

A növényi inváziók hatása a társulások nitrogén-körforgalmára

Írta:

Illyés András

(V. évf. biológus hallgató, ELTE TTK Genetika
Tanszék)

Témavezető:

Takács-Sánta András

(tudományos munkatárs, ELTE TTK Genetika Tanszék
- MTA-ELTE Evolúciógenetikai Kutatócsoport)

2003

Tartalomjegyzék

Tartalomjegyzék.....	2
A növényi inváziók hatása a társulások nitrogén-körforgalmára.....	4
Absztrakt.....	4
1. Bevezetés.....	6
1.1. Bevezetés és fogalmi tisztázás.....	6
1.2. A biológiai inváziók jellemzése.....	8
1.3. A biológiai inváziók hatása a társulások anyag- és energiaforgalmára.....	10
1.4. A biológiai inváziók hatása a biodiverzitásra.....	11
1.5. A biológiai inváziók története.....	12
1.6. A biológiai inváziók kutatásának története.....	13
2. A nitrogén természetes körforgalma és az ember hatása a nitrogén körforgalmára.....	16
2.1. A társulások anyag- és energiaforgalma.....	16
2.2. A nitrogén természetes körforgalma.....	17
2.2.1. A nitrogén globális körforgalma.....	17
2.2.2. A nitrogén körforgalma a társulásokon belül.....	20
2.3. Az ember hatása a nitrogén körforgalmára.....	22
3. A növényi inváziók hatása a társulások nitrogén-körforgalmára.....	25
3.1. A növényi inváziók közvetlen hatása a társulások nitrogén-körforgalmára.....	25
3.1.1. A növényi inváziók hatása a nitrogén mineralizációjára.....	25
a.) a <i>Bromus tectorum</i> inváziója Észak-Amerika füves pusztáin.....	25
b.) az <i>Agropyron cristatum</i> inváziója Észak-Amerika füves pusztáin.....	26
c.) a <i>Berberis thunbergii</i> és a <i>Microstegium vimineum</i> inváziója Észak-Amerika lombhullató erdeiben.....	28
d.) a <i>Lepidium latifolium</i> inváziója Észak-Amerika nyugati részének vizes és partmenti élőhelyein.....	30
e.) C ₄ -es fűvek (<i>Schizachyrium condensatum</i> , <i>Andropogon virginicus</i> , <i>Melinis minutiflora</i>) inváziója Hawaii száraz trópusi erdeiben és a <i>Melinis minutiflora</i> inváziója Hawaii örökzöld cserjés társulásaiban.....	31
f.) a <i>Hieracium spp.</i> inváziója Új-Zéland füves pusztáin.....	33
g.) az <i>Acacia saligna</i> és az <i>Acacia cyclops</i> inváziója Dél-Afrikában.....	33
3.1.2. A növényi inváziók hatása a nitrogén fixációjára.....	36
a.) a <i>Myrica faya</i> inváziója Hawaii primer szukcessziós társulásaiban.....	36
b.) a <i>Carduus nutans</i> és a <i>Senecio jacobaea</i> inváziója Új-Zéland füves pusztáin.....	39
3.2. A növényi inváziók közvetett hatása a társulások nitrogénkörforgalmára (füinváziók hatása a tüzek gyakoriságára).....	40
a.) C ₄ -es fűvek (<i>Schizachyrium condensatum</i> , <i>Melinis minutiflora</i>) inváziója Hawaii száraz trópusi erdeiben.....	41
b.) a <i>Hyparrhenia rufa</i> inváziója Costa Rica száraz trópusi erdeiben.....	42
3.3. Következtetések.....	42
3.3.1. A növényi inváziók, a N-mineralizáció és az N-elérhetőség kapcsolata.....	42
a.) Amikor a növények inváziója csökkentette a N-mineralizációs rátát.....	43
b.) Amikor a növények inváziója növelte az N-mineralizációs rátát.....	44
c.) Amikor a növények inváziója nem volt jelentősebb hatással a N-mineralizációs rátára.....	47
d.) Összefoglalás: általános összefüggések és az ezek háttérében álló konkrét mechanizmusok.....	47
3.3.2. A növényi inváziók, a N-fixáció és a N-elérhetőség kapcsolata.....	52

3.3.3. A fűinváziók, a tűzgyakoriság és a N-elérhetőség kapcsolata	52
3.3.4. A N-elérhetőség megváltozásának lehetséges következményei (a növényi inváziók, a kompetíció és a nitrogén-körforgalom kapcsolata)	53
4. A biológiai inváziók megelőzési és csökkentési lehetőségei	57
4.1. A fajbehurcolások és a nemzetközi kereskedelem kapcsolata	57
4.2. A biológiai inváziók hatásainak utólagos csökkentési lehetőségei	59
a.) Biológiai védekezés	59
b.) Az invazív faj teljes kiirtása.....	60
4.3. Az akác (<i>Robinia pseudoacacia</i>) magyarországi inváziójának csökkentési lehetőségei	62
4.4. Konklúzió: A magyarországi inváziók csökkentési lehetőségei	64
5. Zárszó	66
Köszönetnyilvánítás	67
Irodalomjegyzék.....	67

A növényi inváziók hatása a társulások nitrogén-körforgalmára

Absztrakt

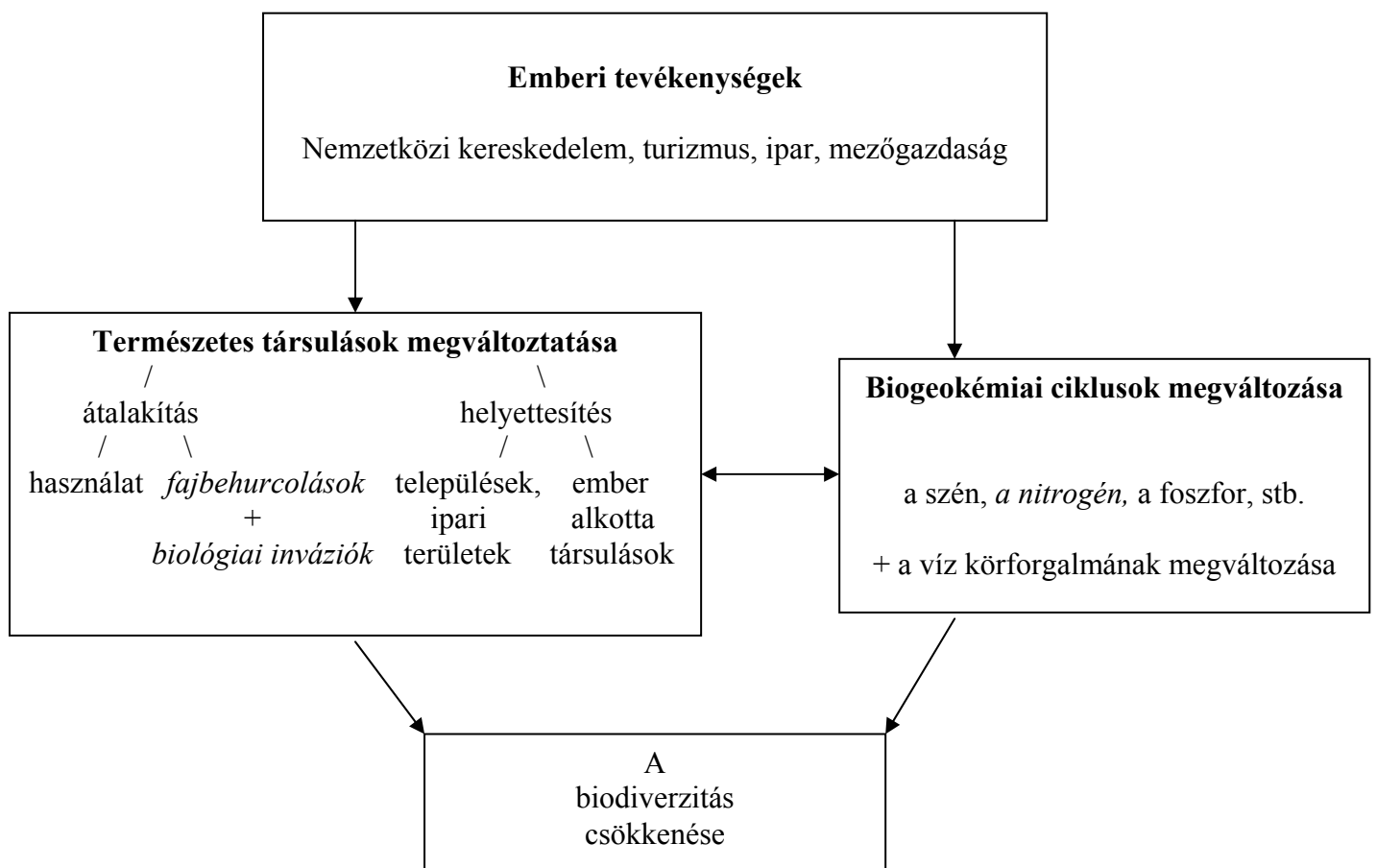
Napjainkban folyamatosan nő azoknak a fajoknak a száma, amelyek az ember közreműködésével olyan társulásokba is eljutnak, amelyekben eredetileg nem fordultak elő. Az idegenhonos fajok által okozott biológiai inváziók befolyásolhatják a társulások anyag- és energiaforgalmát, ezen kívül csökkenthetik a biodiverzitást. A nitrogén körforgalmának megváltozása komoly hatással lehet az élőlénytársulásokra, mivel a nitrogén egyrészt fontos biogén elem, másrészt pedig gyakran limitáló tápanyag. Ebben a dolgozatban a biológiai inváziók általános jellemzése, hatásai és történetük rövid áttekintése után a nitrogén körforgalmát tárgyaljuk. Ezt olyan esettanulmányok bemutatása követi, amelyekben a behurcolt növények inváziója valamilyen módon megváltoztatta az adott társulás nitrogén-körforgalmát. Az invazív növények befolyásolták a nitrogén immobilizációját és mineralizációját, valamint a nitrogén-fixációt. A füvek inváziója pedig a tűzgyakoriság növelésén keresztül is befolyásolta a talajbeli N-elérhetőséget. Az esetek egy részében nőtt a N-elérhetőség, más részükben csökkent, és csak egy esetben nem volt kimutatható az invázió N-elérhetőségre gyakorolt hatása. A nitrogén körforgalmában tapasztalható változások háttérében álló pontos mechanizmusok nem voltak minden esetben tisztázottak. Általános összefüggés volt tapasztalható a talajba kerülő elhalt szerves anyagok mennyisége és összetétele (főleg a szén: nitrogén arány), a mikróbák nitrogénfelvétele (immobilizáció), és a N-mineralizációs ráta, illetve a talajbeli N-elérhetőség, vagyis a talaj szerves-N tartalmának változása között. Néhány esetben kimutatható volt az invazív növényfajoknak a mikrobiális szervezetek lebontó enzimtermelésére gyakorolt hatása is. A nitrogén-fixációra képes invazív fajok a légköri nitrogén megkötésével képesek jelentős mértékben növelni a társulásban a növények által hozzáférhető nitrogén mennyiségét, az idegenhonos füvek inváziója viszont a tűzgyakoriság növelésén keresztül általában csökkenti a talajban a N-elérhetőséget. A N-elérhetőség változásának további következményei lehetnek a társulás fajösszetételét tekintve, mivel befolyásolhatja a natív és az idegenhonos fajok közti kompetíció kimenetelét. Az invazív faj kompetíciós

képességeinek növekedése tovább gyorsíthatja terjedését, ami a natív fajok számának további csökkenését eredményezheti. Az utolsó fejezet a biológiai inváziók megelőzési és csökkentési lehetőségeivel foglalkozik, az áttekintést pedig egy esettanulmány zárja, amely a Magyarországon is sok problémát okozó akác (*Robinia pseudoacacia*) inváziójának csökkentési lehetőségeit vizsgálja. Az invazív fajok nitrogén-körforgalomra gyakorolt hatásának ismerete a magyarországi példákat tekintve is fontos lehet, hiszen nálunk is invazív akác, illetve a szintén terjedőben lévő gyalogakác (*Amorpha fruticosa*) és a keskenylevelű ezüstfa (*Elaeagnus angustifolia*) egyaránt képesek nitrogént fixálni. Ebből kifolyólag e három faj inváziója számottevő hatással lehet a nitrogén körforgalmára is, ami az érintett társulások diverzitásának csökkenésén túl további negatív következményekkel járhat. A növényi inváziókkal foglalkozó szakirodalomban tudomásom szerint eddig még nem jelent meg olyan összefoglaló munka, ami átfogó képet nyújtana a növények inváziójának a társulások nitrogén-körforgalmára gyakorolt hatásairól.

1. Bevezetés

1.1. Bevezetés és fogalmi tisztázás

Az ember bioszférára gyakorolt hatása jelentősen nőtt az utóbbi évszázadok során. Az egyik legalapvetőbb ember okozta változás a természetes társulások átalakítása, illetve kiirtása és ember alkotta élőlényközösségekkel történő helyettesítése. A társulások átalakításának egyik módja a fajok behurcolása. Többek között a fajbehurcolások és a biológiai inváziók hatására is módosulhat a társulások anyag- és energiaforgalmában fontos szerepet játszó elemek és vegyületek körforgalma (**1. ábra**). Ezek közé tartozik a nitrogén is, amely egyrészt fontos biogén elem, másrészt pedig sok társulásban limitáló tápanyag. A nitrogén körforgalmának megváltozása emiatt komoly hatással lehet az élőlénytársulásokra (Vitousek 1994, Vitousek et al. 1997a, b).



1. ábra. Az emberi tevékenységek, a biológiai inváziók, a biogeokémiai ciklusok és a biodiverzitás kapcsolata.

A biológiai inváziók hatásainak tárgyalása előtt szükség van a fogalmak pontos definiálására. Az **őshonos (natív) fajok** természetes elterjedési területükön belül fordulnak elő. **Behurcolt (idegenhonos, adventív, jövevény-) fajnak** tekintjük az olyan fajokat, amelyek az ember közreműködésével, szándékosan vagy véletlenül jutottak el eredeti elterjedési területükről egy olyan élőlénytársulásba, amelyben eredetileg nem fordultak elő. A fajbehurcolások nagyobb része véletlenül történik. A behurcolt fajok döntő hányada az új körülmények között nem képes tartós megtelepedésre, kisebb részük azonban meghonosodik. Azokat a behurcolt fajokat, amelyek képesek nagy területeken, jelentős mértékben elszaporodni és az adott társulásban önfenntartó populációt fenntartani, **invazív fajoknak** nevezzük. Ezek közül csak néhány változtatja meg jelentős mértékben a társulás eredeti összetételét vagy a biogeokémiai ciklusokat, például a nitrogén körforgalmát. A harmadik fejezetben ilyen növényfajokról lesz szó.

Magyarországon a XIX. századtól kezdve tartják számon az idegenhonos fajokat, bár az inváziók minden bizonnyal már jóval azelőtt is gyakoriak lehettek hazánkban. Az 1995-ben számontartott idegenhonos növényfajok száma 264 volt, ezeknek pedig mintegy 15%-a, tehát körülbelül 40 faj számít invazívna (Török et al. in press). Általánosítva elmondható, hogy Európában (így Magyarországon is) többségben vannak azok a növényfajok, amelyeket Észak-Amerikából hurcoltak be (pl. zöld juhar, parlagfű, szíriai selyemkóró, vörös kőrös, akác stb.). Észak-Amerikában ezzel szemben az eurázsiai növényfajok, például az európai réti fűzény (*Lythrum salicaria*) számítanak hasonlóan agresszív fajoknak.

A hazánkba **akaratlanul behurcolt**, majd később sok társulásban invazívvá vált növényfajok közül talán a legismertebb példa az ürömlevelű parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia*), amely főleg gyomtársulásokban, utak mentén terjed. Az átoktüske (*Cenchrus incertus*) főleg az Alföldi gyepeken telepedett meg, ahol gyors ütemben szaporodik. A liánszerű süntök (*Echinocystis lobata*) inváziója folyók mentén, ártereken jellemző. Az íva (*Iva xanthiifolia*) leginkább a vasútvonalakat, utakat szegélyező gyomtársulásokban van jelen. A seprence (*Stenactis annua*) főleg a Dunántúlon, ártéri magaskórósokban, ligeterdőkben jellemző, az eurázsiai rizsgyékény (*Typha laxmannii*) pedig mocsaras területeken fordul elő.

A behurcolt fajok másik csoportját a **szándékosan betelepített** fajok alkotják. Ebbe a csoportba főleg olyan növények tartoznak, amelyeket valamilyen **erdészeti** vagy **mezőgazdasági** célból, illetve **dísznövényként** telepítettek be az adott területre. Ezek a fajok

szintén invazívvá válhatnak. Ilyen például a zöld juhar (*Acer negundo*), ami főleg a homoki és sziki erdőkben, illetve az ártéri ligeterdőkben terjed. A kínai eredetű bálványfa (*Ailanthus altissima*) szinte minden hazai erdőtársulásban előfordul. A vörös kőris (*Fraxinus pennsylvanica*) elszaporodása és terjedése a ligeterdei társulások leromlását okozza, ami egyúttal elősegíti a kőrisfaj további invázióját. A csicsókát (*Helianthus tuberosus*) haszonnövényként ültetik, főleg felhagyott szántókon válhat invazívvá. Két észak-amerikai pillangósvirágú (a nitrogénkötő *Rhizobium* baktériummal gyökérszimbiózisban élő) faj, az egész országban megtalálható **akác** (*Robinia pseudoacacia*) és a többek között a Tisza ártéri rétjein is terjedő **gyalogakác** (*Amorpha fruticosa*), valamint a szintén nitrogénfixáló szimbióta baktériummal (*Frankia*) rendelkező ázsiai **keskenylevelű ezüstfa** (*Elaeagnus angustifolia*) jelentős mértékben képesek befolyásolni a társulások nitrogén-körforgalmát, és nagymértékben csökkentik a biodiverzitást.

A dísznövényként behurcolt fajok szintén nagy számban képviseltetik magukat a magyarországi növénytársulásokban. Hazánk nedvesebb társulásaiban, főként a Dunántúlon szaporodott el az Észak-Amerikában őshonos magas és kanadai aranyvessző (*Solidago gigantea*, *S. canadensis*), amelyek szintén erősen veszélyeztetik a természetes növénytársulások fajösszetételét. A Himalájában őshonos bíbor nebáncsvirág (*Impatiens glandulifera*) sok helyen kivadult, erősen terjed, és egyes társulásokban gyakran egyeduralmódóvá válik. A szigetközi Duna-ágak mentén és más ártéri társulásokban a közönséges vadszőlő (*Parthenocissus inserta*) vált invazívvá. A Japán szigetén honos, hazánkban a díszkertekből kivadult, helyenként rendkívül agresszíven terjedő ártéri japánkeserűfű (*Reynoutria japonica*) főleg a bolygatott talajú, nitrogéndús területeket kedveli. A homoki gyepeket a méhészek által behozott kiváló mézelő növény, a nevével ellentétben szintén észak-amerikai eredetű szíriai selyemkóró (*Asclepias syriaca*) inváziója fenyegeti (Török et al. 1997).

1.2. A biológiai inváziók jellemzése

Az idegenhonos fajok inváziója az éghajlatváltozáshoz hasonlóan napjainkra globális ökológiai problémává vált, és egyaránt veszélyezteti a szigetek és a kontinensek társulásainak őshonos élővilágát (D'Antonio and Vitousek 1992, Vitousek 1994, Vitousek et al. 1996, Lövei 1997). Általánosságban elmondható, hogy a szigetek és az édesvizek társulásaiban a behurcolt fajok aránya az őshonos fajokhoz viszonyítva jóval magasabb, mint a kontinensek társulásaiban. A szárazföldeken a teljes fajszámot tekintve az idegenhonos fajok aránya

általában 1-20%-ig terjed, míg a szigeteken és édesvizekben ez az arány elérheti az 50%-ot is (pl. a Hawaii szigeteken 48%; Új-Zélandon pedig 47%), egyes kirívó esetekben pedig meg is haladhatja ezt (pl. a Bermuda-szigeteken 65%) (Vitousek et al. 1996).

A behurcolt fajok sikerének egyik fő oka, hogy új élőhelyükön sok esetben sikerül megszabadulniuk természetes ellenségeiktől, vagyis eredeti ragadozóiktól, kórokozóiktól és parazitáiktól. A szigetek és édesvizek társulásai pedig sokszor sérülékenyebbek a szárazföldi társulásoknál. Ennek oka, hogy a legtöbb szigeteken őshonos faj az emlős ragadozók és a nagytestű növényevők szelektív nyomásának hiányában evolválódott, ezért gyakran képtelenek megfelelően védekezni a behurcolt fajokkal szemben (Diamond and Case 1986). A távoli szigetek egyik fő jellemzője pedig az endemizmusokban való gazdagság, ezért a fajbehurcolások következtében gyakran olyan fajok is kipusztulnak, amelyeknek egyedei az egész Földet tekintve csak ott fordultak elő. A számos példa közül az egyik legismertebb ilyen eset a csendes-óceáni Guam szigetének endemikus madárfaunája, ahol a barna mangrovesikló (*Boiga irregularis*) behurcolásának következtében tíz őshonos madárfaj pusztult ki (Pimm 1987).

Az édesvízi társulásokba történő fajbehurcolások következményei hasonlóan súlyosak lehetnek. Az egyik leggyakrabban idézett példa a zebrakagyló (*Dreissena polymorpha*) észak-amerikai inváziója. A Kaszpi-tengerben őshonos kagylófaj 1988-ban véletlenül került a Nagy-Tavakba, ahová valószínűleg egy európai olajszállító tankhajó ballasztvizével jutott el. Két év alatt rendkívül nagymértékben elszaporodott, és ezzel teljesen kiszorította a tó őshonos kagylófajait (Vitousek et al. 1996).

A globális ökológiai problémák legtöbbször kölcsönhatásban állnak egymással, így ezek is befolyásolhatják a biológiai inváziók előfordulásának valószínűségét (D'Antonio and Vitousek 1992, Vitousek et al. 1996, Dukes and Mooney 1999). Például egy nagyobb erdőterület kiirtása megnövelheti a fűinváziók gyakoriságát. Az idegenhonos fűfajok nagymennyiségű éghető anyagot biztosítanak a tűz számára, ezáltal növelik a tűzgyakoriságot az adott társulásban. Kialakulhat egy pozitív visszacsatolású kör (fű/tűz ciklus, ld. később az 4. ábrát), amelyben a tűz csökkenti a natív fajok gyakoriságát, az invazív füvekét pedig egyre növeli¹ (D'Antonio and Vitousek 1992).

¹ Ez gyakori jelenség azoknak az Euráziából és Afrikából származó fűfajoknak az esetében, amelyek Amerika és Ausztrália arid és szemi-arid társulásaiban, valamint Hawaii száraz trópusi erdeiben terjedtek el. Ide tartozik a *Bromus tectorum* inváziója Észak-Amerika nyugati részén, a C₄-es füvek (*Schizachyrium*

1.3. A biológiai inváziók hatása a társulások anyag- és energiaforgalmára

A talajban zajló lebontó folyamatok, amelyek képesek nagymértékben befolyásolni az egyes elemek körforgalmát, meghatározó szerepet töltenek be a társulások anyag- és energiaforgalmában. Az elhalt szerves anyagok lebontása több lépésben zajlik, és az egyes folyamatok kölcsönösen hatnak egymásra. A talajba kerülő, elhalt szerves anyagokat felépítő elemek (főleg a szén és a nitrogén) mikrobák általi immobilizációja és mineralizációja képes döntően befolyásolni a lebontás sebességét és az elemkörforgalmat. A szén és a nitrogén immobilizációját és mineralizációját pedig olyan változók befolyásolják, mint a talajba kerülő elhalt szerves anyagok biomasszája, szén és nitrogén tartalma, vagy a szén:nitrogén arány (pl. Schlesinger 1997, Pereira et al. 1998, Knops et al. 2002).

Az idegenhonos fajok inváziója akkor képes jelentősen befolyásolni a biogeokémiai ciklusokat, ha az előbb említett tulajdonságok (a nitrogén esetében például a talajba kerülő elhalt szerves anyagok N tartalma vagy a C:N arány) közül egy vagy több szignifikánsan eltér a natív fajoknál mérhető értékektől. A **nitrogén** elérhetősége gyakran kulcsfontosságú szerepet játszik az egyes növénytársulások anyagkörforgalmában. Emiatt ha egy idegenhonos faj inváziója megváltoztatja ennek az elemnek az elérhetőségét, az gyakran az egész társulás anyagkörforgalmának és fajösszetételének a megváltozásával jár. Különösen igaz ez azokban a társulásokban, ahol a talaj szerves-N tartalma igen alacsony, ezért a nitrogén limitáló tápanyag. Ezek közé tartoznak az arid és szemi-arid területek füves társulásai és többnyire a primer szukcessziós társulások is. Jó példa ezekre a fedél rozsnok (*Bromus tectorum*) inváziója az észak-amerikai préríken és a sokat vizsgált *Myrica faya* inváziója Hawaii fiatal vulkanikus talajain (Vitousek and Walker 1989, Evans et al. 2001).

