

SZEGEDI TUDOMÁNYEGYETEM

Természettudományi és Informatikai Kar

Biológia Doktori Iskola

Ökológiai Tanszék

**Az inváziós homoki prérifű (*Sporobolus cryptandrus*)
közösségi szintű hatásai és visszaszorításának
lehetősége egy félp parazita növényvel**

Doktori (PhD) értekezés

Hábenczyus Alida Anna

Témavezető: Dr. Tölgyesi Csaba

Szeged

2025.

Tartalom

1. Bevezetés.....	2
2. Célkitűzés	10
3. Anyag és módszerek	11
3.1. A prérifű közösségiszintű hatásai	11
3.1.1. A prérifű	11
3.1.2. Vizsgálati terület	13
3.1.3. Mintavétel.....	16
3.1.4. Adatelemzés	17
3.2. Biológiai védekezés a sárga fogfűvel	18
3.2.1 Kísérleti elrendezés	18
3.2.2. Mintavétel.....	19
3.2.3. Adatelemzés	22
4. Eredmények	22
4.1. A preriű közösségiszintű hatásai.....	22
4.1.1. A növényközösségek összetétele, diverzitása	22
4.1.2. L-H-S jellegek	25
4.1.3. Virágzási idő, megporzás típusa, életmenet-stratégia	27
4.3. Biológiai védekezés a sárga fogfűvel	33
4.3.1. Biomassza-produkció	33
4.3.2. Fotoszintetikus aktivitás	35
4.3.3. Stresszválasz.....	37
5. Megvitatás	39
6. Köszönetnyilvánítás.....	46
7. Irodalomjegyzék	47
8. Összefoglalás	62
9. Summary	64
10. Függelék.....	67
11. Közlemények	70
11.1. A fokozatszerzés alapjául szolgáló közlemények	70
11.2. A doktori értekezés témájához szorosan kapcsolódó közlemények.....	70
11.3. További szakmai anyagok	70

1. Bevezetés

Világszerte egyre égetőbb gondot jelent az inváziós fajok térhódítása (Pyšek et al. 2020, Turbelin et al. 2023, Carneiro et al. 2024). A probléma mibenlétének áttekintése előtt szükséges a hozzá kapcsolódó fogalmak definiálása. Az invázióbiológiával, azon belül is a növényi inváziókkal foglalkozó nemzetközi szakirodalom Pyšek (1995), illetve Richardson és munkatársai (2000) nyomán ma már egységes terminológiát használ. Az angol szakkifejezések magyarítására Balogh (2003) tett kísérletet, így jelen dolgozatban az általa javasolt nevezéktant használom. A biológiai invázió fogalmának megértéséhez először érdemes tisztázni, mit nevezünk őshonos fajnak. Időbeli skálán értelmezve az északi mérsékelt övben őshonosnak tekintjük azokat a fajokat, amelyek az utolsó jégkorszak alatt már előfordultak, vagy azt követően az ember közvetett vagy közvetlen közreműködése nélkül telepedtek be az adott területre (Pyšek 1995, Kowarik 1995). Richardson és munkatársai (2000) az őshonosság térbeli skáláját számszerűsíthető földrajzi távolságként írták le, az adott faj régebbi elterjedési területétől számított 100 km-es távolságon belül a faj újonnan megjelenő egyedeit még őshonosnak tekintve. Ők is felismerték azonban, hogy számos esetben egy fizikai akadály áthatolhatatlansága jelenti a térbeli terjedés valódi korlátját, ami esetenként jelentősen lerövidítheti a definíciójuk szerint rögzített távolságot. Célszerűbb tehát a természetes akadályok mentén lehatárolt növényföldrajzi egységeken belül vizsgálni az adott populáció őshonosságát, a fentebb leírt időskála szerint. Fontos ugyanakkor azt is figyelembe venni, hogy míg egy faj nagyobb térléptékben (pl. flóratartomány szintjén) őshonosnak számít, kisebb léptékben (pl. egy flóratartományon belül az egyes flóraidékeken) könnyen behurcolt lehet (Botta-Dukát et al. 2004). Ökológiai szempontú megközelítésben az idegenhonos fajokra vonatkozó fogalmak definíciói is a terjedésen alapulnak. Azok a fajok, melyek a természetes elterjedési területüket határoló földrajzi akadályokon kívülre jutnak, behurcolt, idegenhonos vagy jövevényfajoknak tekinthetők a számukra új területen. A behurcolás folyamata az esetek többségében legalább közvetve emberi tevékenység útján valósul meg. Amennyiben a behurcolást követően önfenntartó populációk alakulnak ki, meghonosodott fajról beszélhetünk. Inváziósnak azok a meghonosodott fajok tekinthetők, melyek reprodukív utódok révén intenzív terjedésnek indulnak, a terjedés folyamata pedig a biológiai invázió (Richardson et al. 2000). A természetvédelem berkein belül az előbbtől eltérő definíciókat is alkalmaznak az inváziós fajokra.

A biológiai invázió ugyan a régebbi korokban is jelen volt (Geller et al. 2010), a

globalizáció (Seebens et al. 2015) és az éghajlatváltozás (Stachowicz et al. 2002) azonban jelentősen hozzájárult az inváziós események tömegessé válásához. Már Elton (1958) feltételezte, hogy az idegenhonos fajok terjedésének alapvető feltétele egy olyan természetes akadály megszűnése, mely korábban elzárta a terjedés útját. Emberi közbenjárással könnyen leküzdhetővé válhatnak az egyébként áthatolhatatlan akadályt jelentő hegyvonulatok, sivatagok és óceánok, mely által az ember elősegítheti a földrészek közötti kölcsönös fajcserét. A legkorábban dokumentált inváziók is a kereskedelem és utazás véletlen velejárójaként valósulhattak meg (Wilson et al. 2009), és a napjainkban egyre gyorsuló ütemű és növekvő léptékű nemzetközi forgalom ezt csak tovább fokozza (Westphal et al. 2008). A klímaváltozás az idegenhonos fajok terjedésének ütemét és a megtelepedés sikerét is befolyásolhatja. A hőmérséklet emelkedése, a csapadékeloszlásban bekövetkező változások és a CO₂ légköri koncentrációjának növekedése hozzájárulhat egyes tájidegen, főként melegkedvelő fajok térhódításához (Dukes és Mooney, 1999), azonban más idegenhonos fajok terjedését ezek a tényezők éppen nehezítik (Thuiller et al. 2007, Vilà et al. 2007).

Egy életközösség idegenhonos fajokkal szembeni érzékenységet az inváziós fogékonyságuk fejezi ki (Lonsdale 1999). E fogalom alapgondolata Eltontól (1958) származik, aki az őshonos fajgazdagság és az idegenhonos fajok inváziós sikere között negatív összefüggést tételezett fel. Davis és munkatársai (2000) a faji szintű diverzitás közvetlen szerepét ugyan megcáfolták, azonban számos egyéb tényező fontosságára hívták fel a figyelmet. Az invázióval érintett régió éghajlata, a közösséget érő zavarások összessége, a már jelen lévő fajok funkcionális sokfélesége (Alpert et al. 2000) és kompetíciós képességei (Lonsdale 1999), a mutualista kapcsolatok erőssége (Crawley 1987, Marler et al. 1999), a kórokozó vagy növényevő fajok jelenléte (D'Antonio 1993) mind befolyásolja egy közösség inváziós fogékonyságát. Davis és munkatársai (2000) elmélete szerint egy növényközösség annál erősebben kitett a biológiai invázióknak, minél kevésbé hatékonyan használja ki a rendelkezésre álló forrásokat, hiszen annál több potenciális niche-t hagy üresen. A kihasználatlan források mennyisége időben változhat, így az elmélet másik fontos eleme, hogy az adott közösség inváziós fogékonysága sem állandó jellemző, hanem egy időben változó állapot, mely az éppen rendelkezésre álló források mennyiségének és eloszlásának ingadozását követi. Az elérhető források dinamikáját erősen befolyásolja az adott közösség funkcionális diverzitása. Tilman (2001) a funkcionális diverzitást a diverzitás azon komponenseként írta le, ami az adott ökoszisztéma működési sajátosságait határozza meg, tehát annak produktivitását, stabilitását, ásványianyag-forgalmát és a rendelkezésre

álló források dinamikáját. Minél magasabb egy közösség funkcionális diverzitása, annál hatékonyabban tudják a közösséget alkotó fajok kihasználni a rendelkezésre álló forrásokat, ami magasabb biomassa-produkciót és hatékonyabb tápanyagforgalmat eredményezhet (Loreau 2000, Villéger et al. 2008, Mouchet et al. 2010), végső soron fokozva a rendszer stabilitását a külső behatásokkal szemben (Ives és Hughes 2002).

Egy jövevényfaj inváziós potenciálját jelezheti, ha az őshonos fajoknál hatékonyabban képes kihasználni a forrásokat új élőhelyén (Davis et al. 2000), de ezen túl is számos más eleme lehet az idegenhonos fajok sikerességének. Ilyen a természetes ellenségek hátrahagyása („enemy release hypothesis”, ERH – Elton 1958, Keane és Crawley 2002), aminek értelmében az idegenhonos élőhelyen úgy kerül helyzeti előnybe a jövevény az őshonos fajokkal szemben, hogy nem kell megküzdenie a patogének, paraziták, predátorok jelentette nyomással. Az erős kompetíciós képesség, a hatékony reprodukció és terjedés szintén előnyt jelenthetnek az idegenhonos fajok számára (Funk et al. 2008).

Jelenleg több mint 37 000 idegenhonos fajt tartanak számon, melyből csaknem 3500 faj inváziósnek számít (IPBES 2023). A bolygónkon ismert nagyjából 340 000 edényes növényfajból 2981 fajt jegyeznek inváziósként (Laginhas et al. 2020), ami azt jelenti, hogy az összes ismert özönfaj 85%-a növény. Az inváziós növények megjelenésekor az előzőnlőtt élőhelyen fokozódik a forrásokért való versengés (Kumschick et al. 2015), új betegségek és kártevők jelenhetnek meg (Holmes et al. 2009), és drasztikusan csökken az őshonos biológiai sokféleség (Hooper et al. 2005, Hejda et al. 2009, Pyšek et al. 2012). A felsorolt ökológiai hatások révén az özönnövények végső soron jelentősen megváltoztathatják az előzőnlőtt élőhely ökoszisztéma-funkcióit (Vaz et al. 2017), így komoly környezeti, egészségügyi, jóléti és anyagi károkat okozhatnak (Pyšek et al. 2012, Blackburn et al. 2014, Jeschke et al. 2014).

Az inváziós növények között is kiemelkedő veszélyt jelentenek a pázsitfűfélék családjába (Poaceae) tartozó fajok (D’Antonio és Vitousek 1992, Williams és Baruch 2000). A fűfélék bolygószerte nagy számban képviseltetik magukat a meghonosodott jövevényfajok között, ezen belül is többségben vannak az évelő fajok az egyéves fűvekhez képest (Pyšek et al. 2017). Az inváziós évelő fűfajok több mint fele C4-es fotoszintézist folytat (Weber 2017). A C4-es fotoszintetikus út nem csak az idegenhonos fűvek térhódítását segíti, de lehetővé tette a száraz éghajlatú területeken az őshonos fűfajok uralta, nagy kiterjedésű gyepek élőhelyek kialakulását. Száraz és meleg körülmények között a növények a gázcsere nyílások zárásával csökkentik a párologtatást és ez által a vízvesztést, ez azonban egyúttal akadályozza a légköri CO₂ felvételét is (Kellogg 2013). A

mezofillumsejtekben lecsökkenő CO₂-koncentráció miatt a szénmegkötés kulcsenzime, a RUBISCO (ribulóz-1,5-biszfoszfát-karboxiláz/oxigenáz) a karboxiláz aktivitása helyett az oxigenáz aktivitás lép túlsúlyba, ami a fotorespirációként ismert folyamat együttest eredményezi (Peterhansel et al. 2010). A fotorespiráció révén kialakuló biomassza-veszteség elkerülésére a C4-es fotoszintézist folytató növények szöveteiben térben különül el a szénmegkötés és a szervesanyag-termelés folyamata. A mezofillumsejtekben a PEPC (foszfoenol-piruvát-karboxiláz) enzim négyszénatomos (C4-es) szerves savak formájában köti meg a légköri CO₂-ot, ami a nyalábhüvely sejtekben szabadul fel ismét, ahol a RUBISCO katalizálásával lejátszódik a fotoszintézis szerves cukrokat termelő szakasza (Hatch 1987). A CO₂ raktározása révén ez a C4-es fotoszintetikus út zárt gázcsere nyílások mellett is lehetővé teszi a hatékony fotoszintézist. A meleg, száraz időben is hatékony anyagcseréjüknek köszönhetően a C4-es fotoszintézisű fűfajok további terjedése várható az egyre gyakoribbá váló időszakos aszályok, tüzek, valamint az erdők felnyílása nyomán (Sage és Kubien 2003). Mivel az európai flórában ritkák az őshonos C4-es évelő fűfajok (pl. *Andropogon distachyos*, *Brachiaria eruciformis*, vagy a Magyarországon őshonos *Chrysopogon gryllus*, *Crypsis* spp., *Eragrostis* spp., *Setaria* spp., Pyankov et al. 2010), egy újabb ilyen jövevény megjelenése kontinens-szinten is komoly fenyegetést jelenthet.

Vizsgálatunk fókuszában egy Magyarországon nemrég terjedésnek indult, Észak-Amerikában őshonos fűfaj, a homoki prérifű (*Sporobolus cryptandrus* (Torr.) A. Gray) állt. A prérifű nemzetség (*Sporobolus*) mintegy 160 fajt számlál (Clayton és Renvoize 1986, Watson és Dallwitz 1992), melyek közül csupán egy őshonos Európában (*Sporobolus pungens* (Schreb.) Kunth.), de több prérifűfaj is idegenhonosként jelent meg a kontinensen (Hansen 1980, Peterson et al. 2007). A homoki prérifű (az egyszerűség kedvéért a továbbiakban csak „prérifű”) természetes elterjedési területe Dél-Kanadától Mexikóig húzódik. Változatos talajtípusokon és térszíneken is megtalálható, kiszáradt folyómedrekben, sziklás lejtőkön, utak mentén, erdőkben és száraz gyepeken egyaránt előfordul (Peterson et al. 2007). Legalább háromféle klimax társulás jellemző faja („chaparral” bozótos, hegyi mahagóni-tölgy bozótos, borókás-tölgyesek stb.), és jelen van az ősi prérík vegetációjában is (Cook et al. 1954). Őshonos elterjedési területén számos gyeprekonstrukciós programban alkalmazzák magkeverékek részeként. A klimatikus viszonyok függvényében a hajtások töve akár egész télen zöld maradhat, s kellő mennyiségű őszi csapadék esetén friss hajtásokat is hozhat az előregedők mellett (Cook et al. 1954). A vadállomány csekély mértékben fogyasztja (Stubbendieck et al. 1992), a haszonállatok (juh, szarvasmarha) számára azonban évszaktól és régiótól függően akár jó minőségű

takarmányként is szolgálhat. Arizonában tavasztól nyár végéig, a dél-nyugati területeken pedig a téli hónapokban használják az állatállomány takarmányozására (Vallentine 1961). A kistestű emlősök és madarak a növény magvait fogyaszthatják (Schemnitz 1961, Brown és Smith 2000). A prérifű őshonos élőhelyén jellemzőek az időszakos tüzek (Higgins et al. 1989), melyekben az idős hajtások súlyosabban, a fiatal hajtások kevésbé sérülnek (Hopkins et al. 1948). A tűz után gyorsan képes regenerálódni és, amennyiben a magvak életképesek maradnak, a magbankból csírázni. Ez a potenciál azonban nagyban függ az egyéb abiotikus és biotikus környezeti tényezőktől (Lippert és Hopkins 1950).

MacDougall és Turkington (2005) az előzőnlött élőhelyen megfigyelt ökológiai változások és az idegenhonos faj térnyerése közötti ok-okozati kapcsolat iránya alapján csoportosította az inváziós fajokat. Az egyik csoport esetében az idegenhonos faj széleskörű elterjedését megelőzően változnak meg az élőhelyi körülmények, az őshonos fajok ennek a változásnak a hatására szorulnak vissza, így engedve teret az idegenhonos faj térnyerésének („passenger” fajok). A másik csoportba azok az inváziós fajok tartoznak, melyek az őshonos közösségben valamilyen újnak számító jelleget hordoznak, ami biztosítja számukra a külső hatástól független térnyerést, kiszorítva ezáltal az őshonos fajokat („driver” fajok). Bauer (2012) egy köztes kategóriával egészítette ki MacDougall és Turkington (2005) rendszerét, ami azokat az idegenhonos fajokat jelöli, melyek egy tőlük független élőhelyi változás nyomán özönlik el az őshonos közösséget, dominánssá válva azonban további közösségszintű funkcionális változásokat okoznak („back-seat driver” fajok). A prérifű agresszív terjedése könnyen tulajdonítható a faj kivételes szárazságtűrő és rendkívül hatékony reprodukciós képességének, ami jellegkombinációként új az előzőnlött gyepek fajközösségére, azonban nem tudjuk, ténylegesen okoz-e közösségszintű változásokat az előzőnlött gyepeken. Ahhoz, hogy jobban megérthessük a prérifű szerepét az idegenhonos elterjedési területén, vizsgálatainkat kiterjesztettük az őshonos elterjedési területén, Észak-Amerikában található gyepekre is. A jelen értekezés alapját képező első kutatásban így eltérő fajkészletű, ám fiziognómiájukban nagyon hasonló száraz gyepeközösségeket hasonlítottuk össze, ezért elengedhetetlen volt, hogy a faji diverzitás helyett a közösségek funkcionális profiljára koncentráljunk. A jellegalapú ökológia azon a felvetésen alapul, hogy a morfológiai és élettani jellegek hatással vannak az egyedi fitnessre és az életmenet-stratégia evolúciójára (Violle et al. 2007). Ebből következik, hogy a közösségszintű vizsgálatokban a faji identitás helyett a fajokat jellegeik szerint csoportba rendezve választ kaphatunk a közösség működését feltáró kérdésekre. A növényi jellegek a növények egyedszinten mérhető (számszerűsíthető vagy kategorizálható) és öröklődő morfológiai, anatómiai,

fiziológiás, biokémiai vagy egyéb fenológiai jellemzői (Violle et al. 2007), melyek az abiotikus és biotikus környezeti kényszerek által meghatározott evolúciós és közösségi interakciós folyamatok eredményeként alakultak ki (Valladares et al. 2007). A fajkészlet diverzitása és a közösség működése közötti kapcsolat megértésének lehetséges kulcsa a jellegalapú megközelítés (Grime 2001), mely meghatározza az adott közösség által nyújtott ökoszisztéma szolgáltatásokat is (Aerts és Chapin 2000, Garnier és Navas 2012).

Az inváziós fajok elleni védekezés három fő stratégiája a megelőzés, a kiirtás és a kontroll (Mack et al. 2000, Monaco et al. 2002). A behurcolás megelőzése általában a törvényhozás, a kereskedelemre vonatkozó jogi szabályozás formájában valósul meg (Culliney 2005), azonban ennek a módszernek a gyakorlati alkalmazhatósága vitatott (Manchester és Bullock 2000, Reichard és White 2001). Noha több szerző is az inváziós fajok elleni védekezés leginkább költséghatékony módjaként hivatkozik rá (Wittenberg és Cock 2001, Leung et al. 2002), a potenciálisan invázióssá váló, behurcolható fajok nagy száma, a megbízható fajsztípus azonosítás, az ellenőrzés és az egyedi kockázatbecslések költségei, illetve a tévesen inváziósnak megítélt fajokra fordított, ez által kárba vesző források (Smith et al. 1999) végső soron mind a megelőző intézkedésekből származó nettó előnyök ellen hatnak, sok esetben megkérdőjelezve azok valódi hatékonyságát (Hulme 2006). Ráadásul az idegenhonos fajok behurcolásának teljes megakadályozása a szigetekkel ellentétben a kontinentális területeken az esetek nagy részében gyakorlatilag kivitelezhetetlen. Az inváziós növények monodomináns állományainak a teljes kiirtása szintén rendkívül nehéz feladat, sőt, a legtöbb esetben egyenesen lehetetlen a kivitelezés során felmerülő logisztikai vagy pénzügyi akadályok miatt (Genovesi 2005, Hulme 2012). Éppen ezért a gyakorlatban sokszor az ismert állományok kontrollálása, a már behurcolt faj terjedésének megakadályozása valósítható meg a leggazdaságosabban (Hulme 2006). Ezen belül három fő módszer lehetősége merül fel: a kémiai (vegyszeres), a mechanikai, és a biológiai kontroll.

A prérifű visszaszorítása a magyarországi nyílt homoki gyepeken az aktív természetvédelem sürgetően fontos feladata, ugyanakkor hatalmas kihívás is, hiszen a leggyakrabban alkalmazott irtási módszerek alkalmazása problémákat vet fel. A vegyszeres kezelés kellő körültekintés híján az őshonos növényfajokra ugyanolyan káros, mint az irtandó célfajra, ráadásul a földfeletti növényzet felnyílása remek lehetőséget ad a magbankból történő másodlagos invázióra (Berki et al. 2023, Florentine et al. 2023). A mechanikai kezelések, mint a kaszálás vagy az egyedek kézi eltávolítása pedig az érintett homoki élőhelyeken jelentősen növelheti a talajerózió veszélyét. A kémiai és a mechanikai

kontrollal szemben újszerű megoldást nyújthat a prérifű inváziójának kezelésére a biológiai védekezés. A hagyományos biológiai kontroll célja az „enemy release hypothesis” (ERH, Keane és Crawley 2002) alapján a visszaszorítandó idegenhonos faj állományainak valamilyen természetes parazita, predátor vagy kórokozó szabályozott behurcolásával és fenntartásával történő csökkentése, ez azonban mindig egy újabb biológiai invázió veszélyével fenyeget (Culliney 2005). Az idegenhonos fajok populációinak visszaszorítására az előzőnlőtt közösségben őshonos fajok is alkalmasak lehetnek, ahogy a „biotic resistance hypothesis” (BRH, Maron és Vilà 2001) állítja. Az előzőnlőtt közösségben őshonos fajokat biológiai kontroll ágensként alkalmazva kizárható egy a védekezés nyomán elinduló, másodlagos biológiai invázió, illetve ez a módszer alkalmazható az agresszíven terjedő őshonos fajokkal szemben is (Těšitel et al. 2020). Monodomináns állományokat létrehozva ugyanis az őshonos növényfajok is csökkentik az érintett közösség biológiai sokféleségét (Somodi et al. 2008, Lepš 2014). Ismert, hogy természetes és féltermészetes körülmények között az élősködő és féllélősködő növények ökoszisztéma-mérnökként képesek megváltoztatni a növényközösség szerkezetét és akár növelni annak diverzitását (Ameloot et al. 2005, Decler et al. 2013). Ezt a hatást a következő módon érik el: a szállítónyalábokhoz kapcsolódva az élősködő és féllélősködő növények közvetlen tápanyagelvonásra képesek, ami közvetlenül is a gazdanövény biomassza-termelésének csökkenését eredményezheti, de negatív hatással lehet a fotoszintézishez kapcsolódó anyagcsere-folyamatokra is (Watling és Press 2001). A fotoszintetikus aktivitás csökkenésével alacsonyabb lesz a gazdanövény növekedési üteme, ami szintén kisebb biomassza-termelést eredményez (Prider et al. 2009). Ezek a közvetlenül egyedszinten érvényesülő hatások a növényközösség szintjén az erős kompetíciós képességgel rendelkező gazdanövények populációinak szabályozásához vezetnek. A forrásokért folytatott küzdelemben egyébként alulmaradó növényfajok számára az élősködő vagy féllélősködő növényfajok jelenléte ez által teret nyithat, ami elősegítheti különböző gyepi élőhelyek, pl. láprétek restaurációját (Bao et al. 2015). A siska nádtippan (*Calamagrostis epigejos*) expanzívan növekvő állományait Těšitel és munkatársai (2017, 2018) rövidtávon a borzas kakascímer (*Rhinanthus alectorolophus*) vetésével gyérítették sikeresen, Somodi és munkatársai (2018) pedig egy több mint 10 éves vizsgálatban igazolták, hogy száraz gyepeken a lenlevelű zsellérke (*Thesium linophyllum*) jelenléte is képes visszaszorítani a monodomináns siskanádtippan foltokat. Ezt a módszert azonban az általunk vizsgált élőhelyeken még nem alkalmazták, különösen nem inváziós fajok esetén.

A prérifű által előzőnlött száraz homoki gyepeken a legelterjedtebb őshonos félélősködő növényfaj a sárga fogfű (*Odontites lutea* (L.) Clairv., a továbbiakban csak „fogfű”). A vajvirágfélék családjába (Orobanchaceae) tartozik, természetes gazdanövényei között számos C3 fotoszintézist folytató fűfaj található. Ugyan egyéves növényfaj, azonban a vegetációs időszakban későn csírázik és virágzik, így aktív fenológiai állapotának időszaka jelentősen átfed a prérifű aktív időszakával (május–november). Tekintve, hogy a potenciális gazdanövények képesek védekezni a félélősködő növényekkel szemben (Cameron et al. 2006), illetve, hogy a tényleges gazdanövényekre is nagyon változatos hatást gyakorolhat a félélősködők jelenléte (Press és Phoenix 2005), a növények közötti kapcsolat létrejöttét és annak hatását minden biológiai kontroll célú kísérlet esetében vizsgálni érdemes a tényleges terepi alkalmazást megelőzően. A biológiai kontroll sikerességének nem csak az a feltétele, hogy a kontroll ágensnek szánt élősködő és a kezelni kívánt idegenhonos faj között létrejöjjön a gazda-parazita kapcsolat. Az is szükséges, hogy az őshonos fajokban ne tegyen nagyobb kárt a parazita, mint az idegenhonos özőnfajban. Ennek a tesztelésére a terepi alkalmazás előtt, ellenőrzött körülmények között célszerű vizsgálatba vonni az előzőnlött közösség egy olyan őshonos faját is, mely természetes körülmények között gazdanövénye a kontroll ágensként alkalmazni kívánt parazitának.

