

SZEGEDI TUDOMÁNYEGYETEM

Természettudományi és Informatikai Kar

Ökológiai Tanszék

36. OTDK Biológia Szekció

**Hogyan befolyásolja a geomorfológiai diverzitás és
az erdei lécek jelenléte a karsztterületek
mikroklímáját és növényzetét?**

Li Gábor

Biológus MSc

II. évfolyam

Témavezető: Dr. habil. Bátori Zoltán

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés	3
2. Célkitűzések	6
3. Anyagok és módszerek.....	7
3.1 Vizsgálati terület.....	7
3.2 Mintavételezés	8
3.3 Adatok elemzése.....	11
4. Eredmények	13
4.1 Abiotikus jellemzők.....	13
4.2 Fajösszetétel	17
4.3 Növényzet–abiotikus és biotikus tényezők kapcsolata.....	21
5. Diskusszió	23
6. Összefoglalás	27
7. Köszönetnyilvánítás	28
8. Irodalomjegyzék	29

1. Bevezetés

A globális klímaváltozás által okozott, a világ ökoszisztémaiban bekövetkezett és a jövőben bekövetkező változásokra irányuló kutatások napjaink természetvédelmi biológiai kutatásainak a középpontjában állnak (*Bryndum-Buchholz et al., 2019; Liu et al., 2022; Orgeret et al., 2022; Pugnaire et al., 2019; Rosbakh et al., 2021; Weiskopf et al., 2020*). A múltból származó evidenciákat figyelembe véve, a kibocsátott üvegházhatású gázok mennyiségének csökkenése nélkül az elkövetkező évszázadra jósolt globális hőmérsékletemelkedés mellett valószínűsíthető, hogy a Föld szárazföldi ökoszisztémái jelentős szerkezeti és összetételbeli átalakuláson fognak átesni, mely hatással lesz a biodiverzításra, az ökoszisztéma funkciókra, az ökoszisztéma szolgáltatásokra, a természeti rendszerek működéséhez szükséges alap körforgásokra és mechanizmusokra (*Nolan et al., 2018*). A különböző fajok és ökoszisztémák érintettségének, az átalakulási folyamatok lehetséges irányának és kimenetelének előrejelzésére számos modellt állítottak már fel (*Anderson et al., 2009; Bradley et al., 2010; Desjonquères et al., 2022; Guisan és Thuiller, 2005*). Az egyik legfontosabb, széles körben elterjedt modell típus a fajelterjedési modell, melyet a fajok jövőbeli elterjedési területének megbecslésén túl számos további célra használnak, csakúgy mint például a biológiai inváziók által potenciálisan veszélyeztetett területek feltérképezése (*Miller, 2010; Srivastava et al., 2019*). Az alkalmazott módszerektől függően ezek a modellek számottevően különbözhetnek az előre jelzett változás mértékében, irányában, így sokszor nem szolgálnak összehasonlítható, a gyakorlatban alkalmazható eredménnyel. Ennek egyik oka a túl durva felbontás alkalmazása a klimatikus körülmények figyelembevételkor (*Stark és Fridley, 2022*). A globális klímaváltozás fajokra gyakorolt hatásának vizsgálata során sokszor átlagos, meteorológiai mérőállomásokon mért klíma adatokkal számolnak, és figyelmen kívül hagyják a lokális, az élőlények által valóban érzékelt mikroklimatikus körülményeket, melyek jelentősen eltérhetnek a regionális klímaértékektől és trendektől (*Bátori et al., 2019; Bramer et al., 2018; Ellis és Eaton, 2021; Locosselli et al., 2016*). Egy adott élőhelyen egy egyed/populáció által érzékelt mikroklíma számos tényező befolyása alatt állhat, mint például a helyi geomorfológiai viszonyok, a vegetáció borításának mértéke, s annak struktúrája (*Rita et al., 2021; Suggitt et al., 2011*). Ezért is rendelkeznek az olyan komplex geomorfológiát mutató területek, mint pl. a karsztfelszínek, nagyfokú mikroklimatikus diverzitással. Ezeknek a területeknek a kiemelt vizsgálata azért is különösen fontos, hogy a nagyobb léptékeken működő fajelterjedési modellek eredményeit pontosítani tudjuk.

A karsztterületek diagnosztikus felszínformái a töbrök, melyek sajátos morfológiájuknak köszönhetően mikroklimák széles skálájával rendelkeznek (Bárány Kevei, 1999; Bátor *et al.*, 2019). Ezen tál/tölcsér alakú, minden oldalról zárt mélyedések kialakulásukban, méretükben, lejtőik meredekségében jelentősen eltérhetnek. Utóbbi tulajdonságuk a lejtők pozíciójával közösen meghatározza a lejtőkre eső napsugárzás mennyiségét (pl. a besugárzás mértéke jelentősen különbözik egy meredek falú szakadéktöbör délies kitettségű oldala, s egy oldásos töbör délies kitettségű oldala között). A töbrök önárnyékoló tulajdonsága miatt az északi félgömbön a déli kitettségű lejtők több napfényt kapnak, mint az északi kitettségűek, míg a nyugati és keleti kitettségű lejtők, amennyiben egyéb tulajdonságaikat tekintve (meredekség, vegetációborítás stb.) nem különböznek, átlagosan azonos mértékű besugárzást kapnak, esetükben csak a maximális besugárzás időpontjában van eltérés. A meredekséget tekintve minél meredekebb egy lejtő, annál kisebb besugárzás éri (Bárány-Kevei, 1999). A talajra eső napsugárzás mennyisége jelentősen befolyásolja az ott tapasztalt hőmérsékleti és nedvességi viszonyokat (Geiger, 1965), ebből következik, hogy a töbrök déli kitettségű lejtői melegebb és szárazabb, míg az északi kitettségű lejtői nedvesebb és hidegebb mikroklimával rendelkeznek (Bátor *et al.*, 2019). Ezen tulajdonságok kifejezettebbek a gyepes töbrökben, mint az erdővel borítottakban (Kermavnar *et al.*, 2020), a lombkorona-borítás mikroklima-mérséklő hatása miatt. A töbrök mikroklimáját befolyásoló további igen fontos tényező a bennük éjszakánként kialakuló „hideg légtő”, melyet a napnyugta után lehűlő, majd a lejtőkön lecsordogáló nehezebb, hideg légtömegek alakítanak ki. Ezen jelenség hőmérsékleti inverzió kialakulásához vezet, melynek okán a töböráltól a perem felé haladva egy egyre melegedő hőmérsékleti grádiens figyelhetünk meg (Bárány-Kevei, 1999). Mindemellett a töböráltaknak megvan azon képességük is, hogy egész évben, a szárazabb makroklimatikus időszakokat is beleértve, állandóan nedves körülményeket tartsanak fent (Bátor *et al.*, 2022). A fentebb említett sajátosságok mind hozzájárulnak a töbrökben jelenlévő kisléptékű mikroklimatikus változatosság és mintázatok létrejöttéhez, melyeket az élőlények is lekövetnek, ahogy azt már számos kutatásban bebizonyították (pl.: Bátor *et al.*, 2011, 2017; Kemencei *et al.*, 2014; Raschmanová *et al.*, 2018). Ezek a felszínformák tehát fontos szerepet töltenek be a tájléptékű biodiverzitás fenntartásában, azáltal, hogy a környező platóktól eltérő mikroklimatikus körülményeket biztosítanak, ebből adódóan azoktól eltérő növény és állatközösségeket tartanak fenn, és számos, különböző hőmérsékleti és nedvességi viszonyokhoz adaptálódott faj számára biztosítanak menedéket a kedvezőtlen, változó regionális klímával szemben (Bátor *et al.*, 2020a). Ezáltal reliktummegőrző képességük is

lehet, s fontos menedékhelyként (mikrorefúgiumként) is funkcionálhatnak a tájban (*Dobrowski, 2011; Keppel et al., 2012*).

A lombkorona-borítás szintén nagymértékben képes szabályozni az egyedek által érzékelt mikroklimatikus körülményeket, ugyanis mikroklima-mérséklő szereppel bír, így az erdei élőhelyek a nyitott élőhelyekhez képest alacsonyabb hőmérsékleti maximum és magasabb minimum értékeket, kisebb hőingadozást tapasztalnak (*De Frenne et al., 2013*). Az erdőborítás azonban nem mindig folyamatos, a lombkoronában kisebb-nagyobb nyitott területeket, ún. lékeket találhatunk. A lékképződés az erdei ökoszisztémák természetes zavarási rezsimjének egyik legmeghatározóbb eleme. A lombkorona lécek kisléptékű belső (pl.: előregetett, kártevők és patogének által fertőzött fák kidőlése), illetve nagyléptékű, sztochasztikus külső zavarások (pl.: szélviharok) hatására jöhetnek létre. Egy vagy néhány lombkorona alkotó fa kidőlése „rést” képez a lombkoronában, melynek eredményeképp megváltoznak a helyi abiotikus körülmények, megnő a talajra jutó fény mennyisége, megváltozik a talajnedvesség, a talaj biológiai tulajdonságai, a hőmérséklet (*Feldmann et al., 2018; Muscolo et al., 2014*), melyekkel pl. a fajelterjedési modellek nem tudnak számolni. A megváltozott mikroklimatikus viszonyok hatására a korábbtól eltérő összetételű, diverzitású aljnövényzet alakulhat ki, illetve megindul a fás vegetáció regenerációja is (*Gálhidy et al., 2006*). A lékdinamika végén zárul a lombkorona, mely megtörténhet a léket körülvevő fák lombjának oldalirányú terjeszkedésével, vagy nagyobb kiterjedésű lécek esetén a lékben felnövő újulat által (*Feldmann et al., 2018*). A lécek mérete, alakja, a szomszédos fák magassága meghatározza a léken keresztül a talajra jutó fény mennyiségét, ezáltal pedig az ott kialakuló mikroklimatikus viszonyokat.

A fentiekből következik, hogy a töbrök fajmegőrzésben betöltött szerepét is befolyásolhatja, hogy az őket borító erdők lombkoronájában kialakulnak-e kisebb lécek. Ezt a hatást korábban senki sem vizsgálta, így semmilyen ismerettel nem rendelkezünk ennek a tényezőnek a töbrök fajmegőrzésére és a töbrök refugialis kapacitására gyakorolt hatásáról. Dolgozatommal ezt a hiányt szeretném pótolni. Kutatásaim során a töbrök alján és a platón kialakult lécek mikroklimáját, fajösszetételét s vegetációszerkezetét szeretném összehasonlítani a környező területek (plató és töbör) zárt erdeivel.

2. Célkitűzések

Dolgozatomban a következő kérdésekre keresem a választ:

- Milyen módon és mértékben befolyásolják a töböráji és a platón előforduló lécek a helyi mikroklíma elemeit (besugárzást, hőmérsékletet, relatív páratartalmat és talajnedvességet)?
- Milyen különbségek figyelhetők meg a lékes és a lék nélküli erdős töbrök fajmegőrző képességében?
- Milyen módon járulnak hozzá a lécek a karsztos területek biodiverzitásához?