A nitrogénhez hasonlóan a többi elem és vegyület körforgalmára is érvényes, hogy egy idegenhonos növényfaj inváziója akkor lehet rájuk jelentős hatással, ha a behurcolt faj valamely, az adott elem vagy vegyület körforgalmát befolyásolni képes tulajdonságában

condensatum, *Melinis minutiflora*) inváziója Hawaii szubmontán erdeiben, illetve a *Cenchrus ciliaris* nevű fűfaj inváziója Ausztráliában.

Ezzel szemben Euráziában és Afrikában viszonylag kevés példát találunk az idegenhonos fűfajok által okozott inváziókra. Az egyik ilyen példa a partmenti területek inváziója az Észak-Amerikából származó *Spartina alterniflora* és hibridje, a *S. angelica* által. A magyarországi példák közé tartozik két C₄-es fűfaj, a szintén észak-amerikai eredetű átoktüske (*Cenchrus incertus*) inváziója az Alföldön (nyílt homoki és zavart száraz gyepek, legelők), illetve a kozmopolita, agresszíven terjedő közönséges kakaslábfű (*Echinochloa crus-galli*) inváziója a vetési gyomtársulásokban.

jelentősen különbözik az adott társulás őshonos fajaitól. Például a tamariska (*Tamarix spp.*) fajok inváziója Észak-Amerika dél-nyugati részének szemi-arid, partmenti társulásaiban jelentős hatással van a víz körforgalmára, mivel a natív fajokkal ellentétben gyökerei a talajvíz szintjéig hatolnak. Ezáltal képes kiszárítani a talajokat és a vizes területeket. Az Ausztráliába és Kaliforniába behurcolt jégvirág (*Mesembryanthemum crystallinum*) abban tér el az őshonos fajoktól, hogy képes jelentős mennyiségű sót felhalmozni a talaj felső rétegében. Inváziója emiatt nagymértékben csökkenti a talajtermékenységet, illetve növeli a talajeróziót (Vitousek 1990).

Az édesvízi társulásokban szintén jól ismertek a különböző invazív növényfajok, amelyek képesek jelentősen befolyásolni ezekben a tavakban az anyag- és energiaforgalmát. A dél-amerikai eredetű vízjácint (*Eichornia crassipes*) például szinte teljesen beborította a kelet-afrikai Viktória-tó felszínét, csökkentve ezzel a tavi életközösséget alkotó többi faj által elérhető fény mennyiségét és gátolva a vízmozgást. Hasonló hatása van a *Myriophyllum spicatum* és a *Hydrilla verticillata* inváziójának Floridában, amelyek szintén sűrű bevonatot képeznek a tavak felszínén (Crooks 2002).

Kérdéses, hogy a biológiai inváziók milyen gyakran és milyen mértékben képesek befolyásolni ezeket a folyamatokat. Lehetséges, hogy az invazív fajok nagyobbik hányada nincsen rájuk jelentős hatással. Mindazonáltal számos olyan példa ismeretes, amikor a behurcolt fajok hatása az előbb említett folyamatokra egyértelműen kimutatható volt. Maga a tény, hogy előfordulnak ilyen esetek, valamint az, hogy ezek a hatások olykor igen súlyosak is lehetnek (pl. az akác inváziója Magyarországon), indokoltá teszi a növények biológiai invázióinak anyagkörforgalomra, ezen belül is a nitrogén körforgalmára gyakorolt hatásainak alaposabb vizsgálatát (Vitousek 1990).

1.4. A biológiai inváziók hatása a biodiverzitásra

A biodiverzitás egyre növekvő ütemű csökkenése miatt sokak szerint a földtörténet hatodik nagy fajkihalási hullámáról beszélhetünk. A biodiverzitás bioszférában betöltött szerepével és csökkenésének következményeivel sokan foglalkoznak, ez a bioszféra-kutatás egyik központi kérdése (pl. Ehrlich and Ehrlich 1981, Juhász-Nagy 1993, Vida 1996). Ez szintén kapcsolatban áll a biológiai inváziókkal, amelyek közvetlenül, és - a biogeokémiai ciklusok megváltoztatásán keresztül - közvetve is csökkenthetik a biodiverzitást (Chapin et al. 2000). Egyes becslések szerint az inváziók az élőhelyek pusztulása után a második

legfontosabb okozói az őshonos fajok pusztulásának (Vitousek et al. 1996), vagyis a behurcolt fajok a fajok mai tömeges kihalásának fő okai közé tartoznak (Diamond 1989, Lövei 1997). A globális ökológiai problémák, így az egyre növekvő mértékű fajbehurcolások és a biodiverzitás folyamatos csökkenésének a hosszú távú következményei nem jósolhatóak meg előre teljes biztonsággal. A Földön élő fajok számát sem ismerjük pontosan (May 1988), így a jövőbeli kihalási rátákat illetően is csak közelítő becsléseink vannak (Pimm et al. 1995).

Az inváziók egyrészt helyi szinten is csökkenthetik az adott társulás diverzitását, másrészt pedig globális méretekben is csökkentik a növény és állatvilág különbözőségét, ami által a Föld különböző pontjainak élővilága egyre hasonlóbba válik egymáshoz. A fajok földrajzi izolációja szükséges a globális biodiverzitás fenntartásához, így a biogeográfiai barrierek fokozatos eltűnésével párhuzamosan várhatóan csökkenni fog a fajok száma. Ezt a feltevést a fajszám-terület összefüggés segítségével lehet bizonyítani:

$$S = cA^z,$$

ahol S a terület, A a fajszám, c és z pedig állandók.

Az összefüggés szerint a fajszám lineárisan változik a terület logaritmusával. Tegyük fel, hogy földrajzi izoláltság híján az egész Föld egy biológiai értelemben vett szuperkontinentet alkotna. A fajszámot az egész Föld területére extrapolálva a kapott eredmény kisebb lenne, mint a valóságban. Az összefüggést az emlősök példáján illusztrálva, ha az összes kontinensen élő emlősfajt vesszük, egy szuperkontinens 2000 emlősfajt tartalmazna, a valóságban viszont 4200 emlősfaj él a Földön (Vitousek et al. 1996, Lövei 1997).

1.5. A biológiai inváziók története

A földtörténeti középkor kréta korszaka előtti időszakában az élővilágot kevésbé választották el egymástól az olyan geográfiai határok, mint az óceánok, hegységek vagy sivatagok. A kréta utáni időszakban azonban ezek a határok már megakadályozták a fajok többségének tömeges vándorlását egyik élőhelyről a másikra. Ettől kezdve a különböző fajok evolúciója eltérő környezeti feltételek között, egymástól többnyire elszigetelten zajlott az

egyres nagy földrajzi régiókban. Wallace az állatvilágot hat nagy faunabirodalomra osztotta fel, és ugyanígy a növényvilágon belül is hat nagyobb birodalmat különítenek el (Elton 1958).

Az ember megjelenésétől kezdve, majd történelme során mindvégig hatással volt a fajkicserélődések mértékére és sebességére. A *kontinenseken belüli* fajkicserélődéseket vizsgálva a fő fordulópontot a növények és állatok háziasítása jelentette, úgy 10-12 ezer évvel ezelőttől. A legtöbb háziasításra alkalmas növény és állat előfordult Eurázsiaiban, és a földrész kelet-nyugati tengelye lehetővé tette ezeknek a fajoknak a könnyű terjedését. A növény- és állatvilág első nagyobb mértékű, emberi hatásra végbemenő keveredése Eurázsiaiban és Észak-Afrikában ment végbe (McNeill 2000).

A *kontinensek közötti* fajkicserélődéseket tekintve a tizenötödik századot megelőzően az ember szerepe nem volt igazán jelentős. A fajok terjedésének szempontjából a legnagyobb jelentőségű esemény a tengeri hajózás megjelenése és a szigetvilágok meghódítása volt. Az emberek fokozatosan birtokba vették Ausztráliát (50-60 ezer éve), majd a többi csendes-óceáni szigetet, és mintegy négyezer évvel ezelőttől Polinéziát. Az ember megjelenése csaknem mindig új fajok behurcolásával és részben emiatt sok őshonos faj eltűnésével járt együtt. Például a Hawaii szigetén 1500 éve megtelepedő polinéziaiak is vittek magukkal jónéhány idegen fajt (pl. kutyákat, disznókat és patkányokat) a szigetre, amelyek igen nagy károkat okoztak a sziget élővilágában.

A biológiai inváziók történetében a legjelentősebb fordulópont a *tizenötödik századra* tehető, amikor az európaiak képessé váltak más földrészek meghódítására, és az új kontinenseken történő megtelepedésre. Az európai hódításokat követően az addig többé-kevésbé szeparált kontinensek között megindult a különböző áruk és élőlények cseréje, így számos faj számára olyan kontinensek és szigetek meghódítása vált lehetővé, ahová egyébként nem juthattak volna el maguktól. A nemzetközi kereskedelem és a turizmus volumenének jelenlegi növekedésével párhuzamosan az utóbbi évtizedekben jelentős mértékben nőtt a behurcolások száma és az inváziók gyakorisága, így a Föld élővilága fokozatosan egyre homogénebbé válik (di Castri 1989, McNeill 2000).

1.6. A biológiai inváziók kutatásának története

Charles Elton brit ökológus 1958-ban megjelent alapvető munkája, *Az állatok és a növények inváziójának ökológiája* (Elton 1958) tekinthető a biológiai inváziókkal foglalkozó kutatások megalapozó művének. Elton ebben a könyvében átfogóan elemzi az inváziók történetét és példákat mutat be az inváziók társulásokra gyakorolt hatásairól. A könyv

megjelenése óta eltelt időszakban megfigyelhető egyfajta elkülönülés a növényi inváziókkal és a többi növényökológiai kérdéssel, például a szukcesszióval foglalkozó kutatások között, ami a fogalmak eltérő értelemben történő használatában is megmutatkozik (Davis et al 2001). Mindamelllett, hogy a könyv érdemeit senki sem vitatja, hiányzik belőle a fogalmak pontos tisztázása. Így például Elton nem definiálja az *invázió* vagy az *invazív faj* fogalmát sem (a pliocénbeli faunakicserélődésre például szintén az 'invázió' szót használja). A különböző kifejezéseket és fogalmakat (pl. meghonosodás, idegen faj, invazív faj, invázió) azóta is sokan pontos fogalmi tisztázás nélkül, sokszor helytelenül használják, ami számos félreértés forrása. A növények inváziójának kutatásában ezért mindenképpen szükséges néhány alapvető terminus egységes definíciója, illetve a különböző kifejezések használata esetén annak tisztázása, hogy a szerzők milyen értelemben használják azokat (Richardson et al 2001).

Ma az ökológusok nemzetközi összefogással igyekeznek megválaszolni az inváziók kapcsán felmerülő kérdéseket. A fő cél az inváziók közös lényegi tulajdonságainak feltárása és megértése, illetve a megfelelő és hatékony csökkentési és megelőzési lehetőségek megtalálása és azok gyakorlati alkalmazása (pl. Lewin 1987, Drake et al. 1989, Everett 2000, Simberloff 2001, D'Antonio and Kark 2002).

A kutatások nagyobbik része három fő kérdés megválaszolását tűzi ki célul. Az első, hogy milyen tulajdonságok tesznek egy fajt képtessé a hatékony invázóra, a második pedig a társulások invazibilitása, vagyis hogy melyek azok a tulajdonságok, amelyek egy adott társulást a többinél érzékenyebbé tesznek a behurcolt fajok inváziójára (pl. Williamson and Fitter 1996, Lonsdale 1999, Davis et al. 2000). A harmadik témakörbe tartozó esettanulmányok azt vizsgálják, hogy milyen mértékben csökken a társulások diverzitása az inváziók által (pl. Fairfax and Fensham 2000, Alvarez and Cushman 2002).

A kutatások egy további, kevésbé divatos irányának célja, hogy felderítse azokat az eseteket, amikor az invazív fajok jelentős befolyással vannak a társulások anyag- és energiaforgalmára (pl. Vitousek 1990, Gordon 1998, Ehrenfeld and Scott 2001, Crooks 2002). Annak ellenére, hogy az ilyen esetek meglehetősen gyakoriak lehetnek, a rendelkezésre álló információk sokszor nem kellően pontosak vagy csak a jelenség leírására szorítkoznak. A növényi inváziók anyagkörforgalomra gyakorolt hatásainak pontos számszerűsítése érdekében további terepi kísérletekre (pl. az invazív fajok által előzönlött terület és a kizárólag natív fajokból álló társulások összehasonlítása), illetve a már meglévő eredmények áttekintésére van szükség. Ezáltal aszerint is osztályozhatóvá válnának az idegenhonos növényfajok, hogy

várhatóan mekkora hatással lesznek egy adott társulás anyag- és energiaforgalmára (Gordon 1998).

Néhány közismert esetben már egyértelműen bizonyított az invazív fajok anyagkörforgalomra gyakorolt hatása (pl. Vitousek et al. 1987, Vitousek 1990). A harmadik fejezetben bemutatott esettanulmányokban részletesen lesz szó azokról a növényi inváziókról, amelyek jelentősen befolyásolják a társulások nitrogénkörforgalmát. Ezek között többségben vannak az észak-amerikai és hawaii-szigeteki inváziók, európai példák pedig szinte egyáltalán nem szerepelnek. Ennek oka, hogy az európai esettanulmányok inkább az invázióknak a növénytársulások szerkezetére gyakorolt hatásaival foglalkoznak, Magyarországon pedig a biogeokémiai ciklusok kutatásának nincsen jelentősebb hagyománya, ellentétben az észak-amerikai (angolszász) ökológiai kutatásokkal. Magyarországon is szükség lenne hasonló kutatásokra, hiszen az invazív növényfajok egy része (kb. 10%, Richardson et al. 2000) jelentős mértékben, nagy területeken képesek megváltoztatni a természetes társulások eredeti jellegét, és ebbe a társulások sokféleségének csökkentésén kívül beletartozik a nitrogénkörforgalomra gyakorolt hatás is (pl. akác, gyalogakác, ezüstfa). Az általam tanulmányozott szakirodalomban mostanáig nem szerepelt a növényi invázióknak a társulások nitrogénkörforgalomra gyakorolt hatását vizsgáló összefoglaló munka. A harmadik fejezet azokat az esettanulmányokat foglalja össze, amelyekben a vizsgált társulás nitrogénkörforgalmának megváltozása egyértelműen az idegenhonos növények inváziójának a következménye.

2. A nitrogén természetes körforgalma és az ember hatása a nitrogén körforgalmára

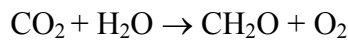
2.1. A társulások anyag- és energiaforgalma

A bioszféra anyag- és energiaforgalma során a különböző elemek folyamatos körforgásban vannak. A biológiailag fontos elemek részt vesznek az élőlénytársulások anyagcserefolyamataiban, majd ismét visszajutnak az élettelen környezetbe. Ezt a körforgalmat összefoglaló néven biogeokémiai ciklusoknak nevezzük (az elnevezés Vlagyimir Vernadszkij orosz geokémikustól származik, aki az 1920-as években vezette be). Az egyes elemek körforgalmát nagymértékben befolyásolják az állatok, a növények és a különféle mikroorganizmusok anyagcserefolyamatai, melyek során az élettelen környezetből felvett anyagokat azok különböző oxidált és redukált formáiba alakítják át. A különböző elemek ciklusai kapcsolatban állnak egymással és kölcsönösen befolyásolják egymást. A legfontosabb biogén elemek közé tartozik a szén, a hidrogén, a nitrogén, az oxigén, a foszfor és a kén. Ezek alkotják az élő szervezetek anyagának több mint 95%-át. A ciklusok nem mindenhol zajlanak egyenletes sebességgel, a légkörben, az óceáni üledékben vagy a kőzetekben hosszabb időre felhalmozódhatnak az elemek, és ezen idő alatt nem vesznek részt a körforgásban (Schlesinger 1997).

A szárazföldi társulásokra jellemző, hogy a *szén*, a *nitrogén* és a *kén* főleg a légkörből kerülnek be a társulások anyagkörforgalmába. A növények számára a légkörből származó elemek a társulásba újonnan bekerült tápanyagként jelennek meg. Ezek az elemek a társulásokon belül is állandó körforgásban vesznek részt, és a növények nagyobb részét ebből a *belső körforgalomból* fedezik tápanyagszükségleteiket. A *foszfor* körforgalma annyiban tér el ezektől az elemektől, hogy mivel csak ritkán fordul elő gáz (foszfin - PH_3) alakjában, a légkörben sem található meg nagyobb mennyiségben (Mooney et al. 1987, Schlesinger 1997).

A kemoszintetizálók kivételével közvetve vagy közvetlenül a *fotoszintézis* biztosítja az élőlények számára az életfolyamatokhoz szükséges energiát. A fotoszintézis oxigénes típusának folyamata során a szén légkörben előforduló oxidált formáját (szén-dioxid, CO_2) a

növények és a baktériumok napenergia segítségével redukált (szerves) formává alakítják át, és ennek során oxigént termelnek:



A fotoszintézissel párhuzamosan zajlik a növényi légzés, amelynek során oxigént használnak fel és szén-dioxidot termelnek. A növények szövetekben tárolt szerves anyag mennyisége a *növényi biomassza*. A növények szerves anyagaiba a fotoszintézis során beépült kémiai energia a *bruttó primer produkció*. A növények által légzésre fordított energiát ebből kivonva kapjuk a *nettó primer produkciót* (NPP), ami a társulás többi tagja számára rendelkezésre álló energiamennyiség mértéke.

A talaj felső rétegeiben a *lebontó folyamatok* során az elhalt szerves anyagok a különböző mikrobiális szervezetek (baktériumok, gombák) tevékenységének hatására fokozatosan átalakulnak. Az elhalt *szerves* anyagok egy része a *mineralizáció* során újra *szervetlenné* válik. A növények felveszik ezeknek a szervetlen vegyületeknek egy részét (tápanyagfelvétel), és anyagcseréjük során ismét szerves anyagokká alakítják őket.

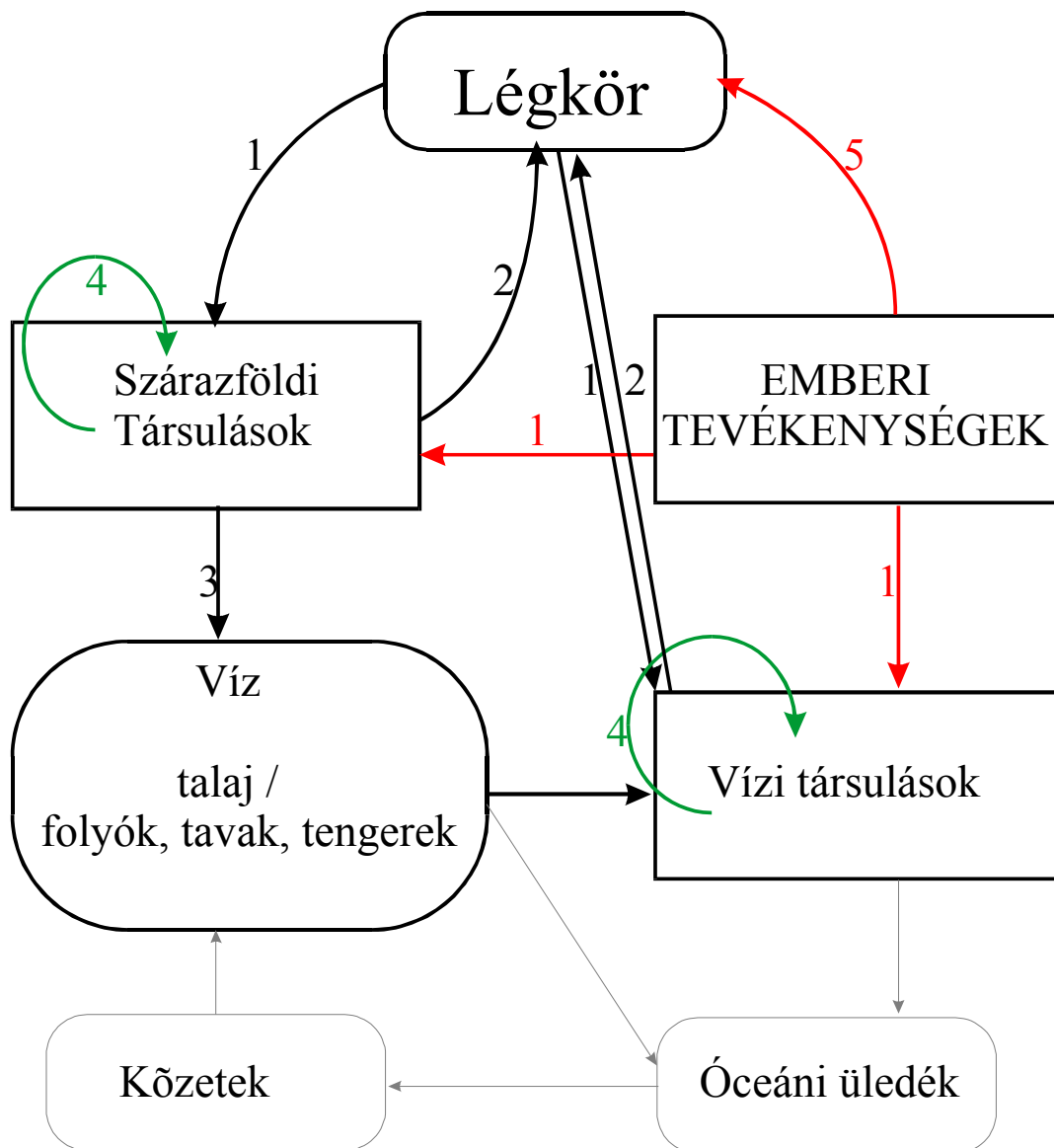
A szerves és szervetlen anyagok másik része a mikrobák *immobilizációja* során ideiglenesen kikerül a körforgalomból, mivel ezeket az anyagokat a mikrobák a saját szervezetükbe építik, és az anyagcseréjük során hasznosítják őket. A mikrobák szervezetét felépítő szerves anyag mennyisége a *mikrobiális biomassza*. A mikrobák pusztulása után ezeknek a szerves anyagoknak egy része *humusszá* alakul (humifikáció), ami főleg a talajok alsóbb rétegeiben halmozódik fel. A humuszt alkotó anyagok hosszabb ideig raktározódik ebben a formában, vagyis ezalatt nem vesznek részt az elemek körforgalmában (Schlesinger 1997).

2.2. A nitrogén természetes körforgalma

2.2.1. A nitrogén globális körforgalma

A bioszférában jelenlevő nitrogén a legnagyobb mennyiségben a légkörben található meg ($3.9 \cdot 10^{21}$ g N). Ennél jóval kevesebb nitrogén tárolódik a szárazföldi társulások biomasszájában ($3.5 \cdot 10^{15}$ g N) és a talaj szerves anyagaiban ($95\text{-}140 \cdot 10^{15}$ g N). A növények és

a mikróbák N-felvételi rátája olyan gyors, hogy kevés nitrogén marad meg szerves formában, ezért a talajbeli N-elérhetőség a legtöbb esetben viszonylag csekély. A nitrogén sok esetben limitáló tápanyag, ami főleg az arid és szemi-arid területek társulásaira, valamint a primer szukcessziós társulásokra igaz. A nitrogén globális körforgalmát a **2. ábra** mutatja.



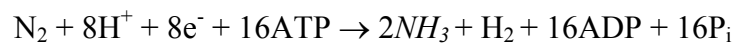
2.ábra. A globális N-ciklus.

1 - N-fixáció, 2 - denitrifikáció, 3 - kimosódás, 4 - belső N-körforgalom, 5 - mobilizáció

A légköri nitrogén legnagyobb részét N_2 alakjában van jelen, ebben a formában azonban a legtöbb élőlény számára nem hasznosítható (a nitrogénmolekulában nagyenergiájú hármas kötés található, emiatt a nitrogén nem reakcióképes, inert gáz). A nitrogént a növények csak kötött állapotban képesek felvenni és beépíteni, így a molekuláris nitrogént előbb fixálni kell. A **nitrogén-fixáció** során a nitrogén hidrogénnel, oxigénnel vagy szénnel kapcsolódik, így ammóniává, különböző nitrogén-oxidokká, vagy szerves nitrogénvegyületekké alakul.

A nitrogén kétféle módon alakulhat át a növények számára felvehető formába. A legkevesebb nitrogén *fotokémiai úton*, például villámlás során kötődik meg, különböző nitrogén-oxidok formájában ($<3 \cdot 10^{12}$ g N/év).

Ennél jóval nagyobb mennyiségű az a nitrogén, amely *biológiai úton* fixálódik. A nitrogénkötésre képes baktériumok a nitrogenáz enzim és a szerves vegyületek lebontásából származó energia segítségével képesek a légkör nitrogénjét *ammóniává* (NH_3) alakítani:



A biológiailag fixált nitrogén becsült mennyisége szárazföldi társulásokban $140 \cdot 10^{12}$ g N/év. A nitrogénkötésre képes fajok életmódjuk szerint két csoportra különíthetők el. Az első csoportba a *szabadon élő* baktériumok tartoznak, mint például az *Azotobacter*, a *Clostridium*, vagy az *Anabaena*. A szabadon élő N-fixáló baktériumok általában olyan helyeken fordulnak elő, ahol a környezetükben nagymennyiségű szerves anyag áll a rendelkezésükre, amelyet képesek közvetlenül hasznosítani.