2. Célkitűzés

Első célunk a homoki prérifű közösségi szintű hatásainak biogeográfiai léptékű összehasonlítása volt a faj őshonos (észak-amerikai) és idegenhonos (magyarországi) élőhelyei között. Ezt követően a magas inváziós potenciállal rendelkező prérifű terjedésének visszaszorítására tett biokontroll kísérletként egy mezokozmosz vizsgálatban teszteltük, milyen hatással van a félpazita fogfű jelenléte a prérifű növekedésére és élettani jellemzőire, összehasonlítva mindezt az előzőnlött gyepeken őshonos egyik állományalkotó fűfajra, a magyar csenkeszre (*Festuca vaginata* Waldst. & Kit. ex Willd., a továbbiakban „csenkesz”) gyakorolt hatásokkal. A következő kérdésekre kerestük a választ:

I. Prérifű közösségszintű hatása:

1. Mennyiben hasonlóak, illetve térnek el egymástól a prérifű idegenhonos és őshonos elterjedési területének növényközösségei?
2. Hogyan hat a homoki prérifű jelenléte az érintett magyarországi élőhelyek természetes növényközösségének ökológiai funkcióira?
3. Befolyásolja-e a homoki prérifű jelenléte az érintett magyarországi élőhelyek természetes növényközösségének funkcionális diverzitását?

II. Biológiai védekezés a homoki prérifű ellen a sárga fogfűvel:

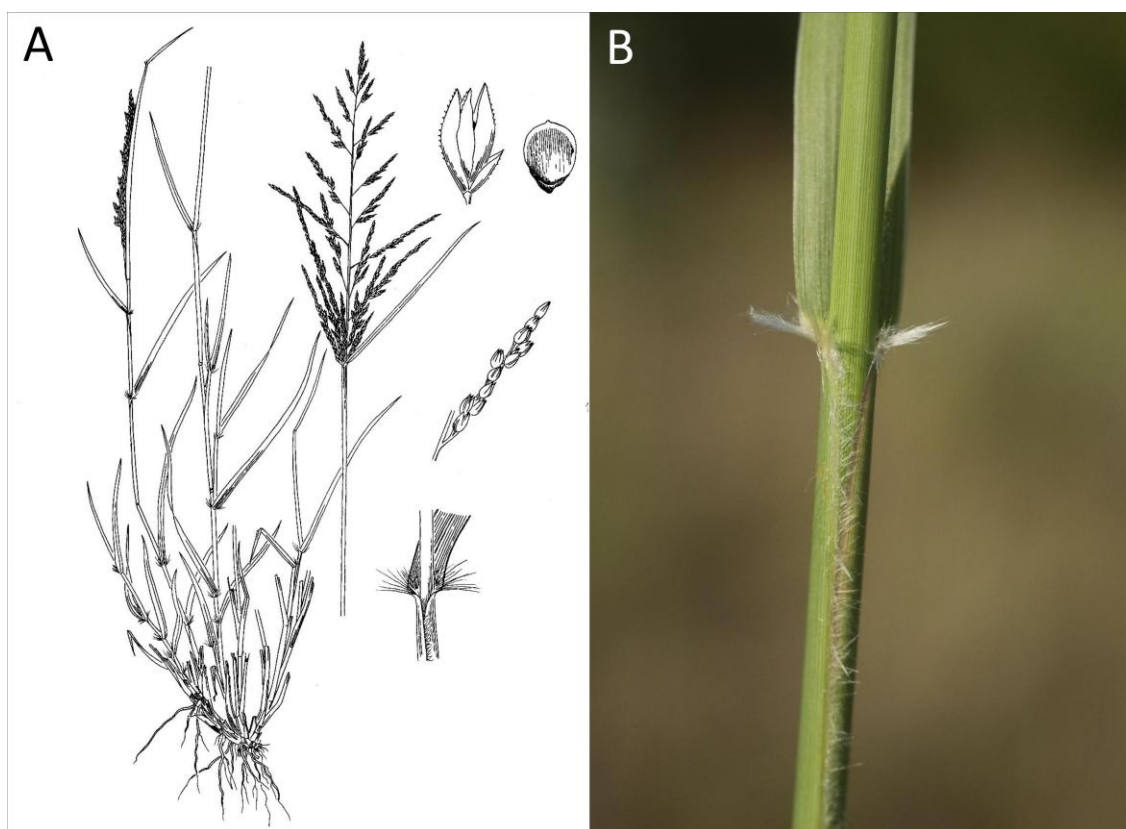
4. Létrejön-e a gazda-parazita kapcsolat a fogfű és a prérifű, illetve a fogfű és a csenkesz között?
5. Hogyan változik a prérifű és a csenkesz biomassa-produkciója egymáshoz és a fogfű nélkül fejlődő állományokhoz képest a fogfű, illetve a másik fűfaj jelenlétében?
6. Változik-e a fotoszintetikus aktivitás és a fiziológiai stressz szintje a prérifűben és a csenkeszben a fogfű jelenlétében?

3. Anyag és módszerek

3.1. A prérifű közösségiszintű hatásai

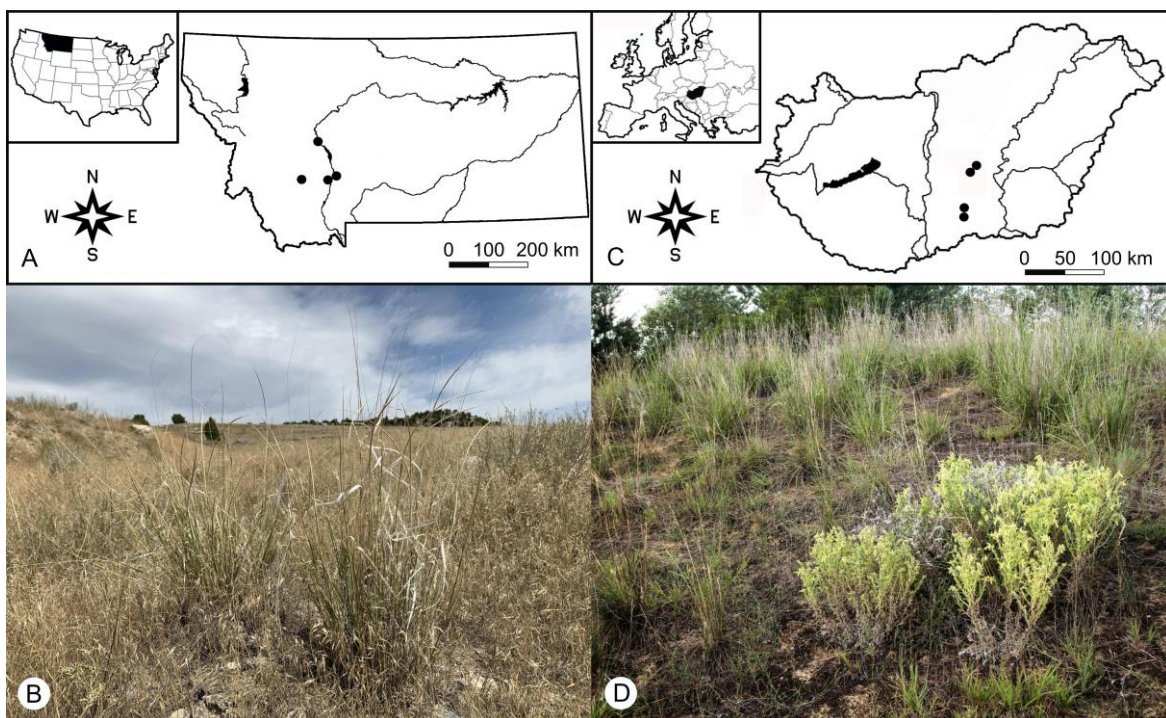
3.1.1. A prérifű

A prérifű évelő, sekélyen gyökerező, zsombékoló fűféle, mely a 100 cm-es magasságot is elérheti (Anderson et al. 1953). Levéllemezei 8–25 cm hosszúak és 2–5 mm szélesek (Gould 1978). A nyelvecske és a fülecske alig észrevehető, a levélhüvely felső pereme körül jellegzetes fehér szörkoszorú található, és a levélhüvely éle is pillásan szőrös (Török és Aradi 2017) (1. ábra). A legfelső hüvely részben takarja a bugát (Lewis et al. 1956), mely 15–40 cm hosszú és 2–15 cm széles (Stubbenieck et al. 1992) (1. ábra), s egyedenként akár 10 000 magot is tartalmazhat (Brown 1943). Természetes élőhelyén nagy arányban van jelen a talaj magbankjában (Rosburg et al. 1994), és az előzőnlőtt gyepeken is képes rövid idő alatt perzisztens magbankot képezni (Török et al. 2021).



1. ábra: A homoki prérifű (*Sporobolus cryptandrus*) habitusának illusztrációja (A ábra, *tusrajz: Jana Táboriská*). A homoki prérifű levélhüvelyénél pereme körül elhelyezkedő fehér szörkoszorú (B ábra, *fotó: Kelemen András*).

Idegenhonosként jegyzik Oroszországban a Don folyó mentén és Volgográd környékén (Aleksjev et al. 1996), Új-Zélandon (Edgar és Connor 2000), illetve Európa több országában. Jelenléte Szlovákiában, Ausztriában, a Brit-szigeteken, Németországban, Hollandiában, Svájcban (Holub és Jehlík, 1987; Ryves et al. 1996), Olaszországban, Franciaországban, Spanyolországban (Tison et al. 2014) és Ukrajnában (Gouz és Timoshenkova 2017) ismert. Hazánkban először 1924-ben észlelték Győr mellett (Polgár 1933), de ezt az elterjedési helyet nem igazolták újra. Pár évvel ezelőtt, 2016-ban azonban Debrecen városában és Kiskunhalas mellett is felfedezték (Török és Aradi 2017), 2018-ban pedig már Kecskemét környékén is jelentős, több helyen közel 100%-os borítású, 1–4 ha kiterjedésű állományokat találtunk (2.D ábra). Savanyú és meszes homokon tehát egyaránt előfordul, a nyílt homoki gyepek mellett az intenzíven bolygatott, emberi zavarásnak kitett élőhelyeken is megtelepszik. Kröel-Dulay és munkatársai (2024) a faj további rohamos terjedését mutatták ki a fertőzött homokterületeken, elsősorban utak mentén.



2. ábra: A homoki prérifű ökológiai hatásának vizsgálatára kijelölt mintavételi helyszínek elhelyezkedése és fotói a faj őshonos észak-amerikai és idegenhonos magyarországi elterjedési területén. Az észak-amerikai mintavételi helyszínek térképe (A ábra); a homoki prérifű őshonos élőhelye és megjelenése Montana államban, 2019 nyarán (B ábra, *fotó: Pál Róbert*); a magyarországi mintavételi helyszínek térképe (C ábra); Magyarországon őshonos száraz gyepi fajok parányi foltja a homoki prérifű tengerében, Kiskunhalas közelében, 2019 júliusában (D ábra, *fotó: Kelemen András*).

3.1.2. Vizsgálati terület

Vizsgálatainkat a prérifű őshonos (észak-amerikai) és idegenhonos (magyarországi) elterjedési területein párhuzamosan végeztük, négy-négy prérifűvel érintett gyepet kiválasztva (2. ábra A-B, 1. táblázat). Az őshonosnak tekintett állományokat Helena, Pipestone és Three Forks (Montana, USA) városok közelében Pál Róbert mérte fel. A vizsgált térség éghajlata száraz kontinentális, melyet hosszú, hideg telek és meleg nyarak jellemeznek. Az évi átlagos középhőmérséklet 6–7 °C, az évi átlagos csapadék 250–350 mm, a tengerszint feletti magasság 1150 és 1410 m között változik. A talaj finom- és közepes szemcseméretű, alacsony szervesanyag-tartalmú. A potenciális vegetációborítás a Sziklás-hegységre jellemző montán csavarttűs fenyves (*Pinus contorta*) és duglászfenyves (*Pseudotsuga menziesii*) erdő, a montán ürmöspusztja és az alföldi vegyesfűvű préri (Luna és Vance 2017). Az említett élőhelyek jellemző évelő fűfajai az *Elymus smithii* és a *Nassella viridula*, melyek mellett nagy egyedsűrűségben van jelen a vizsgált gyepekben a *Bouteloua gracilis*, a *Hesperostipa comata*, a *Koeleria macrantha* és a *Sporobolus cryptandrus* is. Jellemző kétszikűek az *Achillea millefolium*, az *Artemisia ludoviciana*, az *Artemisia frigida* és a *Sphaeralcea coccinea* (Hirsch 1985). A legeltetéssel és az emberi tevékenységekkel járó zavarás viszonylag gyakori a mintázott élőhelyeken, ezért gyakori inváziós fajokként van jelen a Magyarországon őshonos *Bromus tectorum*.

A magyarországi mintavételi területeket a Duna-Tisza közti homokhátságon jelöltük ki, Kecskemét és Kiskunhalas városok közelében. Az évi átlagos csapadék 550–600 mm, az évi átlagos középhőmérséklet 11–12 °C (Tölgyesi et al. 2015), az átlagos tengerszint feletti magasság 110 és 130 m közé esik. Erdőssztyepp-klíma jellemző (Molnár 2003), melyen mérsékelt kontinentális és szubmediterrán hatás is érvényesül (Kertész et al. 2013). A területet borító durvaszemcsés, alacsony humusztartalmú homokot a Duna rakta le a Holocénben, mely meszet tartalmaz, ezért enyhén lúgos kémhatású (Molnár 2003), s ez a klimatikus jellemzők mellett szintén szerepet játszik a vegetáció kialakításában. A potenciális természetes növényzet a vizsgált területen erdőssztyepp, azonban mára kevés természetes élőhely maradt természetközeli állapotban az intenzív használatnak kitett mezőgazdasági területek, a túllegeltetett gyepek és a szárazságtűrő, idegenhonos fafajú erdőtelepítések mozaikjában (Bíró et al. 2013, Iványosi 2015). A természetközeli nyílt homoki gyepek növényzetének uralkodó fűfajai a *Stipa borysthénica*, a *Festuca vaginata* és a *F. wagneri*. A tájban jellemző másodlagos gyepek növényzetét főleg egyéves fűfajok (*Bromus tectorum*, *Secale sylvestre*) és idegenhonos, ruderalis kétszikűek (*Ambrosia*

artemisiifolia, *Erigeron canadensis*) uralják. Természetközeli, nyílt homokpuszta gyepekre, és a legeltetés vagy kaszálás formájában rendszeres emberi zavarásnak kitett másodlagos száraz gyepekre egyaránt betört a homoki prérifű, így mindkét élőhelytípust vizsgáltuk.

1. táblázat: A homoki prérifű (*Sporobolus cryptandrus*) ökológiai hatásának vizsgálatára kijelölt mintavételi helyszínek elhelyezkedése és jellemzői a faj őshonos (észak-amerikai) és idegenhonos (magyarországi) elterjedési területén.

Régió	Helyszín	GPS koordináták	Tengerszint feletti magasság (m)	Évi átlagos csapadék (mm)	Évi átlagos közép-hőmérséklet (C°)	Talaj típusa	Potenciális vegetáció	Területhasználat
HU	Kecskemét 1 (Katonatelep)	46°56'44.1"N 19°45'03.8"E	118	550–600	11–12	durvaszemcsés, alacsony humusztartalmú, meszes homok	homoki erdőssztyepp	zavart, kaszált száraz gyepp
HU	Kecskemét 2 (Reptér)	46°55'42.8"N 19°43'30.1"E	117	550–600	11–12	durvaszemcsés, alacsony humusztartalmú, meszes homok	homoki erdőssztyepp	zavart, legeltetett száraz gyepp
HU	Kiskunhalas	46°28'56.5"N 19°28'46.9"E	131	550–600	11–12	durvaszemcsés, alacsony humusztartalmú, meszes homok	homoki erdőssztyepp	nyílt homoki gyepp
HU	Zsana	46°24'51.1"N 19°32'58.7"E	133	550–600	11–12	durvaszemcsés, alacsony humusztartalmú, meszes homok	homoki erdőssztyepp	nyílt homoki gyepp
USA	Helena 1	46°44'31.5"N 111°53'33.8"W	1152	250–350	6–7	finom- és közepes szemcseméretű, alacsony szervesanyag-tartalmú	montán ürmöspusztá, alföldi vegyesfüvű préri	sok éve felhagyott szántó
USA	Helena 2	46°43'09.0"N 111°56'00.9"W	1152	250–350	6–7	finom- és közepes szemcseméretű, alacsony szervesanyag-tartalmú	montán ürmöspusztá, alföldi vegyesfüvű préri	sok éve felhagyott kőfejtő
USA	Pipestone	45°54'15.4"N 112°14'34.0"W	1412	250–350	6–7	finom- és közepes szemcseméretű, alacsony szervesanyag-tartalmú	montán ürmöspusztá, alföldi vegyesfüvű préri	zavart, taposott száraz gyepp
USA	Three Forks	45°54'03.9"N 111°31'19.2"W	1237	250–350	6–7	finom- és közepes szemcseméretű, alacsony szervesanyag-tartalmú	montán ürmöspusztá, alföldi vegyesfüvű préri	időszakosan legeltetett száraz gyepp

3.1.3. Mintavétel

A mintavételezést 2019 júliusa és szeptembere között végeztük. Helyszínenként 40 cönológiai felvételt készítettünk 1 m × 1 m-es kvadrátokat használva, rétegzett random elrendezésben. A kvadrátokat az egyes helyszíneken úgy helyeztük el, hogy rétegeként a prérifű négy borítási kategóriáját 10–10 ismétléssel reprezentálják (1–25 %, 26–50 %, 50–75 % és 75–100 %), lehetőleg azonos térszínen és kitettségekben. Rögzítésre került a kvadrát növényzetének teljes borítása, a kvadrát egy négyzetméteres alapterületéhez viszonyított százalékos értékben kifejezve. Ebbe beleszámoltuk a prérifű borítását is. Feljegyeztük továbbá a kvadrátban előforduló valamennyi edényes növényfajt, fajonként rögzítve a kvadrát egy négyzetméteres alapterületéhez viszonyított százalékos borításértéket.

Mivel a vizsgált észak-amerikai és magyarországi területek flórája között minimális faji átfedést tapasztaltunk, a kapott vegetációs adatokat jelleg (trait) alapú módszerekkel dolgoztuk fel, melyekhez internetes adatbázisok, illetve publikált források adatait gyűjtöttük össze. A magyarországi kvadrátokban talált növények levélfelületére (mm²) és fajlagos levélfelületére (SLA, mm²/g) vonatkozó adatokat a LEDA adatbázisból (Kleyer et al. 2008), a TRY adatbázisból (Kattge et al. 2020), valamint Lhotsky és munkatársai (2016) publikált adataiból gyűjtöttem ki. A magasságadatok (cm), a virágzás kezdete és vége, valamint az életmenet stratégia típusa az Új Magyar Fűvészkönyvből (Király 2009), az ezermagtömeg (g) Török és munkatársai (2013, 2016) publikációiból, a megporzás típusa pedig a BiolFlor adatbázisból (Klotz et al. 2002) származik. Az észak-amerikai növényfajok elemzéshez használt jellegadatait az USDA Plants Database-ből (USDA NRCS 2021), valamint a CABI: Invasive Species Compendiumból (CABI 2021) gyűjtöttem ki. Az L-H-S jellegek (leaf-height-seed, a növény levelére, magasságára és magjára vonatkozó jellegek) alkalmasak a fajok közötti interakciók jellemzésére (Westoby 1998). A levélfelület (LA, leaf area) szorosan korrelál a biomassza produkcióval (Marron et al. 2005), a fajlagos levélfelület (SLA, specific leaf area) pedig a fotoszintézis hatékonyságával (Shipley és Lechowicz 2000) és a növekedési rátával áll pozitív kapcsolatban (Wright et al. 2001). Ezek a jellegek a növények kompetíciós képességeiről árulkodnak, akárcsak a magasság. Minél nagyobb egy mag tömege, annál több tápanyagot tartalmaz, így a nagyobb magtömegű növények kedvezőtlen termőhelyi adottságok mellett sikeresebben fognak kicsírázni a kisebb magtömegű társaikhoz képest. Az ezermagtömeg ily módon az egyedfejlődés korai fázisában jellemzi a növények kompetíciós képességét.

A megporzás típusát kategorikus változóként alkalmaztuk, megkülönböztetve az önmegporzó, a rovarmegporzású és a szélmegporzású fajokat. Szintén kategorikus változóként használtuk a növények életformáját. Három típust különítettünk el (egyévesek, kétevesek és évelők), a Raunkiaer-féle kategóriák egyszerűsítésével.

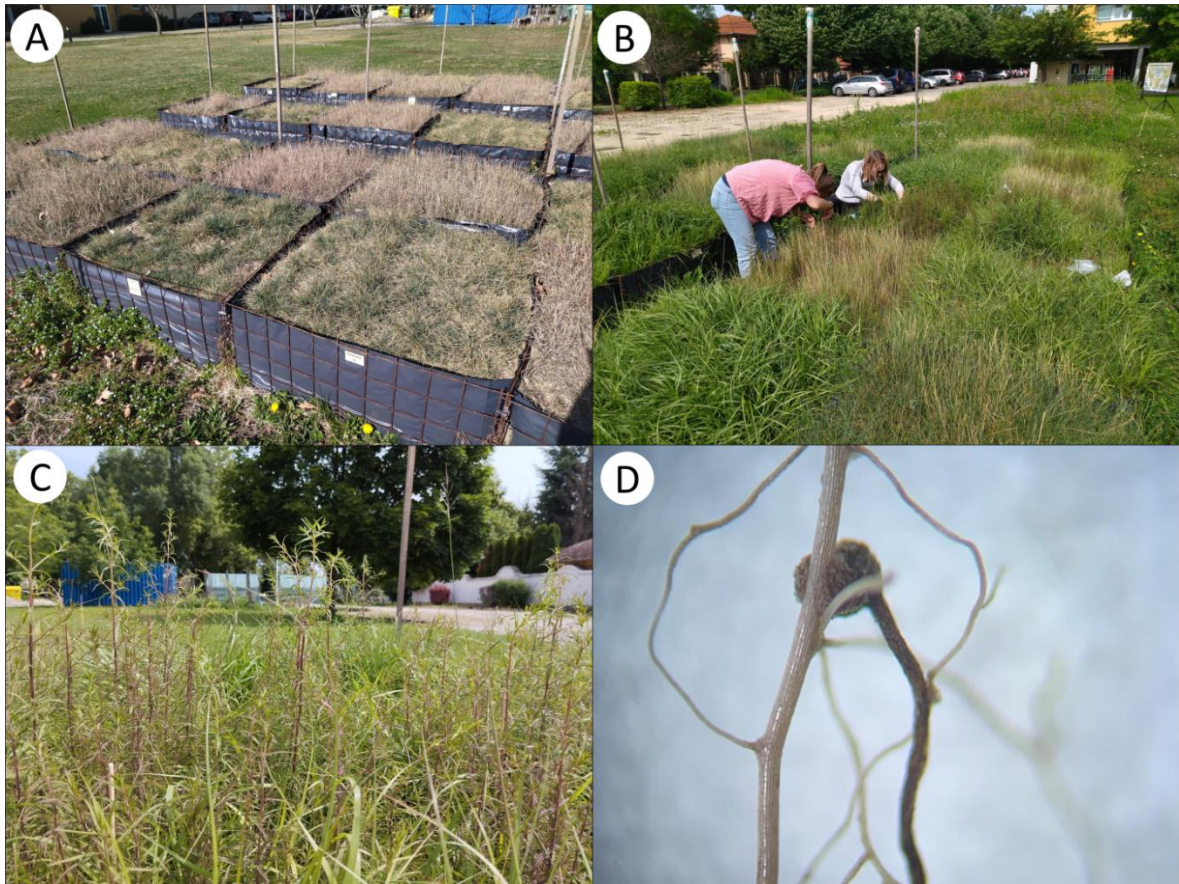
3.1.4. Adatelemzés

Egy közösség funkcionális diverzitása Mason (2003) definíciója szerint a közösséget alkotó fajok abundanciájának eloszlása a jellegek, mint tengelyek által meghatározott funkcionális niche-térben, számszerűsítésére a funkcionális diverzitási indexek szolgálnak. Jelen vizsgálatban a Rao-féle kvadratikus entrópiát használtuk, mely azt fejezi ki, hogy két random módon kiválasztott egyed jellegei milyen mértékben különböznek (Botta-Dukát 2005). A funkcionális diverzitáson túl kiszámoltuk a vizsgált kvantitatív jellegek (LA, SLA, magasság, ezermagtömeg, virágzási idő kezdete és vége) relatív abundanciával súlyozott közösségszintű átlagértékét („community weighted mean”, CWM), a kategorikus jellegek (életforma, megporzás típusa) esetében pedig az egyes kategóriák összesített borításbeli részesedését. Az elemzés során külön vizsgáltuk (i) a prérifűvel együtt vett közösségek tulajdonságait, (ii) azt, hogy mi marad az előzőnlött területeken az eredeti növényközösségből, illetve, hogy milyen közösségbe tagozódik be a prérifű az eredeti élőhelyén. A vegetációs adatok értékeléséhez kevert lineáris modelleket írtunk fel, melyekben a homoki prérifű borítását és a régiót (Magyarország vagy Montana) használtuk prediktorként, interakciójukat is figyelembe véve. A régiókon belüli mintavételi helyszínek random faktorként szerepeltek. Függő változóként a Rao-féle kvadratikus entrópia értékét, a fajszámot, valamint kvantitatív jellegeknél a CWM-eket, kategorikus jellegeknél pedig az egyes kategóriák összesített borításbeli részesedését tüntettük fel. Az adatok statisztikai elemzését R szoftverkörnyezetben végeztük (R Core Team 2024). A Rao-féle kvadratikus entrópia, valamint a CWM-ek számításához az FD csomag (Laliberté et al. 2014) dbFD függvényét használtuk. A kevert lineáris modelleket az lme4 csomag (Bates et al. 2015) lmer függvényével készítettük; a modellek szignifikanciáját a car csomag (Fox és Weisberg 2019) Anova függvényével teszteltük. Az R^2 -értékeket az rsq csomag rsq függvényével határoztuk meg. Szignifiánsnak a $p < 0,05$ értékeket tekintettük.

