

37. OTDK Biológia Szekció

**Természetes és antropogén zavarások
mikrorefúgiumokra gyakorolt hatásai: a töbrök
talaj-mikrobiótája és növényzete**

Krivács Zsófia

Biológus MSc szakos hallgató, I. évfolyam

Szegedi Tudományegyetem

Természettudományi és Informatikai Kar

Ökológiai Tanszék

Témavezetők:

Dr. habil. Bátori Zoltán,
egyetemi docens

Frei Kata,
PhD hallgató

Szeged

2025

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés	3
2. Célkitűzések	7
3. Anyagok és módszerek.....	8
3.1 Vizsgálati terület	8
3.2 Mintavételezés	9
3.3 DNS kivonás, Illumina MiSeq szekvenálás és bioinformatikai kiértékelés	11
3.4 Adatok elemzése	11
4. Eredmények	13
4.1 Környezeti tényezők.....	13
4.2 Talaj-mikrobióta.....	16
4.3 Növényzet.....	18
5. Diskusszió	22
5.1 Környezeti tényezők.....	22
5.2 Talaj-mikrobióta.....	23
5.3 Növényzet.....	24
5.4 Természetvédelmi vonatkozások.....	25
6. Konklúzió	27
7. Irodalomjegyzék	28
8. Köszönetnyilvánítás	32
Függelék.....	33

1. Bevezetés

Jelenlegi ismereteink szerint a Föld történetében öt alkalommal következett be tömeges kihalás, a legutolsó a dinoszauruszok korának végét jelentette, körülbelül 66 millió évvel ezelőtt (Barnosky, 2015). A hatodik tömeges kihalási hullám jelenleg már zajlik (Ceballos és mtsai. 2023). Ez az első olyan kihalási esemény, amelyben a *Homo sapiens* szerepet játszik, és a fajok eltűnése folyamatosan gyorsul. A jelenlegi kihalási sebesség többszöröse annak, mint ami a korábbi, az emberi hatások nélküli utolsó egymillió évben tapasztalható volt. 1500 óta a négylábúak főosztályának (ide tartoznak az emlősök, madarak, hüllők és kételtűek) két rendje, 10 családja és 73 nemzetsége halt ki. Az elmúlt öt évszázadban kihalt nemzetségek eltűnéséhez mintegy 18000 évre lett volna szükség az emberi jelenlét nélkül. A kihalások befolyásolják a bioszféra működését, hatással vannak az ökoszisztémák működésére és szolgáltatásaira.

A kihalási válság tehát mind a fajokat, mind pedig az egyes populációkat érinti, és habár a populációvesztés kevésbé kiemelt téma, a populációk eltűnése a fajok kihalásának előszobája (Hughes és mtsai. 1997). A biodiverzitás az emberiség számára is kiemelt jelentőségű, gyakran a fajok nagy számú populációin alapul, mert az egyes populációk általában egy ökoszisztéma adott szolgáltató elemének mennyiségét határozzák meg. Ilyen szolgáltatások többek között a tengeri élelmiszer, faanyag, árvizek és szárazság enyhítése, jó minőségű talaj létrehozása vagy a biogeokémiai ciklusok szabályozása.

Az emberi tevékenység, mint például az üvegházhatású gázok kibocsátása, élőhelypusztítás, szennyezések, túlhalászás és inváziós fajok terjesztése tovább súlyosbítja a problémát (Ceballos és mtsai. 2010). A légkörben jelenlévő metán, szén-dioxid, dinitrogén-oxid, ózon és a többi üvegházhatású gáz koncentrációjának és arányának megváltozása miatt az éghajlat is átalakulóban van Földünkön. A globális átlaghőmérséklet trendszerű emelkedése a 20. század elején kezdődött (Mikhaylov és mtsai. 2020). A klímaváltozás jelenleg az egyik legfenyegetőbb veszélyforrás bolygónk biodiverzitására nézve (Malcolm és mtsai. 2006). Mindazonáltal a megfelelő természetvédelmi intézkedések lehetőséget teremthetnek arra, hogy a hatodik kihalási hullám ne öltön olyan mértéket, mint a korábbi kihalási események (Eldredge, 2001). Ehhez nélkülözhetetlen azoknak a területeknek az azonosítása is, ahol a fajok hosszabb ideig túlélhetik a felmelegedés káros hatásait.

A menedékhelynek vagy refúgiumnak nevezett területek kulcsszerepet játszhatnak a biodiverzitás megőrzésében a globális felmelegedés alatt azáltal, hogy megfelelő élőhelyet biztosítva lehetővé teszik a fajok hosszú távú fennmaradását és azok későbbi szétterjedését a környező tájban (Keppel és mtsai. 2012). Természetvédelmi jelentőségüket növeli, hogy

reliktumokat és endemizmusokat is őrizhetnek (Harrison és Noss 2017; Tang és mtsai. 2018). A refúgiumok egyik kiemelt típusa a mikrorefúgium, mely olyan kis kiterjedésű terület, ahová a klímaváltozásra érzékeny fajok populációi visszahúzódhatnak a kedvezőtlen klimatikus viszonyok elől. A mikrorefúgiumok ezt azáltal teszik lehetővé, hogy egész évben olyan állandó környezeti feltételeket biztosítanak, melyek a klimatikus változások előtti állapotokat idézik (Dobrowski, 2011). A változatos geomorfológiával rendelkező területeken számos mikrorefúgium fordulhat elő. Földünk karsztterületei kiemelkedőek ebből a szempontból, mivel a szárazföld körülbelül 15–20%-át borítják és magas geomorfológiai diverzitás jellemzi őket (White és mtsai. 1995). A víz oldó tevékenysége többek között barlangokat, kavernákat, víznyelőket és töbröket hozott létre ezeken a területeken.

A töbör (vagy dolina) az egyik leggyakoribb, úgynevezett diagnosztikus felszíni karsztforma. A töbrök néhány méter és körülbelül 1 km közötti átmérővel rendelkező, tölcsér vagy tál alakú, zárt, lefolyástalan mélyedések, melyek a víz oldódó tevékenysége következtében jönnek létre (Li és mtsai. 2007). Alakjuknak köszönhetően jelentős refugialis kapacitással rendelkeznek, vagyis olyan abiotikus tulajdonságokkal jellemezhetők, melyek következtében fajmegőrző potenciáljuk magas. A nagyobb sűrűségű – ezáltal nagyobb tömegű – hideg levegő képes megülni a töbör alján, ezzel egyedi mikroklimát teremtve (Bárány, 1986). A környező területekhez képest a hűvösebb mikroklima és a magasabb talajnedvesség megfelelő életkörülményeket biztosítanak olyan fajok populációi számára, melyek ezekhez a körülményekhez adaptálódtak és a makroklima már nem teszi lehetővé előfordulásukat a környező területeken (Frei és mtsai. 2023). Ilyenek tipikusan a hidegidőszaki reliktum és a montán fajok, mint például a Bükk hegység gyepek töbreiben az északi sárkányfű (*Dracocephalum ruyschiana*) (Bátori és mtsai. 2014, 2019).

Bár több korábbi kutatás irányult az élővilág különböző csoportjainak, elsősorban a növényeknek és bizonyos állatcsoportoknak az előfordulási mintázataira a töbrökben (Bátori és mtsai. 2009, 2014, 2022; Kemencei és mtsai. 2014; Raschmanová és mtsai. 2015; Marcin és mtsai. 2024), még mindig sok a nyitott kérdés a töbrökben uralkodó környezeti viszonyok biodiverzitás fenntartó és megőrző szerepével kapcsolatban. A fentebb említett mikroklimatikus viszonyok nagymértékben befolyásolhatják a töbrök növényzetének összetételét, kulcsfontosságú szerepet játszva a hűvösebb és/vagy nedvesebb körülményekhez adaptálódott növényfajok számára (Bátori és mtsai. 2019, 2023a). Emellett segíthetik az éghajlatváltozásra érzékeny ízeltlábú fajok és szárazföldi csigafajok hosszú távú fennmaradását is (Kemencei és mtsai. 2014; Bátori és mtsai. 2019, 2022). Mindez azt vetíti előre, hogy az ember okozta felmelegedés során a töbör mikrorefúgiumoknak elengedhetetlen szerepe lehet a fajok

megőrzésében (Bátori és mtsai. 2019). Ezt a nézetet erősítik Keppel és mtsai. (2024) is, akik szerint a természetvédelmi célú kezelések során kiemelt figyelmet kell fordítani a refúgiumokra, ugyanis ezek a területek várhatóan jelentős mértékben hozzá fognak járulni a Föld biodiverzitásának megőrzéséhez a jövőben.

A refúgiumok refugiális kapacitását számos antropogén tényező befolyásolhatja (Keppel és mtsai. 2024). Az antropogén zavarások jelentős hatást gyakorolnak a töbrök fajösszetételére és vegetációszerkezetére is, befolyásolják a töbrök fajmegőrzési potenciálját, tehát azon képességüket, hogy refúgiumként működjenek. A töbrök egyedülálló élőlényei különösen érzékenyek az antropogén zavarásokra (Valjavec és mtsai. 2018). Dél-Európa-szerte komoly veszélyt jelent a gyepes töbrökre a túllegeltetés, a töbrök szemétlerakóként való használata, mezőgazdasági művelés alá vonása (pl. kiskertek létrehozása bennük) (Parise és Pascali 2003; Valjavec, 2014). Az erdőgazdálkodás mikroklimát módosító hatásainak is lehetnek káros következményei a töbrök refugiális kapacitására. Bátori és mtsai. (2021) kimutatták, hogy a töbrökben jelentős változások következhetnek be a hőmérséklet és a fényviszonyok tekintetében a lombkorona részleges (50–80%-os) eltávolítása után, és olyan mikroélőhelyek jönnek létre a megváltozott klimatikus adottságok következtében, amelyekhez melegebb éghajlatot jelző és zavarástűrő növényfajok társulnak. Az erdő kora nemcsak közvetlenül a lombkorona eltávolítása után befolyásolhatja a töbrök élővilágát, hanem különböző szukcessziós szakaszokban is. Bár a növényfajok száma a lombkorona eltávolítását követő pár évben megnő, később közülük számos faj eltűnhet a töbrökből a fényhiány miatt, amit a fiatal fák sűrű újulata okoz (Kermavnar és mtsai. 2019; Bátori és mtsai. 2023b). A szukcesszió előrehaladtával ismét kedvezőbb környezeti feltételek (pl. fényviszonyok) alakulhatnak ki az erdő gyepszintjében, és a természetes erdődinamika következtében kialakuló kis méretű lombkorona lécek hozzájárulhatnak az erdei biodiverzitás növekedéséhez (Roberts és Gilliam 1995).

