

Az avar rövid életű keresztesvirágú (Brassicaceae) gyomfajok csírázásra gyakorolt hatása

Miglécz Tamás

Debreceni Egyetem Természettudományi és Technológiai Kar,
Ökológiai Tanszék, Debrecen
tamas.miglecz@gmail.com



ÖSSZEFOGLALÁS

A növények magról történő felújulása igen fontos a vegetációdinamikai folyamatok és a gyepi biodiverzitás fenntartásának szempontjából. A magok magesőből, vagy perzisztens magbankból történő csírázásához megfelelő mikroélőhelyek szükségesek. A gyepek legeltetésének és kaszálásának felhagyása avarfelhalmozódást eredményez, mely csökkenti a csírázáshoz szükséges szabad felszínnek mennyiségét, és így hosszabb távon a gyepi biodiverzitás csökkenéséhez vezet. A rövid életű fajok magjainak csírázásánál kis mennyiségű avar gyakran előnyös, míg a túl nagy mennyiségű avar hátrányos. Ezen hatásokat azonban mindeztáig kevésbé vizsgálták az avarmennyiség és magméret függvényében. Ezért kontrolláltan zajló csíráztatásos kísérletet végeztünk az avar csírázásra gyakorolt hatásának tanulmányozására. Hat rövid életű, eltérő magtömegű keresztesvirágú (Brassicaceae) gyomfajt csíráztattunk (*Arabidopsis thaliana*, *Capsella bursa-pastoris*, *Descurainia sophia*, *Erophila verna*, *Lepidium campestre* és *Lepidium perfoliatum*) növekvő avartakarás mellett. Eredményeink alapján a magtömeg és a növekvő avarvastagság is szignifikáns hatással volt a vetett fajok csírázására. A kisebb magvú fajok csírázását szignifikánsan gátolták a 300 g/m² vagy 600 g/m² tömegű avar rétegek. A nagyobb magtömegű fajok esetében nem tapasztaltunk negatív avarhatást. Szignifikáns pozitív avarhatást sem detektáltunk, habár a legmagasabb kumulatív csírázási arányt egy esetben sem a szabad talajfelszínen tapasztaltuk. Eredményeink alapján kijelenthetjük, hogy az avarfelhalmozódás kisebb hatással van a nagyobb magméretű rövid életű fajokra, mint a kisebb magméretűekre.

Kulcsszavak: gyom, biomassa, magméret, magtömeg, avartömeg

SUMMARY

Recruitment by seeds is essential both in vegetation dynamics and in supporting grassland biodiversity. Recruitment by seeds is feasible in suitable microsites from the seed rain and/or by establishment from persistent soil seed banks. Cessation of grassland management by grazing or mowing results in litter accumulation, which leads to the decrease of species richness by the decreased availability of open patches. Low amounts of litter are often beneficial, while high amounts of litter are detrimental for seed germination and seedling establishment of short-lived species. However, the magnitude of these effects on germination and seedling establishment in relation to litter and seed attributes are scarcely studied. This motivated us to design an indoor experiment to explore the effects of litter on seedling establishment. We germinated six short-lived Brassicaceae species (*Arabidopsis thaliana*, *Capsella bursa-pastoris*, *Descurainia sophia*, *Erophila verna*, *Lepidium campestre*, and *Lepidium perfoliatum*) with different seed mass under increasing litter cover.

We found that both seed mass and litter had significant effect on germination and establishment of the sown species. Small-seeded species were significantly negatively affected by the 300 g/m² and/or 600 g/m² litter layers. No negative litter effect was detected for species with high seed masses (*Lepidium* spp.). No overall significant positive litter effect was found, although for most of the species; total seedling numbers was not the highest at the "bare soil" pots. Our results suggest that the effects of litter accumulation on the germination and establishment of short-lived species are less feasible in case of large-seeded species than on small-seeded ones.