3.2. Biológiai védekezés a sárga fogfűvel

3.2.1 Kísérleti elrendezés

Összesen 30 darab, $1\text{ m} \times 1\text{ m} \times 0,5\text{ m}$ (szélesség, hosszúság, magasság) kiterjedésű magaságyást építettünk az Szegeden, az SZTE Biológiai Intézetének udvarán. Az ágyásokat a Duna-Tisza közén, Sándorfalva környékén bányászott homokkal töltöttük meg, így az ágyásokba vetett növények ugyanazon a durvaszemcsés, alacsony humusztartalmú, meszes homokon fejlődhetnek, amely a vetett növények előfordulási helyére is jellemző. A következő hat vetéskombinációt alkalmaztuk, kombinációnként öt ismétléssel, véletlenszerűen elhelyezve a magaságyásokban: (1) csak prérifű, (2) prérifű + fogfű, (3) csak csenkesz, (4) csenkesz + fogfű, (5) prérifű + csenkesz, és (6) prérifű + csenkesz + fogfű. A csenkesz és a prérifű magokat 2022 tavaszán vetettük el, 2000 mag/m^2 sűrűségben a megfelelő ágyásokba. A felnőtt populációkat 2022 nyarán egy $0,1\text{ m} \times 0,1\text{ m}$ rácsméretű drótháló segítségével gyérítettük, négyzetdeciméterenként két élő tövet meghagyva a vetéskombinációnak megfelelő egyes fajokból. A gyérítést követően minden ágyásban a körülményekhez képest homogén állományokat kaptunk (3.A ábra). A fogfűmagokat 2022 októberében vetettük el a megfelelő ágyásokba, 1000 mag/m^2 sűrűségben. A fogfűegyedek 2023 nyarán sikeresen kicsíráztak. A kivetett magokat mindhárom faj esetében kézzel gyűjtöttük 2021-ben, a Kiskunhalas környékén fellelhető állományokból ($46^{\circ}23'31.2''\text{N}$ $19^{\circ}33'07.2''\text{E}$). Az ágyásokat rendszeresen gyommentesítettük és az időjárási viszonyoknak megfelelően öntöztük a 2022-es és 2023-es évek vegetációs időszakában, hetente maximum egyszer (3.B ábra).



3. ábra: Magaságyások homoki prérifűvel (*Sporobolus cryptandrus*), magyar csenkesszel (*Festuca vaginata*) és e két faj kombinációjával bevetve 2023-ban, a sárga fogfű (*Odontites lutea*) csírázását megelőzően (A ábra, *fotó: Tölgyesi Csaba*). A magaságyásokban kifejlődött növényzet gondozása 2023 nyarán (B ábra, *fotó: Tölgyesi Csaba*). Sárga fogfű kifejlett, homoki prérifűvön élősködő hajtásai (C ábra, *fotó: Hábeczyus Alida*). A sárga fogfű hausztóriumuma (sötét képlet) a homoki prérifű gyökerére kapcsolódva (D ábra, *fotó: Környei Viktor*).

3.2.2. Mintavétel

A vizsgált fajok biomassza-produkciójának méréséhez 0,5 m × 0,5 m-es kvadrátokból vettünk mintát 2023 augusztusában, minden földfeletti hajtásrészt eltávolítva. A begyűjtött mintákat 40 °C hőmérsékleten szárítókamrában három nap alatt kiszárítottuk, majd fajonként szétválogattuk, végül a szétválogatott száraz biomassza tömegét lemértük.

A két gazdafaj (csenkész és prérifű) vitalitását a fotoszintetikus aktivitásuk, és fiziológias stresszszintjük mérésével értékeltük. A fotoszintetikus kapacitáshoz a levelek klorofill *a* és *b*, illetve RUBISCO koncentrációját határoztuk meg. A stresszválasz méréséhez pedig az antocianin és malondialdehid (egy lipid-peroxidációs marker)

koncentrációját és a membránintegritás indikátoraként szolgáló elektrolitszivárgást határoztuk meg.

A pigmentkoncentráció vizsgálatához vetéskombinációnként három, véletlenszerűen kiválasztott magasságyásból mintáztunk mindkét fűfaj esetében öt-öt kifejlett egyedet, melyekről egyenként öt ép levelet gyűjtöttünk be 2023 júniusában. Az azonos egyedekről származó leveleket együtt felaprítottuk, majd az aprított levélanyagból 25 mg-ot dörzsöltünk el 1 ml 100% (v/v) töménységű, jéghideg acetonban. A pigmentek kivonása 4 °C hőmérsékleten, sötétben, 24 óra leforgása alatt történt. Az extrakciót követő napon a mintákat centrifugáltuk (12.000 g, 15 perc, 4 °C), majd a pelletet 1 ml jéghideg aceton/Tris pufferoldatban (80:20 v/v; pH: 7,8) sötétben vontuk ki 4 °C hőmérsékleten, 24 óra leforgása alatt. Másnap ismét centrifugáltuk a mintákat (12.000 g, 15 perc, 4 °C), majd a felülúszó pigmenttartalmát spektrofotométerrel határoztuk meg (KONTRON, Milánó, Olaszország), Sims és Gamon (2002) módszere szerint. Az ábrákon a minták klorofill a és klorofill b tartalma összevonva, klorofilltartalomként szerepel (9. ábra).

A szénmegkötés folyamatában kulcsszerepet játszó enzim, a RUBISCO nagy (katalitikus) alegységének (RbcL) mennyiségét Western blot analízissel határoztuk meg Czékus et al. (2021) módszere alapján. Az RbcL mennyisége a teljes RUBISCO fehérje mennyiségével korrelál, ezáltal alkalmas a teljes fehérjemennyiség megállapítására. Ehhez az elemzéshez is hajtásonként öt ép levelet gyűjtöttünk, minden vizsgált faj esetében öt-öt kifejlett egyedről, vetéskombinációnként három, véletlenszerűen kiválasztott magasságyásból, 2023 júniusában. A mintákat folyékony nitrogénben homogenizáltuk, majd a fehérjék extrakcióját módosított Lacus pufferben végeztük el [25 mM Tris–HCl, pH: 7,8, 75 mM NaCl, 15 mM EGTA, 10 mM MgCl₂, 1 mM ditiotritol (DTT), 0,5 mM Fenil-metil-szulfonil-fluorid (PMSF), 0,05% Triton X-100] (Hurný et al. 2020). A fehérjekivonatból 5 µl-t denaturáló poliakrilamid gélelektroforézissel (SDS-PAGE; Cleaver Scientific Ltd., Rugby, Warwickshire, UK) választottunk el 12%-os szeparáló gélen, majd PVDF membránra (Immobilon-P, Millipore, Bedford, Massachusetts, USA) transzferáltuk (200 mA, 70 perc). A membránok blokkolása 24 mg/ml BSA-t tartalmazó TBS-T [50 mM Tris-HCl (pH 8,0), 150 mM NaCl, 0,05% Tween 20] oldattal történt szobahőmérsékleten, 1 órán keresztül. A blokkolást követően a membránok jelölését TBS-T-ben oldott anti-RbcL (AS03 037, 1:10000) elsődleges (nyúl) antitestekkel (Agrisera, Vännäs, Svédország) végeztük 4°C hőmérsékleten, egy éjszakán keresztül. Az inkubációt követően a nem kötődött antitesteket háromszori mosással távolítottuk el, majd torna-peroxidáz (HRP) enzimmel konjugált, kecskében termelt anti-nyúl IgG másodlagos antitesttel [AS09 602, 1:12000, (Agrisera,

Vännäs, Svédország)] végeztük az elsődleges antitestek specifikus immunológiai jelölését szobahőmérsékleten, 1 órán át. Négy újabb mosási lépést követően HRP szubsztrátként funkcionáló, luminol- és H₂O₂ tartalmú oldatokban 4 percig inkubáltuk a membránt (Western Chemiluminescent HRP Substrate, Immobilon, Millipore, USA), majd a kemilumineszcens szignált C-DiGit Western Blot Scanner (LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA) segítségével detektáltuk (Meng et al. 2016).

A sejtmembrán károsodása nyomán fellépő lipid-peroxidáció szintén alkalmas a növényi stresszválasz mérésére, ezt jelen vizsgálatban a malondialdehid (MDA) koncentrációjának meghatározásával mértük, Ederli és munkatársai (1997) módszere alapján. Ehhez az elemzéshez is hajtásonként öt ép levelet gyűjtöttünk, mindkét vizsgált fűfaj esetében öt-öt kifejlett egyedről, vetéskombinációként három, véletlenszerűen kiválasztott magasságyásból. Az azonos hajtásról gyűjtött leveleket folyékony nitrogénben homogenizáltuk, majd 100 mg-onként tovább dörzsöltük 1 ml 0,1 % triklórecetsavban (TCA) és 0,1 ml 4% butilált hidroxitoluolban (BHT). A minták centrifugálását (12.000 g, 4 °C, 20 perc) követően 0,25 ml felülúszót adtunk 1 ml 0,5 % tiobarbitursavat (TBA) tartalmazó 20 %-os triklórecetsavhoz, és 98 °C-on inkubáltuk 30 percen keresztül. A minták abszorbanciáját 532 nm-en mértük meg spektrofotométerrel, melyet 600 nm-en mért nem-specifikus abszorbanciával korrigáltunk (KONTRON, Milánó, Olaszország). A malondialdehid-koncentrációt $155 / \text{mM} \times \text{cm}$ extinkciós koefficienssel számoltuk. A vizsgálatához használt valamennyi vegyszert a Sigma-Aldrich vállalattól (St. Louis, Montana, USA) rendeltük.

A sejtek életképességének és az őket érő fiziológiai stressz szintjének meghatározására alkalmas továbbá az elektrolitszivárgás („electrolyte leakage”, EL) mértéke is, melyet Sun és munkatársai (2010) módszere alapján mértünk. A vizsgálatához mindkét vizsgált fűfaj esetében öt kifejlett egyed hajtásáról 50 mg ép levelet gyűjtöttünk, vetéskombinációként három, véletlenszerűen kiválasztott magasságyásból. A mintákat a mintavételt követően azonnal 20 ml desztillált vízben helyeztük el, és sötétben inkubáltuk 24 °C hőmérsékleten, két órán keresztül. Az inkubációt követően először a víz-vezetőképességet („water conductivity”, C1) határoztuk meg konduktométerrel (HANNA Instruments, Woonsocket, Rhode Island, USA), majd a mintákat 40 percen keresztül forraltuk, és ezt követően mértük meg a teljes vezetőképességet („total conductivity”, C2). Az elektrolitszivárgás mértékét százalékban határoztuk meg a következő képlet szerint: $EL = C1 / C2 \times 100$.

3.2.3. Adatelemzés

A fogfű biomasszáját egyutas varianciaanalízissel (ANOVA) hasonlítottuk össze a három vetéskategória között, amiben a fogfű előfordult: prérifű + fogfű, csenkesz + fogfű, és prérifű + csenkesz + fogfű. Tekintve, hogy a fűfajokat (prérifű és csenkesz) önmagukban vetve is vizsgáltuk, mindkét faj esetében kétirányú varianciaanalízissel hasonlítottuk össze a vetéskategóriánkénti biomasszájukat, a másik fűfaj és a fogfű jelenlétét használva magyarázó változóként („jelen van” vagy „hiányzik”), figyelembe véve az interakciójukat. Szignifikáns interakció esetén elvégeztük a kategóriakombinációk páronkénti összehasonlítását is, a Tukey-féle HSD tesztet alkalmazva.

A prérifű és a csenkesz élettani jellemzőire lineáris kevert modelleket írtunk fel. Állandó faktorként a másik fű és a fogfű jelenlétét használtuk, figyelembe véve ezek interakcióját, random faktorként pedig a klorofill koncentráció, az antocianin tartalom, a lipid peroxidáció és az elektrolit-szivárgás esetében a magasságyás sorszámát, a RUBISCO tartalom esetében a Western blot gél azonosítóját alkalmaztuk.

Az adatok statisztikai elemzését R szoftverkörnyezetben végeztük (R Core Team 2024). A varianciaanalízishez az aov függvényt használtuk, a magyarázó változók szignifikanciáját az anova függvénnyel teszteltük. A Tukey-féle HSD teszteket a TukeyHSD függvénnyel végeztük. A lineáris kevert modelleket az lme4 csomag lmer függvényével számítottuk (Bates et al. 2015). A magyarázó változók szignifikanciáját anova függvényével teszteltük, az lmerTest csomag segítségével (Kuznetsova et al. 2017).

4. Eredmények

4.1. A prériű közösségszintű hatásai

4.1.1. A növényközösségek összetétele, diverzitása

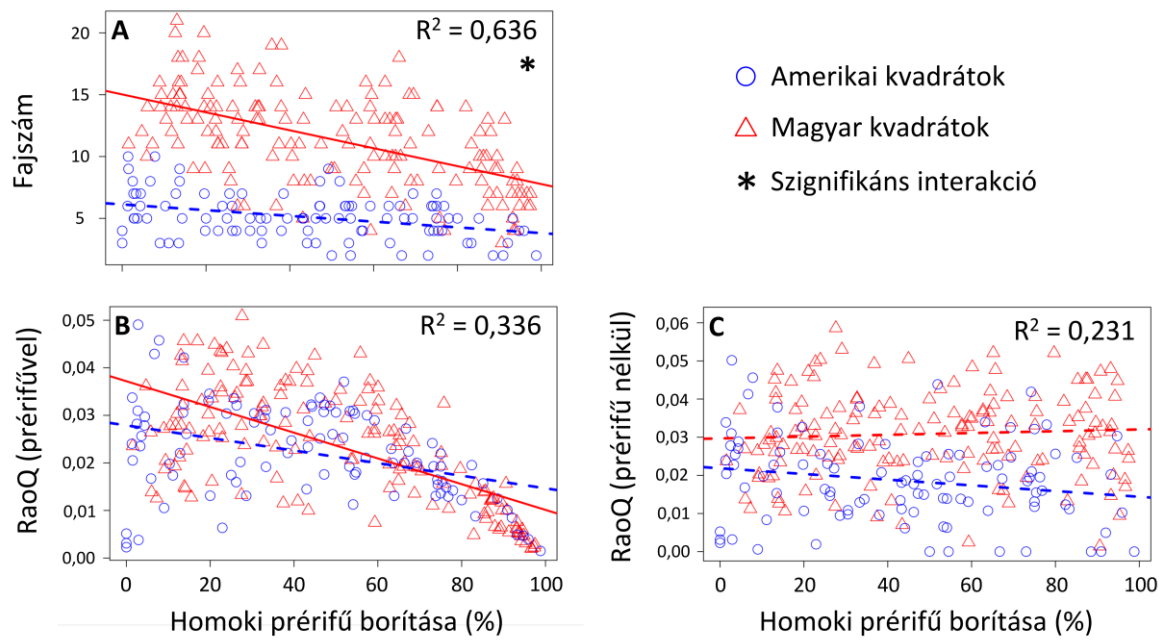
Az amerikai mintavételi területen *Bouteloua gracilis*, *Artemisia frigida* és *Bromus tectorum* által dominált, közepesen fajgazdag, természetközeli száraz gyepek kerültek felmérésre. További jellemző fajok: *Pseudoroegneria spicata*, *Elymus smithii*, *Verbena bracteata*, valamivel alacsonyabb borításban a pusztai ternye (*Alyssum desertorum*), parlagi rozsnok (*Bromus japonicus*), *Nassella viridula* és *Heterostipa comata*. A teljes, 59 fajt számláló fajlistát az 1. melléklet tartalmazza.

A magyar természetközeli gyepek domináns fajai a homoki és rákosi csenkesz (*Festuca vaginata*, *F. wagneri*), fényes sás (*Carex liparocarpos*), fenyérfű (*Bothriochloa ischaemum*),

csillagpázsit (*Cynodon dactylon*), homoki árvalányhaj (*Stipa pennata*), pusztai kutyatej (*Euphorbia seguieriana*), homoki seprőfű (*Bassia laniflora*), magyar kakukkfű (*Thymus pannonicus*) és sarlós gamandor (*Teucrium chamaedrys*) voltak. A jellegtelen száraz gyepeken a közönséges tarackbúza (*Elymus repens*), fenyérfű (*Bothriochloa ischaemum*), csillagpázsit (*Cynodon dactylon*), versnadrág csenkesz (*Festuca pseudovina*), keskenylevelű perje (*Poa angustifolia*), farkaskutyatej (*Euphorbia cyparissias*) és mezei iringó (*Eryngium campestre*) uralkodtak. Jelentős borításban képviseltették magukat a homoki prérifű mellett egyéb inváziós gyomok is, mint a selyemkóró (*Asclepias syriaca*) és parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia*), valamint az adventív átoktüske (*Cenchrus incertus*). A magyarországi mintavételi területek teljes, 112 fajt számláló fajlistáját a 2. melléklet tartalmazza.

A teljes növényközösséget tekintve a mintavételi kvadrátokban rögzített teljes fajszám a magyarországi gyepeken átlagosan magasabb volt, mint a prérifűborítás szerint megfelelő amerikai gyepeken, emellett Magyarországon a prérifűborítás növekedését a gyepek fajszámának csökkenése kísérte, míg a prérifű őshonos, amerikai elterjedési területén nem tapasztaltunk szignifikáns változást a teljes fajszámban a prérifű nagyobb arányú jelenlétében sem (4.A ábra, 2. táblázat). A közösségek funkcionális diverzitása ezzel szemben mind a magyar, mind az észak-amerikai mintaterületeken csökkent a növekvő prérifűborítás mellett, azonban hazánkban erősebben érvényesült ez a hatás, mely szignifikáns interakcióban nyilvánult meg a borítás és a régió között (4.B ábra, 2-3. táblázat).

A prérifűtől eltekintve elvégzett elemzés eredményeként azt kaptuk, hogy a prérifű mellett jelen lévő közösség funkcionális diverzitása Észak-Amerikában és Magyarországon is független volt a prérifű borításától (4.C ábra, 2. táblázat). A közösség fajszámára vonatkozó elmezéseket nem ismételtük meg a prérifű nélkül, ugyanis a prérifű kihagyása csupán egy fajjal csökkentette volna a fajszámokat, ami feltehetően nem okozott volna jelentős változást a prérifűvel együtt végzett elemzés eredményeihez képest.

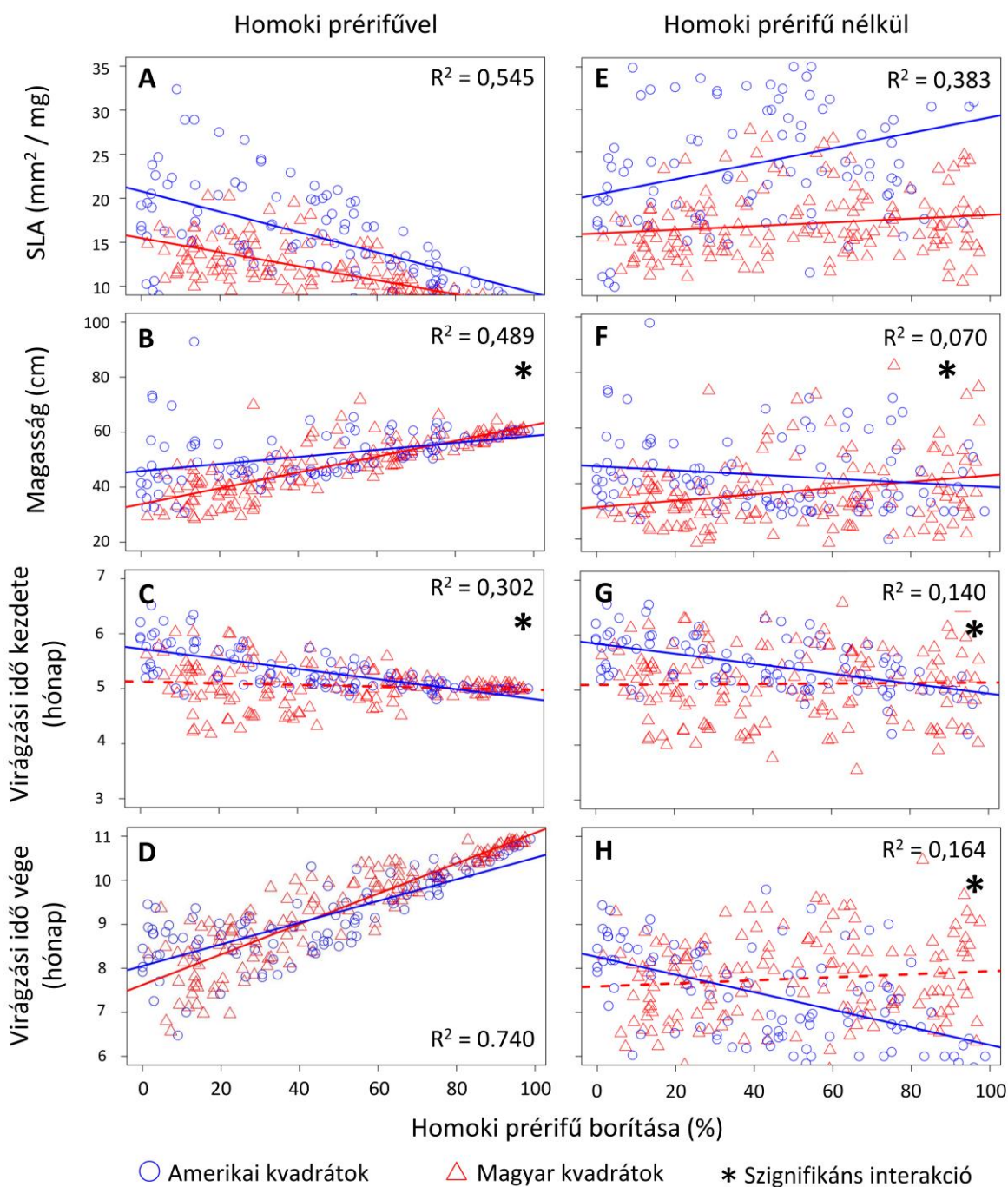


4. ábra: A homoki prérifű idegenhonos (magyar, piros háromszög) és őshonos (amerikai, kék kör) előfordulási területein vizsgált növényközösségek fajszámának (A) és funkcionális diverzitásának (Rao-féle kvadratikus entrópia, RaoQ) (B, C) változása a homoki prérifű borításának függvényében. Az ábrán feltüntetett trendvonalak a vizsgált mutatók (függő változók), valamint a homoki prérifű borítására (magyarázó változó) felírt egyszerű lineáris modellek trendvonalai. Folytonos vonal jelzi, ha a borítás hatása az elemzéshez használt kevert modellekben szignifikánsnak bizonyult. A régió és a prérifűborítás közötti szignifikáns interakciót csillaggal jelöltük.

4.1.2. L-H-S jellegek

A teljes növényközösségek esetében a prérifű borításának növekedésével az SLA és az ezermagtömeg értékek az észak-amerikai és magyar mintaterületeken egyaránt csökkentek, azonban míg az SLA esetében Magyarországon jóval erősebb hatás mutatkozott, mint Észak-Amerikában, addig az ezermagtömegnél nem tapasztaltunk interakciót a régió és a prérifűborítás között (5.A ábra, 2. táblázat). A levélfelület közösségszintű átlagértékére a prérifű borítása nem volt szignifikáns hatással (2-3. táblázat). A magasság közösségszintű átlagértéke minden mintaterületen nőtt a prérifű nagyobb arányú jelenléte mellett, melynek hatása ebben az esetben is jóval erősebbnek bizonyult a magyar mintaterületeken (5.B ábra, 2. táblázat).

A prérifűtől eltekintve végzett elemzések eredménye szerint az SLA közösségszintű átlagértéke Észak-Amerikában és Magyarországon is nőtt a prérifűvel nagyobb arányban borított területeken, Észak-Amerikában azonban erősebbnek bizonyult ez a hatás (5.E ábra, 2-3. táblázat). Magyarországon a növekvő SLA mellett az LA átlagértékének csökkenését tapasztaltuk, míg Észak-Amerikában az LA átlagértéke a prérifű borításától függetlenül alakult (2-3. táblázat). Az átlagos magasság a magyar mintaterületeken nőtt, az észak-amerikai mintaterületeken pedig csökkent a prérifű növekvő borítása mellett (5.F ábra, 2-3. táblázat). Az ezermagtömeg közösségszintű átlagértéke Észak-Amerikában nőtt a prérifűvel nagyobb arányban borított területeken, azonban Magyarországon nem tapasztaltunk szignifikáns hatást (2. táblázat).

