

**Az égetés hatása erdélyi gyepekben élő lágyszárú növények
magjainak csírázására**

Domokos Péter

Biológia alapszak, III év

Babeş–Bolyai Tudományegyetem

Kolozsvár

Témavezető: **Dr. Ruprecht Eszter, docens**

Tartalomjegyzék

1. Bevezető.....	4
1.1. A növények tűzhöz való adaptációja.....	4
1.2. A tűz komponensei és azok hatása a magvak csírázására.....	5
1.3. A tűzadaptációtól az égetésig.....	6
1.4. A tűz hatása az Erdélyi-medence gyepterületeire.....	7
1.5. Kérdések.....	8
2. Anyagok és módszerek.....	9
2.1. Tanulmányozott fajok.....	1
2.2. A kísérlet lefolyása.....	10
2.3. Statisztikai elemzés.....	12
3. Eredmények.....	14
4. Tárgyalás.....	18
5. Következtetések.....	20
6. Köszönetnyilvánítás.....	21
7. Irodalomjegyzék.....	21

1. Bevezető

1.1. A növények tűzhöz való adaptációja

A tüzet nem az ember találta fel, a spontán tüzek természetesek. Számos ökoszisztémában és növényzeti típusban a tűz egy fontos természetes zavarási tényező, mely sok növényfaj szaporodását befolyásolja, ezáltal hozzájárul ezen ökoszisztémák fennmaradásához (Pausas és Keeley 2009). Természetesen csak a kellően száraz klímájú területeken alakulhatnak ki spontán tüzek. Például a mediterrán cserjések rendszeresen ki vannak téve az intenzív tűz hatásainak (Arianoutsou és Thanos 1996). Ez erős szelekciós nyomást gyakorolhat a növényfajokra. Így nem meglepő, hogy a mediterrán klímájú régiókban (az európai mediterráneumban, az észak-amerikai Kaliforniában, Dél-Afrikában és Kelet-Ausztráliában) találunk olyan növényfajokat, amelyeknek életmenete szorosan kapcsolódik a tűzhöz (Mick és Byron 2000).

Ennek egy extrém példája a dél-afrikai liliom (*Cyrtanthus ventricosus*), amely csak tűz után virágzik. Tűz hiányában viszont a virágzás elmarad (Le Maitre és Brown, 1992). A legtöbb esetben viszont a tűznek a termések és a tobozok felnyílásában, valamint a magok kiszóródásában van szerepe, más fajok esetében a tűz a magok utóéréséhez szükséges, tűz hiányában mindez elmarad (Keeley és Fotheringham 2000).

Mivel a tűzfüggő ökoszisztémákban a fásszárú növényzet gyakran intenzív tüzeknek van kitéve, ehhez a zavaráshoz több cserje és fafaj a sarjadzással adaptálódott; a tűz hatására, a föld feletti vegetatív részek pusztulása után, a gyökérzetből előtörő sarjakból regenerálódik a növény (Canadell, és Zedler 1995).

A tűzadaptáció egy további változata figyelhető meg azoknál a fajoknál, amelyek a tűz utáni kedvező körülmények között szórják ki magjaikat, mivel a tűz hatására a termések illetve a tobozok felnyílnak, és a magok szabaddá válnak. A mediterrán klímájú régiókban jó-néhány példát találunk erre: az északi féltekén számos *Pinus* (fenyő) és *Cupressus* (ciprus) fajnál (Keeley és Zedler 1998), a déli féltekén számos *Proteaceae* (prótea-félék) és *Myrtaceae* (mirtusz-félék) fajnál (Lamont és mtsai. 1991) figyelték meg ezt az adaptációt.

A tűz utáni kedvező körülmények kihasználásához a növényfajok tűz által indukált csírázással adaptálódtak. Ez azáltal valósulhat meg, hogy a magok vagy termések vastag maghéja vagy termésfala a tűzben felreped vagy roncsolódik (Brtis és mtsai. 1993). Így lehetővé válik a magok hidratációja, ami megszakítja a dormanciát, és a magok kicsíráznak. Ezt a tűzadaptációt több növény családban is megfigyelték: *Fabaceae* (pillangósvirágúak), *Rhamnaceae* (bengefélék), *Malvaceae* (mályvafélék), *Sterculiaceae*, *Cistaceae* (szuharfélék)

és *Convolvulaceae* (szulákfélék) (Keeley és Fotheringham 2000).

A tüzek közvetett módon is hatást gyakorolnak a tűzfüggő élőhelyekre. Kezdve attól, hogy maga a tűz az, ami a záródott fásszárú vegetációban új területeket nyithat meg, lehetővé téve lágyszárú fajok kolonizációját, vagyis a gyepek létrejöttét. A tűz következtében, a nyílt talajfelszínen megnövekedik a párologtatás, így a vízért folyó versengés fokozódik. A szerves anyag mineralizációjának a felgyorsulása, valamint a talaj pH-jának a változása mind-mind a környezeti paraméterek megváltozását eredményezik, ami új kompetíciós helyzetet teremt (Keeley és Fotheringham 2000). A tűznek talaj-sterilizáló hatása is van, ami elpusztítja a patogén, de a szimbiózisra alkalmas talajlakó mikroorganizmusokat is (Wicklow 1988). A tűz azáltal is hatást gyakorol a gyepekre, hogy a herbivorok populációját befolyásolja. Közvetlenül, amennyiben azok elpusztulnak a tűzben, vagy indirekt módon, azáltal, hogy a nyílt (búvóhelymentes) területeken a herbivorokat könnyebben elejtik a ragadozók (Quinn 1994).

1.2. A tűz komponensei és azok hatása a magvak csírázására

Bár a tűz hatása a növényekre nagyon sokrétű lehet (pl. a föld feletti részek károsítása vagy részleges pusztítása, föld feletti és alatti rügyek aktivizálása, virágzás befolyásolása, abiotikus tényezők megváltoztatása), jelen vizsgálatban a tűznek a magokra gyakorolt hatásával foglalkoztunk behatóan. Ezért a tűz komponenseit a magokra és azok csírázására gyakorolt hatása alapján tárgyaljuk.

A tűz közvetlen hatását két komponensre bonthatjuk: magára a hősokra, valamint a tűz során keletkező füst és az elszenesedett biomassza biokémiai hatására (Keeley és Fotheringham 2000).

Tűzadaptált fajoknál megfigyelték, hogy magára a hősokra van szükség a magok utóéréséhez és csírázásához, hiányában elmarad a csírázás, és a magok dormans állapotban maradnak. Ez több növény családban is jelen van, mint például: *Anacardiaceae* (szömörcefélék) (Washitani 1988), *Convolvulaceae* (szulákfélék) (McCormac és Windus 1993), *Fabaceae* (pillangósvirágúak) (Grigore és Tramer 1996), *Geraniaceae* (gólyaorrfélék) (Abrams és Dickmann 1984), *Hypericaceae* (orbáncfűfélék) (Mallik és Gimingham 1985), *Restionaceae* (szittyópázsitfélék) (Musil és de Witt 1991) és *Malvaceae* (mályvafélék) (Baskin és Baskin 1997).

A füstben és a koromban lévő vegyületek a talajba oldódnak, és szintén hatást gyakorolhatnak a magbankban illetve a talaj felszínén lévő magokra. A mediterrán ökoszisztémákban a füst és a korom által indukált csírázás egy gyakori jelenség, több család

képviselőinél megfigyelték: pl. *Asteraceae* (fészkesek), *Brassicaceae* (keresztesvirágúak), *Lamiaceae* (ajakosak), *Poaceae* (pázsitfűvek) (Baxter és mtsai. 1994, Dixon és mtsai. 1995, van Staden és mtsai. 1995) családokban, de a hatásmechanizmusa még nem teljesen tisztázott.

Beszélhetünk a tűz közvetett hatásáról is, amelyet a megváltozott környezet idéz elő. A megnyílt területeken a beeső fény fokozottan megnövekedett mennyisége a kis magvú fajok csírázását segíti (Milberg és mtsai. 2000). A diurnális hőmérséklet-ingadozás felerősödése az egyes fajok magjainak dormanciáját szakíthatja meg (Pierce és Moll 1994), továbbá a talaj nitrogén-utánpótlása is megnövekedik (Bell és mtsai. 1999). Mindezek végeredményeként egy szukcessziós sor veszi kezdetét, amely a növénytársulás átalakulásához vezet (Gómez-González és mtsai. 2011).

