

Állati magterjesztés, kiemelten a vaddisznó (*Sus scrofa*) szerepe a növényzeti mintázatok kialakulásában – áttekintés

Mráz Benedek – Katona Krisztián

Szent István Egyetem Vadvilág Megőrzési Intézet, Gödöllő
mrazbenedek@gmail.com

ÖSSZEFOGLALÁS

A pollináció mellett a növényi szaporítóképletek terjesztése a növényi génáramlás egyik legfontosabb biztosítója. Az állatok általi magterjesztés (zoochoria) a hatékonysága és a terjesztési távolság nagysága miatt fontos szerepet tölt be a növényi génáramlásban. A terjesztett növények lehetnek számunkra, illetve az adott életközösség számára hasznosak, de nem kívánatosak is (például őshonos vs. idegenhonos fajok). Jelen irodalmi áttekintés célja képet adni az állati magterjesztés, kiemelten egy nagyhatású, és igen ellentmondásos megítélésű vadfajunk, a vaddisznó (*Sus scrofa*) magterjesztésének a növényzeti mintázatok alakításával betöltött ökológiai szerepéről, pozitív és negatív hatásairól. A téma természetvédelmi szempontból, illetve mindazon gazdálkodási ágazatok (erdő- és vadgazdálkodás, gyepgazdálkodás, szántóföldi növénytermesztés) szemszögéből is érdekes lehet, amelyek számára valamilyen módon jelentősek azok a lágyszárú és fás szárú növények, amelyeket a vaddisznók terjeszthetnek.

Kulcsszavak: magterjesztés, epizoochoria, endozoochoria, vegetációmintázat, vadhatás, legettetés

SUMMARY

Beside pollination, seed dispersal is very important in the plant gene-flow. The animal mediated seed dispersal (zoochory) can be an effective factor to spread the seeds to long distances. There are dispersed plants which are favourable to the different interest groups and the ecosystem, but the animals can also disperse undesirable plants (see e.g. native vs. non-native species). The aim of the recent review was to give information about the ecological role of seed dispersal by different animals, especially wild boar (*Sus scrofa*), a high-impact game species, in the changes of vegetation patterns. This topic can be significant in nature conservation and to different sectors (like forest and wildlife management, grassland management, agricultural crop production) considering ecologically or economically important plant species dispersed by wild boar.

Keywords: seed dispersal, epizoochory, endozoochory, vegetation pattern, ungulate impact

BEVEZETÉS

A növények egyik legnagyobb hátránya, hogy nem tudnak úgy közlekedni, mint az állatok. Céljuk viszont ugyanaz: túlélő utódok létrehozása, hogy a faj fennmaradjon. Azonban hiába alkotnak óriási energiaráfordítással magokat, terméseket, ha azok az anyanövény alatt maradnak, ahol nincs már se elegendő fény, se tápanyag a következő generáció számára. Így magjaik elterjesztéséhez közvetítőkre van szükségük, például az állatvilágból. Ahogy

Attenborough (1995) fogalmaz, a növények többféle módszerrel verbuválnak maguknak fuvarost: vesztegetéssel, csalással, önfeláldozással és nyílt erőszakkal is.

Hazánkban a téma keveset kutatott, ugyanakkor természetvédelmi, gazdasági jelentőséggel bír. A terjesztett növények ugyanis gyakran a „kívánatos”/„nem kívánatos” kategóriákba sorolhatók, így előfordulhatnak a természetvédelem, illetve a különböző gazdálkodási ágazatok számára hasznos, illetve káros növényfajok is. Az állatok a magterjesztéssel fontos szabályozó funkciót töltenek be az ökoszisztémában, hiszen bizonyos kulcs állatfajok képesek így a vegetáció faji és szerkezeti változatosságát jelentősen befolyásolni (Smit és Putman, 2011; Katona et al., 2015). Tevékenységükkel előfordul, hogy nem kívánatos hatásokat fejtenek ki a gazdálkodók, vagy a természetvédelem tevékenységeire, de akár segíthetik is azokat.

Ebben az irodalmi áttekintésben különböző állatfajok, kiemelten a vaddisznó (*Sus scrofa*), mint ismert problémás vadfaj, magterjesztéssel gyakorolt szabályozó szerepét tekintjük át. Ez a faj nagy mozgáskörzete, változatos élőhely-használata, durva szőrzete és mindenevő táplálkozása révén jelentős vektora lehet a magterjesztésnek.

A NÖVÉNYEK TERJEDÉSI STRATÉGIÁI

A terjesztés a növények szétterjedésének fontos feltétele (Penksza, 2001). Leggyakrabban magterjesztésről beszélünk, azonban még többféle növényi szaporító egység (pl. termések, vegetatív növényi részek) terjesztése is létezik. A továbbiakban ezért az egyszerűség kedvéért a magterjesztés kifejezés alatt nem feltétlen csak a magok, hanem a többi növényi szaporító képlet terjesztését is értjük. A pollenszállítás (pollináció) jelensége mellett a magterjesztés a legfontosabb faktor, ami a növényi génáramlást biztosítja (Pilj, 1982; Bialozyt et al., 2014; Török et al., 2013, 2016).

A növényi terjedés az a térbeli mozgás, mely során a növény szaporító képletei az anyanövénytől eltávolodnak a magterjesztés hatására. A terjedés célja a konkurencia csökkentése, a predátorok elleni védekezés, a kolonizáció, a génáramlás megvalósítása, és így a genetikai diverzitás biztosítása (Török és Tótmérés, 2010). Az anyanövény közvetlen közeléből való eltávolodás nagyban elősegíti a faj fennmaradását (Howe és Smallwood, 1982; Okamoto, 1996). Többféle magterjesztési típus ismert, hiszen a növények

igencsak változatos módon képesek magjaik célba juttatására (szél vagy víz útján, gravitáció révén, folyadékturgor vagy száraz szövetek feszülése miatti termés szétpattanással, a diaspora saját mozgásával vagy az állatvilág segítségével). Közülük részletesen az állatok általi magterjesztést (zoochoria) tárgyaljuk.

A térbeli terjedés mellett fontos megemlíteni a növényi terjedés időbeli aspektusát is. A növények egy adott területen való tartós fennmaradását szintén a propagulumaik biztosítják (Csontos, 2001). A talaj magbank (vagy más néven magkészlet) fontos szerepet tölt be a növény-populációk perzisztenciájában, amelyek tartós magbankjuk segítségével éveket, sőt akár évtizedekig képesek a talajban életképes formában fennmaradni és kedvező környezeti körülmények között kicsírázni (Török et al., 2009; Tóth és Hüse, 2014; Valkó et al., 2009, 2014).

ZOOCHORIA: ÁLLATOK ÁLTALI MAGTERJESZTÉS

Különböző állatfajok képesek hatékonyan terjeszteni a magokat és terméseket. Ekkor külső erőbehatásra történő magterjesztésről (allochoria) beszélünk. Az állatok általi magterjesztés növény és állat közötti kölcsönhatás, amelyet legtöbbször mutualista kapcsolatként említenek (Nyári, 2005; Steyaert et al., 2009; Cancel et al., 2012). Ez esetben mindkét fél számára előnyös a jelenség, ami gyakran csak időszakos, mint a megporzó rovarok és a megporzott növény kapcsolatai (Csányi, 2007). Mutualizmusról van szó (Beaune et al., 2013), ha az állat elfogyasztja a számára értékes gyümölcsöt, és a hullatékával üríti a magokat, a növénynek terjedési lehetőséget biztosítva. Ilyen például a vaddisznók endozoochor guava (*Psidium cattleianum*) terjesztése a Hawaii-szigeteken (Nogueira-Filho et al., 2009). A mutualizmus azonban nem feltétlenül fajspecifikus, ha az egyik félnek fontosabb a másik, akkor a kapcsolat meglehetősen aszimmetrikus (Johnstone és Bshary, 2002).