A dolgozatomban feltett, korábbi tanulmányokban még meg nem válaszolt kérdésekre adott válaszok hozzájárulhatnak a mikroklimatikus viszonyokat befolyásoló környezeti tényezők – geomorfológiai viszonyok és a lobkoronában kialakuló lécek – élővilágra gyakorolt hatásainak a megértéséhez, továbbá segíthetik a globális klímaváltozás hatásainak előrejelzésére szolgáló modellek pontosabb megalkotását, valamint megfelelő természetvédelmi intézkedések kidolgozását.

3. Anyagok és módszerek

3.1. Vizsgálati terület

Vizsgálatainkat a Nyugat-Mecsek kb. 30 km²-es kiterjedésű karsztterületén végeztük, Abaligettől délre és Pécestől északra, 300–420 méter közötti tengerszint feletti magasságon. A terület geomorfológiai szempontból igen változatos, számos töbrő található rajta. A Mecsek területén az oldásos töbrők kialakulása a Pleisztocén végén, a Holocén elején kezdődött, azonban a csapadékmennyiség, az erdőborítás, illetve a mészkőtömegek erőteljes repedezettsége miatt fejlődésük a mai napig tart. Ennek köszönhető, hogy a terület igen gazdag töbrőkben, számuk több mint 2000, sűrűségük pedig helyenként eléri a 380 db/km²-es értéket is. Az itt található töbrők többsége még fiatal, kisméretű, átmérőjük nem haladja meg a 20 métert, meredek lejtők és tölcsér alak jellemzi őket. A legnagyobb méretű töbrők átmérője elérheti akár a 150–200, mélységük pedig a 20–30 métert is (Hoyk, 1999, 2002).

A Mecsek területe kontinentális, óceáni és mediterrán klímahatás befolyása alatt áll, ezek alakítják ki sajátos éghajlatát, mely mérsékelt meleg, mérsékelt nedves, a hegycsúcsokon pedig mérsékelt hűvös és nedves. Az évi átlagos csapadékmennyiség a vizsgálati területen 700–750 mm, jelentős évközi ingadozásokkal. Az éves átlaghőmérséklet a hegycsúcsokon 9,5 °C. A középhőmérséklet a 10 °C-ot április és szeptember közepe között haladja meg. Nyáron a maximum hőmérséklet átlagosan kb. 33 °C, télen a minimum hőmérséklet átlagosan -14–15 °C (Dövényi, 2010).

A töbrők között található platók és a töbrők lejtőinek domináns növénytársulásai a gyertyános-tölgyesek (*Asperulo taurinae-Carpinetum*) és bükkösök (*Helleboro odoro-Fagetum*), melyek flórájában a délies hatás miatt előfordulnak szubmediterrán, illír, balkáni, pannon-balkáni, illetve mediterrán növényfajok is (Bátori et al., 2014). A legfontosabb atlanti-mediterrán, szubmediterrán és mediterrán fajok közé tartozik 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 nagyobb méretű töbrők alján és a szurdokvölgyekben a szurdokerdők (*Scutellario altissimae-Aceretum*) jelenléte is jelentős. Ezeken az élőhelyeken számos hűvös és párás klímát indikáló, montán növényfaj fordul elő, mint például az *Aconitum vulparia*, *Actaea spicata*, *Aruncus sylvestris*, *Asplenium scolopendrium*, *Dryopteris affinis*, *Dryopteris dilatata*, *Dryopteris expansa*, *Lunaria rediviva*, *Polystichum aculeatum*, *Polystichum* × *bicknelli*, *Silene dioica* és *Stachys alpina* (Bátori et al., 2012).

3.2. Mintavételezés

A jelenlegi kutatásban 4-féle élőhely mikroklímájának (globális sugárzás/besugárzás, hőmérséklet, relatív páratartalom, és talajnedvesség) és növényzetének összehasonlítására került sor: 1) zárt lombkorona-borítással rendelkező töbrölj, 2) töbrölji lék, 3) zárt lombkorona-borítással rendelkező plató, és 4) platón elhelyezkedő lék (**1. kép**). A terepi mintavételezést megelőzően 10–10 vizsgálati helyszínt jelöltünk ki mind a 4 élőhelytípusból (összesen 40 vizsgálati helyszín). A vizsgálati helyszíneként kiválasztott töbrök mérete hasonló volt, átmérőjük 80–100 m, mélységük 10–15 m között változott. A vizsgálati helyszíneket kb. 70 éves erdők borították. A vizsgált lékek átmérője hasonló volt (kb. 10–20 m), koruk meghaladta az 5 évet. A töbröljakon jellegzetes lékképződési dinamika figyelhető meg. A nagyobb viharok során fák dőlhetnek ki a töbrök alján, léket kialakítva, melyek általában 10–20 év alatt záródnak (Bátori Zoltán szóbeli közlése). A platón található lékek néhány fa kidőlésével, vagy erdészeti tevékenység révén keletkeztek, s jelenleg sűrű bükkös újulat borítja őket, ami kb. 2–4 m magasságú (**1. kép**). A töbrök kiválasztásakor figyelembe vettük, hogy a töbr közvetlen közelében a platón a lombkorona-borítás zárt legyen, ne legyenek benne olyan rések, melyek jelentősebben befolyásolhatják a töbrbe jutó besugárzás mértékét (pl. letermelt erdőrészlet/erdőtag a közelben), ezáltal pedig annak mikroklímáját. A vizsgálati helyszíneken növényzeti mintavételezésre, mikroklíma mérésre (besugárzás, hőmérséklet, relatív páratartalom, és talajnedvesség), valamint a lombkorona-borítás százalékos becslésére került sor.

A terepi mintavételezést 2022 augusztusában végeztük a Nyugat-Mecsek karszterületén. A növényzeti mintavételezés 2 m × 2 m-es nagyságú kvadrátok segítségével történt, vizsgálati helyszínenként 3 random kvadrát lehelyezésével (120 kvadrát összesen). Minden kvadrát esetében feljegyeztük a bennük előforduló edényes növényfajokat és becsültük százalékos borításértéküket. A növényfajok tudományos nevei a „World Flora Online” (<http://www.worldfloraonline.org/>) alapján kerültek meghatározásra.

A léghőmérséklet és a relatív páratartalom mérését Optin Ambient Data Logger (ADL) TH3 klímamérő segítségével végeztük minden helyszínen (helyszínenként 1 klímamérővel – 40 klímamérő összesen). A léghőmérséklet és a relatív páratartalom mérése 2 napon keresztül történt, 5 perces mérési közzel. A klímamérőket 10 cm-el a talaj fölé helyeztük és árnyékoló tetővel láttuk el őket, melynek feladata a közvetlen besugárzás mikroklíma-módosító hatásának



1. kép: A vizsgált 4-féle élőhelytípus a Nyugat-Mecsekben. **A)** Platón elhelyezkedő lék sűrű bükk újulattal, **B)** Töbörálji lék, **C)** Töbörálji lék páfrányos aljnövényzettel, **D)** Zárt lombkorona-borítású töbör zárt lombkorona-borítású platóval körülvéve.

kiküszöbölése volt. A talajnedvesség (térfogati nedvességtartalom – VWC%) méréséhez FieldScout TDR 350 talajnedvesség mérő eszközt használtunk, mellyel minden vizsgálati helyszínen 10 random ponton mérést végeztünk a talaj 12 cm-es mélységéig. A besugárzás (W/m^2) mérésére augusztus 3-a délelőttől augusztus 5-e késő délutánig került sor, 5 perces mérésközökkel, Optin Ambient Data Logger (PYR1-32U) globális sugárásmérők

segítségével. A méréseket a 4-féle élőhely 1–1 kiválasztott vizsgálati helyszínén (4 sugárzásmérő összesen) **(2. kép)** végeztük, 55 cm magasságban. A lékek esetén a besugárzás mérése a lék közepén történt (a plató lék esetében a sűrű újulatban). A lombkorona-borítás százalékos becslését vizuális módon végeztük (a lékek esetében a lék közepén állva, a plató lékek esetében az újulat fölött).



2. kép: A besugárzás méréséhez kiválasztott vizsgálati helyszínek a Nyugat-Mecsekben. **A)** Zárt lombkorona-borítású plató, **B)** Platón elhelyezkedő lék, **C)** Zárt lombkorona-borítású töbörálg, **D)** Töbörálg lék. A platón elhelyezkedő lék esetében az újulat alatt történt a mérés (55 cm magasságban).

3.3. Adatok elemzése

A növényfajokat 3 csoportba soroltuk élőhely-preferenciájuk alapján (Soó, 1980): 1) a vizsgálati területen elsősorban a büккеlegetes erdőkre jellemző fajok – Fagitalia sylvaticae és Tilio-Acerion fajok (a továbbiakban „bükkösökre jellemző fajok”), 2) általános lomberdei fajok – Quercu-Fagetea fajok, és 3) zavart élőhelyekre jellemző fajok – pl. Secalietea és Galio-Alliarion fajok. Ezeket a „fajcsoportokat” használtuk a későbbi összehasonlítások során.

A növényzeti minták jelenlét/hiány adataiból meghatároztuk a 4-féle élőhely (zárt lombkorona-borítással rendelkező töbörájak, töböráji lécek, zárt lombkorona-borítással rendelkező platók, és platón elhelyezkedő lécek) diagnosztikus fajait. A diagnosztikus fajok meghatározását a JUICE 7.0.25 program segítségével végeztük, a fajok ϕ (Φ) koefficiensét figyelembe véve (Chytrý et al., 2002). Az összehasonlítások során a „valódi” diagnosztikus fajokat Fisher-féle egzakt próba ($p < 0,05$) segítségével állapítottuk meg. A táblázatokban a kapott Φ értékeknek a 100-szorosát tüntettük fel, a jobb átláthatóság érdekében.

A vizsgálati időszakban mért léghőmérséklet, relatív páratartalom és besugárzás értékeit az idő függvényében ábrázoltuk (a léghőmérséklet és páratartalom esetében átlagoltuk az adott időpontra eső értékeit minden egyes élőhelyre vonatkozóan). Az élőhelyek közötti átlaghőmérsékletben, átlagos páratartalomban és lombkorona-borításában jelentkező különbségeket varianciaanalízis (ANOVA) segítségével hasonlítottuk össze, a PAST 4.06 programcsomag segítségével (Hammer et al., 2001). A 4-féle élőhely talajnedvességi viszonyait lineáris kevert modell (LMM) segítségével vizsgáltuk. Az élőhelyek össz fajszámát, bükkösökre jellemző fajainak a számát, általános lomberdei fajainak a számát, valamint a zavart élőhelyekre jellemző fajainak a számát általánosított lineáris kevert modellek segítségével (Poisson GLMM) hasonlítottuk össze. A modellekben a 4-féle élőhely szerepelt magyarázó változóként, a talajnedvesség, a kvadrátonkénti össz fajszám és a különböző fajcsoportokba tartozó fajok száma függő változóként, s a vizsgálati helyszínek random faktorként. Az elemzések R környezetben történtek (R Core Team, 2022), az „lme4” és az „emmeans” csomagok használatával (Bates et al., 2015; Lenth, 2019).

