MAGYAR AGRÁR- ÉS ÉLETTUDOMÁNYI EGYETEM

GEORGIKON CAMPUS, KESZTHELY

FESTETICS DOKTORI ISKOLA

Sallangvirág (*Himantoglossum*) fajok szaporodási sikere - különböző tájhasználati módok mellett

DOKTORI (PHD) ÉRTEKEZÉS

Készítette:

Biró Éva

Keszthely

2021

A doktori iskola megnevezése: Festetics Doktori Iskola

Iskolavezető:

Dr. habil. Anda Angéla

egyetemi tanár, az MTA doktora

MATE-Georgikon

Környezettudományi Intézet, Környezeti Fenntarthatóság Tanszék

Témavezető:

Dr. Bódis Judit

egyetemi docens, PhD

MATE-Georgikon

Vadgazdálkodási és Természetvédelmi Intézet

....

Az iskolavezető jóváhagyása A témavezető(k) jóváhagyása

Tartalomjegyzék

Kivonat 5
Abstract 7
Zusammenfassung 8
1. Bevezetés 10
2. Vizsgált taxonok bemutatása 14
3. Hazai adriai sallangvirág állományok virágzási jellemzői, reproduktív sikere és a tájhasználat összefüggései 19
3.1. Bevezetés 19
3.2. Anyag és módszer 20
3.2.1. Vizsgálati terület 20
3.2.2. Virágzási jellemzők, termésképzési siker 20
3.2.3. Tájhasználati jellemzők 21
3.3. Eredmények 21
3.3.1. Állományadatok, állományváltozások 21
3.3.2. Virágzási jellemzők 22
3.3.3. Termésképzési siker 23
3.3.4. Élőhelyi és tájhasználat jellemzők 27
3.4. Értékelés 29
4. A háziméh szerepe az adriai sallangvirág termésképzésében 32
4.1. Bevezetés 32
4.2. Anyag és módszer 33
4.2.1. A vizsgált faj és mintaterületei 33
4.2.2. Termésképzési siker mérése 34
4.2.3. Adatelemzés 34
4.3. Eredmények 35
4.4. Értékelés 37
5. Sallangvirág fajok szaporodási sikerét befolyásoló tényezők (növényméret és környező növényzet) 41
5.1. Bevezetés 41
5.2. Anyag és módszer 44
5.2.1. Vizsgált taxonok és helyszínek 44

5.2.2. Adatgyűjtés 46
5.2.3. Adatelemzés 48
5.2.3.1. Fajonkénti összehasonlítás 48
5.2.3.2. *Himantoglossum* taxonok összesített vizsgálata 49
5.3. Eredmények 50
5.3.1. *Himantoglossum* taxonok összesített vizsgálata 50
5.3.2. Fajonkénti összehasonlítás 52
5.4. Értékelés 58
6. Következtetések és javaslatok 63
7. Összefoglalás 65
8. Summary 67
9. Új tudományos eredmények 69
10. New scientific results 70
Mellékletek 71
M1 Irodalomjegyzék 71
M2 Ábrák, táblázatok 89
Köszönetnyilvánítás 101
Tudományos tevékenység adatai 102

Kivonat

Sallangvirág (*Himantoglossum*) fajok szaporodási sikere - különböző tájhasználati módok mellett

A kosborfajok jelentős része veszélyeztetett, megőrzésük egyre fokozódó kihívást jelent. Több fajuk is adaptálódott másodlagosan kialakult élőhelyekhez, kaszálókhoz, legelőkhöz, s most ezek fennmaradásához kötött az orchideák léte is.

A *Himantoglossum adriaticum* és *H. calcaratum* subsp. *jankae* hazánkban előforduló fokozottan védett, valamint közösségi jelentőségű ritka fajok, míg a *H. calcaratum* subsp. *calcaratum* egy szűk elterjedésű balkáni endemikus taxon. Mivel a reproduktív siker a növények fitneszének egyik legfontosabb mérőszáma, amely biztosítja az adott populáció túlélését, a disszertáció a termésképzést befolyásoló tényezők felderítését tűzte ki célul.

2013 és 2017 között összesen 1903 virágzó adriai sallangvirág egyedet vizsgáltunk. Az egyes állományokban évenként 34 és 179 között változott a virágzó tövek száma. Az adriai sallangvirág esetében a magasság és a virágzathossz termőhelyenként és évenként is szignifikánsan eltért, vagyis a környezeti tényezők jelentős befolyásoló hatással bírtak, szemben a virágszámmal, ami a legkevésbé változó jellemzőnek bizonyult.

A CORINE felszínborítási adatokat vizsgálva megállapítást nyert, hogy a keszthelyi és a sümegi állományok erdős, illetve erdős-cserjés területen fordulnak elő, míg a kőszegi és a nagyteveli állományok rét, illetve komplex művelésű területen (zártkert) nőnek, mely - többek között - befolyásolja a faj reprodukcióban megmutatkozó sikerességét.

A hazai populációk termésképzési sikere 9,2 és 61,7% között változott a vizsgálat öt éve során. A Nagytevelen tapasztalt 61,7%-os termésképzési arány a *H. adriaticum* legmagasabb publikált populációs szintű reprodukciós sikere, mely szignifikánsan magasabb volt, mint a többi vizsgált állományé. 2013-ban a háziméhek hozzájárultak a nagyteveli populáció magas reproduktív sikeréhez.

A nemzetségen belül három taxon vizsgálata során megállapítást nyert, hogy a sallangvirágok termésképzési sikere szignifikáns pozitív kapcsolatban állt a virágzat hosszával, míg negatívan korrelált a fásszárú és a cserjeszint borításával. A legközelebbi *Himantoglossum* egyedek távolságának növekedése és a relatív késői virágzás negatívan befolyásolta a termésképzés sikerét. A vizsgálatok nem erősítették meg, hogy egy-egy taxon, vagy a sallangvirágok színéhez hasonló nektártermelő fajok befolyásolták volna a sallangvirágok termésképzését. A

termésképzési siker szignifikánsan pozitív összefüggést mutatott mind a korlátozó, mind a nem korlátozó morfológiájú nektártermelő virágok számával, vagyis a nektártermelő fajok sokféleségével. Ebből arra következtethetünk, hogy minél több virágos növény fordul elő a sallangvirágok körül, annál sikeresebb a termésképzés. A diverz élőhelyek megőrzése nemcsak a ritka és veszélyeztett orchideák megőrzését segíti, hanem megporzó rovarok fajgazdagságának fennmaradásához is hozzájárul.

Abstract

Reproductive success of lizard orchid (*Himantoglossum*) species under different land uses

Orchid species are threatened worldwide and their conservation is an increasing challenge. Several species have adapted to secondary habitats, meadows and pastures, and now the existence of orchids is tied to their survival.

Himantoglossum adriaticum and *H. calcaratum* subsp. *jankae* are strictly protected in Hungary at national level and have a community importance in the EC, while *H. calcaratum* subsp. *calcaratum* is a Balkan endemic taxon. Reproductive success is one of the most important component of the plants fitness, which can ensure the survival of a given population. The aim of the dissertation was to test the impact of several factors on *Himantoglossum* fruit set.

The plant height and inflorescence length of Adriatic Lizard Orchid also differed significantly between the locations and year to year, i.e. environmental factors had a significant influencing effect, as opposed to the number of flowers per inflorescence, which proved to be the least variable characteristic.

Analysing the CORINE land cover data too, it was found that the Keszthely and Sümeg sites as well as Kőszeg and Nagytevel habitat were different. These are edges of thermophilous forest or abandoned vineyards with semi-dry grassland, which, among other things, affects the reproductive succes.

During the five years of the study the reproductive succes varied between 9.2 and 61.7% in Hungary. The realised 61.7% fructification rate in Nagytevel is the highest ever published population-level average reproductive success of *H. adriaticum*. In 2013, honeybees contributed to the high reproductive success of the Nagytevel population.

In the multivariate binomial GLMM controlling for the effect of other variables, fruit set was significantly related to the inflorescence length, tree cover and scrub cover, the number of unrestrictive and restrictive flowers, median distance of 5 nearest *Himantoglossum* individuals and relative flowering. In conclusion, that the more flowering plants occur around the individuals of *Himantoglossum* species, the more successful the fruit set, which suggests the importance of diverse habitats.

Zusammenfassung

Reproduktionserfolg von Riemenzungenarten (*Himantoglossum*) bei verschiedenen Landschaftsnutzungsformen

Ein wesentlicher Teil der Orchideenarten ist gefährdet, ihre Erhaltung bedeutet eine immer größer werdende Herausforderung. Mehrere ihrer Arten haben sich an sekundär entstandene Lebensräume, Heuwiesen, Weideflächen adaptiert, und nun ist auch die Existenz der Orchideen an das Fortbestehen dieser Flächen gebunden.

Himantoglossum adriaticum und *H. calcaratum* subsp. *jankae* sind von landesweiter und gemeinschaftlicher Bedeutung. *H. calcaratum* subsp. *calcaratum* ist ein in der Balkanregion eng verbreitetes endemisches Taxon. Da der Reproduktionserfolg eine der wichtigsten Messzahlen der Fitness der Pflanzen ist, und er das Überleben der jeweiligen Population sicherstellt, wurde in dieser Dissertation die Erforschung jener Faktoren zum Ziel gesetzt, welche die Fruchtbildung beeinflussen.

Während des Untersuchungszeitraums (2013-2017) schwankte die Anzahl der blühenden Sprossen der Adriatischen Riemenzunge zwischen 34 und 179 pro Bestand und pro Jahr. Im Falle der Adriatischen Riemenzunge zeigten sich bei der Höhe der Pflanze und der Länge des Blütenstandes signifikante Abweichungen je nach Standort und auch je nach Jahr, das heißt, dass die Umweltfaktoren eine wesentliche beeinflussende Wirkung hatten, im Gegensatz zur Anzahl der Blüten, die sich als die am wenigsten variable Eigenschaft erwies.

Bei der Untersuchung der CORINE Oberflächenbedeckungsdaten wurde festgestellt, dass die Bestände in Keszthely und Sümeg in offenen Waldgebieten vorkommen, bis die Bestände in Kőszeg und Nagytevel vor allem auf Wiesen wachsen, was unter anderem den Reproduktionserfolg der Art beeinflusst.

Der Erfolg der Fruchtbildung der heimischen Populationen änderte sich im Zuge der fünf Jahre der Untersuchungen zwischen 9,2% und 61,7%. Der in Nagytevel beobachtete Fruchtbildungsanteil von 61,7% ist im Falle der *H. adriaticum* der Reproduktionserfolg mit dem höchsten publizierten Populationsniveau. 2013 trugen die Honigbienen zum hohen Reproduktionserfolg der Population in Nagytevel viel bei.

Im Zuge der Untersuchung der drei Arten der Gattung wurde festgestellt, dass in der multivariaten binomialen GLMM, die die Wirkung anderer Variablen kontrollierte, der Reproduktionserfolg signifikant mit der Länge des Blütenstands, der Bedeckung von Sträuchern

und Baumarten, der Anzahl der Nektar produzierenden Blumen mit beschränkender und nicht beschränkender Morphologie, dem mittleren Abstand von 5 nächstgelegenen *Himantoglossum*-Individuen und der relativ späten Blüte verbunden war. Zusammengefasst, ist die Fruchtbildung von Riemenzungen desto erfolgreicher, von je mehr Blütenpflanzen sie umgeben sind. Die Erhaltung der diversen Lebensräume unterstützt nicht nur die Erhaltung der seltenen und gefährdeten Orchideen, sondern sie trägt auch zur Erhaltung der Artenvielfalt der bestäubenden Insekten bei.

1. Bevezetés

A több mint 25000 fajt számláló Orchidaceae család a ma élő virágos növények legnagyobb és legfajgazdagabb családjának számít (Dressler 1993, Pridgeon *et al.* 2005, Swarts és Dixon 2009). A szárazföldi orchideák bonyolult kapcsolatrendszert tartanak fent más szervezetekkel (Fay és Chase, 2009, Pecoraro *et al.* 2013), életmenetük, beleértve reproduktív variabilitásukat és a beporzási mechanizmusok széles skáláját, egyedülálló a növényfajok között (Cozzolino és Widmer 2005, Waterman és Bidartondo 2008, Roy és Widmer 1999). Bár széles elterjedés jellemzi őket, megjelenésükkel gyakran unikális élőhelyet jeleznek. A kosborfélék ökológiai specializációja nemcsak hozzájárul a család sokféleségéhez (Pierce és Belotti 2011), hanem nagymértékű fenyegetést is okoz a fajok számára (Cribb *et al.* 2003). Világméretű elterjedésük és extrém alkalmazkodó képességük ellenére a fajok jelentős része veszélyeztetett, megőrzésük egyre fokozódó kihívást jelent (Kull és Hutchings 2006, Swarts és Dixon 2009). Bár az orchideafajok egyedszámváltozásának okai - védettségüktől függetlenül - összetettek, de a populációk hosszú távú fennmaradását a magtermelés sikeressége minden esetben jelentősen befolyásolja (Hegland *et al.* 2009). Ez fokozottan igaz azon fajok esetében, melyek kizárólag vagy szinte kizárólag ivaros úton szaporodnak. A reproduktív siker ezekben az esetekben a növények fitneszének egyik legfontosabb mérőszáma, amely biztosítja az adott populáció túlélését (Kindlmann és Jersáková 2006). Ha javul a termés- és magképzés, az a magoncok nagyobb számú megtelepedését segítheti, mely a populáció méretének és életképességének növekedését eredményezi (Ackerman *et al.* 1996, Jacquemyn *et al.* 2002).

Napjainkra a biodiverzitás csökkenése globális jelenséggé vált (Koh *et al.* 2004), melynek oka a mezőgazdaság intenzifikációja, a hagyományos gazdálkodási módok megváltozása, az élőhelyek szétdarabolódása és degradációja, a vadon élő fajok fenntarthatatlan használata, idegenhonos fajok behurcolása, hidrológiai változások vagy a globális klímaváltozás (MacDonald *et al.* 2000, Donald *et al.* 2001, Sharrock és Jones 2009, Dengler *et al.* 2014) Az utóbbi néhány évtizedben fokozódó biodiverzitás krízis a kosborféléket is érzékenyen érintette (Kull és Hutchings 2006). Több fajuk is adaptálódott másodlagosan kialakult élőhelyekhez, kaszálókhoz, legelőkhöz, s most ezek fennmaradásához kötött az orchideák léte is (Bódis 2010). A tájhasználatban bekövetkező változások több szinten is kifejtik hatásukat a kosborokra: egyrészt az élőhelyek megszűnésével elvesztik életterüket (Kull és Hutchings 2006), másrészt a megporzó rovarok számának csökkenése miatt a még túlélő egyedek termékenysége is csökken (Molnár V. 2011).

A növényfajok diverzitása a földhasználat intenzitásának növekedésével csökken (Kleijn *et al.* 2009). A növényi fajgazdagság gyakran szorosan kapcsolódik más fajcsoportok sokféleségéhez

(Duelli és Obrist 1998, Siemann *et al.* 1998, Steffan-Dewenter és Tscharntke 2001). Az emiatt bekövetkező diverzitás-csökkenés ma már nemcsak a természetvédőknek jelent gondot, hanem a gazdálkodóknak is. A növénytermesztésben alkalmazott fajok körülbelül egyharmadának a hozama az állati megporzóktól függ, míg a vadon élő növényfajok 60-90% -a állati megporzást igényel (*Axelrod 1960, Bawa 1990* in Kremen *et al.* 2007).

Az európai orchideáknak közel 80%-a rovarmegporzású, s ezek többsége szinte kizárólag ivarosan szaporodik. A megtévesztés nem ritka az orchideák körében, becslések szerint a kosborfajok egyharmada alkalmazza a „csalás" valamilyen formáját, nem termelnek nektárt, hanem valamilyen megtévesztő mechanizmussal csalogatják a megporzókat (Dafni 1984, Ackerman 1986, Jersáková *et al.* 2006). A nektártermelő fajokkal ellentétben a megtévesztő orchideák virágainak általában nagyon alacsony a látogatottsága, amely alacsony szaporodási sikert eredményez (Dafni és Ivri 1979, Gill 1989, Neiland és Wilcock 1999, Harder és Johnson, 2008). Neiland és Wilcock (1998) eredményei alapján az európai nektártermelő orchidea fajok termésképzési sikere 63,1%, ezzel szemben a megtévesztő kosborfajoké 27,7%. Sőt gyakran előfordul, hogy egy populáción belül az egyedek jelentős része egyáltalán nem hoz termést (Calvo 1990, Johnson és Nilsson 1999, Tremblay *et al.* 2005, Jacquemyn *et al.* 2002).

A megtévesztő fajok sikere, valamint a megtévesztés evolúciós szerepe nem egyértelmű (Nilsson 1992). Mégis feltételezhető, hogy a megtévesztés előnyös a fajok számára. Több hipotézis született a megtévesztés kialakulásának magyarázatául, egyrészt a növény nektártermelés helyett energiát spórol, melyet a szaporodásra, vagyis a termésképzésre fordíthat. Másrészt, a nektár nélküli virágok csökkentik a beporzók által közvetített geitonogámia esélyét (Ackerman 1986, Jersakova *et al.* 2006). Gill (1989) szerint a „csaló" orchideákon megfigyelhető alacsony termésszám nem feltétlenül kudarc, hanem egy összetett megporzási stratégia, amely maximalizálja az átkeresztezést, ha a megporzók bőséggel állnak rendelkezésre (Johnson, Peter és Agren 2004; Jersakova *et al.* 2006).

A megtévesztő orchideák többnyire a fiatal, naiv beporzókra támaszkodnak, mivel a rovarok gyorsan megtanulják azonosítani a nem jutalmazó virágokat (Nilsson 1992, Ferdy *et al.* 1998). A megtévesztő fajok elkerülésével a rovarok csökkentik a virláglátogatás költségét (Smithson és Macnair 1997) és optimalizálják a táplálkozás hatékonyságát (elkerülési tanulás, Ollason és Ren 2002).