Keywords: weed, litter, biomass, seed mass, litter mass

BEVEZETÉS

A növények magról történő kelése igen fontos a gyepi biodiverzitás fenntartásában (Tilman, 1993; Zobel et al., 2000). Az egyes növényfajok megtelepedéséhez és fennmaradásához megfelelő (1) mikroélőhelyekre, illetve (2) csíráképes magokra van szükség, melyek a környező vegetációból érkező magesőből vagy a perzisztens talaj magbankból származnak („safe site” hipotézis, Harper, 1977). Bár a magról történő szaporodás az évelő és rövid életű növényfajoknak egyaránt fontos, a rövid életűek számára kiemelt jelentőségű. A rövid életű fajok jelentős mértékben hozzájárulnak a gyepi biodiverzitás kialakításához és fenntartásához. Legtöbbjük megtelepedéséhez nyílt foltokra van szükség a növényzetben (Rebollo et al., 2001). Az ilyen nyílt foltokat régebben a szabadon legelő állatok legelése és taposása, valamint a rendszertelen időközönként bekövetkező abiotikus zavarás (például természetes tüzek és árvizek) biztosították (Pykäla, 2000). Az emberi tevékenység következtében a vadon élő patások legelését sok helyen felváltotta a kaszálás vagy a kontrollált körülmények mellett zajló legeltetés, mely továbbra is biztosította a megfelelő foltokat a megtelepedésre. Napjainkban a gyepterületek nagyarányú felhagyása a jellemző, ami avarfelhalmozódáshoz, és sok gyeptípusban a gyepi biodiverzitás csökkenéséhez vezet (Bissels et al., 2006; Penksza et al., 2008; Valkó et al., 2011, 2012).

Az avarfelhalmozódás többféleképpen is hathat a fajgazdagságra, magok csírázására és csíranövények fejlődésére (Facelli és Pickett, 1991a; Xiong és Nilson, 1999). Az avar gátolhatja a magok csírázását és csíranövények fejlődését: (i) a csírázás számára mechanikai akadályt jelent (Chambers, 2000; Rotundo és Aguiar, 2005; Donath és Eckstein, 2010), (ii) megakadályozza a napfény talajfelszínre jutását (Facelli és Pickett, 1991b; Jensen és Gutkunst,

2003; Weltzin et al., 2005), (iii) csökkenti talajfelszínen a hőmérséklet ingadozás mértékét (Fahnestock et al., 2000; Eckstein és Donath, 2005), (iv) vagy másodlagos metabolitok és bomlástermékek kioldódásával aktívan is gátolja a csírázást (del Moral és Cates, 1971; Bogy és Reader, 1995; Ruprecht et al., 2008). Az avar pozitívan hathat a csírázásra és a csíranövények meglepedésére, egyrészt (i) menedéket nyújtva a magpredátorok elöl (Reader, 1993; Facelli, 1994), (ii) növelve a visszatartott talajnedvesség mennyiségét és egyenletességét (Fowler, 1986; Eckstein és Donath, 2005) és (iii) növeli a talaj tápanyagtartalmát (Schlatterer és Tisdale, 1969; Fahnestock et al., 2000).

A rövid életű fajok csírázása és a csíranövények fejlődése szempontjából a vékony avarréteget általában előnyösnek, a vastag avarréteget többnyire hátrányosnak tartják (Facelli et al., 1991a; Xiong és Nilsson, 1999). Azonban ezeket a hatásokat mindezülig kevésbé vizsgálták az avarvastagság és magmorfológiai jellemzők függvényében (de lásd például Jensen és Gutekunst, 2003; Ruprecht et al., 2010).

Gyeprekonstrukciós beavatkozások hatásaival és spontán szekunder vegetációfejlődéssel foglalkozó vizsgálatok során kimutatták, hogy a sűrű magbankkal rendelkező gyomok nagy tömegben jelennek meg a vegetációfejlődés kezdeti szakaszában (Török et al., 2008, 2009, 2010). Bár több terepi vizsgálatban kimutatták, hogy az avarfelhalmozódás gátolhatja a rövidéletű gyomnövények csírázását és meglepedését (Deák et al., 2011; Török et al., 2012), ennek a jelenségnek kontrollált körülmények mellett zajló vizsgálatára ismereteink szerint eddig nem történt kísérlet.

Jelen vizsgálatban eltérő magtömegű, rövid életű keresztesvirágú (Brassicaceae) gyomfajok esetében értékeltük az avarvastagság csírázásra és a csíranövények fejlődésére gyakorolt hatását egy beltéri csíráztatási kísérletben. A következő hipotéziseket teszteltük: (i) Kis mennyiségű avar pozitívan, nagy mennyiségű avar negatívan befolyásolja a vizsgált fajok csírázását és csíranövények fejlődését. (ii) A csírázási arányt és csíranövények fejlődését az avarvastagság és magméret egyaránt befolyásolja. A kisebb magméretű fajoknál ez a negatív hatás kifejezettebb, mint a nagyobb magméretű fajoknál.

