. (2009). Transcript profiling of the salt-tolerant *Festuca rubra* ssp. *litoralis* reveals a regulatory network controlling salt acclimatization. *Journal of Plant Physiology*, 166(7), 697–711. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2008.09.015>

Dirihan, S., Helander, M., Väre, H., Gundel, P. E., Garibaldi, L. A., Irisarri, J. G. N., Saloniemi, I., & Saikkonen, K. (2016). Geographic variation in *Festuca rubra* L. ploidy levels and systemic fungal endophyte frequencies. *PLOS ONE*, 11(11), e0166264. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0166264>

Doležel, J., Binarova, P., & Lucretti, S. (1989). Analysis of nuclear DNA content in plant cells by flow cytometry. *Biologia Plantarum*, 31(2), 113–120. <https://doi.org/10.1007/BF02907241>

Drummond, A. J., & Rambaut, A. (2007). BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology*, 7, 214. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-214>

Elshire, R. J., Glaubitz, J. C., Sun, Q., Poland, J. A., Kawamoto, K., Buckler, E. S., & Mitchell, S. E. (2011). A robust, simple genotyping-by-sequencing (GBS) approach for high diversity species. *PLoS ONE*, 6(5), e19379. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019379>

Fűrész, A., Pajor, F., Szentes, S., Kiss, T., & Penksza, K. (2022). Nutritional values analysis of sandy grasslands along the Danube from the Pannonian region to the Romanian Plain. *AGROFOR International Journal*, 7(3), 63–70. <https://doi.org/10.7251/AGRENG2203063Fagrofor.ues.rs.ba>

Gallagher, J. A., Cairns, A. J., Thomas, D., Charlton, A., Williams, P., & Turner, L. B. (2015). Fructan synthesis, accumulation, and polymer traits. I. *Festulolium* chromosome substitution lines. *Frontiers in Plant Science*, 6, 486. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00486>

Galli, Z., Penksza, K., Kiss, E., Bucherna, N., & Mészáros, A. (2001). *Festuca* fajok molekuláris taxonómiai vizsgálata: A *Festuca ovina* csoport RAPD és AP-PCR analízise. *Növénytermelés*, 50(4), 375–384.

Galli, Z., Penksza, K., Kiss, E., Sági, L., & Heszky, L. E. (2006). Low variability of Internal Transcribed Spacer rDNA and trnL (UAA) intron sequences of several taxa in the *Festuca*

ovina aggregate (Poaceae). *Acta Biologica Hungarica*, 57(1), 57–69.

<https://doi.org/10.1556/ABiol.57.2006.1.6>

Gao, Y., & Li, D. (2014). Growth responses of tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) to salinity stress. *European Journal of Horticultural Science*, 79(3), 123–128.

Garnatje, T., Catalán, P., Inda, L. A., Vallès, J., & Pyke, S. (2023). Genome size of grass *Festuca* mountain species from the southwestern European Pyrenees: Variation, evolution, and new assessments. *Plant Systematics and Evolution*, 309(4), 29. <https://doi.org/10.1007/s00606-023-01867-x>

GomboczE. (szerk.) 1945: Diaria Itinerum Pauli Kitaibelii I. II. Természettudományi Múzeum, Budapest.

Gunter, S. A., & Beck, P. A. (2004). Novel endophyte-infected tall fescue for growing beef cattle. *Journal of Animal Science*, 82(13_suppl), E75–E82.

Hálasz, A., Tasi, J., Bajnok, M., Szabó, F., & Orosz, Sz. (2018). Climate sensitivity of Hungarian grasslands. In B. Horan, D. Hennessy, M. O'Donovan, E. Kennedy, B. McCarthy, J. A. Finn, & B. O'Brien (Szerk.), *Sustainable meat and milk production from grasslands: Proceedings of the 27th General Meeting of the European Grassland Federation* (pp. 598–600). Wageningen Academic Publishers.

Hand, M. L., Cogan, N. O. I., Stewart, A. V., & Forster, J. W. (2010). Evolutionary history of tall fescue morphotypes inferred from molecular phylogenetics of the *Lolium–Festuca* species complex. *BMC Evolutionary Biology*, 10, 303. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-303>

Hand, M. L., Spangenberg, G. C., Forster, J. W., & Cogan, N. O. I. (2013). Plastome sequence determination and comparative analysis for members of the *Lolium–Festuca* grass species complex. *G3: Genes, Genomes, Genetics*, 3(4), 607–616.

<https://doi.org/10.1534/g3.112.005264>

Harivandi, M. A., & Marcum, K. B. (2008). A review of salt tolerance among sports field turfgrasses. *Acta Horticulturae*, 783, 159–162.

<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2008.783.14>

Hegarty, M. J., & Hiscock, S. J. (2008). Genomic clues to the evolutionary success of polyploid plants. *Current Biology*, *18*(10), R435–R444.

<https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.03.043>

Huang, B., Gao, H. (2000). Root physiological characteristics associated with drought resistance in tall fescue cultivars. *Crop Science*, *40*(1), 196–203.

<https://doi.org/10.2135/cropsci2000.401196x>

Huelsenbeck, J. P., & Ronquist, F. (2001). MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*, *17*(8), 754–755. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/17.8.754>

Humphreys, M. W., & Thomas, H. (1993). Improved drought resistance in introgression lines derived from *Lolium multiflorum* × *Festuca arundinacea* hybrids. *Plant Breeding*, *111*(2), 155–161. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1439-0523.1993.tb00622.x>

Humphreys, M., & Zwierzykowski, Z. (2020). Festulolium, a century of research and breeding and its increased relevance in meeting the requirements for multifunctional grassland agriculture. *Biologia Plantarum*, *64*(3), 578–590. <https://doi.org/10.32615/bp.2020.108>

Humphreys, M. W., Thomas, H. M., Morgan, W. G., Meredith, M. R., Harper, J. A., Thomas, H., & Zwierzykowski, Z. (1995). Discriminating the ancestral progenitors of hexaploid *Festuca arundinacea* using genomic in situ hybridization. *Heredity*, *75*(2), 171–176.

<https://doi.org/10.1038/hdy.1995.120>

Housley, T. L., & Volenec, J. J. (1988). Fructan content and synthesis in leaf tissues of tall fescue (*Festuca arundinacea*). *Plant Physiology*, *86*(4), 1247–1251.

