



Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem

**Élőlények jellegeinek szerepe a természetvédelmi
prioritások megalkotásában**

Hanny-Endrédi Anett

Gödöllő

2025

A doktori iskola

megnevezése: Biológiatudományi Doktori Iskola

tudományága: biológiatudomány

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

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

.....
Az iskolavezető jóváhagyása

.....
A témavezető(k) jóváhagyása

TARTALOMJEGYZÉK

1. A MUNKA ELŐZMÉNYEI, CÉLKITŰZÉSEK.....	1
1.1. Bevezetés.....	1
1.2. Célkitűzések	3
2. A PIROS MADÁRSISAK BIOLÓGIAI JELLEGEINEK VARIABILITÁSA A TENGERSZINT FELETTI MAGASSÁG FÜGGVÉNYÉBEN.....	4
2.1. Bevezetés.....	4
2.2. Célkitűzések	5
2.3. Anyag és módszer.....	6
2.4. Eredmények és diszkusszió	7
2.5. Következtetések és javaslatok	10
3. VÉDETT NÖVÉNYEK REPRODUKTÍV JELLEGEI ÉS TERMÉSZETVÉDELMI JELENTŐSÉGÜK	11
3.1. Bevezetés.....	11
3.2. Célkitűzések	12
3.3. Anyag és módszer.....	13
3.4. Eredmények és diszkusszió	14
3.5. Következtetések és javaslatok	15
4. BIOLÓGIAI JELLEGEK VÍZI TÁPLÁLÉKHÁLÓZAT-MODELLEKBEN	17
4.1. Bevezetés.....	17
4.2. Célkitűzések	18
4.3. Anyag és módszer.....	19
4.4. Eredmények és diszkusszió	20
4.5. Következtetések és javaslatok	21
5. DISZKUSSZIÓ ÉS KÖVETKEZTETÉSEK	23
6. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK.....	26
7. IRODALOMJEGYZÉK.....	28
8. AZ ÉRTEKEZÉS TÉMÁJÁHOZ KAPCSOLÓDÓ PUBLIKÁCIÓK.....	34

1. A MUNKA ELŐZMÉNYEI, CÉLKITŰZÉSEK

1.1. Bevezetés

A biológiai sokféleség és az általa nyújtott szolgáltatások az emberiség jólétének alapja (Isbell et al., 2017), így veszélyes léptékű csökkenése komoly aggodalmakra ad okot. A kutatások szerint mind az egyre gyorsuló klímaváltozás, mind a direkt emberi hatások (pl. a természetes élőhelyek csökkentése, leromlása, feldarabolása, és a populációk túlhasználása) jelentősen hozzájárulnak ehhez a csökkenéshez (Jaureguiberry et al., 2022; Malhi et al., 2020; Maxwell et al., 2016; Sala et al., 2000). Ezek a folyamatok egyszerre több szerveződési szinten is változásokat idéznek elő, többek között jelentősen befolyásolva a közösségek produktivitását, a fajok kapcsolatait, fenológiáját és elterjedési mintázatát is (Parmesan & Yohe, 2003; Scheffers et al., 2016). Ez pedig több régióban jelentős mértékű fajcseréhez és fajkihaláshoz vezethet (Thuiller et al., 2005).

A természetvédelmi programok sok helyen igyekeznek tompítani a hatásokat, ugyanakkor a véges források és idő miatt, fontossági sorrend felállítása szükséges. Mivel a hatékony védelmi stratégia kidolgozásához elengedhetetlen a védendő rendszer alapos ismerete, rendkívül fontosak azok a kutatások, amelyek az egyes fajok és ökoszisztémák működését, környezetre adott válaszait és veszélyeztető tényezőit vizsgálják (Standovár & Primack, 2001). Ezek az eset-specifikus kutatások nagy segítséget nyújthatnak az adott faj/ökoszisztéma védelmében, ugyanakkor az ijesztően gyorsuló biodiverzitás-csökkenés miatt egyre sürgetőbb, hogy eddigi ismereteinket össze tudjuk fésülni és a kimutatható összefüggések alapján olyan fajok/ökoszisztémák esetén is meg tudjuk jósolni az érzékenységet és az optimális védelmi stratégiát, melyekről egyelőre nem állnak rendelkezésre specifikus kutatások. Ebben segíthetnek a hagyományos faj-konceptión túl gondolkodó, jelleg-alapú (*trait-based*) megközelítések.

A jelleg-alapú kutatásokban a fajokat azok fontosnak ítélt, objektíven és egyedek szintjén mérhető tulajdonságaival helyettesítik. Ez lehetővé teszi a biológiai fontos információk közvetlen beépítését a különböző modellekbe, illetve segíti az eredmények általánosítását azáltal, hogy csökkenti azok taxon-, és ökoszisztémafüggőségét (Endrédi et al., 2018; McGill et al., 2006).

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

A jellegeket ma már széles körben alkalmazzák a növényökológia és az állatökológia területén. A természetvédelmi intézkedések prioritásainak meghatározására a kutatók egyre több modellt dolgoznak ki, melyek a fajok és közösségek jövőbeli környezeti változásokra várható reakcióit hivatottak előre jelezni (Thuiller et al., 2008). Az ilyen modellek azonban sok, jó minőségű jelleg-adatot igényelnek, ami szükségessé tette a fajok jellegeinek összegyűjtését és nagyméretű jelleg-adatbázisok kialakulásához vezetett. Habár ezek az adatbázisok újabban példátlan lefedettséget értek el (Kattge et al., 2020), még mindig vannak kritikus tudáshiányok. Egyes jellegek (pl. a növények esetén a magokkal kapcsolatos jellegek (Jiménez-Alfaro et al., 2016; Saatkamp et al., 2019)), illetve egyes taxonok (pl. gerinctelenek (Gallé & Batáry, 2019; Moretti et al., 2017) vagy a ritka fajok (Kattge et al., 2020)) jellegei erősen hiányosak, így egyelőre a jellegek felhasználása korlátozott.

1.2. Célkitűzések

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

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

A második kutatásban védett hazai pillangósvirágú fajok reproduktív jellegeit vizsgáltam kísérletes körülmények között. A kutatás elsődleges célja az volt, hogy magbiológiai adatokat gyűjtsünk olyan hazai ritka fajokról, melyek hosszú évek óta tartó törvényi védelem ellenére is veszélyeztetett helyzetben vannak Magyarországon, hogy megértsük veszélyeztetettségük okait.

A harmadik kutatásban a szárazföldi növényfajok természetvédelmét elhagyva, táplálékhálózat-modellek elemzésével, tengeri ökoszisztémákban vizsgáltam, hogy milyen módszerrel becsülhető a fajok szerepe a táplálék-hálózatokban és hogy a funkcionális jellegek miként segíthetnek megérteni, hogy mely csoportok töltenek be kulcsfontosságú pozíciót az egyes ökoszisztémákban.

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

2.1. Bevezetés

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

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

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

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

2.2. Célkitűzések

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

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

2.3. Anyag és módszer

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

Az populációk meszes alapkőzetten létrejött barna erdőtalajon élnek. Jászfényszarunál az éves átlaghőmérséklet 3-4°C-al magasabb (~11°C), mint a bükki populációk élőhelyén (7-8°C). A csapadék mennyisége és eloszlása nagy évek közti variabilitást mutat. A vizsgálatunk évében a jászfényszarui élőhelyen két, míg a bükki területen három csapadékosabb időszak volt megfigyelhető: tél végén, nyár elején, illetve az utóbbinál szeptemberben is (MetNet, 2019).