ANYAG ÉS MÓDSZER

Hat rövid életű keresztesvirágú (Brassicaceae) fajt választottunk ki a vizsgálathoz növekvő magtömegekkel (1. táblázat). A kiválasztott fajok magtömege (1) jól reprezentálja a Közép-Európai keresztesvirágú fajok magtömeg-spektrumát, valamint mindegyik (2) könnyen gyűjthető, illetve csírázatható. (3) A gyomvisszaszorítás értékelésén túlmenően továbbá ezen fajok eltérő avarrétegek alatt történő csíráztatásával következtethetünk egyes veszélyeztetett keresztesvirágú fajok csírázásbiológiai jellemzőire is (pl. *Teesdelia*

nudicaulis, vagy *Arabis nemorensis*; Jentsch és Beyschlag, 2003; Hölzel, 2005; Burmeier et al., 2010). Mindegyik vizsgált faj előfordul számos száraz gyeptípusban, magjaikat vadon élő populációkból gyűjtöttük, fajonként legalább 50 növényegyről 2006 és 2010 között. A magokat tisztítás után szárazon tartottuk a csíráztatás kezdetéig, 2011 márciusáig. A magokat százas sorozatokra számoltuk le, majd 0,01 g pontossággal megmértük a tömegüket.

1. táblázat

A csíráztatott Brassicaceae fajok magtömegei (mg, átlag±SE, N=25)

Fajnév(1)	Gyűjtési idő(2)	Magtömeg(3)
<i>Arabidopsis thaliana</i>	2009. május(4) 14.	0,016±0,001
<i>Erophila verna</i>	2010. április(5) 24.	0,023±0,001
<i>Descurainia sophia</i>	2007. július(6) 10.	0,112±0,001
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	2009. május(4) 13.	0,113±0,001
<i>Lepidium perfoliatum</i>	2006. június(7) 15.	0,736±0,004
<i>Lepidium campestre</i>	2008. június(7) 26.	3,056±0,010

Table 1: Seed mass of germinated Brassicaceae species (mg, mean±SE, N=25)
species name(1), time of harvest(2), seed mass(3), may(4), april(5), july(6), june(7)

A csíráztatáshoz 8 cm×8 cm×12 cm méretű virágcserepeket töltöttünk meg sterilizált virágfölddel (pH: 5,0-7,0, N-tartalom (m/m%): min. 0,5, P₂O₅-tartalom (m/m%): min. 1,0, K₂O-tartalom (m/m%): min. 0,2; a gyártó adatai alapján). A felszínt elsimítottuk, és cserepenként 100 magot, így összesen fajonként 2500 magot vetettünk el. A magokat nem takartuk le földdel. A magvetést követően a felszínre *Festuca pseudovina* avart helyeztünk el a következő mennyiségekben: 0 g/cserép (csupasz talaj, nincs avar), 0,48 g/cserép (avar 75 g/m²), 0,96 g/cserép (avar 150 g/m²), 1,92 g/cserép (avar 300 g/m²) és 3,84 g/cserép (avar 600 g/m²). Az avarmennyiségeket a szikes gyepekben tapasztalt biomassza viszonyok alapján határoztuk meg (lásd Kelemen et al., 2013). Az avart Hortobágy településhez közeli szikes gyepeken gyűjtöttük (N 47° 34' E 20° 55') 2010 nyarán.

Hat fajt csíráztattunk, 5 féle kezeléssel, fajonként 5 ismétlésben; emellett húsz sterilizált virágfölddel töltött kontrol cserepet használtunk az esetleges magszennyezés kimutatására. Ez összesen mintegy 170 cserepet jelentett. A cserepeket csíráztató polcokra helyeztük, a csíráztatás természetes megvilágítás mellett történt. Rendszeresen öntöttük a cserepeket az optimális vízellátottság érdekében. A csíráztatás összesen mintegy 29 héig tartott (március végétől kora novemberig). Késő júliustól szeptember elejéig az öntözést szüneteltettük, hogy a nyár közepén tapasztalható szárazságot modellezzük. A csíranövényeket, melyek az avar felszínén megjelentek, rendszeres ellenőrzés mellett eltávolítottuk.