<https://doi.org/10.1104/pp.86.4.1247>

Inda, L. A., Segarra-Moragues, J. G., Müller, J., Peterson, P. M., & Catalán, P. (2008). Dated historical biogeography of the temperate Loliinae (Poaceae, Pooideae) grasses in the northern and southern hemispheres. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *46*(3), 932–957.

<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.11.022>

Islam, M. S., Chekhovskiy, K., & Saha, M. C. (2023). Dig up tall fescue plastid genomes for the identification of morphotype-specific DNA variants. *BMC Genomics*, *24*, Article 586.

<https://doi.org/10.1186/s12864-023-09631-8>

- Jalali N., Daneshvar N., Shahi-Gharahlar A., Teixeira da Silva J. A., Farhoudi R. 2010. Response of Fescue (*Festuca rubra*) to salinity sources and levels at seed germination and seedling stage. *Seed Science and Biotechnology*, 4 (1): 33–36
- Jiang, W., Zhou, H., Bi, H., Fromm, M., Yang, B., & Weeks, D. P. (2013). Demonstration of CRISPR/Cas9/sgRNA-mediated targeted gene modification in Arabidopsis, tobacco, sorghum and rice. *Nucleic Acids Research*, 41(20), e188. <https://doi.org/10.1093/nar/gkt780>
- Jung, H. J. G., Samac, D. A., & Sarath, G. (2012). Modifying crops to increase cell wall digestibility. *Plant Science*, 185–186, 65–77. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2011.10.014>
- Katoch, R., & Tripathi, A. (2020). Study on lignin biosynthetic genes from tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.). *Indian Journal of Agricultural Biochemistry*, 33(2), 133–139. <https://doi.org/10.5958/0974-4479.2020.00020.9>
- Kiedrzyński, M., Rewicz, A., Kołodziejek, J., Rewers, M., & Rejzner, A. (2021). Tetraploids expanded beyond the mountain niche of their diploid relatives in *Festuca amethystina*. *Scientific Reports*, 11, 22104. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-97767-6>
- Kopecký, D., & Studer, B. (2014). Emerging technologies advancing forage and turf grass genomics. *Biotechnology Advances*, 32(1), 190–199. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2013.11.010>
- Kopecký, D., Lukaszewski, A. and Doležel, J. (2008) Cytogenetics of Festulolium (*Festuca* × *Lolium* hybrids). *Cytogenetic and Genome Research* 120 (3-4), 370-383. [10.1159/000121086](https://doi.org/10.1159/000121086)
- Korte, A., & Farlow, A. (2013). The advantages and limitations of trait analysis with GWAS: A review. *Plant Methods*, 9, 29. <https://doi.org/10.1186/1746-4811-9-29>
- Kosmala, A., Perlikowski, D., Pawłowicz, I., & Rapacz, M. (2012). Changes in the chloroplast proteome following water deficit and subsequent watering in a high- and a low-drought-tolerant genotype of *Festuca arundinacea*. *Journal of Experimental Botany*, 63(17), 6161–6172. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers265>

Kriuchkova, E. A., Baiakhmetov, E., Nobis, M., & Gudkova, P. (2023). First insight into the phylogeny of fine-leaved *Festuca* in the Altai Mountain Country based on genome-wide genotyping. *Ecology and Evolution*, 13(4), e9943. <https://doi.org/10.1002/ece3.9943>

Kun A.-Molnár Zs. (2008): Szikes talajú gyepek. Természetvédelmi szempontú gyephasznosítás. 10-11.

Lantos, C., Gémes, Juhász A., Vági, P., Mihály, R., Kristóf, Z., & Pauk, J. (2012). Androgenesis induction in microspore culture of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.). *Plant Biotechnology Reports*, 6(2), 123–132. <https://doi.org/10.1007/s11816-011-0205-0>

Lechowicz, K., Pawłowicz, I., Perlikowski, D. B., Arasimowicz-Jelonek, M., Kosmala, A., Rapacz, M., & Zwierzykowski, Z. (2019). *To cope with drought: Two forage grass species – Festuca arundinacea and F. glaucescens can activate similar survival strategies although they differ with molecular response* [Preprint]. Research Square. <https://doi.org/10.21203/rs.2.18305/v1>

Livingston, D. P., Hinch, D. K., & Heyer, A. G. (2009). Fructan and its relationship to abiotic stress tolerance in plants. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 66(11–12), 2007–2023. <https://doi.org/10.1007/s00018-009-0002-x>

Leitch, I. J., & Leitch, A. R. (2008). Genomic plasticity and the diversity of polyploid plants. *Science*, 320(5875), 481–483. <https://doi.org/10.1126/science.1153585>

Li, H., Hu, T., Amombo, E., & Fu, J. (2017). Transcriptome profilings of two tall fescue (*Festuca arundinacea*) cultivars in response to lead (Pb) stress. *BMC Genomics*, 18, 145.

López, R. P., Chamorro, D., Hensen, I., & Renison, D. (2021). Germination response to water availability in populations of *Festuca palllescens* along a Patagonian rainfall gradient based on hydrotime model parameters. *Scientific Reports*, 11(1), 11333. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-89901-1>

Loureiro, J., Kopecký, D., Castro, S., Santos, C., & Silveira, P. (2007). Flow cytometric and cytogenetic analyses of Iberian Peninsula *Festuca* spp. *Plant Systematics and Evolution*, 269, 89–105.

Magyari, E. K., Raczky, P., Merkl, M., Pálfi, I., Darabos, G., Hajnalova, M., & Moskal-Hoyo, M. (2024). Review on vegetation, landscape and climate changes in the Carpathian Basin during the Neolithic and Chalcolithic period. *Vegetation History and Archaeobotany*, 33(6), 769–794. <https://doi.org/10.1007/s00334-024-00986-w>

Marcum, K. B. (2007). Relative salinity tolerance of turfgrass species and cultivars. In M. Pessarakli (Ed.), *Handbook of turfgrass management and physiology* (pp. 389–406).

Martínez-Sagarra, G., Castro, S., Mota, L., Loureiro, J., & Devesa, J. A. (2021). Genome size, chromosome number and morphological data reveal unexpected infraspecific variability in *Festuca* (Poaceae). *Genes*, 12(6), 906. <https://doi.org/10.3390/genes12060906>

Menezes de Sequeira, M., Díaz-Pérez, A., Santos-Guerra, A., Viruel, J., & Catalán, P. (2009). Karyological analysis of the five native Macaronesian *Festuca* (Gramineae) grasses supports a distinct diploid origin of two schizoendemic groups. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 66(1), 55–63.