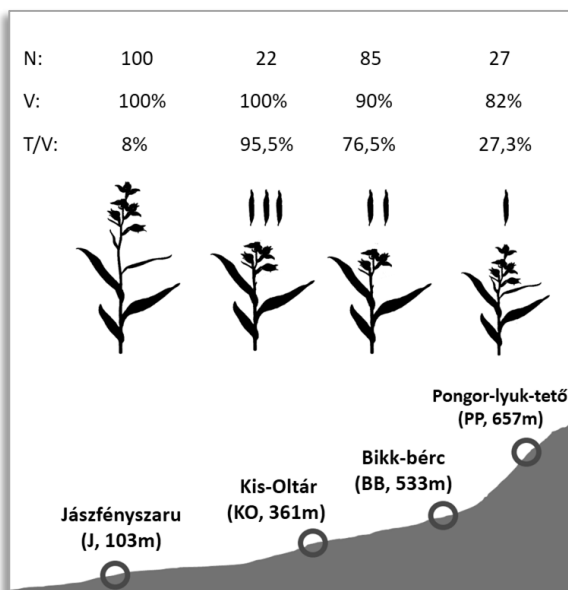
A jászfényszarui populáció egy euro-szibériai erdőszytepp-tölgyesben található, ahol a kocsányos tölgyerdőre jellemző nagy lágyszárú- és cserjeszint-sűrűség figyelhető meg. A lombkorona zártsága 75-90% közötti. Ezzel szemben a bükki populációk élőhelye sziklai bükkös, ahol a lombkorona zártsága 90% feletti, a lágyszárú-, és cserjeszint pedig ritkás. Kivéve a kis-oltári populációt, ahol fakivágások miatt az élőhely egyötödén átmenetileg javultak a fényviszonyok.

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

A mért változók különböző eloszlása miatt a populációk összehasonlítására változónként más-más elemzést végeztünk: 1) a log-transzformált magassági és levélméret adatokat egyutas varianciaanalízissel hasonlítottuk össze; 2) a virágok és termések számának összevetésére negatív binomiális regressziót végeztünk, míg a 3) levelek számát kvázi-poisson regresszióval elemeztük. A populáció-párokat aztán Tukey-féle post-hoc teszttel hasonlítottuk össze.

2.4. Eredmények és diszkusszió

Bár folyamatos hajtáshossz-csökkenés nem volt kimutatható a tengerszint feletti magasság növekedésével, a jászfényszarui élőhelyen a növények szignifikánsan magasabb szárúak és nagyobb levelűek voltak, mint a Bükk-hegységben élő egyedek. A virágzó egyedek aránya pedig folyamatosan csökkent felfelé haladva (1. ábra). Ezeket részben magyarázhatja a tengerszint feletti magassággal csökkenő hőmérséklet, de jelen



1. ábra. A piros madársisak jellegeinek változása a különböző tengerszint feletti magasságban élő populációkban. N= a populációk egyedszáma, V= a virágzó egyedek aránya, T/V= A virágzó egyedek termést is hozó hányada. A sematikus növények mutatják a populációk kerekített átlagos magasságát, levélszámát, virágszámát és természetét.

esetben a fénymennyiség-csökkenés is hatással lehetett rá, mivel a hegyvidéki populációkban a lombkorona is zártabb.

Habár van összefüggés a vegetatív produkció és a virágzás valószínűsége között, a rizómás vagy gumós orchideák esetében a magasság és a levélfelület jobban befolyásolhatja a következő évi virágzást, mint az adott évet (Bódis & Molnár, 2011; Janečková & Kindlmann, 2002). Ezek alapján úgy tűnik, hogy a két legalacsonyabb vizsgált populációnál a hőmérséklet és a fény korábban minden növény számára elegendő volt a virágzáshoz, míg a legmagasabb hegyi populációk árnyékosabb élőhelye valószínűleg nem tudott elegendő energiát biztosítani ahhoz, hogy minden növény virágozzon a vizsgálatunk évében.

A virágok számát tekintve, bár a három alacsonyabb élőhelyen enyhén csökkenő mintázat volt tapasztalható a tengerszint feletti magassággal, a legnagyobb

tengerszint feletti magasságban élő populációban az egy egyedre jutó virágszám a vártnál több volt.

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

A nektárt nem termelő, megtévesztő orchideák erősen pollinátor- és pollen-limitáltak, és szaporodási sikerük általában alacsony (Tremblay et al., 2005). A piros madársisak egy táplálékkal megtévesztő orchidea, mely virágai a harangvirágfajok (*Campanula* spp.) virágait utánozza (Newman et al., 2007; Nilsson, 1983), és bár a faj teljesen önkompatibilis, spontán önbeperzást (autogámiát) még nem figyeltek meg nála (Tałałaj et al., 2017), így szaporodási sikere a beporzó és az utánzott fajok jelenlététől és egyedsűrűségétől is erősen függ (Taura & Gudžinskas, 2024, 2025). Az eddig megfigyelt beporzó fajokról ismert, hogy erősen kötődnek a harangvirágokhoz, illetve a két *Chelostoma* méhfaj lábbon álló holtfákban fészkel, így azok jelenléte is erősen befolyásolhatja a beporzók jelenlétét (Claessens et al., 2015; Newman et al., 2007; Nilsson, 1983). Alföldi populációnk élőhelyének pár kilométeres közelében nem találtunk harangvirágokat. Ez alapján a potenciális megporzók száma a területen valószínűleg igen alacsony. A nyitottabb lombkoronaszint ugyan magasabb besugárzást vagyis több energiát eredményez, vele együtt nagyobb a légyszáruak konkurenciája is, ami ronthatja a láthatóságot, tovább csökkentve a beporzás valószínűségét. Egy ilyen élőhelyen jó stratégia lehet, ha magasabbak és több virággal rendelkeznek az egyedek, hogy felhívják magukra a figyelmet a többi légyszáru között. A kis számú beporzóért folytatott verseny magyarázatot adhat arra, hogy miért csak a feltűnő, magas és több virágú egyedek mutattak beporzási sikert a populáción belül (Kindlmann & Jersáková, 2006; Suetsugu et al., 2015), habár ez a siker így is messze elmaradt a hegyvidéki populációkban tapasztaltakhoz képest. Ez az alacsony beporzási arány hosszabb távon gyakoribb

vegetatív szaporodáshoz is vezethet. A vegetatív szaporodás nagyobb gyakoriságára utalhat az is, hogy ez a populáció jóval több (100) egyedből állt, mint a szakirodalom szerinti átlagos populációméret (1-20 egyed) (Brzosko & Wróblewska, 2003), illetve mint a hegyvidéki populációink.

A hegyvidéki populációk közelében két harangvirágfaj is előfordult nagy gyakorisággal. Itt a madársisak egyedek szárai rövidebbek voltak, mint az alföldi populációban, és a tengerszintfeletti magassággal együtt a virágzó és termő egyedek száma is csökkent. A két legalacsonyabban fekvő hegyi populáció szaporodási sikere rendkívül magas volt: a virágzó növények 95-76%-a tudott legalább egy termést érlelni, míg a legmagasabb tengerszint feletti magasságon fekvő Pongor-lyuk-tetőn lényegesen kevesebb növény termékenyült csak meg. Az élőhelyek vegetációja és az utánczott fajok abundanciája hasonló volt a három élőhelyen, illetve a lágyszárú konkurencia sem volt jelentős, így a csökkenő megtermékenyülési arány oka lehet a beporzók abundanciájának csökkenése a tengerszintfeletti magassággal. Ez utóbbira utalhat, hogy már a két alacsonyabban fekvő populáció között is láttunk csökkenést a megtermékenyülési arányban, illetve, hogy a legmagasabban fekvő populációban, annak ellenére, hogy a többi hegyvidéki populációhoz hasonló levélfelülettel rendelkeztek az egyedek, jelentősen több virágot hoztak a hajtások, mintha a jászfényszarui populációban tapasztaltakhoz hasonlóan küzdenének a beporzók figyelméért.