A másik csoportot azok a *szimbióta* baktériumok alkotják, amelyek a magasabb rendű növények gyökereivel élnek együtt. Ezek közül a legismertebbek a hüvelyesek (*Leguminosae*) gyökérgümőiben élő N-fixáló baktériumok, például a *Rhizobium*. Más családokba tartozó fajoknál is találkozhatunk szimbióta nitrogénfixáló szervezetekkel. Ilyenek például az éger (*Alnus sp.*, *Betulaceae*), a keskenylevelű ezüstfa (*Elaeagnus angustifolia*, *Elaeagnaceae*) és a *Myrica faya* (*Myricaceae*) gyökérgümőivel szimbiózisban élő baktérium, a *Frankia*.

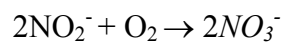
A fixációval ellentétes irányú folyamat a **denitrifikáció**, amelynek során a nitrogén - döntően N_2 formájában - visszakerül a légkörbe, és ezzel zárul a nitrogén körforgalma. A két folyamat egyensúlyban van egymással, és biztosítja a légköri nitrogén viszonylag állandó koncentrációját. További nitrogénvesztést jelentenek a szárazföldi társulások számára a talajvízbe kimosódó nitrogénvegyületek, amelyek a folyókba, tavakba, valamint a tengerekbe

kerülnek (kb. $36 \cdot 10^{12}$ g N/év). Ez a mennyiség kb. 40%-át teszi ki az évente a tengerekbe és óceánokba kerülő nitrogénnek (a maradék a csapadékkal kerül a tengerekbe).

2.2.2. A nitrogén körforgalma a társulásokon belül

A nitrogén társulásokon belüli körforgalma a **3. ábrán** látható. A nitrogén mineralizációjának legelső lépése az **ammonifikáció**, melynek során a szerves nitrogénvegyületekből heterotróf mikróbák hatására *ammóniumion* (NH_4^+) keletkezik. Ennek egy részét felvehetik a növények (tápanyagfelvétel), különféle mikróbák (immobilizáció), illetve egy része ásványi sók formájában a kőzetekben raktározódhat.

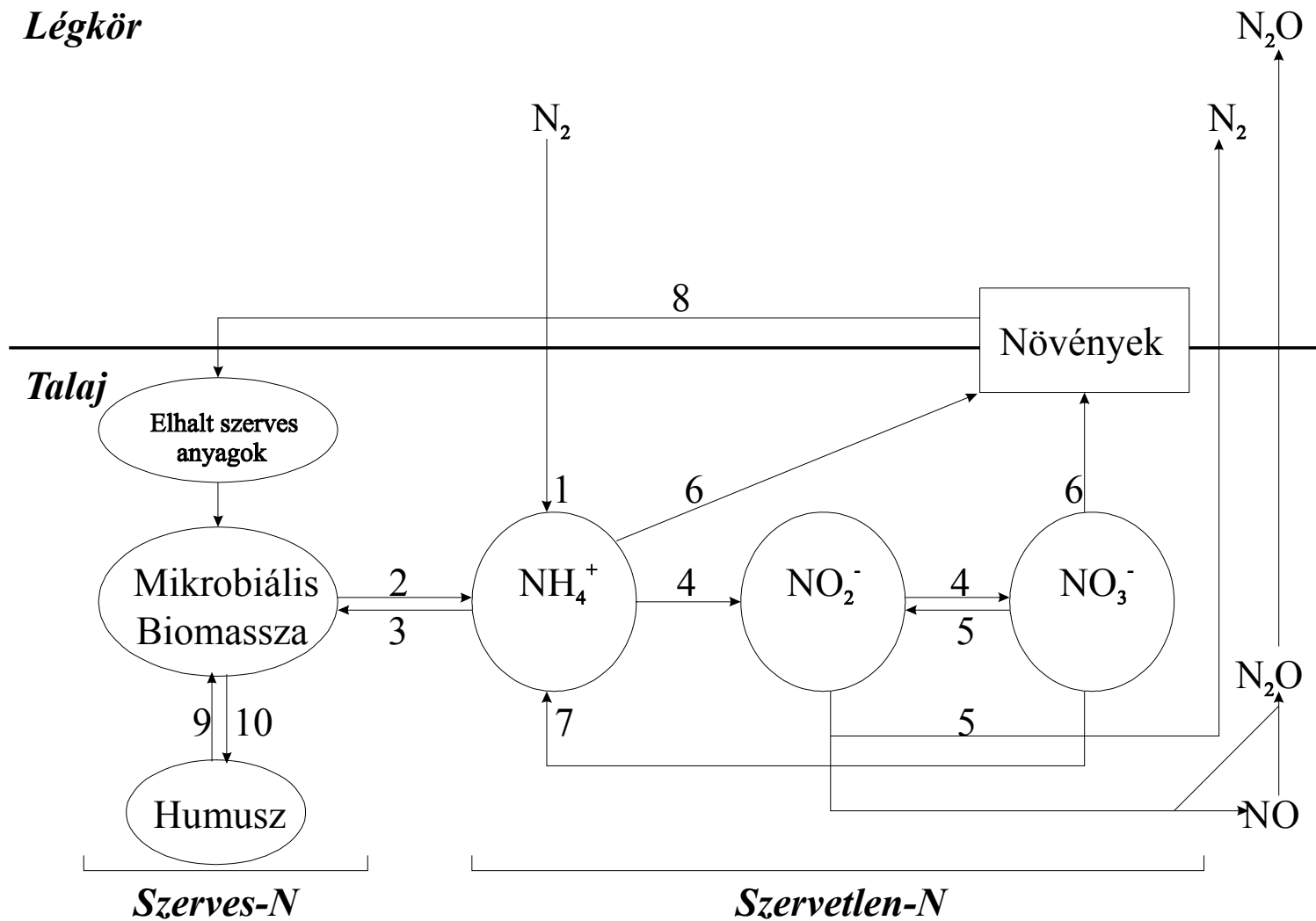
Aerob körülmények között a maradék ammónia kemoautotróf baktériumok (pl. *Nitrosomonas*, *Nitrobacter*) segítségével a **nitrifikáció** során előbb *nitritté* (NO_2^-), majd *nitráttá* (NO_3^-) oxidálódik:



A keletkezett nitrátot egyrészt felvehetik a növények, másrészt a mikróbák felvétele (immobilizáció) révén ismét visszaalakulhat ammóniává, amelyet aztán a mikróbák a saját anyagcseréjükben hasznosítanak (*asszimilatív nitrát redukció*).

Ezeknek a mikrobiális folyamatoknak a függvényében változik, hogy a talaj nitrogénje NH_4^+ vagy NO_3^- formájában van-e jelen. Különböző élőhelyeken egymástól eltérő lehet a két vegyület aránya, így például a tundra talajaiban majdnem az összes nitrogén ammónia formájában van jelen, míg máshol szinte kizárólag a nitrát előfordulása a jellemző. A növények, miután a nitrogént szerves formában felvették (a nitrát felvételét preferálják, mert az ammóniumion könnyen mérgező ammóniává alakulhat), a nitrát-reduktáz enzim segítségével aminocsoportokká ($-NH_2$) alakítják, és aminosavakba, majd fehérjékbe építik be (Schlesinger 1997).

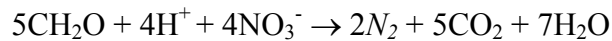
Légkör



3. ábra. A belső N-körforgalom.

1 - N-fixáció, 2 - ammonifikáció, 3 - N-immobilizáció, 4 - nitrifikáció, 5 - denitrifikáció, 6 - növényi N-felvétel, 7 - nitrát redukció, 8 - a növények elhalt szerves anyagainak felhalmozódása és lebontása, 9 - mikróbák szerves-N felvétele, 10 - humifikáció

Anaerob körülmények között a denitrifikáció során a nitrátból NO , N_2O és főleg N_2 keletkezik. Ez heterotróf baktériumok (pl. *Pseudomonas*) segítségével történik, amelyek oxigénhiány esetén² a nitrit-reduktáz enzim segítségével képesek a nitritet *molekuláris nitrogénné* redukálni:



Ezt a folyamatot *disszimilatív nitrát redukciónak* is nevezik, mivel a nitrát redukálódik, de nem épül be a mikróbák szervezetébe, vagyis nem immobilizálódik. A denitrifikáció főleg a nedves, oxigénszegény talajokban gyakori (pl. lápos, mocsaras területek), de a szárazabb talajokban is vannak oxigénben szegényebb részek, így a denitrifikáció gyakorlatilag mindenhol előfordulhat a szárazföldi társulásokban (Schlesinger 1997).

2.3. Az ember hatása a nitrogén körforgalmára

Az ember kétféle módon befolyásolja a nitrogén körforgalmát. Egyrészt nagymennyiségű nitrogént (évente kb. $70 \cdot 10^{12}g$) szabadítunk fel a különböző raktárakból (*mobilizáció*). A biomassza égetés során évente több mint $40 \cdot 10^{12}g$, az erdőirtások miatt kb. $20 \cdot 10^{12}g$, valamint a lápok és mocsarak lecsapolása során kb. $10 \cdot 10^{12}g$ nitrogén szabadul fel. A lápokban és mocsarakban általában nagyobb mértékű denitrifikáció is folyik, így a vizes élőhelyek eltűnésével csökken a légkörbe visszajutó, és nő a folyókba és a tavakba kerülő nitrogén mennyisége.

Másodsorban az ember különböző tevékenységei révén közvetlenül is jelentős mennyiségű nitrogént *fixál*. Az emberi hatás mértékét viszonylag nehéz meghatározni, mivel ehhez pontosan kellene ismerni a kizárólag természetes úton fixált nitrogén mennyiségét. A szárazföldi társulásokban ezt a mennyiséget évente $90-140 \cdot 10^{12}g$ -ra becsülik. Az általunk fixált nitrogén mennyisége nagyjából ezzel megegyező mértékű (kb. $140 \cdot 10^{12}g$ N évente), vagyis elmondható, hogy az évente a légkörből a szárazföldi társulásokba kerülő nitrogén mennyisége nagyjából megkétszereződött az emberi tevékenységek hatására. Mindezek a becslések némileg bizonytalanok, azonban az emberi tevékenységek együttevén jelentősen növelik a társulások által felhasználható nitrogén mennyiségét (Vitousek et al 1997b).

² Oxigén jelenlétében aerob anyagcserét folytatnak, vagyis fakultatív anaerobok.

A szárazföldi társulásokba kerülő nitrogén mennyiségét növelő három legfőbb emberi tevékenység:

- 1.) a műtrágyagyártás,
- 2.) a fosszilis tüzelőanyagok elégetése,
- 3.) a pillangósvirágú növények termesztése.

A *műtrágyagyártás* során nagy nyomáson és magas hőmérsékleten nitrogénből és hidrogénből ammóniát hoznak létre, és így a mezőgazdasági területekről a nitrogén kötött állapotban a természetes társulásokba kerülhet. A műtrágyagyártással kb. $80 \cdot 10^{12}$ g nitrogént juttatunk a szárazföldi társulások anyagforgalmába. A *fosszilis tüzelőanyagok elégetése* különböző nitrogén-oxidok formájában ugyancsak fixált nitrogént (kb. $20 \cdot 10^{12}$ g N évente) juttat a légkörbe, ami különben nem válna hozzáférhetővé az élőlények számára. A *pillangósvirágú növények termesztése* során fixált nitrogén mennyiségét a legnehezebb becsülni, ez kb. $40 \cdot 10^{12}$ g N lehet évente (Vitousek et al. 1997b).

A légkörbe kerülő nitrogéngázok mennyisége szintén nőtt az emberi tevékenységek hatására. A nitrogén-monoxid (és -dioxid), valamint az ammónia igen reakcióképesek a légkörben. A nitrogén-monoxid részben felelős a savas csapadék kialakulásáért (a belőle képződő salétromsav a savas csapadék egyik fő összetevője). Az ammónia a csapadék pH-jának befolyásolásán keresztül pedig csökkentheti a talajok savasságát. A nitrogén-monoxid kibocsátás kb. 80%-a, az ammóniának pedig kb. 70%-a ember által okozott (Vitousek et al. 1997b). Az ammónia és a nitrogén-oxidok viszonylag rövid ideig tartózkodnak a légkörben, és a csapadékkal oldott formában hamarosan visszajutnak a társulások körforgalmába.

Az előbbi két gázzal ellentétben a N_2O nem reakcióképes a légkör alsóbb rétegeiben. A társulásokból a légkörbe jutó N_2O legnagyobb része a nitrifikáció és a denitrifikáció során keletkezik (főleg a trópusi és a nedves talajokban mérhető jelentősebb N_2O kibocsátás). Ennél jóval kevesebb N_2O kerül a légkörbe a biomassza és a fosszilis tüzelőanyagok elégetése során. Az N_2O légköri koncentrációja évente mintegy 0.2-0.3%-al növekszik (Vitousek et al. 1997b).

Nem ismert pontosan, hogy a különböző forrásokból mekkora mennyiségű N_2O kerül a légkörbe. Az viszont valószínűnek látszik, hogy a N_2O -nak mintegy a fele emberi tevékenység hatására szabadul fel, ami már önmagában is magyarázza ezt a növekedést. A N_2O a szén-dioxidnál mintegy 300-szor erősebb üvegházgáz, ezért emelkedése jelentős

hatással lehet az éghajlatra, ezenkívül a sztratoszférikus ózonréteget károsító hatása is ismeretes (Schlesinger 1997).

A nitrogén a legtöbb esetben limitáló tápanyagként van jelen a társulások anyagkörforgalmában (főleg a mérsékelt övi és a hidegebb éghajlatú területeken). A megnövekedett mennyiségű nitrogén így egy bizonyos szintig növeli a nettó primer produkciót és a növényi biomassza mennyiségét (vízi társulásokban pedig a szerves anyag feldúsulását eredményezi, azaz eutrofizációt okoz). Ezt a szintet túllépve már nem növekszik a primer produkció, a felesleges nitrogén kimosódik a talajokból, és a talajvízbe, majd a folyókba és a tengerekbe kerül.

A produktivitás növekedése sokszor együtt jár a biodiverzitás csökkenésével. A társulások anyagkörforgalmába bekerülő megnövekedett mennyiségű nitrogén hatására megváltozhat az adott társulás fajösszetétele. A nitrogénkedvelő fajok kompetíciós előnyhöz jutnak a többi fajjal szemben, és így dominánssá válhatnak a társulásban. Ezáltal csökkenhet a társulás növényfajainak sokfélesége, amit több kísérlet eredménye is alátámasztott (Vitousek et al. 1997b).

3. A növényi inváziók hatása a társulások nitrogén-körforgalmára

3.1. A növényi inváziók közvetlen hatása a társulások nitrogén-körforgalmára

Ebben az alfejezetben olyan esettanulmányok kerülnek bemutatásra, amelyekben az idegenhonos növények inváziója közvetlenül befolyásolja a társulások nitrogén-körforgalmát. Az inváziók befolyásolhatják a nitrogén mineralizációját és fixációját, ezáltal megváltozhat a társulásban az N-elérhetőség. A kísérletek során leggyakrabban a talajba kerülő elhalt szerves anyagok mennyiségét és összetételét, a nitrogén immobilizációját, a nettó nitrogén mineralizációt és a talaj szerves nitrogén tartalmát (vagyis az N-elérhetőséget) vizsgálták. Ezek alapján próbálták meghatározni, hogy a növények inváziója befolyásolta-e a társulás nitrogén-körforgalmát, és ha igen, milyen módon.

3.1.1. A növényi inváziók hatása a nitrogén mineralizációjára

a.) a *Bromus tectorum* inváziója Észak-Amerika füves pusztáin

A *Bromus tectorum* (fedél rozsok) egyéves fűfaj, amely Európából került Észak-Amerikába. Ez volt a legjelentősebb és egyben a legjobban dokumentált fűinvázió a hideg, arid klímájú észak-amerikai préri társulásokban. A *Bromus tectorum* az 1890-es években tűnt fel, és mára a prérik domináns fűfajává vált (jelenlegi elterjedési területe mintegy 40 millió hektár). A prérik egyik jellemzője, hogy a tavasszal felhalmozódó száraz, elhalt fűvek igen gyúlékonyak, így megnövelik a tüzek gyakoriságát (D'Antonio and Vitousek 1992, Evans et al. 2001).

A kísérlet során kétféle társulást vizsgáltak, melynek célja a nitrogén-körforgalomban bekövetkező változások számszerűsítése volt a *Bromus* invázióját követően. A mért változókat mindkét társulásban összehasonlították a *Bromus* inváziója esetén, illetve a fű jelenléte nélkül. A kétféle társulásból az egyikben a *Hilaria sp.* jelenléte dominált, a másikban a *Stipa spp.* előfordulása volt a gyakoribb. A *Bromus* által előzönlött és a fű inváziója által nem érintett területeken egyaránt három darab, 30 x 20 m-es kvadrátot jelöltek ki, a két társulás tehát összesen 12 db mintavételi területet tartalmazott.

A vizsgált változók:

- a talajba kerülő elhalt szerves anyagok biomasszája
- a talajba kerülő elhalt szerves anyagok C és N tartalma, a C:N arány
- a N-immobilizáció mértéke
- a nettó N-mineralizáció rátája³
- a talaj szerves-N tartalma (N-elérhetőség)

Mindkét társulásban, ahol a *Bromus* jelen volt, növekedett a talajba kerülő elhalt szerves anyagok biomasszája. Az elhalt szerves anyagok C:N aránya a két natív fűfajhoz viszonyítva a *Bromus* elhalt szerves anyagaiban volt a legnagyobb. A *Bromus* jelenlétében a mikróbák több nitrogént vettek fel (nőtt a N-immobilizáció mértéke), és a talaj szerves-N tartalma kisebb volt, mint a natív fajoknál. A *Bromus* invázió hatására csökkent a nitrogén mineralizációs rátája (Evans et al. 2001).

b.) az *Agropyron cristatum* inváziója Észak-Amerika füves pusztáin

Az *Agropyron cristatum* egy évelő tarackbúzafaj, amely Észak-Ázsiából származik és az 1930-as évek óta van jelen az arid észak-amerikai préri társulásokban. Az Európából származó egyéves fűfajokkal ellentétben szándékosan hozták be és terjesztették el (például a talajerózió megelőzése végett), jelenleg 6-10 millió hektáron számít dominánsnak (Christian and Wilson 1999, D'Antonio and Vitousek 1992).

A vizsgálat helyszínéül egy 200 km² nagyságú részt választottak ki a Grasslands National Park területén belül. A természetes vegetációt különböző füvekből álló préri társulás alkotta, amelyben főleg a *Bouteloua gracilis*, a *Stipa comata*, vagy a *Selaginella densa* dominálnak. A kísérlet során három egymástól különböző vizsgálati területet jelöltek ki. Az első egy

³ Az esettanulmányokban mindig a nettó N-mineralizáció rátáját mérték. A kísérletek során ez általában úgy zajlott, hogy a kísérlet elején az adott talajmintából általában KCl segítségével kioldják a NH₄⁺ és a NO₃⁻ ionokat, majd megméri ezek mennyiségét. Ezután a kapott talajmintát egy polietilén zsákban visszateszik a talajba, majd rövid idő (általában 30 nap) elteltével a laboratóriumban megméri a talajmintában található szerves-N mennyiségét. Az eltelt idő alatt a szerves-N mennyiségének növekedése jelenti a nettó N-mineralizációt, vagyis azt a mennyiséget, ami több volt, mint a mikróbák szerves-N felvétele (immobilizáció), nem számítva a növények nitrogénfelvételét (Schlesinger 1997).

zavarásoktól mentes préri társulás volt, a második a szukcesszió kezdeti stádiumában lévő préri társulás (felhagyott szántóföld, amelyen nem gátolták meg a természetes szukcesszió folyamatát), a harmadikban pedig szintén egy felhagyott szántóföld szerepelt, ahol a szukcesszió már hosszabb ideje zajlott. Mindhárom társulást *Agropyron*-nal ültették be. A három különböző társulás választásával kiküszöbölhetőek azok a téves eredmények, amelyek a talajoknak már az *Agropyron* inváziója előtt is meglévő összetételbeli különbségeiből adódhatnak. Mind a háromféle társulásból öt különböző helyen vettek mintákat a nemzeti park területén (mindenhol egy 30 x 30 m-es kvadrátot jelöltek ki, ezekből tehát összesen 15 db volt).

A vizsgált változókat tekintve ez a kísérlet annyiban tér el a többi esettanulmánytól, hogy nem a talajba kerülő összes elhalt szerves anyag mennyiségét mérték, hanem különválasztották a szárból és a gyökérből származó szerves anyagokat (szár és gyökér biomassza), és ezek arányát, valamint ennek az aránynak a változásait kísérték figyelemmel a kísérlet során.

A vizsgált változók:

- a szárba és a gyökérbe történő biomassza allokáció mértéke, illetve ezek aránya
- a szár és a gyökerek C és N tartalma, a C:N arány
- a talaj teljes C és N tartalma
- a talaj szerves-N tartalma (N-elérhetőség)

A natív fajok és az *Agropyron* közti egyik fő különbség a biomassza allokációban figyelhető meg. A szárban tárolt szerves anyagok között nem volt jelentős különbség, ellenben az *Agropyron*-nál csökkent a gyökérben tárolt szerves anyagok mennyisége. Ennek következtében a gyökér:szár biomassza arány mérésekor a behurcolt fajnál jóval kisebb érték volt mérhető. További különbség mutatkozott a szár C:N arányában. Az *Agropyron* föld feletti szerveiben (szár, levél) több szenet és kevesebb nitrogént tartalmazott, ami a natív fajokénál magasabb C:N arányt eredményezett. A talaj teljes C és N tartalma, valamint az N-elérhetőség is kisebb volt a natív fajoknál megfigyelthez képest (Christian and Wilson 1999).

c.) a *Berberis thunbergii* és a *Microstegium vimineum* inváziója Észak-Amerika lombhullató erdeiben

A *Berberis thunbergii* a borbolyafélék családjába tartozó fásszárú cserje, a *Microstegium vimineum* pedig egy egyéves, C₄-es fűfaj. Észak-Amerika keleti részének lombhullató erdeiben gyakran az aljnövényzet domináns fajai, nemritkán együtt is előfordulnak. A lombkoronát alkotó őshonos fafajok közül a *Quercus spp.*, a *Fagus grandifolia*, a *Betula lenta* vagy az *Acer spp.* érdemelnek említést. Az erdő aljnövényzetében az őshonos cserjefajok közül gyakran találkozni a *Vaccinium spp.* (áfonya) és a *Gaylussacia baccata* fajokkal, de a két idegenhonos faj jelenlétében már csak jóval ritkábban találjuk meg őket (Ehrenfeld et al. 2001).

Az invazív fajok biogeokémiai ciklusokra gyakorolt hatásainak vizsgálatakor felmerül a kérdés, hogy vajon a talajfolyamatokban észlelhető változásokat biztosan az idegenhonos fajok okozzák-e, vagy pedig a talajok összetételében már eleve meglévő különbségekről van szó, ami elősegítheti az adott terület invázióját (lásd pl. az előző esettanulmányban a vizsgálandó társulások kiválasztását /3.1.1.b./, vagy az *Acacia* fajok invázióját /3.1.1.g./, ahol az eredmények kiértékelésekor felmerült ez a hibalehetőség /ld. a 3.3.1.b. alfejezetben/). A két idegenhonos faj nitrogén-körforgalomra gyakorolt hatását ezért kétféle összehasonlításban vizsgálták:

- (1) természetes körülmények között, különböző minőségű talajokon,
- (2) mesterséges körülmények között, egyforma összetételű talajokon.

Az első kísérletben három mintavételi területet jelöltek ki az erdőkben, ezekből kettőben a natív *Vaccinium* mellett jelen volt mindkét invazív faj, egyben pedig csak a *Berberis*. A második kísérletben (a terepi kísérlet megismétlése mesterséges körülmények között), egyforma összetételű talajokat használtak, amelyek az erdőnek abból a részéből származtak, ahol nem voltak jelen az invazív fajok, tehát előzőleg nem befolyásolhatták ezeknek a talajoknak az összetételét.

A talajba kerülő elhalt szerves anyagok lebontási sebességének és N tartalmának mérése során az invazív fajok elhalt szerves anyagait nem a *Vaccinium*-mal hasonlították össze, mint a többi változó mérésekor, hanem a *Quercus prinus* és a *Betula lenta* fajokéval. Ennek oka, hogy a talajba kerülő elhalt szerves anyagok legnagyobb hányada a lombkoronát alkotó fajoktól származik, így jóval pontosabb képet kaphatunk a lebontás során végbemenő folyamatokról, mint ha a *Vaccinium*-tól (ami egy cserjefaj, és az aljnövényzetben domináns)

származó anyagokat vennék összehasonlítási alapnak. A nettó N-mineralizáció mérése során a nettó ammonifikáció és a nettó nitrifikáció rátáit külön-külön is megmérték, hasonlóan a talaj szerves-N tartalmához, ahol a talajok NH_4^+ és NO_3^- koncentrációinak változását egyaránt végigkövették az inváziót követően.