Miller, L. A., Moorby, J. M., Davies, D. R., Humphreys, M. O., Scollan, N. D., MacRae, J. C., & Theodorou, M. K. (2001). Increased concentration of water-soluble carbohydrate in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.): milk production from late-lactation dairy cows. *Grass and Forage Science*, 56(4), 383–394.

Moreno-Aguilar, M. F., Inda, L. A., Sánchez-Rodríguez, A., Catalán, P., & Arnelas, I. (2022). Phylogenomics and systematics of overlooked Mesoamerican and South American polyploid broad-leaved *Festuca* grasses differentiate *F.* sects. *Glabricarpae* and *Ruprechtia* and *F.* subg. *Asperifolia*, *Erosiflorae*, *Mallopetalon* and *Coironhuecu* (subgen. nov.). *Plants*, 11(17), 2303. <https://doi.org/10.3390/plants11172303> MDPI

Norton, M. R., Volaire, F., Lelievre, F., & Fukai, S. (2009). Identification and measurement of summer dormancy in temperate perennial grasses. *Crop Science*, 49(6), 2347–2358. <https://doi.org/10.2135/cropsci2009.06.0319>

NCBI GenBank (2008). *Nucleotide sequence entries EF592976, EF592977, AY528943, AY528948 (Festuca sp. ITS and trnL–F sequences)*. Retrieved from NCBI Nucleotide database.

- O'Brien, M. J., Carbonell, E. P., Losapio, G., & Schlüter, P. M. (2021). Foundation species promote local adaptation and fine-scale distribution of herbaceous plants. *Journal of Ecology*, 109(1), 220–231. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13461>
- Parsons, A. J., Rasmussen, S., Xue, H., Newman, J. A., & Hume, D. E. (2013). High sugar grasses for livestock systems in temperate regions: A review. *Grass and Forage Science*, 68(1), 3–20. <https://doi.org/10.1079/PAVSNR20116046>
- Pašakinskienė, I., Ananthawat-Jónsson, K., Humphreys, M. W., Paplauskienė, V. & Jones N. R. (1998). New molecular evidence on genome relationships and chromosome identification in fescue (*Festuca*) and ryegrass (*Lolium*). *Theoretical and Applied Genetics*, 94(6), 1038–1046. <https://www.nature.com/articles/6884460>
- Pawłowicz, I., Waśkiewicz, A., Perlikowski, D., Rapacz, M., Ratajczak, D., & Kosmala, A. (2018). Remodeling of chloroplast proteome under salinity affects salt tolerance of *Festuca arundinacea*. *Photosynthesis Research*, 137(3), 475–492. <https://doi.org/10.1007/s11120-018-0527-7>
- Penksza, K. (2003). *Festuca pseudovaginata*, a new species from sandy areas of the Carpathian Basin. *Acta Botanica Hungarica*, 45(3–4), 365–372. <https://doi.org/10.1556/ABot.45.2003.3-4.11>
- Penksza, K. (2009). Poaceae – Pázsitfűvek nemzetségeinek határozókulcsa. *Festuca* – Csenkeszek, *Lolium* – Vadóc, *Festulolium* – Korcsvadóc. In G. Király (Szerk.), *Új magyar fűvészkönyv*. (pp. 498–509). Aggteleki Nemzeti Park.
- Penksza, K., Csík, A., Filep, A. F., Saláta, D., Pápay, G., Kovács, L., Varga, K., Pauk, J., Lantos, C., & Lisztes-Szabó, Z. (2020). Possibilities of speciation in the central sandy steppe, woody steppe area of the Carpathian Basin through the example of *Festuca* taxa. *Forests*, 11(12), 1325. <https://doi.org/10.3390/f11121325>
- Penksza, K., Csontos, P., & Pápay, G. (2021). Syntaxonomical analysis of sandy grassland vegetation dominated by *Festuca vaginata* and *F. pseudovaginata* in the Pannonian Basin. *Hacquetia*, 20(1), 217–224. <https://doi.org/10.2478/hacq-2021-0001>

Penksza, K., Szabó, G., Zimmermann, Z., Lisztes-Szabó, Zs., Pápay, G., Járdi, I., Fűrész, A., & S.-Falusi, E. (2019). The taxonomic problems of the *Festuca vaginata* agg. and their coenosystematic aspects. A *Festuca vaginata* alakkör taxonómiai problematikája és ennek cönoszisztematikai vonatkozásai. *Georgikon for Agriculture*, 23(3), 63-76.

Perlikowski, D., Kierszniowska, S., Sawikowska, A., Krajewski, P., Rapacz, M., Eckhardt, Ä., & Kosmala, A. (2016). Remodeling of leaf cellular glycerolipid composition under drought and re-hydration conditions in grasses from the *Lolium–Festuca* complex. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1027. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01027>

Perlikowski, D., Kosmala, A., Rapacz, M., Kościelniak, J., Pawłowicz, I., & Zwierzykowski, Z. (2014). Influence of short-term drought conditions and subsequent re-watering on the physiology and proteome of *Lolium multiflorum*/*Festuca arundinacea* introgression forms with contrasting tolerance to long-term drought. *Plant Biology*, 16(2), 385–394. <https://doi.org/10.1111/plb.12074>

Péter, N. (2021). *Several aspects of the study of Pannonian calcareous sandy grasslands*. PhD-disszertáció, Hungarian University of Agriculture and Life Sciences, Gödöllő.

Poland, J. A., & Rife, T. W. (2012). Genotyping-by-sequencing for plant breeding and genetics. *The Plant Genome*, 5(3), 92–102. <https://doi.org/10.3835/plantgenome2012.05.0005>

Qiu, Y. (2019). Using flow cytometry for fine fescue taxa identification and determination. *bioRxiv*, 2019: p. 708149.

