

A heterogenitás jelentősége eurázsiai erdőssztyeppekben a kontinentálistól a lokális léptékig

Tézisek

dr. Erdős László

HUN-REN Ökológiai Kutatóközpont, Ökológiai és Botanikai Intézet
Debreceni Egyetem, Ökológiai Tanszék

2025

A csárdánál törpe nyárfaerdő
Sárgul a királydinnyés homokban;
Odafészkel a visító vércse,
Gyermekektől nem háborgatottan.

Ott tenyészik a bús árvalányhaj
S kék virága a szamárkenyérnek;
Hús tövéhez déli nap hevében
Megpihenni tarka gyíkok térnek.

Petőfi Sándor: Az Alföld (részlet)

Bevezetés

Az erdő-gyep kontinuum koncepció szerint számos terasztris ökoszisztéma a zárt lombkoronaszintű erdők és a teljesen fátlan gyepek által határolt tartomány középső részén helyezhető el (Breshears 2006). Ezek a félig-nyílt komplexek Földünk szárazföldi felszínének jelentős részét borítják (House et al. 2003). Itt strukturálisan és kompozicionálisan igen eltérő élőhelyek találhatók egymás közvetlen közelében, ezért a heterogenitás jelentősége kiemelkedő. Ennek megfelelően a heterogenitás a tudományos kutatások fókuszában áll többek között a trópusi és szubtrópusi szavannák (pl. Sankaran et al. 2004, Riginos et al. 2009, Mogashoa et al. 2021) és az észak-amerikai préri-erő átmenet esetében (pl. Breshears et al. 1997, Pogue és Schnell 2001, Brudvig és Asbjornsen 2009). Ezzel szemben az eurázsiai erdőssztyepekben a témát alig kutatták, noha az erdőssztyepek ökológiai és természetvédelmi jelentősége óriási (pl. Chibilyov 2002, Chytrý et al. 2012, Erdős et al. 2018a, 2022).

Az értekezés általános célkitűzései a következők: (1) az eurázsiai erdőssztyepekről szóló átfogó összefoglaló elkészítése, (2) annak megmagyarázása, hogy miként lehetséges az erdőssztyepekben az erdő és gyep komponens tartós koegzisztenciája, (3) az élőhelyi heterogenitás leírása és természetvédelmi jelentőségének feltárása helyi léptékben, különös tekintettel a diverzitási mintázatokra, valamint (4) alapszintű betekintés nyújtása az erdőssztyepek évtizedes léptékű dinamikájába.

Két világ határán: az eurázsiai erdőssztyepek kontinentális léptékű áttekintése (Erdős et al. 2018a)

Kiemelkedő tudományos, természetvédelmi és gazdasági jelentőségük ellenére az eurázsiai erdőssztyepekről rendelkezésre álló információ töredékes és szétszórott. A szintézisek ritkák, és többségük országos vagy regionális szintű, míg a kisszámú kontinentális léptékű áttekintés nem vette figyelembe a Közel- és Közép-Kelet, valamint a Tien-san és a Pamír erdőssztyeppjeit. Ennek a tanulmánynak a célja az eurázsiai erdőssztyepekről szóló áttekintés elkészítése, az „erdőssztyepp” definiálása, a biom térképi lehatárolása, valamint a főbb régiók elkülönítése és jellemzése volt.

Az erdőssztyepek definícióját a következőképpen adjuk meg: a mérsékelt övben (a mediterrán régiót kivéve) található természetes vagy természetközeli komplexek, amelyekben fásszárúak által dominált és lágyszárúak által dominált komponensek rendszerint mozaikos mintázatban helyezkednek el. A fás és gyes komponens koegzisztenciáját elsősorban a szemihumid-szemiarid éghajlat teszi lehetővé, kiegészítve különböző élő (pl. legelés) és élettelen (pl. domborzat) tényezőkkel. A legalább 2 méteres magasságot elérő fásszárúak borítása 10-70% a teljes mozaikot tekintve. A gyep komponensben az edényes növényzet borítása minimum 10%. Ez a definíció felöleli a Közép-Európától a Távol-Keletig húzódó szélességi zóna erdőssztyeppjeit, továbbá egy déli zónát, amely általában egy magassági övet jelent a Közel-Kelettől Kínáig nyújtózó hegyvonulatokon.

Korábbi publikációkat, a szerzőgárda ismereteit, valamint meteorológiai állomások éghajlati adatait felhasználva azonosítottuk, térképileg elhatároltuk és röviden jellemztük az eurázsiai erdőssztyepek régióit négy kritérium alapján: fajösszetétel, fiziognómia, domborzat, és éghajlat. Az alábbi régiókat különítettük el: **A régió** (Délkelet-Európa: a Kárpát-medence, a romániai és bulgáriai Dunai-alföld, Trákia); **B régió** (Kelet-Európa: a Kelet-európai-síkvidék déli része); **C régió** (Észak-Kaukázus és a Krím-félsziget); **D régió** (Nyugat-Szibéria és Észak-Kazahsztán sík- és dombvidékei); **E régió** (Közép-Ázsia hegyvidékei az Altaj-hegységtől Belső-Mongóliáig); **F régió** (Távol-Kelet: Nyugat-Mandzsúria, a Nagy-Hingan-hegység déli részei, a kínai Löss-fennsík keleti részei, az Amur- és a Hanka-síkság, a Szihote-Aliny délnyugati része); **G régió** (Közel- és Közép-Kelet: hegyvidékek Anatóliától a

Hindukusig); **H régió** (Közép-Ázsia, valamint Belső-Ázsia délnyugati része: hegyvidékek a Pamirtól a Helan-hegységig); **I régió** (a Tibeti-fennsík keleti része).

Hogyan teszi lehetővé az éghajlat, a domborzat, a talaj, a herbivória és a tűz az erdők és gyepek koegzisztenciáját az eurázsiai erdőssztyepekben? (Erdős et al. 2022)

Hogy megérthessük az erdős és gyepek vegetáció koegzisztenciáját az eurázsiai erdőssztyepekben, modellek sorozatát hoztuk létre, amelyek közül az első az átlagos makroklimára fókuszál, míg a következőkbe az éghajlat variabilitását, a domborzatot, a talajokat, a herbivóriát, a tüzeket és a visszacsatolási mechanizmusokat is beépítettük.

Az átlagos éghajlatra fókuszáló modell szerint az éghajlat szárazsága és az éves hőmérsékleti ingás általában növekvő trendet mutat északról dél felé, továbbá Eurázsia nyugati és keleti peremétől a kontinens középső részei felé haladva. Bőséges a bizonyíték, ami azt támasztja alá, hogy mind az erdők, mind a gyepek vitalitása csökken az említett grádiens mentén, valamint hogy az erdők vitalitása meredekebb ütemben csökken. Ahol az erdő és a gyepek vitalitási görbéje metszi egymást, ott váltja föl az erdőket a sztyepp, a modell szerint éles átmenetben.

A zonális modell a hőmérséklet és a csapadék évek közötti ingadozását is tartalmazza. A nedvesebb időszakok a fásszárú növényzetnek, míg a szárazabb periódusok a gyepeknek kedvezőbbek. Ennek megfelelően az erdők és gyepek vitalitása az adott periódus hőmérsékleti és csapadékviszonyainak megfelelően magasabb és alacsonyabb is lehet. A modell szerint tehát az átlagos makroklima által meghatározott metszéspont egy zónává szélesedik, amelyen belül sem az erdő vitalitása nem haladja meg tartósan a gypét, sem fordítva, és mindez az erdők és gyepek koegzisztenciáját eredményezi.

A következő modellbe a domborzatot és a talajt is beépítettük, melyek képesek az erdők és gyepek vitalitásának módosítására. A domborzat és a talaj *befolyásolja az erdő- és gypfoltok mennyiségét és pontos elhelyezkedését* a klimatikusan meghatározott erdőssztyepp-zónán *belül*, itt azonban a mozaik tökéletesen sima felszínen és homogén talajon is kialakulna (amint azt az előző modell bemutatta). A klimatikusan meghatározott erdőssztyepp-zónán *kívül* viszont a domborzat és a talaj *nélkülözhetetlen* az erdőssztyepp kialakulásához és fennmaradásához azáltal, hogy helyileg megfordítják az erdők és gyepek vitalitását. A vitalitás módosulása nélkül itt egyáltalán nem jönne létre mozaik.

A következő modell az előzőekhez még a tüzek és a növényevő állatok hatását is hozzáadja, amelyek képesek korlátozni az erdők kiterjedését. Ennek eredményeként csökken az erdők vitalitása, így a gyepek olyan területeket is el tudnak foglalni, amelyek egyébként alkalmasak volnának erdők megtelepedésére. A domborzathoz és a talajhoz hasonlóan a növényevők és a tüzek az erdőssztyeppen belül bárhol képesek *módosítani* az erdő-gyep arányt, de az erdők számára kedvezőbb részeken *nélkülözhetetlenek* a mozaik fennmaradásához.

A visszacsatolási mechanizmusok hozzájárulnak az erdők és gyepek hosszútávú koegzisztenciájához. A kompetíció, továbbá a mikroklima és a tüzek gyakoriságának és intenzitásának módosítása révén ugyanis a visszacsatolások a gyepekben a lágyszárúak dominanciáját, míg az erdőkben a fák dominanciáját erősítik meg.

Modelljeink megmagyarázzák, miként lehetséges erdő és gyepek koegzisztenciája az erdőssztyepekben több tényező együttes hatásának eredményeként. Mindez segíthet abban, hogy adott régiókban meghatározzuk az egyes tényezők relatív fontosságát, ami hozzájárulhat ahhoz, hogy jobban megérthessük az erdőssztyeppre jellemző mintázatokat és folyamatokat, és hatékonyabbá tegyük a természetvédelmi és restaurációs törekvéseket.

A taxonómiai, funkcionális és filogenetikai diverzitás eltérő mintázatot mutat erdő-gyep mozaikokban (Erdős et al. 2023)

A kutatás célja az volt, hogy megvizsgálja, miként változik a fajösszetétel, valamint a taxonómiai, funkcionális és filogenetikai diverzitás homoki erdőssztyepek különféle fás és gyepes élőhelyei között. Összesen 494 cönológiai felvételt készítettünk 13 kiskunsági vizsgálati területen, a következő nyolc élőhelytípusban: nagyméretű nyáras-borókás erdőfoltok, közepes méretű nyáras-borókás erdőfoltok, kisméretű nyáras-borókás erdőfoltok, északias kitettségű erdőszegélyek, délies kitettségű erdőszegélyek, zárt évelő homoki gyepek, nyílt évelő homoki gyepek és nyílt egyéves homoki gyepek. NMDS ordinációt végeztünk és minden élőhelyre vonatkozóan azonosítottuk a differenciális fajokat. Minden cönológiai felvételre kiszámítottuk az alábbi változókat: fajszaám, Shannon diverzitás, funkcionális diverzitás (Rao-féle kvadratikus entrópia standardizált hatásnagysága, kilenc növényi jelleg összessége alapján, valamint az egyes jellegekre külön-külön is), és filogenetikai diverzitás (Rao-féle kvadratikus entrópia standardizált hatásnagysága, egyrészt az összes faj alapján, másrészt csak a zárvatermőkre vonatkozóan). Az egyes élőhelyek statisztikai összehasonlítása ezen tulajdonságok alapján történt.

A fajösszetételben egyértelmű grádiens volt kimutatható a nagyméretű erdőfoltoktól kezdve a kisebb erdőfoltokon és erdőszegélyeken át a zárt, majd nyílt gyepekig. A grádiens részben valószínűleg azzal magyarázható, hogy a vegetáció képes saját környezetének módosítására: az erdőfoltok mérséklék a környezeti stresszt és a szélsőségeket, ám ez a képességük valószínűleg csökken az erdőfolt méretének csökkenésével. A domborzatban és a diszturbanciában mutatkozó különbségek lehetnek felelősek a gyepi élőhelyek közti kompozíciós grádiens kialakulásáért.

A legnagyobb fajszaama az északias kitettségű szegélyeknek volt, melyeket a délies kitettségű szegélyek követtek. A Shannon diverzitás magas volt az erdőszegélyekben, de szintén magasnak bizonyult a nyílt egyéves és a nyílt évelő gyepekben. A legtöbb szignifikáns differenciális fajjal az északias kitettségű szegélyek és a zárt évelő gyepek rendelkeztek. A teljes (kilenc jelleg alapján számított) funkcionális diverzitás szignifikánsan nagyobb volt a fás élőhelyeken (erdőkben és erdőszegélyekben), mint a gyepi élőhelyeken. Az egyes jellegekre külön számított funkcionális diverzitások mintázata megmutatta, hogy mindezt elsősorban a következő jellegek voltak felelősek: virágzási idő, magterjedés módja, reprodukció típusa, magasság és magtömeg. Az erdőben a fényért való erős kompetíció sokszintű közösség kialakulását eredményezi, amely miatt nagy lesz a magasság diverzitása. Ez utóbbi más jellegek diverzitásának növekedését vonhatja maga után. A fás élőhelyek filogenetikai diverzitása szignifikánsan nagyobbak bizonyult, mint a gyepeké, amit valószínűleg az erdők hosszabb evolúciós története magyaráz. Az összes edényes növényfaj alapján számított filogenetikai diverzitás jellemző csúcsot mutatott a grádiens közepénél, azonban a csúcs eltűnt, ha az elemzésből kizártuk a nyitvatermőket és a harasztokat. Mindez a *Juniperus communis* hatására utal, amely jellemzően a szegélyeket és kisebb erdőfoltokat preferálja. Eredményeink rámutatnak arra, hogy a taxonómiai, a funkcionális és a filogenetikai diverzitás nem feltétlenül mutat azonos mintázatot. A nagy erdőfoltok magas funkcionális és filogenetikai diverzitása különösen figyelemre méltó, tekintettel ezen élőhelytípus szegényes taxonómiai diverzitására.