1.3. A tűzadaptációtól az égetésig

Bár az utóbbi években bizonyítást nyert az a tény, hogy az elmúlt 12.000 évben (a Holocén időszak során) a Kárpát-medence mérsékelt kontinentális éghajlata ellenére is voltak természetes tüzek Erdély területén (Feurdean és mtsai. 2013), ezek korántsem voltak olyan gyakoriak, hogy a növények tűzadaptációjához vezethettek volna. Míg egy tűzadaptált ökoszisztémában, például egy erdőben, átlagosan 50 évente jelentkezik (egy) természetes tűz (Keeley és Fotheringham 2000), addig az Erdélyi-medencében átlagosan a 150–300 évenkénti tűz volt jellemző. Az ember megjelenésével (kb. 4000 évvel ezelőtt) az ember által erdőirtásra használt tüzek terjedtek el, és a természetes tüzek jelentősége valószínűleg fokozatosan csökkent. Az utóbbi 700 évben viszont egyáltalán nincsenek tüzre utaló jelek, hiszen ekkortól már olyan sűrűségben voltak az emberi települések, hogy a tüzeket elfojtották, hogy ne veszélyeztessék az emberi javakat (Feurdean és mtsai. 2013).

Annak ellenére, hogy törvényileg tiltott tevékenység, Erdély-szerte egyre több felhagyott legelőt, kaszálót és parlagot égetnek fel a tavasz során, hogy eltávolítsák a felhalmozódott száraz biomasszát, vagy megakadályozzák a cserjék betelepülését. Az antropogén égetés egy alternatív kezelési mód az egykori hagyományos tájhasználati módokkal (kaszálás és legeltetés) szemben, amelyek ma már, főleg az állatállomány és a vidéki életforma csökkenése miatt, nehezen fenntarthatók. Ugyanakkor kezelés hiányában ezeken a gyepeken az avar felhalmozódása, a becserjésedés vagy a beerdősülés folyamata indul el, amely hosszú távon az értékes gyepek átalakulásához és fajgazdagságának a csökkenéséhez vezethet (Kahmen és mtsai. 2002, Enyedi és mtsai. 2007, Ruprecht és mtsai. 2013). Ennek a folyamatnak a megfékezését vagy késleltetését remélik azok a kutatók vagy természetvédelmi szakemberek, akik az égetést javasolják alternatív kezelésként például

felhagyott legelőkön vagy kaszálókon (Valkó és mtsai. 2014).

1.4. A tűz hatása az Erdélyi-medence gyepterületeire

Az Erdélyi-medencéből, de egész Közép-Kelet-Európából sem ismeretesek olyan kísérletek vagy hosszútávú megfigyelések, amelyek a tűz hatásaira vonatkoznának lágyszárú növényközösségekben. Észak- és Közép-Európában már végeztek ebben a témában hosszú távú vizsgálatokat. Ezek eredményei azt mutatják, hogy az évi egyszeri égetés negatívan hat a növényközösség összetételére és diverzitására (Kahmen és mtsai. 2002, Wahlman és Milberg 2002, Köhler és mtsai. 2005, Liira és mtsai. 2009). Mivel azonban az Erdélyi-medencének sem a klímája, sem a flórája nem egyezik meg az észak- és közép-európaival, ezért a fenti eredmények sem vonatkoztathatók teljes mértékben a hazai gyepekre. Így szükségesnek tartjuk Közép-Kelet-Európában a hosszú távú, kontrollált égetéses kísérletek elvégzését gyepekben illetve a gypalkotó növényfajokkal.

A gyepeinkben élő lágyszárú fajok életciklusában a magok létfontosságú szerepet töltenek be a kedvezőtlen időszak (esetünkben a tél) átvészelésében, a szaporodásban és a terjedésben. A magok érését és diszperzióját követően a talajfelszínre kerülnek, már amelyeket az alom nem tartott vissza. A talaj felszínére került magok a következő vegetációs periódus kezdetén (tavasszal) kicsírázva új növényegyedet hoznak létre, vagy a földben egyre mélyebbre vándorolva nyugalomba vonulnak és kialakítják a magbankot (a tartalékot).

Mivel az antropogén égetésekre általában kora tavasszal kerül sor (Kahmen és mtsai. 2002), így a közvetlen hatások a magokat illetve a már kicsírázott magoncokat és természetesen az élő növényfajok föld feletti vegetatív szerveit érintik. Vizsgálatunkban ezen hatások közül a tűznek a magokra gyakorolt közvetlen hatására koncentráltunk, hiszen a magról történő szaporodás a növénypopulációk hosszútávú fennmaradását biztosítja.

Tavasszal a gyepekben a magok három közegben oszlanak meg: a magbank, a talajfelszín és az alom között. A magbankban lévő magokat illetően, előző kutatásokból már kiderült, hogy a talajban 1 cm-nél mélyebben lévő magokat már nem érinti negatívan az égetés hő komponense (Ruprecht és mtsai. 2013), legfeljebb a bemosódó égéstermékek fejthetik ki hatásukat vegyi úton.

A gyepek felhagyása növeli az alom mennyiséget (Kahmen és mtsai. 2002), és mivel a visszatartott (az alomban csapdába esett) magok mennyisége nő az alom mennyiségével (Ruprecht és Szabó 2012), ezért az alom által visszatartott magmennyiség nem elhanyagolható ezeken a felhagyott területeken, amelyeket égetni szoktak. Az alomban maradt

magok a tűzben teljesen elégnek, így a magbank utánpótlásának ez a része megsemmisül.

A talajban lévő magokat tehát a tűz kémiai komponense érintheti, az alomban lévő magok pedig nagy eséllyel elpusztulnak az égetés során. A tűz során a talaj felszíni hőmérséklete nem emelkedik meg olyan mértékben, mint az alomban (Ruprecht és mtsai. 2013), így itt a magoknak nagyobb a túlélési esélye. Kérdésünk tehát az, hogy a talaj felszínén lévő magok hogyan képesek tolerálni az égetést, illetve a tűznek mely komponense hat a magokra legerősebben? Ezek ugyanis azok a magok, amelyeknek csírázniuk kell az adott vegetációs időszakban, vagy amelyek a magbank utánpótlását biztosíthatják.

1.5 Kérdések

Kutatásunk során, mely 19 erdélyi gyepekben honos növényfaj magvainak tűztűrését vizsgálta, a következő kérdésekre kerestük a választ:

K(1): Mely fajok magvait illetve egymagvú terméseit veszélyezteti az égetés és melyek tűrik azt?

K(2): Mennyire egységes az égetésre és annak komponenseire adott válasz családokon illetve rendeken belül?

K(3): A tűznek melyik komponense fejti ki erőteljesebben hatását a magokra illetve egymagvú termésekre?

2. Anyagok és módszerek

2.1. Tanulmányozott fajok

1. táblázat: A kísérletbe bevont fajok és azok rendszertani hovatartozása.