A természetvédelmi szempontból legveszélyeztetettebb fajok túlélése és a rovarmegporzású termesztett növények terméshozama a megporzó rovarok jelenlétén keresztül kapcsolódik össze (Aguilar *et al.* 2006, Klein *et al.* 2007). Miközben a gazdasági növények megporzása érdekében mesterséges hártyásszárnyú telepeket hoznak létre az ültetvényeken, ill. a szántók mellé telepítik a kaptárakat, egyre nyilvánvalóbb, hogy az igazi megoldást az jelentené, ha a megporzók (ismét)

megtalálnák életfeltételeiket a környező tájban, s mintegy „mellékesen” történne meg a haszonnövények beporzása (Kremen *et al.* 2004). A ritka növények sokkal jobban kiszolgáltatott helyzetben vannak, mert csak néhány egyedük jelenik meg, nagy évenkénti ingadozással, s ha a virágszerkezet is speciális, akkor különösen nehézkes lehet a megporzás.

A dolgozat a sallangvirág orchideanemzetségen belül három taxonnal foglalkozik. Mindkét hazánkban előforduló orchidea ritka, hazai és európai uniós védelem alatt áll. A taxonok részletes bemutatását a második fejezet tartalmazza. A vizsgálatok elsősorban az adriai sallangvirág (*Himantoglossum adriaticum* Baumann) populációira koncentrálódnak, azonban egyes esettanulmányok a szélesebb kitekintés érdekében határon túli populációk, valamint rokontaxonok, a Janka-sallangvirág (*Himantoglossum calcaratum* (G.Beck) Schltr. subsp. *jankae* (Somlyay, Kreutz és Óvári) Bateman, Molnár és Sramkó) és a sarkantyús sallangvirág (*Himantoglossum calcaratum* (G.Beck) Schltr. subsp. *calcaratum*) egyes állományainak vizsgálatát is célul tűzte ki.

A dolgozat három részfeladatra koncentrál, melyet külön fejezetekben mutat be. A disszertáció harmadik fejezete a „Hazai adriai sallangvirág állományok virágzási jellemzői, reproduktív sikere és a tájhasználat összefüggései” címet viseli, mely a háttértényezőkre koncentrálódik. E fejezet azt kívánja igazolni hazai vizsgálatok alapján, hogy pusztán a virágzó egyedek felmérésére koncentráló terepi vizsgálati módszerrel is fontos információkat kaphatunk a faj reproduktív stratégiájának megértéséhez és a fennmaradásához szükséges tényezők feltárásához.

A termésképzési sikert befolyásoló tényezők felderítése kulcsfontosságú feladat a populációk megőrzése érdekében. A dolgozat erre ad választ a negyedik és ötödik fejezetben „A háziméh szerepe az adriai sallangvirág termésképzésében”, valamint a „Sallangvirág fajok szaporodási sikerét befolyásoló tényezők (növényméret és környező növényzet)” címmel.

A vizsgálatok az alábbi célkitűzések mentén folytak 2013 és 2017 között:

- A kutatás az adriai sallangvirág hazai állományainak felmérését alapvetőnek tekintve a populációk olyan térbeli és időbeli összehasonlító vizsgálatát célozta, mely a virágzó egyedek felmérésére koncentrált. Célul tűzte ki az állományváltozások detektálását, a faj virágzási jellemzőinek, valamint reproduktív sikerének vizsgálatát és populációnkénti összehasonlítását.
- Mivel a tájhasználat fontos információkkal szolgálhat az állományok alakulására, valamint az élőhely szerkezetét is meghatározza, a szerző célja volt a tájhasználati és élőhelyi vonatkozások, különbségek megállapítása.

- A disszertáció célja volt a házi méh jelentőségének értékelése az adriai sallangvirág szaporodási sikerére, továbbá arra is kereste a választ, hogy az egyedi reproduktív siker és a kaptáraktól való távolság között volt-e összefüggés?
- Számos irodalmi forrás igazolta, hogy a növénymagasság, vagy virágok száma befolyásolja a szaporodási sikert, így a kutatás célul tűzte ki a *Himantoglossum* fajok méretváltozóinak termésképzési sikerre gyakorolt hatásának vizsgálatát.
- Sabat és Ackerman (1996) kutatásai szerint a virágzás ideje volt a legfontosabb tulajdonság, amely a termésképzést befolyásolta, ezért a célkitűzések egyike volt a virágzás időzítésének vizsgálata.
- A legközelebbi szomszéd távolság (NND: Nearest Neighbour Distance) a legtöbb nemjutalmazó orchidea reprodukciós sikerére hatással van (Jacquemyn *et al.* 2002; Tremblay *et al.* 2005, Machaka-Houri *et al.* 2012), ezért a vizsgálatok célozták a *Himantoglossum* fajok sűrűségének hatását.
- A kutatás célozta a környező növényzet megporzás alakulásában játszott szerepét, mely igazolni kívánta azt az ismeretet, miszerint az árnyékban növő példányok termésképzése alacsonyabb a fátlan, napos területen virágzókéval szemben (Bódis 2017, Jacquemyn *et al.* 2010).
- A sűrű nektártermelő növényzetben a növényfajok versenyt folytatnak a megporzók figyelméért (Ratchke 1983, Bell *et al.* 2005). Ugyanakkor a nektártermelő növények fokozhatják más fajok meglátogatását (Paulus 2005, Johnson *et al.* 2003, Juillet *et al.* 2007), így a szerző célja volt a nektártermelő fajok esetében a színbeli vagy morfológiai hasonlóság hatásának vizsgálata a sallangvirágok megporzásra.

Az egyes esettanulmányok pontos célkitűzéseit, részletes anyagait és módszereit maguk az esettanulmányok fejezetei tartalmazzák.

2. Vizsgált taxonok bemutatása

A sallangvirág nemzetség (*Himantoglossum* s.l.) jól körülhatárolható monofiletikus csoportot képez (Sramkó *et al.* 2014), melybe a legújabb, részletes filogenetikai és morfometriai elemzések alapján három alnemzetségen belül kilenc taxon tartozik (Sramkó *et al.* 2014; Bateman *et al.* 2017).

A vizsgált taxonok a legnagyobb '*Himantoglossum'* alnemzetségbe sorolhatóak. Az adriai sallangvirág (*Himantoglossum adriaticum* Baumann) legközelebbi rokona a bakbűzű sallangvirág (*H. hircinum* (L.) Spreng). A tőlük elkülönülő Caprinum szekción belül a legnagyobb elterjedési területű és a hircinum-adriaticum-kládhoz virágmorfológia tekintetében legközelebb álló taxon a Janka-sallangvirág (korábban *H. jankae, H. caprinum* [Molnár *et al.* 2012; Sramkó *et al.* 2012]), feltehetően elsőként alakult ki, bár a molekuláris genetikai vizsgálatok erre nem adtak egyértelmű választ. A *H. jankae* elterjedési területén belül egymástól függetlenül három parapatrikus változat (calcaratum, caprinum és montis-taurii) különült el. A *H. calcaratum* (Schlechter 1927) és a *H. jankae* mérsékelt genetikai és morfológiai elkülönülése miatt a két taxont egy faj két alfajának tekintjük:

- *Himantoglossum calcaratum* (G.Beck) Schltr. subsp. *calcaratum* és
- *Himantoglossum calcaratum* (G.Beck) Schltr. subsp. *jankae* (Somlyay, Kreutz és Óvári) Bateman, Molnár és Sramkó (Bateman *et al.* 2017).

A sallangvirág fajok évelő, ikergumós, fotoszintetizáló orchideák. Ezek a szárazföldi növények többnyire robusztus tőleveleket hoznak, melyet számos lándzsa alakú, halványzöld levél alkot. A sallangvirágok megnyúlt virágzatot fejlesztenek különleges megjelenésű, nagy virágokkal (Delforge, 2006), melyek nem termelnek nektárt, megtévesztő megporzási mechanizmust alkalmaznak (Claessens és Kleynen 2011, Bateman *et al.* 2013). A külső és belső lepelkört alkotó szirmok sisakot formálnak, a mézajak háromosztatú, mélyen hasított, bíbor pettyekkel színezett (Delforge 2006).

A *H. adriaticum* adriai-mediterrán faj, előfordul Olaszországban és Horvátországban (Baumann 1978) Szlovéniában (Ravnik 2002), Ausztriában (Mrkvicka 1990), Csehországban (Rybka *et al.* 2005), Szlovákiában (Vlčko *et al.* 2003), Magyarországon (Molnár V. *et al.* 1995, Sulyok *et al.* 1998), Bosznia-Hercegovinában (Milanović *et al.* 2015) és Albániában (Barina és Pifkó 2009). Egyetlen herbáriumi adata ismert Nagyszeben közelében (Herbarium WU, Bécs), amelyet F. Schur gyűjtött a XIX. század közepén, a faj potenciális (korábbi?) előfordulását jelezve

Romániában. Magyarországon a *H. adriaticum*-nak négy nagyobb és egy kisebb állománya ismert, de az utóbbi években több új élőhelyére is rábukkantak Zala és Veszprém megyében (Óvári 2017, Pacsai ex verb, Koloszár ex verb), a Keszthelyi-hegységből egy 1959-es adatot is megerősítettek (Bódis 2017).

A *H. adriaticum* tőlevelei (6,6–)7,5–17,5(–24,7) cm hosszúak és (1,5–)2,5–4,5(–12,8) cm szélesek. A generatív hajtások (14–)40–80(–120) cm magasak. A virágzat hosszúkás és laza (2.1. ábra), (4–)15–40(–115) virágból áll, mely átlagosan 14–24 cm hosszú. Az alsó murvalevelek 19,2–71,5 mm hosszúak, míg a felsők rövidebbek, mint a virágok. A sisak zöldes-rózsaszín vagy fehér, kívül lila szegéllyel, belül olykor széles lila erezettel. A külső lepel ovális, (6,8–)7,1–10 mm hosszú és 3,7–5,3 mm széles, míg a belső lepel lándzsa alakú, 4,4–7 mm × 1,2–1,8 mm. A labellum mélyen háromkaréjú, lila papillákkal foltos, a széleken élénk színű, általában vörösesbarna vagy sötétlila (ritkán olívazöld). A középső lebeny 28–61 mm × 1,3–2,3 mm, hegyén 2,4–12,4(–18) mm mélyen bevágott. Az oldalsó lebenyek egyenesek, hegyesek, 2,9–10(–25) mm hosszúak. A sarkantyú zsákszerű, ívelt (1,6–)2,1–3(–3,7) mm hosszú (Delforge 2006, Molnár V. 2011, Bódis *et al.* 2019). A virágoknak enyhe, édeskés vagy aromás illata van (Vöth, 1999). A toktermések (10–)12–16(–20,5) mm hosszúak és (2,3–)3–4(–4,8) mm szélesek (2.2.–2.3. ábra). Az ezermag tömege 0,0013 g (Sonkoly *et al.* 2016).

A *H. adriaticum* egyedei május elejétől július végéig virágoznak előfordulási területtől, tengerszintfeletti magasságától, mikroklímatikus és időjárási tényezőktől, valamint évhatástól függően (Bódis 2010). Herbáriumi adatok, fényképes dokumentumok és terepi megfigyelések alapján az átlagos Juliánus naptár szerinti virágzási dátum 161,9±15,7 (n=141) (június 11.); Ausztriában 169,4±13,1 (n=33), míg Olaszországban 153,5±15,8 (n=53). A virágzás legkorábbi megfigyelését Olaszországban (Ca 'La Lagia), május 1-jén, míg a legkésőbbi megfigyelést július 23-án Ausztriában (Bécs) jegyezték fel, de a virágok általában május 30. és június 19. között jelennek meg (Bódis *et al.* 2019). A tokok 4–6 hétig érnek, július-augusztus táján kihullanak a magok, majd néhány hónap nyugalomi időszak következik (Bódis 2010).

2.1–2.3. ábra: Virágzó *H. adriaticum* (balra). A meg nem termékenyült virágok a tengelytől elállóak. A megtermékenyült virágok felhúzódnak a virágzati tengelyhez (középen) és kialakulnak a toktermések (jobbra).

A *H. calaratum* subsp. *jankae* egy széles elterjedési területű taxon, amely megtalálható Szlovákia, Magyarország, Románia, Horvátország (?), Szerbia, Montenegró, Macedónia, Albánia, Bulgária, Görögország, Törökország területén (Molnár *et al.* 2012), míg a H. *calcaratum* subsp. *calcaratum* földrajzilag korlátozott, balkáni endemizmus (Bateman *et al.* 2017), bár morfometriai, nevezéktani és taxonómiai aktualizálások a Balkán térségében újraírhatják ezen megállapításokat. Niketic *et al.* (2018) szerint – korábbi taxonómiai szétválasztásokra hagyatkozva (Bateman *et al.* 2017) – Szerbia középső és keleti részén a *H. calcaratum* subsp. *rumelicum* alfaja fordul elő.

A *H. calaratum* subsp. *jankae* virágzó hajtásai (30–)50–72(–110) cm magasak; a tőlevelek mérete 66–135(–240) × 17–40 mm. A virágzat laza, 10–50 cm hosszú, ami (10–)20–40(–75) virágot tartalmaz. Az alsó murvalevelek (19–)30–44(–75) mm, a felsők (6–)9–20(–30) mm hosszúak; a legfelső murvalevelek általában hosszabbak, mint a virágok. A külső lepel (11–) 13–16(–18) × (5–)6,2–7,8(–9) mm, míg a belső lepel (7–)9,5–11,5(–13) × (2–) 2,5–3,5(–4,5) mm. A mézajak mélyen háromkaréjú, általában sötét, ritkán világos vöröses-lilás foltos (2.4.–2.5. ábra). A középső lebeny (25–)46–68(–85) × 1–3 mm; (2–) 8–50 mm mélyen bevágott; az oldalsó lebenyek erősen rovátkázottak, (4–)11–19,5(–29) mm hosszúak. A sarkantyú széles, tompa, (5–)6,5–8(–9,5) mm. A toktermések mérete (10–)13,5–21,5(–25) × (3–)4–5(–6,5) mm (Molnár *et al.* 2012).

2.4.–2.5. ábra: A *H. calcaratum* subsp. *jankae* habitusfotója és virágjai közelről

A *H. calcaratum* subsp. *calcaratum* virágai (2.6.–2.7. ábra) robosztusabbak (Delforge 2006), a Janka sallangvirágnál hosszabb mézajak függelékekkel és sarkantyúval rendelkezik, melynek utóbbi mértei (7,5–8)10–12(–14) mm (Molnár V. *et al.* 2012a, Bateman *et al.* 2017).

2.6.–2.7. ábra: A *H. calcaratum* subsp. *calcaratum* virágai

Magyarországon a *H. calaratum* subsp. *jankae* júniustól júliusig virágzik (ritkán augusztusig terjed a virágzási időszak). Molnár V. *et al.* (2012b) szerint az átlagos virágzási dátuma a Juliánus naptár 190. napja (azaz július 9.), (n=51). Saját vizsgálatok során herbáriumi adatokat, fényképes dokumentumokat és terepi megfigyeléseket figyelembe véve az átlagos Juliánus naptár szerinti virágzási dátum 181,6±17,4 (n=165) (július 1.) (Biró és Bódis 2015), míg a *H.*

calcaratum subsp. *calcaratum* valamivel később, átlagosan július 19-én virágzik (199,7± 20, 7; n=19) (nem publikált adat).

A taxonok virágai jellemzően a megporzók széles körét vonzzák - leggyakrabban méheket (Claessens és Kleynen 2011), de a megporzók spektruma lokálisan különbözik (Teschner 1980, Vöth 1990, Cingel 1995, Molnár V. 2011, Fantinato *et al.* 2017).

A *Himantoglossum* fajok meszes talajon, világos vagy félárnyékos élőhelyeken fordulnak elő. Megtalálhatók szikla- és félszáraz gyepekben, cserjés szegélyekben és melegkedvelő erdőkben egyaránt (Delforge 2006), de nagy számban általában másodlagos élőhelyeken jelennek meg, mint például a hagyományos gyümölcsösök, elhagyott szőlők és kaszált útszegélyek (Király és Mesterházy 2005, Zahariev 2014, Óvári 2017, Bódis 2017, Fekete *et al.* 2017, Bódis *et al.* 2019).

A *H. adriaticum* és *H. calaratum* subsp. *jankae* (a korábbi, *H. caprinum* néven) hazánkban fokozottan védett, közösségi jelentőségű növényfaj. Állományaik csökkenésére reagálva, szerepelnek a 92/43/EGK tanácsi irányelv, azaz az élőhelyvédelmi-irányelv II. és IV. Mellékletében. Több nemzeti vörös könyv is veszélyeztetettként említi a *H. adriaticum*-ot (Niklfeld *et al.* 1999, Oprea 2005, Trčak *et al.* 2006, Király *et al.* 2007, Grulich 2012 és, Rossi *et al.* 2013, Eliáš *et al.* 2015) és a *H. calcaratum* subsp. *jankae*-t (*H. caprinum* néven) (Oprea 2005, Király *et al.* 2007, Petrova és Vladimirov 2009, Eliáš *et al.* 2015), továbbá a *H. adriaticum* az IUCN Vörös listáján is szerepel (Dostalova *et al.* 2011).

3. Hazai adriai sallangvirág állományok virágzási jellemzői, reproduktív sikere és a tájhasználat összefüggései

3.1. Bevezetés

A folyamatosan változó környezet állandó befolyással van a növényi közösségekre, az egyes populációk dinamikájának megértéséhez hosszú távú és részletes vizsgálatokra van szükség (Tamm 1991).

A kosborok szeszélyes virágzási dinamikája igen régóta ismert és dokumentált. Kull (2002) összegezte az európai megfigyeléseket, mintegy 67 fajról talált legalább 3 éves, publikált adatsort. Összesen 125 forrást sorolt fel, melyek közül ötvenben csak a virágzó egyedeket számolták évente egy adott területen. Kimutatta, hogy a virágzó egyedek számának ingadozása lokálisan nagyobb, mint amit nagyobb térléptékű variáció során tapasztalunk.

A generatív egyedek számlálásával a felnőtt populáció egy részét mérjük csak fel, a populáció valódi méretéről, teljes egyedszámáról nem kapunk képet. Sokkal inkább azt mérjük ezzel, hogy a környezeti körülmények kedvezőek voltak-e a reprodukció számára vagy sem (Carey *et al.* 2002). Mivel a reprodukcióban az ikergumós orchideák esetében szinte kizárólag az ivaros szaporodásnak van szerepe, a virágzó egyedek száma figyelemre méltó demográfiai jellemző a populáció életképessége és túlélési esélye terén (Kindlmann és Jersaková 2006). Az állományok fitneszének jó jelzőszáma a terméskép zési siker, különösen a nektárt nem termelő orchidea fajok esetében, melyek terméskép zési sikere jóval alacsonyabb a jutalmazó fajokéhoz képest (Kindlmann és Jersaková 2006). Ráadásul a generatív tövek számlálása kedvelt, gyors és viszonylag kis hibával terhelt felmérési módszer a vegetatív tövek felméréséhez viszonyítva (Bódis 2010).