A mutualizmus mellett a facilitáció egy másik fajtája, amikor csak az egyik fél számára előnyös a kapcsolat, a másik fél számára közömbös (Bronstein, 2009). Ez az úgynevezett kommenzalizmus; például egy vaddisznónak közömbös a dagonyázás közben rászáradt sárral olyan magok terjesztése, melyek nem táplálék növényeinek a magjai (Heinken et al., 2005).

A növény számára előnyös kapcsolat azonban a terjesztő állatfaj részéről kedvezőtlen is lehet. Ilyen parazitizmus például, ha egy vadmacska a szőrébe ragadt, táplálékát nem képző növény horgas tüskés magvait energiaráfordítással tisztítja ki magából, tehát ebből hátránya származik. Hasonló eset, mikor terepen az ember ruházatára akadnak a különböző horgas termések, magvak (Attenborough, 1995). Kelet-Afrikában egy növényfaj (*Ceratocaryum argenteum*) magjai alakjukban és szagukban is hasonlítanak egy ott élő növényevő hullatékára. A magokat a ganéjtűró bogarak ezért elgörgetik és elássák, pedig ebből hasznuk nincs, csak felesleges

energiaráfordításuk. A növény tehát megtéveszti őket (Midgley et al., 2015).

Ismerünk adaptív és nem adaptív terjedést, aszerint, hogy a növények alkalmazkodtak-e a magterjesztő állathoz, úgy, mint például a fenti esetben. Adaptív terjedés esetén specializáció figyelhető meg, morfológiai módosulás alakul ki a növényi szaporító egységen. Az erdei gyömbérgyökér (*Geum urbanum*) magjai alkalmazkodtak az állatok bundájába kapaszkodásra egy horogszerű képlettel. Ugyanakkor megfigyelhető ennél a növényfajnál a szél, illetve a víz útján való magterjesztés is, de lényegesen kisebb arányban, mert a növény az állatok általi terjesztésre specializálódott (Hintze et al., 2013).

A zoochoria csoportosítható a terjesztő állatok rendszertani hovatartozása alapján. Kiemelkedő szerepet töltenek be a hangyák és a madarak (Christianini és Oliveira, 2010; Lovas-Kiss et al., 2015), a nagytestű emlős növényevők (Matias et al., 2008) és az ember (Wichmann et al., 2008). Aszerint, hogy az állat szervezetében hol és hogyan történik magterjesztés, megkülönböztethető az:

- 1) Epizoochoria: A magok és termések a kültakarón szállítódhatnak, ahová véletlenszerűen kerülnek.
- 2) Endozoochoria: Az említett szaporító képletek a tápcsatornába kerülve, majd abból kiürülve terjednek. Az állat felveheti ezeket véletlenszerűen, vagy direkt célból (Pilj, 1982).

A ZOOCHORIA JELENTŐSÉGE AZ ÖKOSZISZTÉMÁKBAN

Az állati magterjesztésnek kiemelkedő jelentősége van az ökoszisztémákban (Campos és Ojeda, 1996; Steyaert et al., 2009; Couvreur et al., 2005). Akár kölcsönösen pozitív kapcsolatról (mutualizmus) (Nyári, 2005; Ramos et al., 2005), akár parazitizmusról (Attenborough, 1995) van szó, ezek az ökoszisztéma fontos populációs kölcsönhatásai közé tartoznak. Mindezt hazai és külföldi kutatások is alátámasztják. A magterjesztők ökoszisztéma mérnök funkciót tölthetnek be, a növényi populációk előfordulási mintázataira jelentős hatással vannak (Smit és Putman, 2011).

A magterjesztés a pollinációval (megporzó rovarok és a növények kapcsolatai) együtt kerül említésre több szakirodalomban (Jordano, 1987; Zhou és Chen, 2010; Pickup és Barrett, 2012; Robledo-Arnuncio et al., 2014; Traveset et al., 2014). Két hasonló kölcsönhatásról van szó (Csányi, 2007), melyek lehetővé teszik a növényi populációkon belüli génáramlást (Pilj, 1982; Bialozyt et al., 2014). A pollináció és a magterjesztés egymás előfeltételeiként vannak jelen. A növények pollináció nélkül nem teremnének magot, míg a magok elterjesztése nélkül kevesebb növényvel tudnának a megporzók kapcsolatba lépni (Cancel et al., 2012).

Az állati magterjesztéssel a növények számára lehetővé válik a hosszútávú szétterjedés, hiszen magas lehet a terjesztett magok száma, melyet a nagy mozgáskörzetű nagyvadfajok messzire vihetnek.

Szlovákiában gímszarvasok (*Cervus elaphus*) hullatékkal való magterjesztését vizsgálták. 54 db (szárazon mindösszesen csak 400 g) hullatéból 43 növényfaj 1766 egyede nőtt ki. A terjesztett növényfajokon kívül, rádiótelemetriás mérések alapján megbecsülték a terjesztési távolságokat is. Figyelembe vették, hogy a gímszarvas bélrendszerén a táplálék (tehát a mag is) 14 óra alatt halad keresztül a lenyeléstől a kiürítésig. Olyan rádiótelemetriás nyakörvet alkalmaztak, amely a szarvasok aktív időszakában (táplálkozáskor) eltérő jelet küld. Ekkor háromszögeléssel meghatározták a szarvas pozícióját. 14 órával később (az ürítés vélhető időpontjában) újból bemérték az állatokat. A két különböző időpontban mért lokalizáció távolsága adta a becsült magterjesztési távolságot. A bikák 48%-a, míg a tehének 10%-a távolodott 1 km távolságnál messzebb (Steyaert et al., 2009).

Az előbb említett vizsgálatból az is látható, hogy jelentős lehet a terjesztett magok, illetve növényfajok száma. Nyugat-Flandriában (Belgium) vadszamarak epizoochor és endozoochor magterjesztését kutatták. A hullatékokból és a bundából származó magokat csíráztatták és a növényeket faj szinten meghatározták. Együttesen 6675 csíranövényt azonosítottak. A vizsgálati területen lévő 335 növényfajból 66 faj magját terjesztették ezek az állatok, ami 20%-ot tesz ki. Legnagyobb arányban a nagy csalán (*Urtica dioica*), a közönséges ebnyelvű (*Cynoglossum officinale*) és a ragadós galaj (*Galium aparine*) volt jelen (Couvreur et al., 2005).

Többek között Belgiumban a vadszamarak jelentős ragadós galaj (*Galium aparine*) terjesztése mutatja, hogy előfordul bizonyos szempontok szerint nem kívánatos növényfajok magjainak terjesztése is. Az állatok jelentős mértékben hozzájárulhatnak az idegenhonos, invazív fajok terjesztéséhez (Schiffman, 1997; Vavra et al., 2007). Például Észak-Amerikában egy invazív cserje, a koreai lonc (*Lonicera maackii*) magjait négy őshonos és egy idegenhonos madárfaj is endozoochor úton terjeszti (Bartuszevige és Gorchoy, 2005). Ugyanakkor terjeszhetnek őshonos és ritka fajokat is, ráadásul terjesztésükre egyes növényfajok nagymértékben rá vannak utalva. Anglia síkvidéki erdeiben a vaddisznó, házi disznó és szarvasmarha barkócaberkenye (*Sorbus torminalis*) terjesztése jelentős (Roper, 1993). Egy japán tanulmány szerint az ott őshonos keleti berkenye (*Sorbus commixta*) magjainak nagy része nem tud csírázni, ha termését a madarak nem fogyasztják el (Yagihashi et al., 1997). A terméshús csírázásgátló anyagainak megemésztésében a madaraknak és kismérszőknek őrítési szerepük van a berkenyefélék esetében (Nyári, 2005).