Kourtev és munkatársai két másik kísérletükben (Kourtev et al. 2002a,b) a talajban élő mikrobiális közösségek által termelt lebontó enzimek aktivitását hasonlították össze olyan társulásokban, ahol nem volt jelen a két idegenhonos faj, illetve amelyekben jelen voltak. Összesen nyolc enzim aktivitását mérték, amelyből kettő a nitrogén-körforgalomban játszik szerepet (β -N-acetil-glükózaminidáz és aminopeptidáz)

A vizsgált változók:

- a talajba kerülő elhalt szerves anyagok N tartalma
- a talajba kerülő elhalt szerves anyagok lebontásának sebessége
- lebontó enzimek aktivitása
- a N-immobilizáció mértéke
- a nettó N-mineralizáció rátája (nettó ammonifikáció és a nettó nitrifikáció)
- a talaj szerves-N tartalma (NH_4^+ és NO_3^-)

A vizsgálat eredményei szerint a *Berberis* elhalt szerves anyagainak N koncentrációja a natív fajokhoz képest jóval magasabb volt. Lebontásuk is gyorsabban zajlott, viszonylag csekély N-immobilizáció mellett. A *Microstegium* szerves anyagai ezzel szemben a natív fajokhoz viszonyítva lassabban bomlottak le, és a lebontó folyamatokat jelentősebb mértékű N immobilizáció kísérte.

Mindkét invazív fajnál magasabb volt a nitrifikáció rátája, és gyakran a nettó N-mineralizáció rátája is nagyobb volt, mint a natív *Vaccinium* esetében. Ezek az eredmények megismételhetőek voltak mesterséges körülmények között is. A nitrogén-körforgalomban szereplő lebontó enzimek aktivitása eltérő volt az egyes fajoknál (a *Berberis* esetében *nőtt* a N-körforgalomban résztvevő két enzim aktivitása). Ezek az eltérések (az enzimaktivitás növekedése csak a *Berberis*-nél volt egyértelmű) azt bizonyították, hogy a két idegenhonos faj minden kétséget kizáróan hatással van a talajbeli lebontó mikrobiális közösségek összetételére és enzimtermelésére (Ehrenfeld et al. 2001, Kourtev et al. 2002a,b).

d.) a *Lepidium latifolium* inváziója Észak-Amerika nyugati részének vizes és partmenti élőhelyein

A *Lepidium latifolium* egy Ázsiában és Európa délkeleti részén őshonos zsázsafaj, amely Észak-Amerikába történt behurcolása óta nagymértékben elterjedt a kontinens nyugati részének partmenti és vizes élőhelyein. A *Lepidium* kb. egy méter magas egyedei sűrű csomóba tömörülve fordulnak elő, a talajban pedig sűrű gyökérrendszerrel rendelkeznek, így a növény rendkívül gyorsan képes terjedni. A *Lepidium* inváziója a vizsgált társulásban (Kalifornia, a Honey Lake környéke) a '80-as évek közepén kezdődött, a '90-es évek elejére pedig már tömegesen volt jelen a folyóparti társulásokban és az öntözőcsatornák környékén. Azóta meghódította a mezőgazdasági területeket, valamint az ezek szomszédságában található natív társulásokat is. A területet arid klíma jellemzi. Az őshonos társulás leggyakoribb fajai a *Sarcobatus vermiculatis* és a *Distichlis spicata*, a *Carex* és a *Juncus* fajok, valamint az *Elytrigia elongata* nevű évelő fűfaj. Ez utóbbi faj mesterségesen került a társulásba, mivel a *Lepidium* inváziója fokozottan veszélyeztette a költöző vízimadarak fészkelési lehetőségeit. A madarak helyzetén a natív *Elytrigia* behozatalával próbálták javítani (Blank 2002, Blank and Young 2002).

Az esettanulmányban arra keresték a választ, hogy a *Lepidium* inváziója milyen hatással van a növények számára közvetlenül hozzáférhető nitrogén mennyiségére (N-elérhetőség). Ennek érdekében négy, egymással megegyező paraméterekkel rendelkező mintavételi területet különítettek el a társuláson belül, melyben a talajminták változásait négy eltérő időpontban vizsgálták. A négy mintavételi terület közül kettőben jelen volt a *Lepidium*, a másik kettőben pedig hiányzott (itt a vizsgált faj az *E. elongata* volt). A talajmintákat négy különböző mélységből gyűjtötték (a talaj felső 15 cm-es rétege, és ezt követően még három talajréteg). Az előző esettanulmányhoz (3.3.1.c.) hasonlóan itt is mérték a lebontó enzimek aktivitását. Ezúttal négyféle amidohidroláz enzim (aszparagináz, glutamináz, amidáz, ureáz) aktivitásának változásait követték nyomon.

A vizsgált változók:

- lebontó enzimek aktivitása
- a talaj teljes C és N tartalma, a C:N arány
- a nettó N-mineralizáció rátája
- a talaj szerves-N tartalma (N-elérhetőség)

A tanulmány eredményei alátámasztották azt az előzetes feltevést, miszerint a *Lepidium* inváziója növelni fogja a társulásban az N-elérhetőséget. Az inváziót követően egyaránt emelkedett a nettó N-mineralizációs ráta (ennek változását 30 napig, tehát rövid távon követték nyomon) és a talaj szerves-N tartalma is, vagyis a növények által közvetlenül felvehető N mennyisége (annak ellenére, hogy a C:N arány nagyjából megegyezett az idegenhonos és a natív faj talajmintáiban). Ezenkívül erős pozitív korreláció volt tapasztalható a talaj szerves-N tartalma és az amidohidroláz enzimek aktivitása között (Blank 2002).

e.) C₄-es fűvek (*Schizachyrium condensatum*, *Andropogon virginicus*, *Melinis minutiflora*) inváziója Hawaii száraz trópusi erdeiben és a *Melinis minutiflora* inváziója Hawaii örökzöld cserjés társulásaiban

Hawaii száraz trópusi erdeiben és cserjés társulásaiban gyakoriak a különféle behurcolt fűvek inváziói. Ezekben az erdőkben főleg natív, örökzöld cserjék dominálnak, valamint egy örökzöld fafaj, a *Metrosideros polymorpha*. A behurcolt C₄-es fűvek a *Bromus tectorum*-hoz hasonlóan növelik a tüzek intenzitását és gyakoriságát. A legjobban leírt esetek közé tartozik a C₄-es évelő fűvek inváziója az erdők aljnövényzetében. Ilyen például a Közép- és Dél-Amerikában őshonos *Schizachyrium condensatum* és *Andropogon virginicus*, vagy az Afrikában őshonos *Melinis minutiflora*. Ez utóbbi fűfaj sűrű csomókban fordul elő, és nagymennyiségű elhalt biomassza képződik belőle. Az erdős területek leégését követően részben vagy akár teljes mértékben is kiszoríthatja az *Andropogon*-t és a *Schizachyrium*-ot (pl. D'Antonio and Vitousek 1992, D'Antonio et al. 1998, D'Antonio et al. 2001, Mack et al 2001, Mack and D'Antonio 2003).

A Hawaii-on előforduló C₄-es fűvek inváziójának nitrogén-körforgalomra gyakorolt hatását két területet összehasonlítva próbálták meg felmérni. Egyrészt megvizsgáltak egy természetes állapotban lévő erdőt, ahonnan eltávolították a jelenlevő idegenhonos fűveket, másrészt ugyanebben az erdőben a fűvek jelenlétében is végeztek méréseket.

A vizsgált változók:

- a talajba kerülő elhalt szerves anyagok biomasszája
- a talajba kerülő elhalt szerves anyagok lebontásának sebessége
- a N-immobilizáció mértéke
- a nettó N-mineralizáció rátája
- a talaj szerves-N tartalma (N-elérhetőség)

- a növények N felvétele

A talajba kerülő szerves anyagok biomasszája tartalmazta a jelenlévő natív fajoktól származó szerves anyagokat is, valamint a füvekét is. A különböző fajoktól származó szerves anyagok egymáshoz viszonyított aránya megváltozott, de a növények nitrogénfelvétele mindkét területen hasonló maradt. A két társulás nitrogén-körforgalma (vagyis a nitrogén immobilizációja és mineralizációja, valamint a talajbeli N-elérhetőség) az invazív fajok jelenléte és a talajba kerülő szerves anyagok nagyobb biomasszája, illetve gyorsabb lebontása ellenére is hasonló maradt (Mack et al. 2001).

Egy másik, az előbbihez igen hasonló tanulmányban (Asner and Beatty 1996) az imént szereplő C₄-es füvek közül csak a *Melinis minutiflora* inváziójának hatásait vizsgálták. További eltérés volt az előbbi tanulmányhoz képest, hogy nem egy erdős, hanem egy örökzöld cserjés társulást választottak a kísérlet helyszínéül. Három különböző fajösszetételű területet hasonlítottak össze, melyek közül az elsőben csak a *Melinis* volt jelen, a másodikban a *Melinis* és örökzöld cserjefajok együtt, a harmadikban pedig kizárólag natív cserjék voltak. A *Melinis* által a N-körforgalomra gyakorolt befolyást a kizárólag *Melinis*-t és a kizárólag cserjéket tartalmazó területek eredményeit összehasonlítva vizsgálták meg.

A vizsgált változók:

- a szár és a gyökerek C és N tartalma
- a talajba kerülő elhalt szerves anyagok C és N tartalma, a C:N arány
- a talaj teljes N tartalma
- a nettó N-mineralizáció rátája
- a talaj szerves-N tartalma

A *Melinis* föld feletti részeinek N tartalma magasabb, az ezekből származó elhalt szerves anyagok C:N aránya pedig alacsonyabb volt, mint a cserjéknél mérhető értékek. A talaj teljes és szerves-N tartalma, valamint a N-mineralizációs ráták is nagyobbak bizonyultak a csak *Melinis*-t tartalmazó területeken (Asner and Beatty 1996).

f.) a *Hieracium spp.* inváziója Új-Zéland füves pusztáin

Új-Zéland gyakran legeltetett füves pusztáin tanulmányozták az Európából behurcolt *Hieracium spp.* (hölgymál) fajok inváziójának biogeokémiai ciklusokra gyakorolt hatásait. A *Hieracium* fajok közül a vizsgált társulásban jelenleg az ezüstös hölgymál (*Hieracium pilosella*) fordul elő leggyakrabban. A *Hieracium* a legeltetésnek kevésbé kitett területeken is nagymértékben terjedésnek indult (Scott et al. 2001).

A *Hieracium* inváziójának talajfolyamatokra gyakorolt hatásait nagyobb és kisebb térskálán is vizsgálták (az előbbi egy 4 db 25 x 25 m-es kvadrátot tartalmazó kísérleti terület, utóbbi pedig a *Hieracium* egy egyedét körülvevő, kb. 0.5 m átmérőjű sáv). Az első esetben figyelembe vették az abiotikus tényezőket is, és a nitrogén-körforgalomban bekövetkező változásokat kétféle kitettségénél is megvizsgálták (északi kitettség - melegebb, szárazabb; déli kitettség - hűvösebb, nedvesebb). A második esetben csak a *Hieracium* kiválasztott egyedeit körülvevő, natív és idegenhonos cserjéket, valamint füveket tartalmazó növényzetet vették figyelembe. Ez utóbbi mintavételt csak északi kitettségénél végezték el.

A vizsgált változók:

- a talajba kerülő elhalt szerves anyagok N és lignin tartalma, a lignin:N arány
- a talaj teljes C és N tartalma, a C:N arány
- a nettó N-mineralizáció rátája
- a talaj szerves-N tartalma (N-elérhetőség)

A különböző kitettségű területeken a *Hieracium* biogeokémiai folyamatokra gyakorolt hatása is eltérő volt. A talajba kerülő elhalt szerves anyagok kémiai összetétele nagymértékben különbözött a natív és az invazív faj esetében: a N és a lignin tartalom magasabb, a lignin:N arány pedig alacsonyabb volt a *Hieracium*-nál. A talaj teljes C és N tartalma, valamint a C:N arány is magasabb volt a *Hieracium*-nál, mint a natívoknál. A legkisebb nettó N-mineralizáció a *Hieracium*-nál volt megfigyelhető, vagyis az invázió hatására csökkent a talajban az N-elérhetőség (Scott et al. 2001).

g.) az *Acacia saligna* és az *Acacia cyclops* inváziója Dél-Afrikában

A fokföldi flórabirodalom (Capensis) az afrikai kontinens dél-nyugati részén elhelyezkedő, mintegy 90 000 km² kiterjedésű, mediterrán klímájú terület. Egyik fő

jellemzője a rendkívül nagy növényi fajgazdagság. Összesen körülbelül 8850 őshonos edényes növényfaj található meg itt (összehasonlításul: a hasonló éghajlatú Kaliforniában, melynek területe kb. háromszor nagyobb, csak 4850 őshonos növényfaj él). Ezenkívül magas az endemikus fajok száma is (68,8%). Az öt endemikus család mellett jellemzőek az *Ericaceae*, *Iridaceae*, *Aizoaceae*, *Scrophulariaceae* és *Proteaceae*, valamint a mérsékelt övi területeken is gyakori *Fabaceae* és *Asteraceae* családok. Legjellemzőbb fajai az *Erica* (658 faj), az *Aspalathus* (272 faj), és a *Pelargonium* fajok (148 faj) (cit. Rejmánek 2001).

A flórabirodalom két fontosabb társulása a partmenti területeken elhelyezkedő 'fynbos', illetve a parti területektől valamivel beljebb található 'strandveld' társulások. A leggyakrabban előforduló fásszárú invazív növények közül a *Pinus* és a *Hakea* mellett az *Acacia* fajok okozzák a legtöbb problémát. Ezek közül az *Acacia saligna* inkább a partmenti 'fynbos' társulásban, az *Acacia cyclops* pedig inkább a 'strandveld' társulásokban fordul elő, bár elterjedési területeik gyakran átfednek egymással. A két fafajt a tizenkilencedik század közepén hurcolták be Ausztrália szintén mediterrán éghajlatú délnyugati részéből, a homokdűnék megkötése céljából. A két faj sikere ezekben a társulásokban főleg annak tulajdonítható, hogy az ausztráliai őshonos populációkkal összehasonlítva magasabb az életképes magvak száma, mivel eredeti élőhelyén a magbank nagy része a predáció áldozatául esik. Ezenkívül már a behurcolásuk előtt is a mediterrán klímához és a tápanyagszegény talajokhoz alkalmazkodtak. Az *Acacia* fajok kb. 3-10 m magasra növényes cserjék vagy kisebb fák, amelyek beárnyékolják az őshonos vegetációt, másrészt pedig nitrogént fixálnak, amely kompetitív előnyt biztosít számukra a natív fajokkal szemben, amelyek az alacsonyabb tápanyagtartalmú talajokhoz adaptálódtak. A nitrogén-fixáció jelentősége nem pontosan tisztázott, de jelentős lehet, mivel az őshonos nitrogénfixáló hüvelyesek száma viszonylag alacsony ezekben a társulásokban (kb. 1-8%). Ezenkívül az *Acacia* fajoktól származó, talajba kerülő, majd lebomló elhalt szerves anyagok mennyisége jóval nagyobb, mint ami az őshonos vegetációban mérhető, így az idegenhonos fajok ezáltal is növelik a talajok tápanyagtartalmát (Witkowski 1991).

Az *Acacia* fajoknak a két társulás anyagkörforgalmára gyakorolt hatásait három tanulmány (Witkowski 1991, Musil 1993, Stock et al. 1995) vizsgálta.

Az első tanulmányban mindkét faj (*A. saligna*, *A. cyclops*) szerepelt. A társulásokban az invazív fajok anyagkörforgalomra gyakorolt hatását két natív fajéval (*Leucospermum parile*, *Pterocelastrus tricuspidatus*) hasonlították össze.

A vizsgált változók:

- a növények leveleinek N tartalma
- a talajba kerülő elhalt szerves anyagok biomaszája és N tartalma
- a talajba kerülő elhalt szerves anyagok lebontásának sebessége
- a N-immobilizáció mértéke
- a talaj szerves-N tartalma (N-elérhetőség)

Az invazív *Acacia* fajok talajba kerülő lebomló szerves anyagainak mennyisége és N tartalma is nagyobb volt, mint a natív fajoké. Ezen kívül az *Acacia* fajok leveleiben magasabb N-koncentrációt mértek, mint a natív fajok leveleiben. A lebontás sebessége az *A. saligna* esetében lassabb volt, mint a másik társulás fajainál. A natív fajok elhalt szerves anyagainak nitrogénje nagyrészt immobilizálódott, míg ez az *Acacia* fajoknál csekély mértékű volt. A talaj szerves-N tartalma mindkét társulásban nőtt az *Acacia* invázió hatására (Witkowski 1991).

A második tanulmányban csak az *Acacia saligna* invázió hatásait vizsgálták. További különbség, hogy az őszi évszakban leégették a társulást, és a tűz hatásait az invázió hatásaival együtt is vizsgálták. A kérdésfeltevés eltért az előzőektől, mivel itt az őshonos fajok magvainak regenerációs képességeit, illetve kihalásuk valószínűségét vizsgálták az *Acacia* inváziója után.

A vizsgált változó:

- a talaj teljes N tartalma

Az *Acacia saligna* inváziójának hatására - más elemekkel együtt – növekedett a talaj teljes nitrogéntartalma (Musil 1993).

A harmadik tanulmányban - ebben ismét szerepelt mindkét *Acacia* faj - az invázió hatásait azoknak a társulásoknak az összehasonlításával próbálták meghatározni, amelyekben jelen voltak az *Acacia* fajok, illetve amelyekben nem.

A vizsgált változók:

- a talaj teljes C és N tartalma, a C:N arány

- a nettó N-mineralizáció rátája
- a talaj szerves-N tartalma (NH_4^+ , NO_3^- külön)

A talajok teljes C és N tartalma mindkét társulásban nőtt az invazív fajok hatására, a C:N arány pedig csökkent. A talajok NH_4^+ tartalma egyik társulásban sem változott meg. A NO_3^- koncentrációja az egyik társulásban jelentősen nőtt az *Acacia cyclops* inváziójának hatására, ellenben a másik társulásban az *Acacia saligna* jelenlétében nem változott meg. A nettó N mineralizáció szintén csak az *A. cyclops* esetében növekedett (Stock et al. 1995).

3.1.2. A növényi inváziók hatása a nitrogén fixációjára

a.) a *Myrica faya* inváziója Hawaii primer szukcessziós társulásaiban

Egy igen gyakran idézett esettanulmány a *Myrica faya* (Myricaceae) inváziója Hawaii vulkanikus területein (egészen pontosan a Kilauea vulkán 1959-es kitörése után keletkezett vulkanikus talajokon). A primer szukcesszió korai stádiumában levő társulásokra általában, a szóban forgó társulásokra pedig különösen jellemző, hogy nitrogénben szegények, így a nitrogén erősen limitálja a produkciót. Ezen a területen több natív (*Metrosideros polymorpha*, *Vaccinium reticulatum*, *Dubautia scabra*) és számos idegenhonos faj kolonizációja is folyik, ezek közül a két legfontosabb a *Buddleja asiatica* és a *Myrica faya* (Matson 1990, Vitousek and Walker 1989). A *Myrica faya* egy kis termetű, örökzöld, a Kanári- és az Azori-szigeteken őshonos, nitrogén-fixációra képes fa (az idegenhonos *Casuarina* fajhoz hasonlóan a *Myrica* is a *Frankia* baktériummal él szimbiózisban). Hawaii-ra a XIX. században hurcolták be portugál bevándorlók, ahol gyorsan elterjedt, és mára egyaránt jelen van a vulkanikus talajú területektől kezdve a zárt lombkoronájú őshonos erdőig. Mivel Hawaii primer szukcessziós társulásaiból hiányoznak a natív edényes N-fixáló növények, a *Myrica* N-fixációja révén jelentős kompetíciós előnnyel rendelkezik a natív fajokkal szemben (Vitousek and Walker 1989, Vitousek 1990).

Több bizonyíték is alátámasztja, hogy Hawaii társulásaiban, mint ahogy több más társulásban is, a primer szukcesszió során a talajban nő az N-elérhetőség. Ennek a növekedésnek a kiváltó oka lehet például egy nitrogén-fixációra képes faj dominanciája a primer szukcesszió korai stádiumában. Azok a primer szukcessziós társulások, amelyekből hiányoznak a szimbiotikus N-fixációra képes növények, nitrogénszükségletüket a csapadékból és a szabadon élő nitrogén-fixáló élőlények (pl. a kékalga szimbiontákkal rendelkező zuzmók,

vagy a talajba kerülő lebomló szerves anyagokban szabadon előforduló kéalgák és baktériumok) által megkötött nitrogénből fedezik. Ennek mennyisége évente kb. 2-5 kg hektáronként a legtöbb olyan szárazföldi társulásban, amelynek N-körforgalmát nem módosítja az emberi tevékenységek által megkötött nitrogén. Ezzel szemben, ha a primer szukcesszió korai szakaszában a N-fixációra képes edényes növények dominálnak, az évente megkötött N mennyisége elérheti a hektáronkénti 200 kg-ot is. A *Myrica* inváziójának hatását Hawaii vulkanikus talajú területein vizsgálták, ahol a szukcesszió korai szakaszában még nincsenek jelen őshonos N-fixáló növényfajok, annak ellenére, hogy a szukcesszió későbbi fázisaiban megjelennek a pillangós fajok is⁴ (Vitousek and Walker 1989, Vitousek 1990).

A *Myrica* inváziójának a társulás által fixált nitrogén mennyiségére és az N-elérhetőségre gyakorolt hatásának meghatározása céljából Vitousek és munkatársai végeztek egy kísérletet (Vitousek et al. 1987, Vitousek and Walker 1989). Erre az esettanulmányra azóta csaknem minden, az invázióknak a társulások anyag- és energiaforgalmára gyakorolt hatásával foglalkozó tanulmányban mint klasszikus példára hivatkoznak, mivel az elsők között volt, amely az inváziók és a biogeokémiai ciklusok (főleg a nitrogén-körforgalom) kapcsolatával foglalkozott. Ennek a kísérletnek két célja volt: egyrészt a társulás által többféle módon fixált nitrogén mennyiségének meghatározása, másrészt annak vizsgálata, hogy a *Myrica* által fixált nitrogén milyen hatással van a nitrogén-körforgalomra és az N-elérhetőségre. A vizsgálat során két területet jelöltek ki. Az egyik a *Myrica* már tömegesen jelen volt, a másik helyen pedig még gyakorlatilag nem fordult elő. Ezután összehasonlították egymással a *Myrica* és az őshonos nitrogénfixáló élőlények által megkötött, valamint a csapadékkal a talajba jutó nitrogén mennyiségét.

A vizsgált változók:

- a *Myrica* által fixált N mennyisége
- a natív fajok által fixált és a csapadékkal a talajba jutó N mennyisége
- a talaj teljes-N tartalma
- a talajba kerülő elhalt szerves anyagok kémiai összetétele és N tartalma
- a talajba kerülő elhalt szerves anyagok lebontásának sebessége

⁴ Kérdéses, hogy a gyakran előforduló, fásszárú natív pillangósvirágúak, mint az *Acacia koa* és a *Sophora chrysophylla*, az idegenhonos fajokkal szemben miért nem kolonizálták ezeket a területeket. Erre a kérdésre nem adható egyértelmű válasz, a legvalószínűbb magyarázat a két faj és a *Myrica* magvainak különböző tulajdonságaiban rejlik

- a N-immobilizáció mértéke
- a nettó N-mineralizáció rátája
- a talaj szerves-N tartalma (N-elérhetőség)

A *Myrica* tömeges jelenlétében az évente fixált nitrogén mennyisége (22,5 kg/hektár) a négyszerese volt a *Myrica* jelenléte nélkül évente megkötött nitrogén mennyiségének (4,2 kg/hektár), vagyis a *Myrica* inváziójának következményeként jelentősen növekszik a társulás anyagkörforgalmába bekerülő fixált nitrogén mennyisége (Vitousek and Walker 1989).

A további eredmények igazolták, hogy a nitrogén limitálja a produkciót azokon a területeken, ahol a *Myrica* tömegesen előfordult (ezt a N-hozzáadásnak a natív *Metrosideros* fák növekedésére gyakorolt hatásával bizonyították; a fák növekedése szignifikánsan nőtt, a N tehát limitálja növekedésüket). A talaj teljes N tartalma jóval magasabb volt azokon a területeken, ahol a *Metrosideros* mellett a *Myrica* is nagyszámban jelen volt. A *Metrosideros*-sal összehasonlítva a *Myrica* lebomló szerves anyagainak magasabb volt a lignin és a N koncentrációja, valamint a lebontásuk is gyorsabb volt. A N-immobilizáció mértéke kisebb volt a *Myrica* lebomló szerves anyagaiban, vagyis a *Myrica* leveleinek szerves-N tartalmából több N mineralizálódott, mint a natív faj leveleinek nitrogénjéből. Az invazív faj jelenlétében végeredményben jóval magasabb volt a nettó N-mineralizációs ráta, azaz nőtt a talaj szerves-N tartalma. Mindent összegezve, a *Myrica faya* inváziója jelentősen növelte a társulás által fixált N mennyiségét és az N-elérhetőséget egyaránt (Vitousek and Walker 1989).