Az egyedenkénti termések száma is fordított mintázatot mutatott a virágszámhoz képest: a legalacsonyabb és a legmagasabb populáció - amely átlagosan a legtöbb virágot hozta – a legkisebb átlagos termésszámot mutatta. Alapvetően a megtévesztő fajok esetén a virágszámmal nem nő se a beporzott növények aránya, se a termések száma, (Jersáková et al., 2006). Emiatt, illetve azért, mert a virágok létrehozása annyira költséges, hogy a következő évi vegetatív hajtások is megsínylik a létrehozásukat (Bódis & Molnár, 2011), a legtöbb esetben nem hatékony stratégia a virágszám növelése a szaporodási siker növelése céljából. Mi is azt tapasztaltuk, hogy a két legnagyobb termésképzést mutató populációban a

virágzatok mérete közepes volt és a virágok számától nem függött se a megtermékenyülésük valószínűsége, se a megtermékenyült virágok aránya. Ezzel szemben a legalacsonyabban fekvő populációban és a legmagasabban fekvő populációban sokkal nagyobb virágzatokat fejlesztettek az egyedek. Ez a magasan fekvő populáció egyedeinek nagyobb költséggel járhatott, de nagyobb hasznot is hozott, mert ugyan ott a megtermékenyülés valószínűsége nem nőtt a virágszámmal, de az egyedenkénti természsám szignifikánsan magasabb lett, mint az alföldi populációban. Ennek ellenére, mindkét populációban messze alulmaradt a termésképzési siker a másik két populációéhoz képest.

2.5. Következtetések és javaslatok

Összességében, kutatásunk rámutatott, hogy a magassági grádiens mentén vizsgált populációk között az egyes vegetatív és reprodukzív jellegek variabilitása segíthet megérteni nemcsak az populációk állapotát, de rajtuk keresztül az egész faj stratégiáját és érzékeny pontjait is. Az eredmények arra utalnak, hogy a faj generatív szaporodását leginkább a beporzóival való szoros kapcsolata korlátozza, ami miatt sem a legmagasabban, sem a legalacsonyabban előforduló populációkban nem érzi igazán jól magát. A legmagasabban fekvő terület időjárása valószínűleg maguknak a beporzóknak nem kedvez, míg a legalacsonyabban fekvő területen a beporzók által elsődlegesen preferált harangvirágok hiánya, illetve a nagyobb virág-kompetíció miatt csökken a beporzás mértéke. A felmelegedő klíma hatása ez alapján nem egyértelműen megjósolható, az utánzott harangvirágfélék és a specifikus beporzók klímára adott reakcióinak vizsgálata lenne szükséges hozzá. Emellett fontos lenne feltérképezni, hogy más fajok is végeznek-e beporzást és több évig figyelemmel kísérni a növény populációinak dinamikáját, hogy az éveken átívelő összefüggések figyelembevételével tovább pontosíthassuk a levont következtetéseket.

3. VÉDETT NÖVÉNYEK REPRODUKTÍV JELLEGEI ÉS TERMÉSZETVÉDELMI JELENTŐSÉGÜK

3.1. Bevezetés

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

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

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

3.2. Célkitűzések

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

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

3.3. Anyag és módszer

A kutatásunk első felében a természetes populációkból gyűjtött magok tömegét, életképességét és dormanciáját vizsgáltuk csíráztatásos kísérletek során. Ehhez a kunsági bükköny esetén öt, a hólyagos herénél egy, a tekert csüdfűnél pedig kettő in-situ gyűjtött magtétel állt rendelkezésünkre. A csírázási vizsgálat előtt minden magtételből lemértük 3x20db mag tömegét analitikai mérleggel. Ahol nem volt ennyi mag, ott minden magot egyesével lemértünk. Ezután a csíráztatásra szánt magok felénél a maghéjat egyenként csiszolópapírral megsértettük (szkarifikáltuk), hogy megtörjük az esetleges fizikai nyugalmi állapotot. A minta másik felét kontrollként csíráztattuk. A csíráztatás üvegházban, Petri-csészében vagy földbe vetve történt, előtte minden magot 24 órára csapvízbe áztattunk. A magok vízfelvételét (duzzadását) és csírázását 30 napig monitoroztuk.

Ezután a második kísérlet-sorozatban a magok potenciális élettartamát vizsgáltuk, melyekhez többnyire az ex-situ populációkról vagy herbáriumi préselt egyedekről gyűjtött magokat használtunk. A bükköny esetén négy ex-situ magtételből csíráztattunk 1-8 éven keresztül, illetve 7db 1915-ös, herbáriumi mag csírázását teszteltük. A hólyagos herénél egy in-situ és három ex-situ magtétel csírázását vizsgáltuk 1-6 éven keresztül, míg a tekert csüdfű esetén egy in-situ és egy ex-situ magtételt csíráztattunk 2-4 éven át, kiegészítve 60-62db 95-99 éves, herbáriumi eredetű maggal. Ebben a kísérletben a magokat szkarifikált állapotban csíráztattuk.

A különböző magminták csírázókéességét és dormanciáját, valamint a magok tömegének hatását a magok csírázási valószínűségére logisztikus regresszióval, illetve Chi-négyzet vagy Fisher-féle egzakt teszttel hasonlítottam össze, míg az in-situ magminták átlagos magtömegeinek összehasonlítására lineáris regressziót használtam.

3.4. Eredmények és diszkusszió

Összefoglalva az eredményeket, a kunsági bükköny magjai valamennyi vizsgált populációban magas életképességet (78-88%-os csírázási képességet) és nagy arányú (90% feletti) fizikai dormanciát mutattak, míg a magok tömege az egyes években és populációkban jelentősen eltért. Ennek ellenére, a magok többsége – populációtól függetlenül – elérte azt a kritikus tömeget (~10mg), ami felett már nagy valószínűséggel csírázóképes. A magok képesek ugyan öt éven túl megőrizni életképességüket, de élettartamuk nem sokkal több, mint öt év (száraz tárolás esetén).

A hólyagos here magjai is nagymértékű (74% feletti) fizikai dormanciát mutattak minden magtételben. A magok szignifikánsan jobban csíráztak Petri-csészében, mint földben és hat éven belül nem mutatott jelentős csökkenést az életképesség. A magtételek átlagos magtömege itt is szignifikánsan különbözött, de itt nem okozott jelentős különbséget a csírázási arányokban.

A tekert csüdfű magjai szintén magas életképességgel (90-96%-os csírázással) és 91% feletti fizikai dormanciával rendelkeznek. 94 év száraz tárolás után mind a dormancia, mind a csírázóképeség jelentősen lecsökken, de a magok még 99 év után is képesek a csírázásra.

A magas magéletképesség mindhárom fajnál a populációk megfelelő kondícióját sejteti, nem látjuk jelét beltenyésztéses leromlásnak.