Annak ellenére, hogy egyre többet tudunk ezeknek a felszínformáknak a refugiális kapacitását befolyásoló tényezőkről, és hogy az egyes zavarási típusok hogyan befolyásolhatják ezt a képességet, még számos nyitott kérdést tisztázni kell a töbrök hatékony védelmének megtervezéséhez. A töbrök kutatását tovább kell bővíteni azoknak a taxonoknak a vizsgálatával is, amelyek eddig nagyrészt elkerülték a kutatók figyelmét, de fontos szerepük lehet a töbrök refugiális kapacitásában bekövetkező változások nyomon követésében. A növényközösségek vizsgálata mellett erre alkalmas lehet a töbrök talaj-mikrobióta közösségeinek vizsgálata is.

Dolgozatomban a mecseki töbrökben előforduló erdőállományt érő antropogén (fakitermelés) és természetes (lombkorona lékek kialakulása) zavarások talaj-mikrobiótára és növényzetre gyakorolt hatását vizsgálom.

2. Célkitűzések

Dolgozatomban a következő kérdésekre keresem a választ:

- Hogyan befolyásolják a múltban bekövetkezett antropogén (erdők letermelése) és természetes (lékek kialakulása) zavarások a töbrökben uralkodó környezeti tényezőket, és ebben a tekintetben milyen különbségek figyelhetők meg a töbrök és a környező karsztplató között?
- Milyen változásokat eredményeznek az említett antropogén és természetes zavarási folyamatok a karsztterületek talaj-mikrobiótájának és növényzetének előfordulási mintázataiban?
- Mely környezeti tényezők határozhatják meg a különböző zavarási kategóriákba tartozó töbrök és a környező plató talaj-mikrobióta közösségeit és növényközösségeit?

Hipotézisünk szerint a múltban bekövetkezett antropogén és természetes zavarások jelentős hatást gyakorolnak a lokális mikroklíma és a talajparaméterek jelenlegi értékeire a töbrökben. Az abiotikus tényezőkben jelentkező különbségek (pl. hőmérsékleti különbségek) pedig jelentősen befolyásolják a „jó” indikátor szervezetek, így a talaj-mikrobióta és a növényzet töbörbeli előfordulási mintázatait. Feltételezzük továbbá, hogy a különböző zavarási kategóriákba sorolt töbrök talaj-mikrobiótája és növényzete jelentősen különbözik egymástól, illetve a karsztplató talaj-mikrobiótájától és növényzetétől.

3. Anyagok és módszerek

3.1 Vizsgálati terület

A vizsgálatot a Nyugat-Mecsek karsztterületén végeztük, amely Pécestől északra, Abaligettől és Orfűtől délre helyezkedik el, mintegy 30 km² területen. A Mecsek a legváltozatosabb felépítésű hegységeink egyike, amit a geológiai és geomorfológiai tényezők határoznak meg. A Nyugat-Mecsekre a triász mészkő és rajta kialakult karsztképződmények jellemzők. A karsztterületen több mint 2000 tőbrő található, többségük 250 és 500 méter tengerszint feletti magasság között. A tőbrők kialakulása a pleisztocén késői időszakában kezdődött, és még ma is intenzíven zajlik a bőséges csapadék következtében, mely az erősen repedezett mészkőtömegeket éri. Így a tőbrők nagy része fiatal, átmérőjük a 20 métert sem haladja meg. Korukat jól mutatják meredek lejtőik és tölcser alakjuk, melyek fejlődésük korai szakaszára jellemzők (Hoyk, 1999, 2002).

A Mecsek éghajlata kontinentális, szubmediterrán hatásokkal: mérsékelt meleg, mérsékelt nedves, a hegycsúcsokon mérsékelt hűvös-nedves. Az évi középhőmérséklet 10 °C körüli, a csúcsokon kb. egy fokkal hűvösebb. A legmagasabb nyári hőmérsékletek átlaga körülbelül 33 °C, míg a téli minimum hőmérsékletek átlaga -14 °C és -15 °C közötti. A vizsgálati terület átlagos éves csapadékmennyisége meghaladja a 700 mm-t, jelentős évközi ingadozással (Dövényi, 2010).

A vizsgálati terület legnagyobb kiterjedésű zonális növénytakarója a gyertyános-tölgyes (*Asperulo taurinae-Carpinetum*), de megfelelő geomorfológiai helyzetben az extrazonális bükkösök (*Helleboro odoro-Fagetum*), valamint a szurdokerdők (*Scutellario altissima-Aceretum*) kiterjedése is számottevő. A gyertyános-tölgyesek főként a tőbrőket körülvéő platókon, a bükkösök az északi kitettségű hegyoldalakon és a tőbrők lejtőin, a szurdokerdők pedig a nagyobb tőbrők alján és a patakok által létrehozott szurdokvölgyekben találhatók. A szubmediterrán klímahatás miatt előfordulnak atlanti-mediterrán, szubmediterrán, és mediterrán fajok is, melyek közül az *Aremonia agrimonoides*, *Asperula taurina*, *Helleborus odorus*, *Lathyrus venetus*, *Luzula forsteri*, *Potentilla micrantha*, *Rosa arvensis*, *Ruscus aculeatus*, *Ruscus hypoglossum*, *Scutellaria altissima*, *Tamus communis* és a *Tilia tomentosa* a legfontosabbak. A tőbrők alján és északi kitettségű lejtőin elszórtan montán növényfajokkal is találkozhatunk. Ilyenek az *Aconitum vulparia*, *Actaea spicata*, *Asplenium scolopendrium*,

Dryopteris affinis, *Dryopteris dilatata*, *Dryopteris expansa*, *Polystichum aculeatum*, *Polystichum x bicknelli* és a *Stachys alpina* (Bátori és mtsai. 2012).

A vizsgálati területen régóta erdőgazdálkodás folyik (nagyreszt vágásos üzemmóddal), amely ugyanolyan mértékben érintette a töbröket és a platót, vagyis egy meghatározott korú erdőállománnyal borított töbör és a mellette előforduló plató növényzete ugyanolyan mértékű antropogén behatás alatt fejlődött (Bátori és mtsai. 2023b). A vadállomány is hasonló módon befolyásolta a terület töbrökben és platón található növényzetét.

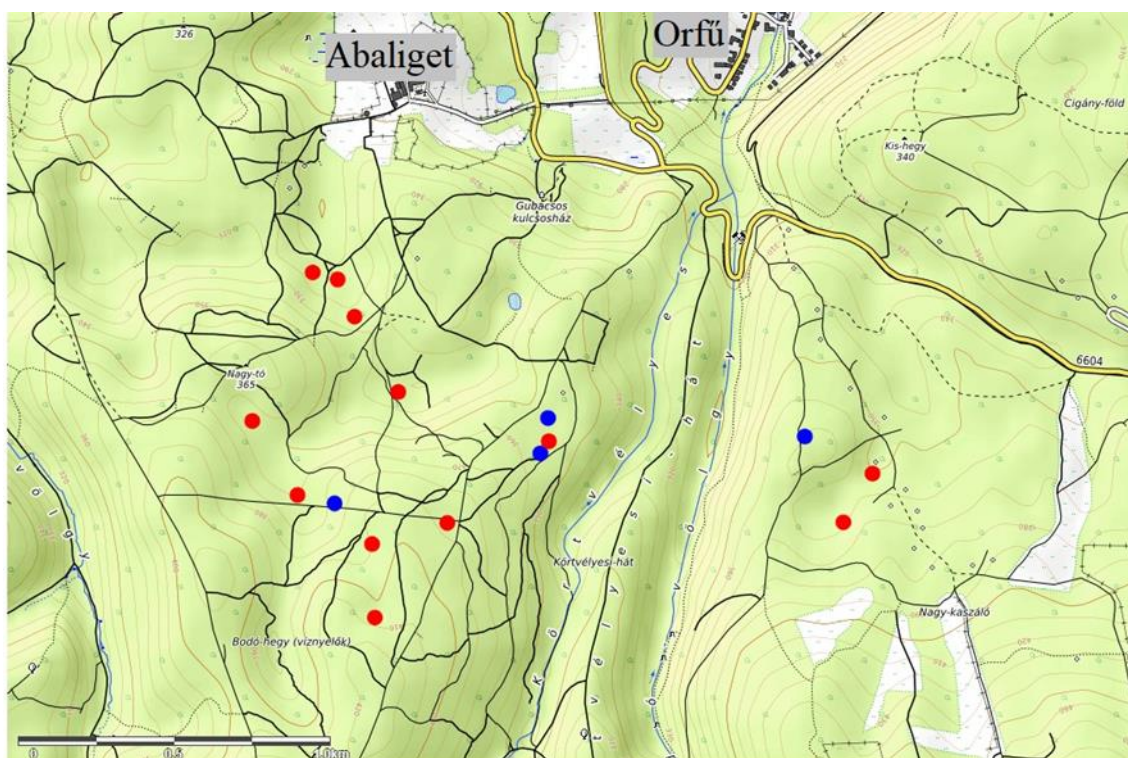
3.2 Mintavételezés

A terepi mintavétel 2023 nyarán zajlott. A nyugat-mecseki karsztterületen, 300 és 400 m tengerszint feletti magasság között, 12 erdővel borított oldásos töbröt választottunk ki a mintavételezéshez (**1. ábra**). A töbrök hasonló geomorfológiai adottságokkal rendelkeztek, átmérőjük 80 és 100 méter közötti, mélységük 10 és 15 méter közötti volt. A kiválasztott töbröket az erdő kora és a lombkorona lékek jelenléte szerint 3 kategóriába soroltuk (töbrőtípusok): 1) idős erdővel borított (> 80 év) töbrök lombkorona lékkel a töbrőaljon (továbbiakban: „lékes” töbrök), 2) idős erdővel borított (> 80 év) töbrök zárt lombkoronával (továbbiakban: „zárt” töbrök), illetve 3) fiatalabb (kb. 50 éves) erdővel borított töbrök zárt lombkoronával (továbbiakban: „fiatal” töbrök) (**Függelék, 1. ábra**). Minden típusból 4 ismétlésünk volt. Emellett 4 olyan plató helyszínt is vizsgáltunk referencia területként, melyeket idős (> 80 év) és zárt lombkoronájú erdők borítottak (**1. ábra, Függelék, 2. ábra**). A plató helyszínek legalább 15 méter távolságra helyezkedtek el a töbrök peremétől. A különböző típusok erdőstruktúra jellemzőit Bátori és mtsai. (2023b) adták meg. Minden kiválasztott töbrőben (töbrőhelyszínen) és a platóhelyszíneken 3 lokalitást jelöltünk ki: a töbrökben egyet a déli kitettségű lejtő közepén, egyet az északi kitettségű lejtő közepén és egyet a töbör alján, a platóhelyszíneken pedig a 3 lokalitást egymástól kb. 20 méter távolságra. Összesen 48 lokalitást vizsgáltunk: 36 töbör és 12 plató lokalitást.