Egy másik tanulmány (Matson 1990) ugyanezen a területen (a Kilauea vulkán környéke) az előző esettanulmány bevezetőjében már említett három natív (*Metrosideros polymorpha*, *Vaccinium reticulatum*, *Dubautia scabra*) és két idegenhonos, a területen invazívnak számító faj (*Buddleja asiatica*, *Myrica faya*) talajfolyamatokra gyakorolt hatását hasonlította össze egymással⁵.

A vizsgált változók:

- a növények leveleinek N tartalma

⁵ Ez a tanulmány a módszerét tekintve eltér ugyan a korábbiaktól, hiszen az egyes fajok hatását külön-külön vizsgálta, és nem két olyan területet hasonlított össze egymással, ahol az egyik terület kvadrátaiban jelen van az invazív faj, a másikban pedig nincs. Ennek ellenére itt érdemes foglalkozni vele, mert a két idegenhonos fajra vonatkozó következtetései érvényesek ebben a társulásban, hiszen itt számítanak invazívnak.

- a talajba kerülő elhalt szerves anyagok C és N tartalma, a C:N arány
- a mikrobiális biomassza N tartalma
- a nettó N-mineralizáció és a nettó nitrifikáció rátája
- a talaj szerves-N tartalma (NH_4^+ , NO_3^-)

A natív és az idegenhonos fajoknak a talaj szerves-N tartalmára és a nitrogén-körforgalomra gyakorolt hatásai tekintetében jelentős különbségek mutatkoztak. Mindkét idegenhonos faj esetében magasabb volt a talaj szerves-N tartalma és a mikrobiális biomassza N tartalma, és a nitrogén körforgalma is gyorsabb volt az invazív fajoknál. A natív fajoknál a talaj szerves-N tartalma és a nitrogén körforgalmának sebessége sok esetben nem különbözött a növénytakaró nélküli talajétól. A növények leveleinek N tartalma az invazív fajoknál volt magasabb (meglepő módon a N-fixációra képtelen *Buddleja* leveleinek N koncentrációja magasabb volt, mint a N-fixáló *Myrica* leveleiben) (Matson 1990).

b.) a *Carduus nutans* és a *Senecio jacobaea* inváziója Új-Zéland füves pusztáin

Új-Zéland legeltetésnek kitett füves pusztáin vizsgálták két invazív növényfaj, a *Carduus nutans* (bókoló bogáncs) és a *Senecio jacobaea* (jakabnapj aggófű) inváziójának anyagkörforgalomra gyakorolt hatásait. A *Carduus* és a *Senecio* a legtöbb mérsékelt övi füves pusztán megtalálható, így Új-Zélandon is jelen vannak. Ezekben a társulásokban főleg a *Lolium perenne* (angolperje) és a *Trifolium repens* (fehér here) dominálnak. Ezek közül külön kiemelendő a pillangósvirágú *Trifolium*, mivel nagyobb mennyiségű nitrogént képes fixálni. A *Carduus nutans* korábbi vizsgálatait azt mutatták, hogy ez a növény nagyfokú allelopátiás hatást képes kifejteni, vagyis másodlagos anyagcseretermékei útján képes gátolni más növények növekedését. Úgy tűnik, hogy ezek az anyagcseretermékek nem egyformán hatnak a különböző növényfajokra, a pillangósvirágúak (így a *Trifolium* is) például jóval érzékenyebbnak tűnnek a füveknél (Wardle et al. 1994, 1995, 1998).

A tanulmányok célja mindkét esetben az volt, hogy meghatározzák a két növényfaj inváziójának a tápanyag-körforgalomra, ezen belül a *Trifolium repens* nitrogén-fixációjára gyakorolt hatását.

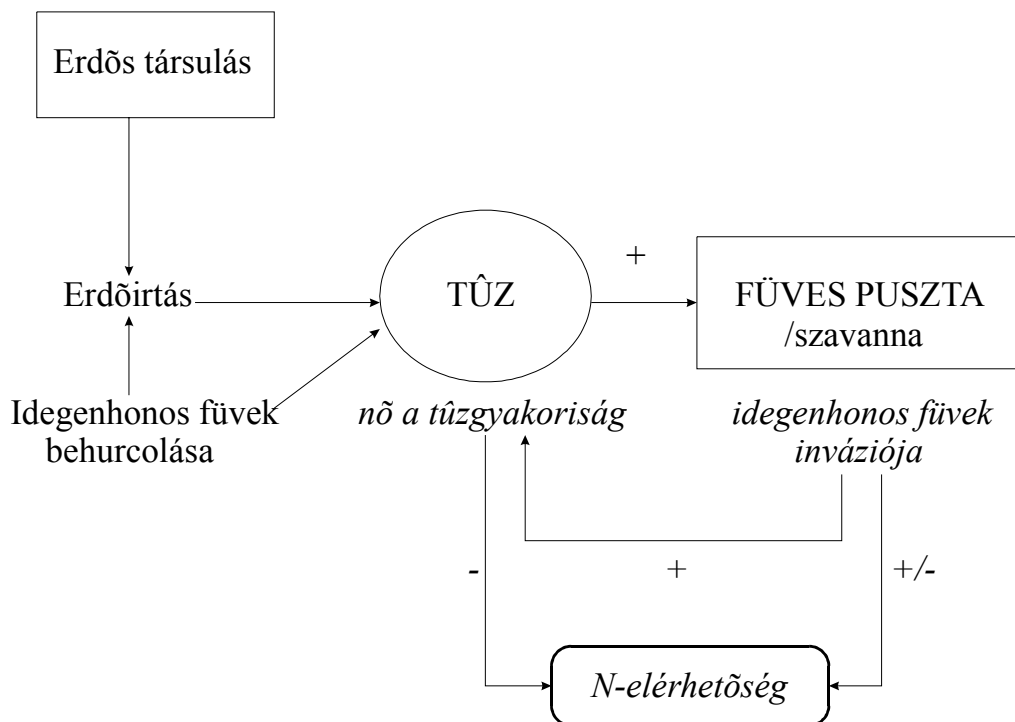
A vizsgált változó:

- a *Trifolium* által fixált N mennyisége

A kísérletek során a két invazív faj különböző fejlődési szakaszaiban (vegetatív állapot, virágzás, virágzás után) mérték meg a társulásban fixált N mennyiségének változásait. Ezekből az eredményekből következtek arra, hogy a két invazív faj milyen mértékben befolyásolta a *Trifolium repens* által szimbiotikus úton fixált nitrogén mennyiségét. A *S. jacobaea* nem befolyásolta jelentős mértékben, ezzel szemben a *C. nutans* mintegy 60%-al csökkentette a *Trifolium* nitrogén-fixációját (Wardle et al. 1994, 1995).

3.2. A növényi inváziók közvetett hatása a társulások nitrogénkörforgalmára (fűinváziók hatása a tüzek gyakoriságára)

Az előzőekben már láttunk példát az Eurázsiai és Afrikában őshonos fűfajok inváziójára Észak-Amerika arid és szemiarid klímájú társulásaiban, valamint a C₄-es fűek inváziójára Hawaii száraz trópusi erdeiben. Ezek a fűek egyrészt nagyobb mennyiségű száraz, jól éghető anyagot biztosítanak a tüzek számára, másrészt pedig befolyásolják a mikroklimatikus tényezőket is, aminek következményeként növekszik a tüzek gyakorisága és intenzitása az adott társulásban. Ennek hatására általában csökken a társulásban jelenlevő natív fajok száma, és nő az idegenhonos fajoké, amelyek nagyobb tűzgyakorisághoz adaptálódtak (*fű/tűz ciklus*, 4.ábra). A gyakori tüzek általában csökkentik a társulásokban az N-elérhetőséget (D'Antonio and Vitousek 1992).



4. ábra. A fű/tűz ciklus (forrás: D'Antonio and Vitousek /1992/ és Evans et al. /2001/).

a.) C₄-es fűvek (*Schizachyrium condensatum*, *Melinis minutiflora*) inváziója Hawaii száraz trópusi erdeiben

Ebben az esettanulmányban a korábban már vizsgált C₄-es fűvek (*Schizachyrium condensatum*, *Melinis minutiflora*) szerepeltek, és a társulás is azonos volt (Hawaii száraz trópusi erdei). A korábbiaktól eltérően ebben a kísérletben szerepelt egy kizárólag invazív fűfajokat tartalmazó, előzőleg kétszer leégetett erdőterület is. Az égetetlen erdőterületen a natív *Metrosideros polymorpha* mellett jelen volt az invazív *Schizachyrium condensatum* is, a csak fűveket tartalmazó területen pedig a *S. condensatum* és a *M. minutiflora* együtt fordultak elő (Mack et al. 2001, Ley and D'Antonio 1998).

Két különböző kísérletet is végeztek, melyek közül az elsőben három vizsgált változó szerepelt:

- a talajba kerülő elhalt szerves anyagok biomasszája
- a nettó N-mineralizáció rátája
- a N-fixáció rátája (az erdős és a füves társulás által fixált nitrogén mennyisége)

Az első kísérletben a fűvek és a tűz hatására jelentősen csökkent a talajba kerülő elhalt szerves anyagok biomasszája és lebontásuk sebessége. A nettó N-mineralizáció mértéke növekedett, a talaj nitrogéntartalma azonban nem változott. A fixált N mennyisége jóval kisebb volt a füves társulásban (Mack et al. 2001).

A második kísérletben az előzőekben szereplő három változóból csak egyet mértek:

- a N-fixáció rátája (az erdős és a füves társulás által fixált nitrogén mennyisége)

Ebben az esetben azt várták, hogy a N-fixáció mértéke növekedni fog a tűz után kialakuló füves területeken (erdő→füves puszta). Ezt a feltevést arra a megfigyelésre alapozták, miszerint az erdővel ellentétben a füves társulások nitrogénjük jelentős részét a szabadon élő nitrogénkötő baktériumok által megkötött nitrogénből fedezik. A feltevés nem igazolódott be, mivel a füves pusztán igen csekély volt a N-fixáció mértéke. A várttal ellentétben a fűvek gyökérszónája, illetve a fűvek lebomló szerves anyagai nem mutattak jelentősebb nitrogénáz aktivitást (Ley and D'Antonio 1998).

b.) a *Hyparrhenia rufa* inváziója Costa Rica száraz trópusi erdeiben

A második fűinváziókkal foglalkozó esettanulmány egy Afrikában őshonos fűfaj, a *Hyparrhenia rufa* inváziójának hatásait vizsgálta erdőirtás, majd a terület leégetését követően Costa Rica száraz trópusi erdeiben, illetve füves pusztáin. A kísérletben három terület talajmintáit hasonlították össze egymással: egy égetetlen erdőterületét, az erdőszéli területekét, és az erdő mellett fekvő füves pusztáét.

A vizsgált változók:

- a talaj teljes C és N tartalma, a C:N arány
- a nettó N-mineralizáció rátája

A három területet összehasonlítva a talaj szerves anyagainak összetétele különböző volt az erdőben és a füves pusztán. Az erdő talajainak C:N aránya kisebb volt a füves pusztákon mérhető értéknél. A nitrogén mineralizációs ráta rövidebb távon mérve (17 nap alatt) szintén különbözött a három társulásban. A talaj szerves anyagainak nagyobb részét kitevő, állandó mineralizációs rátájú szerves nitrogén összetételére a tanulmány eredményei szerint nem volt jelentősebb hatással az erdőirtás, a tűz, és az ezeket követő fűinvázió (Johnson and Wedin 1997).

3.3. Következtetések

3.3.1. A növényi inváziók, a N-mineralizáció és az N-elérhetőség kapcsolata

Az áttekintett esetek többségében, ahol az invázióknak a társulás nitrogén-körforgalmára gyakorolt hatásait vizsgálták, az invazív fajok befolyása egyértelműen kimutatható volt. Az összes esettanulmány tárgyalta az invazív fajok nettó N-mineralizációra, ezen keresztül pedig a talaj szerves-N tartalmára, vagyis az N-elérhetőségre gyakorolt hatását. Az inváziók hatására megváltozhat a növények által közvetlenül rendelkezésre álló nitrogén mennyisége, ami további változásokat idézhet elő a társulás anyagforgalmában, illetve fajösszetételében.

A vizsgált idegenhonos fajok inváziója eltérően befolyásolta a N-mineralizációs rátát:

- a *Bromus*, az *Agropyron*, és a *Hieracium* inváziója **csökkentette**,
- a *Berberis* és a *Microstegium*, a *Lepidium*, az *Acacia cyclops*, valamint a *Melinis minutiflora* inváziója **növelte**,
- a C₄-es fűvek (*Schizachyrium*, *Andropogon*, *Melinis*) inváziója pedig önmagában **nem volt jelentős hatással** a N-mineralizációs rátára.

a.) Amikor a növények inváziója csökkentette a N-mineralizációs rátát

A *Bromus*, az *Agropyron* és a *Hieracium* inváziója egyaránt csökkentette a N-mineralizációs rátákat. Ennek következményeként csökkent a talaj szerves-N tartalma is, vagyis az a N mennyiség, ami a növények számára közvetlenül hozzáférhető állapotban van jelen a talajban. Ennek mindhárom fajnál eltérő oka volt. A *Bromus* inváziója során (3.3.1.a.) a talajba kerülő elhalt szerves anyagok biomasszájának a növekedése, valamint a natív fajok szerves anyagaihoz viszonyítva magasabb C:N aránya megnövelte a lebontásért felelős mikróbák nitrogén felvételét (a talajba kerülő elhalt szerves anyagok C:N arányának és a N-immobilizáció változásának kapcsolata). Ennek hatására kevesebb szerves-N maradt a talajban, ami szerves-N nitrogénné alakulhatott volna, vagyis csökken a N-mineralizációs ráta. Végeredményben tehát csökken a talajban az N-elérhetőség (Evans et al 2001).

Az *Agropyron* esetében (3.3.1.b.) a talajba kerülő elhalt szerves anyagok összetételbeli különbségét, ezen keresztül pedig a N-mineralizációs ráta csökkenését az idegenhonos fajnak az őshonos fajokétól eltérő biomassza allokációja okozhatta. Az invazív fűfajnál tapasztalt, a natív fűveknél jóval kisebb szár:gyökér biomassza arányának eredménye lehet a talaj teljes C és N tartalmának csökkenése, ami csökkentheti a nettó N-mineralizáció mértékét. A C:N arány a növények gyökereiben nem különbözött jelentősen, viszont az *Agropyron* szárában az őshonos fajokénál magasabb C:N arány volt mérhető. Emiatt az *Agropyron* talajba kerülő szerves anyagai nehezebben és lassabban bomlanak le, mint az őshonos fajok szerves anyagai (alacsonyabb C:N arány). Ezeknek a különbségeknek az eredményeként az invázió hatására csökkenthet az N-elérhetőség.

Az *Agropyron* elhalt szerves anyagainak lassabb lebomlása miatt ugyan növekednie kéne a talaj szerves anyag tartalmának, itt azonban csökken. Ezt szintén az *Agropyron* natív fajokhoz képest eltérő arányú, szárba illetve gyökérbe történő biomassza allokációja okozhatta (Christian and Wilson 1999).

A *Hieracium* invázió (3.3.1.f.) a vizsgált társulások többségében csökkentette a talaj szervetlen-N tartalmát, azonban a csökkenésért felelős pontos mechanizmus nem volt tisztázott. Az abiotikus tényezők (hőmérséklet, nedvesség) is képesek befolyásolni az invázió N-ciklusra gyakorolt hatását, ami részben magyarázhatja, hogy a N-mineralizáció miatt nem csökkent minden kitétség esetében az invázió hatására (Scott et al. 2001).

Általánosságban elmondható, hogy a talajba kerülő szerves anyagok kémiai összetétele meghatározó volt az invazív faj nitrogén-körforgalomra gyakorolt hatását illetően, így valószínűleg itt is ez volt a felelős a nettó N-mineralizáció csökkenéséért. A talajbeli N-elérhetőség csökkenése növelte a *Hieracium* kompetíciós előnyét a natív fajokkal szemben, ami tovább gyorsította terjedését (bővebben ld. a 3.3.3.d. alfejezetet).

b.) Amikor a növények inváziója növelte az N-mineralizációs rátát

A *Berberis* és a *Microstegium* inváziójakor (3.3.1.c.) mindkét fajnál nőtt a nitrifikációs rátája, ez azonban nem mindig járt együtt a mineralizációs ráta emelkedésével. A talajba kerülő lebomló szerves anyagok összetétele különbözött a két invazív fajnál, ez okozhatta, hogy eltérő befolyással voltak az ammonifikációra, ezáltal pedig a N-mineralizáció egészére. A *Berberis* esetében nagy mennyiségű, nitrogénben gazdag levelekből és gyökerekből származó szerves anyag került a talajba. A *Microstegium*-nál ezzel ellentétben a talajba kerülő szerves anyagok biomasszája és a levelekből származó szerves anyagok N-tartalma alacsony volt, és csak a gyökerek tartalmaztak nagyobb mennyiségű nitrogént.

A nitrifikációs ráta mindkét faj esetében emelkedett. Ennek magyarázata a *Berberis*-nél azonos volt az előzőekben már megismert mechanizmussal. Az invazív faj talajba kerülő szerves anyagai több nitrogént tartalmaztak, mint az őshonos fajok. Ez gyorsabb lebontást eredményez, a N-immobilizáció mértéke csekély vagy elhanyagolható, ezért emelkedik a nettó nitrifikációs ráta. A *Microstegium* esetében kevésbé volt világos, hogy miért emelkedik a nitrifikáció mértéke, mivel a lebomló szerves anyagok kevesebb nitrogént tartalmaztak, mint a natív fajok. Emiatt lassul a lebontás sebessége, és egyúttal megnő a N-immobilizáció. A nitrifikációs ráta emelkedése részben a *Microstegium* gyökereinek az átlagosnál jóval magasabb nitrogén tartalmával magyarázható.

A N-mineralizációs ráták változásait a mikróbák által termelt lebontó enzimek mennyisége és aktivitása is befolyásolja. Az eredmények szerint a talajba kerülő elhalt szerves anyagok kémiai összetételének megváltozása hatással van a mikróbák enzimtermelésére. A lebontó mikrobiális közösségek rugalmasan reagálnak a bekövetkező változásokra, ezért az elhalt szerves anyagok kémiai összetételében tapasztalható eltérések nem feltétlenül

eredményeznek eltérő N-mineralizációs rátákat. Annyi azonban bizonyos, hogy az invazív és a natív fajok eltérően befolyásolták a lebontó enzimek aktivitását, a *Berberis* inváziójának hatására pedig egyértelműen nőtt az enzimaktivitás, ami összhangban van a N-mineralizációs ráta megfigyelt növekedésével (Ehrenfeld et al. 2001, Kourtev et al. 2002a,b).

A *Lepidium* esetében (3.3.1.d.) a N-mineralizációs ráta és a talaj szerves-N tartalmának növekedése nem volt kapcsolatban a C:N aránnyal, mivel az mind az invazív, mind az őshonos faj esetében hasonló volt. A talaj szerves-N tartalmának növekedése viszont nagyfokú korrelációt mutatott az enzimaktivitás növekedésével. A *Lepidium* inváziója esetén az általa kiszorított natív fajokhoz viszonyítva nagyobb mennyiségben termelődnek ezek az enzimek. A talajbeli enzimek aktivitásának növekedése pedig hatással lehet a nettó N-mineralizáció rátájára (laboratóriumi körülmények között a *Lepidium* megnövelte a mikrobák aszparagináz és glutamináz termelését; Blank ebből arra következtet, hogy a többi enzim esetében is létezniük kell olyan visszacsatolási mechanizmusoknak, amelyek kielégítően magyarázzák a négyféle enzim aktivitása és a talaj szerves N tartalma között fennálló nagyfokú korrelációt). Az amidohidrolázok aktivitása és a N-mineralizációs ráta változása között azonban nem sikerült korrelációt kimutatni, ezért valószínű, hogy más, ebben a tanulmányban nem vizsgált enzim(ek) lehet(nek) döntő befolyással a mineralizációs ráta változásaira (Blank 2002).

A talajba kerülő szerves anyagok lebontási rátái megbecsülhetőek a föld feletti és a föld alatti növényi részek C és N tartalmából is, mivel ez határozza meg a talajba kerülő elhalt szerves anyagok C:N arányát. A *Melinis minutiflora* inváziójánál (abban az esetben, amikor invázióját a cserjés társulásban vizsgálták - 3.3.1.e.) az N-tartalom magasabb, a C:N arány pedig alacsonyabb volt, a *Melinis* szerves anyagai a cserjékhez viszonyítva gyorsabban bomlottak le, ami növelte a N-mineralizációs rátát és a talaj szerves-N tartalmát (Asner and Beatty 1996).

Általánosítva elmondható, hogy a *Melinis* inváziójánál is a talajba kerülő szerves anyagok eltérő összetétele okozta a N-mineralizációs ráta változását: az elhalt szerves anyagokban mérhető alacsonyabb C:N arány esetén általában magasabb N-mineralizációs rátát kapunk. A talajok teljes nitrogéntartalma és a N-mineralizáció rátája ezenkívül mindkét társulásban az évszaktól függően (száraz vagy nedves évszak) is változott, vagyis a nitrogén-körforgalmat az abiotikus tényezők (hőmérséklet, talajnedvesség) is befolyásolják. Az inváziók ezekre a tényezőkre is hatással lehetnek, amit azonban a legtöbb tanulmányban nem vizsgálnak. Kivétel ez alól például a *Hieracium* invázióját vizsgáló esettanulmány (3.1.1.f. és 3.3.1.a.),

vagy a Hawaii száraz trópusi erdeiben terjedő C₄-es fűvek inváziójának a mikroklímára gyakorolt hatásait is részletesen vizsgáló újabb kísérlet (Mack and D'Antonio 2003).

Az *Acacia* fajoknál (3.3.1.g.) a három esettanulmányból kettőben (Witkowski 1990, Musil 1993) az *A. saligna* és az *A. cyclops* inváziójának hatására egyaránt növekedett a talaj nitrogéntartalma. A harmadik tanulmány (Stock et al. 1995) esetében viszont *csak az egyik faj* volt egyértelműen kimutatható befolyással a nitrogén körforgalmára. Az *Acacia cyclops* szintén megnövelte a N-mineralizációs rátát, aminek oka megegyezett az eddigiekben tapasztalattal (a talajba kerülő szerves anyagok alacsonyabb C:N aránya, gyorsabb lebontás, magasabb N mineralizációs ráta).

Kérdés, hogy az *Acacia saligna* esetében miért nem következett be a N-mineralizációs ráta növekedése. Az egyik lehetséges magyarázat szerint ezért az eltérésért a növények leveleinek és a belőlük származó lebomló szerves anyagok eltérő kémiai összetétele, illetve a két társulás talajainak egymástól különböző tulajdonságai és eltérő lebontó folyamatai a felelősek. A másik (valószínűbb) magyarázat szerint a talajokban már eleve különbözött az N-elérhetőség. Lehetséges, hogy az *A. saligna* már a kísérleti terület kijelölése előtt is azokon a helyeken terjedt jobban, ahol a talajban magasabb volt az N-elérhetőség, így nem sikerült kimutatni az N-elérhetőség növekedését, hiszen az már eleve magasabb volt. Azért valószínűbb ez a magyarázat, mert az előbb említett esettanulmányokban az *A. saligna* inváziója mind a két esetben növelte a talaj nitrogéntartalmát, így ennek itt is be kellett volna következnie.

További problémát jelent, hogy az első két tanulmány eredményei csak az invázió kezdeti stádiumára vonatkoztak, vagyis a három kísérlet eredményei a vizsgálatok eltérő időtartamai miatt nem vethetőek össze. Tanulmányként egyrészt elmondható, hogy a kísérleteket kellően hosszú-távra kell tervezni (legalább három év), amikor az invázió már biztosan túl van a kezdeti stádiumán. Másrészt a kísérleti terület kiválasztásánál figyelembe kell venni, hogy az N-elérhetőség eleve különböző lehet az egyes talajokban, ami elősegítheti az invazív fajok terjedését. Ez utóbbi hibalehetőséget kétféle módon is el lehet kerülni. Az első esetben kiküszöbölhető például több különböző társulás kiválasztásával, amelyek mindegyike ki van téve az adott faj inváziójának, mint például az *Agropyron* esetében (3.1.1.b.). A másik lehetőség a kísérlet mesterséges körülmények közötti, egyforma összetételű talajokon történő megismétlése, amire korábban a *Berberis* és a *Microstegium* inváziójának vizsgálatakor láttunk példát (3.1.1.c).

c.) Amikor a növények inváziója nem volt jelentősebb hatással a N-mineralizációs rátára

Az invazív C₄-es fűvek (*Schizachyrium*, *Andropogon*, *Melinis* - 3.1.1.e) esetében az eddigi példákkal ellentétben a talajba kerülő elhalt szerves anyagok összetétele nehezen volt összefüggésbe hozható a N-mineralizáció rátájának változásaival. A tanulmány következtetései szerint azokban az esetekben, ahol az invazív és az őshonos fajok között csak elhanyagolható különbségek vannak (pl. a talajba kerülő szerves anyagok mennyisége és összetétele közötti csekély eltérések), az invazív fajok nem lesznek jelentősebb befolyással a társulás nitrogén-körforgalmára (Mack et al. 2001).