Habár a rövid életű növényfajoknál a dormancia fontos része a kockázat-eloszló stratégiának (Childs et al., 2010; Cohen, 1966; Pake & Venable, 1996), az általunk vizsgált fajoknál általánosan tapasztalt, nagy mértékű dormancia arra utal, hogy mindhárom faj nagyon változékony, kiszámíthatatlan, környezethez adaptálódott (Childs et al., 2010; Cohen, 1966).

Eredményeinket a szakirodalmi adatokkal összevetve, kijelenthető, hogy a leszármazási viszonyok, a magtömegek, az életmód és az élőhely-preferencia mind azt támasztja alá, hogy az általunk vizsgált három faj mindegyike hosszú

távú perzisztens magbankot tart fent, a várható élettartamok pedig a kunsági bükköny esetében nem sokkal több, mint 5-10 év, a hólyagos herénél valószínűleg valamivel több, míg a tekert csüdfűnél akár 100 évnél is több lehet.

Eredményeink nagy természetvédelmi jelentőséggel bírhatnak, mert rámutatnak, hogy a vizsgált fajok hazai populációi a kis és folyton változó egyedszámok ellenére jó csírázóképeségű magokat hoznak, melyek jól alkalmazkodtak a változékony környezethez azáltal, hogy csírázásukat a magas dormancia hosszú évekre széthúzhatja, várva a megfelelő körülményeket. Ezt az időt pedig életképes állapotban ki is tudják várni a magok a talajban.

3.5. Következtetések és javaslatok

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

- 1) Mindhárom faj jó életképeségű magokat hoz minden általunk ismert populációban, így a populációk nem mutatnak beltenyésztési leromlást.
- 2) Mindhárom faj hosszú távon csírázóképes, nagy arányú dormans magot tartalmazó magbankkal rendelkezhet, ami a kunsági bükköny esetén potenciálisan egy évtizedig, a hólyagos herénél valószínűleg hosszabb ideig, míg a tekert csüdfűnél akár 100 évig is biztosíthatja a csíranövényeket,
- 3) A legérzékenyebb életszakasz a hólyagos herénél az őszi csírázást követő időszak, amikor nagy a csapadék-igénye, ugyanakkor alacsony a kompetíciós képessége. Ezzel szemben, a kunsági bükköny és a tekert csüdfű esetén a virágzást megelőző nyári időszakban szükséges a talaj megfelelő nedvességtartalma és a kevés versenytárs.
- 4) Mindhárom fajnál azok az egyedek, amik elérik a virágzást, természetes élőhelyüktől távol is megtermékenyülnek, nem valószínűsíthető speciális beporzó-igény. Emellett nagy számú, százas nagyságrendű magot hoznak.

- 5) A tekert csüdfűnél mind a víz általi terjedés, mind az állatok általi terjedés segítheti a magok nagyobb távolságokra való eljutását. A kunsági bükköny és a hólyagos here esetén ugyan keménymaghéjú, nem mérgező magjaik potenciálisan alkalmasak az endozoochor terjedésre, egyelőre nincs ilyen terjedésről tudomásunk. Így terjedésük lehet korlátozott és lassú, ami akadályozhatja, hogy megfelelő tempóban reagáljanak a klímaváltozásra.

A hazai klímamodellek szerint (Lakatos et al., 2018) a csökkenő éves csapadékmennyiség és a növekvő éves középhőmérséklet miatt a talaj nedvességtartalma várhatóan csökkenni fog, illetve az aszályok gyakorisága és időtartama is növekedést mutat majd. A csapadékhiány a nyarakat érinti majd leginkább, amikor a vizsgált fajok a virágzás előtti időszakban vannak, így az erre különösen érzékeny *kunsági bükkönyt* és *tekert csüdfüvet* érintheti erősebben. Ezek a fajok közelebb húzódnak a nedvesebb területekhez, amennyiben populációik mozgása nem korlátozott. Ugyanakkor a talajmagbankban hosszú távon várhatják az egyre ritkábban előforduló jó, csapadékosabb éveket és egy-egy év alatt újratölthetik a magbankot. E tekintetben a kunsági bükköny a legérzékenyebb faj, mert magjai hamarabb elveszítik csírázókéességüket, így ha a csapadékos évek gyakorisága egy küszöbérték alá csökken, a magbankok kimerülhetnek, és ezek a kis nyugati perifériás populációk eltűnhetnek.

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

4. BIOLÓGIAI JELLEGEK VÍZI TÁPLÁLÉKHÁLÓZAT-MODELLEKBEN

4.1. Bevezetés

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

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

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

betekintést nyújthat abba, hogy milyen szervezetek töltenek be kulcsszerepeket a hálózatokban.

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

4.2. Célkitűzések

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

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

4.3. Anyag és módszer

A kutatás során a Heymans et al. (2014) által összegyűjtött táplálékhálózatokból használtunk 92 egyedi hálózatot. Ezek felbontása (9-68 csoporttal) eltérő, öt kontinensről és öt különböző ökoszisztéma-típusból származnak. Ugyanakkor mind azonos módszertannal, az Ecopath with Ecosim (Ewe) modellezési megközelítéssel (Christensen & Walters, 2004; Heymans et al., 2016) készültek.

A modellekből az elemzések előtt eltávolítottuk a nem élő és izolált komponenseket, illetve, ahol szükséges volt, készítettünk egy hurok-mentes változatot is belőlük a hierarchikus indexek kiszámításához.

A trofikus csoportok szerepét a hálózatban betöltött pozíciójuk alapján, a topológiai fontosságuk számszerűsítésével becsültük. Ehhez 18 különböző, gyakran használt topológiai indexet használtunk, melyek különböző megközelítésekkel becslik az egyes csoportok hatását.

Ezután a funkcionális csoportokat három kategorikus jelleghez rendeltük: élőhely (2 alkategóriával), mobilitás (4 alkategóriával) és méret (9 alkategóriával). A jelleg-adatokat több, mint 15 különböző adatbázisból és cikkből gyűjtöttük össze.

A topológiai indexek közötti kapcsolatot metrikus (főkomponens-analízis (PCA) és hierarchikus klaszterezés) és ordinális (Spearman-féle rangkorreláció és nem metrikus többdimenziós skálázás (NMDS)) módszerekkel is megvizsgáltuk. A három jelleg függetlenségét Khi-négyzet teszttel és Fisher-féle egzakt teszttel, szimulált p-értékekkel vizsgáltuk. Végül a topológiai indexek és a funkcionális jellegek közötti kapcsolatot lineáris kevert modellek segítségével elemeztük. A modellekben az egyes indexek voltak a válaszváltozók, míg a jellegek fix hatásokként, a hálózatok pedig random hatásként kerültek a magyarázó változók közé. A modellek felépítése előtt tíz indexet kellett transzformálni balra ferde eloszlásuk miatt, és minden indexet a hálózatán belül standardizáltunk.

4.4. Eredmények és diszkusszió

Összefoglalva az eredményeket, a vizsgált 18 topológiai index öt, jól elkülönülő csoportba sorolható, melyek más-más fajokat azonosítanak kulcsfajokként. A csoportosítást jól magyarázza, hogy az adott index miként veszi figyelembe az interakciók erejét és irányát. Ez összhangban van a korábbi, kisebb léptékű kutatások eredményeivel (Jordán et al., 2006, 2007; Lai et al., 2015).

A jellegeket tekintve, a különböző mobilitású élőlények topológiai fontossága az összehasonlítások 82%-ban szignifikánsan különbözött. Ez a jelleg leginkább a top-down (predációs hatást becslő), illetve a súlyozott (anyagáramlásban betöltött szerepet becslő) indexek által prediktált topológiai fontosságot tudta megmagyarázni. A testhossz az összehasonlítások majdnem 70%-ában magyarázta szignifikánsan az indexek által becsült fontosságot és a mobilitáshoz hasonlóan kapcsolódott az indexértékekhez. Ezzel szemben a táplálkozási hely csak az esetek 50%-ában magyarázta jól a topológiai fontosságot, bár minden centralitás index esetében jól működött.