A fejezet célja az adriai sallangvirág hazai populációinak olyan térbeli és időbeli összehasonlító vizsgálata, mely a virágzó egyedek felmérésére koncentrál. Vizsgáltuk az állományváltozásokat, a faj virágzási jellemzőit, reproduktív sikerét, valamint a tájhasználati vonatkozásokat.

3.2. Anyag és módszer

3.2.1. Vizsgálati terület

A keszthelyi-hegységi adriai sallangvirág állomány több szubpopulációból, populációból áll (Bódis 2017). A dolgozat vizsgálata teljes körűen a Pilinkán-Szoroshadi út menti állományra terjed ki, mely Keszthely és Gyenesdiás területén húzódik. A terület a Balaton-felvidéki Nemzeti Park védett területével (31/1997 (IX.23.) KTM r.), valamint a Keszthelyi-hegység (HUBF20035) kiemelt jelentőségű természetmegőrzési területével érintett.

A sümegi populációként megnevezett állomány Sümeg-Tapolcai-hát kistájban, Sümeg, Nyírád és Tapolca közigazgatási területén, út mentén található. Az állomány egy része érinti az Uzsai-erdő (HUBF20029) kiemelt jelentőségű természetmegőrzési területét.

A Kőszegi-hegységben Kőszeg egykori szőlőhegyén, a Szabó-hegyen (tszf. ~360 m) található az állomány. A terület közösségi jelentőségű, vagy egyedi védelem alatt nem áll.

Nagytevel és Bakonyjákó község határában, az Öreg-Bakony kistájban több szubpopuláció alkotja az állományt. A terület Natura 2000 védettséget élvez, az Északi-Bakony (HUBF30001) kiemelt jelentőségű természetmegőrzési területén található.

3.2.2. Virágzási jellemzők, terméskép zési siker

Az adriai sallangvirág mind a négy nagyobb, hazai populációjában (Kőszeg, Nagytevel, Sümeg, Keszthely) vizsgáltuk a virágzó állomány nagyságát 2013–2017 között. Minden állományban törekedtünk az összes virágzó egyed felmérésére (kivéve 2015-ben és 2016-ban a sümegi és kőszegi populációt, amikor igen sok egyed virágzott, hosszan elnyúlóan; a sérülésmentes, már termésben lévő példányok felvétele készült el). Rögzítettük a virágzási jellemzőket: mértük a virágzó hajtások magasságát és a virágzat hosszát, számoltunk a virágaikat, valamint a képződött terméseket. Számszerűsítettük a szaporodási sikert [termésképzési arány (fruit-set) = termések száma/virágok száma], melyet a populációk és az egyedek szintjén is számoltuk.
Az adatokat Microsoft Excel táblázatkezelő programban összesítettük. A statisztikai elemzések során egy- és kéttényezős varianciaanalízist, Tukey-tesztet és Kruskal-Wallis próbát használtunk (SPSS 13.1).

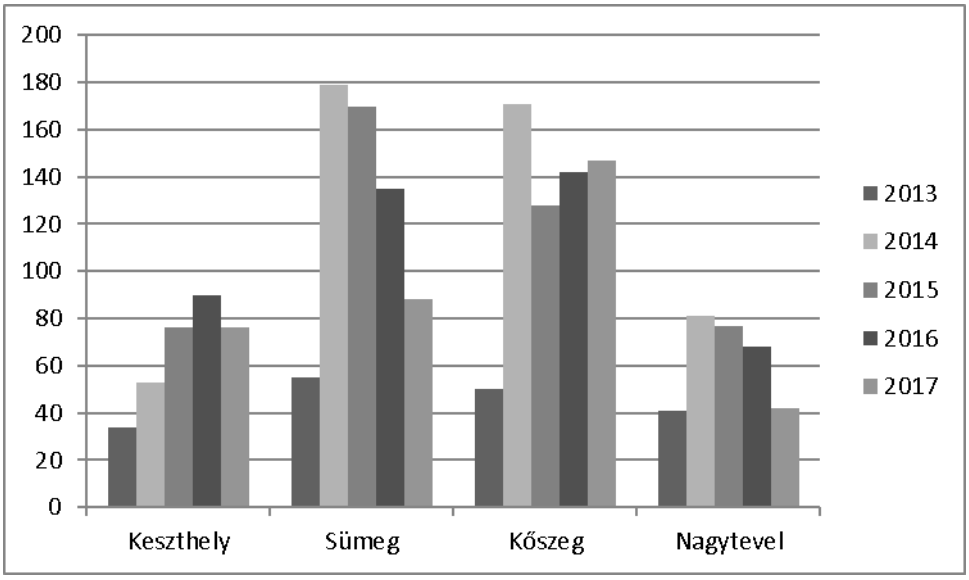
3.2.3. Tájhasználati jellemzők

Az előfordulási adatainkból shape fájlt készítettünk. Az egyes lelőhelyek összehasonlítását ArcGIS 10.2. programban a Corine felszínborítás (Copernicus program) alapján végeztük, valamint összevetettük művelési ágakat tartalmazó külterületi vetületi fedvényekkel (BfNPI).

3.3. Eredmények

3.3.1. Állományadatok, állományváltozások

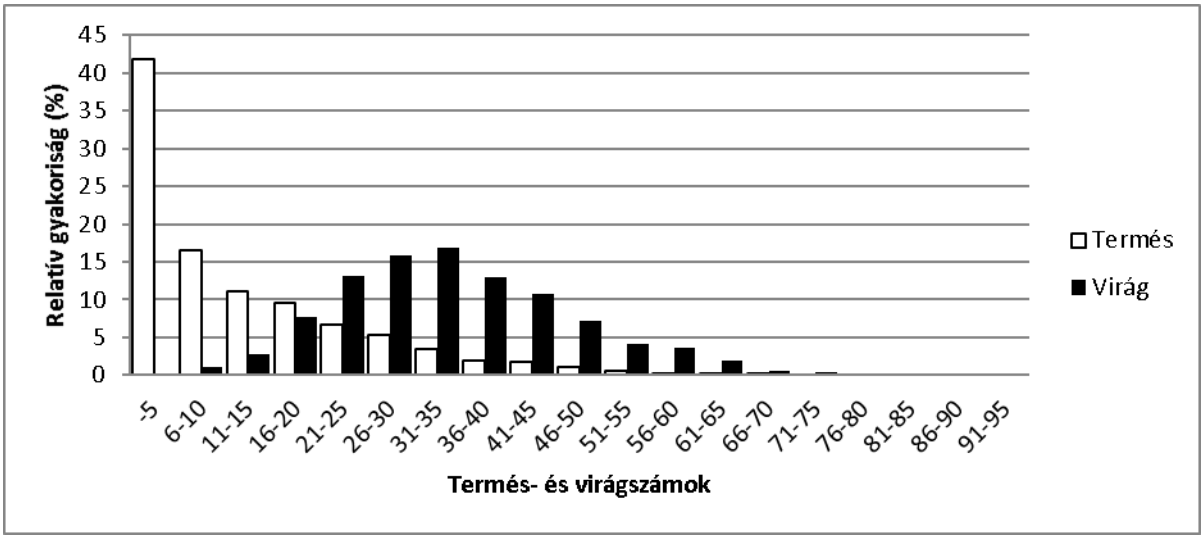
A vizsgált időszakban (2013–2017) összesen 1903 virágzó adriai sallangvirág egyedet mértünk fel, az egyes állományokban évenként 34 (Keszthely, 2013) és 179 (Sümeg, 2014) között változott a virágzó tövek száma (3.1. ábra, 3.2. táblázat). 2013-ban mindenütt alacsony számban lehetett virágzó példányokat megfigyelni, az országban összesen 180 virágzatot számláltunk. A 2014-től 2016-ig tartó időszakban magas (484, legalább 451 és legalább 435), majd 2017-ben ismét alacsonyabb (353) számú reproduktív hajtást találtunk. 2017-ben először tapasztaltuk, hogy nem Sümegen (88 virágzó hajtás) volt a legtöbb virágzó tő, hanem Kőszegen (147 virágzat). Összességében a kőszegi (638 virágzó hajtás) és a sümegi (627 virágzó hajtás) állományban volt a legtöbb virágzat a vizsgált időszakban.



3.1. ábra: Az adriai sallangvirág virágzó egyedeinek száma

3.3.2. Virágzási jellemzők

A vizsgált időszakban a virágzó egyedek magasságának átlaga 59,7±17,9 cm (min=14, max=120), a virágzathossz átlagosan 26,7±10,0 cm (min=3, max=67) volt. Az egyedek 76%-a 20–50 db virágot fejlesztett (3.2. ábra), a virágzatonkénti virágszám átlaga 34,7±12,9 db (min=4, max=95).



1.2. ábra: Az adriai sallangvirág egyedek termés és virágszámának gyakorisági aránya az összesített adatok alapján (n=1903)

A magasság és a virágzathossz nem volt független egymástól (virágzathossz = -2,71+0,491 x magasság; R^2=0,769), ennek megfelelően azonos módon változtak: termőhelyenként (magasság: F3=182,229; p=0,000; virágzathossz: F3=54,507; p=0,000) és évenként (magasság: F4=21,049; p=0,000); virágzathossz: F4=17,193; p=0,000) is szignifikánsan különböztek, s az évek és helyek kölcsönhatása is szignifikáns (magasság: F3,4=5,493; p=0,000; virágzathossz: F3,4=5,813; p=0,000) volt.

A magasság és a virágszám közötti összefüggés gyengébb (virágszám = 6,79+0,467 x magasság; R^2=0,423). A virágszám esetében csak a termőhely (F3=23,573; p=0,000) és az évhatás (F4=2,714; p=0,029) bizonyult szignifikánsnak, a kölcsönhatásuk nem (F3,4=1,415; p=0,152).

A virágzathosszban mind a négy állomány szignifikánsan eltért egymástól. Sümegen voltak a legrövidebbek a virágzatok, amit Nagytevel, aztán Keszthely követ, míg Kőszegen voltak a leghosszabbak. A sümegi állomány egyedei bizonyultak a legalacsonyabbnak, a kőszegiek a legmagasabbnak, a nagyteveli és a keszthelyi egyedek köztes helyzetet foglaltak el. A legkisebb változékonyságot a virágszám mutatta: csak a sümegi állomány tért el a többitől, itt szignifikánsan kisebb volt a virágszám (3.1. táblázat).

3.1. táblázat: Az adriai sallangvirág egyedek virágzási jellemzőinek átlagértékei populációnként, és a Tukey teszt eredménye.

	Egyedszám (db)	Magasság (cm)	Virágzat hossza (cm)	Virágok száma (db)	Tokok száma (db)	Terméskép zési siker (%)
Sümeg	627	49,5[a]	23,1[a]	30,8[a]	6,6 [a]	21 [a]
Nagytevel	309	57,7[b]	25,1[b]	35,3[b]	19,3 [c]	51,0 [c]
Keszthely	329	58,3[b]	26,8[c]	37,1[b]	7,1 [a]	18,5 [a]
Kőszeg	638	71,6[c]	30,8[d]	37,1[b]	15,3 [b]	38,9 [b]

3.3.3. Terméskép zési siker

A hazai populációk terméskép zési sikere 9,2 és 61,7% között változott (átlag 33,5% N=20) a vizsgálat öt éve során (3.2. táblázat). Mind az évek, mind a populációk között kisebb-nagyobb ingadozások voltak megfigyelhetők. A terméskép zési siker az éves átlagokat tekintve 27,7 (2016) és 36,4% (2015) között alakult, az állományok szintjére vetítve a keszthelyi és a sümegi populációban alacsonyabb (jellemzően 20% körüli éves átlagok), míg a kőszegi és a nagyteveli populációkban magasabb (30–60% körüli éves átlagok) terméskép zési arányt tapasztaltunk.

Az egyedek terméskép zési sikere az összesített adatok alapján 0% és 100% között mozog (min= 0%, az esetek 17,3%-ban, max=100% az esetek 0,3%-ban; n=1903), átlaga 31,4±27,9%. A képződött termések száma a vizsgált tövek 57%-nál tíz vagy az alatti volt (átlag=11,7±12,2 db, min=0, max=68). A termésszám és a terméskép zési siker az évek között (termésszám: $\chi^2 4=22,484$; p=0,000, terméskép zési siker: $\chi^2 4=28,959$; p=0,000) és a helyek között (termésszám: $\chi^2 3=294,073$; p=0,000, terméskép zési siker: $\chi^2 3=301,218$; p=0,000) is szignifikánsan eltért. A legalacsonyabb értékeket a keszthelyi és sümegi állomány esetében figyeltünk meg, a legmagasabb termésszámot és terméskép zési sikert pedig a nagyteveli állománynál kaptuk. A keszthelyi és sümegi állomány nem különbözött egymástól szignifikánsan (3.1. táblázat).

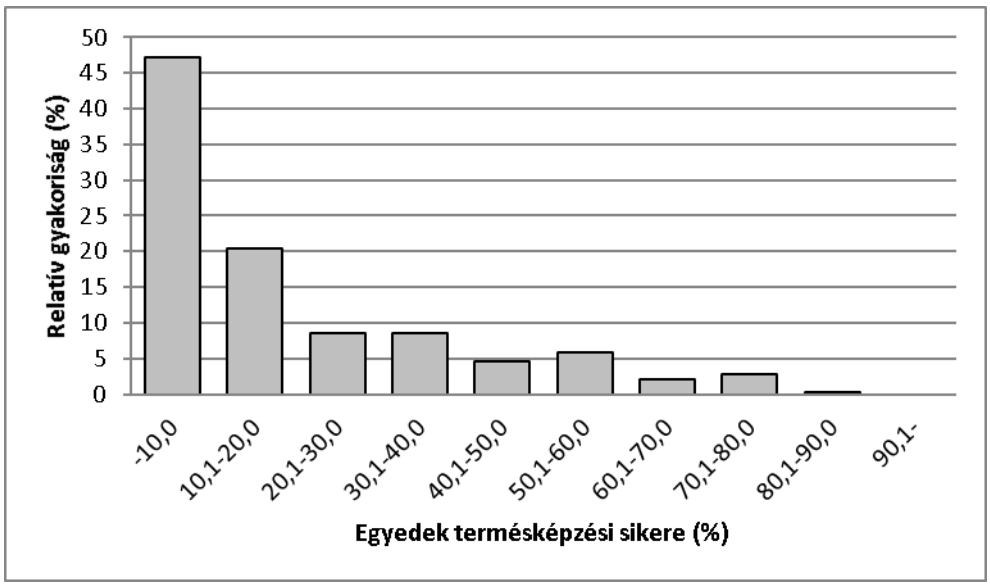
3.2. táblázat: Az adriai sallangvirág vizsgált állományainak egyedszáma és terméskép zési sikere 2013 és 2017 között.

Település	Év	Egyedszám	Virágszám	Termésszám	Terméskép zési siker (%)
Keszthely	2017	76	2525	404	16
Keszthely	2016	90	3206	598	18,7
Keszthely	2015	76	2835	817	28,8
Keszthely	2014	53	1862	408	21,9
Keszthely	2013	34	1197	110	9,2
Sümeg	2017	88	2799	578	20,7
Sümeg	2016	135*	4063	873	21,5
Sümeg	2015	170*	5400	1045	19,4
Sümeg	2014	179	5278	1262	23,9
Sümeg	2013	54	1721	403	23,4
Kőszeg	2017	147	5604	3129	55,8
Kőszeg	2016	142*	5545	1544	27,8
Kőszeg	2015	128*	4873	2141	43,9
Kőszeg	2014	171	5883	2211	37,6
Kőszeg	2013	50	1764	721	40,9
Nagytevel	2017	42	1576	692	43,9
Nagytevel	2016	68	2345	1005	42,9
Nagytevel	2015	77	3074	1649	53,6
Nagytevel	2014	81	2981	1712	57,4
Nagytevel	2013	41	1477	911	61,7

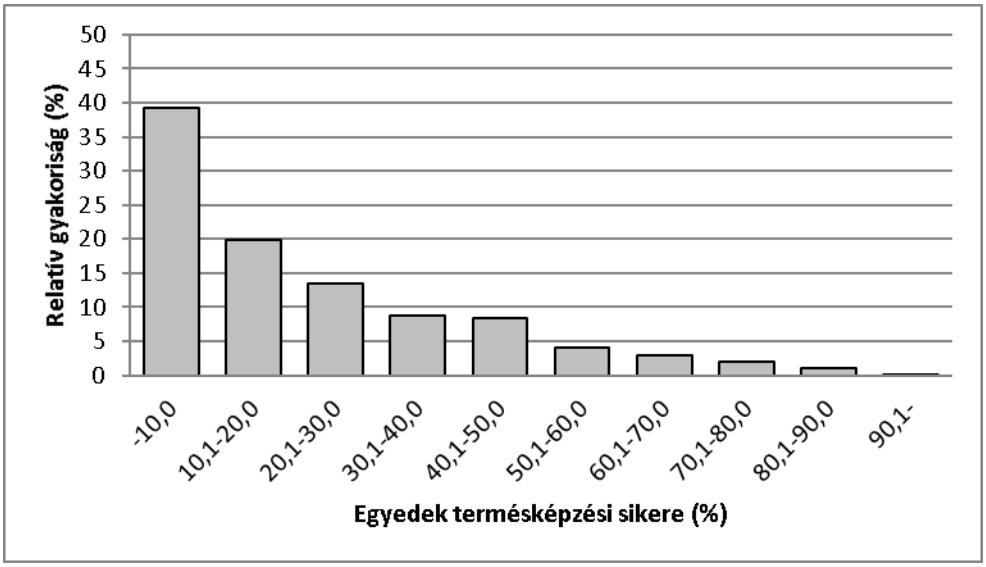
* A vizsgálatba bevont egyedszám.

Ha az egyes terméskép zési sikerek relatív gyakoriságát vesszük Keszthelyen és Sümegen legnagyobb arányban (67és 58%-ban) 0-20% közé estek az értékek, míg ugyanez Kőszegen és Nagytevelen 33 és 19% (3.3.–3.6. ábra, 1. melléklet).