A környezeti szűrő dominál erdő-gyep mozaikok közösségsszerveződésében: esettanulmány a CSR stratégiák felhasználásával (Erdős et al. 2024a)

Ennek a kutatásnak a célja homoki erdőssztyepek domináns stratégiáinak vizsgálata volt, mely alapján következtetéseket kívántunk levonni a közösségsszerveződés mechanizmusaira vonatkozóan. Összesen

494 cönológiai felvételt készítettünk 13 vizsgálati területen a Kiskunságban a következő nyolc élőhelytípusban: nagyméretű nyáras-borókás erdőfoltok, közepes méretű nyáras-borókás erdőfoltok, kisméretű nyáras-borókás erdőfoltok, északias kitettségű erdőszegélyek, délies kitettségű erdőszegélyek, zárt évelő gyepek, nyílt évelő gyepek és nyílt egyéves gyepek. A CSR stratégiák megközelítésmódját alkalmazva minden fajnak meghatároztuk a stratégiáját (külön C-, S- és R-értékek formájában) három levéljelleg alapján (levélterület, levél szárazanyag-tartalom, fajlagos levélterület). Minden cönológiai felvételre kiszámoltuk az átlagos stratégiát mind súlyozatlan (azaz jelenlét-hiány) adatokból, mind borítással súlyozva (négyzetgyökösen transzformált borítási adatokat használva). DCA ordinációt végeztünk, majd lineáris regresszióval vizsgáltuk az első DCA tengely és az egyes stratégiák közti kapcsolatot, az első DCA tengely menti értékeket kompozíciós grádiensként értelmezve.

Az összes vizsgált élőhelytípusban a stressztoleráns stratégia dominált, amely a környezeti filter kiemelkedő szerepét jelzi; mindez valószínűleg a régió homoki erdőssztyeppjeiben uralkodó mostoha környezeti tényezőkre utal. Bár minden élőhelyen a stressztoleráns a legfontosabb stratégia, jelentősége a nyílt egyéves gyepektől a nagyméretű erdőfoltok felé haladva csökkent. Ezzel szemben a kompetitor stratégia éppen ellentétes trendet mutatott. Mindez arra utal, hogy a régió erdei kevésbé mostohák és produktívabbak, mint a gyepek, míg az erdőszegélyek környezeti tényezői a kettő közötti átmeneti jelleget mutatják. Az ökológiai elméletekkel és néhány korábbi kutatással összhangban, eredményeink arra utalnak, hogy az abiotikus és biotikus tényezők relatív jelentősége eltolódik a produktivitási grádiensek mentén: az élettelen tényezők szerepe nagyobb a mostohább környezeti tényezők által uralt (erősebben stresszelt) élőhelyeken, míg a kompetíció fontosabb a grádiens produktívabb vége közelében. Az R stratégia a nyílt egyéves gyepekben bizonyult a legfontosabbnak, ami a zavarás magas szintjére utal.

Az élőhelyi heterogenitás a kiemelkedő természetvédelmi érték kulcsa erdő-gyep mozaikokban (Erdős et al. 2018b)

Vizsgálatunk célja az volt, hogy feltárjuk, hogy erdőssztyepp komplexek egyes élőhelyei hogyan járulnak hozzá a teljes mozaik természetvédelmi értékéhez. Összesen 90 cönológiai felvételt készítettünk a Kiskunságban, három vizsgálati területen, a következő hat élőhelytípusban: nagyméretű nyáras-borókás erdőfoltok, közepes méretű nyáras-borókás erdőfoltok, kisméretű nyáras-borókás erdőfoltok, északias kitettségű erdőszegélyek, délies kitettségű erdőszegélyek, valamint nyílt évelő homoki gyepek. Mikroklimát és talajnedvességet egy vizsgálati terület 30 cönológiai felvételéhez kapcsolódóan végeztünk. NMDS ordinációt végeztünk, azonosítottuk az élőhelyek differenciális fajait, ezt követően minden felvételre kiszámoltuk az alábbi változókat: fajszaám, Shannon diverzitás, a természetvédelmi szempontból fontos (védett, bennszülött, vörös listás és specialista) fajok száma, és átlagos természetesség. Az egyes élőhelyeken kiszámítottuk a fák méreteloszlását 5 cm-es mellmagassági átmérő osztályok használatával. A környezeti változók és a vegetáció közötti kapcsolatot db-RDA segítségével vizsgáltuk.

Minden élőhelynek volt legalább néhány differenciális faja. A nagy és közepes méretű erdőfoltok számos őshonos cserjének nyújtottak otthont, amelyek a többi élőhelyen ritkák voltak. Az északias kitettségű erdőszegélyeknek volt a legnagyobb fajszaám, ezeket a délies kitettségű szegélyek követték. A vizsgált élőhelyek között Shannon diverzitás tekintetében nem volt kimutatható szignifikáns eltérés. A természetvédelmi szempontból fontos fajok száma és a természetesség egyaránt a gyepekben volt a legmagasabb. Az őshonos fák újulata leginkább a délies kitettségű erdőszegélyekben volt jelentős, míg az őshonos fák nagy példányai főként a nagy és a közepes erdőfoltokban voltak jelen. Méréseink szerint az erdőfoltok képesek voltak a környezeti szélsőségek mérséklésére.

Eredményeink szerint minden vizsgált élőhelynek fontos természetvédelmi szerepe van, és mindegyik jelentős mértékben járul hozzá a teljes mozaik értékéhez. Kutatásunk arra hívja fel a figyelmet, hogy az erdőssztyepek komplexitása, vagyis a gyepek, az eltérő méretű erdőfoltok és a különböző kitettségű erdőszegélyek együttes jelenléte kulcsfontosságú az erdő-gyep mozaikok kiemelkedő természetvédelmi értékének szempontjából.

Fajösszetétel és diverzitás egy féltermészetes erdő-gyep mozaik erdőszegélyeiben (Erdős et al. 2019a)

Ebben a kutatásban erdőszegélyek fajösszetételét, diverzitását, és ökológiai indikátor értékeit hasonlítottuk össze az erdőbelsővel és a szomszédos gyeppel egy féltermészetes erdő-gyep mozaikban. A vizsgálatokat a horvátországi Samobor-hegység déli kitettségű lejtőjén végeztük, 80 cönológiai felvételt készítve a következő négy élőhelyen: erdőbelső, északias kitettségű erdőszegély, délies kitettségű erdőszegély, gyep. DCA ordinációt végeztünk és azonosítottuk a négy élőhely differenciális fajait, majd a négy élőhelyet az alábbi tulajdonságok alapján hasonlítottuk össze: fajszaám, Shannon diverzitás, átlagos ökológiai indikátor értékek (talajnedvesség, fényintenzitás, tápanyagellátottság), és az alkotó fajok fitocönológiai preferenciák szerinti eloszlása.

Az erdei és gyepi felvételek fajösszetételük alapján élesen elkülönültek, míg a gyepi felvételek egy harmadik csoportot alkottak, amely az ordinációs térben átmeneti helyzetet foglalt el (az északias és a délies kitettségű szegélyek között jelentős átfedés volt tapasztalható). Mind a négy élőhelynek, így a szegélyeknek is, voltak differenciális fajaik. A fitocönológiai preferenciák alapján képezett csoportok eloszlása szignifikánsan különbözött a szegélyek és az élőhelyek belső részei között. Mindez alátámasztja, hogy a szegélyek külön közösségként értelmezhetők.

Vizsgálatunk megerősítette a szegélyfajok létezését, melyek az élőhelyek belső részein ritkák vagy egyáltalán nincsenek jelen. Érdekes módon azonban az általunk azonosított szegélyfajok között alig találtunk olyanokat, amelyeket a regionális szakirodalom szegélyfajoknak tekint; vagyis az egy-egy régióban azonosított szegélyfajok nem feltétlenül egyeznek meg egy adott helyen azonosított szegélyfajokkal.

Mind a teljes fajszaám, mind pedig a kvadrátonkénti fajszaám az északias kitettségű szegélyekben volt a legmagasabb, míg ugyanez nem volt érvényes a délies kitettségű szegélyekre. A Shannon diverzitást tekintve az északias kitettségű szegélyek nem voltak diverzebbek a gyepeknél, míg a délies kitettségű szegélyek Shannon diverzitása nem tért el szignifikánsan a többi vizsgált élőhelyétől. Mindez arra utal, hogy a szegélyek kiemelkedő diverzitása nem általános jelenség, és függhet a szegély égtáji kitettségétől, a vizsgálat léptékétől és az alkalmazott diverzitási mérőszámtól is.

Az ökológiai indikátorértékek az erdőkben magasabb talajnedvességet és tápanyagtartalmat, ugyanakkor alacsonyabb fény mennyiséget jeleztek, mint a gyepekben, míg a szegélyek többnyire átmeneti jellegűek voltak a fenti szempontok szerint. Az északias és délies kitettségű erdőszegélyek között az átlagos indikátorértékek tekintetében nem volt szignifikáns eltérés.

Az idegenhonos faültetvények diverzitás és ökológiai érték szempontjából nem helyettesítik a természetközeli erdőket (Ho et al. 2023a)

Kutatásunk során természetközeli erdőket és különböző faültetvényeket (öshonos lombhullató, idegenhonos örökzöld és idegenhonos lombhullató) hasonlítottunk össze fajkompozíció, diverzitás, és

ökológiai értékük alapján. A Kiskunság 9 vizsgálati területén összesen 175 felvételt készítettünk négy élőhelytípusban: természetközeli nyáras-borókás erdők, fehér nyár ültetvények, feketefenyő ültetvények és akácültetvények. NMDS ordinációt végeztünk és azonosítottuk a négy élőhely differenciális fajait. Minden cönológiai felvételre kiszámoltuk az alábbi változókat: őshonos fajok száma; idegenhonos fajok száma; Shannon diverzitás; funkcionális diverzitás (Rao-féle kvadratikusan entrópia kilenc növényi jelleg összessége alapján); filogenetikai diverzitás (szintén Rao-féle kvadratikusan entrópia); és átlagos természetesség. Venn-diagram segítségével jelenítettük meg, hogy a természetvédelmi szempontból különösen fontos fajok hogyan oszlanak meg a vizsgált élőhelytípusok között.

A négy élőhely fajösszetétele szignifikánsan eltért, amit részben az eltérő kezelés magyarázhat, hiszen az ültetvények erdészeti kezelés alatt állnak, szemben a természetközeli erdőkkel. Emellett a domináns fafajok megváltoztathatják saját környezetüket (pl. a talajt és a mikroklímát), ami hatással lehet az élőhely fajösszetételére is. A természetközeli erdő összes differenciális faja őshonos volt, és sok volt közöttük a cserje. Ezzel szemben az ültetvények differenciális fajai közt sok volt a gyom és az idegenhonos faj. Ezeknek az eltéréseknek jelentős hatása lehet az ökológiai funkciókra is.

A természetközeli nyáras-borókás erdők ökológiai szempontból értékesebbnek bizonyultak az összes vizsgált faültetvényénél, hiszen magasabb volt bennük az őshonos és alacsonyabb az idegenhonos fajok száma, magas volt a Shannon diverzitásuk, funkcionális és filogenetikai diverzitásuk, természetességük, és bennük találtuk a legtöbb védett, vörös listás és endemikus fajt. A kutatásunk során vizsgált ültetvények közül a fehér nyár ültetvényei bizonyultak a legértékesebbnek a legtöbb tulajdonság alapján, bár ezen az élőhelyen volt a legmagasabb az idegenhonos fajok száma. Az idegenhonos faültetvények, különösen az akácültetvények a legtöbb vizsgált tulajdonság alapján alacsony ökológiai értékkel rendelkeznek.

Tölgy felújulása a mérsékelt övi lombhullató erdők biomjának peremén: egy makkvetéses és öntözéses kísérlet tanulságai (Erdős et al. 2021)

Tanulmányunkban az eltérő élőhelyek (erdőbelső, erdőszegély, gyepek) és az öntözés hatását vizsgáltuk kocsányos tölgy magoncainak fejlődésére az első négy év során egy erdőssztyepp mozaikban. Tölgymakkokat ültettünk erdőbelsőbe, erdőszegélybe és gyepekre. A makkok fele csak a természetes módon hulló csapadékot kapta (kontroll), míg a másik felüket öntöztük. Rendszeresen ellenőriztük a talajból kibújó magoncok számát és növekedését (magasság és levelek száma), továbbá a talaj nedvességtartalmát.