Elgondolkodtató, hogy a három vizsgált fűfaj közül a *Melinis minutiflora* inváziójának hatására miért nem növekedett az N-elérhetőség, hiszen inváziója megnövelte az N-elérhetőséget abban az esetben, amikor nem a másik két fajjal összevontan ('C₄-es fűvek'), hanem egymagában, egy cserjés társulásban vizsgálták, ugyancsak Hawaii-on. Erre az egyik válasz az lehet, hogy a C₄-es fűvek invázióját vizsgáló esettanulmány időtartama nem volt elég hosszú ahhoz, hogy az N-elérhetőség növekedését ki lehessen mutatni. Egy másik ok lehet, hogy mivel Mack és munkatársai a fűinvázió közvetlen és közvetett (a tűzciklusra gyakorolt) hatásait is vizsgálták (ld. még 3.2.a.), a fűinvázió közvetlen hatásainak vizsgálatokor nem a megfelelő módon jelölték ki a mintavételi területeket, és a talajokban már eleve alacsonyabb volt a nitrogén koncentrációja (pl. a korábbi tüzek miatt).

d.) Összefoglalás: általános összefüggések és az ezek háttérében álló konkrét mechanizmusok

Az esettanulmányok eredményeit összegezve általánosságban elmondható, hogy kapcsolat áll fenn a talajba kerülő elhalt szerves anyagok mennyisége és összetétele, a mikróbák nitrogén felvétele (N-immobilizáció), és a nitrogén mineralizációs rátája között (ld. később az 5. ábrát). A talajba kerülő elhalt szerves anyagok mennyisége (biomassza) és összetétele (pl. a N tartalom és a C:N arány, de ilyen lehet a lignin tartalom és a lignin:N arány is) befolyásolhatja lebomlásuk sebességét és azt, hogy a talajban élő mikróbák mennyi nitrogént építenek be saját szervezetükbe, vagyis hogy mennyit immobilizálnak.

Az invázió következményeként a talajba kerülő *nagyobb mennyiségű biomassza* növeli a talaj szerves nitrogén tartalmát, ezáltal *növekedhet a N-mineralizációs ráta* (pl. 3.1.1.g.). Viszont a lebomló szerves anyagok *magasabb C:N aránya* esetén *megnőhet a N-immobilizáció*, emiatt pedig *csökkenhet a lebontás sebessége* és a *N-mineralizációs ráta*,

ezáltal pedig az *N-elérhetőség* (pl. 3.1.1.a., b., f.). Ellenkező esetben gyorsabb lebontás, a *N*-mineralizációs ráta és a *N*-elérhetőség növekedése várható (pl. 3.1.1. c., d., e., g.). A talajba kerülő elhalt szerves anyagok minősége és mennyisége befolyásolhatja a mikrobiális szervezetek aktivitását (pl. 3.1.1.c., d.), az immobilizáció és a mineralizáció mértékétől függően pedig *nőhet* vagy *csökkenhet* a talajban az *N*-elérhetőség. E mechanizmusok a legtöbb esetben kielégítő magyarázattal szolgálnak az invazív fajok nitrogén-körforgalomra gyakorolt eltérő hatását illetően.

A változásokat okozó *konkrét mechanizmusok* általában fajonként eltérőek, illetve nem mindig nevezhető meg az adott változást előidéző pontos mechanizmus. Az esettanulmányokban a megfigyelt változások magyarázatok gyakran hivatkoznak a Wedin és Tilman által végzett terepi kísérletre (Wedin and Tilman 1990), amelyben öt különböző fűfaj (*Agrostis scabra*, *Agropyron repens*, *Poa pratensis*, *Schizachyrium scoparium*, *Andropogon gerardi*) megegyező összetételű talajokon nevelt monokultúráinak nitrogén-körforgalomra gyakorolt hatását hasonlították össze. A vizsgálatot Észak-Amerika füves pusztáin gyakran előforduló fűfajokkal végezték. Ezek közül az *Agrostis* natív C_3 -as fűfaj, a *Schizachyrium* és az *Andropogon* natív C_4 -esek, az *Agropyron* és a *Poa* pedig Eurázsiaiában őshonos C_3 -as fűfajok. Eredményeik szerint a különböző fajok talajba kerülő elhalt szerves anyagainak a biomasszájában és az összetételében (*N* tartalom, *C*:*N* arány, lignin tartalom, lignin:*N* arány) tapasztalható eltérések összefüggenek az egyes fajoknak a nitrogén mineralizációs rátájára gyakorolt hatásai közötti különbségekkel. *Általánosságban elmondható, hogy az egyes fajok elhalt szerves anyagainak mennyiségében és összetételében fennálló jelentősebb eltérések együtt okozzák a N-mineralizációs rátákban megfigyelt különbségeket.*

Az eredményekből nem derült ki világosan, hogy az elhalt szerves anyagok vizsgált paraméterei közül melyek a leginkább meghatározóak a *N*-mineralizációs ráták változásait tekintve. Ennek oka, hogy egyrészt az elhalt szerves anyagok egyes paraméterei és a nettó *N*-mineralizációs ráták között több esetben is nagyfokú korreláció volt megfigyelhető, másrészt pedig a kísérletben csak öt fűfajt hasonlítottak össze egymással. A pontosabb eredmények reményében elvégeztek egy további kísérletsorozatot ugyanannak az öt fűfajnak a *N*-mineralizációra gyakorolt hatására vonatkozóan, amelyben a terepi vizsgálatokat laboratóriumi kísérletekkel is kiegészítették. Ebből az derült ki, hogy a talajban található szerves nitrogén elkülöníthető egy nagyobb, állandó mineralizációs rátájú, valamint egy jóval kisebb, a talaj szerves anyagainak kb. 3%-át kitevő részre, amely változó sebességgel

mineralizálódik. A fajok mineralizációs rátára gyakorolt hatását összehasonlítva arra a következtetésre jutottak, hogy a különböző fajok akkor is képesek jelentősen módosítani egy társulás nitrogén-körforgalmát, ha a talaj szerves anyagainak csak egy viszonylag csekély részének változtatják meg az összetételét, illetve a mennyiségét (Wedin and Pastor 1993). Ezek rövid távú, három illetve négy éves kísérletek voltak, ezért eredményeik nem általánosíthatóak az invazív fajok által okozott, esetleg csak hosszabb időtartam alatt észlelhető változásokra. Viszont jól szemléltetik, hogy kapcsolat áll fenn a növényzet fajösszetétele és a nitrogén körforgalma között, valamint hogy az egyes fajok önmagukban is képesek befolyásolni a N-mineralizációt, és ezen keresztül a többi növényfaj számára közvetlenül hozzáférhető N mennyiségét (Wedin and Tilman 1990).

Szintén az egyes fajok tápanyag-körforgalomra gyakorolt hatásait vizsgálta egy másik terepi esettanulmány Colorado füves pusztáin⁶ (Vinton and Burke 1995). A társulásban őshonos évelő fajokon kívül két idegenhonos, invazív faj, a *Carex eleocharis* és a *Kochia scoparia* nitrogén-körforgalomra gyakorolt hatását is tanulmányozták. Több más különbségtől eltekintve azokban a talajokban, ahol jelen volt a *Kochia*, a natív fajokhoz viszonyítva kisebb volt a C:N arány és jóval magasabb a N-mineralizációs ráta. A talajban mérhető C:N arány a *Carex* esetében is alacsonyabb volt, a N-mineralizációs rátát viszont csak a *Kochia* növelte meg. Wedin és Pastor eredményeivel egyezően a *Kochia* itt is inkább csak a talajban található szerves nitrogén kisebb, változó mineralizációs rátájú részére gyakorolt hatást. A korábban bemutatott esettanulmányokkal összhangban Vinton és Burke is arra a következtetésre jutott, hogy a legtöbb esetben azoknál a fajoknál lesz a legmagasabb N-mineralizációs ráta, amelyeknél a talajban és a gyökerekben mérhető C:N arány a legkisebb. A *Kochia scoparia* esetében is érvényesnek bizonyult az általános összefüggés, miszerint a nitrogén mineralizációját több, egymással kölcsönhatásban álló tényező (pl. a növények szöveteinek, majd a talajba kerülő elhalt szerves anyagok C, N vagy lignin tartalma, illetve ezek aránya) is képes döntően befolyásolni. A *Kochia* invázióját követően itt is növekedett az N-elérhetőség, aminek következtében nőtt a *Kochia* natív fajokkal szembeni kompetíciós képessége.

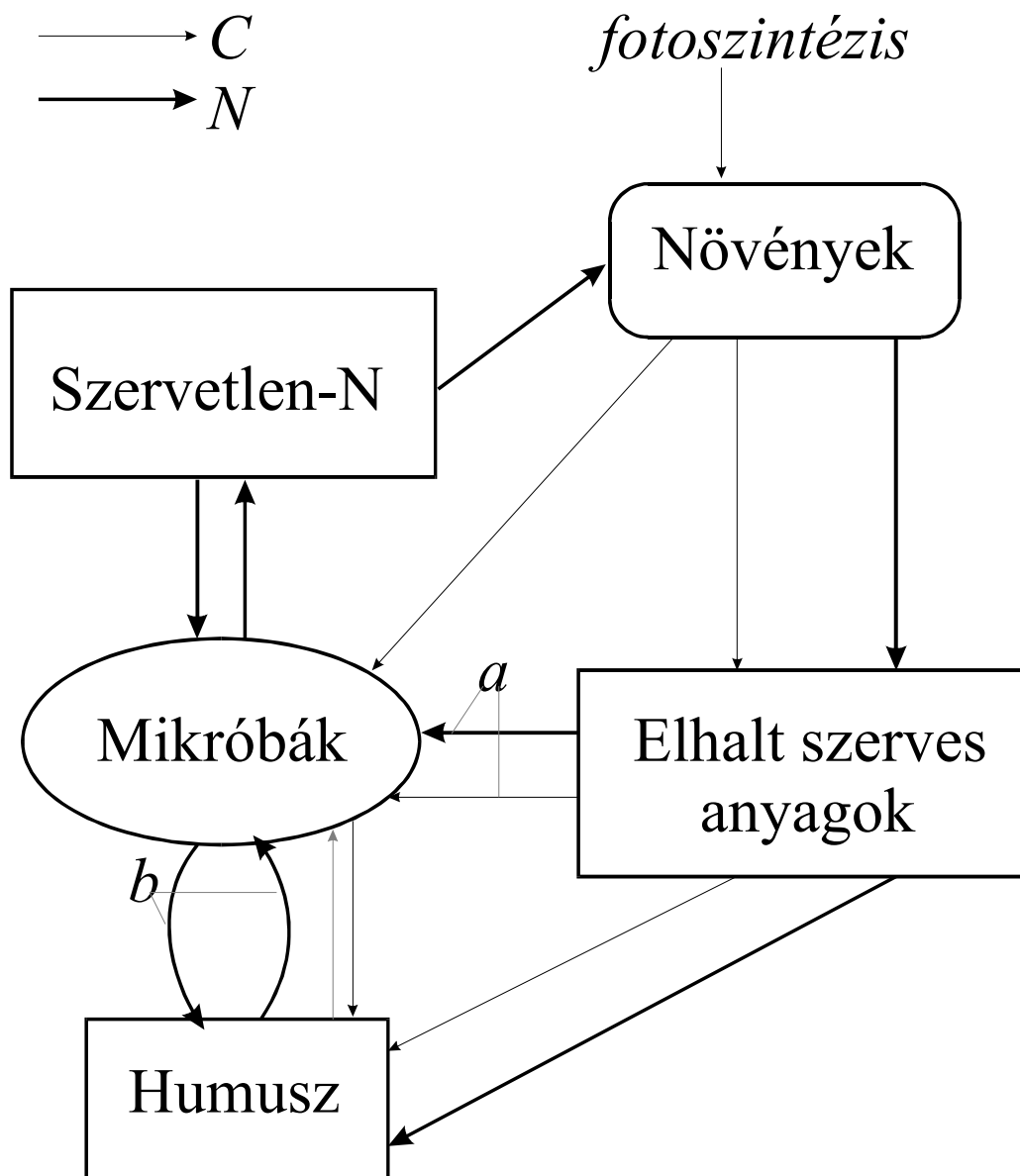
Matson (1990) tanulmánya is az egyes növényfajok jelenlétének és a talajfolyamatok megváltozásának kapcsolatát vizsgálta, a kísérletben pedig egyaránt szerepeltek natív és

⁶ Ez az esettanulmány azért nem szerepel a korábbiak között, mert ebben az esetben nem az idegenhonos fajok inváziójának következményeit, hanem külön-külön, az egyes fajoknak az N-körforgalomra gyakorolt hatásaiban mutatkozó eltéréseket vizsgálták. Mivel azonban a vizsgált fajok között szerepeltek idegenhonos, invazívnek számító fajok is, célszerű bemutatni ezeket az esettanulmányokat is.

idegenhonos fajok is. Ebben az esetben a talajba kerülő elhalt szerves anyagok N tartalma szintén magasabb volt az invazív fajok esetében, a C:N arány pedig *alacsonyabb*, ennek megfelelően a lebontásuk *gyorsabb* volt. A nettó N-mineralizációs (és nitrifikációs) ráták a natív fajokhoz viszonyítva egyaránt *magasabbak* voltak az invazív fajoknál, ennek megfelelően náluk *nőtt* a talajokban az N elérhetőség (ezzel összhangban volt a leveleikben mérhető magas N-koncentráció is). A natív fajokra (főleg a *Metrosideros* és a *Vaccinium* esetében) gyakorlatilag az invazív fajoknál elmondottaknak az *ellenkezője* volt igaz (alacsony N-koncentráció a levelekben, *magas* C:N arány az elhalt szerves anyagokban, ezek *lassú* lebontása, alacsony N-elérhetőség). Összefoglalva, mind a natív, mind az idegenhonos fajoknál az egyes fajok jelenléte *eltérően* befolyásolta a talajban zajló lebontó folyamatokat (Matson 1990).

Az eddig bemutatott tanulmányokhoz képest némileg eltérő szemszögből vizsgálja az egyes növényfajok nitrogén-körforgalomra gyakorolt hatását Knops és munkatársainak szemlecike (Knops et al. 2002). Szerintük a belső nitrogén-körforgalmat, így a nettó-N mineralizáció rátáját is a leginkább meghatározó egyik fő tényező a mikrobiális szervezetek lebontó tevékenysége (**5. ábra**). A mikrobák anyagcseréjéhez szükséges szén közvetve vagy közvetlenül főleg a növények biztosítják. A mikrobák által felvett szerves-N legnagyobb része a mikrobák pusztulását követően a humuszba épül be, vagyis kikerül a nitrogén-körforgalomból (immobilizálódik). A mikrobák N-mineralizációjának és immobilizációjának az egyensúlya tehát a szerves anyagok lebontásának és a növényektől származó szén mennyiségének arányától függ. A nettó mineralizációt tehát elsősorban a mikrobák szabályozzák, ez viszont nagyban függ a növények által biztosított szén mennyiségétől.

Ez az összefoglaló tanulmány a nitrogén körforgalmának szabályozásában az egyes fajoknak a nitrogén-körforgalomra gyakorolt hatásával szemben inkább a társulásokba bejutó és az azokból kikerülő nitrogén mennyiségét tartja meghatározónak. Az egyes növényfajok elhalt szerves anyagainak eltérő összetételéből adódó változásokat (az 5. ábrán 'a'-val jelölve) is fontosnak tartják, de - a fejezetben bemutatott esettanulmányok szerzőivel ellentétben - kevésbé hangsúlyozzák. Az egyes növényfajok hatásával szemben kiemelik viszont a mikrobák szerepét (az 5. ábrán 'b'-vel jelölve), mivel immobilizációjuk során jelentős mennyiségű nitrogén kerül ki a körforgalomból. Mindez nem áll ellentétben a Wedin és Tilman által (Wedin and Tilman 1990) az egyes növényfajok szerepét hangsúlyozó következtetésekkel (amelyekre ez a szemlecike is hivatkozik), hanem inkább az egész társulás teljes nitrogén-körforgalmának szempontjából értelmezi az egyes fajok szerepét (Knops et al. 2002).



5.ábra. A nitrogén körforgalmának szabályozása (a vastagabb nyilak a nitrogén, a vékonyabbak a szén társulásokon belüli körforgalmát jelölik; az 'a'-val jelölt nyilak a növények talajba kerülő elhalt szerves anyagok mennyiségének és összetételének a mikróbák lebontó tevékenységére (immobilizáció és mineralizáció) gyakorolt hatását, a 'b'-vel jelölt nyilak pedig a mikróbák humifikációjának és szerves-N felvételének folyamatát mutatják (Knops és munkatársai ez utóbbit '*mikrobiális nitrogén-hurok*'-nak nevezik; forrás: Knops et al. 2002).

3.3.2. A növényi inváziók, a N-fixáció és a N-elérhetőség kapcsolata

A három nitrogén-fixációval foglalkozó esettanulmányt összefoglalva azt látjuk, hogy a különböző invazív növényfajok nitrogén-fixációra gyakorolt hatása a N-mineralizációnál tapasztaltakhoz hasonlóan ugyancsak eltérhet egymástól. Ezekben az esetekben a társulások anyagkörforgalmába újonnan (a légkörből) bekerülő nitrogén mennyisége változott meg a növények inváziójának hatására, aminek következtében a talajban az előző esettanulmányokhoz hasonlóan szintén megnőhet vagy csökkenhet a növények számára közvetlenül hozzáférhető szerves nitrogén mennyisége. Az idegenhonos *Myrica* inváziója Hawaii primer szukcessziós társulásaiban a nitrogén-fixáció és az N-elérhetőség nagymértékű **növekedésével** járt együtt (Vitousek and Walker 1989). Ezzel ellentétes hatású volt a N-fixációra képtelen *Carduus nutans* inváziója Új-Zéland füves pusztáin, amely egy őshonos, N-fixációra képes faj, a *Trifolium repens* által megkötött nitrogén mennyiségét **csökkentette** közvetett módon nagyjából a felére. Ennek legvalószínűbb magyarázata, hogy a *Carduus nutans* lebomló leveleiből származó, eddig még nem azonosított másodlagos anyagcseretermékek hatására *allelopátiás kölcsönhatás* érvényesül a *Trifolium*-mal szemben, így csökken az általa fixált N mennyisége (Wardle et al 1998), hosszú-távon pedig valószínűleg az N-elérhetőség is. Ezzel szemben az ugyancsak invazív *Senecio jacobaea* (amely szintén nem képes nitrogént fixálni) **nem volt jelentősebb hatással** a *Trifolium* nitrogén-fixációjára. Ennek legvalószínűbb magyarázata, hogy a *Senecio*-nál nem lépett fel allelopátiás kölcsönhatás a *Trifolium*-mal szemben (Wardle et al. 1995, 1998).

3.3.3. A fűinváziók, a tűzgyakoriság és a N-elérhetőség kapcsolata

A fűinváziók és a tűzgyakoriság kapcsolatával foglalkozó három esettanulmány eredményeit összefoglalva azt látjuk, hogy *az erdőirtás, a tüzek és az ezt követő fűinváziók (fű/tűz ciklus) együttes hatására* mindhárom esetben **csökken** a létrejövő füves társulásban az N-elérhetőség.

A *Schizachyrium condensatum* és a *Melinis minutiflora* inváziója esetében (3.2.1.a.) a nettó N-mineralizáció nőtt, a talaj teljes N-tartalma nem változott, az N-elérhetőség viszont csökkent. A C₄-es fűvek inváziója *a tűzgyakoriság növelésén keresztül* csökkentette az N-elérhetőséget, ellentétben a 3.3.1.e. esetben leírt két példával, amikor is a fűvek inváziója önmagában **nem volt jelentős hatással** az N-elérhetőségre (Mack et al. 2001), és a *Melinis* inváziójával, amikor **nőtt** az N-elérhetőség (Asner and Beatty 1996).

A második tanulmányban (Ley and D'Antonio 1998) a füves társulás által fixált nitrogén mennyiségének a várttal ellentétben bekövetkezett nagymértékű csökkenését a nitrogén-fixációért felelős baktériumok elhalt szerves anyagainak hiánya okozta. A fixált nitrogén döntő hányada a natív *Metrosideros* faj leveleiben található szerves anyagok lebomlása során kerül a talajba. A *Metrosideros* magvai nem regenerálódnak a tűz után, ezért jelentősen csökken a füves társulásba jutó fixált nitrogén mennyisége, ezáltal pedig az N-elérhetőség.

Ugyancsak a tűzgyakoriság növekedése az egyik hosszabb távú következménye a *Bromus tectorum* inváziójának Észak-Amerika hideg klímájú, arid társulásaiban (3.1.1.a.). Azokon a területeken, ahol a *Bromus* elterjedése előtt kb. száz évente fordultak elő tüzek, a fű invázióját követően akár ötévenként is keletkezhetnek nagyobb tüzek. A *Bromus* által dominált társulásokban a talaj szerves és szervesetlen-N tartalmának nagymértékű csökkenését lehetett megfigyelni a tüzeket követően. Így tehát a *Bromus* invázió hatására gyakoribbá váló tüzek miatt még kevesebb nitrogén marad a társulásban, amely hasznosítható a növények számára, viszont növekszik a legkörbe jutó különféle nitrogéngázok mennyisége (Evans et al. 2001).

A *Hyparrhenia rufa* inváziója (3.2.1.b.) esetében kapott eredmények is összhangban vannak a korábbi eredményekkel. Az erdős társulásban a talaj szerves anyagainak C:N aránya alacsony volt, az elhalt szerves anyagok lebontása gyors, ennek eredményeképpen magas volt a talaj szervesetlen-N tartalma. A tüzek és a fűinvázió hatására (erdő→füves puszta) megnőtt a C:N arány, ezáltal a szerves anyagok lebontása során jelentősen növekedett a N-immobilizáció. Emiatt lecsökkent a nettó N-mineralizáció rátája. Ez csak a rövid-távon (17 nap) mért N-mineralizációs rátára volt igaz, mivel a hosszabb távon (1 év) mért N-mineralizációs ráta nem változott meg. A rövid-távon mért N-mineralizációs ráta a talaj szerves anyagainak kisebb hányadára (kb. 3%) vonatkozik, amire a változó sebességű mineralizáció a jellemző (Wedin and Pastor 1993). A rövid-távon mért mineralizációs ráták különbségei feltehetően azt jelzik, hogy a három társulás talajaiban különböző mennyiségben van jelen a növények számára felvehető szervesetlen nitrogén, ami az invázió hatására valószínűleg csökkent (Johnson and Wedin 1997).

3.3.4. A N-elérhetőség megváltozásának lehetséges következményei (a növényi inváziók, a kompetíció és a nitrogén-körforgalom kapcsolata)

Egy további kérdés, hogy milyen hatással van a nitrogén-ciklus megváltozása a növények között zajló kompetícióra, valamint a társulás fajösszetételére. Ha a nitrogénért folyó kompetíció meghatározó tényező a társulás fajösszetételét tekintve, akkor az egyes fajok elhalt szerves anyagainak a nitrogén-körforgalomra gyakorolt befolyása fontos lehet az adott

faj kompetíciós képességeinek szempontjából is. Wedin és Tilman (1990) korábban már idézett munkájukban megvizsgálták a kísérletükben szereplő öt fűfaj kompetíciós képességeit is. A füveket páronként vizsgáló három éves kísérletük eredményei szerint azokon a talajokon, ahol a talaj N tartalma alacsony volt, a *Schizachyrium* és az *Andropogon* egyenként teljes mértékben kiszorította a másik három fajt. Ugyanez nem történt meg, ha az *Agropyron*-t és a *Poa*-t, vagy a *Schizachyrium*-ot és az *Andropogon*-t vizsgálták együtt. A kompetitív kizárás hátterében álló mechanizmus szerint a hatékonyabb N-kompetitor képes volt *alacsonyabb* szintre csökkenteni a talaj szerves-N (NH_4^+ és NO_3^-) tartalmát, mint amekkora a vele együtt vizsgált fűfajok esetében volt mérhető. Ezzel a képességgel a vizsgált változók közül a növény szöveiteinek alacsony N tartalma és a gyökérbe történő biomassza allokáció magas értékei korreláltak. Ugyanezen változók egyes kísérleti és elméleti tanulmányok szerint is előnyös N-kompetíciós képességeket biztosítanak a növény számára (vö. Wedin and Tilman 1990). Így tehát *a hatékonyabb N-kompetitornak bizonyuló fűfajok megegyeztek azokkal, amelyek a nettó N-mineralizációs ráták csökkentésén keresztül csökkentették a N-elérhetőséget*. A kísérletben szereplő öt fűfajt a N és lignin tartalom, illetve a biomassza allokáció különbségei alapján három funkciós csoportba lehetett besorolni. Ennek alapján megjósolhatóak a füvek egymással szembeni kompetíciós képességei, a N-mineralizációs rátákra gyakorolt hatásuk, illetve ennek a kompetíció további kimenetelére gyakorolt befolyása.