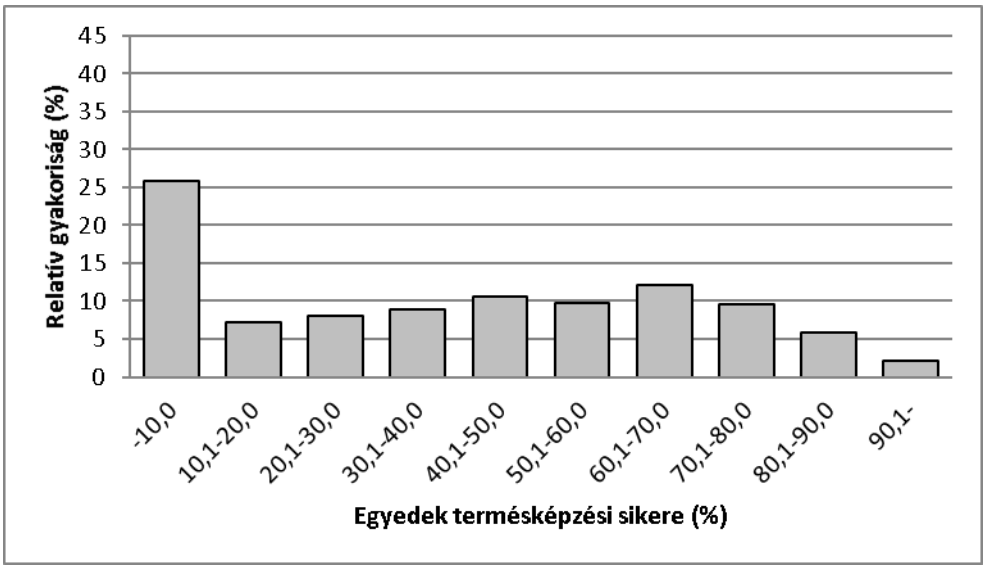
Keszthelyen volt a legjellemzőbb (21,9%), hogy az egyes töveken egyetlen tok sem képződött, itt 100%-os terméskép zés nem is volt, Sümegen és Kőszegen is magas volt a tok nélküli tövek aránya, melyek többnyire sűrű cserjés területen nőttek. Ritkán (0,2%) fordult elő, 100%-os sikeresség. Nagytevelen sikertelen terméskép zést az esetek 5,8%-ban, maximális terméskép zés 1,3%-ban figyeltünk meg.



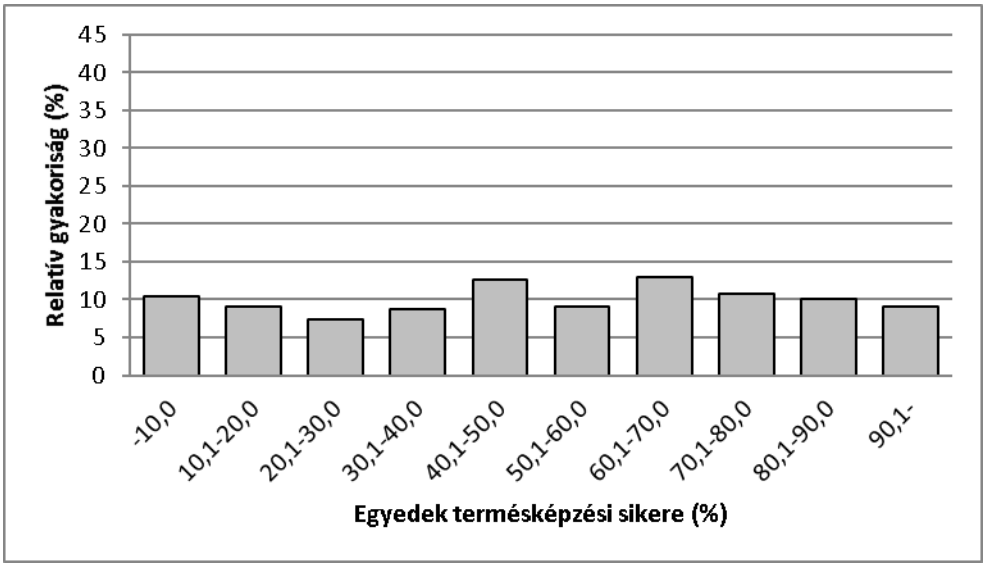
3.3. ábra: A terméskép zési siker arányainak megoszlása Keszthelyen (2013-2017) (min= 0%, az esetek 21,9%-ában, max=84,5% az esetek 0,3%-ában; n=329)



3.4. ábra: A terméskép zési siker arányainak megoszlása Sümegen (2013-2017) (min= 0%, az esetek 19,8%-ában, max=100% az esetek 0,2%-ában; n=627)



3.5. ábra: A terméskép zési siker arányainak megoszlása Kőszegen (2013-2017) (min= 0%, az esetek 18,2%-ában, max=100% az az esetek 0,2%-ában; n=638).



3.6. ábra: A terméskép zési siker arányainak megoszlása Nagytevelen (2013-2017) (min= 0%, az esetek 5,8%-ában, max=100% az esetek 1,3%-ában; n=309)

3.3.4. Élőhelyi és tájhasználat jellemzők

Az egyes évek (1990, 2000, 2006, 2012) CORINE felszínborítási adatai között a sallangvirág élőhelyek tekintetében számottevő különbséget nem tapasztaltunk. Ez alapján a 2000-es évből származó fedvényt összevetettük a sallangvirág előfordulási adatainkkal. Keszthelyen az adatok legjelentősebb része (51,7 és 44,7%-a) tűlevelű és vegyes erdők területére esik, Sümegen inkább a lomblevelű erdők (55,8%), illetve az átmeneti erdős-cserjés területek (29,7%) jellemzőek. Kőszegen a sallangvirág élőhelye szinte egyöntetűen zártkerti terület (99,4%), míg Nagytevelen rét/ legelő (98,7%-a), melynek közelében lomblevelű erdőket is jelez. Összességében a keszthelyi és a sümegi állományok erdős, illetve erdős-cserjés területen fordulnak elő, míg a kőszegi és a nagyteveli állományok rét, illetve komplex művelésű területen (zártkert) nőnek (2–5. melléklet). Előbbiek valójában kisebb-nagyobb bolygatásnak kitett útszéli állományok (külterületi vetületi fedvények alapján is), azonban a környező növényzet hatása nem elhanyagolható.

Keszthely

A terület üzemtervezett erdő, ahol a sallangvirágok közel 2 km hosszan az erdőszegélyben, illetve az út melletti gyepekben, tisztásokon nőnek, jellemzően kisebb (pár töves) csoportokban, ez alól a Pénzes-gödör elnevezésű terület jelent kivételt, amely egy egykori anyagnyerő. Itt a virágzó egyedek száma kiugróan magas a többi folthoz képest. A déli dolomittömbben a terület adottságaiból adódóan főleg karsztbokorerdők, helyenként félszáraz gyepek, molyhos tölgyesek jellemzőek, ugyanakkor a Keszthelyi-hegység képét „meghatározta” a kopárfásításra használt fekete fenyő. Nagy, összefüggő állományok alakultak ki, mely a 2011 után tapasztalt fenyőpusztulást követően 2013-2014 között letermelésre került. Az erdészeti munkák, rakodások, közelítések a sallangvirágok élőhelyét is érintették, ugyanakkor a letermelést követően a helyenként erőteljesen becserjésedett terület ligetesebbé vált, az eredeti vegetáció regenerálódása megkezdődhetett, illetve helyenként a bolygatás kedvezhetett a sallangvirágok megjelenésének.

Sümeg

A sümegi és nyirádi út mellett több km hosszan, főleg útszéli helyzetben, valamint az erdőszélben fordulnak elő az adriai sallangvirágok. Az utat jellemzően cseres-tölgyesek, gyertyános-tölgyesek zárt állományai szegélyezik, melybe fekete fenyő vegyül, de helyenként ligetes, cserjés állományok is megjelennek. A sallangvirágok az út mellett magányosan nőnek

vagy kisebb csoportokat alkotnak, a tövek az esetek 57,5%-ban az úttól 1-3,5 m (min=1, max= 25 m, n=320) távolságra virágoztak. Az utat szegélyező tisztásokra ritkán húzódnak be, egyedül az Úrbéri Vadászház előtti gyepben, valamint udvarán jelennek meg gyakran magas egyedszámban.

A 7319-es út legutóbbi felújítása, szélesítése 2009-ben történt, ami feltehetően érintette az állományt, mégis nagy számban találunk itt sallangvirág töveket. Az útszél rendszeres kaszálása egyfajta élőhelyfenntartó szereppel bír, a növények nagy része is itt található, míg a távolabbi sűrű cserjés területen alig virágoznak és idővel eltűnhetnek. A Balaton-felvidéki Nemzeti Park Igazgatóság munkatársainak köszönhetően a közútkezelőkkel már évek óta bevált gyakorlat a kaszálás termésérés utáni időzítése, melyre a vadászház üzemeltetői is kiemelt figyelmet fordítanak.

Kőszeg

Az adriai sallangvirágok vizsgált állományai magántelkeken nőnek (597/1, 603, 650/2, 653, 651, 652, 662 hrsz.). Az egykori tájhasználatról, szőlőművelésről máig tanúskodnak a még művelt szőlők, gyümölcsösök, bár az elmúlt évtizedekben több parcellát magára hagytak. Ezek a szukcesszió különböző stádiumait mutatják, annak függvényében, hogy ott történt-e bármilyen emberi beavatkozás. Az egykor művelt telkeken másodlagos franciaperjés rét alakult ki, melyben helyenként megjelenik a szeder. A kaszálás elmaradásával sűrű magaskórós növényzet jellemző. A gyepekben, több parcellán gyümölcsfák közti területeken, nagy számban fordulnak elő a sallangvirágok. A becserjésedő parcellákon is megtalálhatóak, de itt a szaporodási sikerük elenyésző volt.

A telkek funkciói idővel megváltoztak, a zártkerti gazdálkodást lakó, illetve üdülő (pl. Ciklámen Üdülő és Turistaszálló) funkció váltotta fel, így a terület használata helyenként fűnyírásra koncentrálódik, máshol a gyümölcsfák jelenléte utal valamiféle használatra. A két legjelentősebb állományt fenntartó telkek tulajdonosai tudnak a fokozottan védett növény előfordulásáról, így az udvar kaszálása során a tövekre figyelemmel vannak. 2016-17-ben az egyik cserjésedő parcellán cserjeirtást végeztek, mely a sallangvirág tövek nagy számú virágzását eredményezte (a pontos tulajdonosi szándék a telek használatát illetően nem ismert).

Nagytevel

Nagytevel és Bakonyjákó területén az erdők kisebb-nagyobb cserjésedő gyepfoltokkal váltakoznak, ahol domboldali és tető pozícióban nőnek a sallangvirágok. Az itt előforduló erdők jórésze akácos, helyenként őshonos lombos fafajokkal elegyedve, a gyepek jellemzően franciaperjés rétek, de néhol megjelenik a veres csenkesz is. A fennsík kifejezetten száraz,

gyenge termőképessége miatt az adriai sallangvirágok a domboldal cserjés szegélyeiben jelennek meg nagyobb számban, a sűrű növényzet alá ritkán húzódnak (amit megközelíteni is nehéz). A közelmúltban a területet legeltették, azonban a gyenge termőhelyi adottságok, valamint a gazdálkodás átalakulása miatt ma már a gyepterületek hasznosítás nem lelhető fel. Időnként a cserjék szárzúzását lehet megfigyelni, mely az addig árnyékban növő sallangvirág tövek virágzásának kedvezhet, ha az időjárási tényezők is megfelelőek.

3.4. Értékelés

Régóta meglévő ismeret, hogy az orchideák virágzó példányainak száma szélsőségesen ingadozik, ez alapján virágzási szempontból beszélünk „jó" és „rossz" évekről, mely az összes hazai állományra egyformán vonatkozik. Akkor beszélünk „jó" orchideás évről, amikor a virágzó egyedek száma magas és akkor „rossz" orchideás évről, amikor a virágzó egyedek száma alacsony (Németh és Seregélyes 1981). Ez azzal függ össze, hogy a növények számára kedvezőek vagy kedvezőtlenek a körülmények. Magyarországon a négy állomány virágzási erélye nem feltétlenül mozog együtt. Legszembetűnőbben 2017-ben figyelhettük ezt meg, amikor Keszthelyen és Kőszegen „jó" év volt, azaz magas volt a virágzó tövek száma, míg Sümegen „rossz", azaz kevés volt a virágzó tő. Bár itt található a faj legnagyobb hazai állománya (Bódis 2017), ez nem feltétlenül jelent arányaiban több fejlődő virágzatot, ugyanis a virágzási erélyt több tényező is befolyásolja, jelentősen függ pl. az egyes növények kondíciójától (vagyis, hogy hány leveles tövek alkotják az állományt) (Bódis *et al.* 2014). A különböző termőhelyi adottságok (Tamm 1991), valamint többek között az időjárási tényezők is hatással lehetnek (Götsch 2019, Djordjević és Tsiftsis 2020). Pfeifer *et al.* (2006a, 2006b) eredményei alapján a virágzó egyedek számát alakító legfőbb tényezőnek a virágzást megelőző és az adott év időjárási körülményei bizonyultak. A csapadék éves mennyisége minden évben Kőszegen volt a legmagasabb (3.3. táblázat; [1]), ez biztosan befolyásolta a virágzó egyedek számát, s ennek hatása a hajtásmagasságban is megnyilvánult. Az orchideák nemcsak kedvező időjárás esetén hoznak magas virágzatokat, hanem akkor is, ha árnyékban, cserjék, fák alatt virágoznak (Jacquemyn és Brys 2010). Ez utóbbi esetben azonban a felnyurgult hajtások megdőlnek, termés alig vagy egyáltalán nem képződik rajtuk (Sándor 2013, Zadravec *et al.* 2014).

3.3. táblázat: Évenkénti csapadékátlagok (www.met.hu alapján)

	2012	2013	2014	2015	2016	2017
Keszthely	450-500	700-750	900-1000	550-600	750-800	450
Sümeg	500-550	750-800	900-1000	600-650	800-850	350
Kőszeg	750 fölött	850	1000-1100	700 fölött	850 fölött	550
Nagytevel	550-600	750-800	900-1000	600-700	800-850	350

Megfigyeléseink alapján az egyedek a sűrű cserjeborítás megszűnésére nagy virágzási eréllyel reagálnak (Jacquemyn *et al.* 2008), mivel a megnövekedett fényintenzitás kedvezően hat a fejlődésükre (Dorland és Willems 2002, 2006, Jacquemyn *et al.* 2002, 2010). Slaviero *et al.* (2016) eredményei azt mutatják, hogy a cserjeborítás nem befolyásolja az orchideák megjelenését, ellenben a magas és sűrű növényzet negatív hatással volt a vizsgált fajokra. Mások is megfigyelték a kaszálás orchideákra gyakorolt pozitív hatásait (Janeckova *et al.* 2006, Sletvold *et al.* 2010). Minden termőhelyen megfigyeltük, hogy a kisebb-nagyobb bolygatás kedvez a sallangvirágok megjelenésének, virágzásának, ami pionír jellegükből is következik (Gardiner és Vaughan 2009, Fekete *et al.* 2017, Bódis 2017).

Az adriai sallangvirág esetében a magasság és a virágzathossz termőhelyenként és évenként is szignifikánsan eltért, vagyis a környezeti tényezők jelentős befolyásoló hatással bírtak, szemben a virágszámmal, ami a legkevésbé változó jellemzőnek bizonyult (Jacquemyn és Brys 2010). Hasonlóan stabil bélyegnek találták a virágszámot a *Dactylorhiza lapponica* (Øien és Moen 2002), valamint az észak-amerikai *Tipularia discolor* és a *Liparis lilifolia* esetében (Whigham és O'Neil 1991) is, míg az *Ophrys apifera*-nál és a *Platanthera bifolia*-nál évjáratfüggőnek mutatkozott ez a jellemző (Brzosko 2003, Wells és Cox 1991).

Kőszegen és Nagytevelen tapasztaltunk magas termésképzési sikert a vizsgált időszak során. Kőszegen az egykori szőlők helyén kialakult fajgazdag kaszálóréteken, gyümölcsfákkal beültetett és becserjésedett parcellákon fordulnak elő az egyedek. E komplex művelésű (zártkerti) élőhely jó feltételeket teremt az orchideák számára, ám kezelési szempontból nehézséget jelent, hogy magántelkeken nőnek a sallangvirágok (Király és Mesterházy 2005), illetve, hogy a terület funkciója jelentősen átalakult. A kaszálás elmaradása ugyancsak veszélyeztetheti az állományt, mint a túlzott fűnyírózás. A kőszegi állomány sorsa jórészt azon múlik, hogy a területek tulajdonosaival hosszú távon is fenn tudja-e tartani a természetvédelem a mostani jó viszonyt.

Nagytevelen szárazabb termőhelyen nőnek a növények, ahol félárnyékban érzik jól magukat a virágzó tövek, a nyílt gyep mellett cserjések szegélyén is megjelennek, ahogy azt mások is tapasztalták (Slaviero *et al.* 2016). Az egykori kisparcellás gazdálkodást a legeltetés váltotta fel, melyet a XX. század végén felhagytak (Bódis 2017), de a kialakult fajgazdag vegetáció

fenntartja az állományt. Időszakosan elvégzett cserjeirtás (túlzott becserjésedés megakadályozása) fontos a szaporodási siker szempontjából, mert a cserjeborítás növekedése csökkenti a termésszámot (Jacquemyn *et al.* 2002, Fekete *et al.* 2017), de száraz években negatív hatású is lehet. Ilyenkor a fennsík cserjeirtott részein besültek a virágzatok, míg árnyékban a terméskép zés sikeresebb (Jacquemyn és Brys 2010). Csapadékos években a nyílt területeken is sok virágzatot találtunk, s ezeken sok termés képződött. A 2013-ban Nagytevelen tapasztalt rendkívül magas terméskép zési sikert (61,7%) a közelbe telepített háziméh kaptárok is befolyásolták (Biró *et al.* 2015).

Keszthelyen és Sümegen hasonló élőhelyen, több kilométer hosszan, jellemzően magányosan vagy kis csoportokban nőnek a sallangvirágok, amely összfüggésben lehet az alacsony reproduktív sikerrel (Duffy és Stout, 2011, Henneresse *et al.* 2017). Bár Keszthelyen is nagy számban figyeltünk meg magas növényeket, de ezt sok esetben az árnyékolás miatti megnyúlás okozta. A sümegi növények bizonyultak a legalacsonyabbaknak, s a virágszámuk is alacsonyabb volt, mint a többi állományé.