Fajnév	Család / Rend
<i>Daucus carota</i>	<i>Apiaceae</i> (ernyősök családja)
<i>Carum carvi</i>	
<i>Heracleum sphondylium</i>	
<i>Anthriscus sylvestris</i>	
<i>Bifora radians</i>	
<i>Pimpinella saxifraga</i>	
<i>Erucastrum nasturtiifolium</i>	<i>Brassicaceae</i> (keresztesvirágúak családja)
<i>Berteroa incana</i>	
<i>Rapistrum perenne</i>	
<i>Thlaspi arvense</i>	
<i>Cardaria draba</i>	
<i>Pulsatilla montana</i>	<i>Ranunculaceae</i> (boglárkafélék családja)
<i>Ranunculus polyanthemus</i>	
<i>Consolida orientalis</i>	
<i>Adonis vernalis</i>	
<i>Trollius europaeus</i>	
	<i>Monocotyledonate</i> (egyszikűek)
<i>Anthericum ramosum</i>	<i>Asparagales</i> (spárgavirágúak rendje)
<i>Ornithogalum gussonei</i>	
<i>Veratrum album</i>	<i>Liliales</i> (liliomvirágúak rendje)

Folytak már vizsgálatok arra vonatkozóan, hogy az erdélyi gyepekben élő leggyakoribb növénycsaládok egyes képviselőinek a magjai hogyan reagálnak az égetésre és annak egyik komponensére, a hősokra. Ruprecht és mtsai. (2013) már megvizsgálták a kísérleti égetés és a hősök hatását négy gyakori növénycsaládhoz: *Asteraceae* (fészkesek),

Fabaceae (pillangósvirágúak), *Lamiaceae* (ajakosak) és *Poaceae* (pázsitfűvek) tartozó mintegy 16 faj magjaira vagy egymagvú terméseire. A jelen kutatás célja ennek a tudásnak a kiegészítése újabb gyakori növénycsaládok képviselőivel. Amint az *1. táblázatban* is látható, öt újabb család illetve rend: *Apiaceae* (ernyősvirágzatúak), *Brassicaceae* (keresztesvirágúak), *Ranunculaceae* (boglárkafélék), *Asparagales* (spárgavirágúak), *Liliales* (liliomvirágúak) képviselőinek a magjaival illetve egymagvú terméseivel dolgoztunk. A kísérlet kezdetén minden családból és rendből 6-6 fajt választottunk ki. Mivel némelyik faj esetében nem született kiértékelhető eredmény (a magvak nem csíráztak vagy nagyon alacsony arányban csíráztak), így csak a fenti táblázatban látható fajok eredményeit fogjuk a továbbiakban bemutatni.

2.2. A kísérlet lefolyása

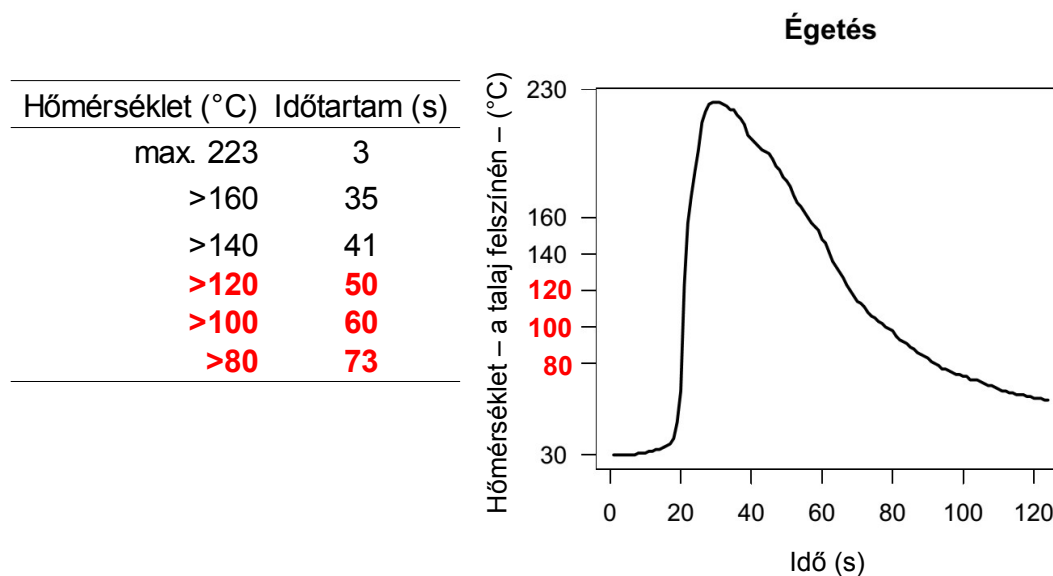
A kísérletet a kolozsvári Babeş–Bolyai Tudományegyetem botanikus kertjének laboratóriumában és kísérleti területén végeztük 2012–2013-ban.

A kísérletben használt növényfajok magjait és egymagvú terméseit erdélyi gyepekben gyűjtöttük be 2012 nyarán és őszén, fajonként legalább 30 egyedről és lehetőség szerint több populációból.

A begyűjtött magokat kiszabadítottuk a termésekből, illetve az egymagvú terméseket (kaszat, aszmag vagy becőke) megtisztítottuk függelékeiktől, majd életképességük ellenőrzésére viabilitási tesztet végeztünk. Ezt követően a magokat nedvesen telettettük, sötétben, 3 °C-on, 3 hónapig. Majd a magokat és egymagvú terméseket 2013 tavaszán vetettük alá a kísérleti kezeléseinknek: különböző hőkezeléseknek, füstnek és koromnak és a kísérleti égetésnek, annak megfelelően, hogy a leggyakrabban tavasszal égetnek a természetben is (Kahmen és mtsai. 2002, illetve saját megfigyelések).

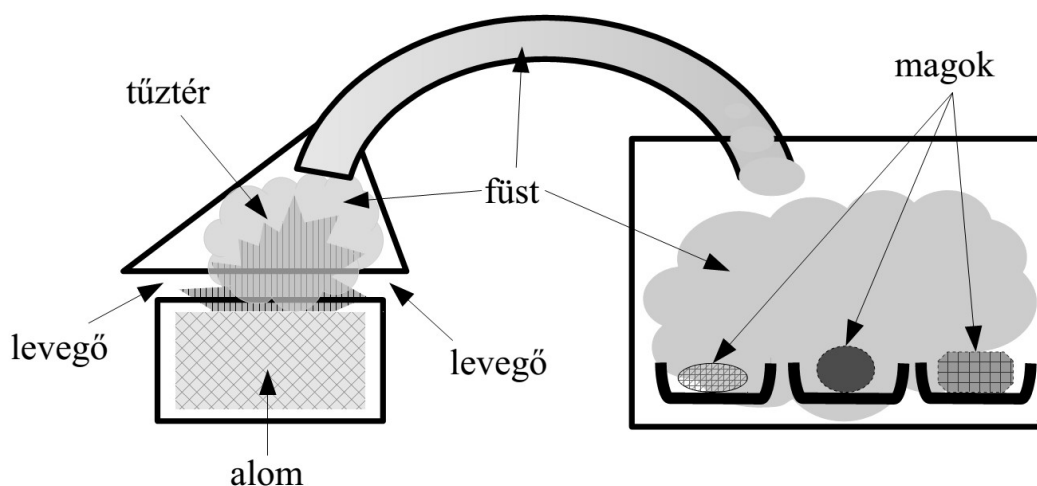
(1.) A hőkezelést szárítószekrény segítségével végeztük, különböző hőfokokat különböző ideig alkalmazva: 80 °C 1 percig, 100 °C 1 percig, 100 °C 5 percig, 120 °C 1 percig. Tűzadaptált ökoszisztémákban megfigyelték, hogy egyes magok rövid, de magas hősök hatására csíráznak (pl. 1 min, 200 °C), míg más fajok csírázását az alacsonyabb, de tovább tartó hőhatás indukálja (pl. 1h, 70 °C) (Keeley és Fotheringham 2000). Az általunk alkalmazott hősök időtartamának és nagyságának a megválasztását a kísérleti égetés alatt a talaj felszínén mért hőmérséklet is nagyban befolyásolta (lásd az *1. ábrát*). Ezekkel a hősök-kezelésekkel ugyanis az volt a célunk, hogy egy valós tűznek a hő komponensét válasszuk le

és teszteljük a hatását a magok csírázására, a tűz többi komponenstől függetlenül. A 100 °C-os, 5 percig tartó kezelés ilyen szempontból kilóg a sorból. Ezt a kezelést az eredmények szakirodalommal való összehasonlítása céljából vezettük be.



1. ábra: A talajfelszín hőmérsékletének változása a kísérleti égetés során (jobbra). Az egyes hőmérsékleti tartományok (>80, >100, >120, >140, >160) időtartama (balra).

(2.) A füst és korom általi kezelésben egy tapasztalati úton meghatározott mennyiségű száraz növényi biomasszát (terepen gyűjtött természetes almot) égettünk el. Az égetés során keletkezett füstöt a magokra vezettük, a keletkezett hamuból pedig szuszpenziót készítve a magokra öntöttük. A magok 10 percig voltak kitéve a füst hatásának, hasonlóan a tűzfüggő ökoszisztémában végezett kísérletekhez (Jefferson és és mtsai. 2008, Reyes és Trabaud 2009).