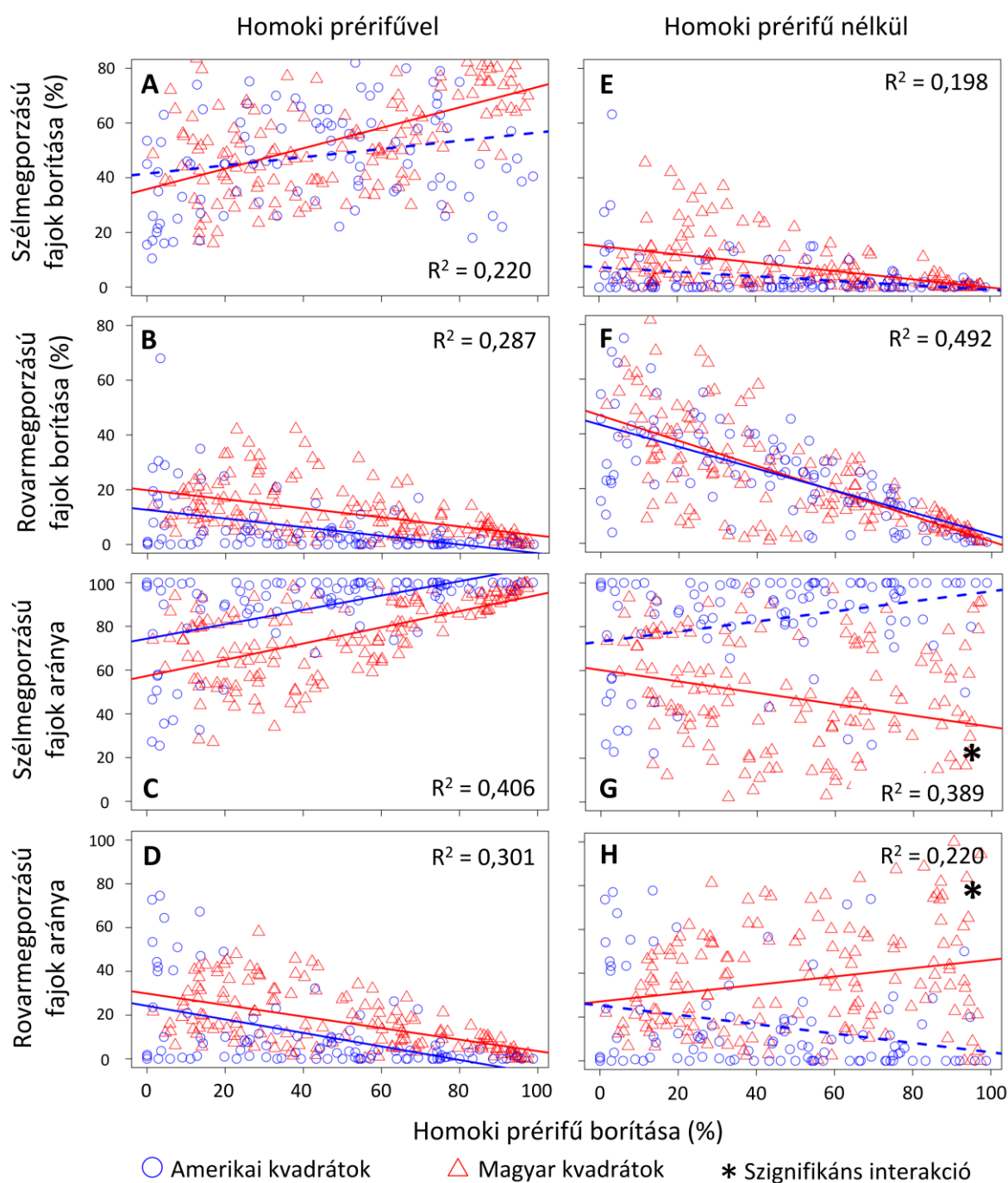


5. ábra: A homoki prérifű (*Sporobolus cryptandrus*) idegenhonos (magyarországi, piros háromszög) és őshonos (észak-amerikai, kék kör) előfordulási területein vizsgált növényközösségek átlagos fajlagos levélfelületének (SLA) (A, E), magasságának (B, F), valamint a virágzási idő kezdetének (C, G) és végének (D, H) változása a homoki prérifű borításának függvényében. Az ábrán feltüntetett trendvonalak a vizsgált jellegek (függő változók), valamint a homoki prérifű borítására (magyarázó változó) felírt egyszerű lineáris modellek trendvonalai. Folytonos vonal jelzi, ha borítás hatása az elemzéshez használt kevert modellekben szignifikánsnak bizonyult. A régió és a prérifűborítás közötti szignifikáns interakciót csillaggal jelöltük.

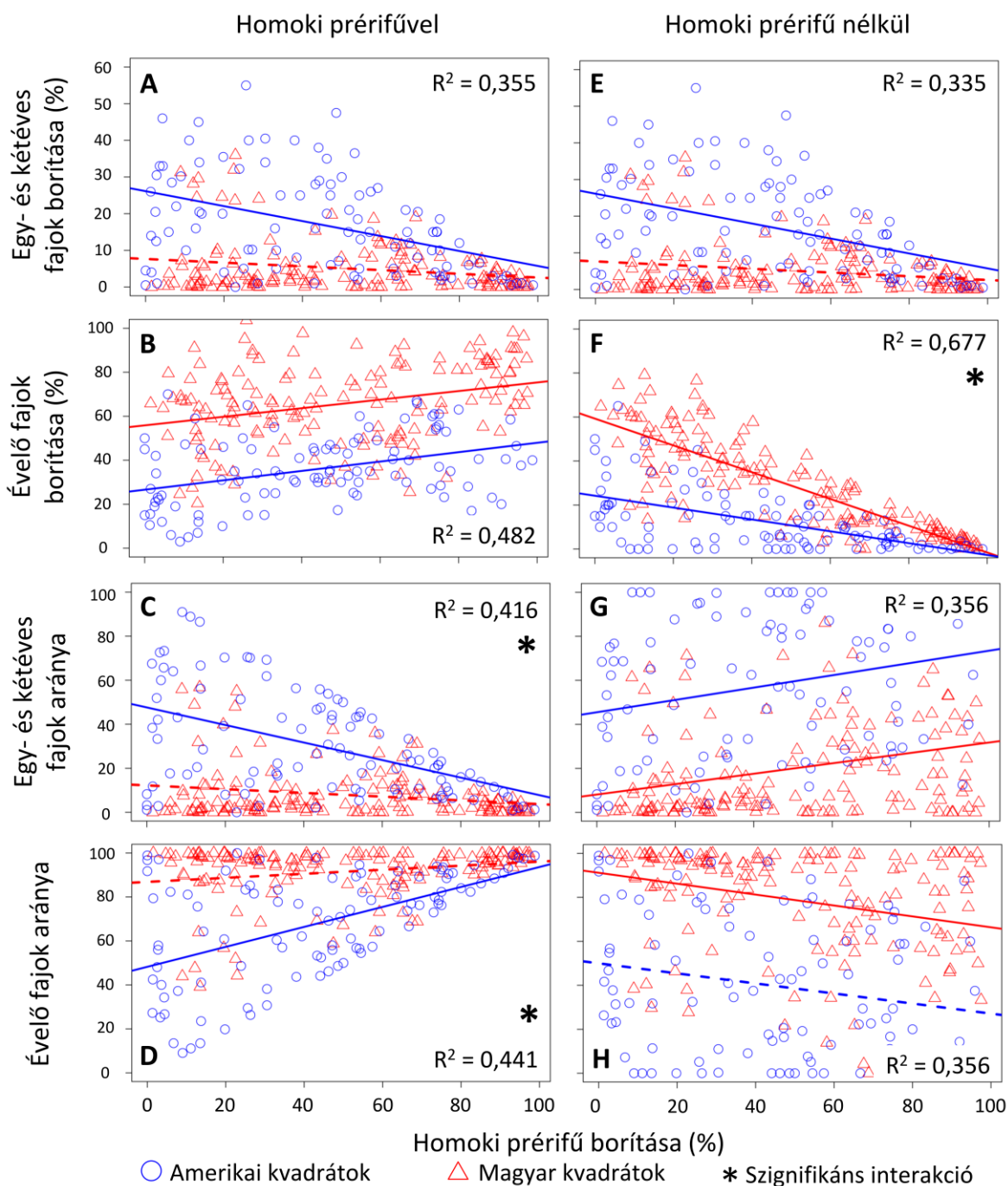
4.1.3. Virágzási idő, megporzás típusa, életmenet-stratégia

A teljes növényközösséget tekintve a virágzási idő a prérifűvel nagyobb arányban borított mintaterületeken Észak-Amerikában átlagosan korábban kezdődik, és később ér véget. Magyarországon csak a virágzási periódus vége tolódik későbbre a prérifűborítás növekedésével, azonban itt erősebbnek bizonyult ez a hatás, mint Észak-Amerikában (5. C-D ábra, 2-3. táblázat). Az amerikai és magyar mintaterületeken egyaránt csökkent a rovar- és önmegporzású fajok borítása a prérifű növekvő borítása mellett, míg a szélmegporzású fajok borítása nőtt, és szintén a magyar mintaterületeken tapasztaltuk a prérifűborítás erősebb hatását (6. A-D ábra, 3. táblázat). A prérifű nagyobb arányú jelenlétében az évelők átlagos borításnövekedése mellett háttérbe szorultak az egyéves és kétéves fajok is (7. A-D ábra, 2. táblázat), viszont ezek esetében nem tapasztaltunk interakciót a prérifűborítás és a régió között (3. táblázat).

A prérifűtől eltekintve végzett elemzések eredményeként azt tapasztaltuk, hogy a természetes elterjedési területén a közösségben előforduló többi faj virágzási idejének kezdete és vége is későbbre tolódott a prérifű dominálta mintaterületeken. Magyarországon az előzőnlőtt növényközösség invázió előtti állapotából megmaradó fajok virágzási ideje a prérifű borításától függetlenül alakult (5. G-H ábra, 2. táblázat). A prérifű növekvő borítása mellett minden egyéves, kétéves, valamint egyéb évelő (6. E-F ábra, 2. és 4. táblázat), illetve rovar-, ön- és szélmegporzású faj abszolút borítása csökkent (7. E-F ábra, 2. és 4. táblázat), az évelő és rovarmegporzású fajok esetében azonban a magyar mintaterületeken erősebben érvényesült a prérifűborítás hatása (4. táblázat). A teljes felszínborításhoz viszonyított relatív borításban a következő eltéréseket tapasztaltuk: Magyarországon a növekvő prérifűborítás mellett az egyéb szélmegporzású fajok aránya csökken, a rovarmegporzásúaké arányában így nő, az észak-amerikai közösségekben azonban a különböző megporzási típusú fajok aránya független a prérifű borításától (6. G-H ábra, 2. táblázat). Mindkét régióban az egyéb évelő fajok visszaszorulása jellemző a prérifűvel nagyobb arányban borított mintaterületeken, az egyéves fajok térnyerése mellett, interakciót viszont egyik esetén sem tapasztaltunk (7. G-H ábra, 2. és 4. táblázat).



6. ábra: A homoki prérifű (*Sporobolus cryptandrus*) idegenhonos (magyarországi, piros háromszög) és őshonos (észak-amerikai, kék kör) előfordulási területein vizsgált növényközösségekben előforduló szélmegporzású (A, E) és a rovarmegporzású (B, F) fajok borításának, illetve a különböző megporzás-kategóriákba tartozó fajok számában kifejezett, egymáshoz viszonyított arányának változása (C, D, G, H) a homoki prérifű borításának függvényében. Az ábrán feltüntetett trendvonalak a vizsgált jellegek (függő változók), valamint a homoki prérifű borítására (magyarázó változó) felírt egyszerű lineáris modellek trendvonalai. Folytonos vonal jelzi, ha a borítás hatása az elemzéshez használt kevert modellekben szignifikánsnak bizonyult. A régió és a prérifűborítás közötti szignifikáns interakciót csillaggal jelöltük.



7. ábra: A homoki prérifű (*Sporobolus cryptandrus*) idegenhonos (magyarországi, piros háromszög) és őshonos (észak-amerikai, kék kör) előfordulási területein vizsgált növényközösségekben előforduló egyéves (A, E) és évelő (B, F) fajok borításának, illetve a különböző kategóriákba tartozó fajok számában kifejezett, egymáshoz viszonyított arányának változása (C, D, G, H) a homoki prérifű borításának függvényében. Az ábrán feltüntetett trendvonalak a vizsgált jellegek (függő változók), valamint a homoki prérifű borítására (magyarázó változó) felírt egyszerű lineáris modellek trendvonalai. Folytonos vonal jelzi, ha a borítás hatása az elemzéshez használt kevert modellekben szignifikánsnak bizonyult. A régió és a prérifűborítás közötti szignifikáns interakciót csillaggal jelöltük.

2. táblázat: A homoki prérifű (*Sporobolus cryptandrus*) őshonos és idegenhonos elterjedési területén lévő növényközösségek vizsgálatára felírt kevert modellek statisztikai teszteredményei, melyekben függő változóként a mintázott közösségek fajszámát, funkcionális diverzitását (RaoQ: Rao-féle kvadratikusan entrópia), valamint a vizsgált jellegeiket tüntettük fel, magyarázó változóként pedig a homoki prérifűborítás és az elterjedési terület (Montana (USA) vagy Magyarország) interakcióban szerepelt. A szignifikáns értékeket vastagon szedett, a marginálisan szignifikáns értékeket dőlt betűtípus jelöli. LA: levélfelület (leaf area), SLA: fajlagos levélfelület (specific leaf area).

	Prérifűvel vett növényközösség				Prérifű nélkül vett növényközösség			
	Montana (USA)		Magyarország		Montana (USA)		Magyarország	
	<i>Chi</i> ²	<i>p</i>	<i>Chi</i> ²	<i>p</i>	<i>Chi</i> ²	<i>p</i>	<i>Chi</i> ²	<i>p</i>
Fajszám	1,89	0,170	57,37	<0,001	-	-	-	-
RaoQ	1,66	0,198	26,14	<0,001	0,65	0,419	0,27	0,606
LA	0,95	0,329	0,37	0,545	0,05	0,827	6,84	0,009
SLA	16,94	<0,001	69,93	<0,001	3,93	0,047	3,99	0,046
Magasság	5,93	0,015	143,33	<0,001	8,43	0,004	5,13	0,024
Ezermagtömeg	3,22	0,073	10,33	0,001	2,27	0,132	0,44	0,506
Virágzási idő kezdete	27,89	<0,001	0,69	0,405	11,99	0,001	0,00	0,949
Virágzási idő vége	38,78	<0,001	138,69	<0,001	9,41	0,002	0,77	0,379
Önmegporzó fajok borítása	1,44	0,229	3,46	0,063	2,50	0,114	2,38	0,123
Rovarmegporzású fajok borítása	6,15	0,013	49,84	<0,001	31,54	<0,001	17,08	<0,001
Szélmegporzású fajok borítása	3,44	0,063	32,68	<0,001	2,48	0,116	6,34	0,012
Egy- és kétéves fajok borítása	5,44	0,020	2,22	0,137	5,44	0,020	2,22	0,137
Évelő fajok borítása	6,98	0,008	18,57	<0,001	15,86	<0,001	248,83	<0,001
Önmegporzó fajok aránya	1,43	0,231	3,70	0,054	1,28	0,259	1,88	0,170
Rovarmegporzású fajok aránya	5,84	0,016	70,01	<0,001	2,09	0,149	4,58	0,032
Szélmegporzású fajok aránya	6,75	0,009	32,42	<0,001	2,55	0,110	8,12	0,004
Egy- és kétéves fajok aránya	8,92	0,003	2,35	0,125	3,38	0,066	7,53	0,006
Évelő fajok aránya	8,92	0,003	2,35	0,125	3,38	0,066	7,53	0,006

3. táblázat: A homoki prérifű (*Sporobolus cryptandrus*) őshonos és idegenhonos elterjedési területén lévő növényközösségek vizsgálatára felírt kevert modellek statisztikai teszteredményei. A modellekben függő változóként a mintázott közösségek fajszámát, funkcionális diverzitását (RaoQ: Rao-féle kvadratikusan entrópia), a vizsgált numerikus jellegeket, illetve a virágzási periódus kezdetét és végét tüntettük fel, magyarázó változóként pedig a homoki prérifűborítás, az elterjedési terület (Montana (USA) vagy Magyarország) és interakciójuk szerepelt. A szignifikáns értékeket vastagon szedett, a marginálisan szignifikáns értékeket dőlt betűtípus jelöli. LA: levélfelület (leaf area), SLA: fajlagos levélfelület (specific leaf area).

		Prérifűvel vett növényközösség		Prérifű nélkül vett növényközösség	
		<i>Chi</i> ²	<i>p</i>	<i>Chi</i> ²	<i>p</i>
Fajszám	Prérifűborítás	50,46	<0,001	-	-
	Elterjedési terület	161,46	<0,001	-	-
	Interakció	13,80	<0,001	-	-
RaoQ	Prérifűborítás	27,63	<0,001	0,02	0,892
	Elterjedési terület	0,12	0,733	15,44	<0,001
	Interakció	2,78	0,095	1,01	0,315
LA	Prérifűborítás	3,60	0,058	7,45	0,006
	Elterjedési terület	1,22	0,269	0,04	0,847
	Interakció	1,49	0,223	4,36	0,037
SLA	Prérifűborítás	55,67	<0,001	7,38	0,007
	Elterjedési terület	14,98	<0,001	42,57	<0,001
	Interakció	2,33	0,127	2,74	0,098
Magasság	Prérifűborítás	121,78	<0,001	0,09	0,762
	Elterjedési terület	0,25	0,617	12,58	<0,001
	Interakció	27,52	<0,001	15,61	<0,001
Ezermagtömeg	Prérifűborítás	17,85	<0,001	2,91	0,088
	Elterjedési terület	0,42	0,517	4,44	0,035
	Interakció	0,05	0,830	1,26	0,261
Virágzási idő kezdete	Prérifűborítás	23,08	<0,001	5,39	0,020
	Elterjedési terület	0,15	0,517	12,87	<0,001
	Interakció	12,68	<0,001	8,99	0,003
Virágzási idő vége	Prérifűborítás	162,19	<0,001	2,60	0,107
	Elterjedési terület	10,51	0,001	5,96	0,015
	Interakció	2,77	0,096	13,70	<0,001

4. táblázat: A homoki prérifű (*Sporobolus cryptandrus*) őshonos és idegenhonos elterjedési területén lévő növényközösségek vizsgálatára felírt kevert modellek statisztikai teszteredményei, melyekben függő változóként a mintázott közösségekben vizsgált kategorikus jelleget tüntettük fel, magyarázó változóként pedig a homoki prérifűborítás, az elterjedési terület (Montana (USA) vagy Magyarország) és interakciójuk szerepelt. A szignifikáns értékeket vastagon szedett betűtípus jelöli.

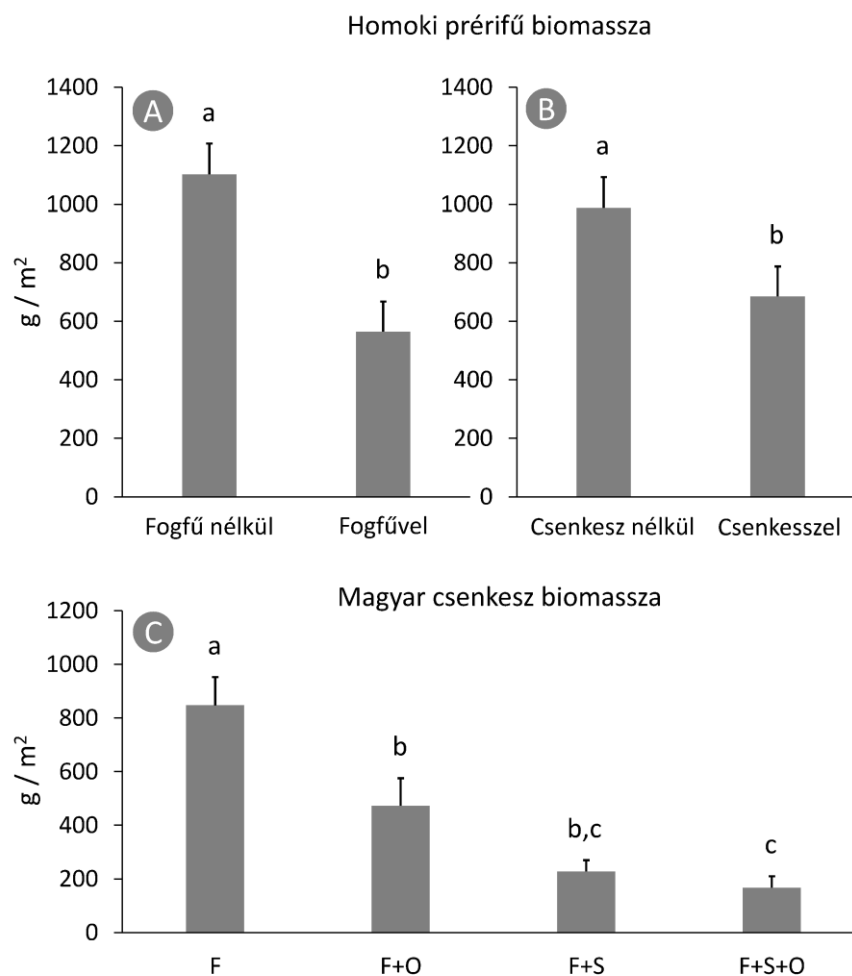
		Prérifűvel vett növényközösség		Prérifű nélkül vett növényközösség	
		<i>Chi</i> ²	<i>p</i>	<i>Chi</i> ²	<i>p</i>
Önmegporzó fajok borítása	Prérifűborítás	6,06	0,014	5,18	0,023
	Elterjedési terület	9,18	0,002	3,53	0,060
	Interakció	2,39	0,123	0,87	0,350
Rovarmegporzású fajok borítása	Prérifűborítás	38,28	<0,001	54,48	<0,001
	Elterjedési terület	14,41	<0,001	0,46	0,497
	Interakció	0,36	0,549	0,58	0,447
Szélmegporzású fajok borítása	Prérifűborítás	21,82	<0,001	10,40	0,001
	Elterjedési terület	0,05	0,822	0,95	0,329
	Interakció	0,49	0,485	0,91	0,339
Egy- és kétéves fajok borítása	Prérifűborítás	12,74	<0,001	12,74	<0,001
	Elterjedési terület	7,60	0,006	7,60	0,006
	Interakció	3,49	0,062	3,49	0,062
Évelő fajok borítása	Prérifűborítás	25,12	<0,001	220,73	<0,001
	Elterjedési terület	49,81	<0,001	25,53	<0,001
	Interakció	0,43	0,510	27,27	<0,001
Önmegporzó fajok aránya	Prérifűborítás	6,81	0,009	1,55	0,213
	Elterjedési terület	8,24	0,004	12,58	<0,001
	Interakció	2,18	0,139	1,67	0,196
Rovarmegporzású fajok aránya	Prérifűborítás	16,73	<0,001	0,01	0,916
	Elterjedési terület	36,81	<0,001	27,02	<0,001
	Interakció	0,20	0,658	6,92	0,009
Szélmegporzású fajok aránya	Prérifűborítás	31,63	<0,001	1,39	0,238
	Elterjedési terület	29,55	<0,001	49,94	<0,001
	Interakció	0,46	0,499	10,52	0,001
Egy- és kétéves fajok aránya	Prérifűborítás	16,89	<0,001	11,96	<0,001
	Elterjedési terület	14,98	<0,001	21,61	<0,001
	Interakció	6,41	0,011	0,39	0,533
Évelő fajok aránya	Prérifűborítás	16,89	<0,001	11,96	0,001
	Elterjedési terület	14,98	<0,001	21,61	<0,001
	Interakció	6,41	0,011	0,39	0,533

4.3. Biológiai védekezés a sárga fogfűvel

4.3.1. Biomassza-produkció

A fogfű számára a prérifű és a csenkesz egyaránt alkalmas gazdaszervezetnek bizonyult. Minden magaságásban életképes fogfű állományok fejlődtek, ahová vetettünk belőle, és a 2023-as vegetációs időszak végére több egyed is virágzó hajtásokat hozott (3.C-D ábra). A fogfű biomasszájára nem volt szignifikáns hatással a gazdaszervezet faji minősége ($F=0,30$, $p=0,746$), száraz biomasszája átlagosan $311,8 \pm 39,0 \text{ g/m}^2$ volt (átlag $\pm$ szórás). A fogfű 48,6 %-kal csökkentette a prérifű biomasszáját ($F=27,85$, $p<0,001$), míg a potenciális kompetitorként ható csenkesz 29,4 %-os csökkenést okozott ($F=8,16$, $p=0,009$) (8.A-B ábra). A fogfű és a csenkesz hatása között nem tapasztaltunk szignifikáns interakciót ($F=0,18$, $p=0,675$).