Az élőhelyek fajkompozíciójában jelentkező különbségeket permutációs többváltozós varianciaanalízis (PERMANOVA) segítségével határoztuk meg, PAST program segítségével. Az elemzés során a Bray-Curtis távolságot használtuk, s 999 permutációt (a p értékeit Bonferroni-módszerrel korrigáltuk a többszörös összehasonlítások során). Nem-metrikus többdimenziós skálázás (NMDS) segítségével ábrázoltuk a pontthalmaz eloszlását, Bray-Curtis távolságot alkalmazva. Az elemzés előtt a vizsgálati helyszínek 3 kvadrátjának fajborítás

adatait leátlagoltuk. Az ordinációs értékekkel korreláltattuk a vizsgálati helyszínekhez tartozó abiotikus (léghőmérséklet, páratartalom és talajnedvesség) és biotikus (lombkorona-borítás, összfajszám, bükkösökre jellemző fajok száma, általános lomberdei fajok száma, valamint a zavart élőhelyekre jellemző fajok száma) tényezőket (mint illesztett vektorok) értékeit, s a szignifikáns hatásúnak mutatott tényezőket passzív illesztéssel adtuk az ordinációhoz, 999 permutációt s az R „vegan” csomagját alkalmazva (*Oksanen et al., 2018*).

4. Eredmények

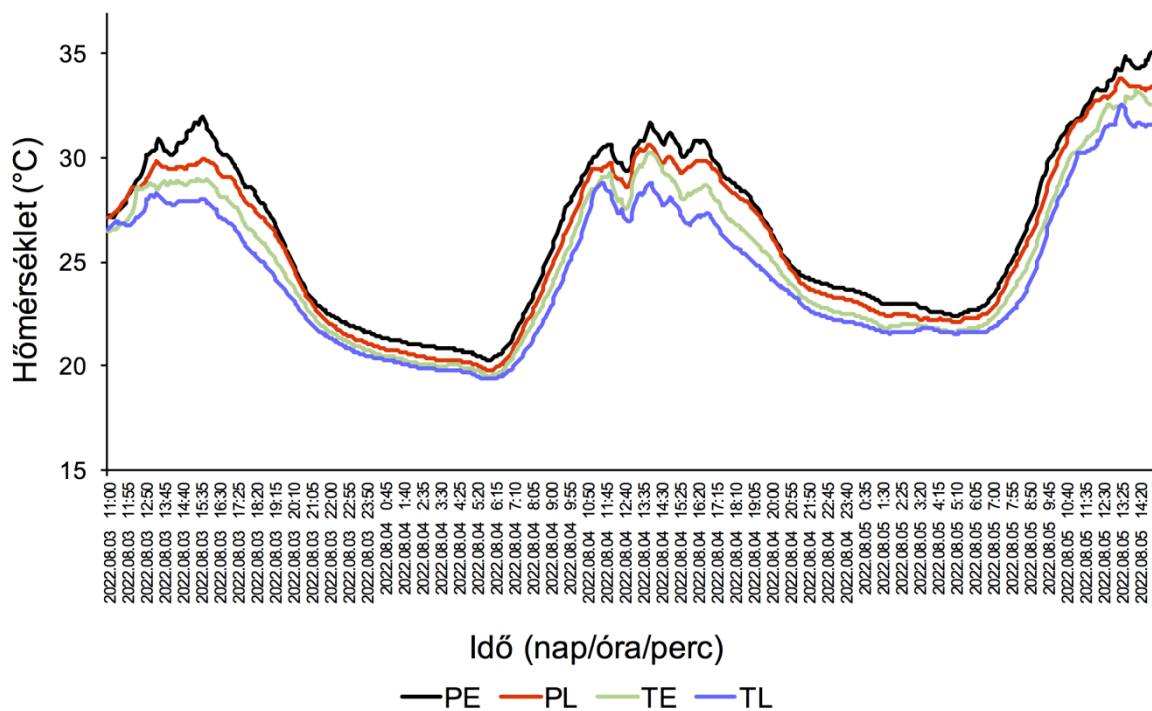
4.1. Abiotikus jellemzők

Az abiotikus jellemzőkben jelenlévő különbségeket az **1–4.** ábrák mutatják. Az élőhelytípusonként átlagolt léghőmérséklet a nap folyamán szinte végig a zárt erdőborítású platókon volt a legmagasabb (**1. ábra**) és a lékes töbrőaljakon a legalacsonyabb. Az élőhelyek közötti különbség a déli órákban kezdett el növekedni, a délutáni, kora esti órákban volt a legjelentősebb, majd naplemente után újból csökkenni kezdett és az éjszaka folyamán, illetve a kora délelőtti órákban volt a legalacsonyabb. A zárt platók és a lékes töbrőaljak közötti hőmérsékletkülönbség a legmelegebb órákban a 4 °C-ot is elérte. A lékes és zárt töbrők hőmérséklete közötti különbség a nappali órákban átlagosan 0,83 °C, éjszakánként 0,30 °C volt, míg a lékes és zárt plató helyszínek között ez a különbség a nappali órákban átlagosan 0,71 °C, míg éjszakánként 0,46 °C volt. A 4 élőhelytípus között a varianciaanalízis (ANOVA) szignifikáns különbséget mutatott ki a vizsgálat teljes idejére vonatkozó átlaghőmérsékletek alapján ($F = 23,20$; $p < 0,001$). A lékes töbrőaljak biztosították a leghűvösebb körülményeket (**3. ábra**), a bennük mért átlaghőmérséklet a Tukey HSD post hoc teszt alapján szignifikánsan alacsonyabb volt, mint a lékes ($p < 0,001$) és a zárt lombkorona-borítású platóké ($p < 0,001$), és marginálisan szignifikáns eltérést mutatott a zárt erdőborítású töbrőaljakhoz képest ($p = 0,077$). A második leghűvösebb körülményeket a zárt töbrőaljak tartották fent, melyek átlaghőmérséklete szintén szignifikánsan különbözött a lékes ($p = 0,030$) és a zárt platókéhoz ($p < 0,001$) képest. A folyamatos erdőborítású és a lékkel rendelkező platók átlaghőmérséklete közötti különbség marginálisan szignifikánsnak bizonyult ($p = 0,091$), a zárt platók tartották fent a legmelegebb körülményeket.

A relatív páratartalom értékei a nap folyamán jellegzetes mintázatot mutattak, a töbrőkben lévő élőhelyek görbéi közel azonos trendeket írtak le (ugyanaz elmondható a plató élőhelyek görbéire is) (**2. ábra**). A töbrőkben a relatív páratartalom értéke a nap nagy részében 5–10%-al magasabb volt, mint a platókon. A varianciaanalízis (ANOVA) alapján az átlagos páratartalomban szignifikáns különbségek jelentkeztek ($F = 23,12$; $p < 0,001$). A töbrők, függetlenül a lékek jelenlététől vagy hiányától, a Tukey-féle páros összehasonlítások során minden esetben szignifikánsan ($p < 0,001$) párásabb körülményeket mutattak (**3. ábra**), mint a plató élőhelyei. A lékes és a zárt élőhelyek közötti átlagos páratartalombeli különbség nem mutatkozott szignifikánsnak se a töbrőkben ($p = 0,757$), se a platókon ($p = 0,334$). A platók és

a török közötti páratartalombeli különbség a nappali és éjszakai órákban is hasonló volt (2. ábra).

A vizsgált élőhelytípusokban talajnedvesség szempontjából is szignifikáns különbségek jelentkeztek a lineáris kevert modell (LMM) alapján ($F = 65,49$; $p < 0,001$). A legmagasabb talajnedvesség a lékkel rendelkező töbörájakban adódott (3. ábra), ehhez képest a lékes és a zárt platók is szignifikánsan szárazabb ($t = 6,45$ – $6,87$; $p < 0,001$) talajnedvességi viszonyokkal rendelkeztek. A zárt töbörájak szintén jóval nedvesebbek voltak, mint a lékes ($t = -4,03$; $p = 0,002$) és a zárt ($t = -4,46$; $p < 0,001$) erdőborítású platók. A lékes és zárt töbörájak talajnedvessége közötti különbség marginálisan szignifikánsnak ($t = 2,42$; $p = 0,092$) adódott, míg a plató élőhelyeinek talajnedvessége nem bizonyult különbözőnek ($t = 0,42$; $p = 0,947$).

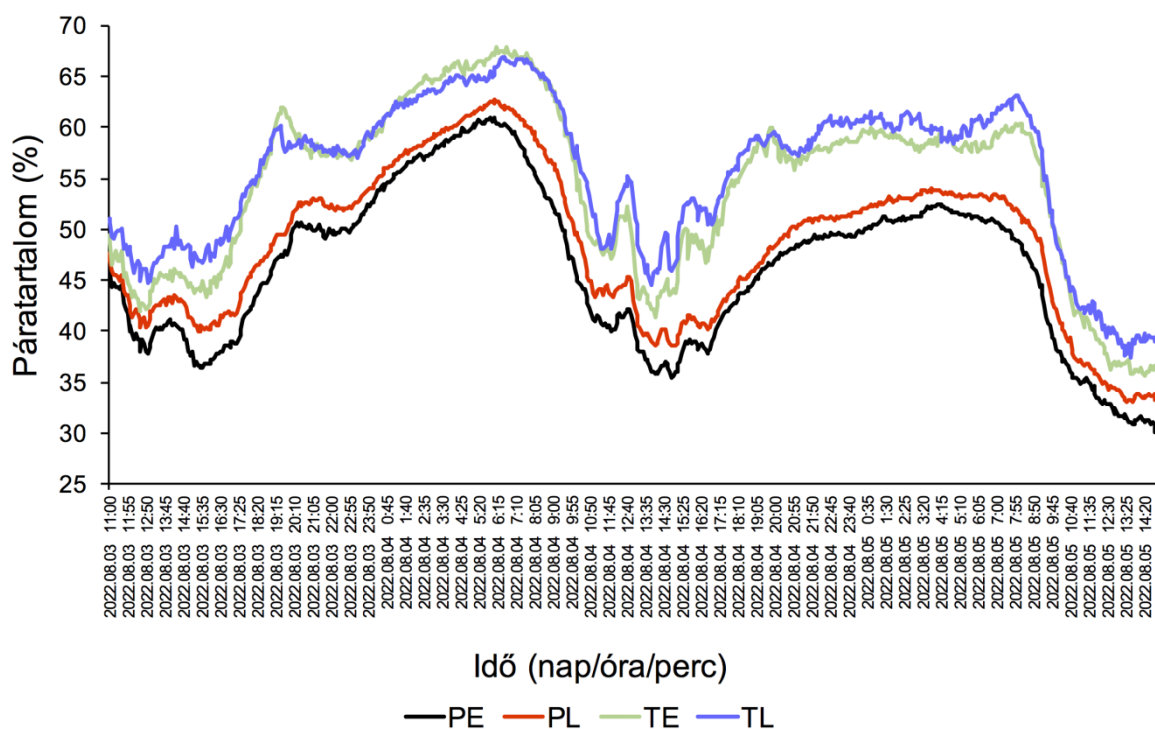


1. ábra: Az átlagos hőmérséklet alakulása a vizsgálati időszak alatt az egyes élőhelytípusokban. **PE** – Zárt lombkorona-borítású platók, **PL** – Platón elhelyezkedő lékek, **TE** – Zárt lombkorona-borítású töbörájak, **TL** – Töböráji lékek.