Előfordulhat az is, hogy egy nem kívánatos idegenhonos állatfaj fontos, őshonos növény magját terjeszti. Egy chilei mediterrán éghajlatú területen az ott idegenhonos üregi nyulak (*Oryctolagus cuniculus*) például egy bennszülött növényfaj (*Lithrea caustica*) magjaira olyan hatással vannak, hogy ha azok a tápcsatornájukon áthaladnak, akkor kimutathatóan jobban csírázhatnak, mint a nem lenyelt

magok. Azonkívül, a nyulak bozótos helyen rakják le a hullatékaikat, így a fejlődő csíranövények nagyobb védelmet kapnak. A nyílt területeken a terjesztett növényfaj csíranövényei nem fordultak elő olyan nagy sűrűségben, mint a bozótos foltokban (Castro et al., 2007). Azonban nem jelent minden esetben előnyt, ha egy idegenhonos, invazív állatfaj őshonos növény magját terjeszti. Egy észak-karolinai vizsgálat invazív hangyák (*Pachycondyla chinensis*) magterjesztésével foglalkozott. Ezek az invazív hangyák bár egy őshonos növény (*Hexastylis arifolia*) magját terjesztik, kiszorítanak egy másik, őshonos hangyafajt (*Aphaenogaster rudis*) a magterjesztésből ott, ahol elterjednek. Pedig az őshonos hangyák hatékonyabban terjesztenek, mivel kétszer nagyobb volt a terjesztett növények aránya azokon a területeken, ahonnan még az őshonos faj nem szorult ki (Rodríguez-Cabal, 2011).

Az állatok tehát csökkenthetik, vagy növelhetik a magok csírázóképeségét vagy életképességét a termés elfogyasztásával. Vannak hatékony és kevésbé hatékony magterjesztők. Különböző vadfajok például más mértékben rágnak szét a magokat (Campos és Ojeda, 1996). A madarak tápcsatornájában a vékony maghéjú barkócaberkenye (*Sorbus torminalis*) magok megemésztődnek. A vaddisznók túrással, taposással előkészítik a talajt a hullatékkal kikerülő magoknak, és csökkentik a magpredátor kismérszők létszámát (Roper, 1993). Egy dél-kelet spanyolországi vizsgálatban juhok hullatékkal való magterjesztésének hatékonyságát vizsgálták. Hat ott őshonos szuharféle (*Cistaceae*) magját etették fel a juhokkal, majd a bélrendszeren való áthaladás utáni életképes magok arányát határozták meg. Összehasonlították a feletetett és nem elfogyasztott magok csírázási arányát, és a csíranövényeket a megerősödésükig nyilvántartották. A feletetett magokat mintegy 40%-ban nyerték vissza életképesen. Minden fajnál jobban csíráztak a bélcsatornán áthaladt magok, mint a nem feletetett magok. Ez a kétszerestől a hétszeresig terjedő jobb csírázási arányt jelentett. A palánták a kelés utáni első 20 napot 40-70%-ban éltek túl (Ramos et al., 2005).

A témában fontos megemlíteni az ember kiemelkedően fontos magterjesztő tevékenységét is. A közlekedéssel az ember jelentős távolságokat tesz meg, miközben akarata ellenére is terjesztheti a magokat. Például a vasútvonalak folyosóként szolgálnak a gyomfajok terjedésében, a közlekedési eszközök pedig az özönnövények terjesztési vektorai lehetnek. A parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia*) terjedésében ez jelentős (Stratégia Konzorcium, 2013). A vetőmagvak közé keveredhetnek mindenféle gyommagok, valamint a járművek gumikerekére tapadt sárral is szállíthatódnak. Így juthatnak el például az utak mentén a hegyvidékekre ott nem jellemző növényfajok. Az ember is terjeszthet magvakat a ruházatára tapadva, vagy az emésztőrendszerében, csakúgy, mint az állatok. Ezenkívül a különböző célokból való szándékos magterjesztés is jellemző (Malatinszky et al., 2008). Az ember szerepe kiemelkedő a növényfajok

behurcolásában, nagy távolságú terjesztésében; míg az állatoké elsősorban a honosodásban, a behurcolt növényfajok új élőhelyen való szétterjedésében jelentős (Schiffman, 1997; Vavra et al., 2007).

A ZOOCHORIA TÍPUSAI

Epizoochoria

Ez a terjesztési mód az állatok kültakaróján történő terjesztés, mely véletlenszerűen következik be, nem az állat direkt tevékenységéből. Lehet adaptív (morfológiailag alkalmazkodott diasporákkal, azaz terjesztési egységekkel) és nem adaptív (morfológiailag nem alkalmazkodott diasporákkal) (Hernández és Zaldívar, 2012). Nem adaptív esetben például az elhaladó állatok a növényi szárazakat meglökhetik, és ennek következtében kerülhetnek a kültakaróra diasporák. Apró jellegük, vagy a víz és a sár ragasztó hatása miatt ezek megtapadhatnak. Adaptív esetben az állatok kültakaróján megakadnak a horgas, tüskés, kampós vagy egyéb jó ragadó tulajdonsággal rendelkező termékek. Ezek a talaj szintjéhez közel helyezkednek el, és a növényekről könnyen leválnak. Nagy morfológiai változatosságot mutatnak (Kulbaba et al., 2008).

Magok esetében az adaptív verzió ritka jelenség (ez inkább a termékekre jellemző). Például a magrúgó/lövőborka (*Echballium elaterium*) esetében az áthaladó állatok mozgása és a folyadékurgor hatására lövődnek ki az állat szőrére a ragadós, nyálkás magvak. Tehát itt a kültakarón történő megtapadás csak másodlagos magterjesztés. Vannak olyan bogycsok, melyek ugyan elsődlegesen a tápcsatornába kerülve szállítódnak (endozoochoria), de magjuk annyira nyálkás, hogy a szervezetből kiürülve másodlagosan az állat kültakarójához ragadhatnak. Ilyenek például a fagyöngy fajok (*Viscum* spp.) és egyes különleges kaktuszfajok (*Rhipsalis* spp.). Némely vízinövények ragadós magjainál a primer magterjesztés a víz útján történik, de aztán a magok másodlagosan hozzátapadhatnak a vízimadarak lábához. Erre példa a békatutaj fajok (*Hydrocharis* spp.) magterjesztése (Pilj, 1982).

Endozoochoria

A magok, termékek az állat táplálkozási tevékenysége során a tápcsatornába kerülve szállítódnak, és a bélsárral kiürülve valósul meg terjesztésük (Hintze et al., 2013). Az elfogyasztás lehet véletlenszerű és direkt. Itt is beszélhetünk nem adaptív és adaptív formáról.

A nem alkalmazkodott magok lenyelése bekövetkezhet véletlenszerűen a táplálkozás során (például lombozattal együtt). Jelentősége leginkább csak elméleti, hiszen az így lenyelt magok jelentős része – pontosan azért, mert nem alkalmazkodtak az ilyen jellegű terjesztéshez – a csőr vagy fogak által, vagy ha nem ott, akkor később a gyomorban megsemmisül (Pilj, 1982).