A csenkesz biomasszáját a fogfű 42,3 %-kal ($F=8,15$, $p=0,010$), a prérifű 72,0 %-kal ($F=35,12$, $p<0,001$) csökkentette. A fogfű és a prérifű hatása között marginálisan szignifikáns interakciót tapasztaltunk ($F=3,36$, $p=0,082$), így elvégeztük a vetéskombinációk közötti páronkénti összehasonlításokat, ami alapján megbizonyosodhattunk róla, hogy a fogfű jelenléte nem volt további negatív hatással a csenkesz biomasszájára azokban a magaságokban, ahol a prérifű is jelen volt (8.C ábra, 5. táblázat).



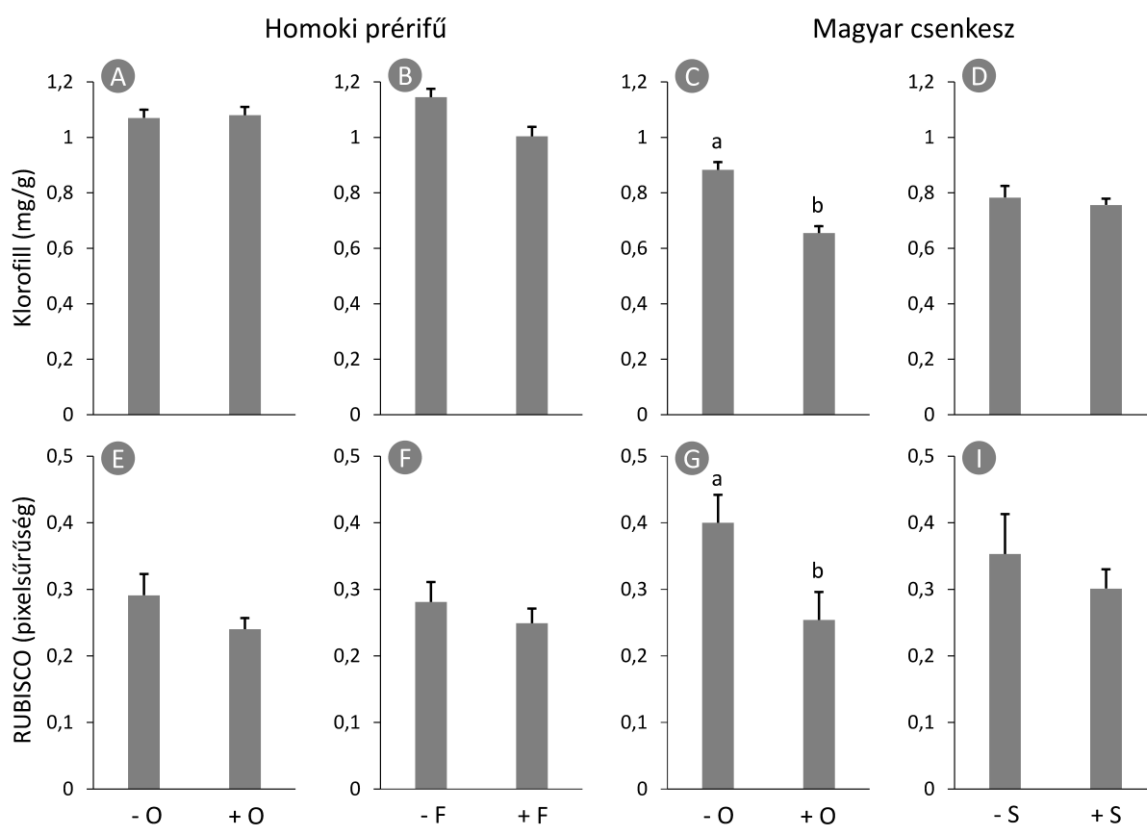
8. ábra: A sárga fogfű (*Odontites luteus*) (A) és a magyar csekesz (*Festuca vaginata*) (B) hatása a homoki prérifű (*Sporobolus cryptandrus*) biomassza-termelésére, illetve a fogfű és a prérifű hatása a csekesz biomassza-termelésére (C). A kisbetűk a szignifikancia viszonyokat jelölik ($p < 0,05$), a hibasávok a szórás értékét ábrázolják. F: *Festuca vaginata*, O: *Odontites luteus*, S: *Sporobolus cryptandrus*.

5. táblázat: A magyar csekesz (*Festuca vaginata*) biomasszájának vetéskombinációk közötti páronkénti összehasonlításának eredménye, melyet a Tukey-féle HSD teszttel számoltunk. A szignifikáns eredményeket ($p < 0,05$) félkövérrel szedtük. F: *Festuca vaginata*, O: *Odontites luteus*, S: *Sporobolus cryptandrus*.

Vetéskombináció	p-érték
F vs. F+O	0,017
F vs. F+S	<0,001
F vs. F+S+O	<0,001
F+O vs. F+S	0,165
F+O vs. F+S+O	0,041
F+S vs. F+S+O	0,887

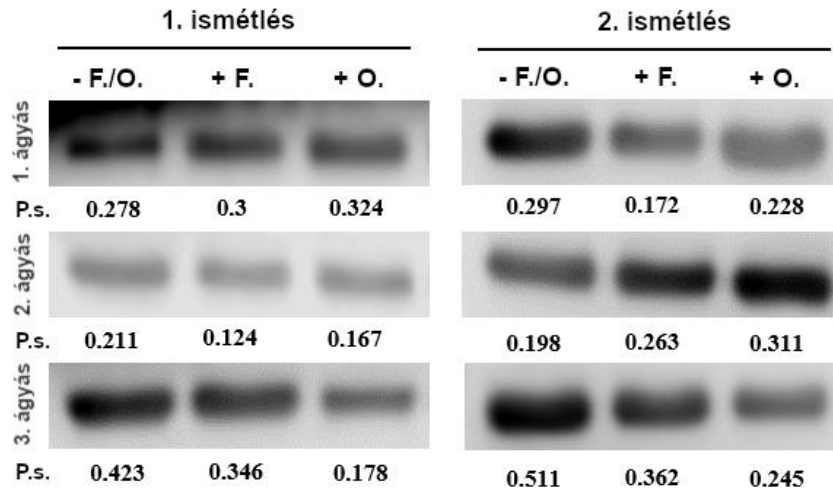
4.3.2. Fotoszintetikus aktivitás

A prérifű leveleinek klorofillkoncentrációjában sem a csenkesz, sem a fogfű jelenléte nem okozott szignifikáns eltérést, és a hatásuk közötti interakció sem bizonyult szignifikánsnak ($F < 3,02$, $p > 0,120$) (9.A-B ábra). A csenkeszlevelek klorofilltartalmát azonban a fogfű jelenléte csökkentette ($F = 15,70$, $p = 0,004$), míg a prérifű jelenléte nem volt rá hatással ($F = 0,16$, $p = 0,699$), és a hatásuk közötti interakció sem volt szignifikáns ($F = 3,47$, $p = 0,088$) (9.C-D ábra). A prérifű leveleinek RUBISCO tartalmát nem befolyásolta a másik két faj jelenléte ($F < 2,36$, $p > 0,143$) (9.E-F ábra, 10. ábra). A csenkeszlevelek RUBISCO tartalma a fogfű jelenlétében csökkent ($F = 5,96$, $p = 0,026$), viszont a prérifű jelenlétében nem tapasztaltunk változást, illetve a fogfű és a prérifű hatásának interakciója sem volt szignifikáns ($F = 0,83$, $p = 0,406$) (9.G-H ábra, 11. ábra).



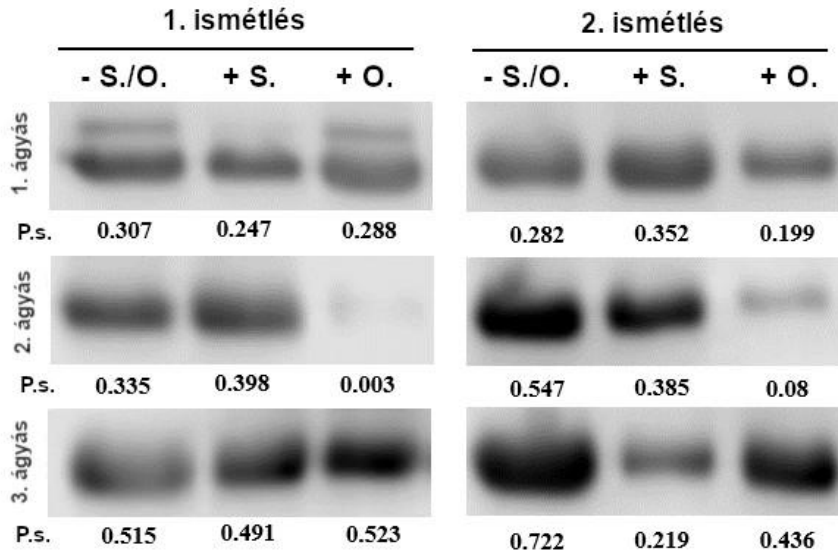
9. ábra: A homoki prérifű (*Sporobolus cryptandrus*) és a magyar csenkesz (*Festuca vaginata*) fotoszintetikus aktivitásának változása a sárga fogfű (*Odontites luteus*) vagy a másik fűfaj jelenlétében. A kisbetűk a szignifikanciaviszonyokat ($p < 0,05$) jelölik, a hibásávok a szórás értékét ábrázolják. F: *Festuca vaginata*, O: *Odontites luteus*, S: *Sporobolus cryptandrus*, (+) jelenlét, (-) hiány.

Homoki prérifű



10. ábra: A homoki prérifű (*Sporobolus cryptandrus*) leveleinek RUBISCO tartalma a sárga fogfű (*Odontites luteus*), illetve a magyar csenkesz (*Festuca vaginata*) jelenlétében vagy hiányában, Western blot gélen. F: *Festuca vaginata*, O: *Odontites luteus*, (+) jelenlét, (-) hiány, P.s.: pixelsűrűség.

Magyar csenkesz



11. ábra: A magyar csenkesz (*Festuca vaginata*) leveleinek RUBISCO tartalma a sárga fogfű (*Odontites luteus*), illetve a homoki prérifű (*Sporobolus cryptandrus*) jelenlétében vagy hiányában, Western blot gélen. S: *Sporobolus cryptandrus*, O: *Odontites luteus*, (+) jelenlét, (-) hiány, P.s.: pixelsűrűség.

4.3.3. Stresszválasz

A prérifűlevelek antocianin-koncentrációját nem befolyásolta a fogfű jelenléte ($F=0,67$, $p=0,437$), a csenkesz jelenlétében azonban marginálisan szignifikáns növekedést tapasztaltunk ($F=3,82$, $p=0,087$). A fogfű és a csenkesz hatása között nem volt interakció ($F=0,31$, $p=0,595$) (12.A-B ábra). A csenkesz leveleinek antocianin-koncentrációját a fogfű jelenléte nem befolyásolta ($F=2,61$, $p=0,144$), a prérifű jelenléte azonban növelte ($F=5,85$, $p=0,037$). A fogfű és a prérifű hatása között nem tapasztaltunk interakciót ($F=2,33$, $p=0,158$) (12.C-D).

A prérifűlevelek malondialdehid-tartalma marginálisan szignifikánsan nőtt a fogfű jelenlétében ($F=5,07$, $p=0,054$), a csenkesz jelenléte azonban nem befolyásolta ($F=0,1$, $p=0,922$), és nem tapasztaltunk interakciót a csenkesz és a fogfű hatása között ($F=0,67$, $p=0,436$) (12.E-F ábra). A fogfű jelenléte növelte a csenkesz leveleinek malondialdehid-tartalmát ($F=6,22$, $p=0,047$), a prérifű jelenlétének azonban nem volt hatása ($F=1,61$, $p=0,252$), és interakciót sem tapasztaltunk a magyarázó változók között ($F=0,14$, $p=0,719$) (12.G-H ábra).

A prérifű sejtjein sem a fogfű, sem a csenkesz jelenlétében nem tapasztaltunk növekvő elektrolit-szivárgást ($F<0,65$, $p>0,455$) (12.I-J ábra). Ezzel szemben a csenkesz esetében a fogfű növelte az elektrolit-szivárgás mértékét ($F=15,49$, $p=0,004$), és a prérifű is marginálisan szignifikáns növekedést okozott ($F=3,95$, $p=0,082$). A magyarázó változók között nem tapasztaltunk interakciót ($F=0,16$, $p=0,698$) (12.K-L ábra).

5. Megvitatás

Jelen dolgozatban egy észak-amerikai eredetű, a magyarországi természetes homoki gyepeken rohamosan terjedő fűfaj, a homoki prérifű (*Sporobolus cryptandrus*) ökológiai hatását, illetve biológiai kontroll ágenssel való visszaszorításának lehetőségét vizsgáltuk. A prérifű őshonos elterjedési területén fekvő gyepeket a faj által előzőnlött magyarországi gyepekkel közvetlenül hasonlítottuk össze, a faj egyedsűrűségének függvényében vizsgálva annak hatását a növényközösség diverzitására és funkcionális jellemzőire. Az idegenhonos fajok megjelenésekor fennáll az esélye annak, hogy őshonos élőhelyükhöz hasonló kapcsolatokat alakítanak ki a számukra új élőhelyen, gazdagítva a közösség összetételét. Eredményeink azonban azt sugallják, hogy a prérifű jelentősen csökkenti az előzőnlött magyarországi gyepek sokféleségét és alapjaiban átalakítja azok összetételét.

Az egyes funkcionális jellegek vizsgálata arra is rávilágított, hogy a prérifű térnyerése ugyan az őshonos elterjedési területén is hasonló irányba tolja el a közösségszintű átlagértékeket, mint a számára idegenhonos gyepeken, azonban idegenhonosként szélsőségesebb változást okoz. Látna a faj gyors terjedését, még inkább indokolt, hogy hatékony eszközt találjunk a visszaszorítására. Nemzetközi tapasztalatok ihlették az előzőnlött magyarországi gyepeken őshonos féllélősködő sárga fogfű (*Odontites luteus*) bevetését a biológiai védekezés lehetséges eszközeként. A természetes ellenségek alkalmazása az idegenhonos fajok ellen mindig magában rejti annak a veszélyét, hogy a kívánt gazdaszervezet helyett az előzőnlött őshonos közösség valamely eleme szenved nagyobb kárt. Csökkenti ennek a kimenetelnek a valószínűségét, ha a biológiai ellenség maga is az őshonos közösség tagja, illetve, ha a természetben történő bevetés előtt kontrollált kísérleti körülmények között teszteljük a tervezett gazdafajok és „*kártevőjük*” között kialakuló kapcsolatokat. Eredményeink szerint a fogfű ugyanolyan jó gazdaszervezetként ismerte fel a prérifűvet, mint az őshonos magyar csenkeszt, majdnem felére csökkentve a prérifű biomassza-produkcióját. A potenciális gazdafajok együttes előfordulása esetén pedig feltehetően a prérifűvet részesíti előnyben a csenkessel szemben, ugyanis ekkor nem okozott további csökkenést a csenkesz biomassza-produkciójában. A fogfű tehát ígéretes eszköz lehet a prérifű terjedésének mérséklésére, de önmagában valószínűleg kevés a faj inváziójának megállítására.

A prérifű rendkívül nagy biomassza- és magprodukciós képességgel bír (Brown 1943), ráadásul őshonos elterjedési területén is az egyik legszárazságtűrőbb fűfajként tartják számon (Tilley et al. 2009). A prérifű kétségtelenül erős kompetítorként érkezett az

alapvetően száraz magyarországi nyílt homoki gyepekre, melyek uralkodó őshonos fajait kiszorítva jelentősen csökkentette azok faji diverzitását. Az egyre gyakoribbá váló aszályokkal feltételezhetően még nagyobb előnyre fog szert tenni az őshonos C3 fotoszintézist folytató fajokkal szemben.

A közösségek sokféleségét árnyaltabban értelmezhetjük, ha a taxonómiai diverzitáson túllépve funkcionális megközelítésben folytatunk vizsgálatot. A prérifű az előzőnlőtt gyepek funkcionális diverzitásában nem okozott olyan látványos csökkenést, mint a faji diverzitásban, a funkcionális diverzitás egyes elemeit vizsgálva azonban jelentős különbséget tapasztaltunk a faj őshonos és idegenhonos élőhelyén mintázott gyepek között. Az egyes funkcionális jellegek vizsgálata tehát közelebb vitt az előzőnlőtt közösségben történő funkcionális változások megértéséhez. Eredményeink szerint a prérifű nagyobb borítás esetén az idegenhonosan előzőnlőtt és az őshonos élőhelyén dominált gyepek jellegeinek közösségszintű átlagértékét is hasonló irányba tolta el, az átalakítás mértéke azonban az előzőnlőtt gyepeken jelentősen nagyobb volt. A prérifű által dominált közösség értelemszerűen a prérifűre jellemző jellegeket vette fel: a prérifűvel kisebb arányban borított állapothoz képest a szárazságtűrésre utaló kisebb fajlagos levélfelület, a kompetíciós képességre utaló nagyobb átlagos magasság, hosszabb átlagos virágzási idő, és a szélmegporzású dominancia jellemzi ezeket a gyepeket. Szerettünk volna arra is választ kapni, hogy (i) hogyan jellemezhetők a prérifű őshonos elterjedési területén azok a gyepek, amelyekben csak csekélyebb borítást képes elérni, illetve (ii) hogyan változik meg az idegenhonos területen előzőnlőtt növényközösség megmaradó részének összetétele a prérifű megjelenésének korai stádiumához képest. Sikerült kimutatnunk, hogy az idegenhonos prérifű megjelenése a hazai homoki élőhelyeken csökkenti a közösség funkcionális diverzitását, ezzel együtt a rendszer stabilitását is. Így nem csupán a környezeti tényezők sztochasztikus változásának lesznek kitettebbek ezek az érzékeny közösségek, hanem az esetleges további idegenhonos fenyegetésnek is, ami a korunkat jellemző klímaváltozás és globalizáció fényében igencsak valószínű. Ráadásul az erősebben fertőzött magyarországi élőhelyeken háttérbe szorultak a nagyobb fajlagos levélfelülettel rendelkező és a magasabb termetű növényfajok. Mindkét jelleg csökkenése a gyengébb kompetitív képességre utal (Westoby 1998), az idegenhonos prérifű ezáltal is gyengíti az érintett közösségek ellenálló-képességét.

A növényi inváziók gyakran kedvezőtlenül érintik az olyan mutualista kapcsolatokat, mint a megporzás és a magterjesztés (Traveset és Richardson 2006). Az inváziós növények megjelenése a specialista fajok közötti kölcsönhatások károsítása révén az egész közösség

táplálkozási hálózatra gyakorolhat az alsó szintekről felfelé gyűrűző negatív hatást (Schreber et al. 2010). Eredményeink arra utalnak, hogy a homoki prérifű idegenhonos megjelenése is hasonló fenyegetéssel jár. Noha a szélmegporzású növényfajoknak, különösen a fűféléknek és a sásoknak bizonyítottan fontos szerepe van a beporzóközösség számára rendelkezésre álló források diverzifikálásában (Saunders 2018), monodomináns állományokat alkotva ezek a fajok végső soron a leuralt közösség diverzitásának a csökkenését okozzák, mint ahogy azt a prérifű esetében is tapasztaltuk. Ráadásul az előzőnlött magyarországi gyepeken a prérifű térnyerésével visszaszorultak az őshonos rovarmegporzású növényfajok, ami feltehetően további negatív hatással van a gyepek természetes beporzóközösségére. A növények megporzása kulcsfontosságú ökoszisztéma szolgáltatás, melynek csorbulása hosszú távon a környező mezőgazdasági művelés alatt álló területeken is éreztetni fogja a hatását (Ssymank et al. 2008).

A C4 típusú fotoszintézist folytató fűfajok gyakran sikeres inváziós fajok azokon a gyepeken, melyek tápanyagforgalmát és fizionómiáját a rendszeres tüzek szabályozzák jellemző abiotikus zavarásként (Williams és Baruch 2000, Reed et al. 2005). Az *Andropogon bladhii*, az *Imperata cylindrica* és a *Panicum coloratum* esetében már kimutatták, hogy idegenhonos jövevényfajként könnyen kiszoríthatják az őshonos növényfajokat, felülkerekedve a fényért, tápanyagokért és vízért folytatott küzdelemben, ezáltal átalakítják az előzőnlött közösségre jellemző tápanyagforgalmat és csökkentik annak sokféleségét (Brooks et al. 2004, Jose et al. 2002, Reed et al. 2005). A prérifű által előzőnlött magyarországi gyepeken nem jellemző zavarás a rendszeres tűz, ezeken az élőhelyeken a hosszantartó szárazság jelentette stresszhez kell alkalmazkodnia a jelen lévő fajoknak. A prérifű érkezése előtt is voltak már C4 fotoszintézist folytató fajok az érintett gyepeken. A szürke fenyérfű (*Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng) a magyar flóra őshonos elemének tekinthető (Sonkoly et al. 2022), ha azonban a szimpatrikus fűfajok borítása valamilyen zavarás hatására lecsökken, kis léptékben a közösség uralkodó fűfajává válhat (Zólyomi és Fekete 1994, Szentés 2016). A fenyérfű expanzív térnyerése nyomán átalakul a gyepszerkezet és felhalmozódik az avar, ami végső soron az érintett gyepek diverzitásának a csökkenéséhez vezet (Szabó et al. 2008, Szentés et al. 2011). Ez a káros hatás azonban elsősorban zártabb szerkezetű löszgyepeken vagy magasabban fekvő sziklagyepek növényzetében figyelhető meg, és szinte minden esetben valamilyen zavarást követően. Az általunk vizsgált magyarországi nyílt homoki gyepeken a fenyérfű jellemzően nem képes kiszorítani az állományalkotó magyar csenkeszt és a kunkorgó árvalányhaját, nem mutat a prérifűéhez mérhető agresszív terjedést. Idegenhonos jövevényfajként azonban a fenyérfű

képes előzönlenni az amerikai prériket, melyeknek bizonyítottan csökkenti a sokféleségét és átalakítja a közösség szerkezetét, noha funkcionális hatása nem ismert (Dee et al. 2016). A prérifűhöz hasonlóan Észak-Amerikából származó átoktüske (*Cenchrus incertus* M.A. Curtis) elsősorban az erős bolygatásnak kitett gyepekben képes jelentős térnyerésre, azonban egyéves, gyenge kompetíciós képességgel jellemezhető gyomfaj lévén a természetes közösségekbe ritkán hatol be (Botta-Dukát és Balogh 2008). A késeiperje (*Cleistogenes serotina* (L.) Keng.) Magyarországon ugyan őshonosnak tekintett, azonban biogeográfiai értelemben az Alföld flórávidékén idegennek bizonyul, a homoki populációk eredete pedig kifejezetten kérdéses (Molnár 2000). A faj nyílt homoki gyepek társulásszerveződésében betöltött szerepével Szigetvári foglalkozott (2000, 2002), akinek nem sikerült kimutatnia, hogy a késeiperjének közösségszinten megnyilvánuló káros hatása lenne. Megalapozottan állíthatjuk tehát, hogy a homoki prérifű az első olyan C4-es típusú fotoszintézist folytató, évelő fűfaj, amely idegenhonos betolakodóként komoly ökológiai veszélyt jelent a magyarországi nyílt homoki gyepekre.

A prérifűvet más országokban kíméletlen átalakítófajként írták le (Gouz és Timoshenkova 2017), jelen vizsgálat eredményei pedig arra utalnak, hogy Magyarországon is hasonlóan viselkedik az előzőnlött gyepekben. Ennek megfelelően a természetvédelem kiemelt figyelmét érdemli, a prérifű állományainak visszaszorítását célzó intézkedések nem várhatnak tovább.

A prérifűvet Észak-Amerikában, őshonos elterjedési területén is inváziósként jegyzik a túllegettett vagy csupaszra irtott területeken (Gould 1972). Az inváziós fajok féken tartásának egyik népszerű eszköze a legeltetés (Firn et al. 2013). A prérifű alkalmas lehet a haszonállatok takarmányozására (Frolik és Shepherd 1940), a vadon élő növényevők azonban nem szívesen fogyasztják (Stubbendieck et al. 1992). A prérifű változatos reakciót mutat a legeltetésre (Kleiner 1983, Voigt és Oaks 1985), ráadásul rengeteg, apró magját a legelő állatok könnyen továbbterjeszthetik a környező gyepekre (Milotić et al. 2017), ezért a prérifű visszaszorításának célszerűbb eszköze lehet a magérlelést megelőző mechanikai eltávolítás. Jól időzített kaszálással elejét vehetjük a virághozásnak és a magszórásnak, azonban ez a módszer alkalmatlan a prérifűegyedek elpusztítására. Az egyedek egyesével történő eltávolítása kellőképpen szelektív és a kezelés évében jelentősen visszaveti a prérifű borítást, viszont a magbankból már a következő évre elkezdhet megújulni a prérifű állomány, ráadásul a kezelés kivitelezésével járó erős talajbolygatás és az ennek nyomán hátramaradó pionír talajfelszín egy potenciális ablakot nyit más idegenhonos fajok megtelepedésének (Csecserits et al. 2016, Pinke et al. 2011). A prérifű állományainak

irtására kipróbált mechanikai módszerek mindegyikéről elmondható, hogy alkalmazásuk rendkívül nagy idő- és erőráfordítást igényel, amit a kémiai, azaz vegyszeres gyérítési módok alkalmazásával lehet kiküszöbölni. A totális gyomirtók hátránya a természetes környezetet érő vegyi szennyezésen túl, hogy károsítják azokat az őshonos fajokat is, melyek az irtandó idegenhonos mellett képesek fennmaradni az eredeti növényzet maradványaként (McAlpine et al. 2018, Szitár és Török 2008), a pionírrá vegyszerezett talajfelszín pedig hasonló inváziós ablakként szolgálhat, mint az intenzív talajbolygatás révén megnyíló terület. A szelektív gyomirtószereket speciális hatásmechanizmus jellemzi, ebből fakadóan a kijuttatásukat az időjárási viszonyoknak, illetve a célfaj (időjárástól erősen függő) fenológiai állapotának megfelelően kell jól időzíteni. Ez azonban legalább annyira korlátozza az alkalmazásuk hatékonyságát, mint amennyi előnyt az ilyen típusú gyomirtók jelenthetnek természetes környezetben a totális gyomirtókkal szemben. Kelemen (*ex. verb*) vizsgálatai alapján totális gyomirtóval az első évben majdnem olyan hatékonyan vissza lehet szorítani a kezelt prérifű állományt, mint az egyes egyedek kézi eltávolításával, azonban (i) a tartós eredmény eléréséhez egyszeri vegyszeres kezelés nem elegendő, a többször ismételt kijuttatás pedig jelentős vegyi szennyezésnek teszi ki a környezetet; (ii) a hatékony kijuttatás a mechanikai módszerekhez hasonlóan idő- és energiaigényes. Terepi tapasztalatok szerint tehát se a mechanikai, se a kémiai védekezésre tett kísérletek nem váltották be a hozzájuk fűzött reményeket.