A lokalitások mikroklimatikus viszonyainak jellemzéséhez Optin Ambient Data Logger (ADL) TH4 klímamérő segítségével (összesen 48 db) három napon keresztül mikroklimát (levegő hőmérséklet és páratartalom) mértünk, öt perces mérési közzel, 10 cm-es magasságban. Továbbá minden lokalitásban a talaj felső 12,2 cm-es rétegében 5 véletlenszerűen kiválasztott helyen talajnedvességet mértünk TDR 350 talajnedvesség-mérő segítségével (összesen 240 talajnedvesség adat). A holtfa mennyiségét és a lombkorona-borítást minden

lokalitásban vizuálisan becsültük (százalékos becslés: 0–100%). Minden lokalitás esetében 2 db reprezentatív, úgynevezett kompozit talajminta került bevizsgálásra. Ehhez a mintavétel talajmintavevő szonda segítségével, 15 cm-es mélységig, egymástól kb. 10 méter távolságra történt egy 5 m × 5 m-es területről (összesen 96 db talajminta). Minden kompozit talaj három véletlenszerűen vett részmintát tartalmazott. Ezeket a részmintákat egyenlő arányban műanyag mintatároló tasakokba mértük, majd homogenizáltuk, és egy részüket 50 mL-es Falcon-csővekbe helyeztük a mikrobiális taxonómiai vizsgálatok elvégzéséhez. A kompozit minta többi részét megőriztük a talajkémiai elemzésekhez. A talajmintavevő szondát és a használt eszközöket (pl. kanál) minden mintavétel előtt 96%-os etanollal fertőtlenítettük, és a különböző lokalitásokon végzett mintavételek között gumikesztyűt cseréltünk a minták kontaminálódásának elkerülése érdekében. A mikrobiális taxonómiai vizsgálatokra szánt talajmintákat hordozható fagyasztó ládában (kb. -20 °C) szállítottuk Szegedre, és a felhasználásig -80 °C-on tároltuk.

A növényzet mintavételezéséhez 3 cönológiai felvételt készítettünk minden egyes lokalitásban, 2 m × 2 m-es kvadrátokat használva, az edényes növényfajok százalékos borítási értékeit feljegyezve. A kvadrátok egymástól legalább 5 méteres távolságban helyezkedtek el.



1. ábra: A vizsgálati terület térképe. 12 töbör – piros kör, referenciaterek – kék kör.

3.3 DNS kivonás, Illumina MiSeq szekvenálás és bioinformatikai kiértékelés

A lokalitások talaj-mikrobiótájának taxonómiai jellemzéséhez metagenomikai vizsgálatokat alkalmaztunk. Ehhez elsőként szükséges volt, hogy (további homogenizálás után) a Falcon-csövekbe elkülönített kompozit talajminták mindegyikének 250 mg-os részletéből megtörténjen az összes mikrobiális eredetű DNS kivonása. A DNS izolálást a Zymo Research Fecal/Soil DNA kit segítségével (D6010, Zymo Research, Irvine, USA) a gyártói előírásoknak megfelelően a Szegedi Tudományegyetem Biotechnológiai és Mikrobiológiai Tanszékén végezték. A talajmintákból kivont DNS mennyiségének meghatározása NanoDrop ND-1000 spektrofotométer (NanoDrop Technologies, Wilmington, USA) és Qubit 2.0 Fluorimeter (Life Technologies, Carlsbad, USA) segítségével, míg integritásának és tisztaságának ellenőrzése agaróz gélelektroforézissel, illetve Agilent TapeStation készülékkel történt. A DNS új generációs, shotgun szekvenálását Illumina MiSeq platformon (Illumina, San Diego, USA) a Delta Bio 2000 Kft. (Szeged, Magyarország) végezte el számunkra (2×150 bázispár leolvasás, 1–2 millió klaszter/minta). Az eredeti szekvenciák hozzáférhetők a Biotechnológiai Információk Nemzetközi Központjának (National Center for Biotechnology Information, NCBI) Sequence Read Archive (SRA) nevű adatbázisában. A nyers szekvenciák leolvasás (read) alapú metagenomikai kiértékeléséhez először az alacsony minőségű leolvasásokat szűrték ki a Szegedi Biológiai Kutatóközpont munkatársai a Fastp algoritmus segítségével (Chen és mtsai. 2018), majd ezeket a szűrt szekvenciákat a FastQC programmal ellenőrizték. A szűrést és ellenőrzést követően a szekvenciák további elemzése a Kaiju program segítségével történt, amelyhez az NCBI nr_euk adatbázisa szolgált referenciaként (Menzel és mtsai. 2016).

3.4 Adatok elemzése

Az elemzéseket R statisztikai programban végeztük (R Core Team, 2022). A 96 talajmintából 94-et használtunk fel a talaj-mikrobiótával összefüggő elemzésekhez (pl. ordináció), mert két referencia (plató) minta fertőzött volt (feltételezhetően állati eredetű ürülékkel). Az adatok elemzése előtt az összes leolvasás szám 0,01%-ánál kisebb arányban előforduló baktérium, archea és gomba nemzetségeket kiszűrtük, utána mindegyik felvétel esetén átlagos leolvasás számot számoltunk minden előforduló nemzetségre, és csak azokat a nemzetségeket tartottuk meg, melyek átlagos leolvasás száma nagyobb volt 100-nál.

A talajminták elemzését a Szegedi Tudományegyetem Természeti Földrajzi és Geoinformatikai Tanszékén működő akkreditált (NAH-1-1437/2018) Talaj- és Vízvizsgáló

Laboratórium végezte. A 96 darab talajmintából a következő talajparaméterek mennyiségét határozták meg: pH, humusz, CaCO_3 , P_2O_5 , K_2O , NO_2^- és NO_3^- . A hőmérséklet és a páratartalom esetében három nap átlagát vettük alapul minden lokalitásra. A talajnedvesség-mérés mind a 240 (5×48) adatát felhasználtuk a környezeti tényezők statisztikai elemzése során. Az egyes töbörtípusok (zárt, lékes, fiatal) és a plató környezeti változói közötti különbségek meghatározására lineáris kevert modelleket (LMM) alkalmaztunk (*lme4* csomag, *lmer* függvény), melyben a függő változó az adott környezeti paraméter, a független változók az egyes töbörtípusok, illetve a plató, a random tag pedig a töbör sorszáma volt. Mivel a talaj CaCO_3 -, P_2O_5 - és humusztartalma nem mutatott érdemi különbséget a minták között, ezért a következő paramétereket használtuk fel a dobozdiagramok létrehozása során: páratartalom, átlaghőmérséklet, pH, K_2O , NO_2^- és NO_3^- (nitrogén), talajnedvesség-tartalom, lombkorona-borítás és holtfa mennyisége.

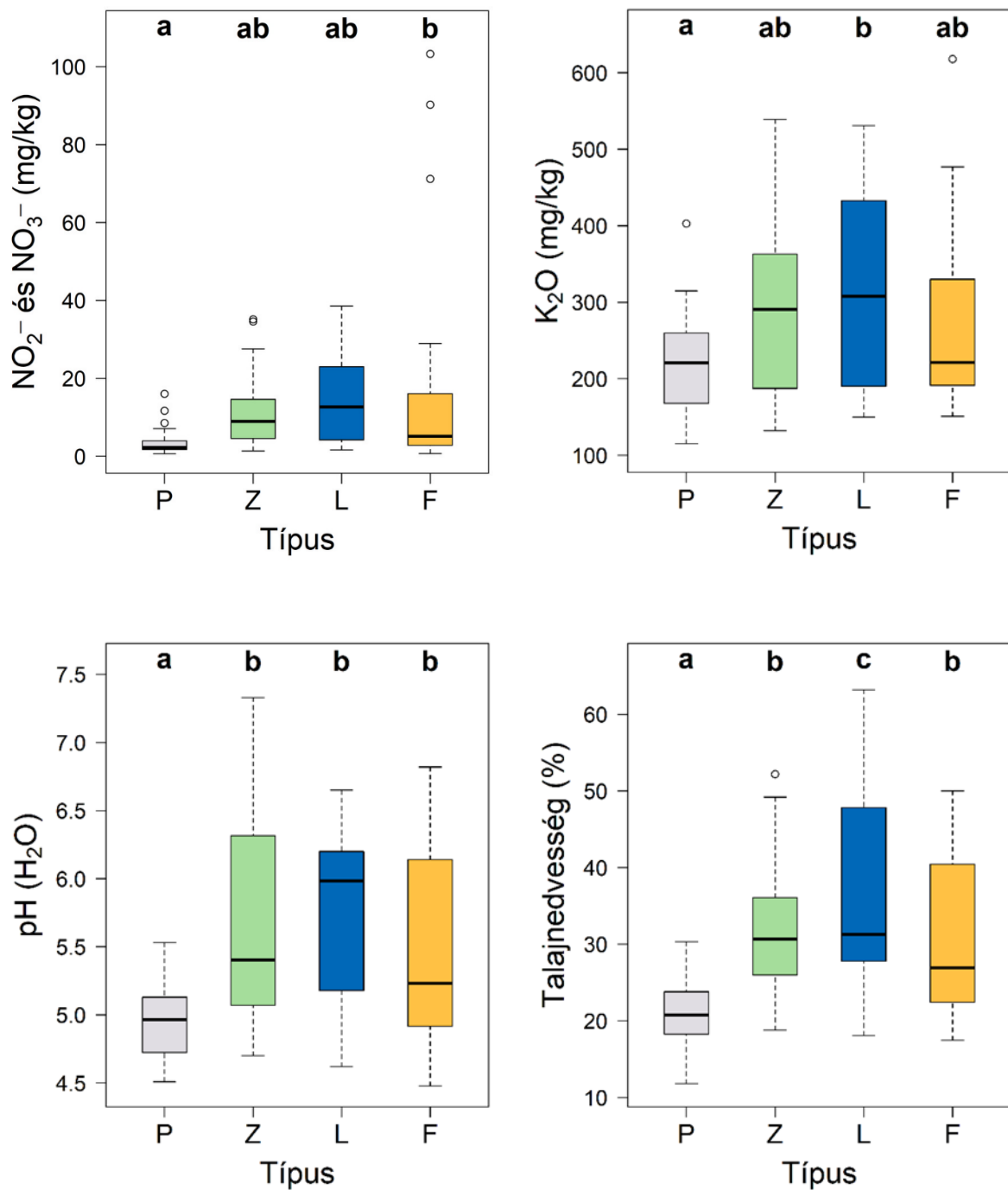
A különböző töbörtípusok és a plató talaj-mikrobióta és növényzeti mintázataiban jelentkező különbségeket PERMANOVA (permutációs többváltozós varianciaelemzés) segítségével elemeztük (*pairwiseAdonis* csomag, *pairwise.adonis* függvény). Először az összes töbörtípust és a platót hasonlítottuk össze egymással, majd páronkénti összehasonlítást végeztünk. A PERMANOVA futtatása során Bray-Curtis távolságot és 999 permutációt használtunk. FDR módszerrel korrigáltuk a *p*-értékeket a többszörös összehasonlítás során. Az egyes töbörtípusok és a plató indikátor talaj-mikrobióta nemzetségeit és indikátor növényfajait indikátorfaj-elemzés (*indicspecies* csomag, *multipatt* függvény) segítségével vizsgáltuk (999 permutáció).