Az öntözés mindhárom élőhelyen szignifikánsan megnövelte a talaj nedvességtartalmát rövidtávon, de ez a hatás kb. két hét múlva már csak az erdőbelsőben volt kimutatható. A magoncok előbújása és túlélése alacsony volt a gyepek élőhelyén, és szignifikánsan magasabbnak bizonyult az erdőszegélyekben és az erdőbelsőben (a két utóbbi között nem volt szignifikáns eltérés). Az öntözés sem a magoncok előbújását, sem túlélésüket nem befolyásolta. Mivel a gyepek élőhelyén nagyon alacsony volt a magoncok túlélése (egyetlen magonc sem maradt életben a negyedik év végére), a magoncok magasságát és levélszámát csak az erdőbelső és az erdőszegély között hasonlítottuk össze. A két élőhely között csak kismértékű különbségek voltak, vagy semmilyen eltérés sem volt kimutatható. Az öntözésnek sem volt kimutatható hatása sem a magoncok magasságára, sem a levelek számára. A magoncok a kutatás négy éve során nagyon keveset nőttek.

A lombhullató erdő biommal szemben, ahol a kocsányos tölgy leginkább nyílt és félig nyílt élőhelyeken újul, a vizsgált erdőssztyeppben a magoncok előbújása és túlélése is rendkívül alacsony volt a gyepek élőhelyén. Az erdőbelsőnek nem volt kimutatható negatív hatása sem a magoncok számára, sem növekedésére, noha a korábbi tanulmányok hangsúlyozzák a kocsányos tölgy igen alacsony

árnyéktűrését. Kutatásunk arra utal, hogy a tölgy korai újulatának mintázata eltér a lombhullató erdő biomban és az erdőssztyeppben, valószínűleg azért, mert a zárt lombkoronájú erdőkben jellemző fénylimitációt az erdőssztyeppben más limitáló tényezők váltják fel.

Ismét az erdőszegélyekről: fajösszetétel, szegélyfajok, taxonómiai, funkcionális és filogenetikai diverzitás (Ho et al. 2023b)

Ezen vizsgálat célja az volt, hogy erdőszegélyek fajösszetételét és diverzitását hasonlítsa össze az erdők és gyepek belsejével erdőssztyepp komplexekben. Négy élőhelyen készítettünk cönológiai felvételeket (erdőbelső, északias kitettségű erdőszegély, délies kitettségű erdőszegély, gyepek) a Kiskunságban és a Deliblati-homokpusztán. NMDS ordinációt végeztünk és azonosítottuk az egyes élőhelyek differenciális fajait. Minden cönológiai felvételre kiszámoltuk a fajszámot, a Shannon diverzitást, a funkcionális diverzitást (Rao-féle kvadratikus entrópia standardizált hatásnagysága, kilenc növényi jelleg összessége alapján, valamint az egyes jellegekre külön-külön is), és a filogenetikai diverzitás (Rao-féle kvadratikus entrópia standardizált hatásnagysága, egyrészt az összes faj alapján, másrészt csak a zárvatermőkre vonatkozóan).

Az erdőszegélyek fajösszetétele a Kiskunságban és a Deliblaton is szignifikánsan elkülönült mind az erdőbelsőktől, mind a gyepektől. Bár az északias és délies kitettségű erdőszegélyek fajkompozíciója átfedést mutatott, ezek is szignifikánsan eltértek egymástól. Minden élőhelynek voltak differenciális fajai, amelyek a többi élőhelyen ritkák voltak. Ez megerősíti, hogy az erdők és gyepek érintkezésénél egy új típusú élőhely jön létre, amely önmagában is tudományos figyelmet érdemel.

Mindkét vizsgálati területen az erdőbelsőkből volt a legalacsonyabb a kvadrátonkénti fajszám. A Kiskunságban az északias kitettségű szegélyek bizonyultak a legfajgazdagabbnak, míg a délies kitettségű erdőszegélyek és a gyepek fajszáma átmeneti volt (az erdőbelsőkéénél nagyobb, az északias kitettségű szegélyekénél kisebb). Meglepő módon a Deliblati-homokpusztán a szegélyek és gyepek fajszáma között nem találtunk szignifikáns különbséget. A Shannon diverzitás többnyire a fajszámhoz hasonló mintázatot mutatott mindkét vizsgálati területen. Tehát az erdőszegélyek kiemelkedő taxonómiai diverzitása (amelyet gyakran „szegélyhatás” néven emlegetnek) nem tekinthető általánosnak, és úgy tűnik, függ a két szomszédos élőhely tulajdonságaitól. A teljes (kilenc jelleg alapján számított) funkcionális diverzitás a Kiskunság esetében szignifikánsan nagyobb volt a fás élőhelyeken (erdőbelsőkből és szegélyekben), mint a gyepeken, míg a Deliblati-homokpuszta esetében nem volt szignifikáns eltérés a négy élőhely között. A Kiskunság fás élőhelyeinek funkcionális diverzitása nagyobb volt, mint a Deliblati-homokpuszta fás élőhelyeinek funkcionális diverzitása, ugyanakkor a két vizsgálati terület gyepei között nem volt szignifikáns eltérés. Az a tény, hogy a Deliblati-homokpusztán a fás élőhelyek funkcionális diverzitása alacsonynak bizonyult, ellentmond a stressz-dominancia hipotézisnek, amely az erdőkben magas funkcionális diverzitást jelez előre a kedvezőbb környezeti tényezők miatt. Eredményeink arra utalnak, hogy a lombkorona nyíltsága és a domináns fafajok jellegei alapvetően befolyásolják a fás élőhelyek funkcionális diverzitását. Az erdőbelső és erdőszegélyek filogenetikai diverzitása mindkét vizsgálati területen nagyobb volt, mint a gyepeké (mind az összes faj figyelembevételével, mind pedig a csak zárvatermőket tartalmazó elemzés alapján). Ennek magyarázata valószínűleg abban keresendő, hogy az erdők evolúciós története hosszabb, mint a gyepeké.

A fásszárú növényzet terjedése kelet-európai erdőssztyepekben évtizedes időléptékben (Erdős et al. 2024b)

E kutatás célja az volt, hogy megvizsgálja, miként változik az erdővel borított terület aránya és az erdőfoltok száma erdőssztyepekben évtizedes időléptékben. Négy olyan vizsgálati területet választottunk ki, amelyek tájtörténetéről részletes információ áll rendelkezésre, és melyeknél egy legalább 20 éves időtartamot tudtunk azonosítani, amelynek során semmilyen lényeges emberi beavatkozás nem történt, amely az erdő/gyep arányt módosíthatta volna. Vizsgálatunkhoz olyan archív légifotókat használtunk, melyek röviddel a zavarásmentes időszak kezdete után készültek, és ezeket olyan frissebb légifotókkal hasonlítottuk össze, melyek a zavarásmentes időszak végét megelőzően készültek.

Az erdővel borított terület nagysága minden vizsgálati területen szignifikánsan nőtt, amely megfelel a világszerte megfigyelhető folyamatnak más erdő-gyep mozaikokban. Bár az emelkedő hőmérséklet és a növekvő CO₂-koncentráció is kedvezhet az erdőknek, meglátásunk szerint az erdők terjedését inkább a legeltetés visszaszorulása vagy teljes elmaradása magyarázhatja. Erdőssztyepekben a legelés képes a fásszárúak terjedését akadályozni. Amikor a legelési nyomás csökken vagy megszűnik, az erdők elfoglalhatják a gyepek egy részét egészen addig, amíg el nem érik az éghajlat és a talaj által meghatározott potenciális erdőborítást.

Az erdőfoltok száma szignifikánsan nőtt két vizsgálati területen, csökkent egy területen, és nem változott a negyedik vizsgálati területen. Ez azt mutatja, hogy az erdők terjedése kétféle mechanizmussal történhet: új erdőfoltok jelenhetnek meg a gyepekben (jellemzően azokon a helyeken, ahol a kiindulási erdőborítás kicsi), illetve a meglévő erdőfoltok megnőhetnek és összeolvadhatnak (inkább ott, ahol a kiindulási erdőborítás nagyobb).

Összefoglalás, konklúziók és kitekintés

Az erdőssztyepek fásszárúak és lágyszárúak által dominált komponensek természetes vagy természetközeli komplexei a mérsékelt övben, melyekben az erdők és gyepek koegzisztenciáját az éghajlat, a domborzat, a talaj, a növényevők, a tüzek és a visszacsatolási mechanizmusok teszik lehetővé (Erdős et al. 2018a).

Lehatároltuk az eurázsiai erdőssztyepeket, és kilenc régiót különítettünk el a fajösszetétel, fiziognómia, domborzat és klíma alapján (Erdős et al. 2018a).

A jelen munkában bemutatott eredmények azt mutatják, hogy az eurázsiai erdőssztyepek megértéséhez holisztikus szemléletre van szükség, vagyis a különböző erdei, erdőszegély, és gyepi komponenseket mind figyelembe kell venni (Erdős et al. 2018b, 2019a, 2021, 2023, Ho et al. 2023b). Mindegyik komponens jelentős mértékben hozzájárul a teljes mozaik ökológiai és természetvédelmi jelentőségéhez (lásd még: Erdős et al. 2014, 2015, Bátori et al. 2018). Az erdőszegélyek (különösen az északias kitettségűek), valamint egyes esetekben a zárt gyepek kiemelkedő kvadrátonkénti fajszámmal rendelkeznek, míg a filogenetikai diverzitás az összes fás élőhelyen magas (erdőbelsőben és szegélyekben is). A funkcionális diverzitás a nyílt lombkoronaszintű erdőkben és nyílt cserjeszintű szegélyekben a legnagyobb. Számos őshonos cserjefaj a nagy és közepes méretű erdőfoltokhoz kötődik. A nyílt évelő gyepeknek van a legjobb természetességi állapota és ezek tartalmazzák a legtöbb olyan fajt, melyek természetvédelmi szempontból különösen fontosak. A szegélyek az őshonos fák újulata szempontjából bizonyultak fontosnak.

Az ökológiai indikátor értékek elemzése és műszeres mérések egyaránt azt mutatják, hogy az erdőfoltok képesek a környezet szárazságát és a mikroklima napi ingadozását mérsékelni (Erdős et al. 2018b, 2019a, 2021, lásd még: Erdős et al. 2014, 2020, Ho et al. 2024). Talán ez lehet az egyik oka annak, hogy egy kutatásunk szerint a nagyméretű és közepes méretű erdőfoltok fajszáma általában kevésbé érzékeny a makroklima ariditásának növekedésére, mint a többi élőhely fajszáma (Erdős et al. 2019b).

A fenti eredmények egybehangzóan mutatják, hogy egy vagy néhány komponens túlsúlyozása és a többi elhanyagolása helyett erdőssztyepek természetvédelmi célú kezelése és restaurációja során is törekedni kell arra, hogy a természetes és természetközeli élőhelyek heterogenitását elősegítsük. Az erdőssztyepekre olyan komplexekként kell tekinteni, melyek számos különféle élőhelyből állnak (eltérő méretű erdőfoltok, különböző kitettségű erdőszegélyek és többféle típusú gyepek), amelyek kompozíciós grádienset alkotnak, többféle környezeti tényező grádiense mentén elrendeződve (Erdős et al. 2020). Eddigi kutatásaink azokra az erdőssztyepekre koncentráltak, amelyek erdő komponensében a *Populus alba* (a Delibláti-homokpuszta esetében a *Tilia tomentosa*) dominál. **Bár a hasonló mozaikok, ahol a *Quercus robur* a domináns fafaj, igen ritkák a régióban (Ónodi et al. 2022), terveink szerint ezeket is be fogjuk vonni a kutatásainkba, azonos módszertant használva. Ez kitűnően ki fogja egészíteni a fent körvonalazott korábbi kutatásainkat.**

A faültetvények ökológiai értelemben nem pótolják a vizsgált erdőssztyepek természetközeli erdeit, bár az őshonos fehér nyár ültetvényei a legtöbb szempontból jól teljesítenek, így ökológiai és természetvédelmi értékük nagyobb, mint az idegenhonos feketefenyőé és fehér akácé (Ho et al. 2023a). Ökológiai szempontból újabb ültetvények létrehozása idegenhonos fafajokból egyértelműen nemkívánatos a vizsgált régióban. Ugyanerre a konklúzióra jutottunk a Delibláti-homokpuszta erdeit és faültetvényeit vizsgáló kutatásunkban (Ho et al. 2025), de meglátásunk szerint ugyanez érvényes más erdőssztyepp- és sztyepp-régiókra is (Török et al. 2025).

Kutatásunk információkkal szolgált a szegélyhatás hipotézisének felülvizsgálatához (Erdős et al. 2018b, 2019a, 2023). A hipotézis az erdőszegélyekben magas fajszámot predikál, mivel a szegélyekben mindkét szomszédos élőhely (erdő és gyepek) fajai és szegélyfajok is megtalálhatók. Kutatásaink során kimutattuk, hogy a szegélyek valóban rendelkeznek saját fajokkal, bár ezek nem feltétlenül esnek egybe a regionális fitocönológiai munkák által szegélyekhez kötődőnek tartott fajokkal (lásd még: Erdős et al. 2013). Ennek ellenére, bár a kvadrátonkénti fajszám gyakran magasabb volt a szegélyekben, mint az erdők vagy gyepek belsejében, ez nem minden esetben volt így (és még kevésbé volt érvényes a Shannon diverzitásra). Mindez arra utal, hogy a szegélyhatás hipotézise túlegyszerűsítés, és a taxonómiai diverzitási mintázatok függenek a szegély égtáji kitettségétől, a vizsgálat léptékétől, az alkalmazott diverzitási mérőszámtól, valamint a szomszédos élőhelyek tulajdonságaitól.