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

4.5. Következtetések és javaslatok

A tengeri táplálék-hálózatok vizsgálata során azt tapasztaltuk, hogy a biológiai jellegek használata segíthet abban, hogy észre vegyünk ökoszisztémákon átívelő, robosztus mintázatokat, és hogy jobban megértsük a matematikai módszereink biológiai hátterét. Például azt, hogy azok az indexek, melyek számszerűsíteni hivatottak az élőlénycsoportok hatását az adott ökoszisztémában, milyen biológiai funkciókon keresztül teszik azt.

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

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

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

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

Kutatásunk megmutatta, hogy már az egyszerű, leíró jellegű tulajdonságok is sikeresen kiegészíthetik a táplálékhálózati kutatásokat, de a megfelelő jellegek kombinációja a jövőben még közelebb vihet ahhoz, hogy megértsük az egyes csoportok ökológiai szerepét és jelentőségét. Az ilyen elméleti kutatásokat nagyban segítheti az általunk is használt nagy, szabványos módszertannal összeállított táplálékhálózat-adatbázisok és jellegadatbázisok létrejötte és bővülése. A új, egyre kifinomultabb algoritmusok (pl. gépi tanulás) pedig segíthetnek a kvantitatív elemzésben és a rejtett minták feltárásában. Így a jellegalapú elemzéseknek a jövőben esélyük nyílik arra, hogy többet nyújtsanak, mint a klasszikus biológiai tudás számítógépes modellek általi (*in silico*) újrafelfedezése (Endrédi et al., 2018).

5. DISZKUSSZIÓ ÉS KÖVETKEZTETÉSEK

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

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

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

Habár a legtöbb, jellegeket használó ökológiai kutatás ma még fajsztintre átlagolt jelleg-értékekkel dolgozik, figyelembe kell venni, hogy a fajon belüli jellegvariabilitás jelenti az adaptáció alapját (Moran et al., 2016), így ismerete kulcsfontosságú ahhoz, hogy megértsük, miként reagálnak majd az egyes taxonok a környezet megváltozására (Bolnick et al., 2011; Westerland et al., 2021). Emiatt fontos, hogy minél több populáció-szintű jelleg-méréssel rendelkezünk, és hogy a modelljeink ezeket is figyelembe tudják venni (Funk et al., 2017; Moran et al., 2016; Westerland et al., 2021). A piros madársisak eltérő környezetben élő populációiban mi is eltérő jelleg-eloszlásokat találtunk, mely fontos összefüggésekre világított rá, és segített megérteni, hogy a faj ugyan viszonylag tág tűrésű a klimatikus és fényviszonyokat tekintve, de szoros biotikus kapcsolatrendszer miatt mégis potenciálisan érzékeny lehet a változásokra. Így esetében, a populációk jövőbeli elterjedésének prediktálásához az interakciós hálózatának klímaváltozással szembeni érzékenységet kell felmérni.

Habár a természetvédelmi célnak megfelelő kérdések megválaszolására a legjobb megoldás az esetre specifikus jellegek mérése, ez nem minden esetben megvalósítható. A védett fajok esetén sok esetben túl nagy kockázatot/zavarást jelenthet a kísérletezés, illetve a terepi adatgyűjtés, így ilyenkor megfontolandó, hogy a hasonló ökológiai tulajdonságokkal rendelkező fajok adataiból kiindulva tervezzünk védelmi stratégiát. A különböző ökoszisztémák táplálék-hálózatainak összehasonlításához sem lehetséges minden faj funkcionális jellegeinek saját kezű lemérése, így ilyen esetben különösen fontos a már meglévő adatokra támaszkodni. Amennyiben nagy mennyiségű mérés áll rendelkezésre ökológiailag hasonló fajokra, és a kérdés szempontjából megfelelő jellegeket választunk, úgy az elemzés megbízható eredménnyel szolgálhat és költséghatékonyabb is, mint a kísérletes és terepi adatgyűjtésre szorítókozó kutatások (Gallagher et al., 2021). Ennek viszont az a feltétele, hogy megfelelő lefedettségű, pontosságú és megbízhatóságú adatbázisokkal rendelkezünk. Habár a jelleg-adatbázisok újabban példátlan lefedettséget értek el (pl. Kattge et

al., 2020), még mindig vannak kritikus tudáshiányok. A növények közül különösen a ritka fajok jellegadatai hiányosak (Kattge et al., 2020), a jellegek közül pedig a magokkal kapcsolatos tulajdonságok – a magtömeg kivételével (Jiménez-Alfaro et al., 2016; Saatkamp et al., 2019) meglepően alulreprezentáltak, holott ezek a jellegek nagyban befolyásolják a fajok terjedését, megtelepedését és fennmaradását (Jiménez-Alfaro et al., 2016), és természetvédelmi szempontból is az egyik legfontosabb növényi jellegek közé tartoznak. Az állatok esetén pedig különösen a gerinctelen taxonok adathiányosak (Gallé & Batáry, 2019; Moretti et al., 2017). A jövőbeli kutatások egyik fontos feladata tehát a jellegadatbázisok bővítése az ismeretlen fajok, illetve funkcionális jellegek tekintetében (Kremer et al., 2017; Moretti et al., 2017), illetve lehetőleg a jellegek fajon belüli variabilitásának feltérképezése (Funk et al., 2017; Westerband et al., 2021). A másik feladat pedig a jellegek felhasználásához szükséges protokollok kidolgozása. Ez utóbbira újabban egyre több példát láthatunk a természetvédelem területén (Gallagher et al., 2021). Mivel már most látszik, hogy a funkcionális jellegek segíthetnek például a természetvédelmi területek kijelölésében (Miatta et al., 2021), az élőhelyek helyreállításában (Carlucci et al., 2020; Clark et al., 2012) és a fajok inváziós potenciáljának (Funk et al., 2016; Mathakutha et al., 2019) vagy érzékenységeinek becslésében (Fordham, 2024; González-Suárez et al., 2013), felhasználásuk a természetvédelmi prioritások megalkotásában várhatóan nagy hangsúlyt kap majd a jövőben.

6. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

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

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

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

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

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

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

7. IRODALOMJEGYZÉK

- Barman, D., & Devadas, R. (2013). Climate change on orchid population and conservation strategies: a review. *Journal of Crop and Weed*, 9(2), 1–12.
- Bennett, A. E., & Classen, A. T. (2020). Climate change influences mycorrhizal fungal–plant interactions, but conclusions are limited by geographical study bias. *Ecology*, 101(4), 1–11. <https://doi.org/10.1002/ecy.2978>
- Bódis, J., & Molnár, V. A. (2011). Az európai orchideák életmenete és populációdinamikája - áttekintés a Magyarország Orchideáinak Atlasza című kötethez. *Kitaibelia*, 16(1–2), 37–56. http://kitaibelia.unideb.hu/articles/Kitaibelia_vol1612_p37-56.pdf
- Bolnick, D. I., Amarasekare, P., Araújo, M. S., Bürger, R., Levine, J. M., Novak, M., Rudolf, V. H. W., Schreiber, S. J., Urban, M. C., & Vasseur, D. A. (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(4), 183–192. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.01.009>
- Brzsko, E., & Wróblewska, A. (2003). Genetic variation and clonal diversity in island *Cephalanthera rubra* populations from the Biebrza National Park, Poland. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 143(1), 99–108. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2003.00201.x>
- Burkle, L. A., Marlin, J. C., & Knight, T. M. (2013). Plant-pollinator interactions over 120 years: Loss of species, co-occurrence, and function. *Science*, 340(6127), 1611–1615. <https://doi.org/10.1126/science.1232728>
- Carlucci, M. B., Brancalion, P. H. S., Rodrigues, R. R., Loyola, R., & Cianciaruso, M. V. (2020). Functional traits and ecosystem services in ecological restoration. *Restoration Ecology*, 28(6), 1372–1383. <https://doi.org/10.1111/rec.13279>
- Chen, I.-C., Hill, J. K., Ohlemuller, R., Roy, D. B., & Thomas, C. D. (2011). Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science*, 333(6045), 1024–1026. <https://doi.org/10.1126/science.1206432>
- Childs, D. Z., Metcalf, C. J. E., & Rees, M. (2010). Evolutionary bet-hedging in the real world: empirical evidence and challenges revealed by plants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1697), 3055–3064. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0707>
- Christensen, V., & Walters, C. J. (2004). Ecopath with Ecosim: Methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling*, 172(2–4), 109–139. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.09.003>
- Claessens, J., Beentjes, K. K., Heijerman, T., Miller, J., & Gravendeel, B. (2015). Beobachtungen von *Miarus campanulae* als Bestäuber von *Cephalanthera rubra* Keywords. *Journal Europäischer Orchideen*, 47(1), 77–87.
- Clark, D. L., Wilson, M., Roberts, R., Dunwiddie, P. W., Stanley, A., & Kaye, T. N. (2012). Plant traits – a tool for restoration? *Applied Vegetation Science*, 15(4), 449–458. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2012.01198.x>
- Cohen, D. (1966). Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Theoretical Biology*, 12(1), 119–129. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(66\)90188-3](https://doi.org/10.1016/0022-5193(66)90188-3)
- Coll, M., Schmidt, A., Romanuk, T., & Lotze, H. K. (2011). Food-Web structure of seagrass communities across different spatial scales and human impacts. *PLoS ONE*, 6(7). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022591>
- Colléter, M., Valls, A., Guitton, J., Gascuel, D., Pauly, D., & Christensen, V. (2015). Global overview of the applications of the Ecopath with Ecosim modeling approach using the EcoBase models repository. *Ecological Modelling*, 302, 42–53. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.01.025>
- Dee, L. E., Cowles, J., Isbell, F., Pau, S., Gaines, S. D., & Reich, P. B. (2019). When Do Ecosystem Services Depend on Rare Species? *Trends in Ecology and Evolution*, 34(8), 746–758. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.03.010>
- Endrédi, A., Jordán, F., & Abonyi, A. (2018). Trait-based paradise – or only feeding the computer

- with biology? *Community Ecology*, 19(3), 319–321. <https://doi.org/10.1556/168.2018.19.3.13>
- Engler, R., Randin, C. F., Thuiller, W., Dullinger, S., Zimmermann, N. E., Araújo, M. B., Pearman, P. B., Le Lay, G., Piedallu, C., Albert, C. H., Choler, P., Coldea, G., De Lamo, X., Dirnböck, T., Gégout, J. C., Gómez-García, D., Grytnes, J. A., Heegaard, E., Høistad, F., ... Guisan, A. (2011). 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe. *Global Change Biology*, 17(7), 2330–2341. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02393.x>
- Enquist, B. J., Feng, X., Boyle, B., Maitner, B., Newman, E. A., Jørgensen, P. M., Roehrdanz, P. R., Thiers, B. M., Burger, J. R., Corlett, R. T., Couvreur, T. L. P., Dauby, G., Donoghue, J. C., Foden, W., Lovett, J. C., Marquet, P. A., Merow, C., Midgley, G., Morueta-Holme, N., ... McGill, B. J. (2019). The commonness of rarity: Global and future distribution of rarity across land plants. *Science Advances*, 5(11), 1–14. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aaz0414>
- Fay, M. F. (2018). Orchid conservation: how can we meet the challenges in the twenty-first century? *Botanical Studies*, 59(1). <https://doi.org/10.1186/s40529-018-0232-z>
- Fordham, D. A. (2024). Identifying species traits that predict vulnerability to climate change. *Cambridge Prisms: Extinction*, 2, e21. <https://doi.org/10.1017/ext.2024.24>
- Funk, J. L., Larson, J. E., Ames, G. M., Butterfield, B. J., Cavender-Bares, J., Firn, J., Laughlin, D. C., Sutton-Grier, A. E., Williams, L., & Wright, J. (2017). Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews*, 92(2), 1156–1173. <https://doi.org/10.1111/brv.12275>
- Funk, J. L., Standish, R. J., Stock, W. D., & Valladares, F. (2016). Plant functional traits of dominant native and invasive species in mediterranean-climate ecosystems. *Ecology*, 97(1), 75–83. <https://doi.org/10.1890/15-0974.1>
- Gallagher, R. V., Butt, N., Carthey, A. J. R., Tulloch, A., Bland, L., Clulow, S., Newsome, T., Dudaniec, R. Y., & Adams, V. M. (2021). A guide to using species trait data in conservation. *One Earth*, 4(7), 927–936. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2021.06.013>
- Gallé, R., & Batáry, P. (2019). Trait-based paradise — about the importance of real functionality. *Community Ecology*, 20(3), 314–316. <https://doi.org/10.1556/168.2019.20.3.11>
- Godefroid, S., Piazza, C., Rossi, G., Buord, S., Stevens, A. D., Aguraiuja, R., Cowell, C., Weekley, C. W., Vogg, G., Iriondo, J. M., Johnson, I., Dixon, B., Gordon, D., Magnanon, S., Valentin, B., Bjureke, K., Koopman, R., Vicens, M., Virevaire, M., & Vanderborght, T. (2011). How successful are plant species reintroductions? *Biological Conservation*, 144(2), 672–682. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.10.003>
- González-Suárez, M., Gómez, A., & Revilla, E. (2013). Which intrinsic traits predict vulnerability to extinction depends on the actual threatening processes. *Ecosphere*, 4(6), 1–16. <https://doi.org/10.1890/ES12-00380.1>
- Hegland, S. J., Nielsen, A., Lázaro, A., Bjerknes, A.-L., & Totland, Ø. (2009). How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecology Letters*, 12(2), 184–195. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01269.x>
- Heymans, J. J., Coll, M., Libralato, S., Morissette, L., & Christensen, V. (2014). Global patterns in ecological indicators of marine food webs: a modelling approach. *PloS One*, 9(4), e95845. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095845>
- Heymans, J. J., Link, J. S., Mackinson, S., Steenbeek, J., Walters, C., & Christensen, V. (2016). Best practice in Ecopath with Ecosim food-web models for ecosystem-based management. *Ecological Modelling*, 331, 173–184. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.12.007>
- Isbell, F., Gonzalez, A., Loreau, M., Cowles, J., Diaz, S., Hector, A., MacE, G. M., Wardle, D. A., O'Connor, M. I., Duffy, J. E., Turnbull, L. A., Thompson, P. L., & Larigauderie, A. (2017). Linking the influence and dependence of people on biodiversity across scales. *Nature*, 546(7656), 65–72. <https://doi.org/10.1038/nature22899>
- Jain, M., Flynn, D. F. B., Prager, C. M., Hart, G. M., DeVan, C. M., Ahrestani, F. S., Palmer, M. I., Bunker, D. E., Knops, J. M. H., Jouseau, C. F., & Naeem, S. (2014). The importance of rare species: A trait-based assessment of rare species contributions to functional diversity and possible ecosystem function in tall-grass prairies. *Ecology and Evolution*, 4(1), 104–112.