Egyes nem endozoochor terjesztéshez alkalmazkodott magokat a magevő madarak,

kisemlősök direkt táplálkozási célból felkereshetnek és elfogyaszthatnak, úgy, hogy azok csírázókéességüket elveszítik. Ez gyakorlatilag a magpredáció jelensége (Castro et al., 1999), mely lehet például mezőgazdasági szempontból előnyös, ha gyommagvakra irányul (Pilj, 1982), vagy erdőgazdasági szempontból káros, ha az erdő felújulását veszélyezteti. Argentínában a pikkelyesfenyő (*Araucaria araucana*) újulatát a magpredáció révén veszélyeztetheti az ott invazív vaddisznó, ha állománya tovább növekszik (Sanguinetti és Kitzberger, 2009). Hazánkban is gyakran hallunk a vaddisznó makkfelszedési károkozásáról (Náhlík, 1998; Reményfy, 2005).

A tápcsatornába kerüléshez alkalmazkodott magok általában az állatok számára ízletes gyümölcsökben helyezkednek el. Ezek a magok ellenálló maghéjjal rendelkeznek. Idő előtti elfogyasztásukat a gyümölcs érési folyamata akadályozza meg, hiszen a zöld gyümölcsök még nem ízletesek. A fogyasztásra alkalmas termékek élénk színükkel hívják fel magukra a magterjesztők figyelmét (Renoult et al., 2013). A gyümölcsök kiválasztását leginkább azok mérete, színe és elérhetősége határozza meg. Az apróbb gyümölcsöket, magokat inkább a madarak, míg a nagyobb méretűeket nagyrészt az emlősök fogyasztják. További befolyásoló tényező lehet még a gyümölcs cukor- és folyadéktartalma is. Ezen limitáló tényezők mellett a gyümölcssevők azokat a gyümölcsöket fogyasztják, amelyek a legkönnyebben elérhetők, hozzáférhetőek. Étrendjükét meg tudják változtatni, így rugalmasan képesek alkalmazkodni a különböző erdőtípusok gyümölcskínálatához. Egy növényfaj gyümölcsseit többféle növényevő is fogyaszthatja, a magokat több állatfaj is terjesztheti. Ezek alapján a gyümölcssevő és a növény közötti kölcsönösen szoros fajspecifikus egymáshoz adaptálódás (koevolúciós kapcsolat) sok faj esetében megkérdőjelezhető (Bollen, 2007).

A VADDISZNÓ MAGTERJESZTÉSE

Somogy megyei adatok alapján a vaddisznó napi elmozdulása éves átlagban a kanoknál 4504 ± 703 m, a kocáké pedig 4300 ± 1312 m volt (Tari et al., 2014). Ha az etetési vizsgálatokban a táplálék bélben tartózkodási időtartamaként mért 2-4 napot (O'Connor és Kelly, 2012; Grünwald et al., 2010) összevetjük a napi elmozdulási távolsággal, akkor beláthatjuk, hogy a vaddisznók akár 13 km-es távolságnál is messzebb szállíthatják a magokat a lenyelés helyszínéről. Számos szakirodalom említi, hogy a vaddisznónak kiemelkedő szerepe van a magok hosszú távú elterjesztésében.

Új-Zélandon egy ott őshonos fenyőféle, az úgynevezett matai (*Prumnopitys taxifolia*) magjait a vaddisznók terjesztik. Etetési vizsgálatok alapján (fogvatartott állatokkal) a bélrendszeren 14%-ban sértetlenül jutottak át a magvak. Ezek 57%-a csírázott üvegházi körülmények között. A matai erdőből gyűjtött 3,5 kg vaddisznó hulladékban több mint 450 sértetlen matai magot találtak, melyek

68%-a csírázott ki az üvegházban. A kézzel letisztított, nem elfogyasztott maitai magok csírázási aránya 63,5% volt. A bélrendszeren való áthaladási idő az etetéses kísérletek folyamán itt is 2-4 nap között alakult. Tehát a vaddisznók, bár a magok nagy részét szétrágják, mégis fontos szerepet tölthetnek be a hosszú távú magterjesztésben, mert a magok bélben tartózkodási ideje alatt jelentős távolságokat tesznek meg (O'Connor és Kelly, 2012).

Németországban egy kutatás során 21 vadcseresznye fát (*Prunus avium*) kameracsapdákkal szereltek fel, hogy rögzítsék a fa terméseit fogyasztó állatfajokat. A kamerával felvett állatfajokkal vadasparkokban vadcseresznye etetési kísérleteket végeztek, és a kapott hullatékokkal megvizsgálták, hogy az állatok a magterjesztők (mag túlél) vagy a magpredátorok (mag elpusztul) közé tartoznak-e inkább. Ezenkívül vizsgálták a magok bélrendszeren való áthaladási idejét is, hogy azt a mozgáskörzetekkel összevetve a hosszú távú magterjesztés szempontjából is értékelni tudják az állatok tevékenységét. Az állatok közül az etetéses kísérletek során a legnagyobb magpredátornak a vaddisznó bizonyult, aki a vadcseresznye magok 96,6%-át szétrágta. Ugyanakkor a vaddisznó bélrendszerében voltak a leghosszabb ideig bent a magok. Ez az időtartam 48-96 óra között volt a vizsgálat során. Ez arra enged következtetni, hogy a vaddisznó a nem károsított vadcseresznye magokat, illetve egyéb növényfajok magjait nagy mozgáskörzetének köszönhetően igencsak messzire terjesztheti. Ennek következtében a mezőgazdasági területek által fragmentált növénypopulációk közötti génáramlást a magterjesztés révén lehetővé teheti (Grünwald et al., 2010).

Ez a nagy mozgáskörzet révén való hosszú távú magterjesztés nemcsak a mezőgazdasági élőhelyek által fragmentált növénypopulációk között jelenthet összeköttetést, hanem a degradált élőhelyek biodiverzitását is növelheti az értékesebb területekről odaszállított magok révén. Erre ad példát egy másik kutatás. Spanyolországban a Sierra Nevada hegységben a vörös róka, a nyest és a vaddisznó magterjesztését vizsgálták olyan élőhelyen, amely mozaikszerűen tartalmazott erősen degradált területeket, illetve több őshonos erdőrészt is. A vizsgálat kérdése az volt, hogy az emlősök magterjesztése milyen összefüggésben áll a degradáció jelenségével. Ebben a vizsgálatban 33 db vaddisznó hullatékot gyűjtöttek, melyben 1465 fásszárú magot találtak. Ez a magmennyiség 1434 db rózsaféle (*Rosa* spp.), valamint 31 db egybibés galagonya (*Crataegus monogyna*) magból állt össze. A galagonya magokat a vaddisznó ránézésre 90-95%-ban szétrágta. Ugyanakkor a magok mért életképessége 90% felett volt a rózsafajok magjai, és 100% volt a galagonya magok esetében. A róka és a nyest több faj magját terjesztette, illetve nem jelentkezett a magok szétrágása (Matias et al., 2008).