Eredményeink egyértelműen mutatják, hogy a taxonómiai, funkcionális és filogenetikai diverzitási mintázatok nem feltétlenül esnek egybe (Erdős et al. 2023, Ho et al. 2023a, b). Ezért nem javasolható, hogy bármelyiket egy másik proxijaként használjuk. Ehelyett mindhárom diverzitás vizsgálata szükséges ahhoz, hogy jobban megérthessük az ökológiai közösségek működését.

A funkcionális diverzitás maga is három komponensre osztható: a *funkcionális gazdagság* (functional richness) a jellegek, mint dimenziók által képezett térnek azt a tartományát jelenti, amelyet egy adott közösség fajai kitöltenek; a *funkcionális egyenletesség* (functional evenness) azt mutatja meg, hogy ennek a tartománynak a kitöltése mennyire egyenletes; a *funkcionális divergencia* (functional divergence) pedig azt fejezi ki, hogy ezen térrész szélső részei mennyire vannak kitöltve (Mason et al. 2005, Pavoine és Bonsall 2011, Mammola et al. 2021). Korábbi kutatásaink a funkcionális divergenciára koncentráltak (ennek egyik mérőszáma a RaoQ index), de előzetes vizsgálataink azt mutatják, hogy a funkcionális gazdagság és a funkcionális egyenletesség értékes plusz információkkal szolgál és nem mutat azonos mintázatot a funkcionális divergenciával. Ezért **a funkcionális diverzitásnak ezt a két aspektusát is beépítjük jelenleg induló erdőssztyepp-kutatásainkba.**

A stressz-dominancia hipotézis szerint alacsony funkcionális diverzitás várható stresszelt környezetben, ahol csak a jellegek egy szűk köre biztosítja a túlélést, míg magasabb funkcionális diverzitás várható kevésbé stresszelt élőhelyeken, ahol az erős kompetíció csökkenti a nagyon hasonló jellegekkel rendelkező fajok együttélési lehetőségét (Weiher and Keddy 1995). Míg a kiskunsági eredményeink alátámasztani látszottak a stressz-dominancia-hipotézist (nagy funkcionális diverzitás az erdőkben, kis funkcionális diverzitás gyepekben), a Delibláti-homokpusztán talált mintázat egyértelműen ellentmond a hipotézisnek (alacsony funkcionális diverzitás erdőkben és gyepekben egyaránt) (Erdős et al. 2023, Ho et al. 2023b). Ez utóbbi azt mutatja, hogy a lombkorona nyitottsága és a domináns fafajok jellegei alapvetően befolyásolják a fás élőhelyek funkcionális diverzitását.

Kiemelkedő fontossága ellenére az erdő-gyep dinamika meglepően kevés figyelmet kapott az eurázsiai erdőssztyepppek esetében. A Kiskunság négy vizsgálati helyszínén az erdőborítás szignifikáns növekedését mutattuk ki (Erdős et al. 2024b). Ez jól egyezik egy másik kutatásunkkal, amely szerint a régió homoki gyepeiben 17 év során a *Populus alba* szignifikánsan gyakoribbá vált (Erdős et al. 2024c). A folyamat legvalószínűbb oka a legelés csökkenése vagy teljes elmaradása a XX. század során. Ennek értelmében a fás vegetáció terjedése nem más, mint az erdő regenerációja, és a folyamat addig tarthat, amíg az éghajlat és a talajviszonyok által lehetővé tett potenciális erdőborítás meg nem valósul. Érdekes módon egy korábbi légifotó-elemzésünk 60 éves vizsgálati periódusban szinte egyáltalán nem mutatott ki erdőborítás-növekedést (Erdős et al. 2015). Ennek magyarázata talán az lehet, hogy ebben a vizsgálatban egy olyan kis védett területet elemeztünk, ahol már 1885-től tilos volt a legeltetés, így az erdőborítás a vizsgálat kezdetéig talán már elérte a klimatikus-edafikus maximumot. **Jelenleg folyamatban levő kutatásunkban nemcsak egy kezdeti és egy végállapotról készült légifotókat hasonlítottunk össze, hanem légifotók sorozatát állítjuk össze 5-10 éves időbeli felbontásban. Ez az új kutatás nagyobb számú ismétléssel dolgozik és a tüzek hatását is számításba veszi, így remélhetőleg új ismeretekkel fog szolgálni a régió erdőssztyeppjeinek dinamikájáról.**

Hivatkozások

Bátori Z., Erdős L., Kelemen A., Deák B., Valkó O., Gallé R., Bragina T. M., Kiss P. J., Kröel-Dulay Gy., Tölgyesi Cs. (2018): Diversity patterns in sandy forest-steppes: a comparative study from the western and central Palaearctic. *Biodiversity and Conservation* 27: 1011–1030.

Breshears D. D. (2006): The grassland-forest continuum: Trends in ecosystem properties for woody plant mosaics? *Frontiers in Ecology and the Environment* 4: 96–104.

Breshears D. D., Rich P. M., Barnes F. J., Campbell K. (1997): Overstory-imposed heterogeneity in solar radiation and soil moisture in a semiarid woodland. *Ecological Applications* 7: 1201–1215.

Brudvig L. A., Asbjornsen H. (2009): The removal of woody encroachment restores biophysical gradients in Midwestern oak savannas. *Journal of Applied Ecology* 46: 231–240.

Chibilyov A. (2002): Steppe and forest-steppe. In: Shahgedanova M. (ed.): *The physical geography of northern Eurasia*. Oxford University Press, Oxford, pp. 248–266.

Chytrý M., Ermakov N., Danihelka J., Hajek M., Hájková P., Horsák M., Kočí M., Kubešová S., Lustyk P., Otýpková Z., Pelánková B., Valachovic M., Zelený, D. (2012): High species richness in hemiboreal forests of the northern Russian Altai, southern Siberia. *Journal of Vegetation Science* 23: 605–616.

Erdős L., Ambarlı D., Anenkhonov O. A., Bátori Z., Cserhalmi D., Kiss M., Kröel-Dulay Gy., Liu H., Magnes M., Molnár Zs., Naqinezhad A., Semenishchenkov Y. A., Tölgyesi Cs., Török P. (2018a): The

edge of two worlds: A new review and synthesis on Eurasian forest-steppes. *Applied Vegetation Science* 21: 345–362.

Erdős L., Bátori Z., Bede-Fazekas Á., Biró M., Darányi N., Magnes M., Pásztor L., Sengl P., Szitár K., Tölgyesi Cs., Kröel-Dulay Gy. (2019b): Trends in species composition and richness along a centre-to-periphery gradient in forest-steppes of the southern Carpathian Basin. *Tuexenia* 39: 357–375.

Erdős L., Gallé R., Körmöczi L., Bátori Z. (2013): Species composition and diversity of natural forest edges: edge responses and local edge species. *Community Ecology* 14: 48–58.

Erdős L., Ho K. V., Bátori Z., Kröel-Dulay Gy., Ónodi G., Tölgyesi Cs., Török P., Lengyel A. (2023): Taxonomic, functional, and phylogenetic diversity peaks do not coincide along a compositional gradient in forest-grassland mosaics. *Journal of Ecology* 111: 182–197.

Erdős L., Ho K. V., Bede-Fazekas Á., Kröel-Dulay G., Tölgyesi C., Bátori Z., Török P. (2024a): Environmental filtering is the primary driver of community assembly in forest–grassland mosaics: A case study based on CSR strategies. *Journal of Vegetation Science* 35: e13228.

Erdős L., Kröel-Dulay Gy., Bátori Z., Kovács B., Németh Cs., Kiss P. J., Tölgyesi Cs. (2018b): Habitat heterogeneity as a key to high conservation value in forest-grassland mosaics. *Biological Conservation* 226: 72–80.

Erdős L., Krstonošić D., Kiss P. J., Bátori Z., Tölgyesi Cs., Škvorc Ž. (2019a): Plant composition and diversity at edges in a semi-natural forest-grassland mosaic. *Plant Ecology* 220: 279–292.

Erdős L., Ónodi G., Ho K. V., Tanács E., Akinyi R. Q., Török P., Tölgyesi Cs., Bátori Z., Kröel-Dulay Gy. (2024c): Between-year weather difference and long-term environmental trends both contribute to observed vegetation changes in a plot resurvey study. *Ecology and Evolution* 14: e70244.

Erdős L., Ónodi G., Tölgyesi Cs., Kröel-Dulay Gy., Bátori Z., Aradi E., Török P., Ho K. V., Puspitasari I., Körmöczi L. (2024b): Forest encroachment in Eastern European forest-steppes at a decadal time scale. *Journal of Plant Ecology* 17: rtae086.

Erdős L., Szitár K., Öllerer K., Ónodi G., Kertész M., Török P., Baráth K., Tölgyesi Cs., Bátori Z., Somay L., Orbán I., Kröel-Dulay Gy. (2021): Oak regeneration at the arid boundary of the temperate deciduous forest biome: insights from a seeding and watering experiment. *European Journal of Forest Research* 140: 589–601.

Erdős L., Tölgyesi Cs., Cseh V., Tolnay D., Cserhalmi D., Körmöczi L., Gellény K., Bátori Z. (2015): Vegetation history, recent dynamics and future prospects of a Hungarian sandy forest-steppe reserve: forest-grassland relations, tree species composition and size-class distribution. *Community Ecology* 16: 95–105.

Erdős L., Tölgyesi Cs., Horzse M., Tolnay D., Hurton Á., Schulcz N., Körmöczi L., Lengyel A., Bátori Z. (2014): Habitat complexity of the Pannonian forest-steppe zone and its nature conservation implications. *Ecological Complexity* 17: 107–118.

Erdős L., Török P., Szitár K., Bátori Z., Tölgyesi Cs., Kiss P. J., Bede-Fazekas Á., Kröel-Dulay Gy. (2020): Beyond the forest-grassland dichotomy: the gradient-like organization of habitats in forest-steppes. *Frontiers in Plant Science* 11: 236.

Erdős L., Török P., Veldman J. W., Bátori Z., Bede-Fazekas Á., Magnes M., Kröel-Dulay Gy., Tölgyesi Cs. (2022): How climate, topography, soils, herbivores, and fire control forest–grassland coexistence in the Eurasian forest-steppe. *Biological Reviews* 97: 2195–2208.

- Ho K. V., Čuk M., Čarni A., Vukov D., Ilić M., Erdős L. (2025): High light availability offsets low naturalness regarding diversity but cannot compensate for reduced ecological value: A case study of near-natural forests and tree plantations in Serbia. *Journal of Forest Science* 71: 23-39.
- Ho K. V., Čuk M., Šikuljak T., Kröel-Dulay Gy., Bátori Z., Tölgyesi Cs., Fűrész A., Török P., Hábcenyus A. A., Hegyesi A., Coşgun L. Z., Erdős L. (2023b): Forest edges revisited: species composition, edge-related species, taxonomic, functional, and phylogenetic diversity. *Global Ecology and Conservation* 46: e02625.
- Ho K. V., Kröel-Dulay Gy., Tölgyesi Cs., Bátori Z., Tanács E., Kertész M., Török P., Erdős L. (2023a): Non-native tree plantations are weak substitutes for near-natural forests regarding plant diversity and ecological value. *Forest Ecology and Management* 531: 120789.
- Ho K. V., Süle G., Kovács B., Erdős L. (2024): Strong differences in microclimate among the habitats of a forest-steppe ecosystem. *Időjárás* 128: 1–26.
- House J. I., Archer S., Breshears D. D., Scholes R. J. (2003): Conundrums in mixed woody-herbaceous plant systems. *Journal of Biogeography* 30: 1763–1777.
- Mammola S., Carmona C. P., Guillaume T., Cardoso P. (2021): Concepts and applications in functional diversity. *Functional Ecology* 35: 1869–1885.
- Mason N. W., Mouillot D., Lee W. G., Wilson J. B. (2005): Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111: 112–118.
- Mogashoa R., Dlamini P., Gxasheka M. (2021): Grass species richness decreases along a woody plant encroachment gradient in a semi-arid savanna grassland, South Africa. *Landscape Ecology* 36: 617–636.
- Ónodi G., Botta-Dukát Z., Winkler D., Rédei T. (2022): Endangered lowland oak forest steppe remnants keep unique bird species richness in Central Hungary. *Journal of Forestry Research* 33: 343–355.
- Pavoine S., Bonsall M. B. (2011): Measuring biodiversity to explain community assembly: A unified approach. *Biological Reviews* 86: 792–812.
- Pogue D. W., Schnell G. D. (2001): Effects of agriculture on habitat complexity in a prairie-forest ecotone in the Southern Great Plains of North America. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 87: 287–298.
- Riginos C., Grace J. B., Augustine D. J., Young T. P. (2009): Local versus landscape-scale effects of savanna trees on grasses. *Journal of Ecology* 97: 1337–1345.
- Sankaran M., Ratnam J., Hanan N. P. (2004): Tree–grass coexistence in savannas revisited—insights from an examination of assumptions and mechanisms invoked in existing models. *Ecology Letters* 7: 480–490.
- Török P., Bede-Fazekas Á., Erdős L. (2025): European steppes and forest-steppes. In: Demolin-Leite G. L. (ed.): *Terrestrial biomes: Global biome conservation and global warming impacts on ecology and biodiversity*. Academic Press (in press).
- Weihner E., Keddy P. A. (1995): Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos* 74: 159–164.