Az *Agrostis* (e fajnál figyelték meg a legmagasabb N-mineralizációs rátát) bizonyult a leggyengébb N-kompetitornak, míg az *Andropogon* és a *Schizachyrium* (az ő esetükben alacsony N-mineralizációs rátákat mértek) igen hatékony N-kompetitorok voltak. Az eredményeket összefoglalva elmondható, hogy az *Andropogon* és a *Schizachyrium* a nettó N-mineralizáció csökkentésén keresztül *megnövelték* a saját N-kompetíciós képességüket (Wedin and Tilman 1990). Ez azért érdemel említést, mert a két fűfaj Hawaii száraz trópusi erdeiben invazívnak számít (ld. 3.3.1.d.), így ott *a tűzgyakoróság növelésén és a N-elérhetőség csökkentésén keresztül* tovább gyorsíthatják a terjedésüket, ami által tovább csökkenhet a társulásban a natív fajok száma.

Az eddigi esettanulmányok között szintén több olyan példát találunk, amikor az invázió hatására csökkent a társulásban az N-elérhetőség, és ez pozitív visszacsatolással tovább gyorsította az invazív faj terjedését. Az említett C₄-es füveken kívül példa erre a *Hieracium* fajok inváziója, aminek hatására csökkent a társulásban az N-elérhetőség, ezáltal pedig növekedett a *Hieracium* kompetíciós előnye a natív fajokkal szemben (Scott et al. 2001).

Ezzel szemben olyan esetek is léteznek, amikor nem az N-elérhetőség csökkenése, hanem éppen a *növekedése* gyorsítja fel az invazív faj terjedését, ami főleg a N-fixáló fajok körében

valószínűsíthető (ide tartoznak a magyarországi példák is, mint az akác, a gyalogakác, és az ezüstfa, ld. a 4. fejezetben). Erre egy lehetséges példa⁷ a *Cytisus scoparius* inváziója Dél-Ausztrália őshonos erdeiben. A *Cytisus scoparius* egy agresszíven terjedő, N-fixációra képes, invazív cserjefaj, amely eredetileg Dél-Európából származik, és mindenütt kiemelkedően sikeres invazív fajként tartják számon (pl. Új-Zéland, Észak-Amerika, Ausztrália). Dél-Ausztrália mediterrán klímájú erdeiben is hasonlóan agresszív, az aljnövényzetben hamar elterjed, és a natív cserjéket kiszorítva egymaga válik dominánssá (Fogarty and Facelli 1999).

A társulás fajösszetételét tekintve meghatározó tényező a kompetíció, de ennek fontossága nagyban függhet például az N-elérhetőségtől. Mivel az erdő őshonos fajai pedig különösen érzékenyek a talaj nitrogéntartalmának változásaira, valószínű, hogy a *Cytisus* N-fixációja jelentősen képes befolyásolni a közte és a natív fajok fennálló kompetíció kimenetelét (a *Cytisus* javára). Az eredmények szerint a kompetíció valóban a magasabb tápanyagtartalmú talajokon volt jelentős. Ezenkívül pozitív összefüggést tapasztaltak a talaj szerves-N tartalma és a *Cytisus* tömeges jelenléte között is. A *Cytisus* tehát N-fixációja révén jelentősen megnövelte a társulásban az N-elérhetőséget, ami az előző példákban ismertetett pozitív visszacsatolás révén tovább növelte a cserje kompetíciós képességeit (Fogarty and Facelli 1999).

Az eddig említett példákkal ellentétben a nitrogén-körforgalom megváltozása és a növények kompetíciós képességei között negatív visszacsatolás is fennállhat. Példaként a *Myrica* invázióját említik a nitrogénben szegény primer szukcessziós társulásokban (Wedin and Tilman 1990). Ennek hatására megnő ugyan az N-elérhetőség, viszont a megváltozott körülmények (a N egyre kevésbé limitálja a produkciót) között a *Myrica* már nem olyan hatékony kompetitor, így megeshet, hogy kiszorítják a natív vagy más idegenhonos fajok. Ebben az esetben tehát az invázió előrehaladtával *csökkenhet is* az invazív faj kompetíciós előnye, azonban a legtöbb invázió esetében inkább az ellenkezője a jellemző.

Összefoglalva a fejezetben szereplő inváziókat, elmondható, hogy a N-elérhetőség változásának az invazív faj kompetíciós képességeire (és a további terjedésére) gyakorolt hatása valószínűleg nagymértékben függ attól, hogy az adott társulásban a nitrogén limitáló tápanyag-e, vagy sem. Ha a nitrogén limitálja a produkciót (pl. primer szukcessziós, arid és szemiarid társulások), akkor a N-elérhetőség *növekedése* csökkentheti is az idegenhonos faj kompetíciós képességeit, hiszen a nitrogén a natív és más idegenhonos fajok számára is egyre inkább hozzáférhetővé válik, ez pedig további fajok inváziójához vezethet (pl. *Myrica*). A N-

⁷ Ez az esettanulmány azért nem szerepelt korábban, mert a kísérlet inkább a *Cytisus* és a natív fajok növekedési rátáit és kompetícióját vizsgálta, és csak mellékesen tért ki az invázió N-elérhetőségre gyakorolt hatására.

elérhetőség *csökkenése* pedig minden bizonnyal elő fogja segíteni az idegenhonos faj további terjedését, mivel ekkor tovább csökken egy amúgy is limitáló tápanyag mennyisége, így az őshonos fajok egyre kevesebb nitrogént lesznek képesek felvenni (pl. *Bromus*, *Agropyron*).

Ha a nitrogén nem számít limitáló tápanyagnak, akkor az N-elérhetőség *növekedése* a natív és az invazív fajok kompetíciós képességeit egyaránt növelheti (hiszen mindkettő több nitrogént képesek felvenni), de az invazív faj kompetíciós képessége a natívokénál valószínűleg sokkal gyorsabban növekszik, így valószínű, hogy előbbiek kiszorítják az utóbbiakat (pl. *Cytisus*). A N-elérhetőség *csökkenése* valószínűleg csak az invazív faj előnyét fogja növelni, mivel a natív fajoknak ekkor egyre kevesebb nitrogén jut (pl. *Hieracium*).

Ezek természetesen csak feltételezések, mivel az idegenhonos és natív fajok közti kompetíció kimenetelét még sok más tényező is befolyásolja. Mindenesetre fennáll a lehetőség, hogy az N-elérhetőség megváltozása pozitív visszacsatolás útján felgyorsítsa a faj további terjedését. Az esettanulmányok szerzői több esetben is felvetik ennek a lehetőségét, több más elméleti tanulmányra utalva (vö. Wedin and Tilman 1990, Maron and Connors 1996, Fogarty and Facelli 1999, Scott et al. 2001, Ehrenfeld et al. 2001, Evans et al. 2001, Kolb et al. 2002).

4. A biológiai inváziók megelőzési és csökkentési lehetőségei

4.1. A fajbehurcolások és a nemzetközi kereskedelem kapcsolata

Az első fejezetben már volt szó róla, hogy a fajbehurcolások és inváziók problémája elsősorban a világkereskedelem (és később a turizmus) nagyságrendjének a XV. századot követő nagymértékű növekedésével függ össze. A nemzetközi kereskedelem a XIX. század elején újabb lendületet vett, amit csak az 1914 és 1945 közötti világháborúk és a gazdasági világválság miatt bekövetkezett visszaesés szakított meg. Míg 1800-ban a világkereskedelem értéke a világ össztermelésének csak 3%-át tette ki, addig 1913-ra ez az arány már 33% volt, majd a visszaesést követően 1980-as években érte el újra az 1910-es évekre jellemző értéket, azóta pedig ismét folyamatosan növekszik (Chisholm 1990).

Mivel a behurcolások többsége *nem szándékos*, ezért a hatékony megelőzéshez leginkább a nemzetközi kereskedelem és turizmus volumenének bizonyos fokú korlátozására lenne szükség. A növekedést korlátozó intézkedések nélkül (a többi környezeti problémához hasonlóan) a növekvő számú fajbehurcolások és inváziók által okozott problémák száma is tovább fog nőni (pl. Røpke 1994). A jelenlegi kereskedelmi szervezetek (pl. a *WTO - World Trade Organization*, Kereskedelmi Világszervezet), illetve a nemzetközi egyezmények és jogszabályok⁸ azonban nem tartják szükségesnek a kereskedelem növekvő volumenének bizonyos fokú korlátozását. A véletlen behurcolások által okozott problémákat mérsékelhetné még valamelyest a még fokozottabb ellenőrzés az áruk különböző országokba történő bevitele és szállítása során (Bright 1995, Jenkins 1999, McNeely 1999).

A *szándékos* behurcolások által okozott inváziók és az ezzel járó anyagi károk csökkentése érdekében két dolgot érdemes figyelembe venni. Egyrészt a fajbehurcolásokból származó költségek ún. externáliáknak⁹ számítanak. Ezért az egyes országoknak számolniuk

⁸ Az áruk nemzetközi kereskedelme során történő fajbehurcolások nemzetközi szintű jogi szabályozása jelenleg nem túl erős. A biológiai inváziókat is érintő nemzetközi megállapodások közül Magyarországon jelenleg kettő van érvényben. Az egyik a *Convention on Biological Diversity* a másik pedig az *Act on Nature Conservation*, ezek azonban igen kevésbé bizonyultak hatékonyak az inváziók csökkentése terén (Török et al. in press).

⁹ A szabad-kereskedelem elve szerint az üzlet nyereségein kívül a különböző költségeket is azok kell viseljék, akik az üzletet bonyolították. Gyakran azonban olyan plusz költségek is származhatnak egy-egy hasznot hozó emberi tevékenységből, amit nem számolnak bele az adott tevékenység költségeibe. Ezeket a rejtett költségeket

kell a fajbehurcolásokból származó egyéb költségekkel is egy-egy faj importja során. Másrészt az invázió kezdeti fázisában az idegenhonos faj egyedeinek eltávolítására fordított költségek nagyságrendekkel kisebbek, mint azok, amelyeket az adott populáció elterjedése után szükséges az eltávolításukra fordítani. A szándékos behurcolások esetében megoldást jelentene annak pontos becslése is, hogy az importálandó faj mekkora eséllyel válhat később invazív, ez azonban meglehetősen bonyolult feladat (Mack et al. 2000).

A különböző áruk kereskedelme során eredeti élőhelyükről új kontinensekre és szigetekre érkező fajok számára számos terjedési mód kínálkozik. Például a *konténeres szállítás* igencsak előnyös a jövevény fajok számára (pl. gyommagvak, rovarok, csigák). Az áruk szállítása előtt a konténereket hónapokig raktározzák a különböző kikötőkben, és igen nehéz mindet alaposan átvizsgálni. 1980 és 1993 között csaknem a háromszorosára, 1,6-ról 4,9 százalékra nőtt a konténerek részesedése a világ hajózási fuvarterfogatában, összesen évi 100 millió konténeregységgel (Bright 1995).

A másik igen hatékony terjedési mód a *hajók ballasztvize*. Főleg planktonikus szervezetek terjedhetnek el így, de ilyen módon jutott el a Kaszpi-tengerben őshonos zebrakagyló (*Dreissena polymorpha*) az észak-amerikai Nagy-Tavakba és a hozzájuk kapcsolódó folyórendszerbe, vagy az Észak-Amerikában őshonos fésűs medúza (*Mnemiopsis leidyi*) a Fekete-tengerbe (Carlton and Geller 1993). Sajnos az édesvízi és tengeri fajok effajta behurcolásának ellenőrzése és megakadályozása igen nagy nehézségekbe ütközik (Bright 1995).

A *légi közlekedés* szintén lehetővé teszi egyes fajok behurcolását. A barna mangrovesikló (*Boiga irregularis*) például, amely Guam szigetén sok őshonos madárfaj kipusztulását okozta, újabban Hawaii élővilágát is fenyegeti, hiszen gyakran felbukkan a hawaii repülőterek leszállópályáin, ahová a repülőgépek rakományterében érkeznek (Pimm 1987, Bright 1995).

(externáliákat) nem csak az üzletet lebonyolító és abból hasznot húzó felek viselik, hanem például az egész társadalom.

4.2. A biológiai inváziók hatásainak utólagos csökkentési lehetőségei

a.) Biológiai védekezés

Az invazív fajok hatásainak utólagos csökkentésére kínálkozó egyik lehetőség a hagyományos **biológiai védekezés**, amikor a behurcolt faj természetes ellenségét alkalmazzák az invázió visszaszorítására. Ez általában hatékony megoldás, mivel a behurcolt fajok inváziós sikerének gyakori oka, hogy az általuk előzönlött társulásokban nincsenek jelen természetes ellenségeik. Talán az egyik legismertebb példa az észak-amerikai fügekaktuszfajok (*Opuntia spp.*) ausztráliai inváziója, ami ellen csak a biológiai védekezés (egy molylepkefaj behurcolása) volt hatásos (Ehrlich and Ehrlich 1981).

A harmadik fejezetben szereplő *Acacia saligna* és a *Myrica faya* inváziójának csökkentése érdekében szintén próbálkoztak a biológiai védekezéssel, eddig változó sikerekkel. Az *Acacia saligna* dél-afrikai inváziójának megfékezésére eddig az *Uromycladium tepperianum* nevű gombafajt használták, amely képes jelentős mértékben csökkenteni az *Acacia* egyedszámát. Hátránya viszont, hogy azokat az ültetvényeket is megtámadja, amelyeket gazdasági célból tartanak fenn (Mehta 2000). A *Myrica faya* inváziójának (Hawaii-szigetek) csökkentése céljából pedig a *Botrytis cinerea* nevű gombafajt alkalmazták, amely a *Myrica* gyökereit támadja meg (Seibold 2000). Ez részben sikeres volt, de felmerült annak a lehetősége is, hogy a behurcolt kártevő károsítani fogja a szigeteken őshonos avokádó- (*Persea spp.*) és mangófajokat (*Mangifera indica*). A lehetséges negatív következmények miatt egy időre felfüggesztették az említett kórokozók alkalmazását (Rabie 2000).

Az akác (*Robinia pseudoacacia*) terjedésének lassítása érdekében szintén próbálkoznak a biológiai védekezéssel. A *Megacyllene robiniae* nevű rovarfaj az akác egyik veszedelmes kártevője, mivel a kikelő lárvák legyengítik az akácot, ezenkívül pedig a rovar egy, a gyökereket megtámadó gombafertőzést is terjeszt. A *Megacyllene* alkalmazásának hatékonyságát illetően jelenleg nincs egyetértés. Néhányan inkább egy másik rovarkártevő, a *Thelia bimaculata* használatát tartják ígéretesebbnek, mivel ez a faj nagyobb kárt képes tenni az akácban. Az *Acacia saligna* példájához hasonlóan azonban a *Megacyllene* és a *Thelia* alkalmazása esetén is fennáll a veszély, hogy a kártevők a gazdasági célból telepített akácültetvényeket is elpusztíthatják, ezért nem valószínű, hogy ezeket volna érdemes alkalmazni az akáccal szemben (Sabo 2001).

b.) Az invazív faj teljes kiirtása

Ha a behurcolt faj már nagyobb területeket vett birtokba, és terjedését továbbra sem sikerül korlátozni, akkor érdemes megpróbálkozni az invazív faj **teljes kiirtásával**. Az invazív fajok teljes kiirtására irányuló kísérletek nagyobb része néhány híresebb kivételtől¹⁰ eltekintve sikerrel járt (főleg a kisebb területű szigetek esetében). Sok esetben azonban az invazív faj eltávolítása önmagában nem elégséges a társulás őshonos élővilágának helyreállításához, mivel előfordulnak olyan fajok is, amelyek inváziójuk során megváltoztatják az adott élőhely tulajdonságait. Észak-Amerika nyugati részének arid klímájú társulásaiban például az első fejezetben (1.3) már szereplő két idegenhonos növényfaj, a jégvirág (*Mesembryanthemum crystallinum*) és a tamariska (*Tamarix spp.*) inváziójának hatására megemelkedik a talaj sótartalma és csökken a talajvízszint, emiatt a talaj sótartalmára érzékeny őshonos fajok képtelenek újra megtelepedni ezeken a területeken (Zavaleta et al. 2001).

A növények esetében nincs egyetértés a már nagy területeken jelenlévő invazív növénypopulációk kiirtási sikereinek esélyeiről. Kaliforniában például ötven irtási kísérletből egy sem járt sikerrel, ha az idegenhonos faj elterjedési területe meghaladta a száz hektárt. Másrészt a Hawaii-szigetek egyik 411 hektár összterületű tagjának (Laysan Island) esetében sikerült csaknem teljesen eltávolítani a *Cenchrus echinatus* nevű egyéves, invazív fűfajt, amely a sziget területének már több mint 30%-án jelen volt. Szintén sikeres volt egy invazív kúszónövény, a *Pueraria phasioloides* és két másik idegenhonos faj, a *Rubus glaucus* és a *Citharexylum gentryi* eltávolítása a Galapagos-szigetektől (Simberloff 2001).

A sikeres irtási programoknak öt főbb követelménye van (Myers et al. 2000):

(1) Mivel az irtás általában nagy területen folyik és hosszú időt vesz igénybe, ezenkívül rendkívül sok pénzbe kerül, a szükséges anyagi forrásoknak mindvégig rendelkezésre kell állniuk.

(2) Minden, az invázió által érintett területen el kell végezni a behurcolt faj irtását, ami alól a különféle magánterületek sem képeznek kivételt, így biztosítani kell a különböző területekhez szükséges hozzáférést.

(3) Szükség van a kártevő szaporodásbiológiájának, terjedési képességeinek és életmenetének a pontos ismeretére (ez főleg rovarok esetében érvényes)

¹⁰ Ilyen kivételek például a tűzhangyák (*Solenopsis invicta* és *S. richteri*) és a gyapjaslepke (*Lymantria dispar*) inváziója Észak-Amerikában: a kiirtásukra irányuló kísérletek a többszöri próbálkozás ellenére is sikertelenek maradtak (Mack et al. 2000).

(4) Meg kell akadályozni a faj ismételt behurcolását, valamint nem árt idejében (még kisebb egyedsűrűségnél) felismerni az adott invázióra hajlamos fajt.

(5) Biztosítani kell a társulás helyreállítását illetve fenntartását azokban az esetekben, ha az eltávolítandó faj *kulcsfajnak*¹¹ minősülne, hiszen ezek eltávolítása újabb nemkívánatos következményekkel járhat.

A felsoroltak közül az utolsó lehetőségre (a behurcolt, majd invazív faj kulcsfajjává válik a natív fajok túlélése szempontjából) találunk példát az Atlanti-óceánban fekvő Azori-szigeteken. Az itt őshonos erdei növényzetet fokozatosan kiszorították a világ különböző pontjairól behurcolt növények (pl. *Clethra arborea*, *Cryptomeria japonica*, *Hedychium gardnerianum*). Mindazonáltal ezek a fajok több igen ritka, a szigeteken endemikusnak számító csigafajnak (pl. *Actinella*, *Columella*, *Leptaxis*, *Hydrocena*) biztosítanak búvóhelyet vagy táplálékforrást. Miután a csigák már erősebben kötődnek az idegenhonos fajokhoz, mint a natív vegetációhoz, az előbbieki kiirtása a csigák helyi kipusztulását is okozná (Van Riel et al. 2000).

Az idegenhonos fajok teljes kiirtása csak az egyik lehetséges módszer, ami bizonyos körülmények között hatásos lehet az inváziók hatásainak csökkentésében. A módszer ellentmondásos megítélésére példa a korábban már többször szereplő tamariska fajok inváziója. A *Tamarix ramosissima* és a *T. parviflora* inváziójával 41 veszélyeztetett állatfaj (főleg halak és madarak) visszaszorulását hozták kapcsolatba. Ezzel szemben viszont az ugyancsak erősen veszélyeztetett légykapó alfaj, az *Empidonax traillii extimus* léte a *Tamarix* fajoktól függ, mivel fészekrakó helyet biztosítanak a madár számára, ezért a légykapóra való tekintettel leállították a *Tamarix* visszaszorítását célzó programot (Myers et al. 2000).

Mindent összevéve a lehető legjobb megoldás a behurcolások megelőzése volna, ami főleg a szándékos behurcolások esetében valósítható meg. Ezek azonban csak a fajbehurcolások kisebb hányadát teszik ki. Az utólagos csökkentési lehetőségeket tekintve a legtöbb esetben lehetséges az adott idegenhonos faj eltávolítása, de csak a várható negatív ökológiai következmények alapos mérlegelése után érdemes belekezdeni, amelyek viszont nem mindig jósolhatóak meg előre. Mindent összevéve, az idegenhonos fajok különféle irtási módszerei ígéretesnek tűnnek, hiszen a különféle technikák lehetőségei ma még nagyrészt

¹¹ A kulcsfajok (*keystone species*) olyan fajok, amelyeknek jóval nagyobb szerepük van a társulás szerveződésében, mint amit tömegességük alapján várhatnánk. Ezek a fajok a teljes élőlényközösség biomasszájának csak kis hányadát adják, de jelentős szerepet töltenek be az egész társulás fennmaradása szempontjából (Power et al. 1996)

kiaknázatlanok, és a kudarcok inkább a módszerek kidolgozatlanágából, illetve a helytelen, nem kellően átgondolt alkalmazásából fakadnak (Simberloff 2001).

4.3. Az akác (*Robinia pseudoacacia*) magyarországi inváziójának csökkentési lehetőségei

A magyarországi idegenhonos fajok közül három minden kétséget kizáróan képes befolyásolni a társulások nitrogén-körforgalmát. Mivel mindhárman rendelkeznek olyan szimbionta baktériumokkal (*Rhizobium*, *Frankia*), amelyek képesek megkötni a légköri nitrogént, valószínű, hogy inváziójuk megnöveli a talajban az N-elérhetőséget. A három faj közül az észak-amerikai eredetű akác (*Robinia pseudoacacia*) és a gyalogakác (*Amorpha fruticosa*) a *Rhizobium*-mal együtt élő pillangósvirágúak (*Fabaceae* ill. *Leguminosae*) családjába tartozik. A harmadik faj az ezüsthéfélek (*Elaeagnaceae*) családjába tartozó, a *Myrica faya*-hoz hasonlóan a *Frankia* nevű baktériummal szimbiózisban élő, ázsiai eredetű keskenylevelű ezüsthéfé (*Elaeagnus angustifolia*).

Az akác Észak-Amerikában (az Appalache-hegység déli oldalának lejtőin) számít őshonosnak, ahol a mérsékelt övi lombhullató erdők szekunder szukcessziója során gyakran domináns fajnak számít. Az akác, a többi invazív N-fixáló fajhoz (pl. *Acacia saligna*, *Myrica faya*, *Elaeagnus umbellata*) hasonlóan gyors növekedésű, nagymennyiségű magot termel, képes a vegetatív szaporodásra, a talaj tulajdonságait tekintve széles a tűrőképessége, mindezek következtében pedig képes a gyors és agresszív terjedésre. Inváziója csökkenti a natív fajok biomasszáját és diverzitását. Az akác a legtöbb országba szándékos betelepítés révén jutott el, és jelenlegi elterjedési területének (Észak- és Dél-Amerika, Kína, Európa, Ausztrália és Afrika) nagy részén invazív fajként tartják számon (Rabie 2000). Az akácot Észak-Amerikában is gyakran használták a talajerózió megfékezésére, de amióta a XVII. század elején követően behurcolták Franciaországba, nagyobb jelentőséget tulajdonítanak neki Európában, mint eredeti hazájában. Mezőgazdasági és kereskedelmi célokból továbbra is nagy területeken ültetik, annak ellenére, hogy agresszív terjedése miatt számos probléma forrása¹² (Sabo 2000). A világ országaiban található akácültetvények területe meghaladja az egymillió hektárt, így az *Eucalyptus spp.* után világviszonylatban a második leggyakrabban ültetett fajnak számít (Boring and Swank 1984). Magyarországra valószínűleg 1710 körül

¹² A kutatók már kifejlesztették a *Robinia pseudoacacia* transzgenikus változatát is, amely ellenáll a vegyszeres kezelésnek, így ha invazív válik, a jövőben valószínűleg még nehezebb lesz visszaszorítani a terjedését (cit. Sabo 2000).

hozták be, ezt követően pedig csakhamar nálunk is invazív vá vált. Jelenleg a magyar erdők 19%-át a fehér akác (*Robinia pseudoacacia* var. *rectissima*) alkotja.