A hosszú távú magterjesztésben a hullatékban történő magterjesztés mellett az epizoochor terjesztés is jelentős lehet. Kiváló példát ad egy németországi

tanulmány arra, hogy nemcsak a magok és a termések terjesztése jellemző, hanem egyéb szaporító képletek is terjedhetnek az epizoochoria révén. 25 elejtett őz és 9 elejtett vaddisznó bundáját és patáját vizsgálták meg, hogy a mohatelepek részeinek terjesztésében milyen szerepet töltenek be ezek az állatok. A 9 db lelőtt vaddisznó esetében 9 mohafaj 84 teleprészecskéit találták meg, melyeken sok esetben a spóratartó tokok is rajta voltak. A 9 vaddisznóból 6-nak a szőrében (66%) találtak mohát. Legnagyobb arányban, a hazánkban is őshonos, bükkösökben előforduló *Brachythecium velutinum*, illetve a kozmopolita (egész földön elterjedt) ciprusmoha (*Hypnum cupressiforme*) volt jelen. A részecskék kb. 89%-át a bundából, míg 11%-át a patákról gyűjtötték. A módszer tesztelésére egy kitömött őzet a terepen, véletlenszerűen kiválasztott pontokon, 300 alkalommal elfektettek. A terjesztett fajok bár más arányban kerültek a bábura, a legnagyobb arányban itt is olyan mohákat találtak, melyek szára hosszú, karcsú jellegű, valamint felálló, hegyes levélkék borítják. A robosztus, szétterülő szárú és levelű mohafajok nem voltak annyira jellemzőek az epizoochor terjesztésben (Heinken et al., 2001).

Egy izraeli vizsgálatban vaddisznók epi- és endozoochor magterjesztését kutatták. A vizsgálat célja volt, hogy azonosítsa a vaddisznók által a mezőgazdasági területekről a természetvédelmi területekre terjesztett idegenhonos növényeket, illetve ezek arányát és csírázási mutatóit. Eredményül azt kapták, hogy a vaddisznó hullatékában a fajok 41%-a, míg a bundájában a fajok 18%-a volt idegenhonos. A hullatékokból kikelt csíranövény egyedek 91%-ban, míg a bundából fészült minták csíranövényei 59%-ban voltak idegenhonosak. A hullatékokból legnagyobb számban a vadszeder (*Rubus* sp.), a zöld disznóparéj (*Amaranthus blitum*) és a szent fügefafa (*Ficus religiosa*) magok csíráztak. Mindhárom faj ott idegenhonos. A bundából származó mintákból a *Conyza* fajok (nálunk például a betyárkóró), a subás farkasfog (*Bidens tripartita*), illetve egy rozsnok faj (*Bromus madritensis*) csíráztak elsősorban. Közülük csak az utóbbi őshonos a területen. Ez alapján belátható, hogy a vaddisznó jelentős tényező az idegenhonos növényfajok terjesztésében a mezőgazdasági területekről a természetes ökoszisztémákba (Dovrat et al., 2011).

Az alábbi vizsgálat következtetései is alátámasztják a fentebb említett problémát. A mérsékelt éghajlati övben, Németországban is a bundában való magterjesztésre végeztek kutatást. Németország hét erdőterületében a vaddisznók epizoochor magterjesztését vizsgálták, azzal a céllal, hogy a nyílt területekről az erdőbe való magterjesztésről képet kapjanak. A mintákat a talaj magbankjából vették a vaddisznók egyik jellemző élőhelyi foltján, mégpedig a dörgölődzűfák körül, melyeket az állatok sárban való dagonyázás után látogattak. Kiderült, hogy a dörgölődzűfák környékén az életképes magok és a növényfajok száma magasabb volt, mint a kontroll fáknál. Kimutathatóan jóval nagyobb számban fordultak elő a

dörgölődzöfák környékén a nagy csalán (*Urtica dioica*), a gyepes sédbúza (*Deschampsia cespitosa*), valamint az egynyári perje (*Poa annua*) magjai. Több növényfaj magja csak a dörgölődzöfák melletti mintákban jelent meg; a kontroll fák környékén nem fordultak elő a mocsárhúr fajok (*Callitriche* spp.), a ligeti kakukkorma (*Cardamine flexuosa*), illetve a sugártalan székfű (*Matricaria discoidea*) magok. A magok és termések között nagyrészt az epizoochor terjesztéshez különböző kampókkal és horgokkal alkalmazkodott szaporító képletek voltak, habár több nem alkalmazkodott termés és mag is volt, különösen a fák törzséhez közeli részeken. Mind a főként erdei, mind a főként nyílt területeken jellemző, és a mindkét élőhelyen egyaránt előforduló növényfajok száma is nagyobb volt a dörgölődzöfák környékén. Ez jelentheti azt, hogy a vaddisznóknak jelentős szerepük van a nyílt területi fajok erdei területekre történő terjesztésében, ahol ezek a növényfajok egy esetleges élőhelyi bolygatás alkalmával kicsírázhatnak, majd elszaporodhatnak (Heinken et al., 2005).

A hosszú távú magterjesztéssel nemcsak bizonyos szempontokból kívánatos vagy őshonos növények terjesztése zajlik, hanem az idegenhonos, bolygatás-kedvelő, könnyen terjeszkedő, egyszerűen „nem kívánatos” növények is lehetőséget kaphatnak. Egy kelet-spanyolországi vizsgálatban az állatok általi elfogyasztással terjesztett idegenhonos és invazív fügekaktusz fajok (*Opuntia* spp.) magjainak csírázási arányait nézték meg. A vaddisznó esetében a hullatékokból 690 fügekaktusz magot csíráztattak, melyek csírázási aránya (kb. 15%) elmaradt a kézzel letisztított, nem elfogyasztott kontroll magok csírázási arányától (kb. 28%), de statisztikailag nem kimutathatóan. Tehát, bár kevésbé hatékonyan, de az őshonos vaddisznó részt vesz egy idegenhonos, invazív növényfaj magjainak terjesztésében (Padrón et al., 2011).

Ausztráliában is az ott idegenhonos, betelepített vaddisznók terjesztenek a hullatékukkal egy szintén idegenhonos, invazív pillangósvirágú fafajt, az úgynevezett mesquite vagy kiawe fát (*Prosopis pallida*); ami sokban hasonlít a hazai akácra, mert igénytelen, terjeszkedő és bizonyos szempontok szerint szintén nem kívánatos. A vaddisznók a fafaj hüvelytermését fogyasztják. Egy vizsgálatban összehasonlították 19 db sűrű kiawe bozótos területről gyűjtött vaddisznó hullatékban, illetve 19 db szomszédos területről gyűjtött vaddisznó hullatékban talált életképes kiawe magok számát. A szomszédos területről korábban ki lett irtva ennek a fajnak a bozótos. Nem találtak kimutatható különbséget a két csoport között. Az átlagos életképes magok száma hullatékanként 2,4 db volt (0 és 19 között ingadozott). Ezek a magok magas csírázási képességet mutattak; 70%-uk az első 21 napon kikelt. A maradék 30% maghéjait szikével megvágták, hogy a magnyugalmat megzavarják. Ezek a magok is 3 napon belül kicsíráztak. A kiawe hüvely magas fehérjetartalma miatt keresett táplálék az állatok között. Itt is említik, hogy bár a vaddisznó sok magot szétrág és így elpusztít, az életképes

magokat kiterjedt élőhelyhasználata miatt jelentős távolságokra terjesztheti, ahol még nincs jelen a kiawe (Lynes és Campbell, 2000).