Qiu, Y., Yang, Y., Hirsch, C. D., & Watkins, E. (2019). Towards improved molecular identification tools in fine fescue (*Festuca* L., Poaceae) turfgrasses: Nuclear genome size, ploidy, and chloroplast genome sequencing. *Front. Genet.*, 06 December 2019 Sec. *Evolutionary and Population Genetics Volume 10 – 2019* [10.3389/fgene.2019.01223](https://doi.org/10.3389/fgene.2019.01223)

Qiu, Y., Yang, Y., Hirsch, C. D., & Watkins, E. (2021). Building a reference transcriptome for the hexaploid hard fescue turfgrass (*Festuca brevipila*) using a combination of PacBio Isoseq and Illumina sequencing. *Crop Science*, 61(4), 2798–2811. <https://doi.org/10.1002/csc2.20489>

Rasmussen, S., Parsons, A. J., Xue, H., & Newman, J. A. (2009). High sugar grasses – Harnessing the benefits of new cultivars through growth management. *Proceedings of the New Zealand Grassland Association*, 71, 167–175.

<https://doi.org/10.33584/jnzg.2009.71.2746>

Ronquist, F., & Huelsenbeck, J. P. (2003). MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19(12), 1572–1574.

<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg180>

Rozema, J., Rozema-Dijst, E., & Freijsen, A. H. J. (1978). Population differentiation within *Festuca rubra* L. with regard to soil salinity and soil water. *Oecologia*, 34(2), 113–121.

<https://doi.org/10.1007/BF00344910>

Saha, M. C., Mian, M. A. R., Eujayl, I., Zwonitzer, J. C., Wang, L., & May, G. D. (2004). Tall fescue genomic SSR markers: development and transferability across multiple grass species. *Theoretical and Applied Genetics*, 109(4), 783–791. <https://doi.org/10.1007/s00122-004-1681-1>

Saha, M. C., Mian, M. A. R., Zwonitzer, J. C., Chekhovskiy, K., Hopkins, A. A., & May, G. D. (2005). An AFLP- and SSR-based genetic linkage map of tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.). *Theoretical and Applied Genetics*, 110(2), 323–336

<https://link.springer.com/article/10.1007/s00122-004-1843-1>

Saint-Yves, A. (1928). Contribution a l'étude des *Festuca* (subgen. Eu-Festuca) de l'Orient. *Candollea*, 3, 321-466.

Sato, H. (2022). Development and Future Application of Transgenic Tall Fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) with Improved Important Forage and Turf Traits. *Japan Agricultural Research Quarterly*, 56(1), 1-6. <https://doi.org/10.6090/jarq.56.1>

Schardl, C. L., Young, C. A., Hesse, U., Amyotte, S. G., Andreeva, K., Calie, P. J., Fleetwood, D. J., Haws, D. C., Moore, N., Oeser, B., Panaccione, D. G., Schweri, K. K., Voisey, C. R., Farman, M. L., Jaromczyk, J. W., Roe, B. A., O'Sullivan, D. M., Scott, B., Tudzynski, P., ... Yoshida, R. (2013). Plant-symbiotic fungi as chemical engineers: Multi-genome analysis of the Clavicipitaceae reveals dynamics of alkaloid loci. *P* (2013). Plant-symbiotic fungi as

chemical engineers: multi-genome analysis of the clavicipitaceae reveals dynamics of alkaloid loci. *PLoS Genetics*, 9(2), e1003323. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1003323>

Shaw, J., Lickey, E. B., Beck, J. T., Farmer, S. B., Liu, W., Miller, J., Siripun, K. C., Winder, C. T., Schilling, E. E., & Small, R. L. (2005). The tortoise and the hare II: Relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis. *American Journal of Botany*, 92(1), 142–166. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.1.142>

Shaw, J., Lickey, E. B., Schilling, E. E., & Small, R. L. (2007). Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: The tortoise and the hare III. *American Journal of Botany*, 94(3), 275–288. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.3.275>

Simon, T. (1992). *A magyarországi edényes flóra határozója*. Tankönyvkiadó.

Simon, T. (2000). *A magyarországi edényes flóra határozója. Harasztok – virágos növények*. Nemzeti Tankönyvkiadó.

Soltis, P. S., & Soltis, D. E. (2009). The role of hybridization in plant speciation. *Annual Review of Plant Biology*, 60, 561–588. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.043008.092039>

Soltis, D. E., Visger, C. J., & Soltis, P. S. (2015). Polyploidy and genome evolution in plants. *Current Opinion in Genetics & Development*, 35, 119–125. <https://doi.org/10.1016/j.gde.2015.11.003>

Soó r. (1933): A Hortobágy növénytakarója. A Debreceni Szemle különszáma, Városi Nyomda, Debrecen, 26 pp

Soó, R. (1964). *A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve I*. Akadémia Kiadó.

Šmarda, P. (2008). DNA ploidy level variability of some fescues (*Festuca* subg. *Festuca*, Poaceae) from Central and Southern Europe measured in fresh plants and herbarium specimens. *Biologia*, 63(3), 349–367. <https://doi.org/10.2478/s11756-008-0052-9>

- Šmarda, P., Bureš, P., Horová, L., Foggi, B., & Rossi, G. (2008). Genome size and GC content evolution of *Festuca*: Ancestral expansion and subsequent reduction. *Annals of Botany*, *101*(3), 421–433. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm307>
- Šurinová, M., Hadincová, V., Vandvik, V., & Münzbergová, Z. (2019). Temperature and precipitation, but not geographic distance, explain genetic relatedness among populations in the perennial grass *Festuca rubra*. *Journal of Plant Ecology*, *12*(4), 730–741. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtz010>
- Szabó, G., Zimmermann, Z., Catorci, A., Csontos, P., Wichmann, B., Szentes, S., Barczy, A., & Penksza, K. (2017). Comparative study on grasslands dominated by *Festuca vaginata* and *F. pseudovaginata* in the Carpathian Basin. *Tuexenia*, *37*, 415–429. <https://doi.org/10.14471/2017.37.018>.
- Taberlet, P., Gielly, L., Pautou, G., & Bouvet, J. (1991). Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology*, *17*(5), 1105–1109. <https://doi.org/10.1007/BF00037152>
- Takamizo, T., & Sato, H. (2020). Protocol for *Agrobacterium*-mediated transformation of tall fescue and future perspective on the application of genome editing. *Plant Biotechnology (Tokyo)*, *37*(2), 157–161. <https://doi.org/10.5511/plantbiotechnology.20.0309a>
- Taleb, M. H., Majidi, M. M., Pirnajmedin, F., & Maibody, S. A. M. M. (2023). Plant functional trait responses to cope with drought in seven cool-season grasses. *Scientific Reports*, *13*, 5285. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-32378-5>
- Tasi, J. (2011). *Gyepgazdálkodás*. Szent István Egyetem.
- Tasi, J. (2020). Az okszerű gyephasználás szerves része a legeltetés. *Magyar Állattenyésztők Lapja*, *25*(2), 32–33.
- Tasi J., Barcsák Z., Kispál T., Szemán L. (2004): Legelő állatok takarmányválogatási viselkedése. *Állattenyésztés és takarmányozás*, *53*(4): 373-383.
- Tasi, J., Bajnok, M., Halász, A., Szabó, F., Harkányiné Székely, Zs., & Láng, V. (2014). Magyarországi komplex gyepgazdálkodási adatbázis létrehozásának első lépései és eredményei. *Gyepgazdálkodási Közlemények*, *2014*(1-2), 57–58.