Az értekezés alapjául szolgáló publikációk

Erdős L., Ambarlı D., Anenkhonov O. A., Bátori Z., Cserhalmi D., Kiss M., Kröel-Dulay Gy., Liu H., Magnes M., Molnár Zs., Naqinezhad A., Semenishchenkov Y. A., Tölgyesi Cs., Török P. (2018a): The edge of two worlds: A new review and synthesis on Eurasian forest-steppes. *Applied Vegetation Science* 21: 345-362. **Q1, IF: 3,568**

Erdős L., Ho K. V., Bátori Z., Kröel-Dulay Gy., Ónodi G., Tölgyesi Cs., Török P., Lengyel A. (2023): Taxonomic, functional, and phylogenetic diversity peaks do not coincide along a compositional gradient in forest-grassland mosaics. *Journal of Ecology* 111: 182–197. **D1, IF: 5,3**

Erdős L., Ho K. V., Bede-Fazekas Á., Kröel-Dulay G., Tölgyesi C., Bátori Z., Török P. (2024a): Environmental filtering is the primary driver of community assembly in forest–grassland mosaics: A case study based on CSR strategies. *Journal of Vegetation Science* 35: e13228. **Q1, IF₂₀₂₃: 2,2**

Erdős L., Kröel-Dulay Gy., Bátori Z., Kovács B., Németh Cs., Kiss P. J., Tölgyesi Cs. (2018b): Habitat heterogeneity as a key to high conservation value in forest-grassland mosaics. *Biological Conservation* 226: 72-80. **D1, IF: 4,451**

Erdős L., Krstonošić D., Kiss P. J., Bátori Z., Tölgyesi Cs., Škvorc Ž. (2019a): Plant composition and diversity at edges in a semi-natural forest-grassland mosaic. *Plant Ecology* 220: 279-292. **Q1, IF: 1,509**

Erdős L., Ónodi G., Tölgyesi Cs., Kröel-Dulay Gy., Bátori Z., Aradi E., Török P., Ho K. V., Puspitasari I., Körmöczy L. (2024b): Forest encroachment in Eastern European forest-steppes at a decadal time scale. *Journal of Plant Ecology* 17: rtae086. **Q1, IF₂₀₂₃: 3,0**

Erdős L., Sztár K., Öllerer K., Ónodi G., Kertész M., Török P., Baráth K., Tölgyesi Cs., Bátori Z., Somay L., Orbán I., Kröel-Dulay Gy. (2021): Oak regeneration at the arid boundary of the temperate deciduous forest biome: insights from a seeding and watering experiment. *European Journal of Forest Research* 140: 589-601. **Q1, IF: 3,140**

Erdős L., Török P., Veldman J. W., Bátori Z., Bede-Fazekas Á., Magnes M., Kröel-Dulay Gy., Tölgyesi Cs. (2022): How climate, topography, soils, herbivores, and fire control forest–grassland coexistence in the Eurasian forest-steppe. *Biological Reviews* 97: 2195-2208. **D1, IF: 10,0**

Ho K. V., Čuk M., Škuljak T., Kröel-Dulay Gy., Bátori Z., Tölgyesi Cs., Fűrész A., Török P., Hábczyus A. A., Hegyesi A., Coşgun L. Z., Erdős L. (2023b): Forest edges revisited: species composition, edge-related species, taxonomic, functional, and phylogenetic diversity. *Global Ecology and Conservation* 46: e02625. **Q1, IF: 3,5**

Ho K. V., Kröel-Dulay Gy., Tölgyesi Cs., Bátori Z., Tanács E., Kertész M., Török P., Erdős L. (2023a): Non-native tree plantations are weak substitutes for near-natural forests regarding plant diversity and ecological value. *Forest Ecology and Management* 531: 120789. **D1, IF: 3,7**

A jelölt további, az értekezéshez közvetlenül kapcsolódó publikációi

Bátori Z., Erdős L., Kelemen A., Deák B., Valkó O., Gallé R., Bragina T. M., Kiss P. J., Kröel-Dulay Gy., Tölgyesi Cs. (2018): Diversity patterns in sandy forest-steppes: a comparative study from the western and central Palaearctic. *Biodiversity and Conservation* 27: 1011–1030. **Q1, IF:** 3,142

Bede-Fazekas Á., Török P., Erdős L. (2023): Empirical delineation of the forest-steppe zone is supported by macroclimate. *Scientific Reports* 13: 17379. **D1, IF:** 3,8

Erdős L., Bátori Z., Bede-Fazekas Á., Biró M., Darányi N., Magnes M., Pásztor L., Sengl P., Szitár K., Tölgyesi Cs., Kröel-Dulay Gy. (2019b): Trends in species composition and richness along a centre-to-periphery gradient in forest-steppes of the southern Carpathian Basin. *Tuexenia* 39: 357–375. **Q3, IF:** 1,0

Erdős L., Gallé R., Körmöczi L., Bátori Z. (2013): Species composition and diversity of natural forest edges: edge responses and local edge species. *Community Ecology* 14: 48–58. **Q2, IF:** 1,2

Erdős L., Ónodi G., Ho K. V., Tanács E., Akinyi R. Q., Török P., Tölgyesi Cs., Bátori Z., Kröel-Dulay Gy. (2024c): Between-year weather difference and long-term environmental trends both contribute to observed vegetation changes in a plot resurvey study. *Ecology and Evolution* 14: e70244. **Q1, IF₂₀₂₃:** 2,3

Erdős L., Tölgyesi Cs., Cseh V., Tolnay D., Cserhalmi D., Körmöczi L., Gellény K., Bátori Z. (2015): Vegetation history, recent dynamics and future prospects of a Hungarian sandy forest-steppe reserve: forest-grassland relations, tree species composition and size-class distribution. *Community Ecology* 16: 95–105. **Q2, IF:** 1,019

Erdős L., Tölgyesi Cs., Horzse M., Tolnay D., Hurton Á., Schulcz N., Körmöczi L., Lengyel A., Bátori Z. (2014): Habitat complexity of the Pannonian forest-steppe zone and its nature conservation implications. *Ecological Complexity* 17: 107–118. **Q2, IF:** 1,931

Erdős L., Török P., Szitár K., Bátori Z., Tölgyesi Cs., Kiss P. J., Bede-Fazekas Á., Kröel-Dulay Gy. (2020): Beyond the forest-grassland dichotomy: the gradient-like organization of habitats in forest-steppes. *Frontiers in Plant Science* 11: 236. **D1, IF:** 5,753

Ho K. V., Čuk M., Čarni A., Vukov D., Ilić M., Erdős L. (2025): High light availability offsets low naturalness regarding diversity but cannot compensate for reduced ecological value: A case study of near-natural forests and tree plantations in Serbia. *Journal of Forest Science* 71: 23-39. **Q2, IF₂₀₂₃:** 1.1

Ho K. V., Süle G., Kovács B., Erdős L. (2024): Strong differences in microclimate among the habitats of a forest-steppe ecosystem. *Időjárás* 128: 1–26. **Q4, IF₂₀₂₃:** 0,8

Török P., Bede-Fazekas Á., Erdős L. (2025): European steppes and forest-steppes. In: Demolin-Leite G. L. (ed.): *Terrestrial biomes: Global biome conservation and global warming impacts on ecology and biodiversity*. Academic Press (in press).

The importance of heterogeneity in Eurasian forest-steppes from the continental to the local scale

Theses

dr. László Erdős

Institute of Ecology and Botany, HUN-REN Centre for Ecological Research

Department of Ecology, University of Debrecen

2025

Near the inn a dwarfish poplar-wood's found,
Yellows in sand by weeds decorated;
Here lives in its nest the screaming falcon,
By the swarm of kids but undisturbed.

Here is growing woebegone feather-grass
And globe-thistle's proliferous blue bloom;
At its refreshing stem at midday heat
Small lizards find site to have a rest soon.

Sándor Petőfi: The Great Plain (excerpt; translated by Ottó Tomschey)

Introduction

According to the forest-grassland continuum concept, several terrestrial ecosystems fall somewhere in the middle range between closed-canopy forests and treeless grasslands (Breshears 2006). Such semi-open ecosystems cover a considerable proportion of the Earth's terrestrial surface (House et al. 2003). In these ecosystems, where structurally and compositionally strongly different habitats are found in close proximity, heterogeneity is of crucial importance. Accordingly, heterogeneity has received ample scientific attention in tropical and subtropical savannas (e.g., Sankaran et al. 2004, Riginos et al. 2009, Mogashoa et al. 2021) and in the North American prairie-forest ecotone (e.g., Breshears et al. 1997, Pogue and Schnell 2001, Brudvig and Asbjornsen 2009). In contrast, spatial heterogeneity has been understudied in Eurasian forest-steppes, despite their enormous ecological and conservation importance (e.g., Chibilyov 2002, Chytrý et al. 2012, Erdős et al. 2018a, 2022).

The general aims of this work are (1) to provide a broad-scale synthesis of Eurasian forest-steppes, (2) understand how the permanent coexistence of forest and grassland vegetation is possible, (3) describe habitat heterogeneity at the local scale and examine its conservation implications, with particular emphasis on diversity patterns, and (4) offer a very basic insight into the temporal dynamics of forest-steppe ecosystems at a decadal time scale.

The edge of two worlds: A new review and synthesis on Eurasian forest-steppes (Erdős et al. 2018a)

Despite their enormous scientific, conservation, and economic importance, knowledge on Eurasian forest-steppes is scattered. Syntheses are scarce, and most of them have been conducted at national or regional scales, while the few continental-scale overviews did not take into account the forest-steppes of the Middle East and the Tian Shan-Pamir ranges. The aim of this work was to prepare a synthetic overview of Eurasian forest-steppes, to provide a definition of the term 'forest-steppe,' to delineate the biome, and to delineate and characterise the main forest-steppe regions.

We define forest-steppes as follows: forest-steppes are natural or near-natural vegetation complexes of arboreal and herbaceous components, typically distributed in a mosaic pattern, in the temperate zone (excluding the Mediterranean), where the coexistence of forest and grassland is enabled primarily by the semi-humid to semi-arid climate, complemented by biotic (e.g., grazing) and abiotic (e.g., topography) factors operating at multiple scales. The arboreal cover (with a minimum height of 2 m) is 10–70% across the whole mosaic. The vascular vegetation cover within the grassland component is at least 10%. This definition includes a latitudinal forest-steppe zone extending from eastern Central Europe to the Far East near the Pacific coast, and a southern belt, which, in most cases, is an altitudinal zone in mountain regions from the Middle East to China.

Relying on a combination of previously published material, expert knowledge, and climate data of selected meteorological stations, we defined, delineated, and characterised the main forest-steppe regions based on four criteria: floristic composition, physiognomy, relief, and climate. These regions are as follows: **Region A** (Southeast Europe: the Carpathian Basin, the Lower Danube Plain, and Inner Thrace); **Region B** (East Europe: the southern part of the East European Plain); **Region C** (North Caucasus and Crimea); **Region D** (plains and hills of West Siberia and North Kazakhstan); **Region E** (Inner Asia: mountain ranges from the Altai Mts to Inner Mongolia); **Region F** (Far East: West Manchuria, the southern parts of the Greater Khingan Range, the eastern parts of the Chinese Loess Plateau, the Amur and the Khanka Lowlands, and southwest Sihote Alin); **Region G** (Middle East:

mountain regions from Anatolia to the Hindu Kush); **Region H** (Central Asia and southwestern Inner Asia: mountains from the Pamir to the Helan ranges); and **Region I** (Eastern Tibetan Plateau).

How climate, topography, soils, herbivores, and fire control forest–grassland coexistence in the Eurasian forest-steppe (Erdős et al. 2022)

To understand the drivers of the coexistence of the woody and herbaceous vegetation in the Eurasian forest-steppe, we developed a series of conceptual models, the first of which focuses on mean macroclimate, while the next models add climate variability, topography, soils, herbivory, fire, and feedback mechanisms.

According to the **Mean Climate Model**, climatic harshness (defined as the combination of aridity and annual temperature range) generally increases from north to south, and from the peripheral western and eastern areas to the more central parts of Eurasia. Ample evidence shows that the vitality of both the forest and the grassland component decreases along this gradient, and that the decrease in forest vitality is steeper. Where the forest and grassland vitality curves intersect, forest gives way to grassland, predicting a rather sharp transition between forest and steppe.