A töbörtípusok és plató talaj-mikrobiótájában és növényzetében jelentkező kompozíciós különbségek szemléltetésére NMDS (nem-metrikus többdimenziós skálázás) ordinációt alkalmaztunk (*vegan* csomag, *metaMDS* függvény), Bray-Curtis távolságot használva. A talaj-mikrobióta esetében az összesen 48 lokalitásból vett 2 talajminta mindegyikét lokalitásonként átlagoltuk (kivéve két esetben, ahol az egyik minta fertőzött volt, ezekenél a lokalitásoknál a tiszta mintát vettük figyelembe). A növényzeti minták esetén is minden lokalitás 3 kvadrátjának fajborítás adatait leátlagoltuk. Az ordinációkhoz passzív illesztéssel adtuk hozzá a szignifikáns hatásúnak bizonyuló környezeti változókat.

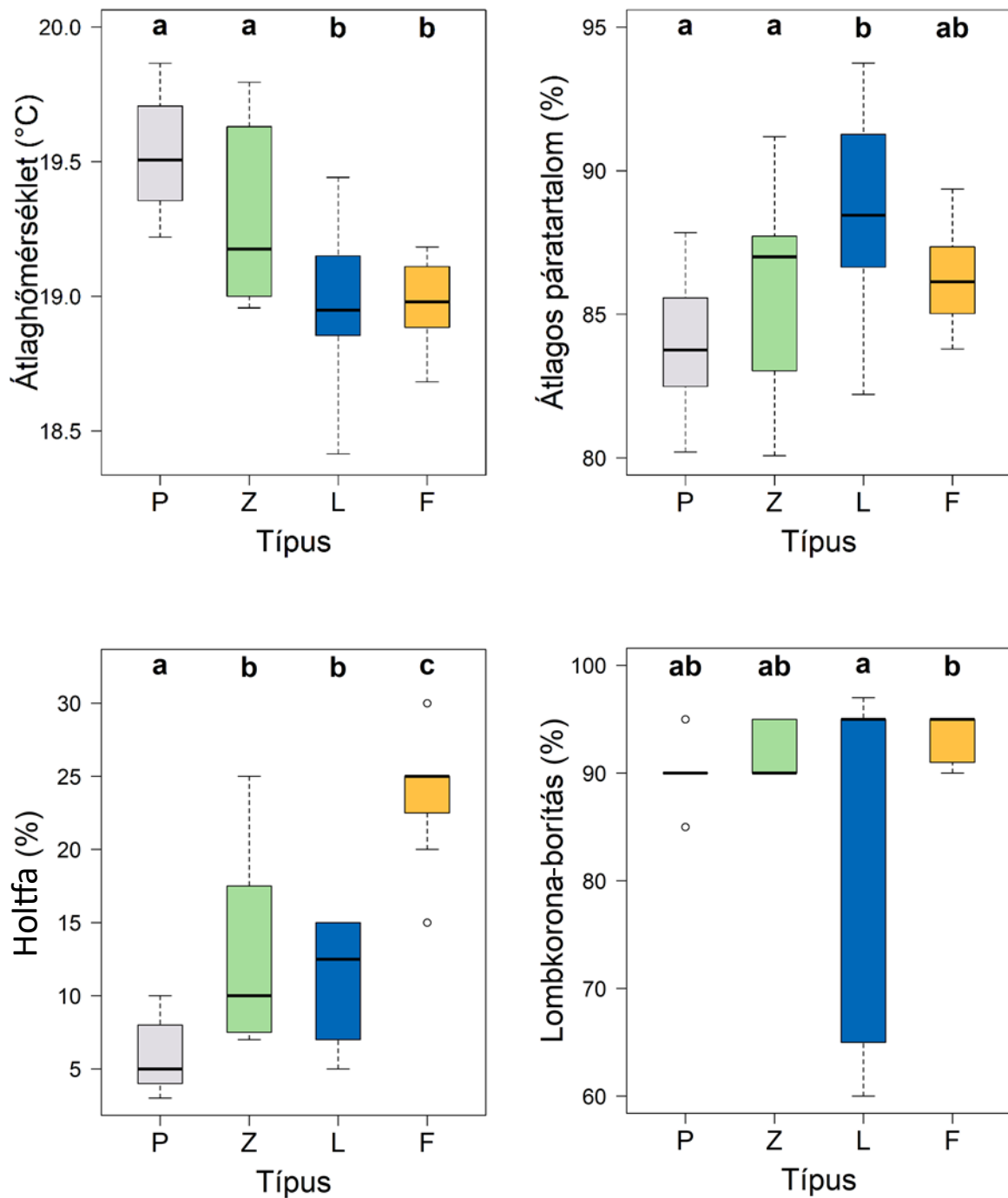
4. Eredmények

4.1 Környezeti tényezők

Az egyes töbrőtípusok és a plató környezeti tényezőinek vizsgálata alapján a legtöbb környezeti tényező esetén szignifikáns különbségek figyelhetők meg (**2. és 3. ábrák**). A talaj nitrogén (NO_2^- és NO_3^-) tartalmát tekintve a plató és a fiatal töbrök szignifikánsan különböztek egymástól, a zárt és lékes töbrök viszont nem tértek el tőlük jelentősen. A legtöbb nitrogén a fiatal töbrök talajában volt megfigyelhető. A talaj K_2O tartalmában szignifikáns különbség csak a plató és a lékes töbrök összehasonlítása során adódott, a többi élőhely összehasonlítása nem mutatott szignifikáns különbséget. A talaj pH-ja a platókon szignifikánsan alacsonyabb volt, mint a töbrökben. A töbrök között azonban nem találtunk szignifikáns eltérést a talaj pH-ja tekintetében. A legmagasabb talajnedvességet a lékes töbrökben mértük, ehhez képest szignifikánsan szárazabbnak bizonyultak a zárt és a fiatal töbrök, és annál is szárazabbnak a platók. A levegő átlaghőmérséklete a platókon és a zárt erdőborítású töbrökben szignifikánsan magasabb volt, mint a másik két élőhelyen. Az átlagos páratartalom a lékes töbrökben volt a legmagasabb, míg a platókon és a zárt töbrökben a legalacsonyabb, miközben a fiatal erdővel borított töbrök szignifikánsan nem különböztek a többi élőhelytől. A holtfa mennyisége is szignifikáns eltérést mutatott az egyes élőhelyek között, a platókon volt a legalacsonyabb és a fiatal töbrökben a legmagasabb a mennyisége. A zárt és lékes töbrök nem különböztek egymástól szignifikánsan a holtfa mennyiségének tekintetében. A lékes töbrökben becsültük a legalacsonyabb lombkorona-borítás értékeket, míg a fiatal erdővel borított töbrökben a legmagasabb értékeket, közöttük szignifikáns eltérést kaptunk. A másik két élőhely esetén nem volt szignifikáns különbség a lombkorona-borítás tekintetében. A talaj humusz, P_2O_5 és CaCO_3 tartalmát tekintve a különböző élőhelyek között nem lehetett szignifikáns különbséget kimutatni.



2. ábra: A plató (P) és az egyes töbörtípusok (zárt töbör – Z, lékes töbör – L, fiatal töbör – F) közötti különbségek a vizsgált talajparaméterek és a talajnedvesség alapján (NO₂⁻ és NO₃⁻ (mg/kg), K₂O (mg/kg), pH (H₂O), talajnedvesség (m/m%)). A különböző betűjelek (a, b, c) szignifikáns különbségeket ($p < 0,05$) jelölnek.



3. ábra: A plató (**P**) és az egyes töbörtípusok (zárt tölör – **Z**, lékes tölör – **L**, fiatal tölör – **F**) közötti különbségek a vizsgált mikroklimatikus paraméterek (levegő átlaghőmérséklete (°C), levegő átlagos páratartalma (%)), a holtfa mennyisége (%) és a lombkorona-borítás (%) alapján. A különböző betűjelek (**a**, **b**, **c**) szignifikáns különbségeket ($p < 0,05$) jelölnek.

4.2 Talaj-mikrobióta

Összesen 369 baktérium, archea és gomba nemzetséget azonosítottunk. A különböző töbörtípusok (zárt, lékes, fiatal), illetve a környező platóknak az összehasonlítása során 9 indikátor nemzetséget találtunk. Ezek közül egyedül a *Clostridioides* volt csak egyetlen élőhelyre, a lékes töbrökre jellemző. A lékes és zárt töbrökben a *Nitrososphaera*, míg mindhárom töbörtípusra a *Friedmaniella*, *Shewanella*, *Kouleothrix*, *Piscinibacter*, *Hyalangium* és a *Candidatus Nitrosocosmicus* nemzetségek mutatták a legmagasabb értékeket. A plató, fiatal és zárt töbrök közös indikátor nemzetségének a *Russula* bizonyult (**1. táblázat**).

1. táblázat: Az egyes mecseki töbörtípusok (zárt töbör – **Z**, lékes töbör – **L**, fiatal töbör – **F**) és a plató (**P**) indikátor talaj-mikrobióta nemzetségei a Mecsekben.