Argentínában a vaddisznó szintén nem őshonos. Az előbbi vizsgálat fájával rokon úgynevezett algarrobo fa (*Prosopis flexuosa*) a növényevők fontos táplálékforrásaként szerepel az argentin vizsgálati területen, ahol őshonos. Vizsgálatot végeztek arra, hogy a különböző állatfajok (háziállatok, rácsálók, ragadozók, idegenhonos fajok) milyen szerepet játszanak a fehérjében gazdag hüvelyek elfogyasztása során a magterjesztésben. A vaddisznó esetében azt tapasztalták, hogy a magok 100%-át szétrágta, elpusztította. Ezért nem mint magterjesztő, hanem mint magpredátor szerepelt (Campos és Ojeda, 1996).

Szintén Argentínában a vaddisznó kimutathatóan csökkenti a pikkelyesfenyő (*Araucaria araucana*) állományokban a túlélő magok számát (azaz magpredátor), ugyanakkor nem befolyásolja a csemeték megerősödését. A pikkelyesfenyő csemeték megerősödését nem csökkentik vaddisznók úgy, mint a tölgy fajok (*Quercus* spp.) esetében, ahol nemcsak a magokat, hanem magát a csemetét is fogyasztják. Vaddisznó kizárásos kísérletekkel azt kapták, hogy a kirekesztés a magpredáció csökkenése révén magasabb csemeteszámot eredményezett (Sanguinetti és Kitzberger, 2009).

Az USA délkeleti részén is az ott nem őshonos vaddisznó erdőkre gyakorolt hatásait vizsgálták a faj széleskörűen látható talajbolygatásai és magpredációja kapcsán. Azokon a 10×10 m-es bekerített területeken, ahonnan a vaddisznókat kizárták, 7 év alatt megnövekedett a nagymagvú (> 250 mg) növények (*Quercus* spp., *Carya* spp., *Nyssa* spp.) aránya (Siemann et al., 2009).

A nagyméretű tölgy (*Quercus*), bükk (*Fagus*), mogyoró (*Corylus*), gesztenye (*Castanea*) és dió (*Juglans*) magok anyanövény alóli távolabbra terjesztését elsősorban a madarak, közülük kiemelkedően a varjúfélék végzik (Pijl, 1982). Azonban található a szakirodalomban olyan példát is, miszerint a vaddisznó a túrás és taposás során előkészítheti a talajt, és beletaposhatja a magvakat, mintegy elültetve azokat. Ezenkívül megfigyelhető, hogy csökkenti a kis rácsálók populációját is, melyek szintén magpredátorként vannak jelen (Roper, 1993).

Problémás fajként szerepel a nem őshonos vaddisznó a Hawaii szigeteken is. A megmaradt érzékeny esőerdő területeken hullatékával terjeszti például a nem őshonos guava eper (*Psidium cattleianum*), illetve egy szintén nem őshonos, nitrogénkötésre képes fa (*Myrica faya*) magjait. Ez utóbbi azért is jelentős, mert vélhetően a fa körül a megnövekedett nitrogén-tartalom miatt a talajban több a giliszta. A giliszták viszont a vaddisznók táplálékát képezik, amiért felkereshetik ezeket a fákat, és így egyúttal nagyobb esély van a magterjesztésre is (Nogueira-Filho et al., 2009).

Németországban őzek és vaddisznók epi- és endozoochor magterjesztését kutatták. Elsődleges céljuk volt arról információt gyűjteni, hogy a két

vadfaj mely növényfajok magját és milyen számban terjeszti a kétfajta terjesztési módon. Üvegházi feltételek között, 12 hónap alatt a két állatfaj esetében együttesen 77 növényfaj 2473 db magja csírázott ki. A vaddisznó ezek közül 71 faj 1428 db magját terjesztette. Ez oszlott meg a kétféle terjesztési mód között. A vaddisznó hullatékából 51 faj 681 db magja, míg a vaddisznó szőrméből gyűjtött mintákból 39 faj 747 db magja csírázott. A vaddisznó hullatékából leginkább a békaszytyó (*Juncus effusus*), a hegyeslevelű libatop (*Chenopodium polyspermum*), a heverő zöldhúr (*Sagina procumbens*), illetve a nagy csalán (*Urtica dioica*) magjai csíráztak.

A vaddisznó bundából nyert minta legnagyobb számban megjelenő csíranövényei a nagy csalán (*Urtica dioica*), a repce (*Brassica napus*), a békaszytyó (*Juncus effusus*), illetve a réti perje (*Poa pratensis*) voltak. 100 g száraz vaddisznó hullatékából átlagosan 5,4 növényfaj magja, illetve 34 mag csírázott. Egy vaddisznó epizoochor módon 5 féle növényfaj magját, illetve 29,9 db magot terjesztett átlagosan. Mindössze kettő olyan vaddisznó volt, amelyeknek a bundájában nem voltak magok. Az őz szerepe a hullatékkal történő magterjesztés esetén nagyobbak bizonyult, mint a vaddisznóé; ugyanakkor a bundában a vaddisznó terjesztett több magot.

Főként olyan erdei fajok fordultak elő, amelyek nyílt területeken is élnek, de voltak tipikusan nem erdei fajok is (Schmidt et al., 2004).

A MAGTERJESZTÉS MEGÍTÉLÉSE: ELŐNYÖK ÉS HÁTRÁNYOK

A mindeddig leírt vizsgálati eredmények alapján láthatjuk, hogy a magterjesztés megítélése sokrétű lehet. Pozitív hatásként általában az ökoszisztémában betöltött fontos szerepet, a növényi génáramlás lehetőségét, illetve az őshonos fajok terjesztését szokták említeni (Heinken et al., 2001; Matias et al., 2008; Grünwald et al., 2010; O'Connor és Kelly, 2012). A negatív oldalon elsősorban az idegenhonos fajok terjesztése és a magterjesztéssel gyakran együtt járó magpredáció kerül elő (Campos és Ojeda, 1996; Lynes és Campbell, 2000; Nogueira-Filho et al., 2009; Sanguinetti és Kitzberger, 2009; Siemann et al., 2009; Padrón et al., 2011). Továbbá fontos tényező a magterjesztés értékelésében maga a magterjesztő állat hovatarozása őshonosság szempontjából, illetve a terjesztő faj általános megítélése is. A kétféle hozzáállás együttes jelenléte általában akkor látható, ha nem egy konkrét növényfaj terjesztését vizsgálják, hanem a terjesztett fajokról fajlistát állítanak fel, és az egyes növényeket külön-külön értékelik. Mindezek a különböző érdekcsoportok között valószínűleg eltérő véleményekhez vezethetnek, ami összehangolt, célirányos, alkalmazkodó, visszacsatolásokkal működő gazdálkodást igényel a vaddisznóval és élőhelyeivel, a gyepeken, erdőkben és a mezőgazdasági területeken.