- <https://doi.org/10.1002/ece3.915>
- Janečková, P., & Kindlmann, P. (2002). Key factors affecting shoot growth and flowering performance of *Dactylorhiza fuchsii*. In P. Kindlmann, J. H. Williams, & D. F. Whigham (Eds.), *Trends and Fluctuations and Underlying Mechanisms in Terrestrial Orchid Populations* (pp. 99–113). Backhuys Publishers.
- Jaureguiberry, P., Titeux, N., Wiemers, M., Bowler, D. E., Coscieme, L., Golden, A. S., Guerra, C. A., Jacob, U., Takahashi, Y., Settele, J., Díaz, S., Molnár, Z., & Purvis, A. (2022). The direct drivers of recent global anthropogenic biodiversity loss. *Science Advances*, 8, 9982. <https://www.science.org>
- Jersáková, J., Johnson, S. D., & Kindlmann, P. (2006). Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biological Reviews*, 81(02), 219. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006986>
- Jiménez-Alfaro, B., Silveira, F. A. O., Fidelis, A., Poschlod, P., & Commander, L. E. (2016). Seed germination traits can contribute better to plant community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 27(3), 637–645. <https://doi.org/10.1111/jvs.12375>
- Jordán, F., Benedek, Z., & Podani, J. (2007). Quantifying positional importance in food webs: A comparison of centrality indices. *Ecological Modelling*, 205(1–2), 270–275. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.02.032>
- Jordán, F., Liu, W., & Davis, A. J. (2006). Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. *Oikos*, 112(3), 535–546. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.13724.x>
- Kattge, J., Bönsch, G., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., Tautenhahn, S., Werner, G. D. A., Aakala, T., Abedi, M., Acosta, A. T. R., Adamidis, G. C., Adamson, K., Aiba, M., Albert, C. H., Alcántara, J. M., Alcázar, C. C., Aleixo, I., Ali, H., ... Wirth, C. (2020). TRY plant trait database – enhanced coverage and open access. *Global Change Biology*, 26(1), 119–188. <https://doi.org/10.1111/gcb.14904>
- Kindlmann, P., & Jersáková, J. (2006). Effect of floral display on reproductive success in terrestrial orchids. *Folia Geobotanica*, 41(1), 47–60. <https://doi.org/10.1007/BF02805261>
- Kremer, C. T., Williams, A. K., Finiguerra, M., Fong, A. A., Kellerman, A., Paver, S. F., Tolar, B. B., & Toscano, B. J. (2017). Realizing the potential of trait-based aquatic ecology: New tools and collaborative approaches. *Limnology and Oceanography*, 62(1), 253–271. <https://doi.org/10.1002/lno.10392>
- Krosby, M., Tewksbury, J., Haddad, N. M., & Hoekstra, J. (2010). Ecological Connectivity for a Changing Climate. *Conservation Biology*, 24(6), 1686–1689. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01585.x>
- Lai, S., Liu, W., & Jordán, F. (2015). A trophic overlap-based measure for species uniqueness in ecological networks. *Ecological Modelling*, 299, 95–101. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.12.014>
- Lakatos, M., Bihari, Z., Hoffmann, L., Izsák, B., Kircsi, A., & Szentimrey, T. (2018). *Observed climate change in Hungary 1901-2016 [in Hungarian]*. OMSZ - Hungarian Meteorological Service Webpage. https://www.met.hu/eghajlat/eghajlatvaltozas/megfigyelt_valtozasok/Magyarorszag/
- Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16(5), 545–556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- Lenoir, J., Gégout, J. C., Marquet, P. A., De Ruffray, P., & Brisse, H. (2008). A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, 320(5884), 1768–1771. <https://doi.org/10.1126/science.1156831>
- Luczkovich, J. J., Borgatti, S. P., Johnson, J. C., & Everett, M. G. (2003). Defining and Measuring Trophic Role Similarity in Food Webs Using Regular Equivalence. *Journal of Theoretical Biology*, 220(3), 303–321. <https://doi.org/10.1006/jtbi.2003.3147>
- Lyons, K. G., Brigham, C. A., Traut, B. H. H., & Schwartz, M. W. (2005). Rare species and

- ecosystem functioning. *Conservation Biology*, 19(4), 1019–1024. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00106.x>
- Lyons, K. G., & Schwartz, M. W. (2001). Rare species loss alters ecosystem function - invasion resistance. *Ecology Letters*, 4(4), 358–365. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00235.x>
- Malhi, Y., Franklin, J., Seddon, N., Solan, M., Turner, M. G., Field, C. B., & Knowlton, N. (2020). Climate change and ecosystems: Threats, opportunities and solutions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 375(1794). <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0104>
- Mathakutha, R., Steyn, C., le Roux, P. C., Blom, I. J., Chown, S. L., Daru, B. H., Ripley, B. S., Louw, A., & Greve, M. (2019). Invasive species differ in key functional traits from native and non-invasive alien plant species. *Journal of Vegetation Science*, 30(5), 994–1006. <https://doi.org/10.1111/jvs.12772>
- Maxwell, S., Fuller, R., Brooks, T., & Watson, J. (2016). The ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature*, 536, 143–145. www.iucnredlist.org
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(4), 178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- MetNet. (2019). *MetNet*. <https://www.metnet.hu/>
- Miatta, M., Bates, A. E., & Snelgrove, P. V. R. (2021). Incorporating Biological Traits into Conservation Strategies. *Annual Review of Marine Science*, 13(January), 421–443. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-032320-094121>
- Mills, L. S., Soulé, M. E., & Doak, D. F. (1993). The Keystone-Species Concept in Ecology and Conservation. *BioScience*, 43(4), 219–224. <https://doi.org/10.2307/1312122>
- Moran, E. V., Hartig, F., & Bell, D. M. (2016). Intraspecific trait variation across scales: Implications for understanding global change responses. *Global Change Biology*, 22(1), 137–150. <https://doi.org/10.1111/gcb.13000>
- Moretti, M., Dias, A. T. C., de Bello, F., Altermatt, F., Chown, S. L., Azcárate, F. M., Bell, J. R., Fournier, B., Hedde, M., Hortal, J., Ibanez, S., Öckinger, E., Sousa, J. P., Ellers, J., & Berg, M. P. (2017). Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. *Functional Ecology*, 31(3), 558–567. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12776>
- Mouillot, D., Bellwood, D. R., Baraloto, C., Chave, J., Galzin, R., Harmelin-Vivien, M., Kulbicki, M., Lavergne, S., Lavorel, S., Mouquet, N., Paine, C. E. T., Renaud, J., & Thuiller, W. (2013). Rare Species Support Vulnerable Functions in High-Diversity Ecosystems. *PLoS Biology*, 11(5), e1001569. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001569>
- Newman, R. D., Showler, A. J., Harvey, M. C., & Showler, D. A. (2007). Hand pollination to increase seed-set of red helleborine *Cephalanthera rubra* in the Chiltern Hills, Buckinghamshire, England. In *Conservation Evidence* (Vol. 4). <http://www.conservationevidence.com/ViewEntry.asp?ID=961> www.ConservationEvidence.com
- Nilsson, L. A. (1983). Mimesis of bellflower (*Campanula*) by the red helleborine orchid *Cephalanthera rubra*. *Nature*, 305(5937), 799–800. <https://doi.org/10.1038/305799a0>
- Paine, R. T. (1969). The *Pisaster-Tegula* Interaction: Prey Patches, Predator Food Preference, and Intertidal Community Structure. *Ecology*, 50(6), 950–961. <https://doi.org/10.2307/1936888>
- Pake, E., & Venable, D. L. (1996). Seed Banks in Desert Annuals: Implications for Persistence and Coexistence in Variable Environments. *Ecology*, 77(5), 1427–1435.
- Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37–42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- Pence, V. C., Meyer, A., Linsky, J., Gratzfeld, J., Pritchard, H. W., Westwood, M., & Bruns, E. B. (2022). Defining exceptional species—A conceptual framework to expand and advance ex situ conservation of plant diversity beyond conventional seed banking. *Biological Conservation*, 266, 109440. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109440>

