

Akadémiai doktori értekezés

Rövid értekezés tézisei

**A környezeti változatosság és a tájhasználat szerepe a
töbrök biodiverzitásának és refugiális kapacitásának
fenntartásában**

Bátori Zoltán

Szegedi Tudományegyetem

Természettudományi és Informatikai Kar

Biológia Intézet

Ökológiai Tanszék

Szeged

2026

„Az erdő nem azért van, hogy „szolgáljon” minket! Inkább bölcsen meg kell értenünk a működését, és hálásan elfogadni jótéteményeit. Az erdők önmagukért csodálatra méltók. Számomra olyan lélekemelő erővel bírnak, ami a Föld legvarázslatosabb helyeivé teszi őket.”

Jane Goodall

Bevezetés

A töbrök a karszterületek jellegzetes, tölcser vagy tál alakú, zárt mélyedései, melyek a kőzetbe szivárgó víz oldó tevékenysége következtében alakultak ki (JAKUCS 1971). Európa számos részén kiterjedt töbrözések találhatók (HORVAT 1953; EGLI 1989; BÁTORI 2012). A klímainverzió, amely a lehülő légtömegek nagyobb sűrűségének – ezáltal tömegének – a következménye, általánosan jellemző a töbrök légterére (BÁRÁNY-KEVEI 1999; BÁTORI és mtsai. 2011). Ezek a folyamatok a töbrök florisztikai és faunisztikai összetételét is jelentősen befolyásolják (BÁTORI 2012). A növényfajok előfordulását vizsgáló európai tanulmányok többsége felhívja a figyelmet arra, hogy ezek a felszínformák reliktumfajokat és reliktum populációkat őrizhetnek meg (pl. BACSÓ és ZÓLYOMI 1934). Magyarországon több kutató is foglalkozott a töbrök faunájával, egyidejűleg azonban csak egy taxon és általában csak kevés töbrövről van szó (pl. KEMENCEI és mtsai. 2014). A töbrök jelenléte nagymértékben befolyásolhatja az adott karszterület közösségi mintázatait is. A klímainverzióhoz kapcsolódóan a töbrökben megfigyelhető a növényzeti inverzió jelensége (BÁTORI és mtsai. 2011). Annak ellenére, hogy az európai töbrök abiotikus tényezőit számos kutató tanulmányozta, elenyésző azoknak a publikációknak a száma, amelyek nagyszámú töbrömről mikroklimájának és talajtani jellemzőinek egy időben történő mérésével keresik a kapcsolatot a környezeti változatosság és az élővilág előfordulási és funkcionális jelleg mintázatai között.

A karszterületek kutatásában új megközelítést jelent a töbrök élővilágának és a modern refúgium (menedékhely) koncepciónak az összekapcsolása. Annak ellenére, hogy ennek első komolyabb lépései BÁTORI és mtsai. (2009) publikációjában már felismerhetők, a környezeti tényezők és az élővilág finom léptékben jelentkező összefüggéseinek vizsgálatából kapott eredmények részletekbe menő magyarázata a 2010-es évek elején még váratott magára. Általánosságban a refúgiumok olyan, közel állandó környezeti adottságokkal rendelkező területek, amelyek képesek biztosítani az élővilág egyes elemei számára a hosszú időn keresztül – legalább évszázados, de inkább évezredek léptékben – történő fennmaradást

(*STEWART és mtsai. 2010; KEPPEL és mtsai. 2012*). A „refugiális kapacitás” azt fejezi ki, hogy az adott refúgium mennyi ideig és milyen mértékben képes mérsékelni az élővilág egyes elemei számára kedvezőtlen regionális környezeti változásokat (*KEPPEL és mtsai. 2015*). Ezek alatt nemcsak éghajlati változásokat kell érteni, hanem például egy adott terület talajtani viszonyaiban, az elérhető táplálék hozzáférhetőségében vagy a területre jellemző tüzek intenzitásában jelentkező változásokat is. A refúgiumokat kiterjedésük alapján is szükséges elkülöníteni egymástól (nagyobb méret: makrorefúgium, kisebb méret: mikrorefúgium). A fentiek alapján számos többör mikrorefúgiumnak tekinthető.

A töbröknek a jelenkori és jövőbeli fajmegőrző képességét nemcsak a mikroklímájuk, a talajnedvességük és a töbrök alján felhalmozódó tápanyagok mennyisége, hanem az is befolyásolhatja, hogy a múltban és a közeljövőben milyen típusú és mértékű emberi behatások érték, illetve érik majd őket. A töbrökkel kapcsolatos európai szakirodalom több olyan tevékenységet is említ, amelyek a töbrök fajmegőrző képességét jelentősen befolyásolhatják (pl. *DE WAELE 2009*). A refúgiumokkal kapcsolatos kutatások sokáig figyelmen kívül hagyták az ember tájátalakító tevékenységét (vagyis a tájhasználat szerepét), amelynek ismerete nélkül a refúgiumok biodiverzitás-mintázatainak értelmezése és refugiális kapacitásának mérése/bebecslése is nehézségekbe ütközik.

A töbrökkel kapcsolatos ismeretek bővítése, mint például a környezeti állandóság meghatározása, a fajok funkcionális jellegeinek mérése vagy az emberi zavarások hatásainak értékelése segítheti az általános refúgium koncepció továbbfejlesztését. Azoknak a refúgiumok kialakulását támogató és befolyásoló tényezőknek az azonosítása, melyek a refugiális kapacitás megértését és jobb mérhetőségét segítik elő, hozzájárulhat refúgium-specifikus kezelések kidolgozásához. Ehhez egy új keretrendszerre van szükség, amely a jelenkori és jövőbeli refúgiumokra olyan „eszközként” tekint, amelyekre a 21. századi modern természetvédelmi tervezés során kiemelt figyelmet kell fordítani annak érdekében, hogy minimalizálni tudjuk a kihalás mértékét és az ehhez kapcsolódó biodiverzitás csökkenést egy adott területen/régióon belül.