The **Zonal Model** includes interannual variations in precipitation and temperature. Wet periods are favourable for tree recruitment, while dry periods favour grasslands. Thus, both forest and grassland vitalities may be lower or higher according to the actual conditions of the given period. Consequently, this model expands the climatically determined intersection *point* into a *zone* where neither the forest nor the grassland component is more vital than the other on a permanent basis, resulting in forest–grassland coexistence in a mosaic pattern.

The **Climatic–Topographic–Edaphic Model** points out that variations in topography and soil can modify the vitality of forests and grasslands. Topography and soil *influence the quantity and exact distribution* of forest and grassland patches *within* the climatically determined forest-steppe zone, but the mosaic itself would exist even on a completely flat surface with homogeneous soil. *Beyond* this climatically determined forest-steppe zone, topography and soil are *essential* for the formation and maintenance of forest-steppe by locally reversing forest and grassland vitality. Without these reversals due to specific circumstances, there would be no mosaic at all.

The **Climatic–Topographic–Edaphic–Herbivore–Fire Model** adds to the previous model by pointing out that wildfires, as well as the activity of browsing and grazing mammals alongside some herbivorous insects, constrain the extension of forests. Thus, forest vitality is reduced, and grasslands can occupy areas that climatically would be appropriate to support forests. Similar to topography and soil, herbivory and fire are able to *modify* forest–grassland proportions anywhere in the forest-steppe, but are *essential* to maintain the mosaic near the less harsh end of the climatic harshness gradient.

Vegetation feedbacks contribute to long-term forest-grassland coexistence, as they reinforce herbaceous dominance in grassland patches and tree dominance in forest patches through competition, and through the modification of microclimate as well as fire frequency and intensity.

Our conceptual models explain how the coexistence of forest and grassland is possible in the Eurasian forest-steppe as a net result of multiple drivers. The use of this framework may help to identify the relative importance of each driver in a given region, which may support a better understanding of forest-steppe patterns and processes, and can eventually contribute to the improvement of conservation and restoration strategies.

Taxonomic, functional, and phylogenetic diversity peaks do not coincide along a compositional gradient in forest-grassland mosaics (Erdős et al. 2023)

This study aimed to examine how species composition as well as taxonomic, functional and phylogenetic diversity vary in different woody and herbaceous habitat types in sandy forest-steppes. Using 494 plots scattered across 13 sites in the Kiskunság Sand Ridge, the following eight habitats were sampled: large poplar-juniper forest patches, medium poplar-juniper forest patches, small poplar-juniper forest patches, north-facing forest edges, south-facing forest edges, closed perennial grasslands, open perennial grasslands, and open annual grasslands. NMDS was performed and the diagnostic species were identified for each habitat. For each plot, the following variables were calculated: species richness, Shannon diversity, functional diversity (standardised effect size of Rao's quadratic entropy, based on a combination of nine traits, and also for the individual traits separately), and phylogenetic diversity (again standardised effect size of Rao's quadratic entropy, for all species and also for angiosperms only). The habitats were statistically compared based on the above variables.

A clear gradient in species composition was revealed, ranging from large forest patches through smaller-sized forest patches and edges to closed and then open grasslands. This gradient may partly reflect the ability of the vegetation to modify its environment: forest patches reduce environmental harshness, but this ability likely decreases with decreasing forest patch size. Differences in topography and disturbance regime may be responsible for the compositional gradient among the grassland habitats.

North-facing edges had the highest species richness, followed by south-facing edges. Shannon diversity was high at edges, but also high in open annual and open perennial grasslands. North-facing forest edges and closed perennial grasslands had the highest number of significant diagnostic species. Overall functional diversity (based on all nine traits) was significantly higher in woody habitats (i.e., forests and edges) than in grasslands. The analysis of functional diversity for single traits showed that this pattern was mainly driven by the traits flowering time, seed dispersal, reproduction type, plant height, and seed mass. Strong competition for light in forests results in a multilayered structure, leading to high functional diversity of mean plant height, which in turn may have cascading effects on other traits. Woody habitats had significantly higher phylogenetic diversity than grasslands, which is probably explained by the evolutionarily old age of forest habitats compared to grasslands. Phylogenetic diversity showed a peak near the middle of the gradient if all species were considered, but the peak disappeared when non-angiosperms were excluded, indicating the effect of *Juniperus communis*, which typically prefers edges and small forest patches. The results emphasise that patterns of taxonomic diversity do not necessarily coincide with those of functional and phylogenetic diversities. The high functional and phylogenetic diversity of large forest patches is particularly noteworthy, given the low taxonomic diversity of this habitat type.

Environmental filtering is the primary driver of community assembly in forest–grassland mosaics: A case study based on CSR strategies (Erdős et al. 2024a)

The aim of this work was to reveal the dominant strategies of the vegetation types of sandy forest-steppes, and infer their assembly processes. Using 494 plots scattered across 13 sites in the Kiskunság Sand Ridge, the following eight habitats were sampled: large poplar-juniper forest patches, medium patches of the same forest type, small patches of this forest type, north-facing forest edges, south-facing forest edges, closed perennial grasslands, open perennial grasslands, and open annual grasslands. Relying on the CSR framework, the strategy of the plant species was determined by calculating separate C, S, and R values for each species, based on three leaf traits: leaf area, leaf dry matter content, and

specific leaf area. Mean strategies per plot were then calculated from both unweighted (i.e., presence-absence) and square-root-transformed cover-weighted data. A DCA ordination was carried out and linear regression was used between the first DCA scores and each strategy, interpreting the scores of the first DCA axis as a compositional gradient.

Each habitat type studied in the present work was dominated by the stress-tolerator strategy, indicating the prominent role of environmental filtering. This probably reflects the harsh environmental conditions prevailing in the sandy forest-steppes of the region. While the stress-tolerator strategy was the most important strategy in all habitats, its importance decreased from the open annual grasslands to the largest forest patches. In contrast, the competitor strategy showed an opposite trend. This suggests that the forests of the study region are less harsh and more productive than grasslands, while forest edges have intermediate environments. Thus, in line with ecological theory and some earlier studies, our results suggests that a shift in the importance of abiotic versus biotic factors can be expected along productivity gradients: abiotic constraints become more important toward the harsh end, while the importance of competition increases toward the more productive end of the gradient. The R strategy played the most important role in the open annual grassland, indicating a relatively high level of disturbance in this habitat.

Habitat heterogeneity as a key to high conservation value in forest-grassland mosaics (Erdős et al. 2018b)

Our aim in this study was to examine how individual habitats of forest-steppes contribute to the overall conservation value of the entire mosaic. A total of 90 plots, spread across three sites in the Kiskunság Sand Ridge, was used to sample the following six habitat types: large poplar-juniper forest patches, medium poplar-juniper forest patches, small poplar-juniper forest patches, north-facing forest edges, south-facing forest edges, and open perennial grasslands. Microclimate variables and soil moisture content were measured in 30 plots at one site. We conducted an NMDS ordination, identified the diagnostic species of the habitats, and calculated the following variables for each plot: species richness, Shannon diversity, the number of species with special conservation relevance (protected, endemic, red-listed, and specialist species), and mean naturalness. Tree size-class distribution was studied using 5 cm diameter classes. The relationships between environmental variables and vegetation were studied with distance-based redundancy analysis.

All habitats had at least some diagnostic species. In particular, large and medium forests contained many native shrubs that were rare in the other habitats. North-facing forest edges had the highest species richness, followed by south-facing edges, while there were no significant differences among the Shannon diversities of the studied habitats. Both the per plot number of species with special conservation importance and habitat naturalness were the largest in the grasslands. The recruitment of native trees occurred mostly at south-facing edges, while large individuals of native tree species were found primarily in large and medium forest patches. Forest patches proved to be able to lessen environmental harshness and reduce the daily fluctuations in microclimate.

Our results clearly show that all studied habitats deserve special consideration in conservation, as all of them contribute considerably to the overall value of the whole mosaic. This work calls for an integrated view of forest-steppes, as the presence of grasslands, variously-sized forest patches, and forest edges with different orientations is a key to the high conservation value of these ecosystems.

Plant composition and diversity at edges in a semi-natural forest-grassland mosaic (Erdős et al. 2019a)

This study investigated the species composition, diversity, and ecological indicator values of forest edges in relation to the neighbouring forest and grassland interiors in a semi-natural mosaic ecosystem. The study was performed on a south-facing slope of the Samobor Mountains (Croatia), where the following four habitats were sampled with a total of 80 plots: forest interior, north-facing forest edge, south-facing forest edge, and grassland interior. A DCA ordination was performed, diagnostic species of the four habitats were identified, and the four habitats were compared according to species number, Shannon diversity, the mean ecological indicator values for soil moisture, light availability, and nutrient supply, and the phytosociological preferences of the component species.

Forest plots and grassland plots formed two clearly separated groups based on their species composition, and edge plots formed the third group in a transitional position (the north and the south-facing edge habitats overlapped considerably). All four habitats, including edges, had their own diagnostic species. Also, the frequency distribution of the phytosociological preference groups differed significantly among edges and habitat interiors. Thus, treating edges as unique communities in their own right seems to be justified.

We confirmed the existence of edge-species (i.e., edge-related species that are rare in habitat interiors). However, species that are regarded as edge-related in the regional phytosociological literature were poorly represented among the significant edge diagnostic species revealed in this work, indicating that regionally identified edge species do not necessarily correspond to the edge species found at a specific site.

Both the total (pooled) and the per-plot species richness was the highest at north-facing edges, while this was not the case for south-facing edges. Regarding Shannon diversity, north-facing edges were not more diverse than grasslands, while south-facing edges did not significantly differ from any other habitat under study. This suggests that increased diversity at edges is not a general phenomenon and may depend on edge orientation, the scale of the study, as well as the diversity metric applied.

Forests had higher moisture and nutrient supply indicator values and lower light availability values than grasslands, while edges were mostly intermediate. No significant differences could be detected between north- and south-facing edges regarding mean indicator values.

Non-native tree plantations are weak substitutes for near-natural forests regarding plant diversity and ecological value (Ho et al. 2023a)

This study intended to compare the species composition, diversity, and ecological value of near-natural forests with those of various types of tree plantations (native deciduous, non-native evergreen, and non-native deciduous). The vegetation was sampled using a total of 175 plots scattered in 9 sites of the Kiskunság Sand Ridge, in the following four habitat types: near-natural *Populus alba* forests, plantations of the native *P. alba*, plantations of the non-native *Pinus nigra*, and plantations of the non-native *Robinia pseudoacacia*. An NMDS ordination was performed and the diagnostic species of the four habitats were identified. For each plot, the following variables were calculated: number of native species; number of non-native species; Shannon diversity; functional diversity (Rao's quadratic entropy based on nine traits); phylogenetic diversity (also Rao's quadratic entropy); and mean naturalness. A Venn-diagram was prepared to show how species with special conservation importance are distributed among the four habitat types.

Significant compositional differences among the four habitat types were revealed, which may partly be explained by the differences in management between the near-natural forests (with no forestry) on the one hand, and all other types (plantations with forestry) on the other hand. In addition, the dominant tree species might have altered their environment (e.g., soil, microclimate) in a way that has affected the species composition of the habitat. All of the diagnostic species of near-natural forests were native, and many of them were shrubs. In contrast, there were many weeds and non-natives among the diagnostic species of the plantations. These differences may have serious consequences regarding ecological functions.

Near-natural forests proved to be ecologically more valuable than any of the studied plantations due to a combination of the high number of native and low number of non-native species, as well as high Shannon diversity, functional and phylogenetic diversity and naturalness, and the high number of protected, red-listed, and endemic species. Among the three plantations included in this study, *Populus alba* plantations proved to be the most valuable option in most respects, although they had the highest number of non-native species. Plantations of non-native trees, especially *Robinia* plantations, performed poorly in most respects.

Oak regeneration at the arid boundary of the temperate deciduous forest biome: insights from a seeding and watering experiment (Erdős et al. 2021)

The objective of this study was to understand the effects of different habitats (forest interior, forest edge, and grassland) and watering on pedunculate oak seedling emergence and early seedling performance in a forest-steppe ecosystem. Acorns were planted in forest interiors, at forest edges, and in grasslands. Half of the acorns received ambient precipitation (control), while the other half received additional watering. Seedling emergence, survival, and performance (height and number of leaves), as well as soil water content was measured regularly.

Watering significantly increased soil moisture content in all three habitats shortly after watering, although this effect remained detectable after ca. 2 weeks only in the forest interior habitat. Seedling emergence rate and seedling survival were low in grassland habitats, and were significantly higher at forest edges and in forest interiors, and these latter two habitats did not differ significantly from each other in these respects. Water addition affected neither emergence rate nor seedling survival. Due to the very low seedling survival in the grassland habitat (no surviving individual after four years), seedling performance was compared between the forest interior and the forest edge habitats. Minor or no differences were found between the seedling performance in forest interiors and at forest edges. Watering had no effect on seedling performance. Seedlings grew very little during the four years of the study.

In contrast to the deciduous forest biome, where pedunculate oak most often regenerates in open or semi-open habitats, seedling emergence and survival were extremely low in the grassland habitat in our study. No negative effect of the forest interiors compared to forest edges could be detected on seedling numbers and performance, despite previous studies emphasising the very low shade tolerance of oak seedlings. We conclude that patterns of early oak regeneration differ between forest-steppes and the deciduous forest biome, probably because there is a shift from light limitation in the deciduous forest biome to other limiting factors in forest-steppes.