A virágszám stabilitása mellett a termésszám és a terméskép zési siker helyenként és évenként is jelentős mértékben változott vizsgálataink idején. Ez arra utalhat, hogy az adriai sallangvirág reproduktív egyedei megbízhatóan azonos virágszámmal virágoznak, ám a terméskép zés sikerét az adott hely és az adott év környezeti tényezői befolyásolják. A terméskép zési sikert befolyásoló tényezőket a következő fejezetek részletezik.

4. A háziméh szerepe az adriai sallangvirág termésképzésében

4.1. Bevezetés

A rovarmegporzású orchideák szaporodási sikere a megporzás hatékonyságától függ, vagyis a megporzók vonzásától, a pollencsomag eltávolításától és lerakásától. Az ilyen kölcsönhatások azonnali hatást gyakorolnak a veszélyeztetett növényekre. A *Spiranthes* fajok esetében kimutattták, hogy mind a kosbor fajok, mind a velük együtt virágzó növényközösség sűrűségének növekedése javította a megporzók ritkaságából fakadó negatív hatásokat, vagyis a virágos növények gazdagsága kedvezően hatott a megporzó rovarok csalogatására, így a reproduktív sikerre (Duffy és Stout, 2011). A beporzására alkalmas rovarok megfogyatkozása a 19. század kezdete óta gyűjtött herbáriumi adatok alapján megfigyelhető az *Orchis militaris* angliai populációiban (Farrell 1985), melyre az alacsony termésszámok alapján következtettek. Hasonló alacsony termésképzést tapasztaltak a 20. század elején Németországban (Sprengel, Godfrey 1933-as beszámolója).

A mérsékelt éghajlati régiókban a legfontosabb megporzók a rovarok, amelyek közül is a méhek szerepe kiemelkedő. Az elmúlt évtizedek megállapításai szerint a virágos növények állományaival párhuzamosan csökken a méhközösségek száma mind Nyugat-Európában (Biesmeijer *et al.* 2006), mind globális szinten (Allen-Wardell *et al.* 1998; Kearns *et al.* 1998) Potts *et al.* 2010). A méhközösségek sokféleségének legfőbb veszélyeztetője az élőhelyek elvesztése, de az invazív fajok megjelenése, az újonnan megjelenő betegségek, a peszticidek egyre szélesebb körű felhasználása és az éghajlatváltozás szintén negatívan befolyásolhatja a méhek populációinak méretét (Brown és Paxton, 2009, Brittain és Potts 2011). A méheknek az egész vegetációs időszakban folyamatos táplálékforrást biztosító méhlegelőkre van szükségük, hogy elegendő mennyiségű nektárt és pollent gyűjthessenek a kaptár ellátására, ehhez más-más időben virágzó fajgazdag növényközösségeket igényelnek (Kearns és Inoyue, 1997). Azonban a gazdálkodási gyakorlatok közelmúltban bekövetkezett változásainak következtében a méhek nektárforrásai, melyek a fragmentált tájakra jellemzőek, jelentősen csökkentek az utóbbi években (Feon *et al.* 2013).

Annak ellenére, hogy a háziméh egyedszáma legmeghatározóbb a méhközösségekben, valamint a megporzásban betöltött szerepe is kulcsfontosságú, az európai orchideák reproduktív sikerében való potenciális szerepvállalása még mindig nagyrészt tisztázatlan.

A *Himantoglossum adriaticum* szaporodási sikere általában alacsony. Korábbi, publikált adatok alapján Ausztriában ennek értéke 4,5 és 44% között mozgott (Vöth, 1990), míg Magyarországon 5,4 és 23,3% között változott (Bódis és Molnár 2009). Vizsgálataink során a nagyteveli

populáció közelébe a virágzási idő alatt (2013 május 25 és július 5 között) négy konténerben 174 méhcsaládot telepítettek. A kaptárok egy helyen, a virágzó tövektől 196–1455 méter távolságra voltak. A legtávolabbi vizsgált tő is gyűjtési távolságon belül (1,5–3 km) helyezkedett el (Frisch, 1965; Bagella *et al.* 2013) Tudomásunk szerint a többi populáció környékén sem a vizsgálat évében, sem más években (beleértve a nagyteveli állományt), nem volt jelen telepített méhközösség.

Jelen fejezet célja a háziméh szerepének értékelése a ritka és veszélyeztetett adriai sallangvirág (*Himantoglossum adriaticum* Baumann) reproduktív sikerének növelésében.

A vizsgálat során a következő kérdésekre kerestük a választ: (i) Különbözik-e a házi méhek közelségében élő populáció szaporodási sikere a többi állományétól? (ii) Korrelál-e az egyedi reproduktív siker mértéke a kaptáraktól való távolsággal?

4.2. Anyag és módszer

4.2.1. A vizsgált faj és mintaterületei

Vizsgáltuk a *H. adriaticum* szaporodási sikerét mind a négy legnagyobb hazai állományban, valamint Horvátországban az Isztriai-félszigeten kerestünk fel további előfordulásokat 2013-ban (4.1. táblázat).

4.1. táblázat: Az adriai sallangvirág vizsgált állományai 2013-ban. (A megfigyelés dátuma virágzó és termés állapot mintavételének idejét jelöli.)

Sor-szám	Ország	Lelőhely	Egyed-szám	Megfigyelés dátuma	Geokoordináták
1.	Magyarország	Nagytevel	39	06.20.; 07.31.	N 47,264°; E 17,598°
2.	Magyarország	Kőszeg	36	06.19.; 07.13.	N 47,375°; E 16,526°
3.	Magyarország	Keszthely	33	06.15.; 07.14.	N 46,794°; E 17,277°
4.	Magyarország	Sümeg	47	06.17.; 07.13.	N 46,957°; E 17,351°
5.	Horvátország	Učka	88	06.02-03.; 07.08-09.	N 45,317°; E 14,175°
6.	Horvátország	Paz	7	06.04.; 07.09.	N 45,277°; E 14,104°
7.	Horvátország	Letaj I.	14	06.04.; 07.09.	N 45,255°; E 14,121°
8.	Horvátország	Letaj II.	12	06.04.; 07.09.	N 45,255°; E 14,132°

4.2.2. Terméskép zési siker mérése

Minden példányt egyedi azonosítóval láttunk el. Valamennyi helyszínt évente kétszer látogattunk meg, virágzási időszakban az állományokban feljegyeztük az összes virágzó egyedet, majd 3–5 héttel később számoltuk a fejlődött terméseket. A sérült töveket kizártuk az elemzésből. A nyert adatokból reproduktív sikert számoltunk, vagyis termésképzési arányt: egy-egy populációban elosztottuk az összes termés számát az összes virágszámmal.

Az adriai sallangvirág nagyteveli populációjához közel méhkaptárok kerültek kihelyezésre, e populáció termésképzési sikerét hasonlítottuk össze a rendelkezésünkre álló más élőhelyekről (4.1. táblázat) és korábbi évekből is származó termésképzési adatokkal (4.2. táblázat).

A populációk összehasonlításhoz Dr. Bódis Judit 1992 és 2011 között populációdinamikai vizsgálatai során gyűjtött, közel 20 évet felölelő adatsorát, összesen 905 példány adatait használtam fel. Az adriai sallangvirág vegetatív és generatív jellemzőinek mérése mellett, vizsgálatai kiterjedtek az állományok egyedeinek termésképzési sikerének mérésére is.

4.2. táblázat: Az adriai sallangvirág vizsgált állományai 1992 és 2011 között

Sor-szám	Ország	Lelőhely	Egyedszám	Vizsgálati időszak
1.	Magyarország	Nagytevel	11, 41	2010, 2011
2.	Magyarország	Kőszeg	33, 18	2010, 2011
3.	Magyarország	Keszthely	17–73	1992–2011
4.	Magyarország	Sümeg	76, 19, 25–49	2002, 2003, 2008–2011

4.2.3. Adatelemzés

A különböző populációk reprodukciós sikereinek összehasonlításához kvázibinomiális általánosított lineáris modellt (GLM) alkalmaztunk. Erre a megközelítésre azért volt szükség, mert a reproduktív siker mértéke egy binomiális változó, 0 és 1 közötti értéket vesz fel, és a minták nem oszlanak meg egyenletesen ezen intervallumon belül (több populációban a legtöbb növény 0-ás termésképzési aránya volt). A kvázibinomiális modellek figyelembe veszik az adatok túlzott szórtságát. A kaptárok és a termésképzési siker közötti összefüggést is kvázibinomiális GLM alkalmazásával értékeltük. A GLM elemzéseket az R statisztikai környezetben hajtottuk végre (R Core Team 2013).

4.3. Eredmények

A reproduktív siker jelentősen változott mind a helyek, mind pedig az évek között (4.3. táblázat).

4.3. táblázat: A vizsgált állományok reproduktív sikere 2013-ban, valamint az összehasonlításhoz használt időszakban (1992-2011)

Lelőhely	Év	Egyed-szám	Összes virágszám	Összes tokszám	Terméskép zési arány (%)
Nagytevel	2013	41	1477	911	61,7
Kőszeg	2013	36	1256	396	31,5
Sümeg	2013	54	1657	356	21,5
Keszthely	2013	32	1105	105	9,5
Učka	2013	100	2965	259	8,7
Letaj I.	2013	16	462	64	13,9
Letaj II.	2013	12	422	77	18,2
Paz	2013	7	210	44	21
Nagytevel	2010	11	227	118	52
Nagytevel	2011	41	1101	166	15,1
Sümeg	2002	76	2326	633	27,2
Sümeg	2003	19	486	256	52,7
Sümeg	2008	32	1009	242	24
Sümeg	2009	29	849	358	42,2
Sümeg	2010	25	640	179	28
Sümeg	2011	49	1337	281	21
Kőszeg	2010	33	1300	549	42,2
Kőszeg	2011	18	406	92	22,7
Keszthely	1992	25	909	171	18,8
Keszthely	1993	17	544	51	9,4
Keszthely	1994	19	671	36	5,4
Keszthely	1995	73	2758	219	7,9
Keszthely	1996	67	2130	342	16,1
Keszthely	1997	23	686	58	8,5
Keszthely	1998	30	975	197	20,2
Keszthely	1999	31	971	96	9,9
Keszthely	2000	12	333	19	5,7
Keszthely	2001	10	315	21	6,7
Keszthely	2002	32	912	156	17,1
Keszthely	2003	19	642	161	25,1
Keszthely	2004	20	524	286	54,6
Keszthely	2005	55	1736	297	17,1
Keszthely	2006	21	601	207	34,4
Keszthely	2007	21	530	187	35,3
Keszthely	2008	33	1040	128	12,3
Keszthely	2009	23	579	61	10,5
Keszthely	2010	12	267	10	3,7
Keszthely	2011	29	738	61	8,3

2013-ban az átlagos terméskép zési arány Učka és Keszthely esetében 10% alatt, a Letaji állományoknál 10-20% volt, Sümegnél és Paznál kevéssel 20% fölötti, Kőszegen 30% fölötti,

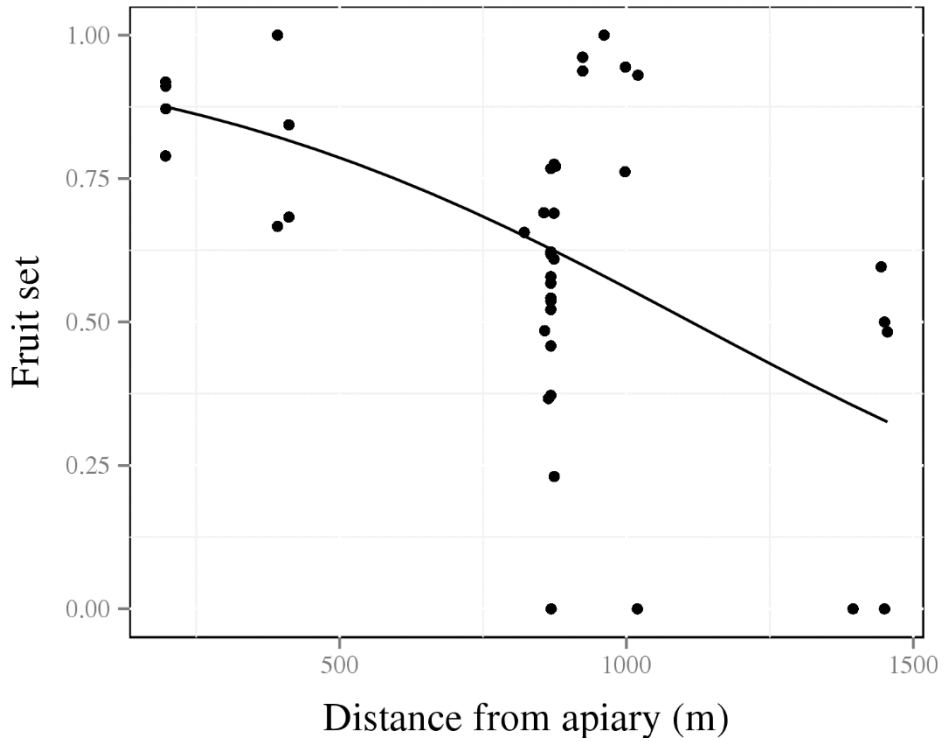
míg Nagytevel esetében kiemelkedően magas (61,7%) értéket figyeltünk meg. A legnagyobb állomány (Učka) mutatta a legalacsonyabb terméskép zést, azonban a virágzó egyedek száma nem állt kapcsolatban a mért reproduktív sikerrel.

Nagytevelen 2013-ban a *H. adriaticum* populáció átlagos reproduktív sikere szignifikánsan magasabb volt, mint a többi vizsgált állományé, három kivételtől eltekintve: Nagytevel 2010, Keszthely 2004 és Sümeg 2003 (4.4. táblázat).

4.4. táblázat: A statisztikai vizsgálatok (paraméter becslés, standard hiba, t-érték és a szignifikancia szint) eredményei a Nagytevel 2013-as populáció, valamint korábbi állományok reproduktív sikere közti kapcsolatról. A reprodukciós siker szignifikánsan különbözött más populációkban mért adatoktól (lelőhely/ év), kivéve a Keszthely 2004, a Nagytevel 2010 és a Sümeg 2003 mintákat.

Lelőhely/ Év	Becsült érték	Standard hiba (SE)	t érték	p érték
Letaj II.-2013	-1,976	0,353	-5,603	0,000
Paz-2013	-1,804	0,458	-3,940	0,000
Letaj I.-2013	-2,304	0,373	-6,173	0,000
Učka-2013	-2,303	0,194	-11,857	0,000
Keszthely-2013	-2,730	0,298	-9,162	0,000
Sümeg-2013	-1,779	0,198	-9,008	0,000
Kőszeg-2013	-0,429	0,215	-2,000	0,046
Keszthely-1992	-1,938	0,258	-7,502	0,000
Keszthely-1993	-2,745	0,403	-6,810	0,000
Keszthely-1994	-3,346	0,462	-7,240	0,000
Keszthely-1995	-2,685	0,214	-12,524	0,000
Keszthely-1996	-1,931	0,198	-9,743	0,000
Keszthely-1997	-2,858	0,379	-7,535	0,000
Keszthely-1998	-1,849	0,247	-7,478	0,000
Keszthely-1999	-2,686	0,309	-8,685	0,000
Keszthely-2000	-3,281	0,624	-5,260	0,000
Keszthely-2001	-3,115	0,598	-5,212	0,000
Keszthely-2002	-2,054	0,265	-7,749	0,000
Keszthely-2003	-1,570	0,272	-5,775	0,000
Keszthely-2004	-0,292	0,265	-1,104	0,270
Keszthely-2005	-2,054	0,214	-9,584	0,000
Keszthely-2006	-1,120	0,260	-4,298	0,000
Keszthely-2007	-1,083	0,272	-3,986	0,000
Keszthely-2008	-2,440	0,279	-8,732	0,000
Keszthely-2009	-2,615	0,375	-6,977	0,000
Keszthely-2010	-3,722	0,841	-4,425	0,000
Keszthely-2011	-2,883	0,371	-7,775	0,000
Kőszeg-2010	-0,789	0,200	-3,951	0,000
Kőszeg-2011	-1,704	0,335	-5,086	0,000
Nagytevel-2010	-0,397	0,369	-1,075	0,282
Nagytevel-2011	-2,205	0,257	-8,579	0,000
Sümeg-2002	-1,024	0,177	-5,791	0,000
Sümeg-2003	-0,369	0,272	-1,359	0,175
Sümeg-2008	-1,629	0,235	-6,946	0,000
Sümeg-2009	-0,792	0,226	-3,506	0,000
Sümeg-2010	-1,422	0,265	-5,359	0,000
Sümeg-2011	-1,800	0,221	-8,142	0,000

A nagyteveli populációban az egyedek reproduktív sikere szignifikánsan csökkent a kaptároktól való távolság növekedésével (kvázibinomial GLM $F_{1,39}$=18,52; p<0,001; 4.1. ábra), ami igazolja a telepített méhkaptárok jelentőségét a sallangvirágok megporzásában.



4.1. ábra: Az adriai sallangvirág egyedek kaptártól való távolsága és termésképzési sikere közötti kapcsolat Nagytevelen (2013)

4.4. Értékelés

A vizsgált adriai sallangvirág populációk átlagos reprodukciós sikere független volt a populáció méretétől. Hasonló jelenséget tapasztaltak egy másik, nektárt nem termelő orchidea, az *Orchis mascula* esetében, ahol a termésképzés alacsony volt még a nagy állományú, de nagymértékben fragmentált, meszes gyepterületeken Dél-Belgiumban (Meekers és Honnay 2011). Ugyanezen faj termésképzési sikere és az állomány nagysága között nem tapasztaltak kapcsolatot zavarásmentes, természetes erdei élőhelyeken, ugyanakkor erős összefüggést találtak kezelt, sarjaztatott erdőkben (Jacquemyn *et al.* 2008). A nektártermelő *Gymnadenia conopsea*-nál is pozitív összefüggést mutattak ki a reproduktív siker és a populáció mérete között (Meekers és Honnay 2011). Ezzel ellentétben az ugyancsak nektárral jutalmazó *Spiranthes spiralis* nagy populációiban kimutathatóan csökkent a termékenyülés (Petanidou *et al.* 2013). Míg a nektárt nem termelő *Orchis purpurea* kis populációiban képződött termés a populációmérettel nőtt (és a legközelebbi szomszéd távolságának növekedésével csökkent) (Jacquemyn *et al.* 2002).