Noha az inváziós fajok állományainak visszaszorítására ismert eszköz valamilyen természetes ellenségük bevetése kontroll ágensként (Messing és Wright 2006, Thomas és Reid 2007), a rendelkezésre álló szakirodalom alapján a prérifű esetében erre még nem volt példa. Klasszikus biológiai kontrollal mérsékelhető az idegenhonos fajok hatása az előzőnlött közösségben, kifejezetten gyakran alkalmazott módszer ízeltlábú, illetve növényfajok állományainak kontrollálására (Hajek és Eilenberg 2018). Az őshonos élősködő és féllőlőködő növények az idegenhonos gazdanövények populációjának teljes kiirtására általában nem képesek, viszont az állományuk sűrűségét, kiterjedését jelentősen csökkenthetik (Prider et al. 2009, Těšitel et al. 2017), ezáltal teret nyithatnak az őshonos növényzet részleges regenerációjának. Azok az élősködők a legideálisabb biológiai kontroll ágensek, melyek erősebben károsítják az idegenhonos betolakodót az előzőnlött közösség őshonos fajainál (Těšitel et al. 2020). Ausztráliában a *Cassitytha pubescens* nevű aranka faj jobban károsítja az inváziós *Ulex europaeus*-t, mint az őshonos *Leptospermum myrsinoides* cserjét (Cirocco et al. 2016), a kínai *Cuscuta chinensis* pedig az inváziós *Bidens pilosa* állományát károsítja jobban az azonos nemzetségbe tartozó, őshonos *Bidens pinnata*-hoz

képest (Li et al. 2012). Eredményeink szerint azonban a sárga fogfű, a magyar csenkesz és a homoki prérifű esetében nem ez a helyzet. A fogfű ugyanolyan jó gazdaszervezetként ismerte fel az inváziós prérifűvet, mint az őshonos magyar csenkeszt, csaknem felére csökkentve a prérifű biomassza-produkcióját. A prérifű anyagcseréjében azonban nem mutatkozott meg a hemiparazita jelenléte, sem a fotoszintetikus kapacitást, sem a stresszreakciót vizsgálva. Feltételezésünk szerint ez annak köszönhető, hogy a prérifű C4-es típusú fotoszintézise révén a száraz környezetben hatékonyabb anyagcserét képes folytatni a C3-as csenkeszhez képest, így metabolikus szinten még a parazita tápanyag-elszívása mellett is viszonylag zavartalanul folytathatja anyagcseréjét. Ezzel szemben a csenkesznél nem csupán biomassza-produkcióban tapasztaltunk csökkenést a fogfű jelenlétében, de az anyagcsere-folyamatokon is kimutatható volt károsodás.

A prérifű kompetíciós előnye a csenkessel szemben a fogfű nélkül vetett állományokban is szemmel láthatóan megmutatkozott. A csenkesz jelentősen kisebb biomassza-produkcióra volt képes a prérifűvel együtt nevelve, míg a prérifű biomasszájában csupán csekély csökkenést tapasztaltunk. A szén-dioxid megkötésének hatékonysága, és ez által a növekedés (biomassza-produkció) üteme nagyban meghatározza a növények kompetíciós képességét (Black et al. 1969). A C3 és C4 fotoszintézist folytató fűvek között lehetséges az időbeli niche-szegregáció, amennyiben a C3-as fajok biomassza-produkciójuk csúcsát a vegetációs időszak hűvösebb, csapadékból gazdagabb periódusaira időztetik, így nem kell közvetlenül felvenniük a versenyt a velük együtt élő C4-es fajokkal a legszárazabb, legmelegebb időszakban, amikor a C4-es fotoszintetikus út biztosítja a hatékonyabb szénmegkötést (Tieszen et al. 1997, Maragni et al. 2000, Murphy és Bowman 2007). Ennek azonban az a feltétele, hogy az együtt élő fajok evolúciós időléptékben tudjanak egymáshoz alkalmazkodni. Eredményeink arra utalnak, hogy a prérifű erős kompetíciós nyomást gyakorol a vele együtt élő csenkeszre, tehát ebben az esetben nyoma sincs ilyen léptékű niche-szegregációnak.

A csenkesz tömegessége a prérifűvel együtt vetett állományaihoz képest nem csökkent azokban az állományokban, ahol a prérifű nyomásán túl a fogfű jelenlétével is szembe kellett néznie. Ennek az lehet a magyarázata, hogy a fogfű más féllélősködő növényfajokhoz hasonlóan azt a gazdaszervezetet részesíti előnyben, amelyik révén több tápanyaghoz juthat (Bao et al. 2015, Těšitel et al. 2020). A prérifű tömegességet tekintve egyértelműen uralta a csenkessel együtt nevelt állományt, ráadásul az anyagcseréjében még akkor sem mutatkozott a fogfű károsító hatása, amikor nem volt jelen más gazdafaj. Ezek fényében feltételezhető, hogy a hemiparazita fogfűnek a gazdanövénytől elszívható tápanyagok

menyiségét tekintve jobban megéri a prérifűvön élősködni a csenkesz helyett, ha mindkettő jelen van. A csenkesz ezáltal legalább részben felszabadulhat a fogfű jelentette parazitanyomás alól. A másik lehetséges magyarázat, hogy a fogfű jelenléte olyan mértékben képes csökkenteni a prérifű kompetíciós előnyét a csenkessel szemben, amilyen mértékben a fogfű csökkentené a csenkesz biomassa-produkcióját. E két alternatív magyarázat tesztelésére pl. hausztórium-sűrűség vizsgálatok elvégzésével nyílna lehetőség (Knotková et al. 2024).

Eredményeink szerint kísérleti ágyásos körülmények között ugyan a fogfű erősebb negatív hatást gyakorolt az őshonos csenkeszre, mint az idegenhonos prérifűre, azonban azt is bizonyítottuk, hogy az idegenhonos prérifű jelenlétében a fogfű nem erősíti a prérifű kiszorító hatását. Elképzelhető tehát, hogy az előzőnlőtt gyepeken kivette a fogfű mérsékeli annyira az inváziós prérifű hatását, hogy némi teret nyisson az őshonos fűfajok visszatelepedésének, vagy megőrizze azok kisebb populációit. Ráadásul azok a növényfajok is kolonizációs ablakra lelhetnek a fogfű által megritkított prérifűállományban, melyeket a prérifű a parazitanyomás híján kompetitíven kiszorít, viszont nem gazdanövényei a fogfűnek. Noha az *Odontites* nemzetségbe tartozó fajokra viszonylag széles gazdaspektrum jellemző, vannak olyan kétszikű fajok, amikkel szemben bizonyítottan előnyben részesítik gazdafajként a fűfélét (Snogerup, 1983, Knotková et al. 2024). A fészkesvirágzatú (Asteraceae) fajok gyökerének szövetei például ligninfelhalmozással képesek még az előtt körbezárni a fogfű hausztóriumát, hogy az megkezdene a tápanyagok elszívását, az útifűfélék (Plantaginaceae) pedig saját gyökérsejtjeik elhalásával akadályozzák meg a hausztóriumok kapcsolódását (Cameron et al. 2006). A prérifűinvázióval érintett gyepek fészkesvirágzatú (pl. *Artemisia campestris*, *Solidago virgaurea*, és *Tragopogon floccosus*) és útifű (*Plantago indica* és *P. lanceolata*) fajokban is gazdagok, így ezekben a közösségekben a fogfű biológiai kontroll ágensként való alkalmazása előnyös lehet. Rovarmegporzású, nyáron virágzó növényfajként a fogfű még akkor is kedvezően befolyásolhatná az előzőnlőtt gyepek funkcionális jellemzőit, ha nem járul hozzá az őshonos fajok térnyeréséhez. Azokon a gyepeken, ahol egyelőre csak szórványosan jelent meg a prérifű, kisebb léptékben és más hatásoktól függően valósulhat meg a fogfű populációszabályozó hatása, melynek pontos feltérképezése a jövőben tervezett vizsgálataink tárgyát képezi. Összegzésként megállapíthatjuk, hogy a sárga fogfű alkalmas lehet a homoki prérifű monodomináns állományainak gyérítésére, teret nyitva ez által az őshonos fajok visszatelepedésének az előzőnlőtt gyepekre.

6. Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozom elsősorban témavezetőmnek, Dr. Tölgyesi Csabának, aki végtelen türelmével és páratlan szakmai tudásával segítette munkámat. Külön köszönet illeti Dr. Pál Róbertet, aki az amerikai prérifűállományok felmérését végezte. Szeretnék köszönetet mondani továbbá Aradi Eszternek, Dr. Bátori Zoltánnak, Dr. Kelemen Andrásnak, Dr. Sonkoly Juditnak és Dr. Török Péternek a terepi mintavételezésükre nyújtott segítségükért, valamint Dr. Balogh Nórának, Körmöczy Zsófiának és Dr. Tóth Edinának a begyűjtött homoki prérifű egyedek levéljellegeinek lemerésében nyújtott segítségükért. Köszönetet érdemel Bán Kata Anna, Frei Kata, Lőrincz Ádám, Nagy Anna Viola és Dr. Jelena Šeat, akik a magaságások létesítésében és a nevelt állományok gondozásában segédkeztek. A magaságásokhoz kapcsolódó mintavételezésért és az adatrögzítésért szakdolgozómat, Molnár Fannit illeti köszönet, a növényélettani vizsgálatokban való segítségért Kovács Klára Teréziának, Czékus Zalánnak, Ördög Attilának és Poór Péternek tartozom köszönettel. Legnagyobb köszönettel családomnak, különösen férjemnek, Süveges Kristófnak és fiamnak, Süveges Csongornak tartozom, akik minden helyzetben feltétel nélkül támogattak a dolgozatom elkészítésében.

7. Irodalomjegyzék

- Aerts, R., Chapin F.S. (2000). The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30: 1–67.
- Alekseev, Y.E., Pavlov, V.N., Sagalaev, V.A. (1996). *Sporobolus cryptandrus* (Torr.) Gray (Gramineae): new adventitious species in the flora of Russia and former USSR. *Byulleten' Mosk. Obshchestva Ispyt. Prir. Otd. Biol.*, 101: 98–102.
- Alpert, P., Bone, E., Holzapfel, C. (2000). Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics*, 3(1): 52–66.
- Ameloot, E., Verheyen, K., Hermy, M. (2005). Meta-analysis of standing crop reduction by *Rhinanthus* spp. and its effect on vegetation structure. *Folia Geobotanica*, 40: 289–310.
- Anderson, D., Hamilton, L.P., Reynolds, H.G., Humphrey, R.R. (1953). Reseeding desert grassland ranges in southern Arizona.
- Balogh, L. (2003). Az adventív-terminológia s.l. négynyelvű segédszótára, egyben javaslat egyes szakszavak magyar megfelelőinek használatára. *Botanikai Közlemények*, 90(1–2): 65–93.
- Bao, G., Suetsugu, K., Wang, H., Yao, X., Liu, L., Ou, J., Li, C. (2015). Effects of the hemiparasitic plant *Pedicularis kansuensis* on plant community structure in a degraded grassland. *Ecological Research*, 30: 507–515.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1): 1–48.
- Bauer, J.T. (2012). Invasive species: “back-seat drivers” of ecosystem change?. *Biological invasions*, 14: 1295–1304.
- Berki, B., Botta-Dukát, Z., Csákvári, E., Gyalus, A., Halassy, M., Mártonffy, A., ... & Csecserits A. (2023). Short-term effects of the control of the invasive plant *Asclepias syriaca*: Secondary invasion of other neophytes instead of recovery of the native species. *Applied Vegetation Science*, 26(1): e12707.
- Biró, M., Czucz, B., Horváth, F., Révész, A., Csatári, B., Molnár, Z. (2013). Drivers of grassland loss in Hungary during the post-socialist transformation (1987–1999). *Landscape Ecology*, 28(5): 789–803.
- Black, C.C., Chen, T.M., Brown, R.H. (1969). Biochemical basis for plant competition. *Weed Science*, 17: 338–344.

- Blackburn, T.M., Essl, F., Evans, T., Hulme, P. E., Jeschke, J. M., Kühn, I., ... & Bacher, S. (2014). A unified classification of alien species based on the magnitude of their environmental impacts. *PLoS Biology*, 12(5): e1001850.
- Botta-Dukát, Z. (2005). Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 16(5): 533–540.
- Botta-Dukát, Z., Balogh, L. (2008). *The most important invasive plants in Hungary*. Vácrátót: HAS Institute of Ecology and Botany.
- Botta-Dukát, Z., Balogh, L., Szigetvári, C., Bagi, I., Dancza, I., Udvardy, L. (2004). A növényi invázióhoz kapcsolódó fogalmak áttekintése, egyben javaslat a jövőben használandó fogalmakra és definíciókra. – In: Mihály B. & Botta-Dukát Z. (szerk.), *Biológiai inváziók Magyarországon: Özönnövények. A KvVM Természetvédelmi Hivatalának tanulmánykötetei*, 9: 35–59.
- Brooks, M. L., D'antonio, C. M., Richardson, D. M., Grace, J. B., Keeley, J. E., DiTomaso, J. M., ... & Pyke, D. (2004). Effects of invasive alien plants on fire regimes. *BioScience*, 54(7): 677–688.
- Brown, H.R. (1943). Growth and seed yields of native prairie plants in various habitats of the mixed-prairie. *Transactions, Kansas Academy of Science*, 46: 87–99.
- Brown, J.K., Smith, J.K. (2000). Wildland fire in ecosystems: effects of fire on flora. *Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-42-vol. 2*. Ogden, UT: US Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 257 p., 42.
- CABI (2021). CABI Compendium. Wallingford, UK: CAB International. URL: <https://www.cabidigitallibrary.org/>
- Cameron, D.D., Coats, A.M., Seel, W.E. (2006). Differential resistance among host and non-host species underlies the variable success of the hemi-parasitic plant *Rhinanthus minor*. *Annals of Botany*, 98(6): 1289–1299.
- Carneiro, L., Miiller, N.O., Cuthbert, R.N., Vitule, J.R. (2024). Biological invasions negatively impact global protected areas. *Science of The Total Environment*, 948: 174823.
- Ciocco, R.M., Facelli, J.M., Watling, J.R. (2016). Does light influence the relationship between a native stem hemiparasite and a native or introduced host? *Annals of Botany*, 117(3): 521–531.
- Clayton, W.D., Renvoize, S.A. (1986). *Genera Graminum Grasses of the World*. Kew Bulletin Additional Series XIII. Her Majesty's Stationery Office: London.

- Cook, C.W., Stoddart, L.A., Harris, L.E. (1954). The Nutritive Value of Winter Range Plants in the Great Basin as Determined with Digestion Trials with Sheep. *UAES Bulletins*. Paper 331.
- Crawley, M.J. (1987). What makes a community invisable? – In: A.J. Gray, M.J. Crawley, P.J. Edwards (szerk): *Colonization, Succession, and Stability*, pp. 429–453. Blackwell Scientific, London.
- Culliney, T.W. (2005). Benefits of Classical Biological Control for Managing Invasive Plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 24(2): 131-150.
- Czékus, Z., Iqbal, N., Pollák, B., Martics, A., Ördög, A., & Poór, P. (2021). Role of ethylene and light in chitosan-induced local and systemic defence responses of tomato plants. *Journal of Plant Physiology*, 263: 153461.
- Csecserits, A., Botta-Dukát, Z., Kröel-Dulay, G., Lhotsky, B., Ónodi, G., Rédei, T., ... & Halassy, M. (2016). Tree plantations are hot-spots of plant invasion in a landscape with heterogeneous land-use. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 226, 88-98.
- D'Antonio, C.M., Vitousek, P.M. (1992). Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23(1): 63–87.
- D'Antonio, C.M. (1993). Mechanisms controlling invasions of coastal plant communities by the alien succulent, *Carpobrotus edulis*. *Ecology*, 74: 83–95.
- Davis, M.A., Grime, P., Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 88: 528–534.
- Decler, K., Bonte, D., Van Diggelen, R. (2013). The hemiparasite *Pedicularis palustris*: ‘Ecosystem engineer’ for fen-meadow restoration. *Journal of Nature Conservation*, 21: 65–71.
- Dee, J.R., Thomas, S.M., Thompson, S.D., Palmer, M.W. (2016). Long-term late season mowing maintains diversity in southern US tallgrass prairie invaded by *Bothriochloa ischaemum*. *Applied Vegetation Science*, 19(3): 442–453.
- Dukes, J.S., Mooney, H.A. (1999). Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology & Evolution*, 14(4): 135–139.
- Ederli, L., Pasqualini, S., Batini, P., & Antonielli, M. (1997). Photoinhibition and oxidative stress: effects on xanthophyll cycle, scavenger enzymes and abscisic acid content in tobacco plants. *Journal of Plant Physiology*, 151(4): 422–428.
- Edgar, E., Connor, H.E. (2000). *Flora of New Zealand Vol. V. Gramineae*. Manaaki Whenua Press, Lincoln, New Zealand.

- Elton, C.S. (1958): *The ecology of invasions by animals and plants*. London: Methuen.
- Firn, J., Price, J.N., Whalley, R.D. (2013). Using strategically applied grazing to manage invasive alien plants in novel grasslands. *Ecological Processes*, 2(1): 1–11.
- Florentine, S., Milberg, P., Westbrooke, M. (2023). Potential contributions of the soil seed bank and seed rain for accelerating the restoration of riparian catchments in Australia. *Global Ecology and Conservation*, 47: e02645
- Fox, J., Weisberg, S. (2019). *An R Companion to Applied Regression*, Third edition. Sage, Thousand Oaks CA. <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>.
- Frolik, A.L., Shepherd, W.O. (1940). *Vegetative composition and grazing capacity of a typical area of Nebraska sandhills rangeland*. Research Bulletin No. 117. Lincoln, NE: University of Nebraska Agricultural Experimental Station, p. 39.
- Funk, J.L., Cleland, E.E., Suding, K.N., Zavaleta, E.S. (2008). Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(12), 695–703.
- Garnier, E., Navas, M.-L. (2012). A trait-based approach to comparative functional plant ecology: Concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32: 365–399.
- Geller, J.B., Darling, J.A., Carlton, J.T. (2010). Genetic perspectives on marine biological invasions. *Annual Review of Marine Science*, 2(1): 367–393.
- Genovesi, P. (2005). Eradications of invasive alien species in Europe: A review. *Biological Invasions*, 7: 127–133.
- Gould, F.W. (1978). *Common Texas grasses*. College Station, TX: Texas A&M University Press, p. 267.
- Gouz, G.V., Timoshenkova, V.V. (2017). The first record of *Sporobolus cryptandrus* (Poaceae) for Ukraine and new records for southeastern Ukraine from Triokhizbensky Steppe. *Ukrainian Botanical Journal*, 74(1): 64–70.
- Grime, J.P. (2001). *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. Chichester, UK: John Wiley és Sons.
- Hajek, A.E., & Eilenberg, J. (2018). *Natural enemies: an introduction to biological control*. Cambridge University Press.
- Hansen, A. (1980). *Sporobolus* R. Br. – In: *Flora Europaea*. (szerk.: Tutin T.G., Heywood V.H., Burges N.A., Moore D.M., Valentine D.H., Walters S.M., Webb D.A.) Cambridge University Press, Cambridge, UK, 5: 257–258.

- Hatch, M.D. (1987). C4 photosynthesis: a unique blend of modified biochemistry, anatomy and ultrastructure. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Reviews on Bioenergetics*, 895(2): 81–106.
- Hejda, M., Pyšek, P., Jarošík, V. (2009). Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of Ecology*, 97: 393–403.
- Higgins, K.F., Kruse, A.D., Piehl, J.L. (1989). *Effects of fire in the Northern Great Plains*. Ext. Circ. EC-761. Brookings, SD: South Dakota State University, Cooperative Extension Service, South Dakota Cooperative Fish and Wildlife Research Unit. 47 p.
- Hirsch, K.J. (1985). *Habitat type classification of grasslands and shrublands of southwestern North Dakota*. Ph.D. Thesis. NDSU, Fargo, ND.
- Holmes, T.P., Aukema, J.E., Von Holle, B., Liebhold, A., Sills, E. (2009). Economic impacts of invasive species in forests: past, present, and future. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1162(1): 18–38.
- Holub, J., Jehlík, V. (1987). *Sporobolus cryptandrus* v Československu [*Sporobolus cryptandrus* found in Czechoslovakia]. *Preslia*, 59: 117–134.
- Hooper, D.U., Chapin III, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., ... & Wardle, D.A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs*, 75(1): 3–35.
- Hopkins, H., Albertson, F.W., Riegel, A. (1948). Some effects of burning upon a prairie in west-central Kansas. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 51(1): 131–141.
- Hulme, P.E. (2006). Beyond control: Wider implications for the management of biological invasions. *The Journal of Applied Ecology*, 43: 835–847.
- Hulme, P.E. (2012). Weed risk assessment: A way forward or a waste of time? *Journal of Applied Ecology*, 49: 10–19.
- Hurný, A., Cuesta, C., Cavallari, N., Ötvös, K., Duclercq, J., Dokládál, L., ... & Benková, E. (2020). SYNERGISTIC ON AUXIN AND CYTOKININ 1 positively regulates growth and attenuates soil pathogen resistance. *Nature Communications*, 11(1): 2170.
- IPBES (2023). *Summary for Policymakers of the Thematic Assessment Report on Invasive Alien Species and their Control of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. Roy, H. E., Pauchard, A., Stoett, P., Renard Truong, T., Bacher, S., Galil, B. S., Hulme, P. E., Ikeda, T., Sankaran, K. V., McGeoch, M. A., Meyerson, L. A., Nuñez, M. A., Ordonez, A., Rahlao, S. J., Schwindt, E., Seebens, H., Sheppard, A. W., and Vandvik, V. (szerk.). IPBES titkárság, Bonn, Németország. <https://doi.org/10.5281/zenodo.7430692>

- Iványosi, S.A. (2015). *A Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatóság negyven éve*. Kecskemét: Kiskunsági NPI.
- Ives, A.R., Hughes, J.B. (2002). General relationships between species diversity and stability in competitive systems. *The American Naturalist*, 159(4): 388–395.
- Jeschke, J.M., Bacher, S., Blackburn, T.M., Dick, J.T., Essl, F., Evans, T., ... & Kumschick, S. (2014). Defining the impact of non-native species. *Conservation Biology*, 28(5): 1188–1194.
- Jose, S., Cox, J., Miller, D.L., Shilling, D.G. & Merritt, S. (2002). Alien plant invasions: the story of cogongrass in southeastern forests. *Journal of Forestry*, 100(1): 41–44.
- Kattge, J., Bönisch, G., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., ... & Cuntz, M. (2020). TRY plant trait database—enhanced coverage and open access. *Global Change Biology*, 26(1): 119–188.
- Keane, R.M., Crawley, M.J. (2002). Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 164–170.
- Kellogg, E.A. (2013). C4 photosynthesis. *Current Biology*, 23(14): R594–R599.
- Kertész, Á., Huszár, T., Papp, S., Sántha, A. (2003). Talaj és növényzet változása fokozódó szárazság hatására a Kiskunsági Nemzeti Park területén. *Környezetvédelmi mozaikok*, Debrecen: 145–160.
- Király, G. (szerk.) (2009). *Új magyar fűvészkönyv. Határozókulcsok*. Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság, Jósvalő, 616 pp.
- Kleiner, E.F. (1983). Successional trends in an ungrazed, arid grassland over a decade. *Journal of Range Management*, 36(1): 114–118.
- Kleyer, M., Bekker, R.M., Knevel, I.C., Bakker, J.P., Thompson, K., Sonnenschein M., ... & Klotz S.R.G.M. (2008). The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*, 96(6): 1266–1274.
- Klotz, S., Kühn, I., Durka, W., Briemle, G. (2002). BIOLFLOR: Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland (Vol. 38). Bonn: Bundesamt für Naturschutz.
- Knotková, K., Cempírková, H., Těšitel, J. (2024). Native root hemiparasites form haustorial attachments with multiple invasive and expansive species. *Flora*, 319: 152584.
- Kowarik, I. (1995). *Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species*. – In: Pyšek, P. Prach, K., Rejmánek, M., Wade, M. (szerk.): *Plant Invasions: General Aspects and Special Problems*, pp. 15–38. SPB Academic Publishing, Amsterdam

- Kröel-Dulay, G., Rigó, A., Tanács, E., Sztár, K., Ónodi, G., Aradi, E., ... & Mojzes, A. (2024). Explosive spread of sand dropseed (*Sporobolus cryptandrus*), a C4 perennial bunchgrass, threatens unique grasslands in Hungary (Central Europe). *NeoBiota*, 95: 59–75.
- Kumschick, S., Bacher, S., Evans, T., Markova, Z., Pergl, J., Pyšek, P., ... & Nentwig, W. (2015). Comparing impacts of alien plants and animals in Europe using a standard scoring system. *Journal of Applied Ecology*, 52: 552–561.
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P.B., Christensen, R.H.B. (2017). lmerTest package: tests in linear mixed effects models. *Journal of Statistical Software*, 82(13): 1-26.
- Laginhas, B.B., Bradley, B.A., Bradley, B. (2020). Global Plant Invaders: a compendium of invasive plant taxa documented by the peer-reviewed literature.
- Laliberté, E., Legendre, P., Shipley, B., Laliberté, M.E. (2014): Package ‘FD’. Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology.
- Lepš, J. (2014). Scale- and time-dependent effects of fertilization, mowing and dominant removal on a grassland community during a 15-year experiment. *Journal of Applied Ecology*, 51: 978–987.
- Leung, B., Lodge, D.M., Finnoff, D., Shogren, J.F., Lewis, M.A., Lamberti, G. (2002). An ounce of prevention or a pound of cure: bioeconomic risk analysis of invasive species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1508): 2407–2413.
- Lewis, J.K., Van Dyne, G.M., Albee, L.R., Whetzel, F.W. (1956). *Intensity of grazing: Its effect on livestock and forage production*. Bulletin 459. Brookings, SD: South Dakota State College, Agricultural Experiment Station. 44 p.
- Lhotsky B., Csecserits A., Kovács B., Botta-Dukát Z. (2016). New plant trait records of the Hungarian flora. *Acta Botanica Hungarica*, 58(3–4): 397–400.
- Li, J., Jin, Z., Song, W. (2012). Do native parasitic plants cause more damage to exotic invasive hosts than native non-invasive hosts? An implication for biocontrol. *PloS One*, 7(4): e34577
- Lippert, R.D., Hopkins, H.H. (1950). Study of viable seeds in various habitats in mixed prairie. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 53(3): 355–364.
- Lonsdale, W.M. (1999). Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80: 1522–1536.