Tasi, J., Bajnok, M., Szentes, Sz., & Török, G. (2013). A hasznosítási gyakoriság és az időjárás hatása száraz és üde fekvésű gyepek takarmány-minőségére. *Gyepgazdálkodási Közlemények*, 2010/2011(2), 43–47.

Talukder, S. K., Azhaguvel, P., Chekhovskiy, K., & Saha, M. C. (2018). Molecular discrimination of tall fescue morphotypes in association with *Festuca* relatives. *PLOS ONE*, 13(1), e0191343. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191343>

te Beest, M., Le Roux, J. J., Richardson, D. M., Brysting, A. K., Suda, J., Kubešová, M., & Pyšek, P. (2012). The more the better? The role of polyploidy in facilitating plant invasions. *Annals of Botany*, 109(1), 19–45. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr277>

Torrecilla, P., & Catalán, P. (2002). Phylogeny of broad-leaved and fine-leaved *Festuca* lineages (Poaceae) based on nuclear ITS sequences. *Systematic Botany*, 27(2), 241–251.

Torrecilla, P., López Rodríguez, J. Á., Stančík, D., & Catalán, P. (2003). Systematics of *Festuca* L. sects. *Eskia* Willk., *Pseudotropis* Kriv., *Amphigenes* (Janka) Tzvel., *Pseudoscariosa* Kriv. and *Scariosae* Hack. based on analysis of morphological characters and DNA sequences. *Plant Systematics and Evolution*, 239(1-2), 113–133. [10.1007/s00606-002-0265-2](https://doi.org/10.1007/s00606-002-0265-2)

Torrecilla, P., López Rodríguez, J. Á., & Catalán, P. (2004). Phylogenetic relationships of *Vulpia* and related genera (Poeae, Poaceae) based on analysis of ITS and trnL–F sequences. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 91(1), 124–158.

Tossi, V. E., Martínez Tosar, L. J., Laino, L. E., Iannicelli, J., Regalado, J. J., Escandón, A. S., Baroli, I., Causin, H. F., & Pitta-Álvarez, S. I. (2022). Impact of polyploidy on plant tolerance to abiotic and biotic stresses. *Frontiers in Plant Science*, 13, 869423. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.869423>

Turner, L. B., Humphreys, M. O., Cairns, A. J., & Pollock, C. J. (2001) Carbon assimilation and partitioning into non-structural carbohydrate in contrasting varieties of *Lolium perenne* *New Phytologist*, 152(2), 283–294. <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S017616170470228X?via%3Dihub>

Valkó, O., Borza, S., Godó, L., Lukács, K., Kiss, R., Kelemen, A., Migléc, T., Tóth, Á., & Deák, B. (2021). Restoration of landscape scars in former military areas: Vegetation recovery in relation to fine-scale environmental heterogeneity. *EGU General Assembly 2021*, EGU21-667. <https://doi.org/10.5194/egusphere-egu21-667>

Varga K., Csízi I. 2020: Túllegeltetett természetközeli gyeptársulás rekultivációja legeltetés kizárással. *Gyepgazdálkodási Közlemények* 18(1–2): 45–53.

Varga K., Csízi I. 2023a: A hasznosítási módok hatása az extenzív gyep növényállományának ökológiai szempontú nitrogénigény mutatóira. *Növénytermelés* 72(2): 127–143.

Varga K., Csízi I. 2023b: Degradációs fok alakulása különböző gyephasznosítási módok esetén. *Gyepgazdálkodási Közlemények* 21(1): 35–44.
<https://doi.org/10.55725/gygk/2023/21/1/12275>

Varga K., Csízi I. 2023c: Különböző hasznosítási módú gyeptársulás növényállomány szerkezetének alakulása WB értékek szerint. *Gyepgazdálkodási Közlemények* 21(2): 59–64.
<https://doi.org/10.55725/gygk/2023/21/2/13642>

Varga K., Csízi I., Bojté Cs. E. 2024a: Egérárpa, egy igazi veszélyforrás a juhlegelőkön. *Magyar Juhászat és Kecsketenyésztés: A Magyar Mezőgazdaság Melléklete* 33(6): 5.

Varga K., Csízi I., Halász A., Mezőszentgyörgyi D., Nagy D. 2024b: Monitoring the degradation of semi-natural grassland associations under different land-use patterns. *Agronomy* 14(1): 35. <https://doi.org/10.3390/agronomy14010035>

Van de Peer, Y., Mizrahi, E., & Marchal, K. (2017). The evolutionary significance of polyploidy. *Nature Reviews Genetics*, 18(7), 411–424. <https://doi.org/10.1038/nrg.2017.26>

Van de Peer, Y., Ashman, T.-L., Soltis, P. S., & Soltis, D. E. (2021). Polyploidy: An evolutionary and ecological force in stressful times. *The Plant Cell*, 33(1), 11–26.
<https://doi.org/10.1093/plcell/koaa015>

Varshney, R. K., Terauchi, R., & McCouch, S. R. (2014). Harvesting the promising fruits of genomics: Applying genome sequencing technologies to crop breeding. *PLoS Biology*, 12(6), e1001883. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001883>

Verseczki, N., & Wichmann, B. (2003). Morfotaxonomiai és molekuláris vizsgálatok a *Festuca nemzetség ovinae* csoportjának néhány faján. TDK dolgozat. Gödöllő.

Vinczeffy, I. (2004). legelőink különleges értékei. *Gyepgazdálkodási közlemények*, 2, 5–24.