Egyutas lineáris modellel (GLM) elemeztük az avarvastagság és magtömeg (fix faktorok) hatását a

csírázási sikerre. Az avarvastagság egyes fajokra gyakorolt hatásait egyszempontú variancia-analízissel (ANOVA) és Tukey teszttel elemeztük. Az egyes fajok összehasonlíthatósága érdekében az adatokat standardizáltuk az avarborítás nélküli kezelésben kelt csíranövények számával. A statisztikai elemzésekhez az SPSS statisztikai programot használtuk.

EREDMÉNYEK

A vizsgált fajok csírázását és megtelepedését mind a magtömegük, mind az avarmennyiség szignifikánsan befolyásolta. A magtömeg és avarvastagság között is szignifikáns interakciót tapasztaltunk (2. táblázat). A kisebb magtömegű fajokat negatívan befolyásolta a nagy avarmennyiség (2. táblázat).

Egyértelmű negatív hatást 300 g/m² avarmennyiségtől mutattunk ki a kismagvú *Erophila verna* és *Descurainia sophia* esetében. Az *Arabidopsis thaliana* és *Capsella bursa-pastoris* esetében 600 g/m² avarmennyiség esetében tapasztaltunk szignifikáns csírázás csökkenést. Ezen kis magméretű fajok csírázási aránya az avartakarás nélküli cserepekhez képest felére, harmadára csökkent a 600 g/m² avarral takart cserepek esetében (1. ábra). Ezzel ellentétben nem tapasztaltunk

negatív avarhatást a két nagyobb magtömegű *Lepidium* faj esetében. A legnagyobb magtömegű *L. campestre* esetében a kummulált csíranövényszám enyhe növekedése is tapasztalható volt az avar mennyiségének növekedésével.

2. táblázat

A magtömeg és avar hatása a kummulált csírázási arányra (egyutas GLM)

	df	F	p
Magtömeg(1)	5	11,14	<0,001
Avar mennyisége(2)	4	11,84	<0,001
Magtömeg(1) × Avar mennyisége(2)	20	2,21	0,004

Table 2: Effect of seed mass and litter on cumulative germination percentages (univariate GLM) seed mass(1), litter mass(2)

Ugyan nem találtunk szignifikáns pozitív avarhatást, a legtöbb faj kummulatív csírázási aránya nem az avar nélküli cserepekben volt a legnagyobb. Az *Arabidopsis thaliana* és *Lepidium perfoliatum* esetében 75 g/m²-nél, a *Capsella bursa-pastoris* esetében 150 g/m²-nél, a *Lepidium campestre* esetében 300 g/m²-nél tapasztaltuk a legmagasabb kummulatív csíranövényszámot.

1. ábra: Kummulált csíranövényesszámok (átlag±SE). A különböző betűk a szignifikáns különbségeket jelzik (ANOVA és Tukey teszt ($p < 0,05$)). A fajneveket a genusnév és fajnév első négy betűjével rövidítettük.