2. ábra: A magok füsttel való kezelésének sematikus ábrája.

A füst elvezetésére egy általunk készített berendezést használtunk, amelynek vázlatát a 2. ábrán láthatjuk. Ezzel a kezeléssel az volt a célunk, hogy egy valós tűznek a kémiai komponensét válasszuk le, és teszteljük a hatását a magok csírázására, a tűz többi komponensétől függetlenül, mert például az égetés így fejtheti ki hatását a magbankban lévő magvakra.

Természetesen kontrollcsoportokat is kijelöltünk, amelyek nem részesültek kezelésben. Azt követően a magokat szűrőpapírral ellátott Petri csészékbe helyeztük, melyeket mindig megfelelő mennyiségű desztillált vízzel láttuk el. Majd a Petri csészéket véletlenszerű elrendezésben helyeztük a klímakamrákba, amelyekben a tavaszi körülményeknek megfelelő hőmérsékletet és világosság–sötétség ritmust állítottunk be (12 óra fény és 15 °C, majd 12 óra sötétség és 5 °C). Az inkubálás során periodikusan (hetente) számoltuk és eltávolítottuk a kicsírázott magvakat, az eredményeket pedig táblázatban vezettük.

(3.) Ezzel párhuzamosan a valósághoz még jobban közelítő kezelést is beállítottunk ugyanezekkel a fajokkal kinti körülmények között. Ezzel a kezeléssel az volt a célunk, hogy egy valós tűz hatásainak összességét vizsgáljuk a potenciálisan érintett magokon, vagyis a talaj felszínén lévő magok esetében.

A kezelésben 10x10x10 cm-es cserepekben, a talaj felszínre kiszórt magok fölött egy természetes alomréteget égettünk le. Az égetés után meglocsoltuk a cserepeket, hogy az égéstermékek beoldódjanak a földbe. A magokon mindvégig rajtahagytuk az elszenesedett biomasszát. A kezelt és kontroll (égetésnek ki nem tett) cserepeket véletlenszerűen helyeztük el, kinti körülmények között, olyan fakeretekbe, melyek az állatoktól és az időjárási viszontagságoktól védték azokat. A tavasz kezdetével a magok csírázását folyamatosan követtük, számoltuk és eltávolítottuk a kicsírázott magvakat, és az eredményeket táblázatban vezettük.

Minden cserépbe vagy Petri csészébe egyetlen faj 40 magját szórtuk és minden kezelés–faj kombinációból 6 ismétlésünk volt.

A kísérleti égetés alatt digitális hőmérővel követtük a talajfelszíni hőmérséklet alakulását (lásd az 1. ábrát).

2.3. Statisztikai elemzés

Az elemzések során összehasonlítottuk a kezelt magok csírázási arányát a kontroll magokéval. A különböző hőkezelt, füsttel és korommal kezelt magok és kontrolljaik a

klímakamrában csíráztak, míg a kísérleti égetésnek alávetett magok és a kontrolljaik kinti körülmények között, ezért az adatok kiértékeléséhez két különálló modellt építettünk. A kísérleti égetés esetében az adatokon egy (négyzetgyök–arc-sin) transzformáció után egy beágyazott lineáris modellt futtattunk, amelyben a csírázást a kezelés, a család és a családba beágyazott faj magyarázta (lásd a 2. táblázatban). A klímakamrás kísérletben az adatok elemzésére általánosított lineáris modellt használtunk, amelyben a csírázást a kezelés, a család és a családba beágyazott faj magyarázta (lásd a 3. táblázatban).

Az adatelemzést R statisztikai környezetben végeztük.

2. táblázat: Kísérleti modell felépítése és eredménytáblája: a kísérleti égetés esetében. A *df*, a szabadsági fok, χ^2 , a Chi2 test eredménye, *MS*, az eltérés négyzetösszeg, *F*, az *F* teszt eredménye, *p* a teszt szignifikanciaszintje.

Modell: $\text{lm}(\text{csírázás} \sim (\text{kezelés} + \text{család}/\text{faj})^2)$				
	df	MS	F	p
Család	3	4,79	190,48	<0,001
Faj(Család)	15	0,53	21,31	<0,001
Kezelés	1	1,19	47,37	<0,001
Kezelés:Család	3	0,10	4,03	<0,01
Kezelés:Faj(Család)	15	0,06	2,68	<0,001

3. táblázat: Kísérleti modell felépítése és eredménytáblája: a hősök, a füst és korom kezelések esetében. A *df*, a szabadsági fok, χ^2 , a Chi2 test eredménye, *MS*, az eltérés négyzetösszeg, *F*, az *F* teszt eredménye, *p* a teszt szignifikanciaszintje.

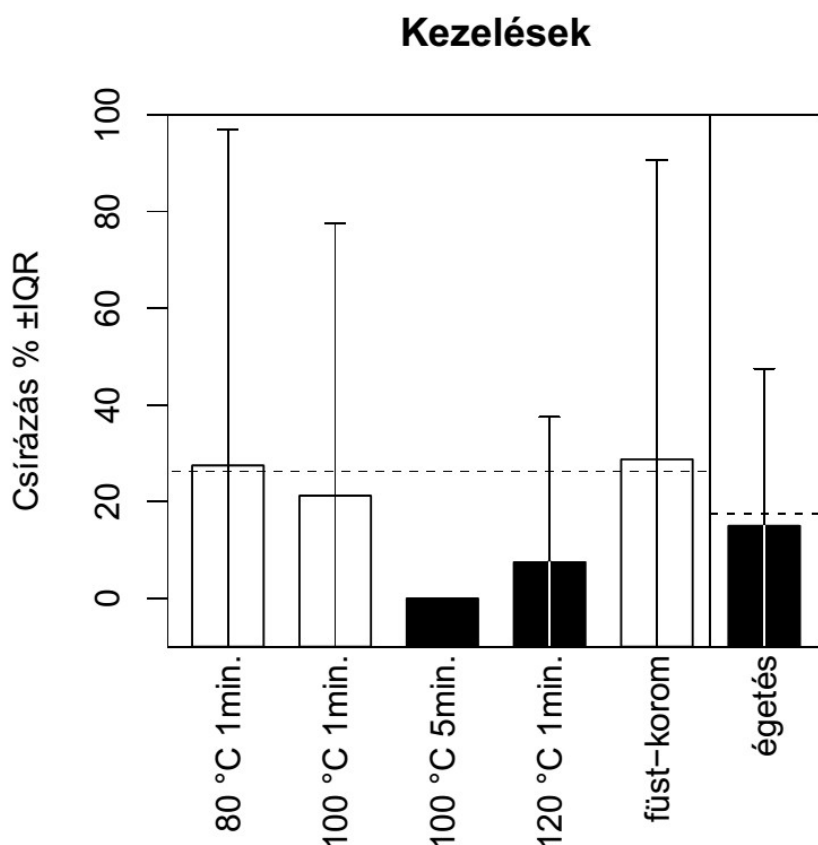
Modell: $\text{glm}(\text{csírázás} \sim (\text{kezelés} + \text{család}/\text{faj})^2, \text{family}=\text{poisson})$			
	df	χ^2	p
Család	3	2319,3	<0,001
Faj(Család)	11	10248,0	<0,001
Kezelés	5	5426,9	<0,001
Kezelés:Család	15	140,5	<0,001
Kezelés:Faj(Család)	55	716,1	<0,001

3. Eredmények

Összességében elmondhatjuk, hogy a kísérleti kezelések hatással voltak a magok csírázására, amint az a 2.–3. táblázatokban is látható. A 3. ábra azt mutatja, hogy pontosan mely kezeléstípusok térnek el szignifikánsan a kontrolltól. Látható, hogy a kísérleti *égetés*, a 120 °C-os, 1 perces és a 100 °C-os, 5 perces hőkezelések összességében csökkentették a magok csírázási arányát, míg a 80 °C-on 1 percig, 100 °C-on 1 percig tartó hőkezelések és a füst és korom általi kezelés összességében nem hatott szignifikánsan a magok csírázására.

Az egyes fajok válaszát a kezelésekre a 4. ábrán láthatjuk. Itt az egyes családokhoz tartozó fajok azonos sorban helyezkednek el, kivéve az *Asparagales* (spárgavirágúak) és *Liliales* (liliomvirágúak) rendeket, melyeket a legalsó sorban láthatunk.