A Nagytevelen tapasztalt 61,7% -os termésképzési arány a *H. adriaticum* legmagasabb publikált populációs szintű átlagos reprodukciós sikere, bár ez három másik magyarországi populáció korábbi években mért (52–54,6%) reprodukciós sikerétől nem különbözött szignifikánsan. A megtévesztő és a nektártermelő európai orchideák átlagos termésképzése 28%, illetve 63% (Neiland és Wilcock 1999), ami azt jelenti, hogy a Nagytevelen található *Himantoglossum* állomány elérte a nektárral jutalmazó orchideák átlagos termésképzési szintjét.

Eredményeink azt is mutatják, hogy ebben a populációban az egyes virágok reprodukciós sikere negatív kapcsolatban állt a méhkaptártól való távolságukkal. Ezek az eredmények együttesen azt sugallják, hogy 2013-ban a populáció magas reproduktív sikeréhez a háziméhek hozzájárultak. A virláglátogató háziméhek száma függ a legközelebbi kaptárok távolságtól a mezőgazdasági tájban (Steffan-Dewenter és Tscharntke 1999). Mivel a pollinátorok sokfélesége gyorsan csökken, a méhek szerepe a beporzásban erőteljesen nő (Brown és Paxton, 2009; Potts *et al.* 2010).

A *H. adriaticum* gyakori beporzói közé tartoznak társas (*Bombus* fajok) és magányos méhek (*Andrena* spp., *Colletes similis, Osmia caerulescens, Megachile melanopyga, Lasioglossum* spp.) (Bódis 2010, Claessens és Kleynen 2011). Ezek közönséges fajok és számos takarmánynövény leggyakoribb virláglátogatói. Nyugat-Franciaországban a szántók szegélyeinek legelterjedtebb megporzói közé tartoznak az *Andrena* és a *Lasioglossum* (Féon *et al.* 2013), míg Németországban Göttingen közelében intenzíven művelt mezőgazdasági tájban szigetszerűen megjelenő féltermészetes meszes gyepterületeken az *Osmia* és *Megachile* méhfajok voltak a leggyakoribb pollinátorok (Steffan-Dewenter és Tscharntke 2000).

Egy három országot összehasonlító vizsgálatban Magyarországon volt a legmagasabb a méhek és a rovarporozta növényfajok gazdagsága Svájchoz és Hollandiához képest. A rovarporozta növények gazdagsága jó előrejelzi a méhfajok sokféleségét nagyobb térléptékben (Batáry *et al.* 2010).

Hazai viszonylatban a méhek és virágzó növények viszonylag magas fajgazdagsága ellenére is jelentős volt a háziméhek beporzó hatása Nagytevelen. Nem zárhatjuk ki, hogy a Magyarországon korábban megfigyelt magas termésképzési arányokat is a háziméhek okozták. Egyrészt az átlagos méhsűrűség folyamatosan növekszik Magyarországon: 1992-ben 7,78 méhcsalád/ km^2-t rögzítettek, ez az érték 2012-ben 12,18 volt. Azonban figyelembe kell venni, hogy a méhcsaládok átlagos sűrűsége regionálisan erősen változhat (Tóth 2013).

A közzétett adatok szerint a háziméh 21 táplálékkal-megtévesztő és 12 nektárral jutalmazó európai szárazföldi orchidea ismert megporzója (4.5. táblázat), ezek főleg az *Anacamptis* és *Orchis* (6-6 faj), valamint *Dactylorhiza* (5 faj), *Epipactis*, *Gymnadenia* és *Himantoglossum* (3-3 faj) nemzetség fajai közül kerülnek ki.

4.5. táblázat: A háziméh európai orchideák megporzásában játszott szerepe irodalmi adatok alapján

Faj	Megporzási típus	Forrás
Anacamptis boryi	Táplálékkal megtévesztő	Gumbert és Kunze 2001
Anacamptis coriophora	Nektártermelő	Berger 2004
Anacamptis coriophora subsp. *fragrans*	Nektártermelő	Peisl és Forster 1975
Anacamptis morio	Táplálékkal megtévesztő	Darwin 1877
Anacamptis palustris	Táplálékkal megtévesztő	Sulyok in Molnár 2011
Anacamptis papilionacea	Táplálékkal megtévesztő	Vöth 1989a
Anacamptis pyramidalis	Táplálékkal megtévesztő	Vöth 1999
Dactylorhiza fuchsii	Táplálékkal megtévesztő	Reinhard *et al.*1991
Dactylorhiza ochroleuca	Táplálékkal megtévesztő	Bournérias és Prat 2005
Dactylorhiza sambucina	Táplálékkal megtévesztő	Nilsson 1980
Dactylorhiza sphagnicola	Táplálékkal megtévesztő	Claessens és Kleynen 2011
Dactylorhiza sudetica	Táplálékkal megtévesztő	Berger 2005
Epipactis atrorubens	Nektártermelő	Wiefelspütz 1970
Epipactis helleborine	Nektártermelő	Müller 1988
Epipactis palustris	Nektártermelő	Darwin 1877
Goodyera repens	Nektártermelő	Claessens és Kleynen 2013
Gymnadenia corneliana	Nektártermelő	Berger 2009
Gymnadenia lithopolitanica	Nektártermelő	Vöth 2000
Gymnadenia nigra s.l.	Nektártermelő	Godfrey 1933
Himantoglossum jankae	Táplálékkal megtévesztő	Teschner 1980
Himantoglossum adriaticum	Táplálékkal megtévesztő	Vöth 1990
Neotinea tridentata	Táplálékkal megtévesztő	Vöth 1989b
Neottia ovata	Nektártermelő	Nilsson 1981
Orchis italica	Táplálékkal megtévesztő	Vöth 1998
Orchis mascula	Táplálékkal megtévesztő	Darwin 1877
Orchis militaris	Táplálékkal megtévesztő	Vöth 1999
Orchis ovalis	Táplálékkal megtévesztő	Vöth 1999
Orchis purpurea	Táplálékkal megtévesztő	Godfrey 1933
Orchis simia	Táplálékkal megtévesztő	Godfrey 1933
Spiranthes romanzoffiana	Nektártermelő	Larson és Larson 1987
Spiranthes spiralis	Nektártermelő	Petanidou *et al.* 2013
Traunsteinera globosa	Táplálékkal megtévesztő	Vöth 1994

Eredményeink alapján a méhészetek az orchideák megőrzésében játszott gyakorlati jelentősége (a reproduktív siker növelése érdekében) ígéretesnek tűnik, különösen a megtévesztő orchideák esetében, amelyeket a pollinátorok alacsony virláglátogatási aránya jellemez, és ezért alacsony a termésképzésük (lásd. Bevezetés és célkitűzések fejezetben).

Egyrészt a háziméh a magányos méhek versenytársának tekinthető, mivel nagyméretű áttelelő családjai magas nektár- és pollenszükségletet igényelnek. Ráadásul úgy vélik, hogy a fajgazdag virágzó növényközösségek pontos helyét egymással való kommunikációjuk révén gyorsan kiaknázzák, szemben más táplálékforrásokkal (Frisch 1965, Visscher és Seeley 1982, Beekman és Ratnieks 2000). Másrészről a méhészetek nem gyakorolnak feltétlenül negatív hatást a vad méhekre: sem a fajok száma, sem a vad méhek gyakorisága nem korrelál negatívan a háziméh kaptárok sűrűségével (2 km sugarú körön belül) vagy a virláglátogatás sűrűségével helyenként, a fajok közti versengés ellenére (Steffan-Dewenter és Tscharntke 2000). Fontos azt is

megjegyezni, hogy a háziméhek növekvő egyedszámának pozitív hatását a vadon élő növények reproduktív sikerében az empirikus adatok nem mindig támasztják alá (Klein *et al.* 2007). A megtévesztő megporzású orchideák reproduktív sikerére alapozott eredményeink megerősítik azokat a véleményeket, amelyek szerint túl azon, hogy a háziméhek a termesztett növények legfontosabb megporzói közé tartoznak, fontos szerepet töltenek be a vadon élő növények megporzásában.

5. Sallangvirág fajok szaporodási sikerét befolyásoló tényezők (növényméret és környező növényzet)

5.1. Bevezetés

Az orchideák elterjedésükben és abundanciájukban nagymértékben különböznek, még látszólag ideális élőhelyeken is (Pierce *et al.* 2006). Sokszor szétszórt, fragmentált élőhelyeken, szegélyekben fordulnak elő (Pfeifer és Jetschke 2006, Pfeifer *et al.* 2010, Zahariev 2014, Fekete *et al.* 2017). Az orchidea-eloszlást meghatározó tényezők közül a legfontosabb a mikorrhiza, valamint a megporzók rendelkezésre állása és hatékonysága (Rasmussen 1995, Sletvold *et al.* 2016, Jacquemyn *et al.* 2017, Djordjević és Tsiftsis 2020). Az apró termetű orchideáknak, vagy a magas, sűrű növényzetben élőknek még nehezebb felkelteniük a megporzók figyelmét, ezért is elengedhetetlen a megporzók érdeklődésének növelése, akár általános virágjelek (Johnson és Nilsson 1999, Sletvold *et al.* 2010), akár speciális modellnövények utánzásával (Johnson *et al.* 2003, Peter és Johnson 2008, Juillet *et al.* 2007).

A megtévesztő fajok esetében számos tényező befolyásolja a termésképzést, így a szaporodás sikerességét: többek között a növénymagasság (O'Connell és Johnston 1998, Sletvold *et al.* 2010), a virágzat mérete vagy a virágok száma (Johnson és Nilsson 1999, Gumbert és Kunze 2001, Jacquemyn *et al.* 2008, Sletvold *et al.* 2010, Henneresse *et al.* 2017, Tsiftsis és Djordjevic 2018). A reprodukciós sikert jelentősen növelik azok a növényi tulajdonságok, melyek javítják a láthatóságot (Kindlmann és Jersakova 2006, Jersakova *et al.* 2016). Ugyanakkor igazoltak a magasság és a reproduktív siker között negatív kapcsolatot is, vagyis a túl feltűnő növények hátrányba kerültek a nektártermelő fajok mellett, mivel a megporzók gyorsan megtanulták, hogy nem érdemes meglátogatni őket (Sabat and Ackerman 1996, Jacquemyn *et al.* 2009).

Több tanulmány is foglalkozik a növényzetmagasság (Toräng *et al.* 2006, Sletvold *et al.* 2013, Slaviero *et al.* 2016), valamint a fásszárú borítás termésképzésre gyakorolt hatásával (Jacquemyn és Brys 2010, Tsiftsis és Djordjevic 2018). Ismert, hogy a sűrű cserjeszint negatívan befolyásolhatja a megporzók aktivitását (Willems és Boessenkool 1999, Jacquemyn *et al.* 2002). Jacquemyn *et al.* (2009) feltételezte, hogy nyílt élőhelyeken (például gyepekben) a megtévesztő orchideák több potenciális beporzót vonzhatnak. Erre utal az is, hogy az árnyékban növő példányok termésképzése jóval alul marad, a fátlan, napos területen virágzókéval szemben (Bódis 2017, Jacquemyn *et al.* 2010). De azt is megállapították, hogy a ritkás cserjés élőhelyek diverzebbek, így jobb feltételeket teremtenek a megporzás szempontjából (Jacquemyn *et al.* 2008, 2009).

A megtévesztő fajok virágai rendszerint korábban nyílnak, mint a nektártermelőké, ezzel is előnyösebb helyzetet teremtve a megporzásnak (Kindlmann és Jersakova 2006.) Sabat és Ackerman (1996) szerint a virágzás ideje volt a legfontosabb tulajdonság, amely a termésképzést befolyásolta. Megállapították, hogy a legalább egy termést fejlesztett növények aránya szignifikánsan magas volt a korai és késői virágzási időszakban, míg a virágzás csúcsán alacsony. Ez utóbbit figyelte meg Vallius (2000), valamint Gumbert és Kunze (2001) is, vagyis a virágzó időszak végére csökkent a megporzók látogatásainak száma. Eredményük összefüggésben lehet a naiv megporzók jelenlétével, miszerint a virágzás elején a még tapasztalatlan, fiatal megporzók több megtévesztő virágot látogatnak meg (Nilsson 1980, 1984), mint később, amikor már felismerik a „csalókat" egy tanulási folyamat eredményeként (Smithson és Macnair 1997, Anderson és Johnson 2006).

A populáció méretének a termésképzésre gyakorolt hatása gyakran független a populáció méretétől (az ezzel kapcsolatos irodalmak áttekintését ld. Tremblay *et al.* 2005, Biró *et al.* 2015). Nem elhanyagolható tényező azonban az adott állomány sűrűsége (Ferdy *et al.* 1999), vagyis az egy fajhoz tartozó egyedek (konspecifikus), illetve a környező nektártermelő fajok (interspecifikus) virágsűrűsége, valamint a köztük lévő interakciók megporzók vonzását erősítő vagy gyengítő hatása (Lammi és Kuitunen 1995, Fritz és Nilsson 1996, Sabat és Ackerman 1996, Gumbert és Kunze 2001, Johnson *et al.* 2003, Kropf és Renner 2005, Internicola *et al.* 2006, Juillet *et al.* 2007). Kis egyedszámú, alacsony sűrűségű állományban a populációméretnek pozitív hatása lehet, míg egy nagyon sűrű állomány negatívan befolyásolhatja a reproduktív sikert (Ferdy *et al.* 1999). A legközelebbi szomszéd távolság (NND: Nearest Neighbour Distance) a legtöbb nem-jutalmazó orchidea reprodukciós sikerére hatással van, de az eredmények ellentmondásosak (Jacquemyn *et al.* 2002; Tremblay *et al.* 2005, Machaka-Houri *et al.* 2012). A populációk egyes növényeit vizsgálva a legközelebbi szomszéd távolságának (NND) nem volt hatása az *O. purpurea* termésképzésére (Jacquemyn és Brys 2010). Azonos eredményt kapott Tsiftsis és Djordjevic (2018) északkelet-görögországi vizsgálatuk során az *Orchis purpurea* esetében, de erős negatív kapcsolatot mutattak ki az előzőnél sokkal ritkább *Orchis punctulata* vonatkozásában.

A sűrű nektártermelő növényzetben a növényfajok versenyt folytatnak a megporzók figyelméért (Ratchke 1983, Bell *et al.* 2005). Ugyanakkor a nektártermelő növények fokozhatják más fajok meglátogatását, amennyiben azok feltűnőbb megjelenésűek (Moeller 2004, Ye *et al.* 2014). A nektártermelő növényközösség megporzást segítő interakcióját bizonyították mind kísérleti körülmények között (Ghazoul 2006), mind természetes populációkban (Johnson *et al.* 2003).

A táplálékkal megtévesztő megporzású fajoknál a jutalmazó fajokhoz hasonló szín is növelheti a megporzók vonzását, ugyan ez nem jelenti minden esetben a megtévesztő virág sikerét. Gumbert

és Kunze (2001) szerint az *Orchis boryi*-hoz hasonló színű virágokon táplálkozó méhek gyakrabban szálltak a kosborra, bár szignifikáns kapcsolatot a terméskép zési sikerrel nem találtak. *Cypripedium macranthos* var. *rebunense* vizsgálatánál a színben hozzá nagyon közel álló kakastaréj faj (*Pedicularis schistostegia*) vonzotta a megporzókat, azonban nem bizonyították, hogy a kakastaréj hiányában alacsonyabb lenne az orchidea szaporodási sikere (Sugiura *et al.* 2002). Tastard *et al.* (2012) vizsgálata során is hasonlót tapasztaltak a görvélyfűfélékhez (Scrophulariaceae) tartozó mediterrán elterjedésű oroszlánszáj nemzetségben, miszerint a hasonló virágszínű nektártermelő növények közelében több termés képződött. Egy vizsgálat szerint mind a nektártemelő és megtévesztő fajok térbeli keveredése, mind a virágszín hasonlóság befolyásolta a megporzókat. Hasonló virágszínű jutalmazó növényekkel együtt előforduló megtévesztő fajokat több rovar látogatta, míg az eltérő színű fajokkal való keveredés a rovarok tanulását segítette elő (Internicola *et al.* 2007).

Nagyon speciális eset, amikor a deceptív fajok „mágnes fajt" utánoznak, ilyenkor egy meghatározott nektártermelő növényt utánozva csalogatják magukhoz a megporzókat. Egyes esetekben pontosan beazonosították az adott faj mágnes növényét (Paulus 2005, Johnson *et al.* 2003, Juillet *et al.* 2007). Ezzel szemben születtek olyan eredmények, melyek a „mágnes faj" hipotézist cáfolják (Lammi és Kuitunen 1995).

Az orchideák megporzásában a rovarok, különösen a méhek kiemelt szerepet játszanak (lásd. 4. fejezetben). A megporzók mind egyed-, mind fajszámában egyes területek között eltérések mutathatók ki (Pálfy *et al.* 2009), mely nehezíti a ritka orchideák megporzását. A pollinátor csoportoknak a pollenszállításban való hatékonysága nagymértékben befolyásolja a növényfajok reproduktív sikerét, a leghatékonyabb pollinátorok több pollent hordoznak, mint a kevésbé hatékonyak (Barrios *et al.* 2016), de más virláglátogató rovarcsoportok is hozzájárulhatnak az orchideák terméskép zéséhez (Fantinato *et al.* 2017).