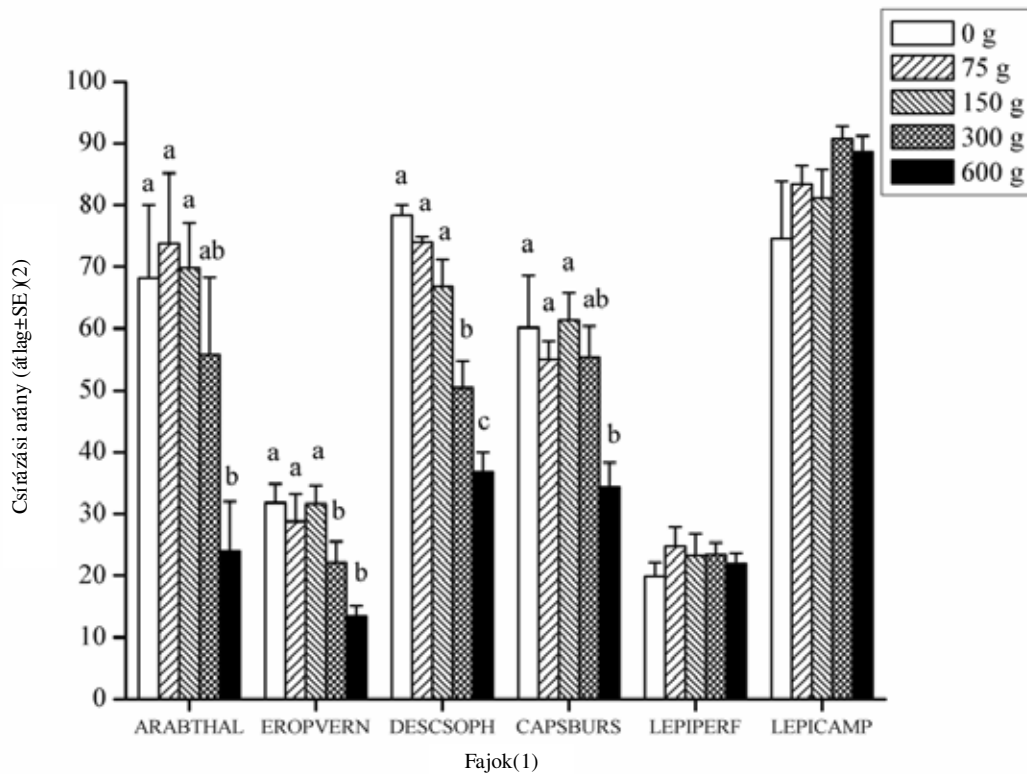


Figure 1: Cumulative germination percentages (mean ± SE). Different superscripted letters indicate significant differences (One Way ANOVA and Tukey-test). Species are abbreviated using the first four letters of the genus and species name.

species naem(1), germination percentages (mean ± SE)(2)

DISZKUSSZIÓ

Eredményeink alapján az avarvastagság és magtömeg közötti interakció valószínű, mivel a nagyobb avarmennyiségek csökkentették a kisebb magtömegű fajok kummulatív csírázási arányát, míg a nagyobb magtömegű fajoknál nem tapasztaltunk ilyen hatást. A terepi vizsgálatok során sok ellenőrizhetetlen tényező befolyásolhatja az eredményeket (például a talajnedvesség területenkénti változása, magpredáció vagy gombás fertőzések). Kísérletünkben a környezeti tényezőket igyekeztünk kontrollálni (egyenletes hőmérséklet és öntözés), így kifejezetten az avar hatását tudtuk vizsgálni. Kimutattuk, hogy hasonló életformájú Brassicaceae fajok esetében a nagyobb magtömegű fajok jobban képesek tolerálni az avarfelhalmozódás hatásait. Olyan kísérletekben, ahol különböző családokba tartozó növényfajokat vizsgáltak, negatív avarhatást tapasztaltak a kis magtömegű fajok esetében, míg a nagy magtömegű fajok esetében ez a hatás enyhébb volt, vagy nem kimutatható (Jensen és Gutekunst, 2003; Coomes és Grubb, 2003; Donath és Eckstein, 2010). Egy csak *Prunella vulgaris*-t vizsgáló tanulmányban is kevésbé kifejezett volt az avar hatása a faj nagyobb magjaira, mint a kisebbekre (Winn, 1985).

A nagyobb magméret számos előnnyel járhat a növények számára. (i) A nagyobb magok több tápanyagot raktározhatnak, mely segítségével változatos biotikus és abiotikus körülmények között képes a csíranövény megtelepedni (Grundy, 2003; Jensen és Gutekunst, 2003). (ii) Nagyobb magokból nagyobb csíranövények kelnek ki, melyeknek nagyobb része él túl (Westoby et al., 2002; Harel et al., 2011), eredményesebben tolerálják az avar- vagy talajborítást a kis magvú növényeknél (Krenová és Lepš, 1996; Bond et al., 1999). A nagyobb magok számára még előnyös is lehet az avar takarása, főleg szárazabb körülmények között. Kisebb felület/tömeg arányuk miatt a nagyobb magoknak több időre van szükségük a vízfelvételehez, így nedvesebb és kiegyensúlyozottabb körülményeket igényelnek csírázásukhoz (Kikuzawa és Koyama, 1999).