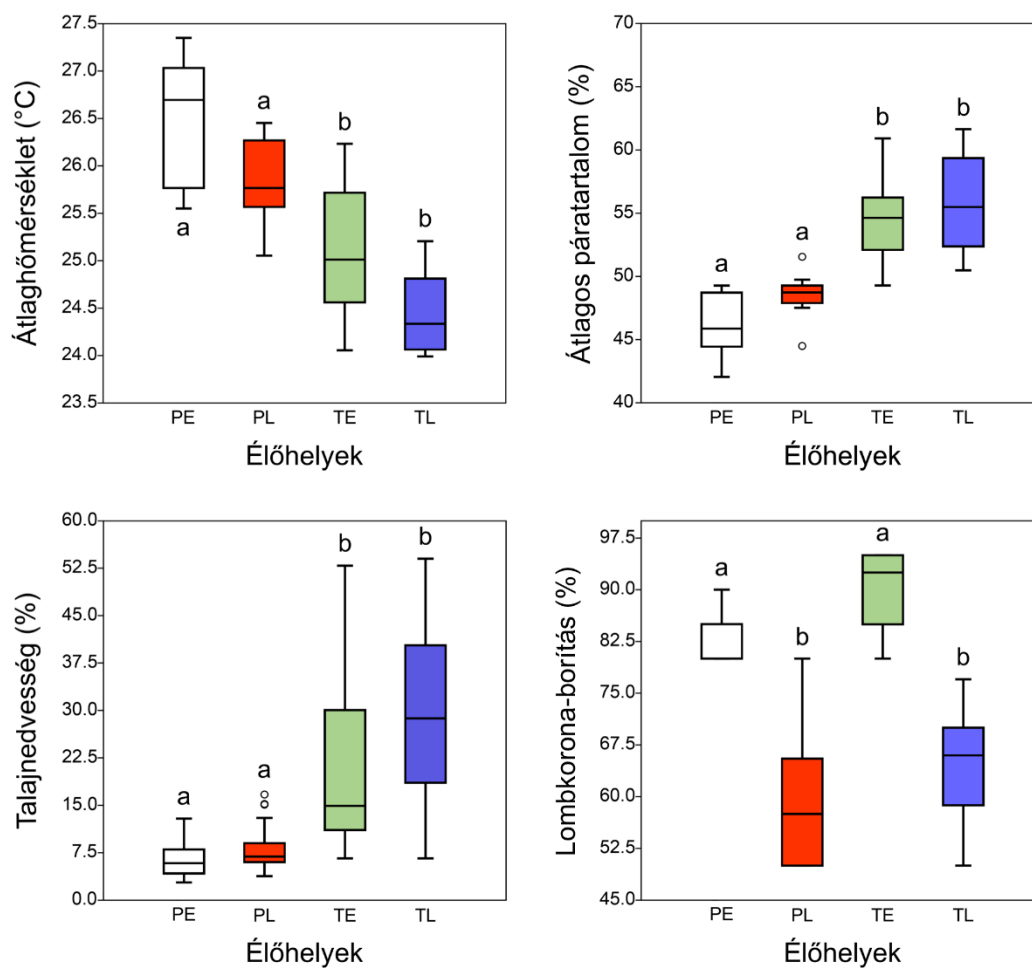
Mivel a cserje- és gyepszintre jutó fény mennyisége szoros kapcsolatban áll a lombkorona-borítás mértékével, logikai szempontból ebben az alfejezetben tartottam helyesnek a lombkorona-borítás tárgyalását. A lombkorona-borításban is különbségek mutatkoztak az élőhelyek között (ANOVA $F = 40,93$; $p < 0,001$). A lombkorona-borítás százalékos értéke nem különbözött szignifikánsan (3. ábra) a lékes plató és lékes töbörájak ($p = 0,324$), valamint a zárt

lombkoronájú plató és zárt töbőralj ($p = 0,185$) között, azonban szignifikánsan ($p < 0,001$) alacsonyabb volt a lékes élőhelyeken.

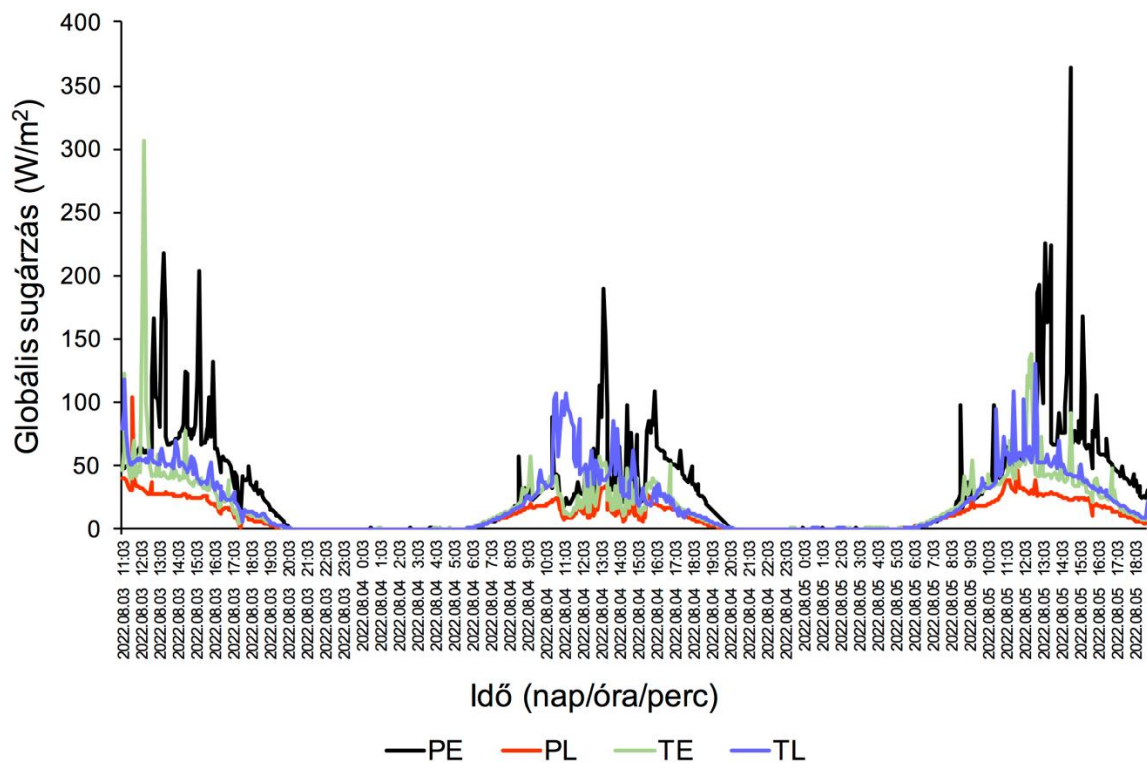
A globális sugárzás (W/m^2) mértéke szinte végig, minden napszakban a lékkel rendelkező platókon – a bükkös újulat alatt – volt a legalacsonyabb (**4. ábra**). A nap nagy részében a zárt lombkorona-borítású platókon volt a legnagyobb a besugárzás, azonban előfordult, hogy a délelőtti órákban magasabb volt a besugárzás a lékes töbőraljakban. A zárt töbőraljakban a lékes töbőrhöz képest általában alacsonyabb volt a besugárzás.



2. ábra: Az átlagos relatív páratartalom alakulása a vizsgálati időszak alatt az egyes élőhelytípusokban. **PE** – Zárt lombkorona-borítású platók, **PL** – Platón elhelyezkedő lékek, **TE** – Zárt lombkorona-borítású töbőraljak, **TL** – Tübőralji lékek.



3. ábra: Az átlaghőmérsékletben, átlagos relatív páratartalomban, talajnedvességben és lombkorona-borításban jelentkező különbségek a zárt lombkorona-borítású plató (PE), lékes plató (PL), zárt lombkorona-borítású töbör (TE) és a töbör alji lék (TL) között. A kisbetűk (a és b) a statisztikailag szignifikáns ($p < 0,05$) különbségeket jelölik.



4. ábra: A globális sugárzás alakulása a vizsgálati időszak alatt az élőhelytípusként kiválasztott vizsgálati helyszíneken. **PE** – Zárt lombkorona-borítású plató, **PL** – Platón elhelyezkedő lék, **TE** – Zárt lombkorona-borítású töböralj, **TL** – Töbörálji lék.

4.2. Fajösszetétel

A növényzeti mintavételezés során összesen 84 növényfajt találtunk, melyből 34 általános lomberdei faj, 43 bükkösökre jellemző faj és 7 zavart élőhelyekre jellemző faj volt. Az egyes élőhelytípusok növényzeti mintáinak összehasonlítása során összesen 36 diagnosztikus fajt (**1. táblázat**) állapítottunk meg. A zárt lombkorona-borítású platók 22 diagnosztikus faja közül a *Melica uniflora*, *Carex pilosa* és a *Tilia tomentosa* rendelkezett a legnagyobb Φ értékkel. A platón található lékekben mindösszesen 2 diagnosztikus fajt találtunk, melyek az ott kialakuló újulatot képviselő *Fagus sylvatica* és a *Quercus rubra* voltak. A zárt erdőborítású töbrök csak 1 diagnosztikus fajt, a *Sambucus nigra*-t tartalmazták. A második legtöbb diagnosztikus faj a lékes töbrökben fordult elő, ezek közül a legmagasabb Φ értékkel az *Acer pseudoplatanus*, *Athyrium filix-femina* és a *Dryopteris filix-mas* rendelkezett.