Célkitűzések

Az értekezés a következő hét nagyobb kérdéskör megválaszolását tűzte ki célul:

1. *Milyen szerepet játszanak a töbrökben kialakuló mikroklima-mintázatok és talajtani tényezők a töbrön belüli mikroélelőhelyek fajösszetételének és növényzeti mintázatainak kialakításában?*
2. *Hogyan befolyásolja a töbrök mérete a töbrök fajmegőrzésben betöltött szerepét?*
3. *Milyen regionális különbségek figyelhetők meg a töbrök fajmegőrző képességében? Milyen különbségek figyelhetők meg a különböző növényzeti borítással rendelkező töbrök fajmegőrző képessége között?*
4. *Hogyan befolyásolja a töbrök jelenléte a karszterületek növényközösségeinek funkcionális és filogenetikai jellemzőit? Milyen funkcionális jellegekkel rendelkező állatfajok fordulnak elő a töbrökben?*
5. *Hogyan befolyásolják a különböző léptékű és erősségű antropogén zavarások a töbrök fajösszetételét és refugiális kapacitását?*
6. *Milyen változásokat eredményez a töbrök fajösszetételében és közösségi mintázataiban a töbröket borító erdők szerkezetét jelentősen befolyásoló beavatkozások óta eltelt idő?*
7. *Milyen kezelések járulhatnak hozzá a töbrök biodiverzitásának és refugiális kapacitásának fenntartásához és növeléséhez?*

Az értekezés felépítése, módszerek

Az értekezés 20 év (2006–2025) terepi tapasztalatait és kutatási eredményeit foglalja össze 11 db, 2013 után megjelent nemzetközi publikáció esettanulmányként történő bemutatásával, amelyek a töbrök jelenkori és lehetséges jövőbeli mikrorefúgium szerepét, biodiverzitás-mintázatait, valamint természetvédelmi jelentőségét helyezik a középpontba. Az értekezés felhívja a figyelmet azokra az abiotikus és biotikus tényezőkben jelentkező mintázatokra, amelyek általánosan jellemzők a Kárpát-medence töbreiben, és olyan, eddig nem vagy alig kutatott folyamatokat és mintázatokat tár fel, amelyek megértése nagyban hozzájárulhat ahhoz, hogy ezeknek a felszínformáknak a jelenkori és jövőbeli működését jobban megértsük.

A célkitűzésekben szereplő kérdések megválaszolásához szükséges terepi vizsgálatok Magyarország, Románia és Szlovénia oldásos töbreit érintették. Az értekezésben bemutatásra kerül egy olyan új keretrendszer is (12. publikáció), amely figyelembe veszi a refúgiumok összetettségét, valamint segíti a refugiális kapacitás fogalmának megértését, hozzájárulva általános refúgium-specifikus kezelések kidolgozásához. Mindezek jelentős mértékben segíthetik a Föld biodiverzitásának fennmaradását a 21. századi természetvédelmi tervezés során.

Az adatok elemzéséhez számos ökológiai és statisztikai módszert alkalmaztunk. Meghatároztuk a diagnosztikus és indikátor fajokat, a fajsám és a terület közötti összefüggéseket, valamint a flórák egymásba ágyazottságát. Kiszámítottuk a Borhidi-féle relatív ökológiai indikátorértékek átlagait. A közösségek mintázatainak feltárására Mann–Whitney-próbát, lineáris kevert modelleket és különböző többváltozós elemzéseket alkalmaztunk. Ezen túlmenően osztott mozgó ablakos (MSW) elemzést végeztünk, kiszámítottuk a funkcionális jellegek közösségi súlyozott átlagait (CWM-eket), a fajok funkcionális jellegei által lefedett többdimenziós térrészt, valamint meghatároztuk a funkcionális és filogenetikai diverzitást MPD és SES.MPD indexek alapján.

Mikroklimatikus, talajtani és biodiverzitási mintázatok

Publikációk: Bátori és mtsai. (2019), *Scientific Reports* **9**: 7176; Bátori és mtsai. (2023), *Science of the Total Environment* **872**: 162120; Frei és mtsai. (2023), *iScience* **26**: 108202.

Nagyszámú gyepes és erdős töbrök vizsgálata során azt találtuk, hogy a töbrök geomorfológiai diverzitása jelentősen növeli a kis térléptéken érvényesülő mikroklimatikus heterogenitást, valamint a töbrök mikroélőhelyeinek hőmérsékleti és nedvességi mintázatait az évszakok és a növényzeti borítás egyaránt befolyásolja. Továbbá a töbrök különböző kitettséggű oldalai mentén és között – beleértve a korábban alig vizsgált keleti és nyugati kitettségeket is – kifejezett hőmérsékleti és nedvességi gradiensek figyelhetők meg. A mikroklíma egyes elemeinek mintázatai tehát jelentős eltéréseket mutatnak a pólusok és az egyenlítő felé néző töbröoldalak (északi és déli kitettséggű oldalak) összehasonlításában. Napközben a gyepes töbrök déli kitettséggű oldalain a felszínhez közeli léghőmérséklet akár 8 °C-kal is magasabb lehet az északi kitettséggű oldalak hőmérsékleténél. Ezek az eltérések az erdős töbrökben a töbröket borító fák lombkoronájának mikroklíma-mérséklő hatása miatt nyáron kevésbé kifejezettek, ahogyan azt az aggteleki és mecseki erdős töbrök esetében sikerült kimutatnunk (maximális különbség tavasszal: 6,2 °C; maximális különbség nyáron: 2,5 °C). Az északi kitettséggű töbröoldalak és a töbröraljak átlaghőmérséklete mind a gyepes, mind az erdős töbrök esetében alacsonyabb a szomszédos platók átlaghőmérsékleténél. Annak ellenére, hogy a keleti és nyugati kitettséggű oldalak átlaghőmérséklete hasonló, jelentős különbségek figyelhetők meg a hőmérséklet értékeinek napi járásában. Ezek a megállapítások a levegő relatív páratartalmának napi ingadozására is igazak.

A lehűlő éjszakai légtömegek hideg légtő kialakulását eredményezhetik a töbrök alján, ami a hazai gyepes töbrökben akár fagy kialakulásához is vezethet az év bármely napján (az augusztusi mérések során mind a 9 bükki gyepes töbrök alján 0 °C alatti hőmérsékleteket mértünk hajnalban, 10 cm magasságban). Az erdős töbrök esetében azt tapasztaltuk, hogy megfelelő időjárási körülmények között a nyári hónapokban a hideg légtő napközben is

fennmaradhat a töbrök alján, ugyanis a zárt lombkorona következtében dél körül sem növekszik meg szignifikánsan a töbröket érő besugárzás mennyisége.

Eredményeink azt mutatják, hogy a töbrök jelenléte jelentősen befolyásolja a karszterületek talajviszonyainak jellemzőit is, egymástól szignifikánsan eltérő talajkémiai tulajdonságokkal rendelkező mikroélőhelyeket kialakítva kis térléptéken belül. Az aggteleki, bükki és mecseki töbrök aljának talajai (a gyepes töbrökben az északi kitettségű oldalaké is) „nedves szigetekként” jelennek meg a karsztos tájakban. A vastagabb talajréteggel rendelkező erdős töbrök alja a lemosódás következtében nagyobb mennyiségű tápanyagot (P és N) halmozhat fel, de a töbrök talajának pH értékeiben is lehetnek jelentősebb különbségek az egyes mikroélőhelyek között. A töbrök tehát egyszerre éghajlati és tápanyag mikrorefúgiumként is funkcionálhatnak a karsztos tájakban (vö. *KEPPEL és mtsai. 2012*).