- Loreau, M. (2000). Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances, *Oikos*, 91: 3–17.
- Luna, T., Vance, L.K. (2017). Great Plains Mixedgrass Prairie -Northwestern Great Plains Mixedgrass Prairie. Montana Field Guide. Montana Natural Heritage Program Retrieved on July 19, 2021. Available from: http://FieldGuide.mt.gov/displayES_Detail.aspx?ES=7114
- MacDougall, A.S., Turkington, R. (2005). Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems?. *Ecology*, 86(1): 42–55.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M., Bazzaz, F.A. (2000). Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10: 689–710.
- Manchester, S.J., Bullock, J.M. (2000). The impacts of non-native species on UK biodiversity and the effectiveness of control. *Journal of Applied Ecology*, 37: 845–864.
- Maragni, L.A., Knapp, A.K., McAllister, C.A. (2000). Patterns and determinants of potential carbon gain in the C3 evergreen *Yucca glauca* (Liliaceae) in a C4 grassland. *American Journal of Botany*, 87(2): 230–236.
- Marler, M.J., Zabinski, C.A., Callaway, R.M. (1999). Mycorrhizae indirectly enhance competitive effects of invasive forb on a native bunchgrass. *Ecology*, 80: 1180–1186.
- Maron, J.L., Vilà, M. (2001). When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos*, 95: 361–373.
- Marron, N., Villar, M., Dreyer, E., Delay, D., Boudouresque, E., Petit, J.M., ... & Brignolas F. (2005). Diversity of leaf traits related to productivity in 31 *Populus deltoides* × *Populus nigra* clones. *Tree Physiology*, 25(4): 425–435.
- Mason, N.W., MacGillivray, K., Steel, J.B., Wilson, J.B. (2003). An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science*, 14(4): 571–578.
- McAlpine, K.G., Lamoureaux, S.L., Timmins, S.M., Wotton, D.M. (2018). Can a reduced rate of herbicide benefit native plants and control ground cover weeds? *New Zealand Journal of Ecology*, 42(2): 204–213.
- Meng, F., Luo, Q., Wang, Q., Zhang, X., Qi, Z., Xu, F., Lei, X., Cao, Y., Chow, W. S., Sun, G. (2016). Physiological and proteomic responses to salt stress in chloroplasts of diploid and tetraploid black locust (*Robinia pseudoacacia* L.). *Scientific Reports*, 6(1): 1–15.

- Messing, R.H., Wright, M.G. (2006). Biological control of invasive species: solution or pollution?. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4(3): 132–140.
- Milotić, T., Suyoto, H.N., Provoost, S., Hoffmann, M. (2017). Herbivore-induced expansion of *Helianthemum nummularium* in grassland–scrub mosaic vegetation: circumstantial evidence for zoochory and indirect grazing impact. *Plant Ecology*, 218(7): 867–884.
- Molnár, Z. (2003). *A Kiskunság száraz homoki növényzete*. TermészetBÚVÁR Alapítvány Kiadó, Bp.
- Monaco, T.J., Weller, S.C., Ashton, F.M. (2002). *Weed Science: Principles and Practices*. 4th ed., John Wiley & Sons, New York.
- Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules, *Functional Ecology*, 24: 867–876.
- Murphy, B.P., Bowman, D.M. (2007). Seasonal water availability predicts the relative abundance of C3 and C4 grasses in Australia. *Global Ecology and Biogeography*, 16(2): 160–169.
- Peterhansel, C., Horst, I., Niessen, M., Blume, C., Kebeish, R., Kürkcüoglu, S., Kreuzaler, F. (2010). Photorespiration. *The Arabidopsis Book/American Society of Plant Biologists*, 8: e0130.
- Peterson, P.M., Hatch, S.L., Weakley, A.S. (2007). *Sporobolus* R. Br. – In: Manual of grasses for North America. (szerk.: Barkworth M.E., Anderton L.A., Capels K.M., Long S., Piep M.B.) Intermountain Herbarium and Utah State University Press, Logan, Utah, US. pp. 212–217.
- Pinke, G., Karácsony, P., Czúcz, B., Botta-Dukát, Z. (2011). Environmental and land-use variables determining the abundance of *Ambrosia artemisiifolia* in arable fields in Hungary. *Preslia*, 83: 219–235.
- Polgár, S. (1933). Neue Beiträge zur Adventivflora von Győr (Westungarn) IV. *Magyar Botanikai Lapok* 32: 71–77.
- Press, M.C., Phoenix, G.K. (2005). Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytologist*, 166(3): 737–751.
- Prider, J., Watling, J., Facelli, J.M. (2009). Impacts of a native parasitic plant on an introduced and a native host species: implications for the control of an invasive weed. *Annals of Botany*, 103(1): 107–115.

- Pyankov, V.I., Ziegler, H., Akhiani, H., Deigele, C., Luetttge, U. (2010). European plants with C4 photosynthesis: geographical and taxonomic distribution and relations to climate parameters. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 163(3): 283–304.
- Pyšek, P. (1995). On the terminology used in plant invasion studies. *Plant Invasions: General Aspects and Special Problems*, 71–81.
- Pyšek, P., Hulme, P.E., Simberloff, D., Bacher, S., Blackburn, T.M., Carlton, J.T., ... Richardson, D.M. (2020). Scientists' warning on invasive alien species. *Biological Reviews*, 95(6): 1511–1534.
- Pyšek, P., Jarošík, V., Hulme, P.E., Pergl, J., Hejda, M., Schaffner, U., Vilà, M., (2012). A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Global Change Biology*, 18: 1725–1737.
- Pyšek, P., Pergl, J., Essl, F., Lenzner, B., Dawson, W., Kreft, H., ... Van Kleunen, M. (2017). Naturalized alien flora of the world: Species diversity, taxonomic and phylogenetic patterns, geographic distribution and global hotspots of plant invasion. *Preslia*, 89(3): 203–274.
- R Core Team (2024). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Reed, H.E., Seastedt, T.R., Blair, J.M. (2005). Ecological consequences of C4 grass invasion of a C4 grassland: a dilemma for management. *Ecological Applications*, 15(5): 1560–1569.
- Reichard, S.E., White, P. (2001). Horticulture as a pathway of invasive plant introductions in the United States. *BioScience*, 51: 103–113.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmanek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D., West, C.J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6(2): 93–107.
- Rosburg, T.R., Jurik, T.W., Glenn-Lewin, D.C. (1994). *Seed banks of communities in the Iowa Loess Hills: ecology & potential contribution to restoration of native grassland*. – In: Spirit of the land, our prairie legacy. (szerk.: Wickett, R.G., Lewis, P.D., Woodliffe, A., Pratt, P.) Proceedings, 13th North American prairie conference; 1992 August 6-9; Windsor, ON: Department of Parks and Recreation: 221–237.
- Ryves, T.B., Clement, E.J., Foster, M.C. (1996). *Alien grasses of the British Isles*. London: BSBI.

- Sage, R.F., Kubien, D.S. (2003). Quo vadis C4? An ecophysiological perspective on global change and the future of C4 plants. *Photosynthesis Research*, 77(2–3): 209–225.
- Saunders, M.E. (2018). Insect pollinators collect pollen from wind-pollinated plants: implications for pollination ecology and sustainable agriculture. *Insect conservation and diversity*, 11(1): 13–31.
- Schemnitz, S.D. (1961). *Ecology of the scaled quail in the Oklahoma Panhandle*. Wildlife Monographs: No. 8. Bethesda, MD: The Wildlife Society: 5-47.
- Seebens, H., Essl, F., Dawson, W., Fuentes, N., Moser, D., Pergl, ... & Blausius, B. (2015). Global trade will accelerate plant invasions in emerging economies under climate change. *Global Change Biology*, 21: 4128–4140.
- Shipley B., Lechowicz M. J. (2000): The functional coordination of leaf morphology and gas exchange in 40 wetland plant species. *Ecoscience*, 7: 183–194.
- Sims, D. A., Gamon, J. A. (2002). Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote Sensing of Environment*, 81(2–3): 337–354.
- Smith, C.S., Lonsdale, W.M. & Fortune, J. (1999). When to ignore advice: invasion predictions and decision theory. *Biological Invasions*, 1: 89–96.
- Snogerup, B. (1983). *Northwest European taxa of Odontites (Scrophulariaceae)*. Finnish Botanical Publ. Board.
- Somodi, I., Vadkerti, Á., Těšitel, J. (2018). *Thesium linophyllon* parasitizes and suppresses expansive *Calamagrostis epigejos*. *Plant Biology*, 20(4): 759–764.
- Somodi, I., Virágh, K., & Podani, J. (2008). The effect of the expansion of the clonal grass *Calamagrostis epigejos* on the species turnover of a semi-arid grassland. *Applied Vegetation Science*, 11(2): 187–192.
- Sonkoly, J., Tóth, E., Balogh, N., Balogh, L., Bartha, D. ... & Török, P. (2022). PADAPT 1.0 – the Pannonian Database of Plant Traits. bioRxiv, doi: <https://doi.org/10.1101/2022.12.05.519136>
- Ssymank, A., Kearns, C. A., Pape, T., & Thompson, F. C. (2008). Pollinating flies (Diptera): a major contribution to plant diversity and agricultural production. *Biodiversity*, 9(1-2): 86–89.
- Stachowicz, J.J., Terwin, J.R., Whitlatch, R.B., Osman, R.W. (2002). Linking climate change and biological invasions: ocean warming facilitates nonindigenous species invasions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(24): 15497–15500.

- Stubbenieck, J., Hatch, S.L., Butterfield, C.H. (1992). *North American range plants, 4th edition*. Lincoln, NE: University of Nebraska Press.
- Sun, J., Li, L., Liu, M., Wang, M., Ding, M., Deng, S., ... & Chen, S. (2010). Hydrogen peroxide and nitric oxide mediate K⁺/Na⁺ homeostasis and antioxidant defence in NaCl-stressed callus cells of two contrasting poplars. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 103, 205–215.
- Szabó, I., Kerckmár, V., Szőnyi, É.H. (2008). Löszpusztarét összehasonlító értékelése fenyérfű (*Bothriochloa ischaemum*) dominanciával a Jaba-völgyben. *Gyepgazdálkodási Közlemények*, 6(1–2): 55–61.
- Szentes, S. (2016). A szürke fenyérfű (*Bothriochloa ischaemum* L.) magyarországi előfordulása és gyepgazdálkodási helyzete (irodalmi áttekintés). *Gyepgazdálkodási Közlemények*, 14(1): 49–60.
- Szentes, S., Penksza, K., Saláta-Falusi, E., Sipos, L., Kozma-Bognár, V., Hoffmann, R., Wagenhoffer, Z. (2025). Effects of *Bothriochloa ischaemum* on the Diversity of Pannonian Sandy Grasslands. *Land*, 14(5): 1107.
- Szentes, S., Sutyinszki, Z., Zimmermann, Z., Szabó, G., Járđi, I., Házi, J., ... & Bartha, S. (2011). A fenyérfű (*Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng 1936) gyep béta-diverzitására gyakorolt hatásainak vizsgálata és értékelése mikrocönológiai módszerekkel. *Tájökológiai Lapok*, 9(2): 469–481.
- Szitár, K., Török, K. (2008). *Short-term effects of herbicide treatment on the vegetation of semiarid sandy oldfields invaded by Asclepias syriaca. L.* – In: Extended abstract in the Proceedings of the 6th European Conference on Ecological Restoration. Ghent, Belgium: Society for Ecological Restoration, pp. 8–12.
- Těšitel, J., Cirocco, R. M., Facelli, J. M., Watling, J. R. (2020). Native parasitic plants: biological control for plant invasions? *Applied Vegetation Science*, 23(3): 464–469.
- Těšitel, J., Mládek, J., Fajmon, K., Blažek, P., & Mudrák, O. (2018). Reversing expansion of *Calamagrostis epigejos* in a grassland biodiversity hotspot: Hemiparasitic *Rhinanthus major* does a better job than increased mowing intensity. *Applied Vegetation Science*, 21(1): 104–112.
- Těšitel, J., Mládek, J., Horník, J., Těšitelová, T., Adamec, V., Tichý, L. (2017). Suppressing competitive dominants and community restoration with native parasitic plants using the hemiparasitic *Rhinanthus alectorolophus* and the dominant grass *Calamagrostis epigejos*. *Journal of Applied Ecology*, 54(5): 1487–1495.

- Thomas, M.B., Reid, A.M. (2007). Are exotic natural enemies an effective way of controlling invasive plants? *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 447–453.
- Thuiller W., Richardson D.M., Midgley G.F. (2007). *Will climate change promote alien plant invasion? In: Biological invasions* (szerk.: Nentwig N.), Ecological Studies, Vol. 193. Springer-Verlag, Berlin, pp. 197–211.
- Tieszen, L. L., Reed, B. C., Bliss, N. B., Wylie, B. K., & DeJong, D. D. (1997). NDVI, C3 and C4 production, and distributions in Great Plains grassland land cover classes. *Ecological Applications*, 7(1): 59–78.
- Tilley, D., St John, L., Ogle, D. (2009). *Plant guide for sand dropseed* (*Sporobolus cryptandrus*). USDA-Natural Resources Conservation Service, Idaho Plant Materials Center, Aberdeen, 4 pp.
- Tilman, D. (2001). Functional diversity. *Encyclopedia of Biodiversity*, 3(1): 109–120.
- Tison, J.M., Jauzein, P., Michaud, H., Michaud, H. (2014). *Flore de la France méditerranéenne continentale (p. 2078)*. Turriers: Naturalia publications.
- Tölgyesi, C., Zalatnai, M., Erdős, L., Bátori, Z., Hupp, N.R., Körmöczi, L. (2015). Unexpected ecotone dynamics of a sand dune vegetation complex following water table decline. *Journal of Plant Ecology*, 9: 40–50.
- Török P., Aradi E. (2017). A new potentially invasive grass, sand dropseed (*Sporobolus cryptandrus*) discovered in sandy areas of Hungary – A call for information on new localities. *Bulletin of the Eurasian Dry Grassland Group*, 35: 24–25.
- Török, P., Migléc, T., Valkó, O., Tóth, K., Kelemen, A., Albert, Á.-J. et al. (2013) New thousand-seed weight records of the Pannonian flora and their application on analysing social behaviour types. *Acta Botanica Hungarica*, 55: 429–472.
- Török, P., Schmidt, D., Bátori, Z., Aradi, E., Kelemen, A., Hábczyus, A. A., ... & Sonkoly, J. (2021). Invasion of the North American sand dropseed (*Sporobolus cryptandrus*)—A new pest in Eurasian sand areas?. *Global Ecology and Conservation*, 32: e01942.
- Török, P., Tóth, E., Tóth, K., Valkó, O., Deák, B., Kelbert, B. et al. (2016). New measurements of thousand-seed weights of species in the Pannonian flora. *Acta Botanica Hungarica*, 58(1–2): 187–198.
- Traveset, A., Richardson, D.M. (2006). Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(4): 208–216.
- Turbelin, A. J., Cuthbert, R. N., Essl, F., Haubrock, P. J., Ricciardi, A., & Courchamp, F. (2023). Biological invasions are as costly as natural hazards. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 21(2): 143–150.

- USDA, NRCS (2021) The PLANTS Database. Greensboro, NC, USA: National Plant Data Team. URL: <http://plants.usda.gov/>
- Valladares, F., Gianoli, E., és Gomez, J. M. (2007). Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 176: 749–763.
- Vallentine, J.F. (1961). *Important Utah range grasses. Extension Circular 281*. Logan, UT: Utah State University. 48 p.
- Vaz, A.S., Kueffer, C., Kull, C.A., Richardson, D.M., Vicente, J.R., Kühn, I., Schröter, M., Hauck, J., Bonn, A., Honrado, J.P. (2017). Integrating ecosystem services and disservices: insights from plant invasions. *Ecosystem Services*, 23: 94–107.
- Vilà, K., Corbin, J.D., Dukes, J.S., Pino, J., Smith, S.D. (2007). *Linking plant invasion to environmental change*. – In: Terrestrial ecosystems in a changing world. (szerk.: Candell J., Pataki D., Pitelka L.) Springer, Berlin, pp. 115–124.
- Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology, *Ecology*, 89: 2290–2301.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., és Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5): 882–892.
- Voigt, P.W., Oaks, W. (1985). *Lovegrasses, dropseeds, and other desert and subtropical grasses*. – In: Range plant improvement in western North America: Proceedings of a symposium at the annual meeting of the Society for Range Management; 1985 February 14; Salt Lake City, UT. Denver, CO: Society for Range Management, pp. 70–79.
- Watling, J. R., Press, M. C. (2001). Impacts of infection by parasitic angiosperms on host photosynthesis. *Plant Biology*, 3(03): 244–250.
- Watson, L., Dallwitz, M.J. (1992). The grass genera of the world: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval; including synonyms, morphology, anatomy, physiology, phytochemistry, cytology, classification, pathogens, world and local distribution, and references. Version: 12th August 2014. <http://delta-intkey.com>
- Weber, E. (2017). *Invasive plant species of the world: a reference guide to environmental weeds*. 2nd ed., CABI, Wallingford, Boston, 581 pp.
- Westoby, M. (1998). A leaf–height–seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213–227.

- Westphal, M.I., Browne, M., MacKinnon, K., Noble, I. (2008). The link between international trade and the global distribution of invasive alien species. *Biological Invasions*, 10: 391–398.
- Williams, D.G., Baruch, Z. (2000). African grass invasion in the Americas: ecosystem consequences and the role of ecophysiology. *Biological Invasions*, 2(2): 123–140.
- Wilson, J.R., Dormontt, E.E., Prentis, P.J., Lowe, A.J., Richardson, D.M. (2009). Something in the way you move: dispersal pathways affect invasion success. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(3): 136–144.
- Wittenberg, R. & Cock, M.J.W. (2001). *Invasive Alien Species: A Toolkit for Best Prevention and Management Practices*. CAB International, Wallingford, UK.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M. (2001). Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats, *Functional Ecology*, 15: 423–434.
- Zólyomi, B., Fekete, G. (1994). The Pannonian loess steppe: differentiation in space and time. *Abstracta Botanica*, 18: 29–41.

8. Összefoglalás

Az inváziós növényfajok között kiemelkedő veszélyt jelentenek az évelő, C4-es fotoszintézist folytató fűfajok, melyek terjedését az éghajlat felmelegedésével egyre gyakoribbá váló aszályok, illetve az ezek nyomán pusztító tüzek erősen segítik. Vizsgálataink fókuszában egy észak-amerikai eredetű fűfaj, a homoki prérifű (*Sporobolus cryptandrus*, a továbbiakban „prérifű”) állt. Első magyarországi észlelése óta a prérifű jelentős területen özönlötte el az inváziós növények által egyébként is erősen veszélyeztetett hazai nyílt homoki gyepeket. Első megközelítésben arra kerestük a választ, hogy a prérifű növekvő abundanciája mentén (i) hogyan változik az érintett közösségek sokfélesége és összetétele a faj őshonos (észak-amerikai) és idegenhonos (magyarországi) elterjedési területén; illetve hogy (ii) tapasztalunk-e eltérést a prérifű által előzőnlőtt növényközösségek őshonos és idegenhonos állományainak ökológiai funkciói között.

A prérifű ökológiai hatásának vizsgálatához párhuzamosan mértünk fel prérifüves homoki gyepeket Észak-Amerikában és Magyarországon, a prérifű egyedsűrűségének növekvő grádiense mentén. Mivel a vizsgált észak-amerikai és magyarországi területek flórája között minimális faji átfedést tapasztaltunk, a kapott vegetációs adatokat jellegalapú módszerekkel dolgoztuk fel. Olyan jellegeket vontunk az elemzésbe, melyek a feljegyzett növényfajok kompetíciós képességét (LA, SLA, magasság, ezermagtömeg), a teljes növényközösség ellenállóképességét és zavartságát (életforma típus), illetve a közösséghez kapcsolható ökoszisztéma-szolgáltatásokat (virágzási idő kezdete és vége, megporzás típusa) határozzák meg. Az elemzés során külön vizsgáltuk a közösségek tulajdonságait (i) a prérifűvel együtt és (ii) a prérifűvet kihagyva az elemzésből.

Eredményeink szerint a prérifű jelentősen csökkenti az előzőnlőtt magyar gyepek sokféleségét és átalakítja azok összetételét. Az egyes funkcionális jellegek vizsgálata arra is rávilágított, hogy a prérifű térnyerése ugyan az őshonos elterjedési területén is hasonló irányba tolja el a közösségszintű átlagértékeket (SLA, magasság, ezermagtömeg, rovarmegporzású fajok borítása), mint a számára idegenhonos gyepeken, azonban idegenhonosként intenzívebb változást okoz. A prérifű őshonos elterjedési területén a forrásokat gyorsan kiaknázó, rövid élettartamú, vagy hatékonyan raktározó fajok között ért el nagyobb borítást, ezzel szemben Magyarországon a jó kompetíciós képességű vagy zavarástűró, degradációt jelző, részben szintén idegenhonos fajok képesek felvenni a versenyt a prérifűvel. Visszaszorítva az egyéb évelő és a rovarmegporzású fajokat, a prérifű inváziós fajként feltételezhetően a táplálkozási hálózat magasabb szintjein is kárt okoz.

Látva a faj gyors terjedését, különösen indokolt, hogy hatékony eszközt találjunk a visszaszorítására.

A prérifű idegenhonos állományainak kontrollálására tett mechanikai és vegyszeres kezelési kísérletek nem bizonyultak elég hatékonyak, ezért egy, az előzőnlőtt gyepeken még nem próbált módszer, a biológiai kontroll tesztelése mellett döntöttünk. A prérifű által előzőnlőtt magyarországi gyepeken legnagyobb abundanciával előforduló féllélősködő növény a sárga fogfű (*Odontites luteus*, a továbbiakban „fogfű”). Ezért egy mezokozmosz kísérletben vizsgáltuk, milyen hatékonysággal alkalmazható ez a faj a prérifű állományainak visszaszorítására, összehasonlítva az előzőnlőtt gyepeken őshonos állományalkotó fűfaj, a magyar csenkeszre (*Festuca vaginata*, továbbiakban „csenkesz”) gyakorolt hatásokkal. Kísérletünk keretében a következő kérdésekre kerestük a választ: (i) A fogfű jelenléte hogyan befolyásolja a prérifű és a csenkesz életképességét? (ii) Milyen kompetitív interakciót figyelhetünk meg az idegenhonos prérifű és az őshonos csenkesz között, és ezt hogyan módosíthatja a fogfű?

A biológiai védekezés lehetőségét magasságyásokban vizsgáltuk, melyekbe hat különböző kombinációban vetettük a vizsgált növényfajokat: a két potenciális gazdafaj (prérifű és csenkesz) önmagában nevelt állományai referenciaként szolgáltak, a fűfajok együtt nevelt állományaival a kompetíciós viszonyukat modelleztük, a féllélősködővel (fogfű) együtt vetve (külön a két gazdafajjal) a parazitizmus hatásának vizsgálatára nyílt lehetőségünk, míg a három fajt együtt vetve a parazitizmus és kompetíció kölcsönhatását akartuk megérteni. A vizsgált fajok életképességét a földfeletti biomassa-produkció mellett a gazdafajnak szánt fűfajok esetében a fotoszintetikus aktivitásukat (klorofill *a* és *b*, illetve a RUBISCO fehérje koncentrációja) és a stresszválaszukat mutató élettani jelek (antocianin- és malondialdehid-koncentráció, valamint az elektrolitszivárgás mértéke) mérésével értékeltük.