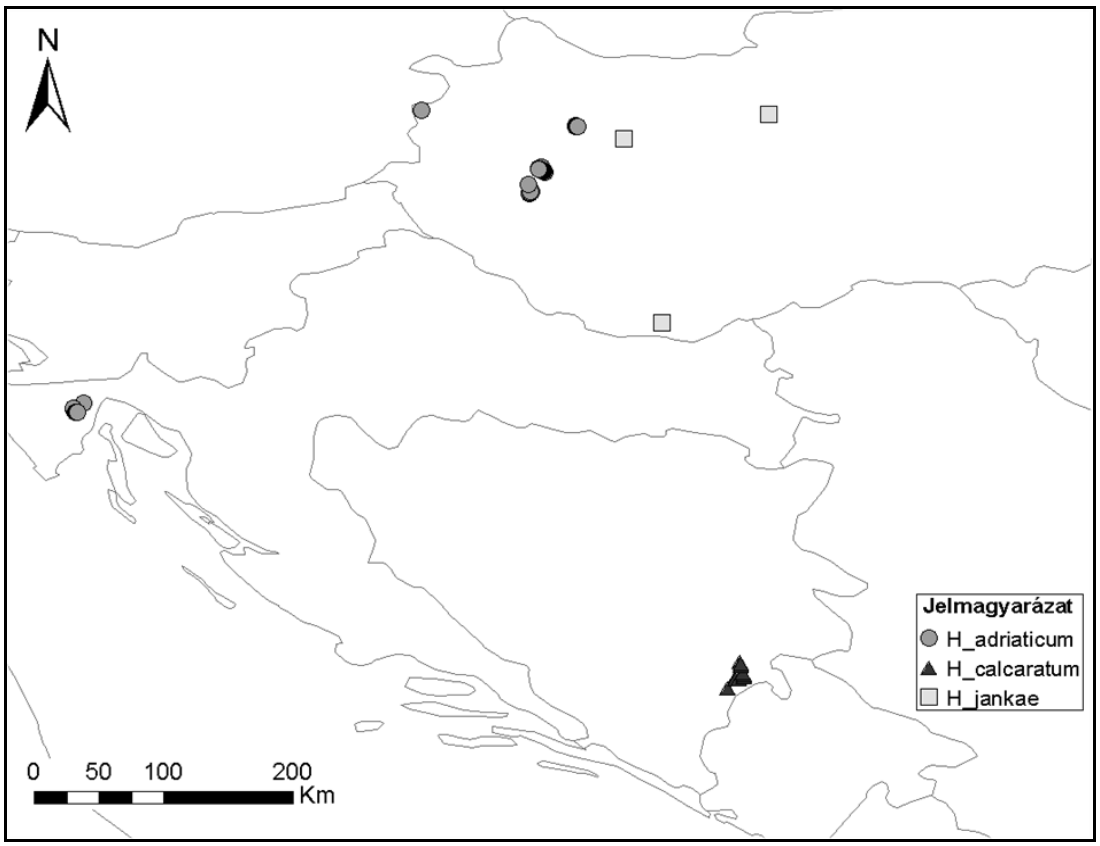
Kevés információ áll rendelkezésre a táplálékkal megtévesztő kosborfajok esetében, hogy a környező növények hogyan befolyásolják az orchideák szaporodási sikerét, valamint a megszerzett ismeretek is sokszor ellentmondásosak. A *Himantoglossum* nemzetségen belül három taxonon keresztül vizsgáltuk a nektártermelő növények reproduktív sikerre gyakorolt hatását. Arra kerestük a választ, mely tényezők befolyásolják a sallangvirágok terméskép zését az alábbi kérdésfeltevésekkel:

- Hogyan befolyásolják a termésképzési sikert a *Himantoglossum* fajok méretváltozói?
- A sallangvirágok virágzásának időzítése (korán/ későn virágzó példányok) milyen hatással van a szaporodási sikerre?
- Hogyan befolyásolja a *Himantoglossum* fajok sűrűsége a szaporodási sikert?
- Milyen szerepe van a környező növényzetnek a termésképzési sikerre?
- A nektártermelő növények színbeli vagy morfológiai hasonlósága hatással van a sallangvirágok megporzásra?

5.2. Anyag és módszer

5.2.1. Vizsgált taxonok és helyszínek

A terepi felmérés 2013-ban három sallangvirág taxon12 állományában zajlott Magyarországon, Horvátországban és Bosznia-Hercegovinában, mely munkát 2014-ben megismételtünk (5.1. ábra). A vizsgált populációk főleg másodlagosan kialakult, természetes vegetációjú, mára már felhagyott területeken vagy utak mellett találhatók. Magyarországon vizsgáltuk a *Himantoglossum adriaticum* négy legnagyobb populációját, az élőhelyek többnyire másodlagos, xero-mezofil gyepek és karsztbokorerdők voltak. Az Isztriai-félszigeten (Horvátország) négy populációt látogattunk meg, ahol napos vagy közepesen árnyékos, száraz, többnyire sziklás élőhelyek és elhagyott gyepek jellemezték a területeket. A *Himantoglossum calcaratum* subsp. *jankae* három populációját félszáraz gyepekben és egy felhagyott bányában vizsgáltuk Magyarországon. A *H. calcaratum* subsp. *calcaratum*-ot Bosznia-Hercegovinaban Foča település közelében (egészen 'Suha'-ig), körülbelül 30–40 km hosszúságban útszéli mezsgyékben mintáztuk meg. Ez volt a legnagyobb kiterjedésű mintaterületünk. Az élőhelytípus és a területek földrajzi viszonyai is különbözőek voltak (5.2. táblázat). Az élőhelyek megállapításához az Általános Nemzeti Élőhely-osztályozási Rendszert (Á-NÉR 2011) vettük figyelembe (Bölöni *et al.* 2011). A lelőhelyeken előforduló egyedek helyét, illetve a tengerszint feletti magasságot kézi GPS-szel rögzítettük (Garmin eTrex).



5.1. ábra: A vizsgált állományok elhelyezkedése Magyarországon, Horvátországban és Bosznia-Hercegovinában

5.1. táblázat: A vizsgálat helyszínei és állományadatok

Taxon	Ország	Lelőhely	n 2013	n 2014	Geokoordináták
H. adriaticum	Magyarország	Keszthely	34	53	N 46.794°, E 17.277°
H. adriaticum	Magyarország	Kőszeg	37	171	N 47.375°, E 16.526°
H. adriaticum	Magyarország	Nagytevel	41	81	N 47.264°, E 17.598°
H. adriaticum	Magyarország	Sümeg	47	179	from N 46.972°, E 17. 356° to N 46.945°, E 17.373°
H. adriaticum	Horvátország	Letaj I.	14	64	N 45.255°, E 14.121°
H. adriaticum	Horvátország	Letaj II.	12	20	N 45.255°, E 14.132°
H. adriaticum	Horvátország	Paz	7	19	N 45.277°, E 14.104°
H. adriaticum	Horvátország	Učka	100	84	N 45.317°, E 14.175°
H. calc. subsp. *jankae*	Magyarország	Érd	9	15	N 47.349°, E 18.940°
H. calc. subsp. *jankae*	Magyarország	Gyulafirátót	34	42	N 47,175.°, E 17.934°
H. calc. subsp. *jankae*	Magyarország	Szava	101	130	N 45.882°, E 18.194°
H. calc. subsp. *calcaratum*	Bosznia-Hercegovina	Sutjeska	67	142	from N 43.496°, E 18.736° to N 43.308°, E 18.656°

5.2. táblázat: A vizsgált területek élőhelyi jellemzői

Ország	Lelőhely	Tszfm. (m)	Élőhelytípus (Á-NÉR kód)
Magyarország	Keszthely	153-265	Felnyíló, mészkedvelő lejtő- és törmelékgyepek (H2) Erdőssztyeprétek, félszáraz irtásrétek, száraz magaskórósok (H4) Mész- és melegkedvelő tölgyesek (L1)
Magyarország	Kőszeg	326-382	Franciaperjés rétek (E1) (hagyományosan művelt/ kezeletlen gyümölcsös)
Magyarország	Nagytevel	247-327	Erdőssztyeprétek, félszáraz irtásrétek, száraz magaskórósok (H4) Felnyíló, mészkedvelő lejtő- és törmelékgyepek (H2) Galagonyás-kökényes-borókás száraz cserjések (P2b)
Magyarország	Sümeg	187-240	Erdőssztyeprétek, félszáraz irtásrétek, száraz magaskórósok (H4) (útszegély)
Horvátország	Letaj I.	77-88	Felnyíló, mészkedvelő lejtő- és törmelékgyepek (H2) Erdőssztyeprétek, félszáraz irtásrétek, száraz magaskórósok (H4)
Horvátország	Letaj II.	77-79	Mészkedvelő nyílt sziklagyepek (G2)
Horvátország	Paz	234	Erdőssztyeprétek, félszáraz irtásrétek, száraz magaskórósok (H4) (hagyományosan művelt gyümölcsös)
Horvátország	Učka	518-522	Mészkedvelő nyílt sziklagyepek (G2)
Magyarország	Érd	128-198	Löszgyepek, kötött talajú sztyeprétek (H5a)
Magyarország	Gyulafirátót	301-305	Mész- és melegkedvelő tölgyesek (L1)
Magyarország	Szava	195-200	Felnyíló, mészkedvelő lejtő- és törmelékgyepek (H2) (bányagödör)
Bosznia-Hercegovina	Sutjeska	415-1155	Erdőssztyeprétek, félszáraz irtásrétek, száraz magaskórósok (H4) (útszegély)

5.2.2. Adatgyűjtés

A vizsgált populációkban a virágzási időszak során valamennyi megtalált *Himantoglossum* egyedet jelöltük 2013-ban és 2014-ben (5.1. táblázat). Mértük a különböző méretváltozókat (cm): hajtás magasságát, virágzat hosszát, valamint számoltuk a virágzatonkénti virágszámot. Rögzítettük azt is, hogy az egyes virágzatokban az összes virághoz képest mennyi volt már nyílásban. Ezt használtuk annak megállapítására, hogy az egyes egyedek a populáció többi tagjához viszonyítva, hol tartottak a virágzásban. Feljegyeztük, hogy az egyes sallangvirágoktól mekkora távolságra (m) helyezkedik el az öt legközelebb eső egyed. Mivel a sallangvirágok

néhol sűrűn, máshol pedig nagyon szétszórtan fordultak elő (akár egymástól több 100 m-re), az öt távolság mediánját vettük (Jacquemyn és Brys 2010 „NND: nearest-neighbour distance”), ezzel jellemezve a populáció sűrűségét, szétszórtságát. Mértük, hogy az egyes tövek virágzatai milyen mértékben emelkednek ki (cm) a környező növényzetből, vagyis mennyire láthatóak, valamint becsültük a gyep, cserje és fásszárú szintek borítását (%) az adott tő körül 1*1 m-es négyzetben. Jacquemyn és Brys (2010) munkájához hasonlóan minden tő körüli 2,5 m-es sugarú körben (valamint a tövektől számított fél méteres bontásban) (5.2. ábra) meghatároztuk a nektártermelő nemzetségeket, ahol tudtuk a fajokat is, valamint azok virágzó hajtásainak számát. A későbbi elemzésekben csak a 2,5 m-es távolságban összesített adatokkal számoltunk, kiküszöbölve az egyes távolságok egyedsűrűségének különbözőségéből adódó elsőfajú hiba lehetőségét. Nevezéktan tekintetében Király (2009) munkáját tekintettük irányadónak, figyelembe véve a Magyarország orchideáinak atlaszát (Molnár V. 2011), valamint a „The Plant List” online elérhető felületet [2].

5.2. ábra: *H. calcaratum* subsp. *jankae* felmérése Gyulafirátóton (2013)

Az adatfeldolgozás során az orchideák körül előforduló virágos növényfajokat publikált források alapján növénycsaládok, nemzetségek (Király 2009), virágszín (Arnold *et al.* 2010) és virág alak (Vamosi *et al.* 2014) szerint csoportosítottuk. Az elemzésekhez az egy-egy nemzetséghez tartozó, hasonló megjelenésű és színű fajok adatait összevontuk fajcsoportokba.

Mivel a megporzók eltérően érzékelik a színeket, különböző vizuális rendszert alkalmaznak, Arnold *et al.* (2010) alapján meghatároztuk a nektártermelő növényfajok virágszíneit a méhek

által érzékelt színekre, tartományra, öt kategóriába sorolva a színeket: kék-zöld, kék, zöld, UV-kék, UV-zöld (6. melléklet). A forrás elérése és a virágok alakja szerint Vamosi *et al.* (2014) módszeréhez hasonlóan korlátozó (zászlós, szűk és mély tölcséres, fejecskés, sarkantyús, csöves) és nem korlátozó (harang, tányér, nyitott tölcsér) morfológiájú (azaz specialista, vagy generalista megporzókat fogadó) csoportba soroltuk a sallangvirágok körül virágzó növényfajokat.
Körülbelül egy hónappal a virágzási időszak végét követően minden egyes populációt újra felkerestünk, és minden megjelölt egyed esetében megszámoltuk a képződött termések számát. Meghatároztuk a terméskép zési sikert: a termést fejlesztő virágok arányát százalékában kifejezve. A vizsgálatba csak az ép, sérülésmentes töveket vontuk be, ez alapján a két év alatt összesen 1502 növény felmérési adatával számoltunk.

5.2.3. Adatelemzés

Elemeztük a sallangvirág taxonok reproduktív sikerét befolyásoló tényezőket kevert általánosított lineáris modell (binomiális GLMM) alkalmazásával. Binomiális eloszlást használtunk, mivel a terméskép zési arány 0 és 1 közötti értékeket vehet fel. A termések számát és a nem megporzott virágok számát bináris változóként (bivariate response) használtuk fel.
A fejezetben a módszertan leírása az elemzések időrendiségét követi, mely során a módszertani szempontok finomítása is megtörtént, de a közben született eredmények fontos megállapításként szolgáltak, valamint hozzájárultak a végső modellekben lefutattott változók megtalálásáig. Először fajonkénti összehasonlítást végeztünk, de a megbízható eredmények érdekében az összesített adatok, azaz nagy mintaszámú elemzést is elvégeztük. Az eredmények közlése a legerősebb magyarázó erejű eredménytől haladva (az alább bemutatott módszertanhoz viszonyítva fordított sorrendben) történik.

5.2.3.1. Fajonkénti összehasonlítás

Az előzetes vizsgálatok során megállapítottuk, hogy mindhárom méret-változó (hajtás magassága, virágzat hossza, virágok száma) szignifikáns összefüggésben van a terméskép zési aránnyal, melyek egymással erősen korrelálnak. Legnagyobb magyarázó ereje a virágzat hosszának van (residual deviance = 6027,6), így később csak ezt a változót használtuk.
Lépésenkénti kihagyással végeztük a modellszelekciót, hogy a nektártermelő fajok virágszíneinek hatását megállapítsuk. Paraméterbecslésekkel vizsgáltuk, hogy a sallangvirágok körül előforduló nektártermelő növények család szintű csoportosításban (az adott csoporthoz tartozó növények egyedszáma), milyen hatással van a vizsgált virágzatok terméskép zési sikerére.

A környező fajokról gyűjtött adatokból csak azon fajok adatait használtuk fel, amelyek a sallangvirág tövek több mint 10%-a körül előfordultak. Nemzetség szintjén ezt elvetettük, mivel kevés olyan nemzetség volt, amelyik előfordulási gyakorisága lehetővé tette volna a statisztikai elemzést.

Kiszámoltuk a tövek körüli nektártermelő diverzitást (nemzetség-szintű Shannon index), valamint a színbeli diverzitást is, de ez erősen korrelált a nemzetség-szintű diverzitással, ezért kihagytuk az elemzésekből.

A nektártermelő fajok diverzitásának hatását vizsgálva a virágmorfológia alapú csoportosítást vettük figyelembe, korlátozó vagy nem korlátozó morfológiájú, vagyis, hogy specialista vagy generalista megporzókat vonzhat az adott nektártermelő faj. Az elemzések során változtattunk a modellszelekciós eljáráson, egy Akaike Információs Kritérium (AIC) alapú modellszelekciót alkalmaztunk, aminek a lényege, hogy nagyon sokféle modell kombinációt vizsgálunk és ezeket sorba rakjuk az alapján, hogy mennyire jól illeszkednek az adatainkhoz.

A fajonkénti vizsgálat során az alábbi változókat vettük figyelembe: (1) a felvétel éve (2) a virágzat hossza, (3) a fásszárú-, (4) a cserje- és (5) a gyepszint borítása, (6) van-e egy m-en belül másik Himantoglossum egyed (7) korlátozó virágmorfológiájú nektártermelő fajok száma a *Himantoglossum* egyedek körüli 2,5 m sugarú körön belül, (8) nem korlátozó virágmorfológiájú nektártermelő fajok száma a *Himantoglossum* egyedek körüli 2,5 m sugarú körön belü, (9) virágzási sorrend (RANK.ABS): virágzatának hány százalékával van elmaradva egy adott növény a populáció legelőrehaladottabb stádiumban levő növény virágzatához képest (ez utóbbi is százalékban van kifejezve) és (10) sokféleség (nemzetség-szintű Shannon index).

5.2.3.2. *Himantoglossum* taxonok összesített vizsgálata

Az összesített adatok elemzése során fix hatásként az alábbi magyarázó változókat vettük figyelembe: (1) a felvétel éve (2) a virágzat hossza, (3) a fásszárú-, (4) a cserje- és (5) a gyepszint borítása, (6) az 5 legközelebbi *Himantoglossum* egyed távolságának mediánja (NND), (7) korlátozó virágmorfológiájú nektártermelő fajok száma a *Himantoglossum* egyedek körüli 2,5 m sugarú körön belül, (8) nem korlátozó virágmorfológiájú nektártermelő fajok száma a *Himantoglossum* egyedek körüli 2,5 m sugarú körön belül és (9) a relatív virágzás. Ez utóbbi változót minusz1 * -nek határoztuk (a teljes virágzásban lévő virágok aránya minusz az első látogatás során a populáció teljes virágzásban lévő virágok átlagos aránya), ami azt mutatja, hogy az egyedek hol tartottak a virágzás időzítésében az állomány többi tagjához viszonyítva. A negatív értékek a korai virágzást jelzik (nagyobb a teljes virágzásban lévő virágok aránya a populáció átlagához viszonyítva), míg a pozitív értékek későbbi virágzást jeleznek. A

legközelebbi *Himantoglossum* egyedek távolságának mediánját (NND), valamint a korlátozó és nem korlátozó morfológiájú nektártermelő virágok számát Box-Cox transzformációval átalakítottuk, mely a variancia stabilizálására szolgál. Valamennyi változót standardizáltunk, 0 átlaggal és 1 szórással; így a modell paraméterbecslései standardizált hatásnagyságként értelmezhetők.

A modellben a lelőhely és a faj mellett a másik random faktor egyedi szintű (az egyed sorszáma), amivel kontrollálni tudtunk az adatok diszpergáltságára, azaz arra, hogy nagyon sok a 0 érték (termés nélküli virágzat) (Maindonald és Braun 2010). A binomiális GLMM-t a lme4 csomag lmer függvényével számoltuk R statisztikai környezetben (Bates *et al.* 2015, R Core Team 2017).

5.3. Eredmények

5.3.1. *Himantoglossum* taxonok összesített vizsgálata

A változók hatásait sokváltozós binomiális GLMM-ben kontrollálva azt találtuk, hogy három változó volt a legnagyobb hatásméretű befolyásoló tényező. A termésképzési siker szignifikáns pozitív kapcsolatban áll a virágzat hosszával (0,426), míg negatívan korrelált a fásszárú (-0,508) és a cserjeszint borításával (-0,367).