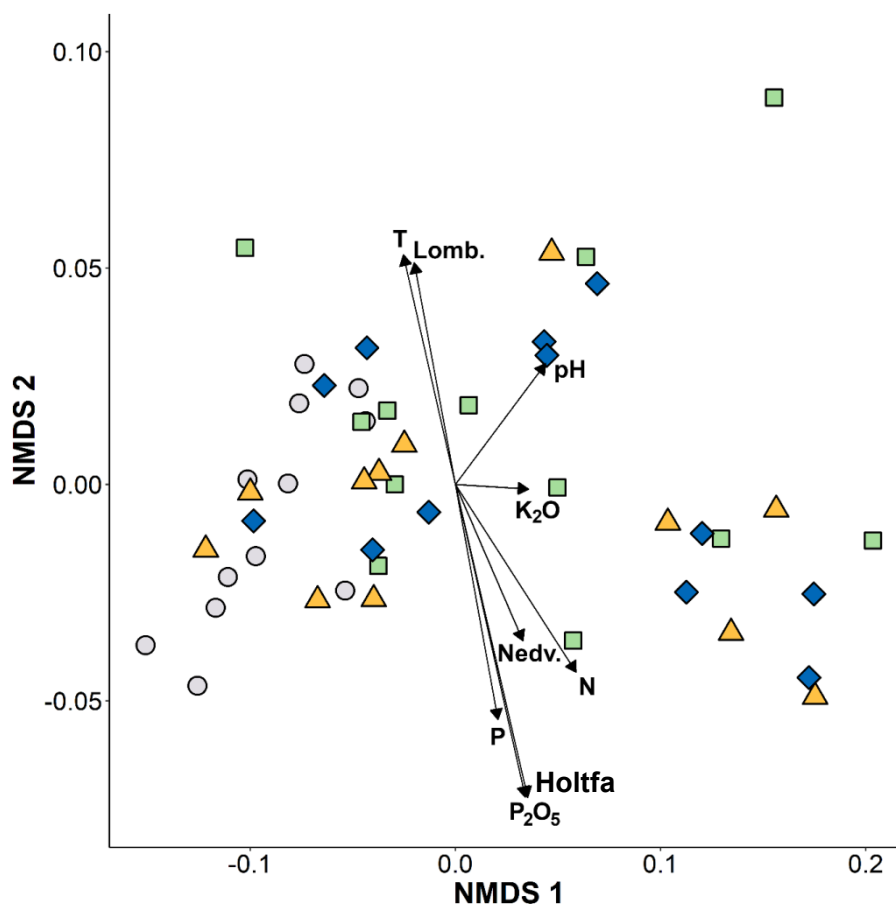
		Stat.	
		érték	p érték
L	<i>Clostridioides</i>	0,928	0,001
L+Z	<i>Nitrososphaera</i>	0,775	0,001
F+L+Z	<i>Friedmaniella</i>	0,903	0,001
	<i>Shewanella</i>	0,894	0,001
	<i>Kouleothrix</i>	0,887	0,001
	<i>Piscinibacter</i>	0,862	0,001
	<i>Hyalangium</i>	0,839	0,001
	<i>Candidatus Nitrosocosmicus</i>	0,806	0,001
F+P+Z	<i>Russula</i>	0,718	0,008

A töbrökre és a platóra vonatkoztatott PERMANOVA elemzés szignifikáns különbséget mutatott a talaj-mikrobióta kompozíciós mintázatait tekintve. Az élőhelyek páronkénti összehasonlítása során a plató és az egyes töbörtípusok között szignifikáns különbség volt kimutatható, a különböző töbörtípusok között azonban egyik összehasonlítás sem mutatott szignifikáns különbséget (**2. táblázat**).

2. táblázat: A plató (**P**) és az egyes mecseki töbörtípusok (zárt töbör – **Z**, lékes töbör – **L**, fiatal töbör – **F**) talaj-mikrobióta kompozíciós mintázataiban jelentkező különbségek a PERMANOVA elemzés eredménye alapján. A szignifikáns különbségeket félkövér karakterek jelzik.

	F	p érték
	10,287	0,001
P – Z	29,268	0,001
P – L	27,714	0,001
P – F	18,62	0,001
Z – L	0,435	0,674
Z – F	1,191	0,251
L – F	0,978	0,342

A különböző töbörtípusok talaj-mikrobióta mintái jelentősen átfednek egymással az ordinális térben, míg a platók mintái viszonylag jól elkülönülnek a töbrök mintáitól az 1. tengely mentén (**4. ábra**). A „legjobb” NMDS modell 9 környezeti változót tartalmazott: páratartalom (P), átlaghőmérséklet (T), pH, K₂O, P₂O₅, nitrogén (NO₂⁻ és NO₃⁻), talajnedvesség-tartalom, lombkorona-borítás és holtfa mennyisége. A platók talaj-mikrobióta közösségei magasabb hőmérséklet és lombkorona-borítás, alacsonyabb talajnedvesség, pH, tápanyagtartalom és kevesebb holtfa jelenléte mellett fordulnak elő, mint a töbrökben található talaj-mikrobióta közösségek egy része (a minták kb. 50%-a).



4. ábra: A mecseki töbrök és a szomszédos plató helyszínek talaj-mikrobióta közösségeinek NMDS ordinációja. A különböző színű és alakú szimbólumok a különböző töbörtípusok és a platók mintáit jelölik (szürke kör – plató, zöld négyzet – zárt töbrök, kék rombusz – lékes töbrök, sárga háromszög – fiatal töbrök). Irányított vektorok mutatják azokat a környezeti változókat, amelyeknek szignifikáns ($p < 0,05$) hatása lehet a talaj-mikrobióta közösségek előfordulási mintázataira (T – hőmérséklet, N – NO_2^- és NO_3^- , Nedv. – talajnedvesség, Lomb. – lombkoronaborítás, P – páratartalom, P_2O_5 , K_2O , pH és Holtfa).

4.3 Növényzet

A növényzeti mintavételezés során összesen 86 növényfajt azonosítottunk a 144 kvadrátban. Az egyes élőhelytípusok növényzeti mintáinak összehasonlítása során összesen 25 indikátorfajt állapítottunk meg (3. táblázat).

3. táblázat: Az egyes mecseki töbörtípusok (zárt töbör – **Z**, lékes töbör – **L**, fiatal töbör – **F**) és a plató (**P**) növényzeti mintáinak indikátorfajai a Mecsekben.

		Stat. érték	p érték
L	<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	0,5	0,001
	<i>Mercurialis perennis</i>	0,412	0,002
	<i>Urtica dioica</i>	0,369	0,015
	<i>Veronica montana</i>	0,369	0,009
P	<i>Melica uniflora</i>	0,913	0,001
	<i>Carex pilosa</i>	0,808	0,001
	<i>Quercus petraea</i>	0,736	0,001
	<i>Tilia tomentosa</i>	0,683	0,001
	<i>Ruscus hypoglossum</i>	0,415	0,01
	<i>Stellaria holostea</i>	0,354	0,005
	<i>Ligustrum vulgare</i>	0,333	0,012
	<i>Ruscus aculeatus</i>	0,328	0,046
L+P	<i>Acer campestre</i>	0,578	0,008
	<i>Fraxinus excelsior</i>	0,486	0,001
	<i>Euphorbia amygdaloides</i>	0,425	0,002
L+Z	<i>Athyrium filix-femina</i>	0,5	0,001
	<i>Circaea lutetiana</i>	0,391	0,006
	<i>Dryopteris filix-mas</i>	0,373	0,01
P+Z	<i>Galium odoratum</i>	0,437	0,006
F+L+P	<i>Hedera helix</i>	0,572	0,032
F+L+Z	<i>Acer pseudoplatanus</i>	0,854	0,001
	<i>Lamium galeobdolon</i>	0,713	0,001
L+P+Z	<i>Fagus sylvatica</i>	0,766	0,001
	<i>Rubus hirtus</i> agg.	0,58	0,001
	<i>Helleborus odoratus</i>	0,553	0,002

Ezek közül csak a lékes töbrök (*Chrysosplenium alternifolium*, *Mercurialis perennis*, *Urtica dioica*, *Veronica montana*) és a platók (*Melica uniflora*, *Carex pilosa*, *Quercus petraea*, *Tilia tomentosa*, *Ruscus hypoglossum*, *Stellaria holostea*, *Ligustrum vulgare*, *Ruscus aculeatus*) indikátorfajai voltak egyetlen élőhelyre jellemzők, a többi indikátorfaj az élőhelyek bizonyos kombinációira. A lékes töbrök és platók 3 közös indikátorfaja az *Acer campestre*, *Fraxinus*

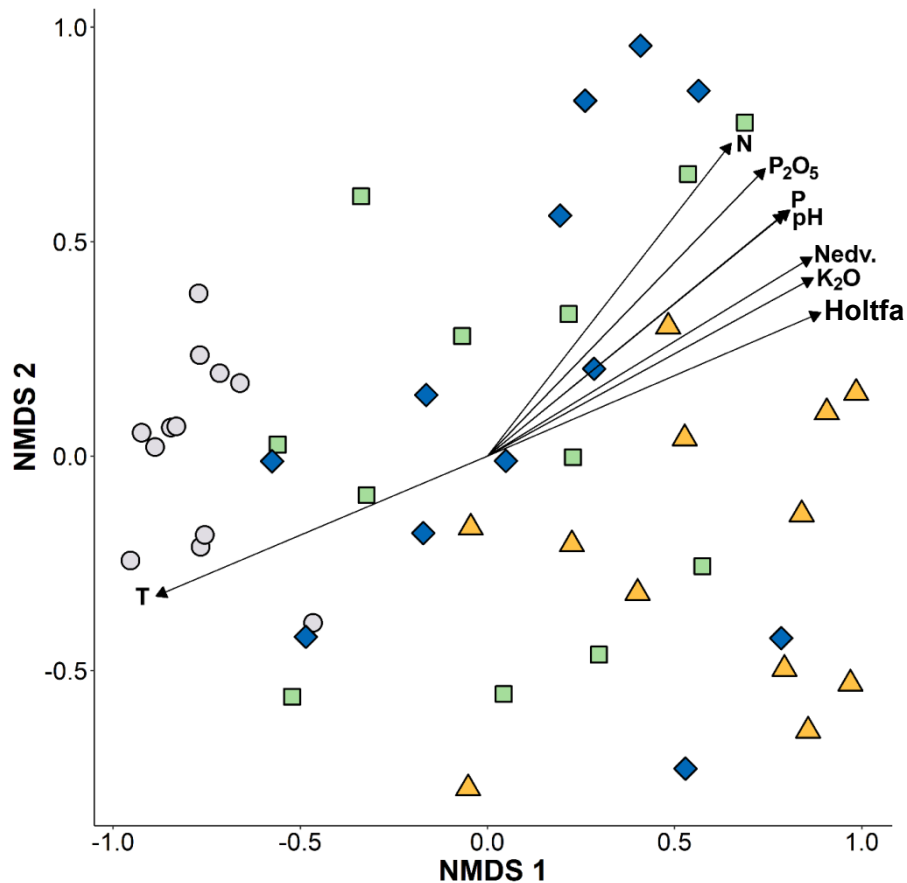
excelsior és *Euphorbia amygdaloides*, a lékes és zárt töbrök közös indikátorfajai az *Athyrium filix-femina*, *Circaea lutetiana* és *Dryopteris filix-mas* voltak. A platók és zárt töbrök, illetve a platók, fiatal és lékes töbrök kombinációira 1–1 indikátorfaj volt jellemző (*Galium odoratum*, valamint a *Hedera helix*). Az összes töbörtípus közös indikátorfajai az *Acer pseudoplatanus* és a *Lamium galeobdolon* voltak. A lékes és a zárt töbrök, illetve a platók közös indikátorfajainak pedig a *Fagus sylvatica*, *Rubus hirtus* agg. és a *Helleborus odorus* bizonyultak.