Vijn, I., & Smeekens, S. (1999). Fructan: more than a reserve carbohydrate? *Plant Physiology*, 120(2), 351–359. <https://doi.org/10.1104/pp.120.2.351>

Volaire, F., Thomas, H., & Lelièvre, F. (1998). Survival and recovery of perennial forage grasses under prolonged Mediterranean drought: I. Growth, death, water relations and solute content in herbage and stubble. *New Phytologist*, 140(3), 439–449. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1998.00288.x>

Volaire, F., & Lelièvre, F. (2001). Drought survival in *Dactylis glomerata* and *Festuca arundinacea* under similar rooting conditions in tubes. *Plant and Soil*, 229(2), 225–234. <https://doi.org/10.1023/A:1004835116453>

Volaire, F. (2002). Drought survival, summer dormancy and dehydrin accumulation in contrasting cultivars of *Dactylis glomerata*. *Physiologia Plantarum*, 116(1), 42–51. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2002.1160106.x>

Vogel, K. P., & Sleper, D. A. (1994). Alteration of plants via genetics and plant breeding. In R. F. Barnes, D. A. Miller, & C. J. Nelson (Eds.), *Forages: An introduction to grassland agriculture* (pp. 891–921). Iowa State University Press.

Wadgyamar, S. M., DeMarche, M., Josephs, E. B., & Sheth, S. N. (2022). Local adaptation: Causal agents of selection and adaptive trait divergence. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 53(1), 455–478. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-012722-035231>

Wang, Z. Y., Takamizo, T., Iglesias, V. A., Osusky, M., Nagel, J., Potrykus, I., & Spangenberg, G. (1992). Transgenic tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) obtained by

direct gene transfer to protoplasts. *Bio/Technology*, 10, 691-696.

<https://www.nature.com/articles/nbt0692-691>

Wilkins, P. W., & Humphreys, M. O. (2003). Progress in breeding perennial forage grasses for temperate agriculture. *Journal of Agricultural Science*, 140(2), 129–150.

<https://doi.org/10.1017/S0021859603003058>

Xu, Y., & Crouch, J. H. (2008). Marker-assisted selection in plant breeding: From publications to practice. *Crop Science*, 48(2), 391–407.

<https://doi.org/10.2135/cropsci2007.04.0191>

Xu, H., Zhang, B., Yang, L., Jin, Y., Wang, W., Ao, N., Yang, P., & Chen, Z. (2024). Transcriptome analysis of inflorescence embryogenesis in *Festuca glauca*. *Genomics Data*, 49, 200023. <https://doi.org/10.1016/j.plgene.2024.100468>

Yamada, T., Jones, E. S., Cogan, N. O. I., Vecchies, A. C., Nomura, T., Hisano, H., & Forster, J. W. (2004). QTL analysis of morphological and agronomic traits in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 109(4), 727–736.

Yang, C., Zhong, L., Ou, E., Tian, F., Yao, M., Chen, M., Yan, X., Li, Y., Li, X., He, R., He, J., Tang, Q., & Zhao, D. (2020). Using isoform sequencing for *de novo* transcriptome sequencing and the identification of genes related to drought tolerance and agronomic traits in tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.). *Agronomy* 2023, 13(6), 1484; <https://doi.org/10.3390/agronomy13061484>

Young, C. A., Hume, D. E., & McCulley, R. L. (2013). Forages and pastures symposium: Fungal endophytes of tall fescue and perennial ryegrass: Pasture friend or foe? *Journal of Animal Science*, 91(6), 2379–2394. <https://doi.org/10.2527/jas.2012-5951>

Zhang, Y., Bai, Y., Wu, G., Zou, S., Chen, Y., Gao, C., & Tang, D. (2014). Simultaneous modification of three homoeologs of TaEDR1 by genome editing enhances powdery mildew resistance in wheat. *Plant Physiology*, 164(1), 291–297.

<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/tpj.13599>

Zielińska, K. M., Kiedrzyński, M., Tołoczko, W., & Kiedrzyński, A. (2024). The edaphic niche of ploidy-different grasses in the light of niche evolution: Insights from *Festuca amethystina*. *Ecological Indicators*, 158, 111548 [10.1016/j.ecolind.2024.111548](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2024.111548)

Internetes forrás:

HTTP1: <https://www.forages-eucarpia.org/tall-fescue/>

HTTP2:<https://www.cotswoldseeds.com/species/131/festulolium-hybrid/>

HTTP3:https://hero.epa.gov/hero/index.cfm/reference/details/reference_id/7438313/

HTTP4: https://forages.ca.uky.edu/files/fesulolium_white_paper1.pdf

HTTP5: <https://www.cotswoldseeds.com/articles/750/sowing-and-growing-festulolium-hybrid> [cotswoldseeds.com](https://www.cotswoldseeds.com)+11[cotswoldseeds.com](https://www.cotswoldseeds.com)+11[cotswoldseeds.com](https://www.cotswoldseeds.com)+11