1. táblázat: A zárt lombkorona-borítású plató (PE), lékes plató (PL), zárt lombkorona-borítású töbörálg (TE) és a töbörálgi lék (TL) diagnosztikus fajtái

	PE	PL	TE	TL
<i>Melica uniflora</i>	75,0	---	---	---
<i>Carex pilosa</i>	62,5	---	---	---
<i>Tilia tomentosa</i>	53,9	---	---	---
<i>Quercus petraea</i>	49,0	---	---	---
<i>Dactylis polygama</i>	46,3	---	---	---
<i>Crataegus laevigata</i>	42,0	---	---	---
<i>Stellaria holostea</i>	42,0	---	---	---
<i>Ligustrum vulgare</i>	41,7	---	---	---
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	39,7	---	---	---
<i>Fraxinus ornus</i>	39,6	---	---	---
<i>Acer campestre</i>	33,4	---	---	---
<i>Hordelymus europaeus</i>	32,2	---	---	---
<i>Pyrus pyraister</i>	30,9	---	---	---
<i>Quercus cerris</i>	30,9	---	---	---
<i>Galium odoratum</i>	30,6	---	---	---
<i>Lathyrus vernus</i>	27,7	---	---	---
<i>Rosa arvensis</i>	27,7	---	---	---
<i>Ruscus hypoglossum</i>	27,4	---	---	---
<i>Fragaria vesca</i>	26,5	---	---	---
<i>Hedera helix</i>	24,3	---	---	---
<i>Cerasus avium</i>	23,1	---	---	---
<i>Festuca drymeia</i>	21,4	---	---	---
<i>Fagus sylvatica</i>	---	47,1	---	---
<i>Quercus rubra</i>	---	20,1	---	---
<i>Sambucus nigra</i>	---	---	32,1	---
<i>Acer pseudoplatanus</i>	---	---	---	52,2
<i>Athyrium filix-femina</i>	---	---	---	50,1
<i>Dryopteris filix-mas</i>	---	---	---	49,4
<i>Circaea lutetiana</i>	---	---	---	48,3
<i>Urtica dioica</i>	---	---	---	48,0
<i>Veronica montana</i>	---	---	---	45,8
<i>Galeobdolon luteum</i> s.l.	---	---	---	42,1
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	---	---	---	39,7
<i>Stachys sylvatica</i>	---	---	---	38,6
<i>Lamium maculatum</i>	---	---	---	32,2
<i>Helleborus odoratus</i>	---	---	---	23,2

Az élőhelytípusok között szignifikáns különbség mutatkozott az össz fajszám ($\chi^2 = 44,26$; $p < 0,001$), az általános lomberdei fajok száma ($\chi^2 = 50,31$; $p < 0,001$), a bükkösökre jellemző fajok száma ($\chi^2 = 34,69$; $p < 0,001$) és a zavart élőhelyekre jellemző fajok száma ($\chi^2 =$

= 12,42; $p = 0,006$) tekintetében is. A legmagasabb kvadrátonkénti összfajszámmal a zárt erdőborítású platók és a lékes töbröljak rendelkeztek (**5. ábra**), míg a lékes platókon és a zárt erdőborítású töbrökben ennél szignifikánsan kevesebb faj volt jelen (**2. táblázat**). A zárt lombkoronájú plató élőhelyek rendelkeztek a legmagasabb számú általános lomberdei fajjal a kvadrátokban, míg a másik 3 élőhely ennél szignifikánsan alacsonyabb fajt tartott fenn ebből a fajcsoportból. A bükkösökre jellemző fajok száma a lékes töbröljakra volt a legmagasabb, míg a lékes plató élőhelyeken a legalacsonyabb. A zárt erdőborítású töbrök bükkösökre jellemző fajainak száma szignifikánsan alacsonyabb volt, mint a lékes töbröké. A zárt lombkorona-borítású platókon a lékes töbröknél általában valamivel alacsonyabb, a zárt töbröljagnál pedig valamivel magasabb számú bükkös fajt találtunk a kvadrátokban, azonban ezek a különbségek nem voltak szignifikánsak.

2. táblázat: Az általánosított lineáris kevert modellek (Poisson GLMM) eredményei. **PE** – Zárt lombkorona-borítású platók, **PL** – Platón elhelyezkedő lécek, **TE** – Zárt lombkorona-borítású töbröljak, **TL** – Töbrölji lécek

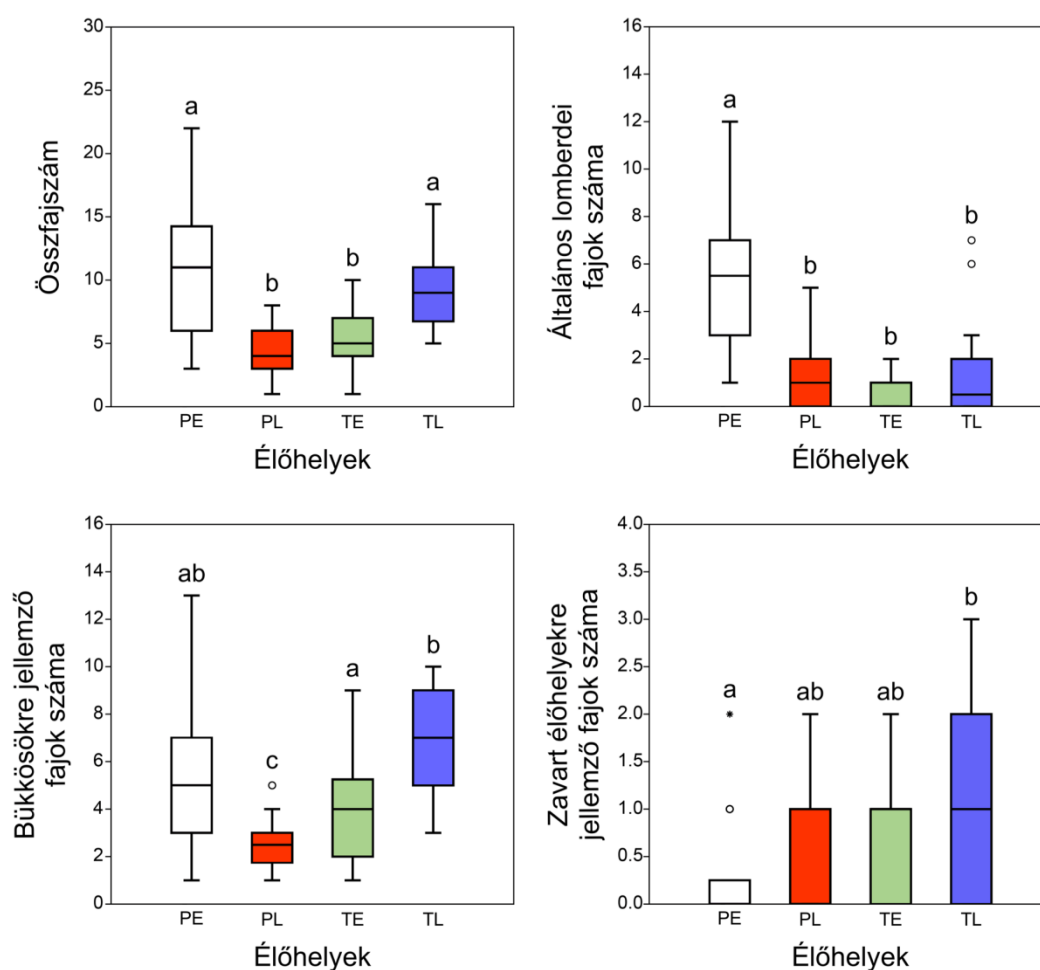
Összfajszám			Bükkös fajok száma		
	z-érték	p-érték		z-érték	p-érték
PL-TL	-4,74	< 0,001	PL-TL	-5,77	< 0,001
PL-PE	-5,73	< 0,001	PL-PE	-3,81	< 0,001
PL-TE	-1,41	0,493	PL-TE	-2,35	0,031
TL-PE	-1,04	0,329	TL-PE	2,08	0,160
TL-TE	3,33	0,004	TL-TE	3,17	0,008
PE-TE	4,39	< 0,001	PE-TE	1,10	0,688

Általános lomberdei fajok száma			Zavart élőhelyekre jellemző fajok száma		
	z-érték	p-érték		z-érték	p-érték
PL-TL	0,62	0,927	PL-TL	-2,51	0,058
PL-PE	-4,42	< 0,001	PL-PE	0,69	0,903
PL-TE	2,39	0,079	PL-TE	-1,44	0,473
TL-PE	-4,9	< 0,001	TL-PE	3,02	0,013
TL-TE	1,81	0,270	TL-TE	1,17	0,644
PE-TE	6,25	< 0,001	PE-TE	-2,05	0,169

A legtöbb zavart élőhelyre jellemző faj a lékes töbrök alján volt jelen a kvadrátokban (**5. ábra**, **2. táblázat**), a zárt lombkorona-borítású platók pedig a legkevesebb fajt tartalmazták

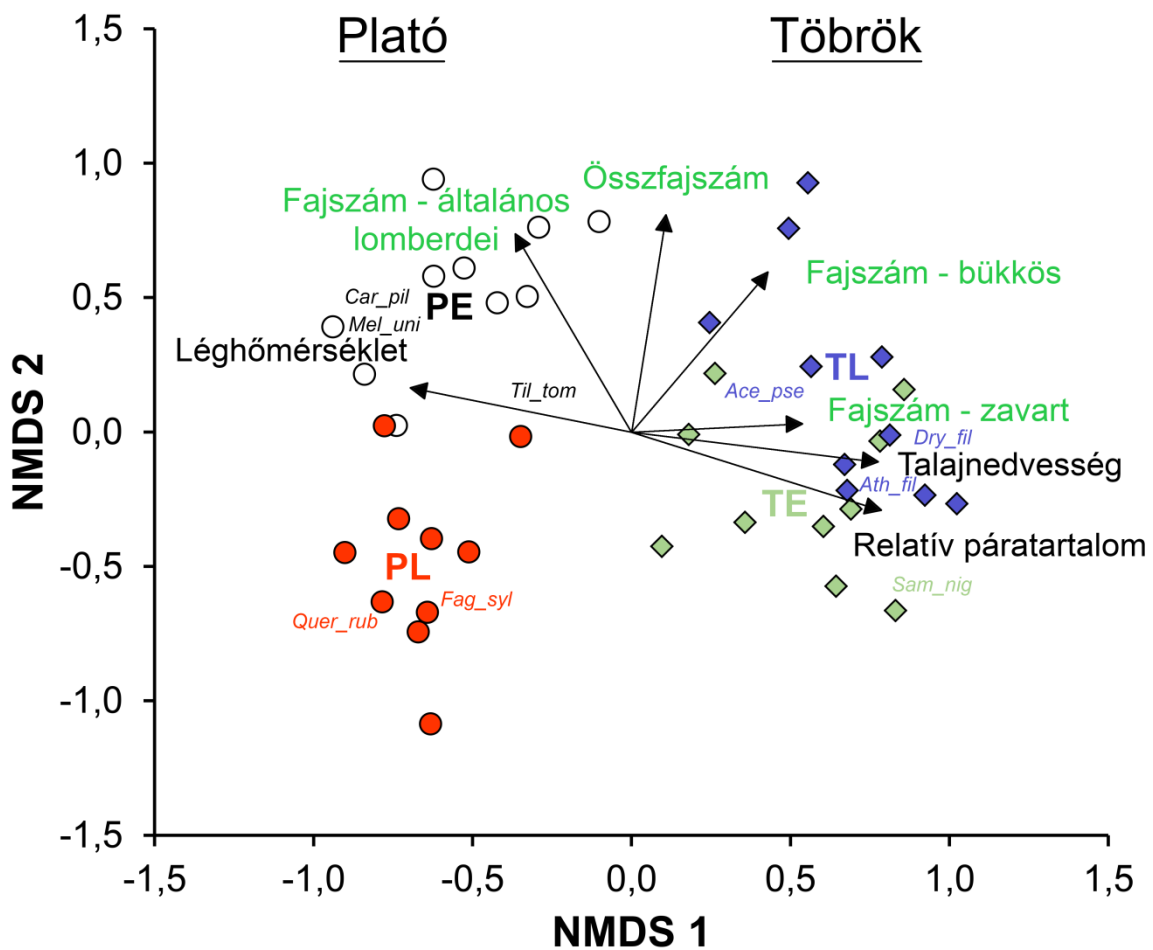
ebből a fajcsoportból. A lékes platók és zárt töbörájak zavart élőhelyre jellemző fajszáma nem különbözött szignifikánsan egymástól, valamint a másik két élőhelyétől sem.