A töbrökre és a platóra vonatkoztatott PERMANOVA elemzés szignifikáns különbséget mutatott a növényzet kompozíciós mintázatait tekintve. Az élőhelyek páronkénti összehasonlítása során minden esetben szignifikáns különbséget lehetett kimutatni (4. táblázat).

4. táblázat: A plató (**P**) és az egyes mecseki töbörtípusok (zárt töbr – **Z**, lékes töbr – **L**, fiatal töbr – **F**) növényzeti mintázataiban jelentkező különbségek a PERMANOVA eredményei alapján. A szignifikáns különbségeket félkövér karakterek jelzik.

	F	p érték
	9,985	0,001
P – Z	13,512	0,001
P – L	13,16	0,001
P – F	22,13	0,001
Z – L	0,435	0,002
Z – F	2,588	0,001
L – F	4,745	0,001

A különböző töbörtípusok és a plató növényzeti mintái elkülönültek egymástól az ordinális térben, az NMDS 1. tengelye mentén (5. ábra). A fiatal töbrökben készített felvételek szintén bizonyos szintű elkülönülést mutatnak a másik két töbörtípusban készített felvételektől. A „legjobb” NMDS modell 8 környezeti változót tartalmazott: páratartalom (P), átlaghőmérséklet (T), pH, K₂O, P₂O₅, nitrogén- (NO₂⁻ és NO₃⁻) és talajnedvesség-tartalom, illetve holtfa mennyisége. A platók növényzete magasabb hőmérséklet, a különböző töbörtípusok növényzete pedig alacsonyabb hőmérséklet, magasabb talajnedvesség, páratartalom, pH, tápanyagtartalom és több holtfa jelenléte mellett fordul elő.



5. ábra: A mecseki töbrök és plató helyszínek növényzetének NMDS ordinációja. A különböző színű és alakú szimbólumok a különböző töbrőtípusok és a platók mintáit jelölik (szürke kör – plató, zöld négyzet – zárt töbrő, kék rombusz – lékes töbrő, sárga háromszög – fiatal töbrő). Irányított vektorok mutatják azokat a környezeti változókat, amelyeknek szignifikáns ($p < 0,05$) hatása lehet a növényközösségek előfordulási mintázataira (T – hőmérséklet, N – NO_2^- és NO_3^- , Nedv. – talajnedvesség, P – páratartalom, P_2O_5 , K_2O , pH és Holtfa).

5. Diskusszió

5.1 Környezeti tényezők

Eredményeink azt mutatják, hogy a vizsgált nyugat-mecseki töbrökben az erdőállomány kora és a lombkorona lékek jelenléte jelentős hatással bír a lokális mikroklíma, a talaj, és ezáltal a talaj-mikrobióta és a növényzet mintázataira. A különböző típusú (zárt, lékes, fiatal) töbrök talaj-mikrobiótája szignifikáns különbséget mutatott a platóétól, viszont az egyes töbrőtípusok között, előzetes feltételezéseink ellenére, nem lehetett különbséget kimutatni. A növényzet esetében ezzel szemben a töbrőtípusok közötti és a platóval való összehasonlítás során is egyaránt szignifikáns különbségeket kaptunk. Mindkét taxon esetében megállapítható, hogy az egymástól elkülönülő közösségek éles környezeti gradiensek mentén helyezkedtek el.

Méréseink alapján a vizsgált töbrök talajának tápanyagtartalma jelentősen magasabb, mint a környező platóé, melynek fő magyarázata feltételezhetően az, hogy a tölcsér és tál alakú töbrök lejtői mentén a K_2O , NO_2^- és NO_3^- , valamint a levelek és növényi törmelékek lemosódnak és összegyűlnek a töbrök alján, potenciális tápanyag mikrorefúgiumot kialakítva (Bátori és mtsai. 2009; Keppel és mtsai. 2012; Frei és mtsai. 2023). A fiatal erdővel borított töbrőtípusok esetében valamivel magasabb tápanyag-ellátottság adódott, mint az idős töbrökben, aminek az lehet az oka, hogy az idősebb fák gyökérrendszere jóval kiterjedtebb a fiatalabb fákénál, így az idős töbrökben valamivel kevesebb tápanyag juthat le a töbrök aljára. Vizsgálataink alapján a talaj pH-ja szignifikánsan magasabb volt minden töbrőtípusban, mint a platón. Ennek szintén hasonló oka lehet, a bázikus jellegű ionok is lemosódhatnak a töbrőaljakra csakúgy, mint a fentebb említett vegyületek. Emellett a plató talajának alacsonyabb pH-ja részben emberi tevékenység következménye is lehet, és elsősorban Pécs városának iparterületeivel állhat összefüggésben, ugyanis Hoyk (1999) szerint a töbrök jobban védettek a talaj elsavanyodásával szemben, mint a plató, ami a töbröket különösen fontossá teszi természetvédelmi szempontból.

A lékes töbrök talajnedvessége bizonyult a legmagasabbnak, ami a tölcsér és tál alak mellett valószínűleg annak is köszönhető, hogy a lékes töbrök talajfelszínére nagyobb mennyiségű csapadék érkezik, mint a zárt töbrök, illetve a plató talajfelszínére, hiszen a zárt lombkorona felfogja a csapadék egy részét (Horváth és mtsai. 2023a). A különböző élőhelyeken mért átlaghőmérsékletet összehasonlítva azt az eredményt kaptuk, hogy a lékes és a fiatal töbrök jelentősen hűvösebb mikroklímát tartanak fenn, mint a zárt töbrök és a plató. A lékes töbrök

esetén ez vélhetően a magasabb talajnedvességéből adódó hűtő hatásnak (Horváth és mtsai. 2023b), valamint az éjszakai erőteljesebb lehűlésnek köszönhető (Bátori és mtsai. 2019). A fiatal, nagyon sűrű és zárt lombkoronájú erdővel borított töbrökben pedig feltételezhetően ez annak tulajdonítható, hogy a napból érkező sugarak csak igen limitáltan jutnak be a töbrökbe, így az éjjel kialakuló ún. „hideg légtő” (nehezebb hideg levegő) napközben is tartósan fennmarad ezeknek a felszínformáknak az alján (vö. Bárány-Kevei, 1999). A legmagasabb relatív páratartalmat is a lékes töbrökben mértük, ami szintén a talajnedvesség-többlet párolgásából adódhat (Horváth és mtsai. 2023b).

A holtfa mennyisége a fiatal töbrökben bizonyult a legmagasabbnak, melynek elsődleges magyarázata az lehet, hogy a fiatal erdőkben a fák sűrűn nőnek egymás mellett, ami intenzív kompetíciót eredményez a fényért, vízért és tápanyagokért. Sok egyed előbb-utóbb alul marad a versenyben, elpusztul, és holt faanyagként jelenik meg az erdőben (Westoby, 1984; Nordén és mtsai. 2004). A lombkorona borítása természetesen a lékes töbrökben volt a legalacsonyabb, a fiatal töbrökben pedig a legmagasabb, ahol az egykorú faegyedek sűrűn nőnek, és nem alakultak még ki különböző lombkorona szintek. A zárt töbrök és a plató köztes értékeket mutattak ebből a szempontból.

5.2 Talaj-mikrobióta

Annak ellenére, hogy a karsztos élőhelytípusok igen érzékeny rendszereknek számítanak, eredményeink alapján megállapítható, hogy az általunk vizsgált területen a töbröbéli talaj-mikrobióta közösségek előfordulási mintázataira – a növényzettel ellentétben – nincs szignifikáns hatással az erdő kora és a lombkorona lékek jelenléte. Ennek az lehet a fő oka, hogy a talajban élő mikroorganizmusok bizonyos zavarásokkal szemben viszonylag magas ellenállóképességet mutatnak, illetve a növényzettel ellentétben viszonylag gyorsan regenerálódhatnak a közösségeik. Ezeket a megállapításokat támasztják alá a korábbi, karsztterületeken végzett talaj-mikrobiom vizsgálatok is (Zhou és mtsai. 2009; Hu és mtsai. 2024).

Ezzel szemben az összes vizsgált töbrőtípus (zárt, lékes és fiatal töbrök) és a plató talaj-mikrobiótájának kompozíciós mintázatai között jelentős eltérések figyelhetők meg, ami azt feltételezi, hogy – a korábban vizsgált más élőlénycsoportokhoz (növényzet, ízeltlábúak, szárazföldi csigák) hasonlóan (Kemencei és mtsai. 2014; Bátori és mtsai. 2019, 2022, 2023; Marcin és mtsai. 2024) – a töbrök a talaj-mikrobióta esetében is fajmegőrző szerepet

játszhatnak, és lokális biodiverzitási forrópont szerepet tölthetnek be az adott karszterületen belül. Ezt tovább erősíti, hogy az összesen 9 azonosított indikátor nemzetségből 6 (*Friedmaniella*, *Shewanella*, *Kouleothrix*, *Piscinibacter*, *Hyalangium* és *Candidatus Nitrosocosmicus*) az összes töbrőtípus kombinációjára volt jellemző, 2 pedig a zárt és/vagy a lékes töbrökre (*Clostridioides* és *Nitrososphaera*). Ezek között olyan nemzetségek is előfordulnak (pl. *Candidatus Nitrosocosmicus* és *Nitrososphaera*), melyek fontos biogeokémiai szerepet töltenek be, mint ammóniát oxidáló és nitrifikáló szervezetek (Stieglmeier és mtsai. 2014; Alves és mtsai. 2019). A plató és a töbrök eltérő talaj-mikrobióta összetételének fő okai lehetnek a két élőhely között fennálló jelentős talajkémiai különbségek (vö. Rahman és mtsai. 2021; Ma és mtsai. 2022). Eredményeink alapján elmondható, hogy a nyugat-mecseki töbrök talaj-mikrobiótája éles környezeti gradiensek mentén helyezkedik el, és jól leköveti a talaj és a mikroklíma kisléptékű változásait.

5.3 Növényzet

A korábbi kutatások eredményei alapján megállapítható, hogy az erdőállomány kora és a lombkoronában kialakuló lékek jelenléte jelentősen befolyásolja egy terület növényközösségeinek összetételét (Roberts és Gilliam 1995; Kermavnar és mtsai. 2019; Bátori és mtsai. 2023b). Azoknak a publikációknak a száma azonban csekély, amelyek e két tényező hatását egyaránt figyelembe veszik az összetett geomorfológiával rendelkező erdőterületek aljnövényzetének vizsgálata során.