- Pimm, S. L., Jones, H. L., & Diamond, J. (1988). On the Risk of Extinction. *The American Naturalist*, 132(6), 757–785. <https://www.jstor.org/stable/2462261>
- Power, M. E., Tilman, D., Estes, J. A., Menge, B. A., Bond, W. J., Mills, L. S., Daily, G., Castilla, J. C., Lubchenco, J., & Paine, R. T. (1996). Challenges in the Quest for Keystones. *BioScience*, 46(8), 609–620. <https://doi.org/10.2307/1312990>
- Rillig, M. C., Treseder, K. K., & Allen, M. F. (2002). *Global Change and Mycorrhizal Fungi. October 2014*, 135–160. https://doi.org/10.1007/978-3-540-38364-2_6
- Saatkamp, A., Cochran, A., Commander, L., Guja, L. K., Jimenez-Alfaro, B., Larson, J., Nicotra, A., Poschlod, P., Silveira, F. A. O., Cross, A. T., Dalziel, E. L., Dickie, J., Erickson, T. E., Fidelis, A., Fuchs, A., Golos, P. J., Hope, M., Lewandowski, W., Merritt, D. J., ... Walck, J. L. (2019). A research agenda for seed-trait functional ecology. *New Phytologist*, 221(4), 1764–1775. <https://doi.org/10.1111/nph.15502>
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E. L., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M., & Wall, D. H. (2000). Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Source: Science, New Series*, 287(5459), 1770–1774. <http://www.jstor.org/stable/3074591>
- Säterberg, T., Jonsson, T., Yearsley, J., Berg, S., & Ebenman, B. (2019). A potential role for rare species in ecosystem dynamics. *Scientific Reports*, 9(1), 11107. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-47541-6>
- Scheffers, B. R., De Meester, L., Bridge, T. C. L., Hoffmann, A. A., Pandolfi, J. M., Corlett, R. T., Butchart, S. H. M., Pearce-Kelly, P., Kovacs, K. M., Dudgeon, D., Pacifici, M., Rondinini, C., Foden, W. B., Martin, T. G., Mora, C., Bickford, D., & Watson, J. E. M. (2016). The broad footprint of climate change from genes to biomes to people. *Science*, 354(6313). <https://doi.org/10.1126/science.aaf7671>
- Seaton, P. T., Hu, H., Perner, H., & Pritchard, H. W. (2010). Ex situ conservation of Orchids in a warming world. *Botanical Review*, 76(2), 193–203. <https://doi.org/10.1007/s12229-010-9048-6>
- Settele, J., Bishop, J., & Potts, S. G. (2016). Climate change impacts on pollination. *Nature Plants*, 2(7). <https://doi.org/10.1038/NPLANTS.2016.92>
- Standovár, T., & Primack, R. (2001). *A természettudományi biológia alapjai*. Nemzeti Tankönyvkiadó.
- Suetsugu, K., Naito, R. S., Fukushima, S., Kawakita, A., & Kato, M. (2015). Pollination system and the effect of inflorescence size on fruit set in the deceptive orchid *Cephalanthera falcata*. *Journal of Plant Research*, 128(4), 585–594. <https://doi.org/10.1007/s10265-015-0716-9>
- Talašaj, I., Ostrowiecka, B., Włostowska, E., Rutkowska, A., & Brzosko, E. (2017). The ability of spontaneous autogamy in four orchid species: *Cephalanthera rubra*, *Neottia ovata*, *Gymnadenia conopsea*, and *Platanthera bifolia*. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*, 59(2), 51–61. <https://doi.org/10.1515/abcsb-2017-0006>
- Taura, L., & Gudžinskas, Z. (2024). What Factors Determine the Natural Fruit Set of *Cephalanthera longifolia* and *Cephalanthera rubra*? *Diversity*, 16(6), 333. <https://doi.org/10.3390/d16060333>
- Taura, L., & Gudžinskas, Z. (2025). Effect of Simulated Autogamy and Allogamy on the Success of *Cephalanthera longifolia* and *Cephalanthera rubra* (Orchidaceae) Fruit Set. *Diversity*, 17(1), 73. <https://doi.org/10.3390/d17010073>
- Thompson, R. M., Brose, U., Dunne, J. A., Hall, R. O., Hladysz, S., Kitching, R. L., Martinez, N. D., Rantala, H., Romanuk, T. N., Stouffer, D. B., & Tylianakis, J. M. (2012). Food webs: reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(12), 689–697. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.08.005>
- Thuiller, W., Albert, C., Araújo, M. B., Berry, P. M., Cabeza, M., Guisan, A., Hickler, T., Midgley, G. F., Paterson, J., Schurr, F. M., Sykes, M. T., & Zimmermann, N. E. (2008). Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant*

- Ecology, Evolution and Systematics*, 9(3–4), 137–152.
<https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.09.004>
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M. B., Sykes, M. T., & Prentice, I. C. (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(23), 8245–8250. <https://doi.org/10.1073/pnas.0409902102>
- Tremblay, R. L., Ackerman, J. D., Zimmerman, J. K., & Calvo, R. N. (2005). Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84(1), 1–54. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00400.x>
- Urban, M. C. (2015). Accelerating extinction risk from climate change. *Science*, 348(6234), 571–573. <https://doi.org/10.1126/science.aaa4984>
- Urban, M. C., Tewksbury, J. J., & Sheldon, K. S. (2012). On a collision course: Competition and dispersal differences create no-analogue communities and cause extinctions during climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1735), 2072–2080. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.2367>
- Violle, C., Navas, M., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Wang, S., & Brose, U. (2018). Biodiversity and ecosystem functioning in food webs: the vertical diversity hypothesis. *Ecology Letters*, 21(1), 9–20. <https://doi.org/10.1111/ele.12865>
- Westerband, A. C., Funk, J. L., & Barton, K. E. (2021). Intraspecific trait variation in plants: A renewed focus on its role in ecological processes. *Annals of Botany*, 127(4), 397–410. <https://doi.org/10.1093/aob/mcab011>
- Woodward, G., & Hildrew, A. (2001). Invasion of a Stream Food Web by a New Top Predator. *Journal of Animal Ecology*, 70(2), 273–288. <https://doi.org/10.2307/2693425>
- Wootton, J. T. (2002). Indirect effects in complex ecosystems: Recent progress and future challenges. *Journal of Sea Research*, 48(2), 157–172. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(02\)00149-1](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(02)00149-1)

8. AZ ÉRTEKEZÉS TÉMÁJÁHOZ KAPCSOLÓDÓ PUBLIKÁCIÓK

Elsőszerzős:

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

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

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

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

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

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

Társszerzős:

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