A PERMANOVA elemzés szignifikáns különbséget mutatott fajösszetétel tekintetében a zárt lombkorona-borítású plató, lékes plató, zárt erdőborítású töbör és lékes töbörájak összehasonlításában ($F = 17,46$; $p < 0,001$). Az élőhelytípusok páronkénti, fajkompozíció összehasonlítása során minden esetben szignifikáns ($p = 0,006$, minden esetben) különbség mutatkozott, a lékes töbörájak és a zárt erdőborítású töbörájak ($p = 0,666$) összehasonlítását leszámítva.



5. ábra: Az össz fajszámban, általános lomberdei fajok számában, a bükkösökre jellemző fajok számában és a zavart élőhelyekre jellemző fajok számában jelentkező különbségek a zárt lombkorona-borítású plató (PE), lékes plató (PL), zárt lombkorona-borítású töbörájak (TE) és a töbörájak (TL) között. A kisbetűk (a, b és c) a statisztikailag szignifikáns ($p < 0,05$) különbségeket jelölik.

4.3. Növényzet–abiotikus és biotikus tényezők kapcsolata



6. ábra: A nyugat-mecseki zárt lombkorona-borítású platók (**PE**), lékes platók (**PL**), zárt lombkorona-borítású töbröljak (**TE**) és a töbrölji lékek (**TL**) növényzetének fajkompozíciós különbségeit és abiotikus, biotikus tényezőkkel való kapcsolatát ábrázoló NMDS (Non-metric multidimensional scaling) ordinációs diagram. Az irányított vektorok az ordinációs értékek és a lehetséges magyarázó változók (léghőmérséklet, relatív páratartalom, talajnedvesség, össz fajszám, általános lomberdei fajok száma, bükkös fajok száma, és zavart élőhelyre jellemző fajok száma) közötti korrelációt mutatja. A nyíl iránya a kapcsolat irányát, a hossza pedig az erősségét jelzi. Az ábra a legjellemzőbb diagnosztikus fajok nevének rövidítéseit is tartalmazza (vö.: **1. táblázat**).

Az NMDS ordináción (stressz: 0,148) (**6. ábra**) a töbrök és a platók élőhelyeinek felvételei egyértelműen elkülönülnek egymástól az 1. NMDS tengely mentén. A plató zárt lombkoronájú és lékes élőhelyei között jelentős fajkompozícióbeli különbség figyelhető meg, melyet a PERMANOVA elemzés eredménye is alátámasztott. A plató élőhelyei alapvetően a 2. NMDS tengely mentén különülnek el. A töbrök lékes és zárt erdőborítású élőhelyeinek

felvételei átfednek az ordinációs térben, a fajkompozícióban jelentkező hasonlóságokra utalva, melyet a PERMANOVA elemzés eredménye is igazolt. Az ordináción megfigyelhető mintázatok kialakításában a léghőmérséklet, relatív páratartalom és a talajnedvesség játszhat kiemelkedő szerepet. A töbröket magasabb relatív páratartalom és talajnedvesség jellemezte, míg a léghőmérséklet a plató élőhelyeken volt a magasabb. A hőmérsékletbeli különbséget a növényzet is jól indikálta, az általános lomberdei fajok száma a zárt erdőborítással rendelkező platókon volt a legmagasabb, míg a bükkösökre jellemző fajok jelenléte a lékkel rendelkező töbrőaljakon volt jelentősebb. Az összfajszám mind a zárt lombkoronájú platókon, mind a lékes töbrökben magas volt, a zavart fajok száma pedig a lékes töbrökben volt jelentősebb.

5. Diskusszió

Eredményeink azt mutatják, hogy a karsztterületeken kialakuló kisméretű erdei lécek jelentősen befolyásolhatják a lokális klímát, s megváltoztatják a növényzeti mintázatokat. Az idősebb erdővel borított töbrök alján kialakult lécek számos olyan növényfaj fennmaradását segítik, melyek a környező területen ritkák, vagy nem fordulnak elő. A területen várható klimatikus változások tükrében fenntartásuk kiemelt jelentőségű természetvédelmi szempontból.

Az általunk vizsgált töbrök és a bennük kialakuló lécek jelentősen hozzájárulnak a karsztos területek mikroklimatikus diverzitásához, s növényfajok menedékhelyül szolgálnak a jelenlegi klímában. Az ökoszisztémák, fajok, populációk globális klímaváltozással szembeni sebezhetősége és az arra adott válaszaik nagymértékben eltérhetnek egymástól. Ennek hátterében a fajok közötti toleranciabeli, fiziológiai, genetikai, morfológiai, viselkedésbeli (*Hu et al., 2022; Kellermann és van Heerwaarden, 2019; Khaliq et al., 2014; Madeira et al., 2012; Razgour et al., 2019; Somero, 2010*) eltéréseken túl az élőhelyek által biztosított egyéni, a globális, regionális trendektől, értékektől sokszor eltérő környezeti körülmények, mikroklimatikus viszonyok állnak (*Maclean et al., 2015; Suggitt et al., 2018; Trew és Maclean, 2021*). Ahhoz, hogy a jövőben pontos és megbízható előrejelzéseket alkothassunk a változásokról, és ezek alapján megfelelő természetvédelmi kezeléseket, döntéseket dolgozhassunk ki, fontos, hogy ismerjük a fajokat, populációkat, egyedeket lokális léptékben is befolyásoló klimatikus, környezeti háttereket és azokat a folyamatokat, melyek alakítják és meghatározzák ezek térbeli és időbeli változatosságát.

Bár a töbrök hatását a helyi mikroklimára és az élőlényközösségekre már számos tanulmányban vizsgálták (*Bárány-Kevei, 1999; Bátori et al., 2017, 2019, 2020a, 2022; Kemencei et al., 2014; Marcin et al., 2020; Raschmanová et al., 2015*), s az is ismert, hogy az erdőborítás befolyásolja ezeknek a felszínformáknak a klímáját és növényzetét (*Bátori et al., 2017, 2020b*), arról semmilyen információval nem rendelkezünk korábban, hogy milyen hatással vannak az erdővel borított töbrök mikroklimatikus és növényzeti mintázataira a lombkorona-szerkezetben kialakuló kisebb lécek. Korábbi tanulmányok kimutatták, hogy a lécek jelenléte diverzifikálhatja az erdei növényközösségeket (*Gálhidy et al., 2006; Goldblum, 2009; Márialigeti et al., 2016; Naaf és Wulf, 2007; Tinya és Ódor, 2016*), hiszen megváltozott fényviszonyokat és mikroklimát eredményezhetnek, ezáltal alakítva az aljnövényzet összetételét és borítását. A Nyugat-Mecsek karsztterületén gyűjtött mikroklima és növényzeti adataink elemzése során azt kaptuk, hogy a töbrök felett kialakuló erdei lécek a karsztterületen

jelenlévő másik 3 vizsgált élőhelytípustól (platón előforduló zárt erdő, platón előforduló lék, töbrökben előforduló zárt erdő) eltérő környezeti körülményeket biztosítanak (a vizsgálati terület leghűvösebb és legnedvesebb élőhelyei) és növényzetük jelentősen különbözik a platón előforduló élőhelyek növényzetétől. Bár a PERMANOVA elemzés során nem kaptunk szignifikáns eltérést a zárt és lékes töbrök fajkompozíciójában, a lékes töbröraljak számos olyan fajt hordozhatnak, melyek a zárt lombkoronával rendelkező töbrökben ritkán fordulnak elő, vagy hiányoznak.

A lécek mikroklímára gyakorolt hatásáról szóló kutatások eredményeiket tekintve nem mindenben fednek át. Ennek oka, hogy a lékképződést követően kialakuló környezeti körülmények nagymértékben függnak a lék paramétereitől (pl.: méret, alak, újulat kora) és az azt körülvevő erdő jellemzőitől (pl.: fajösszetétel) (*Latif és Blackburn, 2010; Muscolo et al., 2014*), valamint a talajtani viszonyoktól. Míg egyes kutatások arról számoltak be, hogy a lécek a környező erdőkhöz képest melegebb és szárazabb körülményeket alakítottak ki (*Thom et al., 2020*), ezáltal csökkentve az erdők klímamérséklő hatását (*Zellweger et al., 2020*), addig más tanulmányok azt találták, hogy a megfelelő nagyságú lécek képesek fenntartani a mérsékelt hűvös és nedves klímát (*Kovács et al., 2020*). Leírták a talajnedvesség lékmérettel való emelkedését (*Latif és Blackburn, 2010*), egyes esetekben pedig épp az attól való függetlenségét (*Gálhidy et al., 2006*). Az egyes vizsgálati helyszíneken mért hőmérsékleti átlagokat összehasonlítva azt az eredményt kaptuk, hogy a töbrök a plató élőhelyeihez képest hűvösebb mikroklímát tartanak fent. Eredményeink összhangban vannak a korábbi tanulmányokkal és alátámasztják a töbrök potenciális menedékhely szerepét a globális klímaváltozás alatt a hűvösebb klímához adaptálódott növényfajok számára (*Bátori et al., 2017*). Az átlaghőmérséklet a lékes töbrökben volt a legalacsonyabb, s a lékes töbrökben a nappali órákban átlagosan 0,83 °C-al alacsonyabb hőmérsékletet mértünk, mint a zárt erdőborítással rendelkező töbrökben, ami a lékes töbrök valamivel magasabb talajnedvességéből adódó hűtő hatásnak is köszönhető. Ezen eredmények fontos kapcsolatra utalhatnak a töbröraljak fölött található lécek és az ott kialakuló hőmérsékleti viszonyok között, különösen az olyan kiméretű lécek esetében, melyek a töbrök alján természetes módon kialakulhatnak. Feltételezhető, hogy nagyobb lékméreteket mellett a hőmérsékletre irányuló hatások is kifejezettebbek lennének a töbrök alján, ami nem feltétlenül befolyásolná pozitív irányban ezen felszínformák fajmegőrző potenciálját.