Bár jelentős különbségeket figyeltünk meg a természetvédelmi jelentőséggel bíró fajok előfordulását tekintve a különböző töbrö-mikroélőhelyek között, általánosságban elmondható, hogy a gyepes töbrök esetében minden töbröoldal hordozhat olyan, egymástól lényegesen eltérő élőhely-preferenciával rendelkező növény- és ízeltlábú fajokat, melyek a környező mikroélőhelyeken nem vagy csak ritkán fordulnak elő. Az erdős töbrök esetében a fenti megállapítások leginkább az északi és déli kitettségű töbröoldalakra, valamint a töbröraljakra érvényesek, de a lombkorona-borítás klímamérséklő hatása miatt az északi és déli kitettségű oldalak közötti különbségek a gyepes töbrökhöz képest kevésbé kifejezettek.

Méretükhöz képest a töbrök kiemelkedő ökológiai jelentőséggel és magas biodiverzitással rendelkeznek. Például a bükki gyepes töbrökben 202 növényfajt találtunk 225 m²-en belül, és a keleti kitettségű oldalon olyan, 1 m² területű kvadrát is mintavételezésre került, melyben 33 edényes növényfaj fordult elő. Ennek megfelelően a töbrök más – de hasonló geomorfológiával rendelkező – zárt mélyedésekhez hasonlóan, helyi biodiverzitási „forró pontokként” működhetnek a karsztos tájakban.

Töbörméret és fajmegőrző képesség

Publikáció: Bátori és mtsai. (2014), *International Journal of Speleology* **43**: 15–26.

Az aggteleki és a mecseki töbrök – a regionális éghajlattól függetlenül – jelentős fajmegőrző képességgel rendelkeznek. A kisméretű mecseki töbrök növényzeti mintázatai érdemben nem különböznek a szomszédos karsztplató növényzeti mintázataitól, vagyis nem lehet határokat megállapítani a lejtők mentén. Ezzel szemben a nagyobb töbrök esetében mindkét karszterületen jelentős növényzeti különbségeket találtunk a töbrök lejtői mentén. Az összes növényfajt figyelembe véve megállapítható, hogy a fajszaám és a terület között fennálló összefüggés egyenesének meredeksége ($z = 0,19$ és $0,25$) hasonló a különböző élőhelyszigetek esetében mért meredekség értékekhez (BEGON és mtsai. 2006).

A töbrök mérete hatással van a különböző fajcsoportok előfordulási mintázataira is. A nagyobb mecseki töbrök jelentős szerepet játszanak a tölgyesekre jellemző fajok megőrzésében, ami elsősorban azzal magyarázható, hogy ezeknek a töbröknek viszonylag nagy kiterjedésű délies kitettségű lejtői vannak, ahol a besugárzás – elsősorban tavasszal – jelentős, lehetővé téve több szárazabb és melegebb éghajlathoz alkalmazkodott faj fenntartását. A tölgyesekre jellemző fajokra számított egyenes meredeksége ($z = 0,27$) nagyobb a bükkös fajokra kapott egyenesek meredekségeinél ($z = 0,18$ a Mecsekben és $z = 0,16$ az Aggteleki-karszton), ami arra enged következtetni, hogy a töbrök sziget jellege kifejezettebb ezen fajok esetében. Az Aggteleki-karszton nem lehetett hasonló összefüggést kimutatni a tölgyesekre jellemző fajok tekintetében, aminek az az elsődleges oka, hogy ezen a karszterületen olyan kisebb méretű töbrök is előfordulnak, melyek meredek lejtőkkel rendelkeznek, és ezek a lejtők jelentősen befolyásolják a töbrökbe jutó besugárzás intenzitását. A Mecsekben a nagyobb töbrök kiemelt szerepet játszanak a hűvös és párás éghajlatot jelző fajok fenntartásában ($z = 0,65$). A töbrök átmérőjével közel egyenesen arányosan változik a töbrök mélyége is, ami a nagyobb töbrökben hűvösebb mikroklimát eredményez. Ez az elsődleges oka annak is, hogy a nagyobb mecseki töbrök mindig tartalmazzák a kisebb mecseki töbrök növényzeti

típusait is, így például a kisebb töbröket borító gyertyános-tölgyes a nagyobb töbrök lejtőin is előfordul. Amíg a Mecsekben a hűvös és párás éghajlatot jelző növényfajok csupán egy bizonyos töborméret felett jelennek meg, addig az Aggteleki-karszton az általunk vizsgált legkisebb töbrő több, ebbe a fajcsoportba tartozó növényfajt tartalmazott, mint néhány nagyobb töbrő. Ez a jelenség a töbrő geomorfológiájával magyarázható, ugyanis ennek a töbrőnek a mélysége jelentős az átmérőjéhez képest. Ez az oka annak is, hogy a kisebb átmérővel rendelkező aggteleki töbrök szurdokerdő foltokat is fenntartanak.

Regionális különbségek és növényzeti borítás

Publikációk: Bátori és mtsai. (2017), *Annals of Botany* **119**: 301–309; Bátori és mtsai. (2020), *Frontiers in Ecology and Evolution* **8**: 613738.

Eredményeink azt mutatják, hogy a töbrökben előforduló, hűvös éghajlatot jelző növényfajok számát a különböző térléptékeken (több régióra vonatkozó, adott régióra vonatkozó, illetve helyi lépték) érvényesülő folyamatok egyaránt befolyásolják. A hűvösebb makroklimával rendelkező területek töbrei több hűvös éghajlatot jelző növényfaj megőrzésére képesek, illetve az északi kitettségű töbrőoldalakon is több ilyen fajt találtunk. Ez a kitettségtől függő hatás az Aggteleki-karszt és a Bükk gyepes töbreiben volt a legkifejezettebb, míg a Bihar-hegységben minden töbrőlejtő számos hűvös éghajlatot jelző növényfajt tart fenn a növényzeti borítástól függetlenül. A Mecsekben ezek a fajok általában már csak a töbrök legmélyebb pontjain fordulnak elő, alacsony fajszámmal. A töbrök és a szomszédos platók növényzeti borítása a hangyaközösségek összetételét is meghatározza.

A hűvös éghajlatot jelző növényfajok leghosszabb ideig a hűvösebb makroklimával rendelkező területek töbreiben élhetnek majd túl. A felmelegedő éghajlaton az északi kitettségű oldalak fajmegőrző potenciálja jóval magasabb lehet a vizsgált töbrökon belül, mint a déli kitettségű oldalaké, ugyanis az északi kitettségű oldalak folyamatosan hűvösebb mikroklimát képesek fenntartani, biztosítva az éghajlati állandóságot ezeken a lejtőkön. Az erdővel borított

töbrökben a hűvös éghajlatot jelző növény- és hangyafajok faj- és/vagy egyedszáma alacsonyabb, mint a gyepes töbrökben. Ez a töbrök mikroklimatikus mintázataival is magyarázható, ugyanis a gyepes töbrökben a hideg légtó és a hozzá kapcsolódó hőmérsékleti inverzió jelensége kifejezettebb, változatosabb mikroélőhely kínálatot nyújtva a hűvös éghajlatot jelző növényfajok számára.