Eredményeink jelentős különbségeket mutatnak a különböző töbrőtípusok (zárt, lékes és fiatal töbrök) és a környező karsztplató növényzetének kompozíciós mintázatai között. Ez arra utal, hogy a töbrök növényzete még 50 év elteltével sem képes visszanyerni a fakitermelés előtti állapotát. Bátori és mtsai. (2023a) megállapították, hogy a mecseki töbrökben előforduló növényfajok többsége 10–40 évvel a lombkorona eltávolítása után eltűnhet a töbrökből, mivel a fiatal faegyedek sűrű, árnyas lombkoronája ebben a szukcessziós szakaszban leárnyékolja az alacsonyabb növényzeti szinteket (ami nem kedvező a lágyszárúak és cserjék számára), jelentős fajszámcsökkenést eredményezve a töbrökben. A fiatal töbrökben az indikátorfajok hiánya is az élőhely homogenizációjára utal. A természetes erdődinamika során az idős erdőkben (>80 év) kialakuló lombkorona lékek módosítják a növényközösségek összetételét, eltérő mintázatokat eredményezve a zárt erdőkben található közösségekhez képest, ezzel potenciálisan növelve a lokális biodiverzitást (Aszalós és mtsai. 2023). A lékes töbrökben több

olyan hűvös és nedves éghajlatot indikáló indikátor növényfajt találunk, melyek a környező területen ritkák, vagy egyáltalán nem fordulnak elő (pl.: *Chrysosplenium alternifolium* és *Veronica montana*). Ezeknek a fajoknak a fennmaradása a lékes töbrökben feltételezhetően a hűvös és nedves mikroélőhelyek jelenlétének köszönhető.

Eredményeink azt mutatják, hogy a nyugat-mecseki töbrök növényközösségei – a talaj-mikrobiótához hasonlóan – szintén éles környezeti gradiensek mentén helyezkednek el, és jól lekövetik a mikroklima és a talaj kisléptékű változásait.

5.4 Természetvédelmi vonatkozások

A globális klímaváltozásra az élőlények különböző módon reagálnak. A felmelegedés és a csapadékmintázatok megváltozása következtében számos faj földrajzi elterjedése a sarkok és a magasabb tengerszint feletti magasságon elhelyezkedő területek felé tolódhat. A korlátozott diszperziós képességű fajokat, amelyek nem tudnak lépést tartani a környezeti változásokkal és nem érhető el számukra megfelelő élőhely, a kihalás veszélye fenyegeti (Walther és mtsai. 2002). Ezen fajok populációi számára menedéket jelenthetnek a mikrorefúgiumok, melyek egész évben stabil mikroklimatikus viszonyokat biztosítva lehetővé teszik a klímaváltozásra érzékeny fajok túlélését és későbbi szétterjedését a környező tájba (Dobrowski, 2011). Ilyen módon a mikrorefúgiumok kulcsfontosságúak lehetnek a biodiverzitás megőrzésében. A biodiverzitás megőrzése pedig központi feladata napjaink természetvédelmének, mikor a fajok folyamatos eltűnésével szembesülhetünk (Barnosky és mtsai. 2011; Brose és mtsai. 2017).

A megoldás részét képezheti az olyan magas biodiverzitást őrző élőhelyek védelme, mint amilyenek a töbrök is (Bátori és mtsai. 2019). Eredményeink azt sugallják, hogy a különböző zavarási típusok hatásainak alapos vizsgálata elengedhetetlen a változatos geomorfológiával rendelkező karszterületek biodiverzitásának fenntartásához. Mivel a nyugat-mecseki töbrök hőmérsékleti, hidrológiai és tápanyag refúgiumként is funkcionálhatnak az egyre melegedő és szárazodó klímában (vö. McLaughlin és mtsai. 2017; Bátori és mtsai. 2022; Frei és mtsai. 2023), ezért olyan kezelési eljárások kidolgozása szükséges ezeken a területeken, melyek figyelembe veszik ezeknek a felszínformáknak a refugiális kapacitását. Mivel a jelen kutatás eredményei bizonyítják, hogy az erdő kora és a lombkorona lécek jelenléte jelentősen befolyásolja a mikroklima, a talaj és egyéb abiotikus paraméterek elemeit a mecseki töbrökben (ezzel eltérő hatást gyakorolva az élővilág különböző csoportjaira), ezért ezeket a tényezőket is figyelembe kell venni a globális felmelegedés hatásainak értékelése során (vö. Kovács és mtsai.

2017). Az erdőrezervátumok kialakítása mellett megoldás lehet például a folyamatos erdőborítást biztosító gazdálkodási mód bevezetése is ezeken a területeken, a zárt lombkoronával rendelkező töbrökben pedig a kisebb lombkorona lécek kialakítása (Bátori és mtsai. 2021), hogy a töbrök hosszú időn keresztül képesek legyenek mérsékelni a felmelegedő éghajlat negatív következményeit.

6. Konklúzió

A töbrök a napjainkban már zajló globális felmelegedés alatt jelentős szerepet játszhatnak a biodiverzitás megőrzésében, azáltal, hogy mikrorefúgiumként szolgálnak azon fajok populációi számára, melyek nem képesek lépést tartani a melegedő és szárazodó makroklimával. Ezt jellegzetes alakjuk következtében kialakuló sajátos mikroklimatikus és talajtani viszonyaiknak köszönhetik, melyet hosszú távon is jelentősen befolyásolhatnak a természetes és az antropogén zavarások. A Nyugat-Mecsek töbreiben a fakitermelés óta eltelt idő (vagyis a töbröket borító erdő kora), illetve a természetes erdődinamika következtében kialakult lombkorona lécek jelenléte a lokális mikroklima és egyes talajparaméterek megváltoztatása által közvetetten befolyásolja az élővilág különböző csoportjainak közösségi összetételét. Eredményeink alapján a talaj-mikrobióta kompozíciós mintázataira jelenleg már nincsenek jelentősebb hatással a fentebb említett zavarási típusok, míg a növényzet jelentős különbségeket mutat az egyes töbrőtípusokban. Ebből az is következik, hogy a különböző taxonok zavarásokra adott válaszai egymástól eltérhetnek, és a különböző taxonok közösségei más-más regenerációs képességgel rendelkeznek. A töbröket körülvevő karsztplatótól való szignifikáns eltérés mindkét vizsgált taxon esetében bizonyítja a töbrök fajmegőrző és lokális biodiverzitási forrópont szerepét. Vizsgálatunk hozzájárul ezen felszínformák természetvédelmi jelentőségének hangsúlyozásához is és szorgalmazza az erdőgazdálkodás olyan irányú újragondolását ezeken a területeken, hogy a töbrök megőrizhessék refugiális kapacitásukat a regionális klímaváltozás során.

7. Irodalomjegyzék

- Alves RJE, Kerou M, Zappe A, és mtsai. (2019): Ammonia oxidation by the arctic terrestrial thaumarchaeote *Candidatus Nitrosocosmicus arcticus* is stimulated by increasing temperatures. *Frontiers in Microbiology*, **10**: 1571.
- Aszalós R, Kovács B, Tinya F, és mtsai. (2023): Canopy gaps are less susceptible to disturbance-related and invasive herbs than clear-cuts: Temporal changes in the understorey after experimental silvicultural treatments. *Forest Ecology and Management*, **549**: 121438.
- Bárány I (1986): Újabb adatok a karsztdolinák képződéséhez. *NME Közleménye*, **33**: 149-155.
- Bárány-Kevei I (1999): Microclimate of karstic dolines. *Acta Climatologica*, **32-33**: 19-27.
- Barnosky AD (2015): Transforming the global energy system is required to avoid the sixth mass extinction. *MRS Energy & Sustainability*, **2**: E10.
- Barnosky AD, Matzke N, Tomiya S, és mtsai. (2011): Has the Earth's sixth mass extinction already arrived?. *Nature*, **471**: 51-57.
- Bátori Z, Erdős L, Gajdács M, és mtsai. (2021): Managing climate change microrefugia for vascular plants in forested karst landscapes. *Forest Ecology and Management*, **496**: 119446.
- Bátori Z, Erdős L, Morschhauser T, és mtsai. (2009): Vegetation of the dolines in Mecsek Mountains (South Hungary) in relation to the local plant communities. *Acta Carsologica*, **38**(2-3).
- Bátori Z, E Vojtkó A, Erdős L, és mtsai. (2014): A bükkéri erdős és gyepes töbrök növényzetének hőmérsékleti és talajnedvességi indikációja. *Kitaibelia*, **19**: 331-338.
- Bátori Z, Gallé R, Gallé-Szpisjak N, és mtsai. (2022): Topographic depressions provide potential microrefugia for ground-dwelling arthropods. *Elementa: Science of the Anthropocene*, **10**: 00084.
- Bátori Z, Körmöczi L, Erdős L, és mtsai. (2012): Importance of karst sinkholes in preserving relict, mountain, and wet-woodland plant species under sub-Mediterranean climate: A case study from southern Hungary. *Journal of Cave and Karst Studies*, **74**: 127-134.
- Bátori Z, Tölgyesi C, Li G, és mtsai. (2023a): Forest age and topographic position jointly shape the species richness and composition of vascular plants in karstic habitats. *Annals of Forest Science* **80**: 1-20.

- Bátori Z, Valkó O, Vojtkó A, és mtsai. (2023b): Environmental heterogeneity increases the conservation value of small natural features in karst landscapes. *Science of the Total Environment*, **872**: 162120.
- Bátori Z, Vojtkó A, Maák IE, és mtsai. (2019): Karst dolines provide diverse microhabitats for different functional groups in multiple phyla. *Scientific Reports*, **9**: 7176.
- Brose U, Blanchard JL, Eklöf A, és mtsai. (2017): Predicting the consequences of species loss using size-structured biodiversity approaches. *Biological Reviews*, **92**: 684-697.
- Ceballos G, és Ehrlich PR. (2023): Mutilation of the tree of life via mass extinction of animal genera. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **120**: e2306987120.
- Ceballos G, García A, Ehrlich PR. (2010): The sixth extinction crisis: loss of animal populations and species. *Journal of Cosmology*, **8**: 31.
- Chen S, Zhou Y, Chen Y, és mtsai. (2018): fastp: an ultra-fast all-in-one FASTQ preprocessor. *Bioinformatics*, **34**: i884-i890.
- Dobrowski SZ. (2011): A climatic basis for microrefugia: the influence of terrain on climate. *Global Change Biology*, **17**: 1022-1035.
- Dövényi Z. (szerk) (2010): *Magyarország kistájainak katasztere*. MTA Földrajztudományi Kutatóintézet, Budapest
- Eldredge N. (2001): The sixth extinction. https://www.biologicaldiversity.org/programs/population_and_sustainability/extinction/pdfs/Eldridge-6th-extinction.pdf
- Federer CA. (1984): Organic matter and nitrogen content of the forest floor in even-aged northern hardwoods. *Canadian Journal of Forest Research*, **14**: 763-767.
- Frei K, Vojtkó A, Farkas T, és mtsai. (2023): Topographic depressions can provide climate and resource microrefugia for biodiversity. *iScience*, **26**.
- Harrison S. és Noss R. (2017): Endemism hotspots are linked to stable climatic refugia. *Annals of Botany*, **119**: 207-214.
- Hoyk E. (1999): Investigation of the vegetation and soil in the dolinas of Western Mecsek Mountains, South Hungary: *Acta Carsologica*, **28**: 105–113.
- Hoyk E. (2002): Természetvédelmi szempontú geoökológiai értékelés a tervezett Nyugat-Mecsek Tájvédelmi Körzet területén. Doktori (PhD) értekezés, Szeged
- Horváth CV, Kovács B, Tinya F, és mtsai. (2023a): A matter of size and shape: Microclimatic changes induced by experimental gap openings in a sessile oak–hornbeam forest. *Science of the Total Environment*, **873**: 162302.