IRODALOM

- Attenborough D. (1995): A növények magánélete (ford.: Sárközy E.-Sóskuthy Gy.-Makovecz B.). Aqua, Budapest, pp. 320.
- Bartuszevige, M. A.-Gorchov, L. D. (2005): Avian seed dispersal of an invasive shrub. – *Biological Invasions* 8: 1013-1022.
- Beaune, D.-Bretagnolle, F.-Bollache, L.-Hohmann, G.-Surbeck, M.-Bourson, C.-Fruth, B. (2013): The bonobo – dialium positive interactions: seed dispersal mutualism. – *American Journal of Primatology* 75:394-403.
- Bialozyt, R.-Luettmann, K.-Michalczyk, I. M.-Pinedo, S.-Pedro, P.-Ziegenhagen, B.-Heymann, E. W. (2014): Primate seed dispersal leaves spatial genetic imprint throughout subsequent life stages of the Neotropical tree *Parkia panurensis*. – *Trees* 28: 1569-1575.
- Bollen, A. (2007): Fruit characteristics: Fruit selection, animal seed dispersal and conservation matters in the Sainte Luce forests. – In: Ganzhorn, J. U.-Goodman, S. M.-Vincelette, M. (eds.). *Biodiversity, ecology and conservation of littoral ecosystems in Southeastern Madagascar, Tolagnaro (Fort Dauphin)*. Smithsonian Institution, Washington DC, pp. 127-145.
- Bronstein, J. L. (2009): The evolution of facilitation and mutualism. – *Journal of Ecology* 97: 1160-1170.
- Campos, M. C.-Ojeda, A. R. (1996): Dispersal and germination of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae) seeds by desert mammals in Argentina. – *Journal of Arid Environments* 35: 707-714.
- Cancel, A. C. M.-Escudero, M.-Pérez, R. J.-Cano, E.-Vargas, P.-Antón, V. G.-Traveset, A. (2012): The role of seed dispersal, pollination and historical effects on genetic patterns of an insular plant that has lost its only seed disperser. – *Journal of Biogeography* 39: 1996-2006.
- Castro, J.-Gómez, J. M.-García, D.-Zamora, R.-Hódar, J. A. (1999): Seed predation and dispersal in relict Scots pine forests in southern Spain. – *Plant Ecology* 145: 115-123.
- Castro, A. S.-Bozinovic, F.-Jaksic, M. F. (2007): Ecological efficiency and legitimacy in seed dispersal of an endemic shrub (*Lithrea caustica*) by the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in central Chile. – *Journal of Arid Environments* 72: 1164-1173.
- Christianini, V. A.-Oliveira, S. P. (2010): Birds and ants provide complementary seed dispersal in a neotropical savanna. – *Journal of Ecology* 98: 573-582.
- Couvreur, M.-Cosyn, E.-Hermey, M.-Hoffmann, M. (2005): Complementarity of epi- and endozoochory of plant seeds by free ranging donkeys. – *Ecography* 28: 37-48.
- Csányi S. (2007): *Vadbiológia*. Mezőgazda Kiadó, Budapest, pp. 97.
- Csontos P. (2001): *A természetes magbank kutatásának módszerei*, Scientia Kiadó, Budapest, pp. 155.
- Dovrat, G.-Perevolotsky, A.-Ne'eman, G. (2011): Wild boars as seed dispersal agents of exotic plants from agricultural lands to conservation areas. – *Journal of Arid Environments* 78: 49-54.
- Grünwald, C.-Breitbach, N.-Böhning-Gaese, K. (2010): Tree visitation and seed dispersal of wild cherries by terrestrial mammals along a human land-use gradient. – *Basic and Applied Ecology* 11: 532-541.

- Heinken, T.-Lees, R.-Raudnitschka, D.-Runge, S. (2001): Epizoochorous dispersal of bryophyte stem fragments by roe deer (*Capreolus capreolus*) and wild boar (*Sus scrofa*). – *Journal of Bryology* 23: 293-300.
- Heinken, T.-Schmidt, M.-Oheimb von, G.-Kriebitzsch, U. W.-Ellenberg, H. (2005): Soil seed banks near rubbing trees indicate dispersal of plant species into forests by wild boar. – *Basic and Applied Ecology* 7: 31-44.
- Hernández, Á.-Zaldívar, P. (2012): Epizoochory in a hedgerow habitat: seasonal variation and selective diaspore adhesion. – *Ecological Research* 28: 283-295.
- Hintze, C.-Heydel, F.-Hoppe, C.-Cunze, S.-Konig, A.-Tackenberg, O. (2013): D3: The dispersal and diaspore database – Baseline data and statistics on seed dispersal. – *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15: 180-192.
- Howe, H. F.-Smallwood, J. (1982): Ecology of seed dispersal. – *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 13: 201-228.
- Johnstone, A. R.-Bshary, R. (2002): From parasitism to mutualism: partner control in asymmetric interactions. – *Ecology Letters* 5: 634-639.
- Jordano, P. (1987): Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal – connectance, dependence asymmetries, and coevolution. – *American Naturalist* 129: 657-677.
- Katona K.-Fehér Á.-Szemethy L. (2015): Vadkár-okozók állománycsökkentésétől a növény-növényevő kapcsolatrendszer többoldalú kezeléséig. – *Természetvédelmi Közlemények* 21: 108-115.
- Kulbaba, W. M.-Tardif, C. J.-Staniforth, J. R. (2008): Morphological and ecological relationships between burrs and furs. – *The American Midland Naturalist* 161: 380-391.
- Lovas-Kiss, Á.-Sonkoly, J.-Vincze, O.-Green, A. J.-Takács, A.-Molnár, V. A. (2015): Strong potential for endozoochory by waterfowl in a rare, ephemeral wetland plant species, *Astragalus contortuplicatus* (Fabaceae). – *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 84: 321-326.
- Lynes, C. B.-Campbell, D. S. (2000): Germination and viability of mesquite (*Prosopis pallida*) seed following ingestion and excretion by feral pigs (*Sus scrofa*). – *Tropical Grasslands* 34: 125-128.
- Malatinszky Á.-Penksza K.-Turcsányi G.-Tütke I. J. (2008): Környezetbotanikai alapismeretek. Egyetemi jegyzet, Szent István Egyetem, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar, Környezet- és Tájgazdálkodási Intézet, Szent István Egyetemi Kiadó, Gödöllő, pp. 164.
- Matias, L.-Zamora, R.-Mendoza, I.-Hódar, A. J. (2008): Seed dispersal patterns by large frugivorous mammals in a degraded mosaic landscape. *Restoration Ecology* 18: 619-627.
- Midgley, J. J.-White, M. D. J.-Johnson, D. S.-Bronner, N. G. (2015): Faecal mimicry by seeds ensures dispersal by dung beetles. – *Nature Plants* 1: 1-3.
- Náhlík A. (1998): Vadkárók az erdőgazdaságban - a vadragás és vadkár összefüggései. – *Erdészeti Lapok* 133: 49-50.
- Nogueira-Filho, G. L. S.-Nogueira, C. S. S.-Fragoso, V. M. J. (2009): Ecological impacts of feral pigs in the Hawaiian Islands. – *Biodiversity and Conservation* 18: 3677-3683.
- Nyári L. (2005): A házi berkenye (*Sorbus domestica* L.) és barkócaberkenye (*Sorbus torminalis* (L.) populációk génmegőrzése a Magyar-középhegységben. – *Nyugat-Magyarországi Egyetem, Erdőmérnöki kar, Környezettudományi Intézet, doktori értekezés*, pp. 122.
- O'Connor, S. J.-Kelly, D. (2012): Seed dispersal of matai (*Prumnopitys taxifolia*) by feral pigs (*Sus scrofa*). – *New Zealand Journal of Ecology* 36: 228-231.
- Okamoto, M. (1996): What can we learn about seed dispersal from seed trap experiments at fruiting trees? Efficiency of dispersal traits. – *Plant Species Biology* 11: 149-155.
- Padrón, B.-Nogales, M.-Traveset, A.-Vila, M.-Martínez-Abraín, A.-Padilla, P. D.-Marrero, P. (2011): Integration of invasive *Opuntia* spp. by native and alien seed dispersers in the Mediterranean area and the Canary Islands. – *Biological Invasions* 13: 831-844.
- Penksza K. (szerk.) (2001): A hajtásos növények ismerete. – *Egyetemi és Főiskolai tankönyv. Nemzeti Tankönyvkiadó* pp. 268.
- Pickup, M.-Barrett, S. C. H. (2012): Reversal of height dimorphism promotes pollen and seed dispersal in a wind-pollinated dioecious plant. – *Biology Letters* 8: 245-248.
- Pilj, van der L. (1982): Principles of dispersal in higher plants. – *Springer, Berlin*, pp. 214.
- Ramos, E. M.-Robles, B. A.-Castro, J. (2005): Efficiency of endozoochorous seed dispersal in six dry-fruited species (*Cistaceae*): from seed ingestion to early seedling establishment. – *Plant Ecology* 185: 97-106.
- Reményfy L. (2005): Örökzöld téma – az erdei vadkár. – *Erdészeti Lapok* 140: 364.
- Renoult, P. J.-Valido, A.-Jordano, P.-Schaefer, M. H. (2013): Adaptation of flower and fruit colours to multiple, distinct mutualists. – *New Phytologist* 201: 678-686.
- Robledo-Arnuncio, J. J.-Klein, K. E.-Muller-Landau, C. H.-Santamaría, L. (2014): Space, time and complexity in plant dispersal ecology. – *Movement Ecology* 2:16.
- Rodriguez-Cabal, A. M.-Stuble, L. K.-Guenard, B.-Dunn, R. R.-Sander, J. N. (2011): Disruption of ant-seed dispersal mutualisms by the invasive Asian needle ant (*Pachycondyla chinensis*). – *Biological Invasions* 14: 557-565.
- Roper, P. (1993): The distribution of the Wild Service Tree, *Sorbus torminalis* (L.) Crantz, in the British Isles. – *Watsonia* 19: 209-229.
- Sanguinetti, J.-Kitzberger, T. (2009): Factors controlling seed predation by rodents and non-native *Sus scrofa* in *Araucaria araucana* forests: potential effects on seedling establishment. – *Biological Invasions* 12: 689-706.
- Schiffman, P. M. (1997): Animal-mediated dispersal and disturbance: driving forces behind alien plant naturalization. – In: Luken, J. O.-Thieret, J. W. (Eds.). *Assessment and Management of Plant Invasions*. Springer-Verlag, New York, pp. 87-94.
- Schmidt, M.-Sommer, K.-Kriebitzsch, U. W.-Ellenberg, H.-Oheimb, von G. (2004): Dispersal of vascular plants by game in northern Germany. Part I: Roe deer (*Capreolus capreolus*) and wild boar (*Sus scrofa*). – *European Journal of Forest Research* 123: 167-176.
- Siemann, E.-Carrillo, A. J.-Gabler, A. C.-Zipp, R.-Rogers, E. W. (2009): Experimental test of the impacts of feral hogs on forest dynamics and processes in the southeastern US. – *Forest Ecology and Management* 258: 546-553.
- Smit, C.-Putman, R. (2011): Large herbivores as 'environmental engineers'. – In: Putman, R.-Apollonio, M.-Andersen, R. (eds.). *Ungulate Management in Europe: Problems and Practices*. – Cambridge University Press, Cambridge, pp. 260-283.