Más kutatások eredményei az avar pozitív hatásáról számoltak be száraz körülmények között, ahol kis mennyiségű avar növeli a talaj nedvességtartalmát (Willms et al., 1986; Boeken és Orenstein, 2001). Jelen vizsgálatban vetett fajok esetén nem tapasztaltunk egyértelmű pozitív avarhatást. Ennek oka az lehet, hogy a vizsgálat során végig elegendő vízmennyiség állt rendelkezésre a növények csírázásához, így az avar vízvisszatartó hatása nem volt kimutatható. Ez az eredmény egybevág Xiong és Nilsson (1999)

eredményeivel, ahol a terepi vizsgálatok során jóval nagyobb hatása volt az avarnak, mint az üvegházi csíráztatás során.

Az egyes vizsgálatokban jelentős különbségeket találtak a csírázást már negatívan befolyásoló avarmennyiség tekintetében. Jelen vizsgálatban még 300 g/m²-es avarborításnál sem volt a legtöbb vetett fajra negatív hatással az avar. Ezzel ellentétben Jensen és Gutekunst (2003) eredményei szerint a vetett fajaik nagy részénél már 170 g/m² avarmennyiség esetén is negatív hatást figyeltek meg (a több nemzetségbe tartozó 35 faj, 83%-ára negatív hatással volt ez az avarmennyiség). A mi vizsgálatunkhoz hasonlóan Donath és Eckstein (2010) nem találtak negatív avarhatást 200-400 g/m²-es avarborítás esetén (ez 1-2 cm vastag avarréteget jelent; T. Donath, szóbeli közlés). Vegyes avart használtak, mely főként keskeny levelű fűfajokból állt (pl. *Poa pratensis*, *Agrostis stolonifera*, *Arrhenatherum elatius* és *Dactylis glomerata*, Donath és Eckstein, 2010). A legvalószínűbb oka ennek a különbségnek az lehet, hogy Jensen és Gutekunst (2003) egy széles levelű faj, a *Carex acutiformis* avarját használták, mely nem annyira tömör, viszont nagyobb térfogatú, mint az általunk használt vékony levelű *Festuca pseudovina*, vagy a Donath és Eckstein (2010) által használt avarkeverék. Így az említett vizsgálatban egy 3 cm vastag avarréteg csupán 170 g/m²-nek felelt meg, míg a mi kísérletünkben és Eckstein és Donath (2005) kísérletében 600 g/m²-nek. Ez arra enged következtetni, hogy az avar csírázást gátló hatását a vastagsága határozza meg, melyet ritkán mérnek vagy közölnek az avar hatásait vizsgáló kutatások során (de lásd Bosy és Reader, 1995; Dalling és Hubbel, 2002; Jensen és Gutekunst, 2003).

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Szeretnék köszönetet mondani témavezetőmnek, Török Péternek, aki kutatásaim minden fázisában hasznos tanácsaival segítette munkámat. Köszönöm a csíráztatás munkálataiban nyújtott segítségét Valkó Orsolyának, Kelemen Andrásnak és Tóth Katalinnak. Köszönettel tartozom Tóthmérész Bélának munkám során nyújtott szakmai segítségéért, hasznos tanácsaiért. A munkát a TÁMOP 4.2.1/B-09/1/KONV-2010-0007, a TÁMOP-4.2.2/B-10/1-2010-0024, a TÁMOP-4.2.4.A/2-11-1-2012-0001 és az OTKA PD 100192 projektek támogatták. A projekt az Új Magyarország Fejlesztési Terven keresztül az Európai Unió támogatásával, az Európai Regionális Fejlesztési Alap és az Európai Szociális Alap társfinanszírozásával valósult meg.

IRODALOM

Bissels, S.-Donath, T. W.-Hölzel, N.-Otte, A. (2006): Effects of different mowing regimes on seedling recruitment in alluvial grasslands. *Basic and Applied Ecology* 7: 433-442.

Boeken, B.-Orenstein, D. (2001): The effect of plant litter on ecosystem properties in a Mediterranean semi-arid shrubland. *Journal of Vegetation Science* 12: 825-832.