11. Mellékletek

jel	K 500 F	K 500 F	K 500 F	K 500 F	K 500 F	K 500 F	K 500 F	K 500 F	K 500 F	K 500 F	K 500 F	K 500 F	K 500 F	K 500 F	K 500 F
szomszám	1	2	3	4	5	6									
dátum	24.05	24.05	24.05	24.05	24.05	24.05	24.11	24.11	24.11	24.11	24.11	24.11	24.11	24.11	24.11
fajszám	15	9	13	13	10	8	11	11	13	11	10	9			
V, b%	75.4	81	85.9	89.8	84.2	89.5	63.2	91.6	86.2	90.4	84.2	89.5	cm		
észke															
Achillea collina	15	12	10	15	10	10	6	7	8	10	7	8			
Achillea setacea															
Agrostis canina															
Agrimonia eupatoria															
Allium vineale															
Alopecurus pratensis	0.5	1	3	2	0.5	0.5	5	5	6	5	2	3			
Asteria scyphifolia															
Artemisia santonicum															
Aster tripolium								0.5							
Aster sedifolius															
Ballota nigra															
Beckmannia eruciformis															
Bromus commutatus															
Bromus mollis				0.1	0.5					0.1	0.1				
Bupleorum affine															
Calamagrostis epigeios															
Camphorosma annua															
Capsella bursa-pastoris															
Cardaria draba															
Carduus acanthoides	0.1					8									
Carex melanostachia															
Carex preacox	3	0.5	0.1	2	3	1	3	1	1	1	1	1			
Carex stenophylla															
Carex vulpina															
Centaurea pannonica					0.1						0.1				
Cerastium pumilum			0.5												
Chenopodium album															
Cichorium intybus	0.1														
Cirsium arvense															
Cirsium brachycephalum															
Cirsium eriophorum															
Convolvulus arvensis				0.5						0.1					
Conyza canadensis				0.1		30									
Cruciata glabra															
Cynodon dactylon															
Eleocharis palustris															
Elymus repens	2	3	4	3	3	2	3	7	7	7	6	8			
Erodium cicutarium															
Erophila verna															
Eryngium campestre															
Eurhombia virgata															
Festuca pseudovina	45	55	60	55	60	60	40	60	50	55	60	55			
Fragaria viridis															
Gallium palustre															
Gallium verum															
Ceranium pusillum															
Cypripodophylla muralis	0.1				0.1										
Hordeum hystrix			0.1												
Hordeum murinum															
Inula britannica	0.5	1					1	2							
Juncus gerardi															
Juncus sp.															
Koeleria cristata															
Leontodon autumnalis															
Leonurus cardiaca															
Leonurus marubiastrum															
Lepidium perfoliatum															
Limonium gmelinii						1						0.5			
Lolium perenne															
Lotus tenuis	4	4	2	0.5	3	5	1	2	1	0.1	2	3			
Lotus tenuis-sinus															
Lysimachia nummularia															
Lythrum virgatum															
Marrubium peregrinum															
Matricaria chamomilla															
Medicago minima															
Mentha pulegium															
Myosotis ramosissima															
Myosotis minus															
Oenanthe silifolia															
Ononis spinosa															
Onopordium acanthium															
Phloxianthus paniculatus															
Phragmites australis															
Plantago lanceolata	3	4	5	8	4	10	2	2	4	5	3	7			
Plantago major															
Plantago maritima															
Plantago schwarzenbergiana															
Plantago tenuifolia															
Poa angustifolia															
Poa bulbosa			0.1						0.5						
Polygonum arenastrum															
Potentilla argentea				0.5						0.1					
Potentilla reptans															
Ranunculus bulbosus															
Ranunculus sardous															
Rorippa austriaca															
Rorippa kererenii															
Rosa canina															
Rumex stenophyllus										0.5					
Scleranthus annuus			0.5												
Scorzonera cana	0.1		0.1				0.1		0.1						
Senecio jacobea								0.1							
Stellaria graminea															
Taraxacum bessarabicum															
Taraxacum officinale															
Thlaspi perfoliatum															
Trifolium campestre	0.5		0.5	0.1											
Trifolium fragiferum															
Trifolium repens	1						0.1		2						
Trifolium striatum	0.5	0.5		3			2	5	6	7	3	4			
Trifolium angulatum															
Ventenata dubia															
Veronica arvensis															
Veronica prostrata															
Xanthium spinosum															
Nostre															
zumó															
TALAJ	0.5	1		0.5	1	2	2	1	3	1	2	2			
trégya	3	0.1	3	1	1	2	1	3	3	2	3	1			
meza	30	35	40	45	40	30	30	30	40	40	35	30			
AVAR	10	20	25	30	20	20	4	5	10	7	5	8			
hangyaboly															

jel	K 1000 F						K 1000 F						K 1700 F						K 1700 F					
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
szám	24.05	24.05	24.05	24.05	24.05	24.05	24.05	24.11	24.11	24.12	24.11	24.13	24.11	24.13	24.11	24.05	24.05	24.05	24.11	24.11	24.12	24.11	24.13	24.11
dátum	9	12	10	13	12	12	11	14	13	16	15	13	10	11	13	10	12	13	10	11	13	10	12	13
hőmérséklet	89	93.7	93.6	96.8	97.4	96.4	91.5	88.1	93.1	93	92.6	93.1	86.7	77.7	99.6	84	89.5	91.6	101.8	78.5	104.1	121	101.5	75.2
Resztes																								
Achillea collina										0.5	2	2												
Achillea setacea	3	3	2	2	2	3	2	3	2	1	3	2												
Agrostis canina					0.1	0.1				0.1	0.1													
Agrostis supinatoria																								
Allium vineale																								
Alpeyocum pratensis	3	5	5	2	3	3	4	3	2	2	2	3												
Arenaria sepyllifolia																								
Artemisia santonicum		1						0.5																
Aster tripolium																								
Aster sedifolius																								
Ballota nigra																								
Beckmannia eruciformis																								
Bromus comratatus																								
Bromus mollis		0.1				0.1			0.1															
Buphthalmum affine																								
Calamagrostis epigeios																								
Campylopus annuus																								
Capsella bursa-pastoris																								
Cardaria draba																								
Carduus acanthoides																								
Carex melanosclada																								
Carex praecox	3	3	5	1	2	1	2	2	2	1	1	1												
Carex stenophylla																								
Carex vulpina																								
Centaurea pannonica					0.1						0.5													
Cerastium pumilum																								
Chenopodium album																								
Cichorium intybus			0.1																					
Cirsium arvense																								
Cirsium brachycephalum																								
Cirsium eriophorum																								
Convolvulus arvensis																								
Coryza canadensis																								
Cruata glabra																								
Cynodon dactylon																								
Fleocharis palustris																								
Hyymus repens	0.5	1	3	1	1	3	8	12	10	12	8	12												
Erodium cicutarium																								
Erodium verna																								
Eryngium campestre																								
Elythia virgata																								
Festuca pseudovina	65	70	70	70	75	75	65	56	65	60	60	60												
Fragaria viridis																								
Gallium palustre																								
Gallium verum				0.1							0.1													
Ceranium pusillum																								
Gypsophylla muralis						0.1																		
Hordeum hystrix																								
Hordeum murinum																								
Inula britannica	0.5	0.5		0.5	3		3	4	4	2	5	5											0.5	
Juncus gerardi				0.1							0.1													
Juncus sp.																								
Koeleria cristata																								
Leontodon autumnalis																								
Leonurus cardiaca																								
Leonurus maritimum																								
Lepidium perfoliatum																								
Limnium aquelinum	3	1	2	1	3	1	1	1	1	0.5	1	0.5												
Lolium perenne																								
Lotus tenuis	10	8	5	18	8	5	2	2	2	8	4	2												
Lotus tenuissimus																								
Lysimachia nummularia																								
Lythrum virgatum																								
Marrubium peregrinum																								
Matricaria chamomilla																								
Medicago minima																								
Mentha pulegium																								
Myosotis ramosissima																								
Myosotis minima																								
Oenanthe silifolia																								
Ononis spinosa																								
Onopordum acanthium																								
Pholopus pannonicus																								
Phragmites australis																								
Plantago lanceolata			0.5	0.5		5				0.5	0.1	2	2											0.5
Plantago major		0.1					10			0.1														
Plantago minima																								
Plantago schwanbergiana																								
Plantago tenuifolia																								
Poa angustifolia																								
Poa bulbosa																								
Polygonum arenastrum								1	0.5	0.5	0.5	0.5												
Potentilla argentea																								
Potentilla reptans																								
Ranunculus bulbosus																								
Ranunculus sardous																								
Rorippa austriaca																								
Rorippa kerenerii																								
Rosa canina																								
Rumex stenophyllus																								
Sciranthus annuus																								
Scorzonera cana	1	1	1	0.1	0.1	0.1	0.5	0.5	1	0.1	0.5	0.1												0.5
Senecio jacobea																								
Stellaria graminea																								