A fogfű ugyanolyan jó gazdaszervezetként ismerte fel a prérifűvet, mint az őshonos csenkeszt, majdnem felére csökkentve a prérifű és a csenkesz biomassa-produkcióját is. A két fűfaj egymás biomasszáját is jelentősen csökkentette, viszont míg a csenkesz jelenléte a prérifű biomasszájában csupán 29,4 %-os csökkenést okozott, a prérifű hatására 72,0 %-kal csökkent a csenkesz biomassa-produkciója. A potenciális gazdafajok együttes előfordulása esetén a fogfű feltehetően a prérifűvet részesíti előnyben a csenkessel szemben, ugyanis ekkor nem okozott további csökkenést a csenkesz biomassa-produkciójában. A prérifű fotoszintetikus aktivitását nem befolyásolta a másik két faj jelenléte, azonban a csenkesz esetében a fogfű hatására mind a klorofilltartalom, mind a RUBISCO-koncentráció

csökkent. A stresszválasz mértékének változásáról a vizsgált élettani jellemzők igen árnyalt képet adtak. Az antocianin-koncentráció egyik fűfaj leveleiben sem nőtt a fogfű jelenlétében, azonban egymás mellett kölcsönösen növelték a másik faj leveleinek antocianin-koncentrációját. Ezzel szemben a prérifű és a csenkesz levelek malondialdehid-tartalma is nőtt a fogfű jelenlétében, míg egymásra nem voltak szignifikáns hatással. A prérifű sejtjein sem a fogfű, sem a csenkesz jelenlétében nem tapasztaltunk növekvő elektrolit-szivárgást. Ezzel szemben a csenkesz esetében a fogfű növelte az elektrolit-szivárgás mértékét, és a prérifű is marginálisan szignifikáns növekedést okozott.

Eredményeink szerint kísérleti ágyásos körülmények között ugyan a fogfű erősebb negatív hatást gyakorolt az őshonos csenkeszre, mint az idegenhonos prérifűre, azonban azt is bizonyítottuk, hogy a három faj együttes előfordulásakor a fogfű nem erősíti a prérifű kompetíciós nyomását. Elképzelhető tehát, hogy az előzőnlőtt gyepeken kivette a fogfű mérsékeli annyira az inváziós prérifű hatását, hogy teret nyithasson egyes őshonos fajok visszatelepedésének, vagy megőrizze azok kisebb populációit. Rovarmegporzású, nyáron virágzó növényfajként ráadásul a fogfű még akkor is kedvezően befolyásolja az előzőnlőtt gyepek funkcionális jellemzőit, ha nem járul hozzá az őshonos fajok térnyeréséhez.

9. Summary

Biological invasion is among the main threats to native biodiversity and ecosystem service provisioning. Here we focused on a C4 perennial grass species of North American origin, *Sporobolus cryptandrus* (hereafter *Sporobolus*). Since its first detection in Hungary, *Sporobolus* has invaded a significant area of open sandy grasslands, which are already highly threatened by invasive plant species. We answered the following questions: (i) How does the increasing abundance of *Sporobolus* affect the diversity and composition of plant communities in its non-native (Hungarian) range compared to its native (North American) range? (ii) How does the increasing abundance of *Sporobolus* influence the functional community characteristics in the two regions?

To investigate the ecological impact of *Sporobolus*, we surveyed grassland patches in its native, North American range, and in the newly colonised Hungarian range in parallel. We established 1 m × 1 m plots in each study site in a stratified random manner along an increasing gradient of *Sporobolus* cover. As we found minimal species overlap between the flora of the North American and Hungarian study areas, we processed the resulting vegetation data using a trait-based approach. We involved traits that are widely used to trace

community-level changes and responses, and supposedly reflect ecosystem functions. Ecosystem functions are determined by whole plant communities but the direct effects of *Sporobolus* may be better understood if scrutinizing only the rest of the vegetation along the *Sporobolus* cover gradient. Therefore, we performed the analysis in two ways: (i) using whole vegetation data sets together with *Sporobolus*, and (ii) reduced data sets by omitting *Sporobolus*.

Our results showed that taxonomic diversity declined more sharply with increasing *Sporobolus* cover in the non-native range than in the native range, and several of the functional properties (SLA, height, seed weight, cover of insect-pollinated species) also reacted more intensely to the cover gradient, indicating abrupt functional transformation of the invaded ecosystem. Unlike overall functional diversity, the analysis of individual traits proved to be more useful in understanding the functional changes associated with the invasion. Trait CWMs were heavily modified along the gradient of *Sporobolus* cover, and in many cases the changes were stronger in the non-native range, where resident species were naïve to *Sporobolus*. In its native range, *Sporobolus* had higher abundance in communities consisting of species with high SLA and seed mass, short stature and a short-lived life form. In the non-native range, not only high photosynthetic and growth rate, but also tall stature was necessary for plant species to persist in sites dominated by *Sporobolus*. In invaded Hungarian grasslands, increasing *Sporobolus* cover was associated with a low proportion/amount of insect-pollinated plant species, potentially leading to a cascading negative effect on native pollinators. Owing to the potential transformative effects of *Sporobolus* on the plant communities in its non-native range, there is an urgent need for interventions to reduce its abundance where already established.

Attempts to control *Sporobolus* by mechanical and chemical tools have not been effective enough, so we decided to test a method that has not yet been tried in invaded grasslands of Hungary, namely biological control. The most abundant hemiparasite in the open sand grasslands of the region is *Odontites luteus* (hereafter *Odontites*). In a mesocosm design experiment, we tested the effectiveness of *Odontites* in controlling *Sporobolus*, compared to effects on the main native host, *Festuca vaginata* (hereafter *Festuca*). We asked the following questions: (i) How does the presence of *Odontites* affect the productivity and physiological stress levels of the two potential host species? (ii) How do *Sporobolus* and *Festuca* interact with each other in the presence or absence of *Odontites*?

To test the effectiveness of *Odontites* as a biocontrol agent against *Sporobolus*, we prepared 1 m × 1 m flowerbeds, where we sowed *Sporobolus*, *Odontites* and *Festuca* in all

possible combinations (except *Odontites* alone). In addition to above-ground biomass production, we modelled the viability of the host grass species by measuring their photosynthetic capacity (chlorophyll a, chlorophyll b and RUBISCO concentrations) and physiological traits indicating their stress response (anthocyanin and malondialdehyde concentrations, and electrolyte leakage).

Under experimental conditions, vital *Odontites* stands developed in all raised beds where we sowed it, and *Sporobolus* and *Festuca* proved to be equally suitable hosts for it. The hemiparasite almost halved the biomass of both *Sporobolus* and *Festuca*. Grown together, the two grasses reduced each other's biomass, but the negative effect of *Sporobolus* on *Festuca* was stronger than vice versa. Although the increasing anthocyanin concentration indicates stronger stress responses in both *Sporobolus* and *Festuca* when they were grown together without *Odontites*, and the malondialdehyde concentration increased in both of the potential hosts under the pressure of the hemiparasite, *Odontites* increased electrolyte leakage rate and thus stress response only in *Festuca*. As a C4 bunchgrass, *Sporobolus* is able to metabolize more efficiently in a dry environment compared to the C3 *Festuca*, and thus the hemiparasite may strain its metabolism to a lesser extent. The competitive advantage of *Sporobolus* over *Festuca* was also evident in stands sown without *Odontites*, however, when the two potential host species co-occur, *Odontites* is likely to prefer *Sporobolus* to *Festuca*, as *Odontites* did not cause a further reduction in the biomass production of *Festuca*.

In Hungarian *Sporobolus* invasions, competitive exclusion may be responsible for the strong loss of species diversity. Our results show that, although *Odontites* had a stronger negative effect on the native *Festuca* under experimental conditions, it does not enhance the competitive pressure of the invasive *Sporobolus*. Native parasites or hemiparasites are generally not able to completely eradicate the population of the alien host species, but they can significantly reduce the density and extent of its population, thus allowing for a partial regeneration of native vegetation. As an insect-pollinated, summer-flowering species, *Odontites* has a beneficial effect on the functional characteristics of invaded grasslands even if it does not contribute to the recolonization of native species. In conclusion, *Odontites* may have the potential to at least partially mitigate the invasion of *Sporobolus*, and reduce its strong transformative effect.

10. Fűgélék

1. melléklet A Montanában (USA) felmért gyepek fajlistája.

<i>Agropyron cristatum</i>	<i>Iva xanthiifolia</i>
<i>Alyssum desertorum</i>	<i>Koeleria pyramidata</i>
<i>Amsinckia lycopsoidea</i>	<i>Lactuca serriola</i>
<i>Androsace montana</i>	<i>Lepidium densiflorum</i>
<i>Aristida purpurea</i>	<i>Linaria dalmatica</i>
<i>Artemisia dracunculus</i>	<i>Lithospermum ruderae</i>
<i>Artemisia frigida</i>	<i>Machaeranthera tanacetifolia</i>
<i>Artemisia tridentata</i>	<i>Melilotus officinalis</i>
<i>Bassia scoparia</i>	<i>Myosotis stricta</i>
<i>Bromus japonicus</i>	<i>Nassella viridula</i>
<i>Bromus tectorum</i>	<i>Opuntia fragilis</i>
<i>Carduus nutans</i>	<i>Oryzopsis hymenoides</i>
<i>Centaurea stoebe</i>	<i>Plantago patagonica</i>
<i>Chenopodium album</i>	<i>Poa compressa</i>
<i>Chondrosium gracile</i>	<i>Poa pratensis</i>
<i>Chrysothamnus viscidiflorus</i>	<i>Poa secunda</i>
<i>Clematis ligusticifolia</i>	<i>Polycnemum majus</i>
<i>Descurainia sophia</i>	<i>Polygonum aviculare</i>
<i>Elymus smithii</i>	<i>Potentilla gracilis</i>
<i>Elymus spicatus</i>	<i>Ratibida columnifera</i>
<i>Ericameria nauseosa</i>	<i>Salsola kali</i>
<i>Erigeron canadensis</i>	<i>Salsola kali subsp. tragus</i>
<i>Euphorbia maculata</i>	<i>Sisymbrium altissimum</i>
<i>Filago arvensis</i>	<i>Sisymbrium loeselii</i>
<i>Gaura coccinea</i>	<i>Sphaeralcea coccinea</i>
<i>Grindelia squarrosa</i>	<i>Sporobolus cryptandrus</i>
<i>Helianthus annuus</i>	<i>Taraxacum campyloides</i>
<i>Heterostipa comata</i>	<i>Tragopogon dubius</i>
<i>Heterotheca villosa</i>	<i>Verbena bracteata</i>
<i>Hordeum jubatum</i>	

2. melléklet A Magyarországon felmért gyepek fajlistája.

<i>Achillea collina</i>	<i>Cynoglossum officinale</i>
<i>Alkanna tinctoria</i>	<i>Dactylis glomerata</i>
<i>Allium vineale</i>	<i>Dianthus polymorphus</i>
<i>Alyssum alyssoides</i>	<i>Echium vulgare</i>
<i>Alyssum tortuosum</i>	<i>Elymus repens</i>
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	<i>Equisetum ramosissimum</i>
<i>Anchusa officinalis</i>	<i>Erigeron annuus</i>
<i>Anthemis ruthenica</i>	<i>Erigeron canadensis</i>
<i>Apera spica-venti</i>	<i>Erodium cicutarium</i>
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	<i>Eryngium campestre</i>
<i>Artemisia campestris</i>	<i>Erysimum diffusum</i>
<i>Asclepias syriaca</i>	<i>Euphorbia cyparissias</i>
<i>Asperula cynanchica</i>	<i>Euphorbia seguieriana</i>
<i>Ballota nigra</i>	<i>Falcaria vulgaris</i>
<i>Bassia laniflora</i>	<i>Fallopia convolvulus</i>
<i>Berteroa incana</i>	<i>Festuca pseudovina</i>
<i>Bothriochloa ischaemum</i>	<i>Festuca rupicola</i>
<i>Bromus squarrosus</i>	<i>Festuca vaginata</i>
<i>Bromus tectorum</i>	<i>Festuca wagneri</i>
<i>Buglossoides arvensis</i>	<i>Galium verum</i>
<i>Calamagrostis epigejos</i>	<i>Gypsophila paniculata</i>
<i>Carex liparocarpos</i>	<i>Helianthemum ovatum</i>
<i>Carex stenophylla</i>	<i>Hieracium bauhini</i>
<i>Celtis occidentalis</i>	<i>Koeleria glauca</i>
<i>Cenchrus spinifex</i>	<i>Koeleria pyramidata</i>
<i>Centaurea arenaria</i>	<i>Lappula squarrosa</i>
<i>Centaurea scabiosa subsp. sadleriana</i>	<i>Linaria genistifolia</i>
<i>Cerastium semidecandrum</i>	<i>Medicago falcata</i>
<i>Chenopodium album</i>	<i>Medicago lupulina</i>
<i>Chondrilla juncea</i>	<i>Medicago minima</i>
<i>Consolida regalis</i>	<i>Minuartia glomerata</i>
<i>Convolvulus arvensis</i>	<i>Minuartia verna</i>
<i>Crataegus monogyna</i>	<i>Muscari neglectum</i>
<i>Crepis foetida subsp. rhoeadifolia</i>	<i>Nigella arvensis</i>
<i>Cynodon dactylon</i>	<i>Oenothera biennis</i>

Petrorhagia prolifera
Picris hieracioides
Plantago indica
Plantago lanceolata
Poa angustifolia
Poa bulbosa
Polygonum arenarium
Populus alba
Potentilla argentea
Potentilla incana
Robinia pseudoacacia
Rubus caesius
Rumex acetosella
Salsola kali
Saponaria officinalis
Scabiosa ochroleuca
Scirpoides holoschoenus
Secale sylvestre
Setaria pumila
Setaria viridis
Silene conica
Silene latifolia subsp. alba

Silene otites
Sporobolus cryptandrus
Stipa borysthena
Stipa capillata
Taraxacum campyloides
Teucrium chamaedrys
Thesium arvense
Thymus pannonicus
Tragopogon dubius
Tragopogon orientalis
Tragus racemosus
Tribulus terrestris
Trifolium campestre
Verbascum lychnitis
Verbascum phlomoides
Veronica arvensis
Veronica praecox
Veronica prostrata
Vicia grandiflora
Vicia villosa
Viola rupestris

11. Közlemények

11.1. A fokozatszerzés alapjául szolgáló közlemények

Hábenczyus A. A., Biró C., Tölgyesi Cs. (2025): Manual soil resmoothing after wild boar rooting enables resuming mowing management in hay meadows without hindering vegetation recovery. *Rangeland Ecology & Management*, 100: 126–132. **Q1; IF: 2,4**

Hábenczyus A. A., Tölgyesi Cs., Pál R., Kelemen A., Aradi E., Bátori Z., Sonkoly J., Tóth E., Balogh N., Török P. (2022): Increasing abundance of an invasive C4 grass is associated with larger community changes away than at home. *Applied Vegetation Science*, 25(2): 1-11. **Q1; IF: 2,8**

11.2. A doktori értekezés témájához szorosan kapcsolódó közlemények

Tölgyesi Cs., Hábenczyus A. A., Molnár F., Bán K. A., Lőrincz Á., Frei K., Bátori Z., Erdős L., Czékus Z., Ördög A., Kovács K. T., Török P., Poór P. (2025): Promising biocontrol effects of a native hemiparasitic plant against an invasive alien C4 grass. *Scientific Reports*, bírálat alatt. **Q1; IF: 3,8**

Hábenczyus A. A., Tölgyesi Cs., Pál R., Kelemen A., Aradi E., Bátori Z., Sonkoly J., Tóth E., Balogh N., Török P. (2022): Increasing abundance of an invasive C4 grass is associated with larger community changes away than at home. *Applied Vegetation Science*, 25(2): 1-11. **Q1; IF: 2,8**

11.3. További szakmai anyagok

Tölgyesi Cs., Kelemen A., Bátori Z., Hábenczyus A. A., Sonkoly J., Kiss R., Tóth K., Havadtői K., Varga A., Tóth B., Erdős L., Török P. (2025): Herb layer vegetation patterns of silvopastoral systems: the interactive role of succession, disturbance and seed bank. *Agroforestry Systems*, 99(8), 1–15. **Q1; IF: 2,2**

Lőrincz Á., Frei K., Hábenczyus A. A., Ratkai B., Lőrinczi G., Kelemen A., Tölgyesi Cs., Bátori Z., Maák I. E. (2025). Contrasting trait-based assembly mechanisms on different trophic levels: ants and plants on wood-pastures. *Oecologia*, 207(10), 166. **Q1; IF: 2,3**

Hábenczyus A. A., Süveges K. (2024): Néhány adat Szeged flórájához. *Botanikai Közlemények*, 111(1): 1-15. **Q2**

Hábenczyus A. A., Weiterová I., Foremnik K., Jakob A., Khopkar S., Kumar A., Lazăr A., Paganeli B., Samraoui K. R., Sidwell J., Hrček J., Lepš J., Segrestin J. (2024): Long-term effects of meadow management on seed bank diversity and composition. *Journal of Vegetation Science*, 35(3): e13282. **Q1; IF: 2,2**

Lőrincz Á., Hábenczyus A. A., Kelemen A., Ratkai B., Tölgyesi Cs., Lőrinczi G., Kelemen A., Ratkai B., Tölgyesi Cs., Lőrinczi G., Frei K., Bátori Z., Maák I. E. (2024): Wood-pastures promote environmental and ecological heterogeneity on a small spatial scale. *Science of The Total Environment*, 906: 167510. **D1; IF: 8,2**

- Lukács K., Tóth Á., Kiss R., Deák B., Rádai Z., Tóth K., Kelemen A., Bátori Z., Hábenczyus A. A., Tölgyesi Cs., Migléc T., Godó L., Valkó O. (2024): The ecological footprint of outdoor activities: Factors affecting human-vectored seed dispersal on clothing. *Science of the Total Environment*, 906: 167675. **D1; IF: 8,2**
- Tölgyesi Cs., Tóth V., Hábenczyus A. A., Frei K., Tóth B., Erdős L., Török P., Bátori, Z. (2024): Suppressing the invasive common milkweed (*Asclepias syriaca* L.) saves soil moisture reserves. *Biological Invasions*, 26(8): 2791-2799. **Q1; IF: 2,8**
- Bátori Z., Valkó O., Vojtkó A., Tölgyesi Cs., Farkas T., Hábenczyus A. A., Tóth Á., Li G., Rádai Z., Dulai S., Barta K., Erdős L., Deák B. (2023). Environmental heterogeneity increases the conservation value of small natural features in karst landscapes. *Science of the Total Environment*, 872, 162120. **D1; IF: 8,2**
- Gallé R., Tölgyesi Cs., Szabó Á. R., Korányi D., Bátori Z., Hábenczyus A. A., Török E., Révész K., Torma A., Gallé-Szpisjak N., Lakatos T., Batáry P. (2023): Plant invasion and fragmentation indirectly and contrastingly affect native plants and grassland arthropods. *Science of the Total Environment*, 903. 166199. **D1; IF: 8,2**
- Ho K. V., Čuk M., Šikuljak T., Kröel-Dulay Gy., Bátori Z., Tölgyesi Cs., Fűrész A., Török P., Hábenczyus A. A., Hegyesi A., Coşgun L. Z., Erdős, L. (2023). Forest edges revisited: Species composition, edge-related species, taxonomic, functional, and phylogenetic diversity. *Global Ecology and Conservation*, 46: e02625. **Q1; IF: 3,5**
- Sonkoly J., Tóth E., Balogh N., Balogh L., Bartha D., Csendesné Bata K., Bátori Z., Békefi N., Botta-Dukát Z., Bölöni J., Csecserits A., Csiky J., Csontos P., Dancza I., Deák B., Dobolyi Z. K., E-Vojtkó Anna, Gyulai F., Hábenczyus A. A., ... & Török, P. (2023): PADAPT 1.0—the Pannonian dataset of plant traits. *Scientific Data*, 10(1): 742. **D1; IF: 5,8**
- Tölgyesi Cs., Hábenczyus A. A., Kelemen A., Török P., Valkó O., Deák B., Erdős L., Tóth B. Gy., Csikós N., Bátori Z. (2023): How to not trade water for carbon with tree planting in water-limited temperate biomes?. *Science of the Total Environment*, 856: 158960. **D1; IF: 8,2**
- Tölgyesi Cs., Kelemen A., Bátori Z., Kiss R., Hábenczyus A. A., Havadtői K., Varga A., Erdős L., Frei K., Tóth B., Török, P. (2023): Maintaining scattered trees to boost carbon stock in temperate pastures does not compromise overall pasture quality for the livestock. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 351: 108477. **D1; IF: 6,0**
- Török P., Espinoza Ami F. D., Tóth K., Díaz Cando P., Guallichico Suntaxi L. G., McIntosh-Buday A., Hábenczyus A. A., Törő-Szijgyártó V., Kovacsics-Vári G., Tölgyesi Cs., Tóthmérész B., Sonkoly, J. (2023): Accumulated soil seed bank of the invasive sand dropseed (*Sporobolus cryptandrus*) poses a challenge for its suppression. *Land Degradation & Development*, 35(13): 4105-4120. **D1; IF: 3,6**
- Visztra G. V., Frei K., Hábenczyus A. A., Soóky A., Bátori Z., Laborczi A., Csikós N., Szathmári G., Szilassi, P. (2023): Applicability of Point-and Polygon-Based Vegetation Monitoring Data to Identify Soil, Hydrological and Climatic Driving Forces of Biological Invasions—A Case Study of *Ailanthus altissima*, *Elaeagnus angustifolia* and *Robinia pseudoacacia*. *Plants*, 12(4): 855. **Q1; IF: 4,0**

- Bátori Z., Gallé R., Gallé-Szpisjak N., Császár P., Nagy D. D., Lőrinczi G., Torma A., Tölgyesi Cs., Maák I. E., Frei K., Hábenczyus A. A., Hornung E. (2022): Topographic depressions provide potential microrefugia for ground-dwelling arthropods. *Elementa: Science of the Anthropocene*, 10(1): 00084. **Q1; IF: 3,9**
- McIntosh-Buday A., Sonkoly J., Takács A., Balogh N., Kovacsics-Vári G., Teleki B., Süveges K., Tóth K., Hábenczyus A. A., Lukács B. A., Lovas-Kiss Á., Löki V., Tomasovszky A., Tóthmérész B., Török P., Tóth, E. (2022). New data of plant leaf traits from Central Europe. *Data in Brief*, 42: 108286. **Q2; IF: 1,2**
- Szilassi P. D., Víztra G. V., Soóky A., Bátori Z., Hábenczyus A. A., Tölgyesi Cs., Balogh M. B. (2022): Towards an understanding of the geographical background of plants invasion as a natural hazard: a case study in Hungary. *Geographica Pannonica*, 26(3). **Q2; IF: 1,8**
- Tölgyesi Cs., Vadász Cs., Kun R., Csathó A. I., Bátori Z., Hábenczyus A. A., Erdős L., Török P. (2022): Post-restoration grassland management overrides the effects of restoration methods in propagule-rich landscapes. *Ecological Applications*, 32(1): e02463. **D1; IF: 5,0**
- Szilassi P., Soóky A., Bátori Z., Hábenczyus A. A., Frei K., Tölgyesi Cs., van Leeuwen B., Tobak Z., Csikós N. (2021). Natura 2000 areas, road, railway, water, and ecological networks may provide pathways for biological invasion: A country scale analysis. *Plants*, 10(12): 2670. **Q1; IF: 4,7**
- Török P., Schmidt D., Bátori Z., Aradi E., Kelemen A., Hábenczyus A. A., Díaz Cando P. E., Tölgyesi Cs., Tóth E., Matus G., Táboriská J., Sramkó G., Lackó L., Jordán S., McIntosh-Buday A., Kovacsics-Vári G., Sonkoly, J. (2021): Invasion of the North American sand dropseed (*Sporobolus cryptandrus*)—A new pest in Eurasian sand areas?. *Global Ecology and Conservation*, 32: e01942. **Q1; IF: 4,0**
- Tölgyesi Cs., Török P., Hábenczyus A. A., Bátori Z., Valkó O., Deák B., Tóthmérész B., Erdős L., Kelemen A. (2020): Underground deserts below fertility islands? Woody species desiccate lower soil layers in sandy drylands. *Ecography*, 43(6): 848-859. **D1; IF: 6,0**
- Tölgyesi Cs., Bátori Z., Deák B., Erdős L., Hábenczyus A. A., Kukla L. S., Török P., Valkó O., Kelemen A. (2021): A homokfásítás alkonya és az ártérfásítás hajnala. *Természetvédelmi Közlemények*, 27: 126-144.
- Király G., Hohla M., Süveges K., Hábenczyus A. A., Barina Z., Király A., Lukács B. A., Türke I. J., Takács, A. (2019): TAXONOMICAL AND CHOROLOGICAL NOTES 10 (98-110). *Studia botanica hungarica*, 50(2).

Kumulatív impakt faktor: 109,0

MTMT azonosító: 10074146