- Bond, W. J.-Honig, M.-Maze, K. E. (1999): Seed size and seedling emergence: an allometric relationship and some ecological implications. *Oecologia* 120: 132-136.
- Bosy, J. L.-Reader, R. J. (1995): Mechanisms underlying the suppression of forb seedlings by grass (*Poa pratensis*) litter. *Functional Ecology* 9: 635-639.
- Burmeier, S.-Eckstein, L.-Donath, T. W.-Otte, A. (2010): Plant pattern development during early post-restoration succession in grasslands. A case study of *Arabis nemorensis*. *Restoration Ecology* 19: 648-659.
- Chambers, J. C. (2000): Seed movements and seedling fates in disturbed sagebrush steppe ecosystems: implications for restoration. *Ecological Applications* 10: 1400-1413.
- Coomes, D. A.-Grubb, P. J. (2003): Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 283-291.
- Dalling, J. W.-Hubbel, S. P. (2002): Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* 90: 557-568.
- Deák, B.-Valkó, O.-Kelemen, A.-Török, P.-Migléc, T.-Ölvedi, T.-Lengyel, Sz.-Tóthmérész, B. (2011): Litter and graminoid biomass accumulation suppresses weedy forbs in grassland restoration. *Plant Biosystems* 145: 730-737.
- del Moral, R.-Cates, R. G. (1971): Allelopathic potential of the dominant vegetation of Western Washington. *Ecology* 52: 1030-1037.
- Donath, T. W.-Eckstein, R. L. (2010): Effects of bryophytes and grass litter on seedling emergence vary by vertical seed position and seed size. *Plant Ecology* 207: 257-268.
- Eckstein, R. L.-Donath, T. W. (2005): Interactions between litter and water availability affect seedling emergence in four familial pairs of floodplain species. *Journal of Ecology* 93: 807-816.
- Facelli, J. M. (1994): Multiple indirect effects of plant litter affect the establishment of woody seedlings in oldfields. *Ecology* 75: 1727-1735.
- Facelli, J. M.-Pickett, S. T. A. (1991a): Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review* 57: 2-31.
- Facelli, J. M.-Pickett, S. T. A. (1991b): Plant litter: light interception and effects on an old-field plant community. *Ecology* 72: 1024-1031.
- Fahnestock, J. T.-Povirk, K. L.-Welker, J. M. (2000): Ecological significance of litter redistribution by wind and snow in arctic landscapes. *Ecography* 23: 623-631.
- Fowler, N. L. (1986): Microsite requirements for germination and establishment of three grass species. *American Midland Naturalist* 115: 131-145.
- Grundy, A. C. (2003): Predicting weed emergence: a review of approaches and future challenges. *Weed Research* 43: 1-11.
- Harel, D.-Holzapfel, C.-Sternberg, M. (2011): Seed mass and dormancy of annual plant populations and communities decreases with aridity and rainfall predictability. *Basic and Applied Ecology* 12: 674-684.
- Harper, J. L. (1977): *Population biology of plants*. Academic Press.
- Hölzel, N. (2005): Seedling recruitment in flood-meadow species: The effects of gaps, litter and vegetation matrix. *Applied Vegetation Science* 8: 115-124.
- Jensen, K.-Gutekunst, K. (2003): Effects of litter on establishment of grassland plant species: the role of seed size and successional status. *Basic and Applied Ecology* 4: 579-587.
- Jentsch, A.-Beyschlag, W. (2003): Vegetation ecology of dry acidic grasslands in the lowland area of central Europe. *Flora* 198: 3-25.
- Kelemen, A.-Török, P.-Valkó, O.-Migléc, T.-Tóthmérész, B. (2013): Mechanisms shaping plant biomass and species richness: plant strategies and litter effect in alkali and loess grasslands. *Journal of Vegetation Science*, DOI: 10.1111/jvs.12027
- Kikuzawa, K.-Koyama, H. (1999): Scaling of soil water absorption by seeds: an experiment using seed analogues. *Seed Science Research* 9: 171-178.
- Krenová, Z.-Lepš, J. (1996): Regeneration of a *Gentiana pneumonanthe* population in an oligotrophic wet meadow. *Journal of Vegetation Science* 7: 107-112.
- Penksza, K.-Tasi, J.-Szentés, S.-Centeri, C. (2008): Természetvédelmi célú botanikai, takarmányozástani és talajtani vizsgálatok a Tapolcai és Káli-medence szürkemarha és bivaly legelőin. *Gyepgazdálkodási Közlemények* 6: 47-53.
- Pykala, J. (2000): Mitigating human effects on European biodiversity through traditional animal husbandry. *Conservation Biology* 14: 705-712.
- Reader, R. J. (1993): Control of seedling emergence by ground cover and seed predation in relation to seed size for some old-field species. *Journal of Ecology* 81: 169-175.
- Rebollo, S.-Pérez-Camacho, L.-García-de Juan, M. T.-Rey Beyanas, J. M.-Gómez-Sal, A. (2001): Recruitment in a Mediterranean annual plant community: seed bank, emergence, litter, and intra- and inter-specific interactions. *Oikos* 95: 485-495.
- Rotundo, J. L.-Aguiar, M. R. (2005): Litter effects on plant regeneration in arid lands: a complex balance between seed retention, seed longevity and soil-seed contact. *Journal of Ecology* 93: 829-838.
- Ruprecht, E.-Donath, T. W.-Otte, A.-Eckstein, R. L. (2008): Chemical effects of a dominant grass on seed germination of four familial pairs of dry grassland species. *Seed Science Research* 18: 239-248.
- Ruprecht, E.-Józsa, J.-Ölvedi, T. B.-Simon, J. (2010): Differential effects of several "litter" types on the germination of dry grassland species. *Journal of Vegetation Science* 21: 1069-1081.
- Schlatterer, E. F.-Tisdale, E. W. (1969): Effects of litter of *Artemisia*, *Chrysothamnus*, and *Tortula* on germination and growth of three perennial grasses. *Ecology* 50: 869-873.
- Tilman, D. (1993): Species richness of experimental productivity gradients: how important is colonisation limitation? *Ecology* 74: 2179-2191.
- Török, P.-Matus, G.-Papp, M.-Tóthmérész, B. (2008): Secondary succession of overgrazed Pannonian sandy grasslands. *Preslia* 80: 73-85.
- Török, P.-Matus, G.-Papp, M.-Tóthmérész, B. (2009): Seed bank and vegetation development of sandy grasslands after goose breeding. *Folia Geobotanica* 44: 31-46.
- Török, P.-Deák, B.-Vida, E.-Valkó, O.-Lengyel, Sz.-Tóthmérész, B. (2010): Restoring grassland biodiversity: Sowing low-diversity seed mixtures can lead to rapid favourable changes. *Biological Conservation* 143: 806-812.
- Török, P.-Migléc, T.-Valkó, O.-Kelemen, A.-Deák, B.-Lengyel, Sz.-Tóthmérész, B. (2012): Recovery of native grass biodiversity by sowing on former croplands: Is weed suppression a feasible goal for grassland restoration? *Journal for Nature Conservation* 20: 41-48.