A 4. ábrán az oszlop-párok összegzik a magok csírázási százalékának változását az égetés hatására a kontrollhoz viszonyítva, minden egyes faj esetében. Összességében

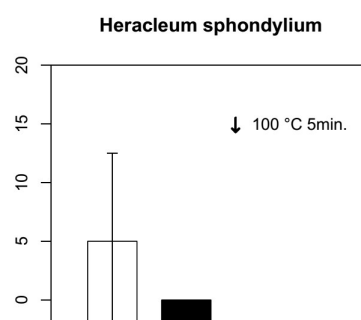
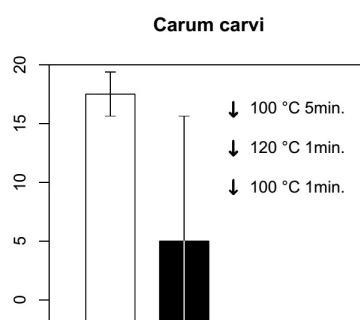
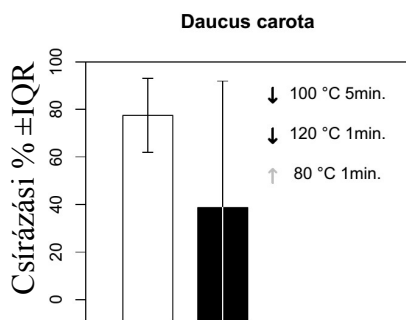


3. ábra: A kísérleti kezelések összesített hatása a 19 gyepi lágyszárú növényfajra. A kísérleti kezelések; az egyes fajok magjainak a hőkezelése (80 °C-on 1 min, 100 °C-on 1 min, 100 °C-on 5 min, 120°C-on 1 min), az elégetett alom füstjével és korommal való kezelés és kísérleti égetés a talaj felszínére helyezett magokkal. A szaggatott vonalak a kontroll magok csírázási százalékának mediánját mutatják. Az egyes kezeléseknél a csírázási százalék mediánját ($\pm$ IQR) a fehér oszlopok magassága mutatja. A **fekete** oszlop negatív, szignifikáns hatást fejez ki.

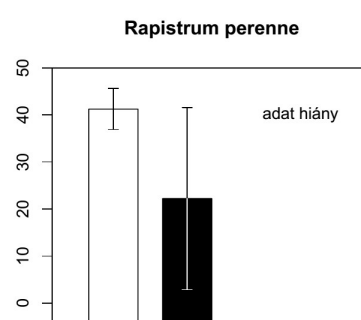
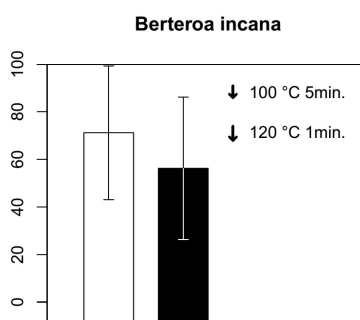
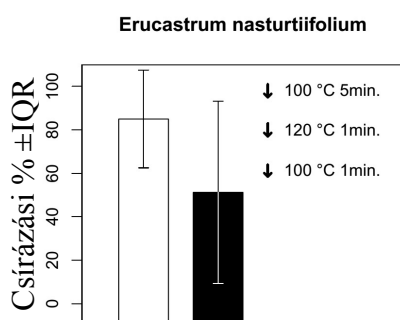
elmondható, hogy a 19 megvizsgált fajból 8 faj esetében a magok csírázására negatív hatással volt a kísérleti égetés: *A. sylvestris* (erdei turbolya), *B. incana* (fehér hamuka), *C. carvi* (kömény), *D. carota* (vadmurom), *E. nasturtiifolium* (ártéri nyurgaszál), *H. sphondylium* (medvetalp), *P. montana* (hegyi kökörcsin) és *R. perenne* (rekenyő) fajok esetében. További 10 faj tolerálta az égetést, és csak az *A. ramosum* (ágas homokliliom) esetében serkentette a magok csírázását a tűz. Azt is érdemes észrevenni az ábrában, hogy a legtöbb negatívan érintett faj az *Apiaceae* (ernyősvirágzatúak) és a *Brassicaceae* (keresztesvirágúak) családjából került ki, míg a többi család és rend (*Ranunculaceae*, *Asparagales* és *Liliales*) képviselői egy-egy kivételt leszámítva tolerálták a kísérleti égetést (4. ábra).

A 4. ábrán 15 faj esetében az ábrák jobb felső sarkában tüntettük fel azokat a hősokkokat illetve a füst és koromkezelést, amelyek a magok csírázási arányát szignifikánsan megváltoztatták. 4 faj esetében adathiány áll fenn (nagyon alacsony arányú vagy elmaradó csírázás miatt). Első ránézésre is megállapítható, hogy a kiértékelhető 15 faj válasza alapján a 100°C-os, 5 perces kezelést a vizsgált fajok magjai egyáltalán nem tolerálták. Azt is érdemes megfigyelni, hogy míg a 15 fajból 15 esetében egy vagy több hősokk is szignifikáns hatással volt a magok csírázására, addig a füsttel és korommal való kezelés csak 3 faj esetében eredményezett eltérést. Továbbá a magasabb hősokkok (100 °C 5 perc, 120 °C 1 perc), amennyiben szignifikánsan befolyásolták a csírázást, akkor azt minden esetben negatív irányba tették. Míg az alacsony hőmérséklet (80 °C 1 perc, a *T. arvense* esetében a 100 °C 1 perc is) valamint a füsttel és korommal való kezelés, ha szignifikánsan befolyásolta a csírázást, akkor azt többnyire pozitív irányba tette.

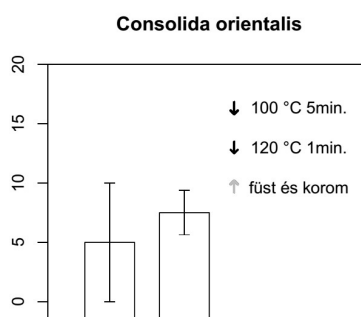
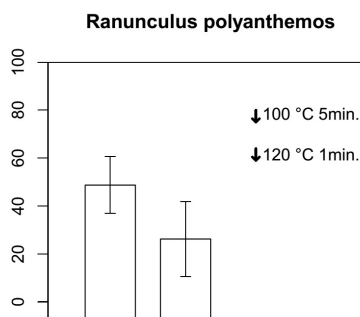
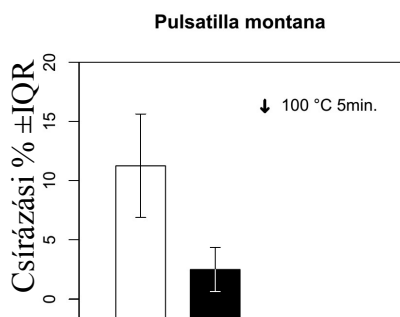
Apiaceae



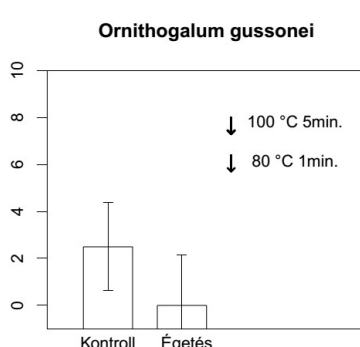
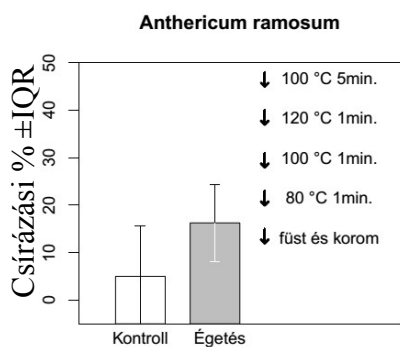
Brassicaceae