A homoki felvételek

	Peszéradacs? Vitézsor 0-50						Kuppeszér, Vitézsor 50-150						kunadacs0601 150-								
	1	2	3	4	5	6 mag	1	2	3	4	5	6 mag	1	2	3	4	5	6 mag			
Achillea ochroleuca							4	5	5	4	2	2	25	2	4	5	5	2	4	36	
Alkanna tinctoria			4		4	4	0	0	0	0	2	2	4	0	5	4	0	4	2	4	
Allium moschatum														0	1	0	0	0	15		
Alyssum tortuosum	1		2			5	1	2	2	2	0	1	6	0	1	2	2	2	0	6	
Apera spica-venti		2		2	2	30															
Arenaria serpyllifolia			1	1		4	2		1	1		4		1	2	1	1		5		
Artemisia campestris	4	6	10	5	10	10	25	5	4	4	2	2	4	28	4	4	2	5	5	30	
Astragalus varius															1		2		1	30	
Aster linosyris														2	2	1	2	1	25		
Bothriochloa ischaemum			2		2	4	15														
Bromus squarrosus			1		1	15		1		1	1	1	14	1	1	1	1	1	1	16	
Bromus tectorum	1	2	2	2	1	2	17														
Carex liparicarpus							0	1	1	2	2	2	6	2	2	2	2	2	2	7	
Carex stenophylla	4	2	2	4	2	2	8														
Centaurea arenaria											2	2	25	1	2	2	2	2	2	28	
Centaurea michranthos										1	2	25									
Cerastium semidecandrum	2	4	2	2	4	4	4	1	2	1	2	1	1	4	1		1		4		
Chrysopogon gryllus								0	0	2	0	0	34		2			2	38		
Crepis rhoeadifolia								0	0	0	0	2	6	15							
Crepis tectorum	0	0	1	0	1	0	15														
Cynodon dactylon	4	2	4	2	4	4	5	2	4	2	1	4	0	5	0	0	2	0	0	4	
Dianthus ponederae								0	0	0	2	0	1	23	1		1	1	24		
Dianthus serotinus								1	2	2	2	2	20	5	2			2	24		
Elymus repens	0	0	2	0	1	0	45														
Ephedra distachya	4	5	0	0	0	5	5	1	0	0	1	0	0	7	1	2	2	2	2	8	
Equisetum ramosissimum								0	0	0	0	1	2	15		2	2			14	
Erodium cicutarium			1		1	6															
Eryngium campestre	2	2	0	4	2	4	6	2	4	2	2	2	2	8		1	2	2	3	12	
Erysimum diffusum								0	0	0	2	1	0	20	1	1	1	1	1	21	
Euphorbia cyparissias								0	1	2			15								
Euphorbia seguieriana	2	2	4	6	4	4	25	2	0	2	4	0	0	20	2	2	2	2	2	24	
Festuca pseudovaginata	10					20	10	5	10	5	4	4	20	10	5	4	5	5	4	25	
Festuca tomanii	5	5				4	25	4	4	5	4	4	26	2	0	0	4	4	25		
Festuca vaginata	2		5		2	1	20	2		2	2	2	24					4	2	25	
Festuca wagneri		2		4		4	15	10	8	8	4	5	5	18	15	20	5	10	5	20	
Galium verum										2	1	1	30	4	5	2	4	2	2	25	
Gypsophila arenaria								1	2	1	2	2	20			2		2	2	21	
Hiercium bauchinii																1		1	30		
Holosteum umbellatum								2	2	2	2	1	2	6							
Hypericum perforatum									1	2	1	0	15			1		1	16		
Iris arenaria										1	1	1	7		2	2		2	8		
Kochia laniflora	1		2		2	10		1		2	2	2	10								
Koeleria glauca								2	2	2	1	2	2	15	2	2	2	2	2	20	
Medicago minima	1	2	1	1	1	1	4	2	3	4	2	1	1	4	4	2	1	2	2	4	4
Phleum phleoides								1	1	1	1	1	25		5	4				28	
Pimpinella saxifraga																		1	1	17	
Plantago arenaria										1	1	1	8								
Poa bulbosa	5	8	2	1	2	4	12			2	2	4	2	15	1	2	1	1	1	1	12
Potentilla arenaria	0	5	5	0	5	0	2	2	2	2	1	2	2	3	2	2	2	2		3	
Pulsatilla nigricans															2	1	2	1		24	
Rumex acetosella																		1	2	14	
Scabiosa ochroleuca								0	0	0	0	2	1	21		1		2	2	22	
Secale sylvestre		2	2	2		15		1		1	1	1	20								
Sedum acre								1	0	0	0	2	0	6			2	2		6	
Sedum hillebrandtii															2	0	2	2	2	6	
Silene conica	1	0	1	2	1	1	14	1	1	1	2	0	0	12	1	2	2	1	1	1	15
Silene otites								1	1	1	1	2	2	28	2	1	1	1	1	31	
Stipa borysthenica	0	0	4	0	2	2	35	5	5	5	5	5	10	35	2	4	2	4	5	8	36
Teuchrium chamaedrys															5	3	5	5	4	6	5
Thesium arvense								2	1	1			8	1	1	1	1		6		
Thymus glabrescens										2	5		2	2	4	5	8	4	5	4	
Tragus racemosus																					
Veronica spicata															2	2				16	
Vinca herbacea																		5		5	
Vincetoxicum hirsutinaria																1		1		25	
Viola kitaibeliana		1	1		1	4	4	1		2	1	1	1	5							
	46	50	58	40	53	60	62	68	73	73	68	73	69	87	81	87	86	90			