Forest edges revisited: species composition, edge-related species, taxonomic, functional, and phylogenetic diversity (Ho et al. 2023b)

The aim of this study was to compare the species composition and diversity of edge habitats to those of the forest and grassland interiors in forest-steppe ecosystems. Four habitats (forest interior, north-facing forest edge, south-facing forest edge, and grassland) were sampled at one site in the Kiskunság Sand Ridge (Hungary), and another site in the Deliblato Sands (Serbia). NMDS ordinations were conducted and diagnostic species of the habitats were identified. For each plot, we calculated species richness, Shannon diversity, functional diversity (standardised effect size of Rao's quadratic entropy, based on a combination of nine traits, and also for the individual traits separately), and phylogenetic diversity (also standardised effect size of Rao's quadratic entropy, for all species and also for angiosperms only).

The species composition of edges was distinct from both forest and grassland interiors at both sites. Although north-facing and south-facing edges overlapped considerably, they were still significantly different. All habitats had some diagnostic species that were rare in other habitats. All this reinforces that the contact of forests and grasslands results in the emergence of a habitat that deserves scientific attention in its own right.

Forest interiors had the lowest per-plot species richness at both sites. In the Kiskunság, north-facing edges had the highest per-plot species richness, while the species richness of south-facing edges and grasslands was intermediate. Surprisingly, there was no significant difference between the species richness of edges and that of grasslands in the Deliblato. Patterns of Shannon diversity were generally similar to the patterns of species richness at both sites. Thus, increased taxonomic diversity at edges compared to habitat interiors (usually referred to as 'edge effect') is not a general phenomenon and depends on the characteristics of the two adjoining communities. The overall functional diversity was significantly higher in woody habitats (i.e., in forest patches and at edges) than in grasslands in the Kiskunság, while it did not differ among the four habitat types in the Deliblato. Woody habitats of the Kiskunság had higher functional diversity than those of the Deliblato, but the grasslands of the two sites did not differ in this respect. The low overall functional diversity of woody habitats in the Deliblato contradicts the stress-dominance hypothesis, which predicts high functional diversity in forests due to less harsh environmental factors. Our study suggests that canopy openness and traits of the dominant trees have a profound influence on the functional diversity of woody habitats. Phylogenetic diversity was higher in forests and at edges than in grasslands at both sites when all species were considered, and also when only angiosperms were included, likely reflecting the longer evolutionary history of forests compared to grasslands.

Forest encroachment in Eastern European forest-steppes at a decadal time scale (Erdős et al. 2024b)

Our goal in this study was to find out whether and how the forest proportion and the number of forest patches have changed in forest-steppe ecosystems at a decadal time scale. Four study sites were selected, for which detailed information on land-use history was available and for which a period of at least 20 years free of major human interventions could be reliably identified. For the analysis on forest-grassland dynamics, we used old aerial photos that were taken shortly after the beginning of the intervention-free interval, and recent photos taken before the end of the intervention-free period.

The area covered by forest significantly increased in all study sites. This fits worldwide observations on current woody encroachment in several forest-grassland mosaics. Although increasing temperature and rising atmospheric CO₂ level may have a positive influence on forests, we think a more likely

explanation for the current forest encroachment is grazing abandonment or reduction. In forest-steppes, grazing is able to constrain woody plant encroachment. When grazing pressure decreases or ceases, forests are released and can invade grasslands until the potential forest cover defined by climate and soil is reached.

The number of forest patches significantly decreased at two sites, increased at one site, while no significant change was detected at the fourth site. This indicates that forest encroachment can happen in two different ways: new forest patches can emerge in the grassland (typically at sites with low initial forest cover), and existing forest patches can extend and coalesce (typically at sites with higher initial forest cover).

Summary, conclusions, and outlook

Forest-steppes are natural or near-natural complexes of arboreal and herbaceous components in the temperate zone, where the coexistence of forest and grassland is enabled by climate, topography, soil, herbivory, fire, and feedback loops (Erdős et al. 2018a).

We delineated the forest-steppes of Eurasia, and then we divided it into nine regions, based on floristic composition, physiognomy, relief, and climate (Erdős et al. 2018b).

The results presented in this work suggest that a holistic view is necessary for a correct understanding of Eurasian forest-steppes, with simultaneous consideration of the various forest, grassland, and edge components (Erdős et al. 2018b, 2019a, 2021, 2023, Ho et al. 2023b). Each component deserves specific attention in its own right, and each contributes differently to the overall mosaic (also see Erdős et al. 2014, 2015, Bátori et al. 2018). At the plot scale, edges (especially north-facing ones), and, in some cases, closed grasslands support high species richness, while phylogenetic diversity is high in all woody habitats (forests and edges). Functional diversity is the greatest in open-canopied forest patches and at edges with a not too dense shrub layer. Several native shrub species are concentrated in large and medium forest patches. Open perennial grasslands have the best naturalness state and contain the most species with special conservation importance. Edges proved to be important habitats for the regeneration of native tree species.

Both the analysis of ecological indicator values and instrumental measurements show that forest patches can lessen environmental harshness (Erdős et al. 2018b, 2019a, 2021, also see Erdős et al. 2014, 2020, Ho et al. 2024). This may be one reason why a recent study found that the species richness of large and medium forest patches seems to be generally less sensitive to increasing macroclimatic aridity than the richness of other habitats (Erdős et al. 2019b).

All the above works show that, instead of focusing on one or a few components, conservation management actions and ecological restoration projects should encourage the heterogeneity of natural and near-natural habitat types in forest-steppe ecosystems. Forest-steppes should be viewed as consisting of a variety of habitats (forest patches of different sizes, differently exposed forest edges, and various types of grasslands) that form a compositional gradient, which corresponds to gradients of multiple environmental factors (Erdős et al. 2020). Our studies have focused on forest-steppes where forest patches are dominated by *Populus alba* (or *Tilia tomentosa* in the Deliblato). **Although similar ecosystems with *Quercus robur* are rare in the region (Ónodi et al. 2022), we plan to include these oak forest-steppes in our studies, using the same methodology, which will effectively complement our earlier studies outlined above.**

Tree plantations are weak substitutes for near-natural forests in the sandy forest-steppe ecosystems under study, although plantations of the native *Populus alba* perform better in most respects and thus are of

higher ecological and nature conservation value than plantations of the non-native *Pinus nigra* and *Robinia pseudoacacia* (Ho et al. 2023a). We conclude that the establishment of new plantations of non-native tree species in the study region is undesirable from an ecological point of view. We reached the same conclusion based on our recent study in the Deliblato Sands, Serbia (Ho et al. 2025), and we believe that this applies to other forest-steppe and steppe regions as well (Török et al. 2025).

We provided important information to re-consider the edge effect hypothesis, which expects forest edges to have high species richness because they contain species from both adjacent habitats (forest and grassland), as well as their own species (Erdős et al. 2018b, 2019a, 2023). Our work has shown that edges do in fact have their own species, although these do not necessarily coincide with species that are treated as edge-related in regional phytocoenological works (also see Erdős et al. 2013). However, while plot-level species richness was usually higher at forest edges than in forest and grassland interiors, this was not always the case (and even less so for Shannon diversity). This suggests that the edge-effect hypothesis is too simplistic, and patterns of taxonomic diversity may also depend on edge orientation, study scale, the diversity metric applied, and the characteristics of the adjacent habitats.

Our results have clearly shown that patterns of taxonomic, functional, and phylogenetic diversities do not necessarily coincide (Erdős et al. 2023, Ho et al. 2023a, b). Thus, instead of using one aspect of diversity as a proxy for other aspects, taxonomic, functional, and phylogenetic diversities merit careful scientific attention for a better understanding of how ecosystems work.

Moreover, functional diversity itself has three components: *functional richness* is the volume of trait space filled by the species of a given community, *functional evenness* describes how evenly this space is filled, and *functional divergence* captures how the extremities of the trait space are filled (Mason et al. 2005, Pavoine and Bonsall 2011, Mammola et al. 2021). In our earlier research, we have focused on functional divergence (measured by the RaoQ index). According to our preliminary analyses, functional richness and functional evenness provide important complementary information and do not show the same pattern as functional divergence. Therefore, **we plan to include these additional aspects of functional diversity into our future forest-steppe studies.**

The stress-dominance hypothesis expects low functional diversity in harsh environments, where only a restricted range of traits is thought to be appropriate, and higher functional diversity in less harsh environments, where strong competition would exclude species with similar traits (Weiher and Keddy 1995). While our results from the Kiskunság seemed to support the stress-dominance hypothesis (high functional diversity in forests compared to grasslands), patterns found in the Deliblato clearly contradict the hypothesis (low functional diversity both in grasslands and forests) (Erdős et al. 2023, Ho et al. 2023b), indicating that canopy openness and the traits of the dominant trees have a profound influence on the functional diversity of woody habitats.

Despite its crucial importance, the dynamics of woody versus grassland vegetation has received very little attention in the Eurasian forest-steppe. Our results showed significant increase in forest cover at our four study sites in the Kiskunság Sand Ridge (Erdős et al. 2024b). This is in good agreement with a recent study where we analysed sand grasslands and found that *Populus alba* has become significantly more frequent during the 17-year study period (Erdős et al. 2024c). The most likely reason of this process is that grazing pressure diminished or ceased completely during the 20th century, and the current woody encroachment is in fact woody regeneration until the potential forest cover allowed by climate and soil is reached. Interestingly, an earlier analysis of aerial photographs (Erdős et al. 2015) found almost no net change in forest cover during a 60-year interval. The explanation may be that the small nature reserve analysed in that study has been protected from grazing since 1885, thus, forest vegetation had ample time to recover, and had already reached the climatic-edaphic potential by the starting date of the study period. **Our currently running analyses on forest-steppe dynamics rely on a whole series of aerial photographs with a 5-10 year temporal resolution (rather than only on two photos at the starting and the end of the study period). Also, this work includes a large number of replicates and also**

takes into account the effects of fire. This new study will hopefully shed more light on the forest versus grassland dynamics of the study region.

Literature cited

Bátori Z., Erdős L., Kelemen A., Deák B., Valkó O., Gallé R., Bragina T. M., Kiss P. J., Kröel-Dulay Gy., Tölgyesi Cs. (2018): Diversity patterns in sandy forest-steppes: a comparative study from the western and central Palaearctic. *Biodiversity and Conservation* 27: 1011–1030.

Breshears D. D. (2006): The grassland-forest continuum: Trends in ecosystem properties for woody plant mosaics? *Frontiers in Ecology and the Environment* 4: 96–104.

Breshears D. D., Rich P. M., Barnes F. J., Campbell K. (1997): Overstory-imposed heterogeneity in solar radiation and soil moisture in a semiarid woodland. *Ecological Applications* 7: 1201–1215.

Brudvig L. A., Asbjornsen H. (2009): The removal of woody encroachment restores biophysical gradients in Midwestern oak savannas. *Journal of Applied Ecology* 46: 231–240.

Chibilyov A. (2002): Steppe and forest-steppe. In: Shahgedanova M. (ed.): *The physical geography of northern Eurasia*. Oxford University Press, Oxford, pp. 248–266.

Chytrý M., Ermakov N., Danihelka J., Hajek M., Hájková P., Horsák M., Kočí M., Kubešová S., Lustyk P., Otýpková Z., Pelánková B., Valachovic M., Zelený, D. (2012): High species richness in hemiboreal forests of the northern Russian Altai, southern Siberia. *Journal of Vegetation Science* 23: 605–616.

Erdős L., Ambarlı D., Anenkhonov O. A., Bátori Z., Cserhalmi D., Kiss M., Kröel-Dulay Gy., Liu H., Magnes M., Molnár Zs., Naqinezhad A., Semenishchenkov Y. A., Tölgyesi Cs., Török P. (2018a): The edge of two worlds: A new review and synthesis on Eurasian forest-steppes. *Applied Vegetation Science* 21: 345–362.

Erdős L., Bátori Z., Bede-Fazekas Á., Biró M., Darányi N., Magnes M., Pásztor L., Sengl P., Szitár K., Tölgyesi Cs., Kröel-Dulay Gy. (2019b): Trends in species composition and richness along a centre-to-periphery gradient in forest-steppes of the southern Carpathian Basin. *Tuexenia* 39: 357–375.

Erdős L., Gallé R., Körmöczy L., Bátori Z. (2013): Species composition and diversity of natural forest edges: edge responses and local edge species. *Community Ecology* 14: 48–58.

Erdős L., Ho K. V., Bátori Z., Kröel-Dulay Gy., Ónodi G., Tölgyesi Cs., Török P., Lengyel A. (2023): Taxonomic, functional, and phylogenetic diversity peaks do not coincide along a compositional gradient in forest-grassland mosaics. *Journal of Ecology* 111: 182–197.

Erdős L., Ho K. V., Bede-Fazekas Á., Kröel-Dulay G., Tölgyesi C., Bátori Z., Török P. (2024a): Environmental filtering is the primary driver of community assembly in forest–grassland mosaics: A case study based on CSR strategies. *Journal of Vegetation Science* 35: e13228.