Funkcionális és filogenetikai jellemzők

Publikációk: Bátori és mtsai. (2022), *Elementa-Science of the Anthropocene* **26**: 108202; Frei és mtsai. (2025), *Forest Ecosystems* **12**: 100278.

A töbrök mikroélőhelyei és a környező platók mikroélőhelyei jelentősen különböznek egymástól az egyes növényfajok funkcionális jellegeinek értékeit és kombinációit tekintve. A töbrök geomorfológiájából adódó mikroklimatikus és talajtani sajátosságok miatt a töbrökben előforduló növények általában alacsonyabbak és nagyobb fajlagos levélfelülettel rendelkeznek, mint a szomszédos platók növényei. A kedvezőbb fényviszonyok következtében több, a lágyszárú fajoknál általában magasabbra növő cserje képes fennmaradni a platókon, míg a töbrök tápanyagban gazdagabb mikroélőhelyei nagyobb fajlagos levélfelületre szelektálhatnak. A nagyobb fajlagos levélfelületre a töbrökben előforduló, kora tavaszi geofitonok (pl. *Allium ursinum* L.) magasabb borítása is magyarázatot adhat. A töbrök nedvesebb, északi kitettséggű oldalain és aljain a növények levélfelülete is nagyobb lehet, mint a többi mikroélőhelyen, további bizonyítékot nyújtva arra, hogy a levélfelület mérete és a talajnedvesség között pozitív kapcsolat áll fenn (DÍAZ és mtsai. 2016). A töbrök alján több kisméretű és könnyű terjesztőképlettel (magokkal vagy spórákkal) rendelkező faj fordulhat elő, ami a töbrök tölcser és tál alakjával is összefüggésben állhat, ugyanis a töbrök a „talajcsapdákhoz” hasonlóan gyűjthetik össze a könnyen terjedő fajok propagulumait. A többi mikroélőhely nagyobb méretű és nehezebb magokkal rendelkező fajai a környezeti stresszel szembeni magasabb ellenállóképességet tükrözhetik. A töbrökben arányosan több olyan növényfaj fordul elő a platókhoz képest, melyek korábban kezdenek virágot hozni. A töbrök és a platók növényközösségei a virágzás

időtartama tekintetében is különbségeket mutatnak, ugyanis a töbrökben hosszabb virágzási időszakot lehet megfigyelni. Ez feltételezhetően a geomorfológia, a léghőmérséklet és a talajnedvesség összetett kölcsönhatásainak eredménye (vö. *DEÁK és mtsai. 2021*), ami több faj esetében lehetővé teheti a nagyobb sikerességgel megvalósuló beporzást. Mivel a beporzó ízeltlábúak általában a szélsőséges területeket és időszakokat részesítik előnyben (*KÜHN és mtsai. 2006*), a platókon uralkodó erősebb és gyakoribb szél azt is eredményezheti, hogy a szélről jobban védett töbrökben általában több rovarmegporzású faj fordul elő. A töböráljakon az önmegporzású fajok magasabb aránya a töböráljak sziget jellegére utal, ugyanis az ilyen stratégiával rendelkező fajok túlélőképessége magasabb lehet a szigetek és szigetszerű élőhelyek kolonizációja során (*OTTAVIANI és mtsai. 2020*). A töbör mikroélőhelyei és a plató között a fajok terjedőképességében is megfigyelhetők különbségek. Például az elaioszomás magokkal rendelkező növényfajok magasabb arányát figyeltük meg az északi kitettségű oldalakon és a töbrök alján, ami ezeknek a mikroélőhelyeknek a kiegyensúlyozottabb környezeti adottságaira is utalhat (*WARREN II és mtsai. 2021*).

A töböráljak és a platók mikroélőhelyei között jelentős különbségek figyelhetők meg a funkcionális jellegek eloszlását tekintve (ti. a töbörálji minták nagy területet foglalnak el a funkcionális térből), ami a töbrök magas geomorfológiai diverzitásával és a mikrorefúgiumot kialakító és fenntartó tényezőkkel magyarázható. Bár a töböráljak és a plató között nem találtunk szignifikáns különbséget a funkcionális diverzitást kifejező MPD index tekintetében, az északi kitettségű oldalakon és a töböráljakon a fajok által betöltött lehetséges funkcionális tér szélesebbnek bizonyult, ami arra utal, hogy ezeken a mikroélőhelyeken a fajok változatosabb ökológiai stratégiákkal rendelkeznek, mint a környező mikroélőhelyeken (*KEPPEL és mtsai. 2018*). Az összes mikroélőhely esetében jelleg konvergenciát mutattunk ki, ami arra utal, hogy az egyes mikroélőhelyek egyedi környezeti szűrői hasonló jellegekkel rendelkező fajok együttes előfordulását eredményezik az adott mikroélőhelyen belül (*GÖTZENBERGER és mtsai. 2012*). Az északi kitettségű oldalak és a töböráljak mikroélőhelyeinek növényzete magasabb filogenetikai diverzitással rendelkezik, mint a platók

növényzete, ami elsősorban több harasztfaj (pl. *Dryopteris* és *Polystichum* fajok) és a virágos növényfajok együttes előfordulására vezethető vissza. A töbör-aljak esetében az is megfigyelhető, hogy a mikroélőhely növényközösségeit egymástól filogenetikailag távol eső csoportok fajai alkotják, ami időben állandó vagy közel állandó – vagyis a refúgiumokra jellemző – környezeti tényezőkre utal (KEPPEL és mtsai. 2018).

A töbrök jelenléte nemcsak a növényfajok, hanem bizonyos ízeltlábú csoportok funkcionális jellegeinek előfordulási mintázatait is befolyásolhatja. A töbör-aljak hűvösebb és párásabb mikroklímája, valamint állandóan nedves talaja több olyan, nedves élőhelyhez alkalmazkodott ízeltlábú faj (pókok, szárazföldi ászkarák, hangyák, futóbogarak és holtyák) fennmaradását is segítheti a jövőben, melyek már a mai éghajlati adottságok mellett is csökkenő populációmérettel jellemezhetők számos hazai élőhelyen (vö. HORNUNG és mtsai. 2009). Kimutattuk, hogy a töbrök a platóktól eltérő testmérettel, diszperziós képességgel és táplálkozási szokásokkal jellemezhető ízeltlábú fajokból álló közösségeket tarthatnak fenn. Például a töbrök több kisméretű pókot, futóbogarat és holtyát őrizhetnek, mint a környező platók, ami a növényi propagulumok terjedéséhez hasonló mintázatokra utal. A kisebb testméretű és jó terjedőképességgel – pl. jó repülőképességgel – rendelkező ízeltlábú fajok számára is csapdaként működhet a töbrök tölcser és tál alakja, összegyűjtve ezeket a fajokat a töbrök alján és mélyebb lejtőin. A töbrök alján arányosan több ragadozó fajt mutattunk ki, mint a platókon, ami arra enged következtetni, hogy a jó diszperziós képességgel rendelkező és más állatfajokat fogyasztó ízeltlábú taxonok jelenléte jelentősen befolyásolhatja a ragadozó–zsákmány kölcsönhatásokat és a táplálkozási hálózatok szerkezetét a töbrökben.