Az akác magyarországi inváziójának megelőzési és csökkentési lehetőségei között jelenleg ugyanazok a módszerek szerepelnek, mint amelyeket a gyomokkal szemben szokás alkalmazni (az útmenti területek folyamatos monitorozása, kivágás, vegyszeres kezelés, biológiai védekezés¹³). Annak ellenére, hogy az akác agresszív terjedése a világ nagy részén problémát okoz, nincs általánosan elfogadott módszer az invázió hatásainak csökkentésére. Mivel az állomány teljes kiirtására tett kísérletek az akác esetében általában nem hozzák meg a kívánt eredményt, inkább az irtás és a vegyszeres kezelés kombinációját szokás alkalmazni, vagy egyedül csak vegyszeres kezelést. Ezek hátránya, hogy sok őshonos, esetleg védett faj is eltűnhet a társulásból.

Esettanulmány: Az akác visszaszorítása a nyílt homoki gyepeken (Kiskunsági Nemzeti Park)

Az akác inváziója veszélyezteti többek között az alföldi nyílt homoki gyepek tápanyagban viszonylag szegény, fajokban viszont gazdag endemikus társulását (*Festucetum vaginatae*) is. Az akác teljes kiirtása után a gyepek helyreállítását akadályozza az akác újbóli megtelepedése, illetve a talaj megnövekedett N-elérhetősége, ami szintén az akác inváziójának egyik következménye. A megnövekedett N-elérhetőség növeli a különböző gyomfajok hosszú távú megtelepedésének esélyét ezeken a területeken, ami tovább rontja a természetes társulás állapotát. Az esettanulmány célja volt megtalálni az akác inváziójának csökkentésére irányuló megfelelő módszereket, és tesztelni ezek hatékonyságát különféle körülmények között.

A Kiskunsági Nemzeti Park területén három területet választottak ki. Az első kettőben jelen voltak az akác propagulumai (egy sík terület, illetve egy homokdűne), a harmadikban pedig nem voltak jelen a propagulumok (ezt a területet egy erdő vette körül). Az akácültetvényeket a kísérlet kezdete előtti évben teljesen kivágták. Ezenkívül még vegyszeres kezelésnek is alávetették a területet, annak érdekében, hogy megakadályozzák az akác újratelepülését. A három terület egyenként hat darab kontoll területet és hat olyan kvadrátot tartalmazott, ahol kaszálást és a talajba kerülő elhalt szerves anyagok eltávolítását végezték (a kvadátok 10x10 métereseek voltak, véletlenszerűen kiválasztva). Ezenkívül mindhárom területhez tartozott egy natív füves társulás, amit szintén monitoroztak (referencia-terület). A

¹³ Az akáccal szembeni biológiai védekezés előnyeiről és hátrányairól lásd korábban a 4.2. a.) részt.

kísérleti területeken kaszálást, illetve a talajba kerülő elhalt szerves anyagok eltávolítását végezték el. Tesztelték a feltevést, miszerint a kaszálás és a szerves anyagok eltávolítása csökkenti a talaj tápanyagtartalmát.

A vizsgált változók:

- a talaj humusz tartalma
- a talaj teljes N tartalma
- a talaj szerves-N tartalma (NH_4^+ és NO_3^-)

A kísérlet eredményei szerint az alkalmazott vegyszer hatásos volt az akác visszatelepülésének megakadályozásában, de ennek sikere a talaj tápanyag és nedvességtartalmától is függött. Emiatt a vegyszeres kezelés a homokdűnén volt a leghatékonyabb, mivel itt a legszárazabb a talaj és itt van a legkevesebb tápanyag. A talaj teljes N tartalma az akác inváziójának hatására a nyílt homoki gyepeknél kb. 4-5-ször magasabb volt. A talaj szerves-N tartalma területenként változott, és nem volt összefüggésben a talaj teljes N tartalmával. A talaj humusz- és teljes N tartalma mindhárom kezelt kvadrátban csökkent, de ez nem volt jelentős hatással a N-elérhetőségre. A kaszálás és a talajba kerülő szerves anyagok eltávolítása nem csökkentette a talaj tápanyagtartalmát (Török and Halassy 1999).

4.4. Konklúzió: A magyarországi inváziók csökkentési lehetőségei

Az inváziók utólagos csökkentési lehetőségeit tekintve a harmadik és a negyedik fejezet esettanulmányaiból az alábbi következtetések vonhatóak le. Az esetek egy részében fennáll a lehetőség, hogy pozitív visszacsatolás révén az idegenhonos faj kompetitív képességeinek növekedése miatt felgyorsul az invázió, és a behurcolt faj további területeket hódít meg (a növényi inváziók, a kompetíció és a nitrogén-körforgalom kapcsolatáról ld. a 3.3.4. alfejezetet). Emiatt egy további módszer lenne az invázív fajok további terjedésének megakadályozására, ha megakadályoznánk a talajban az N-elérhetőség növekedését, illetve csökkentenénk az N-elérhetőséget. Ez hatékony lehetne a magyarországi inváziók csökkentésében is, hiszen az akác, a gyalogakác és a keskenylevelű ezüstfa N-fixációjuk révén mind képesek megnövelni a talajban az N-elérhetőséget, ami az akác esetében további gyomfajok invázióját segítheti elő. Az alföldi nyílt homoki gyepekben végzett esettanulmány következtetései szerint az akác inváziójának csökkentése érdekében első lépésben az akác

teljes kiirtása szükséges (ehhez javasolt a vegyszeres kezelés használata is), a második lépés pedig a talaj tápanyagtartalmának csökkentése. A kaszálás és az elhalt szerves anyagok eltávolítása ebben az esetben nem csökkentette a talaj tápanyagtartalmát, ezért itt csak az első lépés megvalósítása volt sikeres (Török and Halassy 1999).

Összefoglalva elmondható, hogy magyarországi inváziók utólagos csökkentésére a már tárgyalt három főbb módszer (fizikai és/vagy vegyszeres kezelés, biológiai védekezés) alkalmazása javasolt, természetesen az őshonos fajokra gyakorolt lehetséges negatív hatásaik figyelembevételével. Ezenkívül az akác, a gyalogakác, és az ezüstfa esetében, vagyis ahol az invazív faj képes nitrogént fixálni, az N-elérhetőség csökkentése elvileg szintén segíthet a további terjedés lassításában illetve megakadályozásában, ezt azonban az eddigi kísérletek még nem támasztották alá. A talaj tápanyagtartalmát csökkenteni képes módszerek kifejlesztéséhez további hosszabb-távú (legalább három éves) kísérletekre van szükség.

5. Zárszó

A biológiai inváziók hatásaival kapcsolatban az utóbbi évtizedekben egyre nagyobb érdeklődés mutatkozik¹⁴, így a növények inváziójának a társulások anyag- és energiaforgalmára, ezen belül pedig a nitrogén körforgalmára gyakorolt hatásaival is egyre több tanulmány foglalkozik. Ennek ellenére az ezzel kapcsolatos ismeretek sokszor hiányosak, mivel viszonylag még mindig viszonylag kevés kísérletet végeznek ebben a témakörben, így az inváziókkal kapcsolatos információk sokszor csak leíró jellegűek, illetve nincsenek kellően pontosítva (ld. pl. Enserink 1999, Everett 2000). Magyarországon is folyik az invazív fajok terjedésének folyamatos követlése, például a Nemzeti Biodiverzitás Monitorozó Rendszer keretében (Török et al 1997), amely kiemelten foglalkozik a bálványfa, az ezüstfa, a szíriai selyemkóró, a gyalogakác és a kanadai aranyvessző inváziójával (Török et al. in press). Az általam tanulmányozott szakirodalomban a bemutatott esettanulmányon (Török and Halassy 1999) kívül nem szerepelt olyan, amelyik a három magyarországi, N-fixáló invazív faj nitrogén-körforgalomra gyakorolt hatásait vizsgálta volna. A magyar esettanulmányok elsősorban a bálványfa vagy a kanadai aranyvessző, és főleg a parlagfű inváziójának csökkentési lehetőségeivel foglalkoznak, mivel az akácon kívül ezek a fajok okozzák a legtöbb problémát (a bálványfa például már fokozottan védett természeti területeken - pl. a Villányi-hegységben a Szársomlyó sziklagyepe - is terjedőben van).

A jövőben a fajbehurcolások növekedésével egyrészt az inváziók által okozott környezeti problémák további sokasodása, másrészt pedig az ezekkel foglalkozó kutatások számának növekedése várható. A további kísérletek eredményei, valamint az inváziókkal kapcsolatos, már meglévő ismeretanyag rendszerezése segíthet az inváziók hatásainak utólagos csökkentésében, de hatékony megelőzésükre csak akkor van mód, ha a nemzetközi kereskedelem és turizmus volumenének folyamatos növekedését szabályozó és valamelyest korlátozó egyezményeket is életbe léptetnek.

¹⁴ Ennek egyik jele, hogy két olyan folyóirat is létezik, amelyet az utóbbi években indítottak, és kifejezetten a biológiai inváziókkal foglalkozik. Az egyik a *Biological Invasions*, a másik pedig a *Diversity and Distributions*. Ez utóbbiban például rendszeresen jelennek meg könyvismertetések a inváziók problémájával és azok megoldási lehetőségeivel foglalkozó újabb és régebbi művekről.

Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozom Bajomi Bálintnak és Szalkay Csillának, akik nagyban hozzájárultak ahhoz, hogy ez a dolgozat elkészüljön, valamint Török Katalinnak a magyar vonatkozású irodalomért.

Irodalomjegyzék

- Alvarez, M. E. and Cushman, J. H. 2002.** Community-level consequences of a plant invasion: effects on three habitats in coastal California. *Ecological Applications* 12, 1434-1444.
- Asner, G. P. and Beatty S. W. 1996.** Effects of an African grass invasion on Hawaiian shrubland nitrogen biogeochemistry. *Plant and Soil* 186, 205-211.
- Blank, R. R. 2002.** Amidohydrolase activity, soil N status, and the invasive crucifer *Lepidium latifolium*. *Plant and Soil* 239, 155-163.
- Blank, R. R. and Young, J. A. 2002.** Influence of the exotic invasive crucifer, *Lepidium latifolium*, on soil properties and elemental cycling. *Soil Science* 167, 821-829.
- Boring, L. R., Monk, C. D. and Swank, W. T. 1981.** Early regeneration of a southern appalachian forest. *Ecology* 62, 1244-1253.
- Boring, L. R. and Swank, W. T. 1984.** The role of black locust (*Robinia pseudoacacia*) in forest succession. *Journal of Ecology* 72, 749-766.
- Bright, C. 1995.** A biológiai invázió veszélye. In: *A Világ Helyzete 1996* (Brown, L. R., ed.), pp. 98-116. Föld Napja Alapítvány, Budapest.
- Carlton, J. T. and Geller, J. B. 1993.** Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms. *Science* 261, 78-82.
- Chapin, F. S. III, Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., Hooper, D. U., Lavorel, S., Sala, O. E., Hobbie, S. E., Mack, M. C. and Díaz, S. 2000.** Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405, 234-242.
- Chisholm, M. 1990.** The increasing separation of production and consumption. In: *The Earth as transformed by human action* (Turner, B. L., Clark, W. C., Kates, R. W., Richards, J. F., Matthews, J. T. and Meyer, W. B., eds.), pp. 87-101. Cambridge University Press, Cambridge.

- Christian, J. M. and Wilson, S. D. 1999.** Long-term ecosystem impacts of an introduced grass in the northern great plains. *Ecology* 80, 2397-2407.
- Crooks, J. A. 2002.** Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos* 97, 153-166.
- D'Antonio, C. M. and Vitousek, P. M. 1992.** Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23, 63-87.
- D'Antonio, C. M., Hughes, R. F., Mack, M., Hitchcock, D. and Vitousek, P. M. 1998.** The response of native species to removal of invasive exotic grasses in a seasonally dry Hawaiian woodland. *Journal of Vegetation Science* 9, 699-712.
- D'Antonio C. M., Hughes, R. F. and Vitousek, P. M. 2001.** Factors influencing dynamics of two invasive C₄ grasses in seasonally dry hawaiian woodlands. *Ecology* 82, 89-104.
- D'Antonio, C. M. and Kark, S. 2002.** Impacts and extent of biotic invasions in terrestrial ecosystems. *TREE* 17, 202-204.
- Davis, M. A., Grime, J. P. and Thompson, K. 2000.** Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88, 528-534.
- Davis, M. A., Thompson, K. and Grime, J. P. 2001.** Charles S. Elton and the dissociation of invasion ecology from the rest of ecology. *Diversity and Distributions* 7, 97-102.
- di Castri, F. 1989.** History of biological invasions with special emphasis on the Old World. In: *Biological invasions. A global perspective. SCOPE 37* (Drake, J. A., Mooney, H. A., di Castri, F., Groves, R. H., Kruger, F. J., Rejmánek, M., Williamson, M., eds.), pp. 1-30, John Wiley and Sons, Chichester.
- Diamond, J. M. 1989.** The present, past and future of human-caused extinctions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 325, 469-477.
- Diamond, J. M. and Case, T. J. 1986.** Overview: introductions, extinctions, exterminations and invasions. In: *Community ecology* (Diamond, J. M. and Case, T. J. eds.), pp. 65-79. Harper and Row, New York.
- Drake, J. A., Mooney, H. A., di Castri, F., Groves, R. H., Kruger, F. J., Rejmánek, M., and Williamson, M. (eds.) 1989.** *Biological invasions. A global perspective. SCOPE 37.* John Wiley and Sons, Chichester.
- Dukes, J. S. and Mooney, H. A. 1999.** Does global change increase the success of biological invaders? *TREE* 14, 135-139.
- Ehrenfeld, J. G. and Scott, N. A. 2001.** Invasive species and the soil: effects on organisms and ecosystem processes. *Ecological Applications* 11, 1259-1260.

- Ehrenfeld, J. G., Kourtev, P and Huang, W. 2001.** Changes in soil functions following invasions of exotic understory plants in deciduous forests. *Ecological Applications* 11, 1287-1300.
- Ehrlich, P. R. and Ehrlich, A. H. 1981.** *Extinction: The causes and consequences of the disappearance of species*. Random House, New York. (Első magyar kiadás: A fajok kihalása. A pusztulás oka és következményei. Göncöl Kiadó, Budapest, 1995.)
- Elton, C. S. 1958.** *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London.
- Enserink, M. 1999.** Biological invaders sweep in. *Science* 285, 1834-1836.
- Evans, R. D., Rimer, R., Sperry, L. and Belnap, J. 2001.** Exotic plant invasion alters nitrogen dynamics in an arid grassland. *Ecological Applications* 11, 1301-1310.
- Everett, R. A. 2000.** Patterns and pathways of biological invasions. *TREE* 15, 177-178.
- Fairfax, R. J. and Fensham, R. J. 2000.** The effect of exotic pasture development on floristic diversity in central Queensland, Australia. *Biological Conservation* 94, 11-21.
- Fogarty, G. and Facelli, J. M. 1999.** Growth and competition of *Cytisus scoparius*, an invasive shrub, and Australian native shrubs. *Plant Ecology* 144, 27-35.
- Gordon, D. R. 1998.** Effects of invasive, non-indigenous plant species on ecosystem processes: lessons from Florida. *Ecological Applications* 8, 975-989.
- Jenkins, P. T. 1999.** Trade and exotic species introductions. In: *Invasive Species and Biodiversity Management* (Sandlund, O. T., Schei, P. J. and Viken, A., eds.), pp. 229-235. Proceedings of the Norway/UN Conference on alien species, Trondheim.
- Johnson, N. C. and Wedin, D. A. 1997.** Soil carbon, nutrients, and mycorrhizae during conversion of dry tropical forest to grassland. *Ecological Applications* 7, 171-182.
- Juhász-Nagy P. 1993.** *Az eltűnő sokféleség (a bioszféra-kutatás egy központi kérdése)*. Scientia Kiadó, Budapest.
- Knops, J. M. H., Bradley, K. L. and Wedin, D. A. 2002.** Mechanisms of plant species impacts on ecosystem nitrogen cycling. *Ecology Letters* 5, 454-466.
- Kolb, A., Alpert, P., Enters, D. and Holzapfel, C. 2002.** Patterns of invasion within a grassland community. *Journal of Ecology* 90, 871-881.
- Kourtev, P. S., Ehrenfeld, J. G. and Huang, W. Z. 2002a.** Enzyme activities during litter decomposition of two exotic and two native plant species in hardwood forests of New Jersey. *Soil Biology and Biochemistry* 34, 1207-1218.
- Kourtev, P. S., Ehrenfeld, J. G. and Haggblom, M. 2002b.** Exotic plant species alter the microbial community structure and function in the soil. *Ecology* 83, 3152-3166.
- Lewin, R. 1987.** Ecological invasions offer opportunities. *Science* 238, 752-753.

- Ley, R. E. and D'Antonio, C. M. 1998.** Exotic grass invasion alters potential rates of N fixation in Hawaiian woodlands. *Oecologia* 113, 179-187.
- Lonsdale, W. M. 1999.** Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80, 1522-1536.
- Lövei G. 1997.** Global change through invasion. *Nature* 388, 627-628.
- Mack, M. C., D'Antonio, C. M. and Ley, R. E. 2001.** Alteration of ecosystem nitrogen dynamics by exotic plants: a case of C₄ grasses in Hawaii. *Ecological Applications* 11, 1323-1335.
- Mack, M. C. and D'Antonio, C. M. 2003.** Exotic grasses alter controls over soil nitrogen dynamics in a Hawaiian woodland. *Ecological Applications* 13, 154-166.
- Mack, R. N., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Evans, H., Clout, M. and Bazzaz, F. A. 2000.** Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10, 689-710.
- Maron, J. L. and Connors, P. G. 1996.** A native nitrogen-fixing shrub facilitates weed invasion. *Oecologia* 105, 302-312.
- Matson, P. 1990.** Plant-soil interactions in primary succession at Hawaii Volcanoes National Park. *Oecologia* 85, 241-246.
- May, R. M. 1988.** How many species are there on Earth? *Science* 241, 1441-1449.
- McNeely, J. A. 1999.** The great reshuffling: how alien species help to feed the global economy. In: *Invasive Species and Biodiversity Management* (Sandlund, O. T., Schei, P. J. and Viken, A., eds.), pp. 11-31. Proceedings of the Norway/UN Conference on alien species, Trondheim.
- McNeill, J. R. 2000.** Biological exchange and biological invasion in world history. *Prepared for the 19th International Congress of the Historical Sciences*, Oslo, 6-13 August 2000, pp. 1-15.
- Mehta, S. 2001.** The invasion of South African Fynbos by an Australian immigrant: the story of *Acacia saligna*. *Restoration and Reclamation Review*. University of Minnesota. (hort.agri.umn.edu/hort5015/rrr.htm)
- Mooney, H. A., Vitousek, P. M. and Matson, P. A. 1987.** Exchange of materials between terrestrial ecosystems and the atmosphere. *Science* 238, 926-932.
- Musil, C. F. 1993.** Effect of invasive Australian acacias on the regeneration, growth and nutrient chemistry of South lowland Fynbos. *Journal of Applied Ecology* 30, 361-372.
- Myers, J. H., Simberloff, D., Kuris, A. M. and Carey, J. R. 2000.** Eradication revisited: dealing with exotic species. *TREE* 15, 316-320.

- Pereira, A. P., Graca, M. A. S. and Molles, M. 1998.** Leaf litter decomposition in relation to litter physico-chemical properties, fungal biomass, arthropod colonization, and geographical origin of plant species. *Pedobiologia* 42, 316-327.
- Pimm, S. L. 1987.** The snake that ate Guam. *TREE* 2, 293-295.
- Pimm, S. L., Russel, G. J., Gittleman, J. L. and Brooks, T. M. 1995.** The future of biodiversity. *Science* 269, 347-350.
- Power, M. E., Tilman, D., Estes, J. A., Menge, B. A., Bond, W. J., Mills, L. S., Daily, G., Castilla, J. C., Lubchenco, J. and Paine, R. T. 1996.** Challenges in the quest for keystones. *BioScience* 46, 609-620.
- Røpke, I. 1994.** Trade, development and sustainability - a critical assesment of the "free trade dogma". *Ecological Economics* 9, 13-22.
- Rabie, P. A. 2000.** Invasive nitrogen fixers. *Restoration and Reclamation Review*. University of Minnesota. (hort.agri.umn.edu/hort5015/rrr.htm)
- Rejmánek, M. 2001.** Cape floristic kingdom (book review). *Diversity and Distributions* 7, 303.
- Richardson, D. M., Pysek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D. and West, C. J. 2000.** Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6, 93-107.
- Sabo, A. E. 2000.** *Robinia pseudoacacia* invasions and control in North America and Europe. *Restoration and Reclamation Review*. University of Minnesota. (hort.agri.umn.edu/hort5015/rrr.htm)
- Schlesinger, W. H. 1997.** *Biogeochemistry: An analysis of global change*. (2 .ed.) Academic Press, San Diego.
- Scott, N. A., Saggarr, S. and McIntosh, P. D. 2001.** Biogeochemical impact of *Hieraceum* invasion in New Zealand's grazed tussock grasslands: sustainability implications. *Ecological Applications* 11, 1311-1322.
- Seibold, R. 2000.** Controlling fire tree (*Myrica faya*) in Hawaii. *Restoration and Reclamation Review*. University of Minnesota. (hort.agri.umn.edu/hort5015/rrr.htm)
- Simberloff, D. 2001.** Eradication of island invasives: practical actions and results achieved. *TREE* 16, 273-274.
- Stock, W. D., Wienand, K.T. and Baker, A. C. 1995.** Impacts of invading N₂-fixing *Acacia* species on patterns of nutrient cycling in two Cape ecosystems: evidence from soil incubation studies and ¹⁵N natural abundance values. *Oecologia* 101, 375-382.
- Török, K. (ed.) 1997.** *Nemzeti biodiverzitás-monitorozó rendszer IV. Növényfajok*. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest.

- Török K. and Halassy M. 1999.** Fighting invasive species: a case study of open sand grasslands in Hungary. *Proc. VIth International Rangeland Congress, Townsville, Australia, 19-23 July, 1999*, pp. 610-612.
- Török, K., Botta-Dukát, Z., Dancza, I., Németh, I., Kiss, J., Mihály, B. and Magyar, D. (in press).** Invasion gateways and corridors in the Carpatian Basin: biological invasions in Hungary.
- Van Riel, P., Jordaens, K., Martins, A. M. F. and Backeljau, T. 2000.** Eradication of exotic species and Reply from J. Myers, D. Simberloff, A. Kuris and J. Carey. *TREE 15*, 515.
- Vida G. 1996.** Bioszféra és biodiverzitás. ELTE Eötvös Kiadó, Budapest.
- Vinton, M. A. and Burke, I. C. 1995.** Interactions between individual plant species and soil nutrient status in shortgrass steppe. *Ecology 76*, 1116-1133.
- Vitousek, P. M., Walker, L. R., Whiteaker, L. D., Mueller-Dombois, D. and Matson, P. A. 1987.** Biological invasion by *Myrica faya* alters ecosystem development in Hawaii. *Science 238*, 802-804.
- Vitousek, P. M. and Walker, L. R. 1989.** Biological invasion by *Myrica faya* in Hawai'i: plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecological Monographs 59*, 247-265.
- Vitousek, P. M. 1990.** Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos 57*, 7-13.
- Vitousek, P. M. 1994.** Beyond global warming: ecology and global change. *Ecology 75*, 1861-1876.
- Vitousek, P. M., D'Antonio, C. M., Loope, L. L. and Westbrooks, R. 1996.** Biological invasions as global environmental change. *American Scientist 84*, 468-478.
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J. and Melillo, J. M. 1997a.** Human domination of Earth's ecosystems. *Science 277*, 494-499.
- Vitousek, P. M., Aber, J. D., Howarth, R. W., Likens, G. E., Matson, P. A., Schindler, D. W., Schlesinger, W. H. and Tilman, D. G. 1997b.** Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. *Ecological Applications 7*, 737-750.
- Wardle, D. A., Nicholson, K. S., Ahmed, M. and Rahman, A. 1994.** Interference effects of the invasive plant *Carduus nutans* L. against the nitrogen fixation ability of *Trifolium repens* L. *Plant and Soil 163*, 287-297.
- Wardle, D. A., Nicholson, K. S. and Rahman, A. 1995.** Ecological effects of the invasive weed species *Senecio jacobaea* L. (ragwort) in a New Zealand pasture. *Agriculture, Ecosystems and Environment 56*, 19-28.

- Wardle, D. A., Nilsson, M-C., Gallet, C. and Zackrisson, O. 1998.** An ecosystem-level perspective of allelopathy. *Biological Reviews* 73, 305-319.
- Wedin, D. A. and Tilman, D. 1990.** Species effects on nitrogen cycling: a test with perennial grasses. *Oecologia* 84, 433-441.
- Wedin, D. A. and Pastor, J. 1993.** Nitrogen mineralization dynamics in grass monocultures. *Oecologia* 96, 186-192.
- Williamson, M and Fitter, A. 1996.** The varying success of invaders. *Ecology* 77, 1661-1666.
- Witkowski, E. T. F. 1991.** Effects of invasive alien acacias on nutrient cycling in the coastal lowlands of the Cape fynbos. *Journal of Applied Ecology* 28, 1-15.
- Zavaleta, E. S., Hobbs, R. J. and Mooney, H. A. 2001.** Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *TREE* 16, 454-459.