Erdős L., Kröel-Dulay Gy., Bátori Z., Kovács B., Németh Cs., Kiss P. J., Tölgyesi Cs. (2018b): Habitat heterogeneity as a key to high conservation value in forest-grassland mosaics. *Biological Conservation* 226: 72–80.

Erdős L., Krstonošić D., Kiss P. J., Bátori Z., Tölgyesi Cs., Škvorc Ž. (2019a): Plant composition and diversity at edges in a semi-natural forest-grassland mosaic. *Plant Ecology* 220: 279–292.

- Erdős L., Ónodi G., Ho K. V., Tanács E., Akinyi R. Q., Török P., Tölgyesi Cs., Bátori Z., Kröel-Dulay Gy. (2024c): Between-year weather difference and long-term environmental trends both contribute to observed vegetation changes in a plot resurvey study. *Ecology and Evolution* 14: e70244.
- Erdős L., Ónodi G., Tölgyesi Cs., Kröel-Dulay Gy., Bátori Z., Aradi E., Török P., Ho K. V. Puspitasari I., Körmöczi L. (2024b): Forest encroachment in Eastern European forest-steppes at a decadal time scale. *Journal of Plant Ecology* 17: rtae086.
- Erdős L., Szitár K., Öllerer K., Ónodi G., Kertész M., Török P., Baráth K., Tölgyesi Cs., Bátori Z., Somay L., Orbán I., Kröel-Dulay Gy. (2021): Oak regeneration at the arid boundary of the temperate deciduous forest biome: insights from a seeding and watering experiment. *European Journal of Forest Research* 140: 589–601.
- Erdős L., Tölgyesi Cs., Cseh V., Tolnay D., Cserhalmi D., Körmöczi L., Gellény K., Bátori Z. (2015): Vegetation history, recent dynamics and future prospects of a Hungarian sandy forest-steppe reserve: forest-grassland relations, tree species composition and size-class distribution. *Community Ecology* 16: 95–105.
- Erdős L., Tölgyesi Cs., Horzse M., Tolnay D., Hurton Á., Schulcz N., Körmöczi L., Lengyel A., Bátori Z. (2014): Habitat complexity of the Pannonian forest-steppe zone and its nature conservation implications. *Ecological Complexity* 17: 107–118.
- Erdős L., Török P., Szitár K., Bátori Z., Tölgyesi Cs., Kiss P. J., Bede-Fazekas Á., Kröel-Dulay Gy. (2020): Beyond the forest-grassland dichotomy: the gradient-like organization of habitats in forest-steppes. *Frontiers in Plant Science* 11: 236.
- Erdős L., Török P., Veldman J. W., Bátori Z., Bede-Fazekas Á., Magnes M., Kröel-Dulay Gy., Tölgyesi Cs. (2022): How climate, topography, soils, herbivores, and fire control forest–grassland coexistence in the Eurasian forest-steppe. *Biological Reviews* 97: 2195–2208.
- Ho K. V., Čuk M., Čarni A., Vukov D., Ilić M., Erdős L. (2025): High light availability offsets low naturalness regarding diversity but cannot compensate for reduced ecological value: A case study of near-natural forests and tree plantations in Serbia. *Journal of Forest Science* 71: 23-39.
- Ho K. V., Čuk M., Šikuljak T., Kröel-Dulay Gy., Bátori Z., Tölgyesi Cs., Fűrész A., Török P., Hábenczyus A. A., Hegyesi A., Coşgun L. Z., Erdős L. (2023b): Forest edges revisited: species composition, edge-related species, taxonomic, functional, and phylogenetic diversity. *Global Ecology and Conservation* 46: e02625.
- Ho K. V., Kröel-Dulay Gy., Tölgyesi Cs., Bátori Z., Tanács E., Kertész M., Török P., Erdős L. (2023a): Non-native tree plantations are weak substitutes for near-natural forests regarding plant diversity and ecological value. *Forest Ecology and Management* 531: 120789.
- Ho K. V., Süle G., Kovács B., Erdős L. (2024): Strong differences in microclimate among the habitats of a forest-steppe ecosystem. *Időjárás* 128: 1–26.
- House J. I., Archer S., Breshears D. D., Scholes R. J. (2003): Conundrums in mixed woody-herbaceous plant systems. *Journal of Biogeography* 30: 1763–1777.
- Mammola S., Carmona C. P., Guillerme T., Cardoso P. (2021): Concepts and applications in functional diversity. *Functional Ecology* 35: 1869–1885.
- Mason N. W., Mouillot D., Lee W. G., Wilson J. B. (2005): Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111: 112–118.

- Mogashoa R., Dlamini P., Gxasheka M. (2021): Grass species richness decreases along a woody plant encroachment gradient in a semi-arid savanna grassland, South Africa. *Landscape Ecology* 36: 617–636.
- Ónodi G., Botta-Dukát Z., Winkler D., Rédei T. (2022): Endangered lowland oak forest steppe remnants keep unique bird species richness in Central Hungary. *Journal of Forestry Research* 33: 343–355.
- Pavoine S., Bonsall M. B. (2011): Measuring biodiversity to explain community assembly: A unified approach. *Biological Reviews* 86: 792–812.
- Pogue D. W., Schnell G. D. (2001): Effects of agriculture on habitat complexity in a prairie-forest ecotone in the Southern Great Plains of North America. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 87: 287–298.
- Riginos C., Grace J. B., Augustine D. J., Young T. P. (2009): Local versus landscape-scale effects of savanna trees on grasses. *Journal of Ecology* 97: 1337–1345.
- Sankaran M., Ratnam J., Hanan N. P. (2004): Tree–grass coexistence in savannas revisited–insights from an examination of assumptions and mechanisms invoked in existing models. *Ecology Letters* 7: 480–490.
- Török P., Bede-Fazekas Á., Erdős L. (2025): European steppes and forest-steppes. In: Demolin-Leite G. L. (ed.): *Terrestrial biomes: Global biome conservation and global warming impacts on ecology and biodiversity*. Academic Press (in press).
- Weiher E., Keddy P. A. (1995): Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos* 74: 159–164.

List of publications that form the basis of the dissertation

Erdős L., Ambarlı D., Anenkhonov O. A., Bátori Z., Cserhalmi D., Kiss M., Kröel-Dulay Gy., Liu H., Magnes M., Molnár Zs., Naqinezhad A., Semenishchenkov Y. A., Tölgyesi Cs., Török P. (2018a): The edge of two worlds: A new review and synthesis on Eurasian forest-steppes. *Applied Vegetation Science* 21: 345-362. **Q1, IF: 3.568**

Erdős L., Ho K. V., Bátori Z., Kröel-Dulay Gy., Ónodi G., Tölgyesi Cs., Török P., Lengyel A. (2023): Taxonomic, functional, and phylogenetic diversity peaks do not coincide along a compositional gradient in forest-grassland mosaics. *Journal of Ecology* 111: 182–197. **D1, IF: 5.3**

Erdős L., Ho K. V., Bede-Fazekas Á., Kröel-Dulay G., Tölgyesi C., Bátori Z., Török P. (2024a): Environmental filtering is the primary driver of community assembly in forest–grassland mosaics: A case study based on CSR strategies. *Journal of Vegetation Science* 35: e13228. **Q1, IF₂₀₂₃: 2.2**

Erdős L., Kröel-Dulay Gy., Bátori Z., Kovács B., Németh Cs., Kiss P. J., Tölgyesi Cs. (2018b): Habitat heterogeneity as a key to high conservation value in forest-grassland mosaics. *Biological Conservation* 226: 72-80. **D1, IF: 4.451**

Erdős L., Krstonošić D., Kiss P. J., Bátori Z., Tölgyesi Cs., Škvorc Ž. (2019a): Plant composition and diversity at edges in a semi-natural forest-grassland mosaic. *Plant Ecology* 220: 279-292. **Q1, IF: 1.509**

Erdős L., Ónodi G., Tölgyesi Cs., Kröel-Dulay Gy., Bátori Z., Aradi E., Török P., Ho K. V., Puspitasari I., Körmöczi L. (2024b): Forest encroachment in Eastern European forest-steppes at a decadal time scale. *Journal of Plant Ecology* 17: rtae086. **Q1, IF₂₀₂₃: 3.0**

Erdős L., Sztár K., Öllerer K., Ónodi G., Kertész M., Török P., Baráth K., Tölgyesi Cs., Bátori Z., Somay L., Orbán I., Kröel-Dulay Gy. (2021): Oak regeneration at the arid boundary of the temperate deciduous forest biome: insights from a seeding and watering experiment. *European Journal of Forest Research* 140: 589-601. **Q1, IF: 3.140**

Erdős L., Török P., Veldman J. W., Bátori Z., Bede-Fazekas Á., Magnes M., Kröel-Dulay Gy., Tölgyesi Cs. (2022): How climate, topography, soils, herbivores, and fire control forest–grassland coexistence in the Eurasian forest-steppe. *Biological Reviews* 97: 2195-2208. **D1, IF: 10.0**

Ho K. V., Čuk M., Škuljak T., Kröel-Dulay Gy., Bátori Z., Tölgyesi Cs., Fűrész A., Török P., Hábczyus A. A., Hegyesi A., Coşgun L. Z., Erdős L. (2023b): Forest edges revisited: species composition, edge-related species, taxonomic, functional, and phylogenetic diversity. *Global Ecology and Conservation* 46: e02625. **Q1, IF: 3.5**

Ho K. V., Kröel-Dulay Gy., Tölgyesi Cs., Bátori Z., Tanács E., Kertész M., Török P., Erdős L. (2023a): Non-native tree plantations are weak substitutes for near-natural forests regarding plant diversity and ecological value. *Forest Ecology and Management* 531: 120789. **D1, IF: 3.7**

Further publications of the candidate directly related to the topic of the dissertation

Bátori Z., Erdős L., Kelemen A., Deák B., Valkó O., Gallé R., Bragina T. M., Kiss P. J., Kröel-Dulay Gy., Tölgyesi Cs. (2018): Diversity patterns in sandy forest-steppes: a comparative study from the western and central Palaearctic. *Biodiversity and Conservation* 27: 1011–1030. **Q1, IF:** 3.142

Bede-Fazekas Á., Török P., Erdős L. (2023): Empirical delineation of the forest-steppe zone is supported by macroclimate. *Scientific Reports* 13: 17379. **D1, IF:** 3.8

Erdős L., Bátori Z., Bede-Fazekas Á., Biró M., Darányi N., Magnes M., Pásztor L., Sengl P., Szitár K., Tölgyesi Cs., Kröel-Dulay Gy. (2019b): Trends in species composition and richness along a centre-to-periphery gradient in forest-steppes of the southern Carpathian Basin. *Tuexenia* 39: 357–375. **Q3, IF:** 1.0

Erdős L., Gallé R., Körmöczi L., Bátori Z. (2013): Species composition and diversity of natural forest edges: edge responses and local edge species. *Community Ecology* 14: 48–58. **Q2, IF:** 1.2

Erdős L., Ónodi G., Ho K. V., Tanács E., Akinyi R. Q., Török P., Tölgyesi Cs., Bátori Z., Kröel-Dulay Gy. (2024c): Between-year weather difference and long-term environmental trends both contribute to observed vegetation changes in a plot resurvey study. *Ecology and Evolution* 14: e70244. **Q1, IF₂₀₂₃:** 2.3

Erdős L., Tölgyesi Cs., Cseh V., Tolnay D., Cserhalmi D., Körmöczi L., Gellény K., Bátori Z. (2015): Vegetation history, recent dynamics and future prospects of a Hungarian sandy forest-steppe reserve: forest-grassland relations, tree species composition and size-class distribution. *Community Ecology* 16: 95–105. **Q2, IF:** 1.019

Erdős L., Tölgyesi Cs., Horzse M., Tolnay D., Hurton Á., Schulcz N., Körmöczi L., Lengyel A., Bátori Z. (2014): Habitat complexity of the Pannonian forest-steppe zone and its nature conservation implications. *Ecological Complexity* 17: 107–118. **Q2, IF:** 1.931

Erdős L., Török P., Szitár K., Bátori Z., Tölgyesi Cs., Kiss P. J., Bede-Fazekas Á., Kröel-Dulay Gy. (2020): Beyond the forest-grassland dichotomy: the gradient-like organization of habitats in forest-steppes. *Frontiers in Plant Science* 11: 236. **D1, IF:** 5.753

Ho K. V., Čuk M., Čarni A., Vukov D., Ilić M., Erdős L. (2025): High light availability offsets low naturalness regarding diversity but cannot compensate for reduced ecological value: A case study of near-natural forests and tree plantations in Serbia. *Journal of Forest Science* 71: 23-39. **Q2, IF₂₀₂₃:** 1.1

Ho K. V., Süle G., Kovács B., Erdős L. (2024): Strong differences in microclimate among the habitats of a forest-steppe ecosystem. *Időjárás* 128: 1–26. **Q4, IF₂₀₂₃:** 0.8

Török P., Bede-Fazekas Á., Erdős L. (2025): European steppes and forest-steppes. In: Demolin-Leite G. L. (ed.): *Terrestrial biomes: Global biome conservation and global warming impacts on ecology and biodiversity*. Academic Press (in press).