Antropogén zavarások és refugialis kapacitás

Publikáció: Bátori és mtsai. (2020), *Biodiversity and Conservation* 29: 503–525.

A töbröket ért antropogén eredetű zavarások típusa és erőssége, valamint a zavarások óta eltelt idő jelentősen befolyásolja a töbrök fajösszetételét és a töbrökben előforduló éghajlatváltozásra érzékeny

növényfajok számát. Bár ezek a zavarások általában csökkentik a töbrökben előforduló, hűvös és/vagy nedves éghajlatot vagy élőhelyet jelző és természetvédelmi szempontból kiemelt jelentőségű növényfajoknak a számát, ezzel ellentétes mintázatokat is meg lehet figyelni. Kimutattuk, hogy a gyepes töbrök fajmegőrző képességére különösen kedvezőtlen és hosszú távú hatással lehet a *Calamagrostis epigejos* inváziója, míg az erdős töbrök refugiális kapacitását az intenzív erdőgazdálkodás befolyásolhatja negatívan. Ezekben az esetekben a töbrök természetvédelmi értékének jelentős csökkenésében biotikus (pl. fajok közötti kölcsönhatások megváltozása) és abiotikus tényezők (pl. megváltozott besugárzás és talajnedvesség) egyaránt közrejátszhatnak.

A töbröket ért antropogén eredetű zavarások nem minden esetben fejtenek ki hosszú távú kedvezőtlen hatásokat a töbrök refugiális kapacitására. Annak ellenére, hogy a szlovéniai Kras területén található töbrök egy részének alját korábban talajjal töltötték fel, és idegenhonos fafajokkal ültették be, a felhagyás utáni 50 év elegendő volt ahhoz, hogy ezeknek a töbröknek a fajmegőrző képessége ne különbözzön szignifikánsan azoknak a töbröknek a fajmegőrző képességétől, amelyeket korábban nem érintett ez a beavatkozás. Ennek feltételezhető oka, hogy a feltöltött töbrök viszonylag vastag talaja több nedvességet képes raktározni a szomszédos platók sekély és sziklás talajánál (KOVAČIČ és RAVBAR 2013), ami a visszatelepülés után kedvező feltételeket – vagyis környezeti állandóságot – biztosíthat több éghajlatváltozásra érzékeny faj számára is. A Bükk idős lucosokkal borított töbreiben szignifikánsan több hűvös és/vagy nedves éghajlatot vagy élőhelyet jelző növényfajt találtunk, mint az idős bükkösökkel borított töbrökben.

Erdőgazdálkodás és fajmegőrzés

Publikáció: Bátori és mtsai. (2023), *Annals of Forest Science* **80**: 16.

A töbröket borító erdők kora és a töbrölejtők kitettsége jelentősen befolyásolja a töbrök környezeti tényezőit, fajösszetételét és fajgazdagságát, együttesen alakítva ki a töbrökben előforduló növényzeti mintázatokat. Megfigyeléseink szerint a töbrökben

előforduló diagnosztikus növényfajok, bükkösökre jellemző növényfajok, tölgyesekre jellemző növényfajok és zavarásjelző növényfajok száma a töbröket borító erdők lombkoronájának eltávolítása után néhány évvel valamivel magasabb, mint az erdőirtás előtt volt. Ebből arra lehet következtetni, hogy ilyen rövid időn belül még a nagyobb környezeti változások sem feltétlenül eredményezik az erdei fajok számának jelentősebb csökkenését. Mire a töbröket borító erdő kora eléri a 40–45 évet, a töbrökben előforduló növényfajok száma nagymértékben lecsökken minden fajcsoport tekintetében, így az éghajlatváltozásra érzékeny fajok esetében is. A fenti mintázatokat a töbrök geomorfológiai diverzitása is jelentősen befolyásolja.

Eredményeink azt mutatják, hogy a különböző korú erdőállományok növényfajainak általunk vizsgált csoportjai számos esetben egy adott mikroélőhelyhez gyakrabban kötődnek, mint a szomszédos mikroélőhelyekhez, változatos környezeti adottságokat jelezve rövid távolságokon belül (kivételt képeznek a 40–45 éves erdőállománnyal borított töbrök). A lombkorona eltávolítása óta eltelt idő egymástól eltérő módon befolyásolhatja a mikroélőhelyek környezeti tényezőit és fajösszetételét is. Például a 40–45 éves erdőállománnyal borított töbrök aljának talaja szárazabb a többi korcsoport által borított töbörálszak talajánál. Annak ellenére, hogy az erdőirtás után néhány évvel a töbrökben előforduló növények össz fajszáma nő, a töbörálszakon előforduló, éghajlatváltozásra érzékeny fajok száma jelentősen csökkenhet, ami a töbrök természetvédelmi értékének csökkenését is maga után vonja. A 90 évesnél idősebb erdővel borított töbrök alja viszont már számos éghajlatváltozásra érzékeny növényfaj fennmaradását teszi lehetővé, jelezve, hogy ezek a mikroélőhelyek magas refugialis kapacitással rendelkeznek.

Kezelési lehetőségek

Publikációk: *Bátori és mtsai. (2021), Forest Ecology and Management 496: 119446; Bátori és mtsai. (2023), Science of the Total Environment 872: 162120.*

Véleményünk szerint több olyan erdőgazdálkodási eljárás is létezik, amely hozzájárulhat a fajok populációinak fenntartásához a mikrorefúgiumokat borító erdők regenerációs fázisában. Például a kisebb lombkoronalekek jelenléte segítheti az erdőállomány regenerálódását azáltal, hogy optimálisabb fényellátottságot, hőmérsékleti és nedvességi viszonyokat biztosít az erdei fajok számára (LI és mtsai. 2025). Bizonyított, hogy az árnyéktűrő, hűvös és nedves éghajlathoz alkalmazkodott fajok egy része a kisebb – természetes vagy mesterségesen létrehozott – lékekben túlélhet (ROBERTS és GILLIAM 1995). Azonban továbbra is kérdéses, hogy milyen kiterjedésű és alakú lékek biztosíthatják leginkább a fajmegőrzést. A töbrök refugialis kapacitásának fenntartásához szükséges lenne a karszterületek egy részén erdőrezervátumokat kialakítani vagy a folyamatos erdőborítást biztosító erdőgazdálkodást bevezetni (a töbrökben és a szomszédos platókon egyaránt), melyek keretein belül a természetes erdődinamikai folyamatok zavartalanul érvényesülhetnének (vö. TINYA és mtsai. 2020). A folyamatos erdőborítás alatt azt értjük, hogy a kisebb méretű lombkoronalekek méretét meghaladó vágások kerülendők még az egyes töbrölejtők vonatkozásában is.