- Valkó, O.-Török, P.-Tóthmérész, B.-Matus, G. (2011): Restoration potential in seed banks of acidic fen and dry-mesophilous meadows: Can restoration be based on local seed banks? *Restoration Ecology* 19: 9-15.
- Valkó, O.-Török, P.-Matus, G.-Tóthmérész, B. (2012): Is regular mowing the most appropriate and cost-effective management maintaining diversity and biomass of target forbs in mountain hay meadows? *Flora* 207:(4) 303-309.
- Weltzin, J. F.-Keller, J. K.-Bridgham, S. D.-Pastor, J.-Allen, P. B.-Chen, J. (2005): Litter controls plant community composition in a northern fen. *Oikos* 110: 537-546.
- Westoby, M.-Falster, D. S.-Moles, A. T.-Vesk, P. A.-Wright, I. J. (2002): Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 33: 125-159.
- Willms, W. D.-Smoliak, S.-Bailey, A. W. (1986): Herbage production following litter removal on Alberta native grasslands. *Journal of Range Management* 39: 536-540.
- Winn, A. A. (1985): Effects of seed size and microsite on seedling emergence of *Prunella vulgaris* in four habitats. *Journal of Ecology* 73: 831-840.
- Xiong, S.-Nilsson, C. (1999): The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology* 87: 984-994.
- Zobel, M.-Otsus, M.-Liira, J.-Moora, M.-Mols, T. (2000): Is small-scale species richness limited by seed availability or microsite availability? *Ecology* 81: 3274-3282.