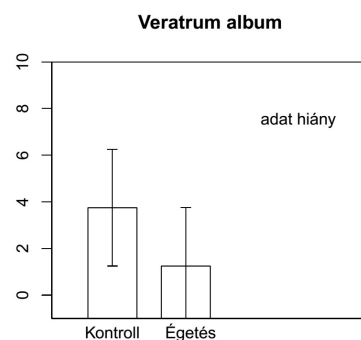
Ranunculaceae

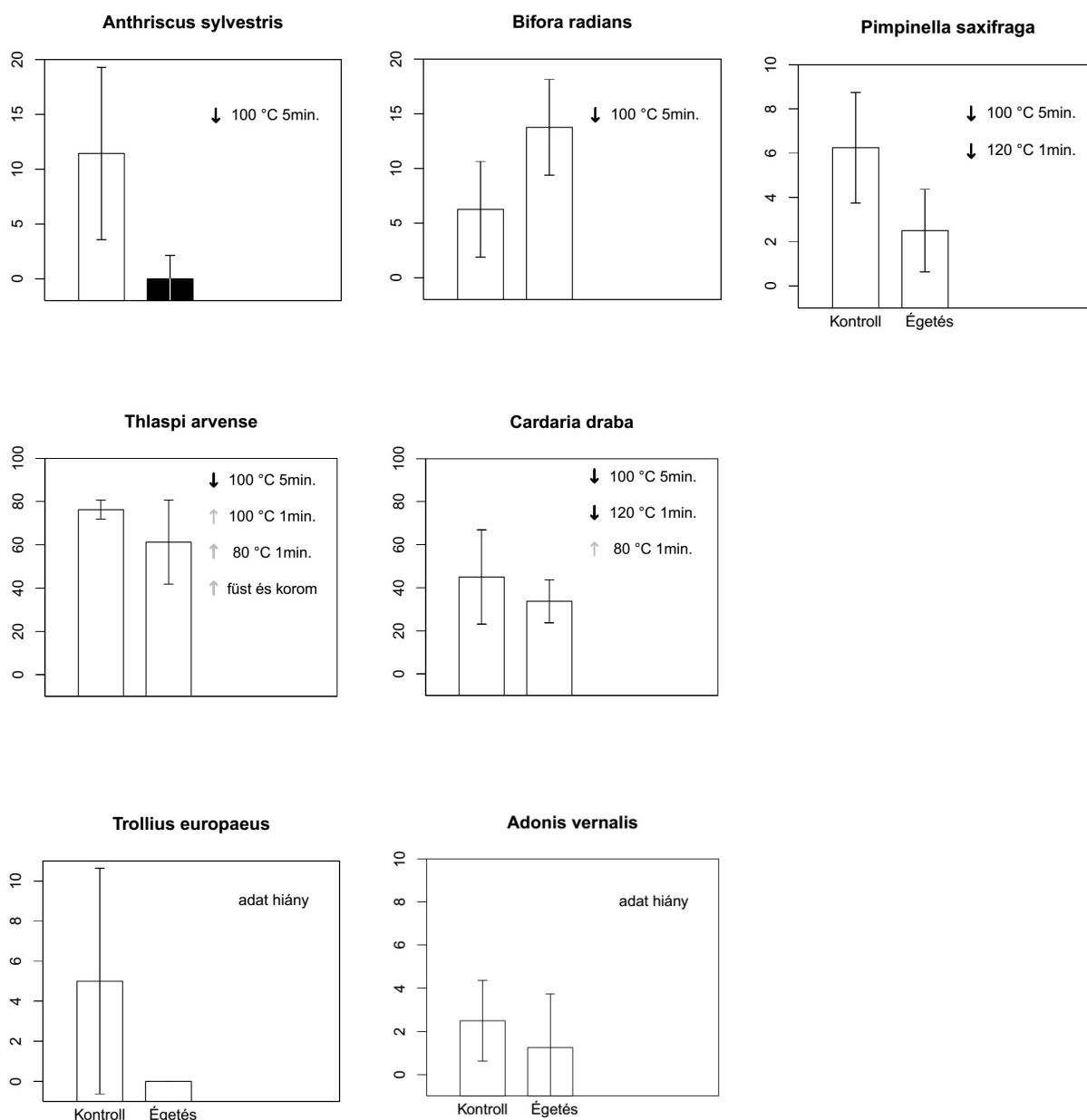


Asparagales



Liliales





4. ábra: Az ábrákon láthatók az egyes családokhoz/ rendekhez tartozó fajok válaszai a kezelésekre. A kísérleti kezeléseket; az egyes fajok magjainak a hőkezelése (80 °C-on 1 min, 100 °C-on 1 min, 100 °C-on 5 min, 120 °C-on 1 min), az elégetett alom füstjével és korommal való kezelés és kísérleti égetés a talaj felszínére helyezett magokkal. A kontroll és a kísérleti égetés csírázási százalékos mediánját ($\pm IQR$) az egyes oszlopok magassága mutatja. A jobb felső sarkokban azok a hőkezelések vagy füst-korom kezelés vannak feltüntetve, melyek szignifikánsan eltérnek a kontrolltól. A **szürke** oszlopok és nyilak pozitív, a **fekete** oszlopok és nyilak negatív szignifikáns eltérést fejeznek ki a kontrollhoz viszonyítva.

4. Tárgyalás

Az erdélyi gyepekben gyakori növénycsaládok, illetve rendek, az *Apiaceae* (ernyősvirágzatúak), *Asparagales* (spárgavirágúak), az *Asteraceae* (fészkesek) (Ruprecht és mtsai. 2013), a *Brassicaceae* (keresztesvirágúak), a *Lamiaceae* (ajakosak) (Ruprecht és mtsai. 2013), a *Poaceae* (pázsitfűvek) (Ruprecht és mtsai. 2013) és a *Ranunculaceae* (boglárkafélék) eddig megvizsgált képviselői közül a magvak csírázására a 100 °C 5 perces hőkezelés majd minden esetben negatívnak bizonyult. Kivételt a *Fabaceae* (pillangósvirágúak) családba tartozó fajoknál tapasztaltak, amelyek magjait segítette ez a hőkezelés, vagy tolerálták a hősokkot (Ruprecht és mtsai. 2013).

A tűzfüggő ökoszisztémákban végzett hasonló kísérletekben 90 °C–120 °C közötti hőmérsékletet és 1 perc–5 perc közötti, egyes esetekben 10 percig is tartó hősokkokat alkalmaztak (Gashaw és Michelsen 2002, Buhk és mtsai. 2006, Luna és mtsai. 2007). Példának okáért Buhk és munkatársai (2006) dolgoztak az *Apiaceae* (ernyősvirágzatúak) család képviselőivel, 90 °C-os, 5 perces és 120 °C-os, 1 perces hősokkokat alkalmaztak, és az általunk vizsgált fajok válaszaival ellentétben az ő kísérleti eredményeik szerint a magok tolerálták a fenti hősokkokat. Egy további érdekes különbség a szakirodalom és saját eredményeink között, hogy a spanyol Luna és munkatársai (2007) által megvizsgált *D. carota* (vadmurom) magok csírázási aránya növekedett a 10 percig tartó 100 °C-os hősokk esetében, míg a mi esetünkben a vadmurommagok csírázási aránya már az 5 percig tartó 100 °C-os kezelésben is erősen csökkent a kontrollhoz képest, ráadásul ebben az esetben ugyanannak a fajnak a gyökeresen eltérő válaszárol van szó. A két merőben eltérő eredményt a két vadmurom populáció (spanyol és erdélyi) eltérő élőhelye eredményezhette, ugyanis a rendszeres tüzek erős szelekciós nyomást gyakorolhatnak a mediterrán populációra, lehetővé téve a tűzadaptáció kialakulását. De az eltéréseket okozhatta az a tény is, hogy míg a mediterráneumban nyáron jelentkeznek a természetes tüzek, amikor a magok kiszáradt állapotban vannak, addig hazánkban a tavaszi égetések során a nedves talajon hidratált magvakat érinti a tűz. És valószínűleg a magok hidratáltságuknál fogva érzékenyebbek a hősokra, ahogy ez már több faj esetében bebizonyosodott (Le Fer és Parker 2005).

Luna és mtsai. (2007) a *Brassicaceae* (keresztesvirágúak) család képviselőivel is dolgoztak, és eredményeik ebben az esetben is ellentétesek a mi eredményeinkkel, akárcsak az *Apiaceae* (ernyősvirágzatúak) család esetében.