Az erdővel borított karszterületeken az erdőborítást természetvédelmi szempontból kiemelkedő jelentőségű gyepek szakíthatják meg (pl. ilyen gyepek borítják számos bükki töbrö lejtőit is). Ezeknek a gyepeknek a természetessége nagyban függ attól, hogy a múltban milyen jellegű és erősségű zavarás érte őket (pl. mészégetőket alakítottak ki a töbrök alján, amelyet a *Calamagrostis epigejos* inváziója követett). A Bükk töbrei esetében a korábbi tapasztalatok azt mutatják, hogy az évi egyszeri, őszi történő kaszálás segíti a töbrök biodiverzitásának fenntartását. A legeltetés – különösen a magas állategység/ha-val jellemzett – a töbrök többségében nem javasolt kezelési eljárás, ugyanis a legelő állatok taposása eróziót okozhat a töbrök meredek lejtőin.

Új keretrendszer a refúgiumok megőrzésével kapcsolatban

Publikáció: Keppel és mtsai. (2024), *Trends in Ecology & Evolution* 39: 9.

Az általunk kidolgozott új keretrendszer segíti a jelenlegi és a lehetséges jövőbeli refúgiumok és mikrorefúgiumok azonosítását a klímaváltozásra érzékeny tájakban, támogatja ezeknek a területeknek a védelmét és helyreállítását, valamint – szükség esetén – új refúgiumok és mikrorefúgiumok kialakítását.

Véleményünk szerint a globális léptékű biodiverzitás-megőrzés kiemelten fontos eleme, hogy a hagyományos megőrzési stratégiákkal szemben (illetve azok kiegészítéseként) gyakorlatiasabb megközelítésre van szükség, amely túlmutat a védett területek határain. Mivel az állandó vagy közel állandó határok által kijelölt és jogszabályok alapján védelmet élvező területek számos esetben nem képesek biztosítani a táji léptékű biodiverzitás fenntartását, a klímaváltozásra érzékeny tájakban mielőbb azonosítani szükséges azokat a kisebb-nagyobb területeket, amelyeket – abiotikus és biotikus tényezőikén keresztül – legkevésbé érint a klímaváltozás (pl. hőmérséklet emelkedése, szárazság és tűz). Ezek a területek hosszú időn keresztül állandó vagy közel állandó környezeti feltételeket biztosíthatnak, lehetővé téve számos faj és/vagy populáció számára a fennmaradást. Idővel azonban még ezeknek a területeknek is csökkenhet a refugiális kapacitása, ezért bizonyos esetekben emberi beavatkozásra is szükség lehet, hogy a veszélyeztetett fajokat megőrizhessük. A beavatkozásoknak a mértéke nagyban függ attól, hogy az adott refúgium mennyi ideig és milyen mértékben képes mérsékelni a klímaváltozás kedvezőtlen hatásait. Például a több hónapig tartó és szélsőségesen száraz időszakok során a refúgiumokban előforduló veszélyeztetett cserjék és fajok egyedeinek mérsékelt öntözésére is szükség lehet, vagy olyan – akár a teljes ökoszisztémát érintő – beavatkozásokat szükséges megvalósítani (pl. talajnedvesség növelése elárasztással), amelyekkel az adott terület refugiális kapacitása jelentősen növelhető. Szélsőséges esetben pedig előtérbe kell helyezni az új menedékhelyek kialakításának a lehetőségét, vagyis egy vagy több antropogén refúgium létrehozását az adott tájban. Ez azonban olyan körültekintő tervezést igényel, ami egyaránt magába foglalja a jövőbeli változások mértékét és az adott terület biofizikai tényezőinek alapos ismeretét.

A fő tudományos eredmények pontokba foglalt összegzése

- *A töbrök helyi biodiverzitási „forró pontokként” jelennek meg a karsztos tájakban. A töbrök olyan változatos mikroklimatikus adottságokkal rendelkező mikroélőhelyek sokaságát képesek fenntartani kis térléptéken belül, melyek egymástól nagymértékben eltérő élőhely-preferenciával rendelkező növény és ízeltlábú taxonok populációinak fenntartására képesek.*
- *A töbrökben előforduló, hűvös éghajlatot jelző növényfajok számát a makroklima, a töbrök mérete, a növényzeti borítás, illetve a töbörlejtő helyzete együttesen határozza meg.*
- *A töbrök nemcsak éghajlati mikrorefúgiumként, hanem nedvességi és tápanyag mikrorefúgiumként is működhetnek a karsztos tájakon belül.*
- *A nagyobb átmérővel és mélységgel rendelkező töbrök sajátos növényzettel rendelkező élőhelyszigetként jelennek meg a karsztos tájakon belül.*
- *Az abiotikus szűrők karszterülettől függetlenül irányítják a növényzet töbörbeli fejlődését, egymáshoz nagyon hasonló mintázatokat kialakítva.*
- *A töbröket borító és a töbrök körül található növényzet jellemzői jelentős mértékben befolyásolhatják a töbrökben előforduló ízeltlábú közösségek összetételét és funkcionális jellemzőit.*
- *A töbrök olyan növényi és ízeltlábú funkcionális jellegeket, illetve növényi funkcionális jellegkombinációkat tarthatnak fenn, melyek a környező területeken ritkák.*
- *A töbör-aljak növényzete magas funkcionális és filogenetikai diverzitással rendelkezik.*
- *A töbröket ért múltbeli és jelenkori emberi zavarások jelentősen befolyásolják a töbrök refugiális kapacitását. Az erős zavarások általában jelentős mértékben csökkentik a töbrök fajmegőrző képességét. Azonban olyan zavarási típusok is léteznek, melyek hosszabb távon akár növelhetik is a töbrökben előforduló, éghajlatváltozásra érzékeny növényfajok számát.*
- *A töbröket borító erdők kora és az egyes töbörrészek elhelyezkedése együttesen befolyásolja a töbrök növényzetének*

fajgazdagságát és összetételét, valamint meghatározza az éghajlatváltozásra érzékeny fajok előfordulási mintázatait.