Azt is sikerült kimutatnunk, hogy a töbrök a platókhoz képest jóval nedvesebb körülményeket biztosítanak. Mind az átlagos páratartalom (%), mind a talajnedvesség (VWC %) jelentősen magasabb volt a töbröraljakon, mint a lékes és zárt erdőborítású plató

helyszíneken. A globális klímaváltozás által megváltozó csapadékmintázatok és vízviszonyok mellett a jövőben fontos szerepe lehet az olyan élőhelyeknek, melyek az év szárazabb időszakában is nedvesebb körülményeket tudnak fenntartani környezetüknél, így nedvességi refúgiumokként funkcionálhatnak (*McLaughlin et al., 2017*). A lékes töbrök talajnedvessége valamivel magasabbnak adódott, mint a zárt lombkoronájú töbrök talajnedvessége, ami feltételezhetően annak köszönhető, hogy a lékes töbrök talajára nagyobb mennyiségű csapadék hullik (a zárt lombkoronájú töbrök felfogják a csapadék egy részét). *Bátori et al. (2022)* kimutatták, hogy a terület többre hosszú hónapokon keresztül is képesek megőrizni a magas talajnedvességet, így szerepük nem csak hőmérsékleti, de nedvességi mikrorefúgiumként is jelentős lehet a jelenleg is átalakulóban lévő klímában. A platón lévő lékek és a platón lévő zárt lombkoronájú élőhelyek között nem találtunk szignifikáns különbséget páratartalom és talajnedvesség tekintetében. Ennek az lehet az elsődleges oka, hogy bár a platón lévő idősebb erdők – kiterjedt gyökérrendszerük miatt – nagyobb mennyiségű nedvességet használnak fel a talajból, mint a lékek újulatai, de a sűrű újulattal rendelkező lékek aljára – annak ellenére, hogy a lék területére több csapadék hullik – kevesebb nedvesség jut le az újulat erős záródása miatt; így a két élőhely nedvességi viszonyai között nem alakul ki érdemi különbség. A töbőraljakon kialakult lékekben feltételezhetően azért nem alakul ki olyan sűrű újulat, mint a platón, mert a magas talajnedvesség és/vagy hűvös mikroklíma nem teszi lehetővé a környező erdőket alkotó fák magjainak megfelelő csírázását. A töbőralji lékek aljára valamivel több fény jutott, mint a zárt lombkoronájú töbrök aljára, ami szintén hozzájárulhat több faj fennmaradásához.

A növényzeti mintavételezés során összesen 84 növényfajt találtunk a vizsgálati területen, melyből a zárt erdőborítással rendelkező platók összesen 50, míg a lékes töbőraljak 53 fajt tartalmaztak, ezzel jelentősen meghaladva a lékes platók és a zárt lombkoronájú töbőraljak össz fajszámát. A zárt platókon és a lékes töbőraljakban találtuk a legfajgazdagabb kvadrátokat is, illetve ezek tartalmazták a legtöbb diagnosztikus fajt, jelezve ezzel, hogy a terület egyéb vizsgált élőhelyeihez képest fajgazdagabb és némileg eltérő összetételű növényközösségek jelenlétéhez szükséges környezeti körülményeket képesek fenntartani. A zárt plató fajai és diagnosztikus fajai között számában és arányaiban is jóval több mezofil lomberdei faj fordult elő, mint a lékes töbrökben, ahol a diagnosztikus fajok nagy többsége bükkösökre jellemző faj volt. Ezek az eredmények, a fajcsoportok összehasonlítása során kapott eredményekkel összhangban, azt sugallják, hogy a lékes töbrök szigetszerű élőhelyeket biztosíthatnak több hűvösebb és párásabb klímához adaptálódott növényfaj (köztük több páfrány) számára a területen a jelenlegi és jövőbeli klímában (vö.: *Pieczka et al., 2010*), ami a kedvező mikroklimatikus viszonyoknak (hűvös és nedves körülmények, megfelelő mennyiségű

fény) köszönhető. A legalacsonyabb fajgazdagságot a platókon elhelyezkedő lékekben találtuk, melyek fiatal, sűrű újulattal rendelkeztek, ezáltal kedvezőtlen fényviszonyokat biztosítva az aljnövényzet számára (Bátori *et al.*, 2021). A jelenlegi tanulmány az első olyan kutatás, mely a töbrök és a felettük kialakuló lombkorona lékek együttes hatását vizsgálja ezen felszínformák mikroklímájára és növényzetére. A fentiek alapján összegzésként elmondhatjuk, hogy a töbrök a környező területektől eltérő mikroklimatikus viszonyokat, alacsonyabb hőmérsékletet és nedvesebb körülményeket képesek fenntartani, ezáltal szerepük kiemelt lehet a globális klímaváltozás alatt mint menedékhelyek a hűvösebb és nedvesebb körülményekhez alkalmazkodott fajok számára. A töböráji lékek a megváltoztatott fényviszonyokon és egyéb mikroklimatikus feltételeken keresztül pozitívan képesek befolyásolni a helyi növényközösségek fajmegőrző képességét, számos olyan fajt fenntartva, melyek a környező élőhelyeken ritkák, vagy nem fordulnak elő.

Javasoljuk azokban a zárt lombkoronájú, fajszegény töbrökben a kisméretű mesterséges lékek kialakítást (a töbrök alján), melyekben a közeljövőben várhatóan a lékképződés nem történik meg a természetes erdődinamikai folyamatok során. Az ehhez hasonló kutatások és eredményeik kiemelten fontosak lesznek a jövőben, hiszen segítségükkel a globális klímaváltozás hatásait pontosabban előrejelző modelleket készíthetünk, továbbá mert még a magas felbontású geomorfológiai és lombkorona-szerkezeti adatokat felhasználó modellek sem képesek teljesen helyettesíteni az olyan *in situ* mért mikroklimatikus adatokat, melyeket ebben a tanulmányban is használtunk (Man *et al.*, 2022).

6. Összefoglalás

A Nyugat-Mecsek karszterületén folytatott mintavételezés során gyűjtött növényzeti és mikroklíma adatok elemzésének eredménye kimutatta, hogy a töbörájak felett kialakuló kisméretű erdei lékek hatással vannak a helyi mikroklíma bizonyos elemeire és a növényzeti mintázatokra, így a geomorfológiai tényezőkkel kölcsönhatásban a zárt erdőborítású platóktól, a platókon található lékektől és a zárt lombkorona-borítású töbörájaktól eltérő abiotikus és biotikus körülményeket képesek kialakítani. A töbrök és a platók élőhelyei abiotikus tényezők tekintetében jelentősen eltértek egymástól, a töbörájakon hűvösebb, magasabb páratartalommal jellemezhető mikroklímát és magasabb talajnedvességet találtunk. A töbörájak felett kialakuló lékek további hőmérséklet csökkentő és talajnedvesség növelő szereppel bírtak, illetve a zárt töbröknél kedvezőbb fényviszonyokat biztosítottak az aljnövényzet számára. A platókon vizsgált lékekben nem mutattunk ki szignifikáns különbséget talajnedvesség tekintetében a zárt lombkoronájú plató élőhelyeihez képest, melynek oka valószínűleg a lékekben jelenlévő sűrű, fiatal újulat volt, mely a talajra jutó fénymennyiséget is jelentősen csökkentette, ezzel a legfényszegényebb körülményeket kialakítva a vizsgált élőhelytípusok között. A különböző élőhelytípusokban megfigyelt mikroklimatikus mintázatok a helyi növényzet is jól indikálta. A töbrök és a platók növényközösségeinek fajkompozíciója jelentősen eltért egymástól, illetve a platókon vizsgált két élőhely is lényeges különbségeket mutatott ebből a szempontból. A legfajgazdagabb élőhelyek a zárt erdőborítással rendelkező platók voltak, melyek növényzetét mezofil lomberdei fajok uralták, azonban jelentős volt a bükkösökre jellemző fajok jelenléte is. A fiatal újulattal borított, az aljnövényzet számára kedvezőtlen körülményekkel rendelkező plató lékek bizonyultak a legfajszegényebb élőhelyeknek, szerepük azonban kiemelt az erdő megújulása szempontjából. Bár a lékes és zárt erdőborítású töbrök növényzetének fajkompozíciója nem különbözött szignifikánsan egymástól, a töböráji lékek (az általuk biztosított eltérő körülmények miatt) nagyobb számú hűvösebb és nedvesebb körülményekhez adaptálódott diagnosztikus faj számára nyújtottak élőhelyet, így fontos szerepet betöltve ezen fajok helyi populációinak megőrzésében. Összességében elmondható, hogy a zárt töbörájak felett kialakított lombkorona lékek pozitív hatással lehetnek a töbrök refugialis kapacitására, vagyis azon képességére, hogy meddig képesek pufferelni a változó klíma hatásait. Eredményeink alapján a geomorfológiai diverzitás és az erdei lékek jelenléte nagymértékben hozzájárul a karszterületek biodiverzitásának növeléséhez, a lékekkel rendelkező töbörájaknak pedig kiemelt jelentőségük lehet a globális

klímaváltozás alatt, menedékhelyként szolgálhatnak a környező területekről a kedvezőtlené váló környezeti körülmények miatt eltűnő fajok számára.

7. Köszönetnyilvánítás

Ezúton szeretnék köszönetet mondani témavezetőmnek, Dr. Bátori Zoltánnak, aki szakmai iránymutatásával, fáradhatatlan munkájával és támogatásával nagyban hozzájárult dolgozatom elkészüléséhez. Köszönettel tartozom Dr. Tölgyesi Csabának, aki nagy segítséget nyújtott az eredmények statisztikai kiértékelésében. Szeretném megköszönni Ratkai Bonitának, Frei Katának és Tóth Benedek Györgynek a terepi munkában nyújtott segítséget. Köszönettel tartozom emellett még a Szegedi Tudományegyetem Ökológiai Tanszéke összes munkatársának a befogadó légkörért, mely segítette munkámat, és hálás köszönet családomnak folyamatos támogatásukért. A dolgozat a Kulturális és Innovációs Minisztérium ÚNKP-22-5-SZTE-538 kódszámú Új Nemzeti Kiválóság Programjának a Nemzeti Kutatási, Fejlesztési és Innovációs Alapból finanszírozott szakmai támogatásával készült. További támogatást nyújtottak az NKFIH K 124796 és OTKA FK 142428 kutatási témapályázatok is.