- Horváth CV, Kovács B, Tinya F, és mtsai. (2023b): A lékalak és lékméret hatása az erdei mikroklímára. *Erdészeti Lapok*, **158**: 398-401.
- Hu C, Zhang Z, Zhong C, és mtsai. (2024): Impact of Different Land Use Types on Bacterial and Fungal Communities in a Typical Karst Depression in Southwestern China. *Forests*, **15**:1299.
- Hughes JB, Daily GC, Ehrlich PR. (1997): Population diversity: its extent and extinction. *Science*, **278**: 689-692.
- Kemencei Z, Farkas R, Páll-Gergely B, és mtsai. (2014): Microhabitat associations of land snails in forested dolinas: implications for coarse filter conservation. *Community Ecology*, **15**: 180-186.
- Keppel G, Stralberg D, Morelli TL, és mtsai. (2024): Managing climate-change refugia to prevent extinctions. *Trends in Ecology & Evolution*, **39**: 800-808.
- Keppel G, Van Niel KP, Wardell-Johnson GW, és mtsai. (2012): Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, **21**: 393-404.
- Kermavnar J, Eler K, Marinšek A, és mtsai. (2019): Initial understory vegetation responses following different forest management intensities in Illyrian beech forests. *Applied Vegetation Science*, **22**: 48-60.
- Kovács B, Tinya F, Ódor P. (2017): Stand structural drivers of microclimate in mature temperate mixed forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, **234**: 11-21.
- Li XY, Contreras S, Solé-Benet A. (2007): Spatial distribution of rock fragments in dolines: a case study in a semiarid Mediterranean mountain-range (Sierra de Gádor, SE Spain). *Catena*, **70**: 366-374.
- Ma L, Liu L, Lu Y, és mtsai. (2022): When microclimates meet soil microbes: Temperature controls soil microbial diversity along an elevational gradient in subtropical forests. *Soil Biology and Biochemistry*, **166**: 108566.
- Malcolm JR, Liu C, Neilson RP, és mtsai. (2006): Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots. *Conservation Biology*, **20**: 538-548.
- Marcin M, Raschmanová N, Miklisová D, és mtsai. (2024): Karst landforms as microrefugia for soil Collembola: Open versus forested dolines. *Elementa: Science of the Anthropocene*, **12**: 00107
- McLaughlin BC, Ackerly DD, Klos PZ, és mtsai. (2017): Hydrologic refugia, plants, and climate change. *Global Change Biology*, **23**: 2941-2961

- Menzel P, Ng KL, Krogh A. (2016): Fast and sensitive taxonomic classification for metagenomics with Kaiju. *Nature Communications*, **7**: 11257.
- Mikhaylov A, Moiseev N, Aleshin K, és mtsai. (2020): Global climate change and greenhouse effect. *Entrepreneurship and Sustainability Issues*, **7**: 2897.
- Parise M. és Pascali V. (2003): Surface and subsurface environmental degradation in the karst of Apulia (southern Italy). *Environmental Geology*, **44**: 247-256.
- Rahman NSNA, Abdul Hamid NW, Nadarajah K. (2021): Effects of abiotic stress on soil microbiome. *International Journal of Molecular Sciences*, **22**: 9036.
- Raschmanová N, Miklisová D, Kováč L, és mtsai. (2015): Community composition and cold tolerance of soil Collembola in a collapse karst doline with strong microclimate inversion. *Biologia*, **70**: 802-811.
- R Core Team. (2022): R: A language and environment for statistical computing (4.2.2)[Computer software]. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org>
- Roberts MR, Gilliam FS. (1995): Patterns and mechanisms of plant diversity in forested ecosystems: implications for forest management. *Ecological Applications*, **5**: 969–977.
- Stieglmeier M, Klingl A, Alves RJ, és mtsai. (2014): Nitrososphaera viennensis gen. nov., sp. nov., an aerobic and mesophilic, ammonia-oxidizing archaeon from soil and a member of the archaeal phylum Thaumarchaeota. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, **64**: 2738-2752.
- Tang CQ, Matsui T, Ohashi H, és mtsai. (2018): Identifying long-term stable refugia for relict plant species in East Asia. *Nature Communications*, **9**: 4488.
- Valjavec MB. (2014): Study of filled dolines by using 3D stereo image processing and electrical resistivity imaging. *International Journal of Speleology*, **43**: 57.
- Valjavec M, Zorn M, Čarni A. (2018): Human-induced land degradation and biodiversity of Classical Karst landscape: On the example of enclosed karst depressions (dolines). *Land Degradation & Development*, **29**: 3823-3835.
- Westoby M. (1984): The self-thinning rule. *Advances in Ecological Research*, **14**: 167-225.
- Walther GR, Post E, Convey P, és mtsai. (2002): Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**: 389-395.
- White WB, Culver DC, Herman JS, Kane TC, és mtsai. (1995): Karst lands. *American Scientist*, **83**: 450-459.
- Zhou J, Huang Y, Mo, M. (2009): Phylogenetic analysis on the soil bacteria distributed in karst forest. *Brazilian Journal of Microbiology*, **40**: 827-837.

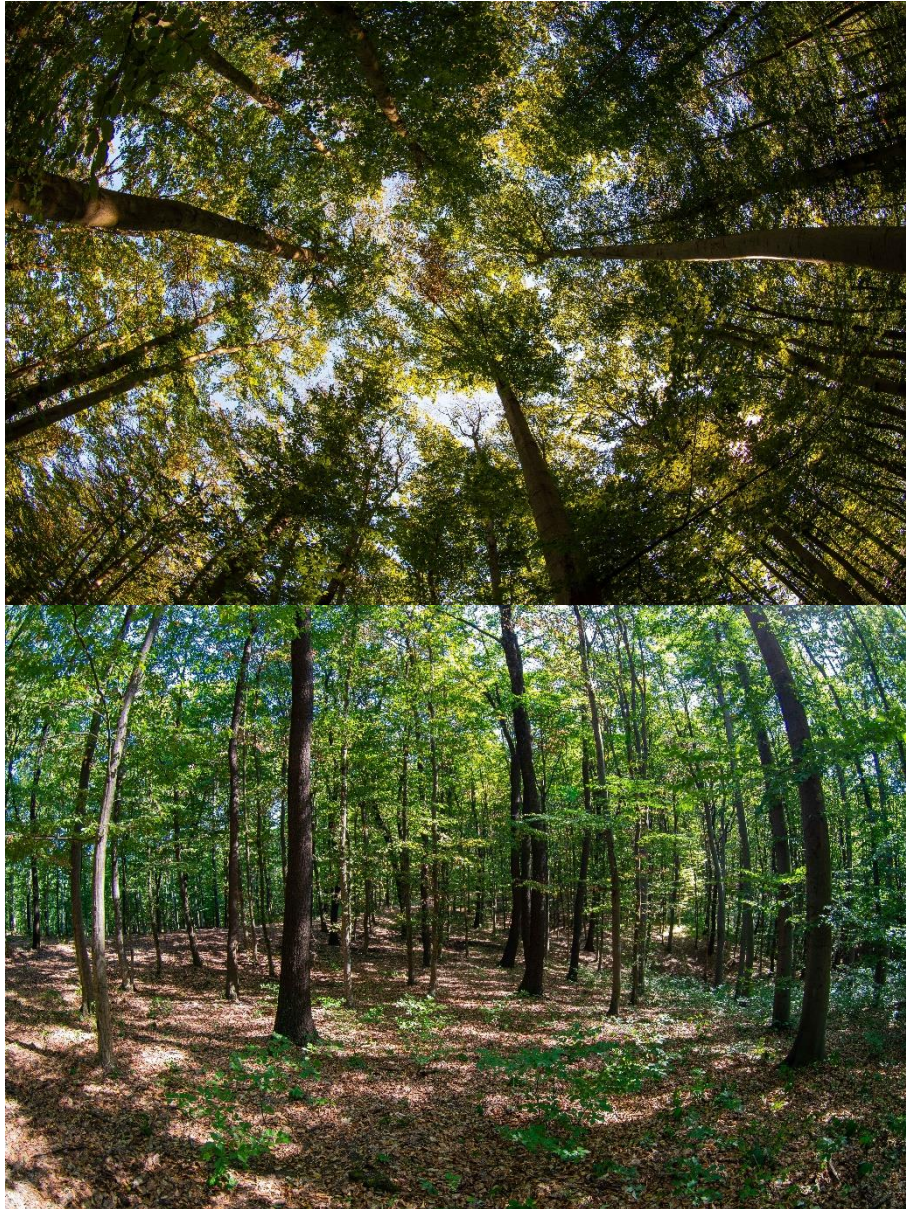
8. Köszönetnyilvánítás

Elsősorban köszönettel tartozom témavezetőimnek, Bátori Zoltánnak és Frei Katának iránymutatásukért, szakadatlan segítségükért és támogatásukért. Köszönöm Li Gábornak és Tölgyesi Csabának a mintavételezésében nyújtott segítségüket. Köszönet illeti Bodor Attilát a DNS kivonás elvégzéséért, szakmai tanácsaiért, valamint Wirth Rolandot a bioinformatikai elemzések elvégzéséért.

Függelék



1. ábra: A vizsgált 3-féle töbörtípus a Nyugat-Mecsekben. **A)** Idős erdővel borított (> 80 év) töbör lombkorona léekkel a töbörálon. **B)** Idős erdővel borított (> 80 év) töbör zárt lombkoronával. **C)** Fiatalabb erdővel borított (kb. 50 év) töbör zárt lombkoronával.



2. ábra: Referencia területként vizsgált plató helyszín, melyet idős (> 80 év) és zárt lombkoronájú erdő borít.