- *A refúgiumok azonosítása és kezelése kiemelt körütekintést igényel, szélsőséges esetben akár új refúgiumok (ún. antropogén refúgiumok) kialakítása is szükséges lehet egy adott tájban.*

Értekezés alapjául szolgáló publikációk

Értekezésben szereplő publikációk

- Bátori Z.**, Csiky J., Farkas T., Vojtkó E. A., Erdős L., Kovács D., Wirth T., Körmöczy L., Vojtkó A. (2014): The conservation value of karst dolines for vascular plants in woodland habitats of Hungary: refugia and climate change. *International Journal of Speleology* **43**: 15–26. SJR: **Q1**. IF: 1,7
- Bátori Z.**, Erdős L., Gajdács M., Barta K., Tobak Z., Frei K., Tölgyesi Cs. (2021): Managing climate change microrefugia for vascular plants in forested karst landscapes. *Forest Ecology and Management* **496**: 119446. SJR: **D1**. IF: 4,4
- Bátori Z.**, Gallé R., Gallé-Szpisjak N., Császár P., Nagy D. D., Lőrinczi G., Torma A., Tölgyesi Cs., Maák I. E., Frei K., Hábczyus A. A., Hornung E. (2022): Topographic depressions provide potential microrefugia for ground-dwelling arthropods. *Elementa-Science of the Anthropocene* **26**: 108202. SJR: **Q1**. IF: 3,9
- Bátori Z.**, Lőrinczi G., Tölgyesi Cs., Módra G., Juhász O., Aguilon D. J., Vojtkó A., Valkó O., Deák B., Erdős L., Maák I. E. (2020): Karstic microrefugia host functionally specific ant assemblages. *Frontiers in Ecology and Evolution* **8**: 613738. SJR: **Q1**. IF: 4,2
- Bátori Z.**, Tölgyesi Cs., Li G., Erdős L., Gajdács M., Kelemen A. (2023): Forest age and topographic position jointly shape the species richness and composition of vascular plants in karstic habitats. *Annals of Forest Science* **80**: 16. SJR: **Q1**. IF: 2,5
- Bátori Z.**, Valkó O., Vojtkó A., Tölgyesi Cs., Farkas T., Frei K., Hábczyus A. A., Tóth Á., Li G., Rádai Z., Dulai S., Barta K., Erdős L., Deák B. (2023): Environmental heterogeneity increases the conservation value of small natural features in karst landscapes. *Science of the Total Environment* **872**: 162120. SJR: **D1**. IF: 8,2
- Bátori Z.**, Vojtkó A., Farkas T., Szabó A., Havadtői K., E-Vojtkó A., Tölgyesi Cs., Cseh V., Erdős L., Maák I. E., Keppel G. (2017): Large- and small-scale environmental factors drive distributions of cool-

adapted plants in karstic microrefugia. *Annals of Botany* **119**: 301–309. SJR: **D1**. IF: 3,6

Bátori Z., Vojtkó A., Keppel G., Tölgyesi Cs., Čarni A., Zorn M., Farkas T., Erdős L., Kiss P. J., Módra G., Breg Valjavec M. (2020): Anthropogenic disturbances alter the conservation value of karst dolines. *Biodiversity and Conservation* **29**: 503–525. SJR: **Q1**. IF: 3,5

Bátori Z., Vojtkó A., Maák I., Lőrinczi G., Farkas T., Kántor N., Tanács E., Kiss P. J., Juhász O., Módra G., Tölgyesi Cs., Erdős L., Aguilon D. J., Keppel G. (2019): Karst dolines provide diverse microhabitats for different functional groups in multiple phyla. *Scientific Reports* **9**: 7176. SJR: **D1**. IF: 4,0

Frei K., E-Vojtkó A., Tölgyesi Cs., Vojtkó A., Farkas T., Erdős L., Li G., Lőrincz Á., **Bátori Z.** (2025): Topographic complexity drives trait composition as well as functional and phylogenetic diversity of understory plant communities in microrefugia: New insights for conservation. *Forest Ecosystems* **12**: 100278. SJR: **D1**. IF: 4,4

Frei K., Vojtkó A., Farkas T., Erdős L., Barta K., E-Vojtkó A., Tölgyesi Cs., **Bátori Z.** (2023): Topographic depressions can provide climate and resource microrefugia for biodiversity. *iScience* **26**: 108202. SJR: **D1**. IF: 4,6

Keppel G., Stralberg D., Morelli T. L., **Bátori Z.** (2024): Managing climate-change refugia to prevent extinctions. *Trends in Ecology & Evolution* **39**: 800–808. SJR: **D1**. IF: 17,3

Az értekezés témájához kapcsolódó további publikációk

Bátori Z., Baráth K., Csiky J. (2006): A *Dryopteris affinis* (LÖWE) FRAS.-JENK. előfordulása a Mecsekben. *Flora Pannonica* **4**: 3–8.

Bátori Z., Csiky J., Erdős L., Morschhauser T., Török P., Körmöczy L. (2009): Vegetation of the dolines in Mecsek mountains (South Hungary) in relation to the local plant communities. *Acta Carsologica* **38**: 237–252. SJR: **Q2**. IF: 0,6

- Bátori Z.**, Kis-Vörös Sz., Tóth N., Körmöczi L. (2010): A Nyugat-Mecsek dolináinak védett növényei. *Dunántúli Dolgozatok (A) Természettudományi Sorozat* **12**: 79–86.
- Bátori Z.**, Gallé R., Erdős L., Körmöczi L. (2011): Ecological conditions, flora and vegetation of a large doline in the Mecsek Mountains (South Hungary). *Acta Botanica Croatica* **70**: 147–155. SJR: **Q3**. IF: 0,7
- Bátori Z.** (2012): A Nyugat-Mecsek dolináinak növényzete. In: Barta K., Tarnai T. (szerk.): *A Nyugat-Mecsek karsztja*. GeoLitera, SZTE TTIK Földrajzi és Földtani Tanszékcsoport, 143–148.
- Bátori Z.**, Körmöczi L., Erdős L., Zalatnai M., Csiky J. (2012): Importance of karst sinkholes in preserving relict, mountain and wet woodland plant species under sub-Mediterranean climate: a case study from southern Hungary. *Journal of Cave and Karst Studies* **74**: 127–144. SJR: **Q2**. IF: 0,5
- Bátori Z.**, Lengyel A., Maróti M., Körmöczi L., Tölgyesi Cs., Bíró A., Tóth M., Kincses Z., Cseh V., Erdős L. (2014): Microclimate-vegetation relationships in natural habitat islands: species preservation and conservation perspectives. *Időjárás* **118**: 257–281. SJR: **Q3**. IF: 0,5
- Bátori Z.**, Farkas T., Erdős L., Tölgyesi Cs., Körmöczi L., Vojtkó A. (2014): A comparison of the vegetation of forested and non-forested solution dolines in Hungary: a preliminary study. *Biologia* **69**: 1339–1348. SJR: **Q3**. IF: 0,8
- Bátori Z.**, E. Vojtkó A., Erdős L., Vojtkó A. (2014): A bükki erdős és gyepes töbrök növényzetének hőmérsékleti és talajnedvességi indikációja. *Kitaibelia* **19**: 331–338.
- Kiss P. J., Tölgyesi Cs., Bóni I., Erdős L., Vojtkó A., Maák I. E., **Bátori Z.** (2020): The effects of intensive logging on the capacity of karst dolines to provide potential microrefugia for cool-adapted plants. *Acta geographica Slovenica* **60**: 37–48. SJR: **Q2**. IF: 1,7
- Aguilon D. J., Vojtkó A., Tölgyesi Cs., Erdős L., Kiss P. J., Lőrinczi G., Juhász O., Frei K., **Bátori Z.** (2020): Karst environments and disturbance: evaluation of the effects of human activity on grassland