Az égetések kémiai komponensét tekintve a füst és korom csírázást stimuláló hatását mindössze a *C. orientalis*-nál (keleti szarkaláb) és *T. arvensis*-nél (mezei tarsóka) tapasztaltuk, míg a tűzadaptált növényfajoknál ez egy gyakran megfigyelt hatás (Dixon és mtsai. 1995). Az

eddiggi tanulmányokból az tűnik ki, hogy ez a hatás a tűzadaptált ökoszisztémákban – bár jóval több faj esetében, de – hasonlóan szétszórtan jelentkezik a különböző családokban (Jefferson és mtsai. 2008, Reyes és Trabaud 2009), ahogy esetünkben is két különböző család (*Brassicaceae* és *Ranunculaceae*) egy-egy képviselőjénél tapasztaljuk. A mi eredményeinkhez hasonlóan a füst és korom csírázást stimuláló hatását a mediterráneumban dolgozó Buhk és munkatársai (2006) sem tudták kimutatni az *Apiaceae* (ernyősvirágzatúak) családból megvizsgált képviselőknél, amelyek ellenben a hősokkokat jól tolerálták.

Érdeemes megfigyelni, hogy azok a fajok, amelyeknek csírázását az alacsony hősokk (80 °C-os 1 perces) vagy a füst és a korom növelte: *C. draba* (útszéli zsázsa), *C. orientalis* (keleti szarkaláb), *D. carota* (vadmurok) és *T. arvense* (mezei tarsóka), mind gyomtársulásokra jellemző fajok. Ez a hatás valószínűleg annak tulajdonítható, hogy a ruderalis fajok magvai számára a nitrát és nitrit magas koncentrációja a talajban gyakran csírázást indukál (Baskin és Baskin 2001). Illetve, a ruderalis fajok magvai detektálják a szabaddá váló földfelületet, amely kedvezőbb környezet a csírázáshoz, és a nagyobb hőmérséklet-ingadozás bizonyos fajok számára inger lehet.

A tűz összetevőit tekintve elmondhatjuk, hogy a magokra gyakorolt hatást nézve (a gyomfajokat leszámítva) a hő komponensnek van meghatározó szerepe. Továbbá

4. táblázat: Az égetés hatása a talajfelszínén lévő magok csírázására. Az egyes sorok az egyes családokból a megvizsgált fajok választását összegzik. A **feketével** szedett fajokra negatív, a **szürkével** szedettek pozitív hatással van az égetés. A többi megvizsgált faj magjai tolerálják az égetést.

Családok	Fajok					(Ruprecht és mtsai. 2013)
<i>Fabaceae</i>	<i>Trifolium campestre</i>	<i>Trifolium arvense</i>	<i>Lotus corniculatus</i>	<i>Melilotus officinalis</i>		
<i>Asteraceae</i>	<i>Inula ensifolia</i>	<i>Artemisia vulgaris</i>	<i>Centaurea apiculata</i>	<i>Cirsium arvense</i>		
<i>Lamiaceae</i>	<i>Origanum vulgare</i>	<i>Mentha longifolia</i>	<i>Stachys germanica</i>	<i>Leonurus cardiaca</i>		
<i>Poaceae</i>	<i>Dichanthium ischaemum</i>	<i>Apera spica-venti</i>	<i>Brachypodium pinnatum</i>	<i>Bromus arvensis</i>		
<i>Apiaceae</i>	<i>Daucus carota</i>	<i>Carum carvi</i>	<i>Heracleum sphondylium</i>	<i>Anthriscus sylvestris</i>	<i>Bifora radians</i>	<i>Pimpinella saxifraga</i>
<i>Brassicaceae</i>	<i>Erucastrum nasturtiifolium</i>	<i>Berteroa incana</i>	<i>Rapistrum perenne</i>	<i>Thlaspi arvense</i>	<i>Cardaria draba</i>	
<i>Ranunculaceae</i>	<i>Pulsatilla montana</i>	<i>Ranunculus polyanthemus</i>	<i>Consolida orientalis</i>	<i>Adonis vernalis</i>	<i>Trollius europaeus</i>	
	<i>Asparagales</i>		<i>Liliales</i>			
<i>Monocotyledonate</i>	<i>Anthericum ramosum</i>	<i>Ornithogalum gussonei</i>	<i>Veratrum album</i>			

megjegyzendő, hogy nálunk általában tavasszal égetnek, amikor az alom, bár nedvesebb és kevésbé hevesen ég, de a talaj nedvessége miatt a magvak hőtűrő-képessége is csökken (Parker, 1987).

A kísérleti égetés az *Apiaceae* (ernyősvirágzatúak) és a *Brassicaceae* (keresztesvirágúak) képviselőire fejtette ki leginkább a hatását. Az *Apiaceae* (ernyősvirágzatúak) családból vizsgált 6 képviselőből 4, a *Brassicaceae* (keresztesvirágúak) családból vizsgált 5 képviselőből pedig 3 esetben a tűz negatív hatással volt a magokra (lásd a 8. táblázatot).

Összességében elmondhatjuk, hogy az eddig megvizsgált 35, gyepeinkben gyakori fajból 16 faj esetében a kísérleti égetés hatására csökkent a magok csírázási aránya (lásd a 4. táblázatot). Eme 16 fajból pedig legtöbb olyan fontos gyepalkotó családokból kerül ki, mint az *Apiaceae* (ernyősvirágzatúak), az *Asteraceae* (fészkesek) (Ruprecht és mtsai. 2013), *Brassicaceae* (keresztesvirágúak) és *Poaceae* (pázsitfűvek) (Ruprecht és mtsai. 2013)

5. Következtetések

Lehet, hogy az égetés meg tudja akadályozni a gyepek becserjésedését és a felhalmozódott almot is eltávolítja, de a tűzre érzékeny fajok esetében gyengíti a magok utánpótlását, mivel az alomban és a talaj felszínén lévő magok egy része elpusztul. Ez hosszútávon a magbank részleges kimerüléséhez vezet, ami a gyepek fajösszetételének változását idézi elő. Mindez a tranziens magbankot képző rövidéletű fajokat erősebben érinti, mint a jellemzően perzisztens magbankot képező évelő fajokat (Thompson 2000).

Bár a tüzet nem az ember találta fel, mégis önkényesen használja. Ezért azt javasoljuk, hogy a természetvédelmi céllal fontolgatott égetéseket nagy körültekintéssel tervezzék meg, nehogy a tűzre érzékeny és kis denzitásban lévő fajok populációit negatívan befolyásolja. Javasoljuk, hogy a biomassa eltávolítására a hagyományos gyepkezelési módokat részesítsék előnyben az égetéssel szemben.

6. Köszönetnyilvánítás

Köszönetet szeretnénk mondani a növényökológiai kutatócsoport minden tagjának: Beldean Monica, Fodor Enikő, Geréd Júlia, Kozma Anita, Kuhn Thomas, Lózer Beáta-Magdolna, Nyika Zsuzsa, Pál Orsolya, Sándor Dorottya, Téglás Hunor a magok begyűjtésében, megtisztításában és a csírák számlálásban nyújtott segítségével, Fenesi Annamáriának az adatfeldolgozásban nyújtott segítségével, valamint a kolozsvári Babeş–Bolyai Tudományegyetem Botanikus Kertjének a helyszín biztosításáért.