- Steyaert, S. M. J. G.-Bokdam, J.-Braakhekke, W. G.-Find'o, S. (2009): Endozoochorical plant seed dispersal by red deer (*Cervus elaphus*) in the Poľana Biosphere Reserve, Slovakia. – *Ekológia (Bratislava)* 28: 191-205.
- Stratégia Konzorcium (2013): Nemzeti Közlekedési Stratégia (NKS) – Országos Vasúti Konceptió Helyzetelemzés, Vitaanyag, pp. 228.
- Tari T.-Sándor Gy.-Heffenträger G.-Pócz G.-Náhlík A. (2014): A vaddisznó területhasználata és aktivitása egy síkvidéki élőhelyen. In: Lipák L. (szerk). Alföldi Erdőkért Egyesület Kutatói Nap XXII. Tudományos eredmények a gyakorlatban pp. 29-36.
- Török P.-Tóthmérész B. (2010): Növényökológiai alapismeretek, egyetemi jegyzet. – Debreceni Egyetem TTK, Debreceni Egyetemi Kiadó, Debrecen, pp. 174.
- Török, P.-Arany, I.-Prommer, M.-Valkó, O.-Balogh, A.-Vida, E.-Tóthmérész, B.-Matus, G. (2009): Vegetation, phytomass and seed bank of strictly protected hay-making Molinion meadows in Zemplén Mountains (Hungary) after restored management. *Thaiszia* 19: 67-77.
- Török, P.-Miglécz, T.-Valkó, O.-Tóth, K.-Kelemen, A.-Albert, Á.-Matus, G.-Molnár, V. A.-Ruprecht, E.-Papp, L.-Deák, B.-Horváth, O.-Takács, A.-Hüse, B.-Tóthmérész, B. (2013): New thousand-seed weight records of the Pannonian flora and their application in analysing social behaviour types. – *Acta Botanica Hungarica* 55 (3-4): 429-472.
- Török, P.-Tóth, E.-Tóth, K.-Valkó, O.-Deák, B.-Kelbert, B.-Bálint, P.-Radócz, Sz.-Kelemen, A.-Sonkoly, J.-Miglécz, T.-Matus, G.-Takács, A.-Molnár, V. A.-Süveges, K.-Papp, L.-Papp, L. jr.-Tóth, Z.-Baktay, B.-Málnási Csizmadia, G.-Oláh, I.-Peti, E.-Schellenberger, J.-Szalkovszki, O.-Kiss, R.-Tóthmérész, B. (2016): New measurements of thousand-seed weights of species in the Pannonian Flora. *Acta Botanica Hungarica*. In press
- Tóth, K.-Hüse, B. (2014): Soil seed banks in loess grasslands and their role in grassland recovery. *Applied Ecology and Environmental Research* 12: 537-547.
- Valkó O.-Török P.-Vida E.-Arany I.-Tóthmérész B.-Matus G. (2009): A magkéslet szerepe felhagyott hegyi kaszálórétek helyreállításában. *Természetvédelmi Közlemények* 15: 147-159.
- Valkó, O.-Tóthmérész, B.-Kelemen, A.-Simon, E.-Miglécz, T.-Lukács, B.-Török, P. (2014): Environmental factors driving vegetation and seed bank diversity in alkali grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 182: 80-87.
- Traveset, A.-Heleno, R.-Nogales, M. (2014): The ecology of seed dispersal. – in: Gallagher R. S., (ed). *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. 3rd edition, CABI Publishing, Wallingford, pp. 62-93.
- Vavra, M.-Parks, G. C.-Wisdom, J. M. (2007): Biodiversity, exotic plant species, and herbivory: The good, the bad, and the ungulate. – *Forest Ecology and Management* 246: 66-72.
- Wichmann, M. C.-Alexander, J. M.-Soons, B. M.-Galsworthy, S.-Dunne, L.-Gould, R.-Fairfax, C.-Niggemann, M.-Hails, S. R.-Bullock, M. J. (2008): Human-mediated dispersal of seeds over long distances. – *Proceedings of the Royal Society B*. 276: 523-532.
- Yagihashi, T.-Hayashida, M.-Miyamoto, T. (1997): Effects of bird ingestion on seed germination of *Sorbus commixta*. – *Oecologia* 114: 209-212.
- Zhou, H. P.-Chen, J. (2010): Spatial genetic structure in an understorey dioecious fig species: the roles of seed rain, seed and pollen-mediated gene flow, and local selection. – *Journal of Ecology* 98: 1168-1177.