8. Irodalomjegyzék

- Anderson BJ, Akçakaya HR, Araújo MB *et al.* (2009): Dynamics of range margins for metapopulations under climate change. *Proceedings of the Royal Society B*, **276**: 1415-1420
- Bates D, Maechler M és Bolker B (2015): lme4: linear mixedeffects models using S4 classes. R package version 0.999999-2. <http://cran.r-project.org/package=lme4>
- Bárány-Kevei I (1999): Microclimate of karstic dolines. *Acta Climatologica Universitatis Szegediensis*, **32–33**: 19-27
- Bátori Z, Gallé R, Erdős L, *et al.* (2011): Ecological conditions, flora and vegetation of a large doline in the Mecsek Mountains (South Hungary). *Acta Botanica Croatia*, **70**: 147-155
- Bátori Z, Körmöczy L, Erdős L, *et al.* (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, Lengyel A, Maróti M, *et al.* (2014): Microclimate-vegetation relationships in natural habitat islands: species preservation and conservation perspectives. *Időjárás – Quarterly Journal of the Hungarian Meteorological Service*, **118**: 257-281
- Bátori Z, Vojtkó A, Farkas T, *et al.* (2017): Large- and small-scale environmental factors drive distributions of cool-adapted plants in karstic microrefugia. *Annals of Botany*, **119**: 301-309
- Bátori Z, Vojtkó A, Maák IE, *et al.* (2019): Karst dolines provide diverse microhabitats for different functional groups in multiple phyla. *Scientific Reports*, **9**: 7176
- Bátori Z, Lőrinczi G, Tölgyesi Cs, *et al.* (2020a): Karstic microrefugia host functionally specific ant assemblages. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **8**: 613738
- Bátori Z, Vojtkó A, Keppel G, *et al.* (2020b): Anthropogenic disturbances alter the conservation value of karst dolines. *Biodiversity and Conservation*, **29**: 503-525
- Bátori Z, Erdős L, Gajdács M, *et al.* (2021): Managing climate change microrefugia for vascular plants in forested karst landscapes. *Forest Ecology and Management*, **496**: 119446
- Bátori Z, Gallé R, Gallé-Szpisjak N, *et al.* (2022): Topographic depressions provide potential microrefugia for ground-dwelling arthropods. *Elementa*, **10**: 00084
- Bradley BA, Blumenthal DM, Wilcove DS, *et al.* (2010): Predicting plant invasions in an era of global change. *Trends in Ecology & Evolution*, **25**: 310-318
- Bramer I, Anderson BJ, Bennie J, *et al.* (2018): Advances in Monitoring and Modelling Climate at Ecologically Relevant Scales. *Advances in Ecological Research*, **58**: 101-106

- Bryndum-Buchholz A, Tittensor DP, Blanchard JL, *et al.* (2019): Twenty-first-century climate change impacts on marine animal biomass and ecosystem structure across ocean basins. *Global Change Biology*, **25**: 459-472
- Chytrý M, Tichý L, Holt J, *et al.* (2002): Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. *Journal of Vegetation Science*, **13**: 79-90.
- De Frenne P, Rodríguez-Sánchez F, Coomes DA, *et al.* (2013): Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. *PNAS*, **110**: 18561-18565
- Desjonquères C, Villén-Pérez S, De Marco P, *et al.* (2022): Acoustic species distribution models (aSDMs): A framework to forecast shifts in calling behaviour under climate change. *Methods in Ecology and Evolution*, **13**: 2275-2288
- 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
- Ellis CJ és Eaton S (2021): Climate change refugia: landscape, stand and tree-scale microclimates in epiphyte community composition. *The Lichenologist*, **53**:135-148
- Feldmann E, Dröbner L, Hauck Markus, *et al.* (2018): Canopy gap dynamics and tree understory release in a virgin beech forest, Slovakian Carpathians. *Forest Ecology and Management*, **415–416**: 38-46
- Gálhidy L, Mihók B, Hagyó A, *et al.* (2006): Effects of gap size and associated changes in light and soil moisture on the understorey vegetation of a Hungarian beech forest. *Plant Ecology*, **183**: 133-145
- Geiger R (1965): *The Climate Near the Ground*. Rowman & Littlefield, Cambridge
- Goldblum D (2009): The effects of treefall gaps on understory vegetation in New York State. *Journal of Vegetation Science*, **8**: 125-132
- Guisan A és Thuiller W (2005): Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, **8**: 993-1009
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD (2001): PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, **4**: 1-9.
- 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.

- Hu N, Bourdeau PE, Harlos C, *et al.* (2022): Meta-analysis reveals variance in tolerance to climate change across marine trophic levels. *Science of The Total Environment*, **827**: 154244
- Kellermann V és van Heerwaarden B (2019): Terrestrial insects and climate change: adaptive responses in key traits. *Physiological Entomology*, **44**: 99-115
- Kemencei Z, Farkas R, Páll-Gergely B, *et al.* (2014): Microhabitat associations of land snails in forested dolinas: implications for coarse filter conservation. *Community Eco*, **15**: 180-186
- Keppel G, Van Niel KP, Wardell-Johnson GW, *et al.* (2012): Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, **21**: 393-404
- Kermavnar J, Ferlan M, Marinšek A, *et al.* (2020): Effects of various cutting treatments and topographic factors on microclimatic conditions in Dinaric fir-beech forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, **295**: 108186
- Khaliq I, Hof C, Prinzing R, *et al.* (2014): Global variation in thermal tolerances and vulnerability of endotherms to climate change. *Proceedings of the Royal Society B*, **281**: 20141097
- Kovács B, Tinya F, Németh Cs, *et al.* (2020): Unfolding the effects of different forestry treatments on microclimate in oak forests: results of a 4-yr experiment. *Ecological Applications*, **30**: e02043
- Latif ZA és Blackburn GA (2010): The effects of gap size on some microclimate variables during late summer and autumn in a temperate broadleaved deciduous forest. *International Journal of Biometeorology*, **54**:119–129
- Lenth R (2019): emmeans: Estimated marginal means, aka least-squares means (Version 1.3.4). <https://cran.r-project.org/web/packages/emmeans/index.html>
- Liu H, Wang H, Li N, *et al.* (2022): Phenological mismatches between above- and belowground plant responses to climate warming. *Nature Climate Change*, **12**: 97-102
- Locosselli GM, Cardim RH és Ceccantini G (2016): Rock outcrops reduce temperature-induced stress for tropical conifer by decoupling regional climate in the semiarid environment. *International Journal of Biometeorology*, **60**: 639-649
- Maclean IMD, Hopkins JJ, Bennie J, *et al.* (2015): Microclimates buffer the responses of plant communities to climate change. *Global Ecology and Biogeography*, **24**: 1340-1350
- Madeira D, Narciso L, Cabral HN, *et al.* (2012): Thermal tolerance and potential impacts of climate change on coastal and estuarine organisms. *Journal of Sea Research*, **70**: 32-41

- Man M, Wild J, Macek M, *et al.* (2022): Can high-resolution topography and forest canopy structure substitute microclimate measurements? Bryophytes say no. *Science of the Total Environment*, **821**: 153377
- Marcin M, Raschmanová N, Miklisová D, *et al.* (2020): Microclimate and habitat heterogeneity as important drivers of soil Collembola in a karst collapse doline in the temperate zone. *Invertebrate Biology*, **140**: e12315
- Márialigeti S, Tinya F, Bidló A *et al.* (2016): Environmental drivers of the composition and diversity of the herb layer in mixed temperate forests in Hungary. *Plant Ecology*, **217**: 549-563
- McLaughlin BC, Ackerly DD, Klos PZ, *et al.* (2017): Hydrologic refugia, plants, and climate change. *Global Change Biology*, **23**: 2941-2961
- Miller J (2010): Species Distribution Modeling. *Geography Compass*, **4**: 490-509
- Muscolo A, Bagnato S, Sidari M, *et al.* (2014): A review of the roles of forest canopy gaps. *Journal of Forestry Research*, **25**: 725-736
- Naaf T és Wulf M (2007): Effects of gap size, light and herbivory on the herb layer vegetation in European beech forest gaps. *Forest Ecology and Management*, **244**: 141-149
- Nolan C, Overpeck JT, Allen JRM, *et al.* (2018): Past and future global transformation of terrestrial ecosystems under climate change. *Science*, **361**: 920-923
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, *et al.* (2018): Vegan: Community ecology package. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>
- Orgeret F, Thiebault A, Kovacs KM, *et al.* (2022): Climate change impacts on seabirds and marine mammals: The importance of study duration, thermal tolerance and generation time. *Ecology Letters*, **25**: 218-239
- Pieczka I, Bartholy J, Pongrácz R, *et al.* (2010): Climate Change Scenarios for Hungary Based on Numerical Simulations with a Dynamical Climate Model. *Large-Scale Scientific Computing*, **5910**: 613-620
- Pugnaire FI, Morillo JA, Peñuelas J, *et al.* (2019): Climate change effects on plant-soil feedbacks and consequences for biodiversity and functioning of terrestrial ecosystems. *Science Advances*, **5**: eaaz1834
- Raschmanová N, Miklisová D, Kováč L' *et al.* (2015): Community composition and cold tolerance of soil Collembola in a collapse karst doline with strong microclimate inversion. *Biologia*, **70**: 802-811

- Raschmanová N, Miklisová D, Kováč L' (2018): A unique small-scale microclimatic gradient in a temperate karst harbours exceptionally high diversity of soil Collembola. *International Journal of Speleology*, **47**: 247-262
- Razgour O, Forester B, Taggart JB, *et al.* (2019): Considering adaptive genetic variation in climate change vulnerability assessment reduces species range loss projections. *PNAS*, **116**: 10418-10423
- R Core Team (2022): A language and environment for statistical computing (4.2.0). Computer software R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org>
- Rita A, Bonanomi G, Allevato E, *et al.* (2021): Topography modulates near-ground microclimate in the Mediterranean *Fagus sylvatica* treeline. *Scientific Reports*, **11**: 8122
- Rosbakh S, Hartig F, Sandanov DV *et al.* (2021): Siberian plants shift their phenology in response to climate change. *Global Change Biology*, **27**: 4435-4448
- Somero GN (2010): The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine 'winners' and 'losers'. *Journal of Experimental Biology*, **6**: 912-920
- Soó R (1980): A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve VI. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Srivastava V, Lafond V, Griess VC (2019): Species distribution models (SDM): applications, benefits and challenges in invasive species management. *CABI Reviews*, doi: 10.1079/PAVSNNR201914020.
- Stark JR és Fridley JD (2022): Microclimate-based species distribution models in complex forested terrain indicate widespread cryptic refugia under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, **31**: 562-575
- Suggitt AJ, Gillingham PK, Hill JK, *et al.* (2011): Habitat microclimates drive fine-scale variation in extreme temperatures. *Oikos*, **120**: 1-8
- Suggitt AJ, Wilson RJ, Isaac NJB, *et al.* (2018): Extinction risk from climate change is reduced by microclimatic buffering. *Nature Climate Change*, **8**: 713-717
- Thom D, Sommerfeld A, Sebald J, *et al.* (2020): Effects of disturbance patterns and deadwood on the microclimate in European beech forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, **291**: 108066
- Tinya F és Ódor P (2016): Congruence of the spatial pattern of light and understory vegetation in an old-growth, temperate mixed forest. *Forest Ecology and Management*, **381**: 84-92
- Trew BT és Maclean IMD (2021): Vulnerability of global biodiversity hotspots to climate change. *Global Ecology and Biogeography*, **30**: 768-783

- Weiskopf SR, Rubenstein MA, Crozier LG, *et al.* (2020): Climate change effects on biodiversity, ecosystems, ecosystem services, and natural resource management in the United States. *Science of The Total Environment*, **733**: 137782
- Zellweger F, De Frenne P, Lenoir J, *et al.* (2020): Forest microclimate dynamics drive plant responses to warming. *Science*, **368**: 772-775