7. Irodalomjegyzék

- Abrams, M.D. & Dickmann, D.I. (1984) Apparent heat stimulation of buried seeds of *Geranium bicknellii* on jack pine sites in northern lower Michigan. *Michigan Botanist*, 23, 81–88.
- Mallik, A.U. & Gimingham, C.H. (1985) Ecological effects of heather burning. II. Effects of seed germination and vegetative regeneration. *Journal of Ecology*, 73, 633–644.
- Arianoutsou, M. & Thanos, C.A. (1996) Legumes in the fire-prone Mediterranean region: an example from Greece. *International Journal of Wildland Fire*, 6, 77–82.
- Baskin, C.C. & Baskin, J.M. (2001). *Seeds. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press, San Diego, CA, US.
- Baskin, J.M. & Baskin, C.C. (1997) Methods of breaking seed dormancy in the endangered species *Iliamna corei* (Sherff) Sherr (Malvaceae), with special attention to heating. *Natural Areas Journal*, 17, 313–323.
- Baxter, B.J.M., Staden, J.V., Granger, J.E. & Brown, N.A.C. (1994) Plant-derived smoke and smoke extracts stimulate seed germination of the fire climax grass *Themeda triandra*. *Environmental and Experimental Botany*, 34, 217–223.
- Bell, D.T., King, L. A., Plummer, J.A. & Taylor, S.K. (1999) Ecophysiological effects of quality and nitrate on seed germination in species from Western Australia. *Austral Ecology*, 24, 2–10.
- Buhk, C. & Hensen, I. (2006) “Fire seeders” during early post-fire succession and their quantitative importance in south-eastern Spain. *Journal of Arid Environments*, 66, 193–209.
- Brits, G.J., Calitz, F.J., Brown, N.A.C. & Manning, J.C. (1993) Desiccation as the active principle in heat-stimulated seed germination of *Leucospermum* R.Br. (Proteaceae) in fynbos. *New Phytologist*, 125, 397–403.

- Canadell, J. & Zedler, P.H. (1995) Underground structures of woody plants in mediterranean ecosystems of Australia, California and Chile. In *Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystems in Chile, California, and Australia* (Arroyo, M.T.K. et al., eds). *Springer*, 108, 177–210.
- Dixon, K.W., Roche, S. & Pate, J.S. (1995) The promotive effect of smoke derived from burnt native vegetation on seed germination of Western Australian plants. *Oecologia*, 101, 185–192.
- Enyedi, Z.M., Ruprecht, E. & Deák, M. (2007) Long-term effects of the abandonment of grazing on steppe-like grasslands. *Applied Vegetation Science*, 11, 55–62.
- Feurdean, A., Liakka, J., Vannière, B., Marinova E., Hutchinson, S.M., Mosburgger, V. & Hickler, T. (2013) 12,000-Years offire regime drivers in the lowlands of Transylvania (Central-Eastern Europe): a data-model approach. *Quaternary Science Reviews* 81, 48–61
- Gómez-González, S., Torres-Díaz, C., Valencia, G., Torres-Morales, P., Cavieres, L.A. & Pausas, J. G (2011). Anthropogenic fires increase alien and native annual species in the Chilean coastal matorral. *Diversity and Distributions*, 17, 58–67.
- Grigore, M.T. & Tramer, E.J. (1996) The short-term effect of fire on *Lupinus perennis*(L.). *Natural Areas Journal*, 16, 41–48.
- Jefferson, L.V., Pennacchio, M., Havens, K., Forsberg, B., Sollenberger, D. & Ault, J. (2008) Ex Situ Germination Responses of Midwestern USA Prairie Species to Plant-derived Smoke. *The American Midland Naturalist*, 159, 251–256.
- Kahmen, S., Poschlod, P. & Schreiber, K.-F. (2002) Conservation management of calcareous grasslands. Changes in plant species composition and response of functional traits during 25 years. *Biological Conservation*, 104, 319–328.
- Keeley, J.E. & Zedler, P.H. (1998) *Evolution of life histories in Pinus*. In: *Richardson, D.M. (ed.) Ecology and Biogeography of Pines*, pp. 219–251. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Keeley, J.E., Fotheringham C.J. (2000) *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, pp. 311–330. CABI Publishing, London, UK.
- Köhler, B., Gigon A., Edwards P.J., Krüsi, B., Langenauer, R., Lüscher, A. & Ryser, P. (2005) Changes in the species composition and conservation value of limestone grasslands in Northern Switzerland after 22 years of contrasting managements Perspectives in Plant Ecology. *Evolution and Systematics*, 7, 51–67.
- Lamont, B.B., Maitre, D.C.L., Cowling, R.M. & Enright, N.J. (1991) Canopy seed storage in woody plants. *Botanical Review*, 57, 277–317.

- Le Maitre, D.C. & Brown, P.J. (1992) *Life cycles and fire-stimulated flowering in geophytes*. In: van Wilgen, B.W., Richardson, D.M., Kruger, F.J. and van Hensbergen, H.J. (eds) *Fire in South African Mountain Fynbos*, pp. 145-160. Springer-Verlag, Berlin.
- Le Fer, D. & Parker V.T. (2005) The effect of seasonality of burn on seed germination in chaparral: the role of soil moisture. *California Botanical Society*, 52, 166-174.
- Liira, J., Issak, M., Jõgar, Ü., Mändoja, M. & Zobel, M. (2009) Restoration management of a floodplain meadow and its cost-effectiveness the results of a 6-year experiment. *Ann. Bot. Fennici*, 46, 397–408.
- Luna, B., Moreno, J.M., Cruz, A. & Fernández-González, F. (2007) Heat-shock and seed germination of a group of Mediterranean plant species growing in a burned area: An approach based on plant functional types. *Environmental and Experimental Botany*, 60, 324–333.
- McCormac, J.S. & Windus, J.L. (1993) Fire and *Cuscuta glomerata* Choisy in Ohio: a connection?. *Rhodora*, 95, 158–165.
- Gashaw, M. & Michelsen A. (2002) Influence of heat shock on seed germination of plants from regularly burnt savanna woodlands and grasslands in Ethiopia. *Plant Ecology*, 159, 83–93.
- Mick, E. H. & Byron, B. L. (2000) Heat pre-treatment and the germination of soil- and canopy-stored seeds of south-western Australian species. *Acta Oecologica*, 21, 315–321.
- Milberg, P., Andersson, L. & Thompson, K. (2000). Largeseeded species are less dependent on light for germination than small-seeded ones. *Seed Science Research*, 10, 99–104.
- Musil, C.F. & de Witt, D.M. (1991) Heat-stimulated germination in two Restionaceae species. *South African Journal of Botany*, 57, 175–176.
- Parker, V.T. (1987) *Effects of wet-season management burns on chaparral vegetation: implications for rare species*. In: Elias, T.S. (ed.) *Conservation and Management of Rare and Endangered Plants*, pp. 233–237. California Native Plant Society, Sacramento.
- Pausas, J.G. & Keeley, J.E. (2009) A burning story: The role of fire in the history of life. *BioScience*, 59, 593–601.
- Pierce, S.M. & Moll, E.J. (1994) Germination ecology of six shrubs in fire-prone Cape fynbos. *Vegetatio*, 110, 25–41.
- Quinn, R.D. (1994) *Animals, fire, and vertebrate herbivory in Californian chaparral and other Mediterranean-type ecosystems*. In: Moreno, J.M., Oechel, W.C. (eds) *The Role of Fire in Mediterranean-type Ecosystems*, pp. 46–77. Springer-Verlag, New York.

- Reyes, O. & Trabaud, L. (2009) Germination behaviour of 14 Mediterranean species in relation to fire factors: smoke and heat. *Plant Ecol*, 202, 113–121.
- Ruprecht, E., Fenesi, A., Fodor, E.I. & Kuhn, T. (2013) Prescribed burning as an alternative management in grasslands of temperate Europe: The impact on seeds. *Basic and Applied Ecology*, in press.
- Ruprecht, E. & Szabó, A. (2012) Grass litter is a natural seed trap in long-term undisturbed grassland. *Journal of Vegetation Science*, 23, 495–504.
- Thompson, K. (2000) *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, pp. 215–235. CABI Publishing, London, UK.
- Valkó, O., Deák, B., Török, P. & Tóthmérész, B. (2014) Review: Prospects and limitations of prescribed burning as a management tool in European grasslands. *Basic and Applied Ecology*, 15, 26–33.
- van Staden, J., Drewes, F.E. & Jager, A.K. (1995) The search for germination stimulants in plantderived smoke extracts. *South African Journal of Botany*, 61, 260–263.
- Wahlman, H. & Milberg, P. (2002) Management of semi-natural grassland vegetation: evaluation of a long-term experiment in southern Sweden. *Ann. Bot. Fennici*, 39, 159–166.
- Washitani, I. (1988) Effects of high temperatures on the permeability and germinability of the hard seeds of *Rhus javanica* (L.). *Annals of Botany*, 62, 13–16.
- Wicklow, D.T. (1988) Parallels in the development of post-fire fungal and herb communities. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 94, 87–95.