- and forest naturalness in dolines. *Biologia* **75**: 1529–1535. SJR: **Q3**. IF: 1,4
- Bátori Z.**, Bauer N., Erdős L., Vojtkó A. (2022): *The vegetation of karsts in Hungary*. In: Veress M., Leél-Össy. Sz (szerk.): *Cave and karst systems of Hungary*. Switzerland: Springer Cham, 535–552.
- Ratkai B., Bán K. A., Frei K., Horváth G., Li G., Lőrincz Á., Lőrinczi G., Pécsy F., **Bátori Z.***, Maák I. E.* (2024): Climate microrefugia promote intraspecific trait variability of the Palaearctic ant species *Myrmica ruginodis* (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* **34**: 159–171. SJR: **D1**. IF: 2,4
- Li G., Ratkai B., Tóth B. Gy., Erdős L., Tölgyesi Cs., Frei K., **Bátori Z.** (2025): Small canopy gaps influence vegetation dynamics and functionality in topographically complex landscapes. *Forest Ecology and Management* **593**: 122839. SJR: **D1**. IF: 4,4

Tudományometriai adatok

Tudományos folyóiratcikkek száma: **124**

- Q1 kategóriájú folyóiratcikkek száma: **69**
- D1 kategóriájú folyóiratcikkek száma: **35**
- Q2 kategóriájú folyóiratcikkek száma: **19**
- Q3 kategóriájú folyóiratcikkek száma: **20**
- Q4 kategóriájú folyóiratcikkek száma: **3**
- Magyar nyelvű folyóiratcikkek száma: **11**
- Első szerzős folyóiratcikkek száma: **25**
- Utolsó szerzős folyóiratcikkek száma: **20**
- Meghatározó szerzőként megjelentetett Q1/D1 besorolású tudományos közlemények száma: **17**
- Könyvrészletek száma: **6**
- Konferenciaközlemények száma: **5**

A teljes életmű összesített impakt faktora: **389,147** (SJR); **402,7** (WOS)

- Meghatározó szerzőként megjelentetett tudományos közleményekből számított kumulatív impakt faktor: **103,247** (SJR); **102,4** (WOS)
- A PhD-fokozat (2013) elnyerése után megjelent tudományos közlemények kumulatív impakt faktora: **380,577** (SJR), **396,8** (WOS)

Hirsch-index: **32**

Független idézetek száma: **1991**

Irodalomjegyzék

- BACSÓ N., ZÓLYOMI B. (1934): Mikroklíma és növényzet a Bükk-fennsíkon. *Az időjárás* **38**: 177–196.
- BÁRÁNY-KEVEI I. (1999): Microclimate of karstic dolines. *Acta Climatológica Universitatis Szegediensis* **32–33**: 19–27.
- BÁTORI Z. (2012): *Flóra, vegetációszerkezet és ökológiai viszonyok a Mecsek hegység dolináiban*. PhD értekezés, Pécs.
- BÁTORI Z. és mtsai. (2009): Vegetation of the dolines in Mecsek mountains (South Hungary) in relation to the local plant communities. *Acta Carsologica* **38**: 237–252.
- BÁTORI Z. és mtsai. (2011): Ecological conditions, flora and vegetation of a large doline in the Mecsek Mountains (South Hungary). *Acta Botanica Croatica* **70**: 147–155.
- BÁTORI Z. és mtsai. (2012): Importance of karst sinkholes in preserving relict, mountain and wet woodland plant species under sub-Mediterranean climate: a case study from southern Hungary. *Journal of Cave and Karst Studies* **74**: 127–144.
- BEGON M., TOWNSEND C. R., HARPER J. L. (2006): *Ecology: From individuals to ecosystems*. Blackwell, Oxford.
- DE WAELE J. (2009): Evaluating disturbance on mediterranean karst areas: the example of Sardinia (Italy). *Environmental Geology* **58**: 239–255.
- DEÁK B. és mtsai. (2021): Ancient burial mounds provide safe havens for grassland specialist plants in transformed landscapes – a trait-based analysis. *Frontiers in Ecology and Evolution* **9**: 619812.
- DÍAZ S. és mtsai. (2016): The global spectrum of plant form and function. *Nature* **529**: 167–171.
- EGLI B. R. (1989): Ecology of dolines in the mountains of Crete (Greece). *Bielefelder Ökologische Beiträge* **4**: 59–63.
- GÖTZENBERGER L. és mtsai. (2012): Ecological assembly rules in plant communities—approaches patterns and prospects. *Biological Reviews* **87**: 111–127.
- HORNUNG E., VILISICS F., SÓLYMOS P. (2009): Ászkarák együttesek (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) felhasználhatósága élőhelyek minősítésében. *Természetvédelmi Közlemények* **15**: 381–395.
- HORVAT I. (1953): Vegetacija ponikava. *Geografski glasnik* **14–15**: 1–25.
- JAKUCS L. (1971): *A karsztok morfológiája. A karsztféjlődés variációi*. Akadémiai Kiadó, Budapest.

- KEMENCEI Z., FARKAS R., PÁLL-GERGELY B. (2014): Microhabitat associations of land snails in forested dolinas: Implications for coarse filter conservation. *Community Ecology* **15**: 180–186.
- KEPPEL G. és mtsai. (2015): The capacity of refugia for conservation planning under climate change. *Frontiers in Ecology and the Environment* **13**: 106–112.
- KEPPEL G. és mtsai. (2018): Towards an eco-evolutionary understanding of endemism hotspots and refugia. *Annals of Botany* **122**: 927–934.
- KEPPEL G. és mtsai. (2012): Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. *Global Ecology and Biogeography* **21**: 393–404.
- KOVAČIČ G., RAVBAR N. (2013): Analysis of human induced changes in a karst landscape – the filling of dolines in the Kras plateau. *Science of the Total Environment* **447**: 143–151.
- KÜHN I. és mtsai. (2006): Relating geographical variation in pollination types to environmental and spatial factors using novel statistical methods. *New Phytologist* **172**: 127–139.
- LI G. és mtsai. (2025): Small canopy gaps influence vegetation dynamics and functionality in topographically complex landscapes. *Forest Ecology and Management* **593**: 122839.
- OTTAVIANI G. és mtsai. (2020): Linking plant functional ecology to island biogeography. *Trends in Plant Science* **25**: 329–339.
- ROBERTS M. R., GILLIAM F. S. (1995): Patterns and mechanisms of plant diversity in forested ecosystems: implications for forest management. *Ecological Applications* **5**: 969–977.
- STEWART J. R. és mtsai. (2010): Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences* **277**: 661–671.
- TINYA F. és mtsai. (2020): Initial regeneration success of tree species after different forestry treatments in a sessile oak-hornbeam forest. *Forest Ecology and Management* **459**: e117810.
- WARREN R. J. II. és mtsai. (2021): How common and dispersal limited are ant-dispersed plants in eastern deciduous forests? *Plant Ecology* **222**: 361–373.