A legközelebbi *Himantoglossum* egyedek távolságának növekedése és a relatív virágzás, azaz késői virágzás negatívan befolyásolta a termésképzés sikerét, bár ezek esetében kisebb hatásméretek mutathatók ki (-0,137 és -0,170). A gyepszint borítása és az év, mint magyarázó tényező nem volt jelentős hatással a termésképzésre. E nem szignifikáns „előrejelzők” egyikének vagy mindegyikének eltávolítása semmilyen minőségi változást nem okozott a többi változó hatására.

A termésképzési siker szignifikánsan pozitív összefüggést mutatott mind a korlátozó, mind a nem korlátozó morfológiájú nektártermelő virágok számával (0,291 és 0,184 hatásméretek), vagyis a nektártermelő fajok sokféleségével (5.3. táblázat).

5.3. táblázat: Binomiális GLMM az *Himantoglossum* egyedek reproduktív sikerét befolyásoló tényezőkről.

	Becsült érték	**Standard hiba**	**t-érték**	**p-érték**
Virágzathossz	0,426	0,045	9,398	<0,001
5 legközelebbi *Himantoglossum* egyed távolságának mediánja	-0,137	0,047	-2,928	0,003
Relatív virágzás	-0,170	0,041	-4,116	<0,001
Fásszárú szint borítása	-0,508	0,049	-10,335	<0,001
Cserjeszint borítása	-0,367	0,050	-7,417	<0,001
Gyepszint borítása	-0,034	0,047	-0,718	0,473
Év	-0,148	0,088	-1,675	0,094
Nem korlátozó virágmorfológiájú nektártermelő fajok száma a *Himantoglossum* egyedek körüli 2,5 m sugarú körön belül	0,291	0,046	6,390	<0,001
Korlátozó virágmorfológiájú nektártermelő fajok száma a *Himantoglossum* egyedek körüli 2,5 m sugarú körön belül	0,184	0,051	3,590	<0,001

5.3.2. Fajonkénti összehasonlítás

Az egyes lelőhelyeken a három taxon terméskép zési sikere, valamint egyéb jellemzőik is eltértek (5.4. táblázat).

5.4. táblázat: A vizsgált jellemzők taxonokkénti összehasonlítása (félkövér formázással a statisztikai elemzésbe bevont változók)

	***H. adriaticum* n=962**		***H. jankae* n=331**		***H. calcaratum* n=209**		***Total* n=1502**	
	Mean ± SD	Min–Max	Mean ± SD	Min–Max	Mean ± SD	Min–Max	Mean ± SD	Min–Max
Magasság	57,8 ± 17,76	2–115	56,6 ± 13,66	26–111	63,2 ± 18,80	15–106	58,3 ± 17,21	2–115
Virágzathossz	25,9 ± 10,29	4–63	19,9 ± 8,06	5–56	27,2 ± 11,55	5–60	24,8 ± 10,37	4–63
Termések száma	9,1 ± 10,31	0–54	6,3 ± 7,67	0–38	7,7 ± 7,90	0–34	8,3 ± 9,54	0–54
Virágok száma	32,5 ± 12,37	6–92	30,5 ± 12,16	6–96	23,9 ± 10,65	4–69	30,9 ± 12,44	4–96
Terméskép zési siker	0,26 ± 0,26	0–1	0,19 ± 0,21	0–0,97	0,30 ± 0,25	0–1	0,25 ± 0,25	0–1
5 legközelebbi szomszéd táv–mediánja	41,8 ± 354,55	0,05–5600	2,7 ± 8,10	0,1–71	194,7 ± 1053,71	0,3–8760	54,5 ± 487,71	0,05–8760
Gyepszint borítása (%)	48,5 ± 28,23	0–100	34,8 ± 25,22	0–100	27,1 ± 25,43	0–100	42,5 ± 28,43	0–100
Cserjeszint borítás (%)	24,4 ± 34,48	0–100	30,6 ± 32,65	0–100	41,1 ± 33,14	0–100	28,1 ± 34,38	0–100
Fásszárúszint borítás (%)	25,9 ± 37,33	0–100	9,9 ± 24,47	0–100	24,3 ± 32,45	0–100	22,2 ± 34,82	0–100
Nektártermelő fajok egyed-/ hajtásszáma	119,6 ± 157,81	0–1262	160,8 ± 103,09	0–444	317,8 ± 308,79	0–1162	156,2 ± 189,73	0–1262
Fajgazdagság (nektártermelő fajok száma)	5,8 ± 3,52	0–17	8,0 ± 2,52	0–13	8,7 ± 3,78	0–21	6,7 ± 3,57	0–21

Az Akaike Információs Kritérium (AIC) alapú modellszelekció alapján megállapítottuk, hogy *H. adriaticum* esetében az évnek, a cserje- és fásszárú borításnak negatív, a virágzathossznak valamint a generalista megporzókat fogadó nektártermelő fajok számának pozitív hatása volt a terméskép zés alakulására (5.5. táblázat). *H. calcaratum* subsp. *jankae* tekintetében az év, cserje- és fásszárú borítás, virágzathossz, valamint a specialista megporzókat fogadó nektártermelők száma és a nektártermelő fajok diverzitása mutatott kapcsolatot a szaporodási sikerrel (5.6. táblázat). *H. calcaratum* subsp. *calcaratum*-nál a fásszárú borításnak negatív, a virágzathossznak és a specialista megporzókat fogadó nektártermelő fajok számának pozitív hatását tapasztaltuk (5.7. táblázat).

5.5. táblázat: AIC alapú modellszelekció eredményei *H. adriaticum* esetében (Amennyiben a konfidenciaintervallum 0-val átfed, nincs szignifikáns kapcsolat.)

	Konfidenciaintervallum	
	2.5%	97.5%
(Intercept)	-2.66099795	-0.95310285
Felvétel éve (2014)	-0.48461740	-0.03840958
Cserjeszint borítása	-0.56710720	-0.31232261
Fásszárú szint borítása	-0.68326833	-0.44121232
Nem korlátozó virágmorfológiájú nektártermelő fajok száma*	0.25650294	0.52541504
Sokféleség	-0.16257900	0.11343332
Gyepszint borítása	-0.18332902	0.04625110
Korlátozó virágmorfológiájú nektártermelő fajok száma*	-0.04768092	0.21600427
Virágzat hossza	0.19409469	0.40377517
Másik *Himantoglossum* egyed	-0.10536269	0.30644589
Virágzási sorrend	-0.20791121	0.07213146

*a *Himantoglossum* egyedek körüli 2,5 m sugarú körön belül

5.6. táblázat: AIC alapú modellszelekció eredményei *H. calcaratum* subsp. *jankae* esetében (Amennyiben a konfidenciaintervallum 0-val átfed, nincs szignifikáns kapcsolat.)

	Konfidenciaintervallum	
##	2.5%	97.5%
(Intercept)	-3.39886059	-1.941342059
Felvétel éve (2014)	0.03429225	0.914801222
Cserjeszint borítása	-0.45807194	-0.043834077
Fásszárú szint borítása	-0.50024713	-0.041192057
Nem korlátozó virágmorfológiájú nektártermelő fajok száma*	-0.32843813	0.180305035
Sokféleség	0.29885614	0.814575051
Gyepszint borítása	-0.14898197	0.275120808
Korlátozó virágmorfológiájú nektártermelő fajok száma*	0.08490880	0.605068063
Virágzat hossza	0.29430154	0.692301501
Másik *Himantoglossum* egyed	-0.53253498	0.590662183
Virágzási sorrend	-0.51675931	-0.006550925

*a *Himantoglossum* egyedek körüli 2,5 m sugarú körön belül

5.7. táblázat: AIC alapú modellszelekció eredményei *H. calcaratum* subsp. *calcaratum* esetében (Amennyiben a konfidenciaintervallum 0-val átfed, nincs szignifikáns kapcsolat.)

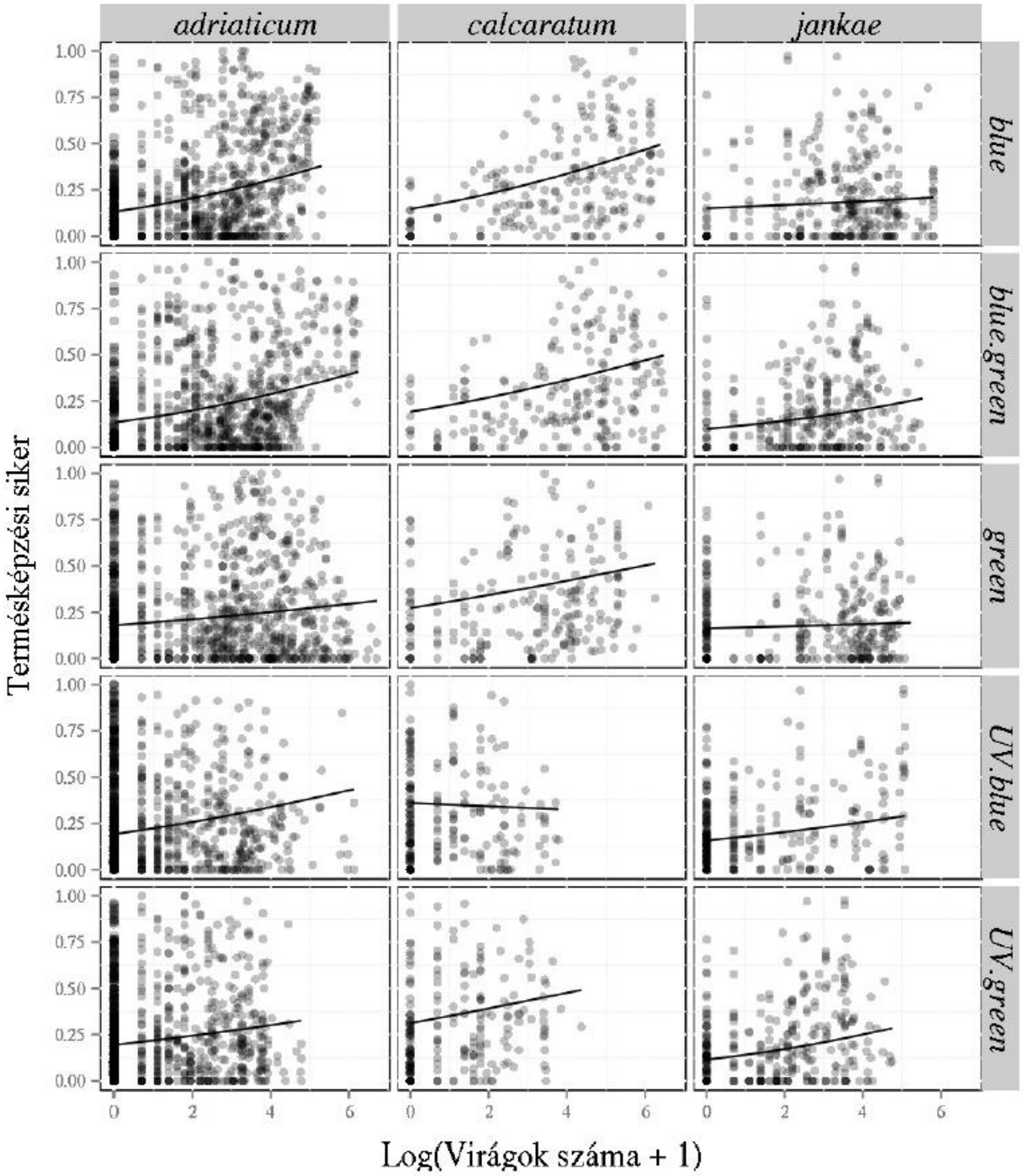
	Konfidenciaintervallum	
##	2.5%	97.5%
(Intercept)	-1.3558043	-0.491924862
Felvétel éve (2014)	-0.9941834	0.002934702
Cserjeszint borítása	-0.2758505	0.132424725
Fásszárú szint borítása	-0.6356885	-0.176669607
Nem korlátozó virágmorfológiájú nektártermelő fajok száma*	-0.2389031	0.302604386
Sokféleség	-0.2493375	0.268810417
Gyepszint borítása	-0.1719275	0.229838211
Korlátozó virágmorfológiájú nektártermelő fajok száma*	0.2527439	0.759549120
Virágzat hossza	0.2448199	0.620849061
Másik *Himantoglossum* egyed	-0.2935026	0.524683100
Virágzási sorrend	-0.3421937	0.142239732

*a *Himantoglossum* egyedek körüli 2,5 m sugarú körön belül

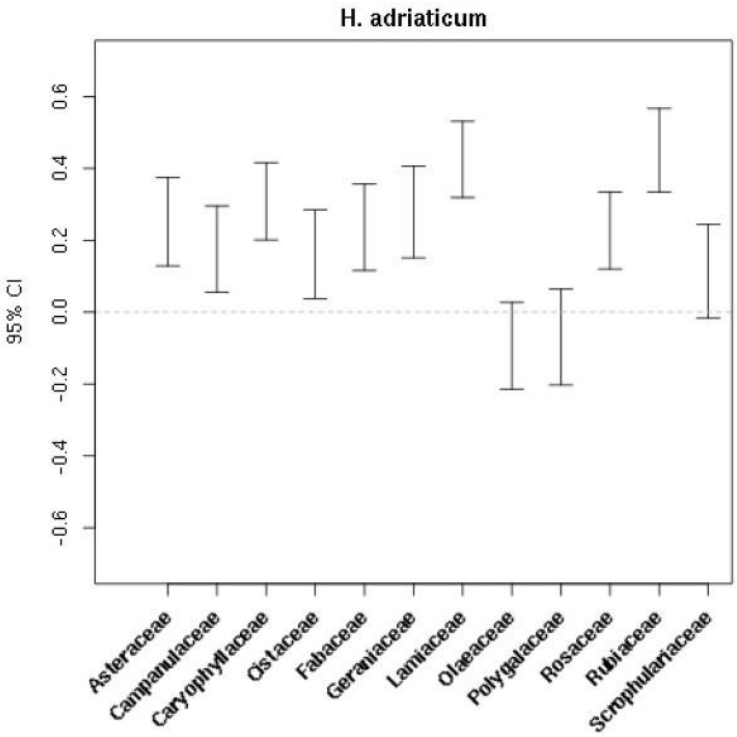
Összesen 170 nektártermelő növényfajt (137 fajcsoportba rendezve) figyeltünk meg a sallangvirág tövek körül, mely taxonok között változott, de a tövek körül átlagosan 6,7±3,6 faj fordult elő (6. melléklet). A *H. adriaticum* esetében 18 fajcsoport fordult elő a tövek 10%-a körül (de nem emelkedett 40% fölé). Legjellemzőbb nektártermelő faj a *Galium mollugo* (37%) volt (5.3. ábra), de jelentős gyakoriságot ért el a *Lotus corniculatus* (30%), valamint *Medicago* fajok (27%). A *H. calcaratum* subsp. *jankae* és *H. calcaratum* subsp. *calcaratum* esetében a fajgazdagság helyenként igen magas volt, nagyobb számban 23, illetve 26 fajcsoport került elő. A *H. calcaratum* subsp. *jankae* tövek körül gyakori volt a *Teucrium chamaedrys* (71%), *Veronica* sp. (49%), *Stachys* sp. (47%), *Allium sphaerocephalon (42%),* valamint a *Dorycnium herbaceum* (68%), *Thymus* sp. (55%), *Trifolium campestre* (44%) és a *Hypericum perforatum* (39%) a *H. calcaratum* subsp. *calcaratum* esetében. Mindhárom sallangvirág taxon környezetében jellemzően előfordultak az alábbi fajok: *Medicago* fajok (*M. minima, M. lupulina*) (27%), *Geranium columbinum* (24%), *Lotus corniculatus* (22%), *Hypericum perforatum* (19%), *Trifolium campestre* (17%), *Helianthemum ovatum* (15%).

5.3. ábra: Virágzó *H. adriaticum* tövek a vele leggyakrabban előforduló nektártermelő fajjal, a *Galium mollugo*-val az Isztriai-félszigeten (Horvátország) 2014-ben

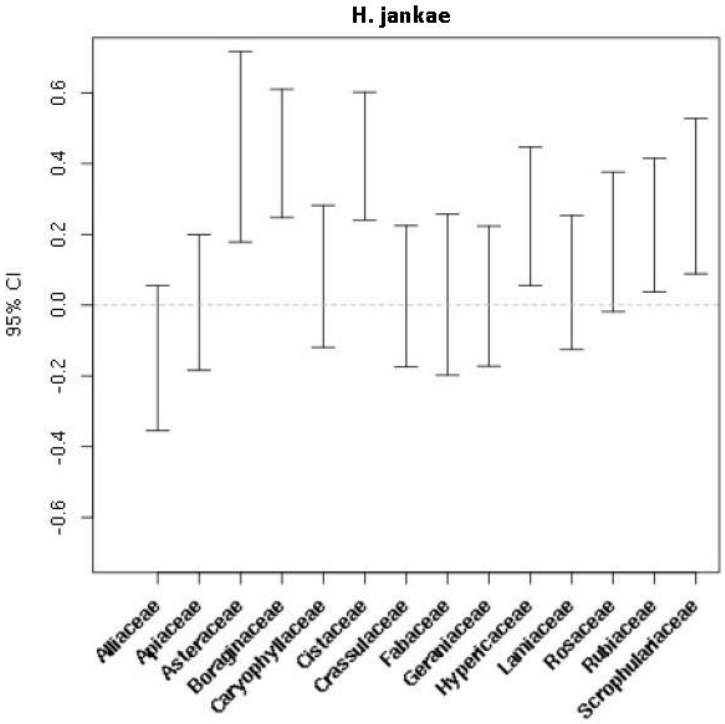
Az előzetes vizsgálatok során azt találtuk, hogy egy eset kivételével valamennyi a méhek által érzékelt színtartomány pozitív hatással volt a termésképzés alakulására (5.4. ábra). Az is megállapítható, hogy több nektártermelő család jelenléte is pozitívan befolyásolta a termésképzési sikert, és hogy az egyes családok hatása a sallangvirág taxonoknál eltért (5.5.-5.7. ábra). Ahol a konfidenciaintervallum nem fed át 0-val (szaggatott szürke vonal), ott szignifikáns összefüggés van az adott család jelenléte és a termésképzési siker között. Mivel a fajösszetétel jelentősen befolyásolhatja a szaporodási sikert, ezért használtuk változóként az orchideákat körülvevő nektártermelő fajok hatásának vizsgálatához a virágmorfológia alapú csoportosítást.



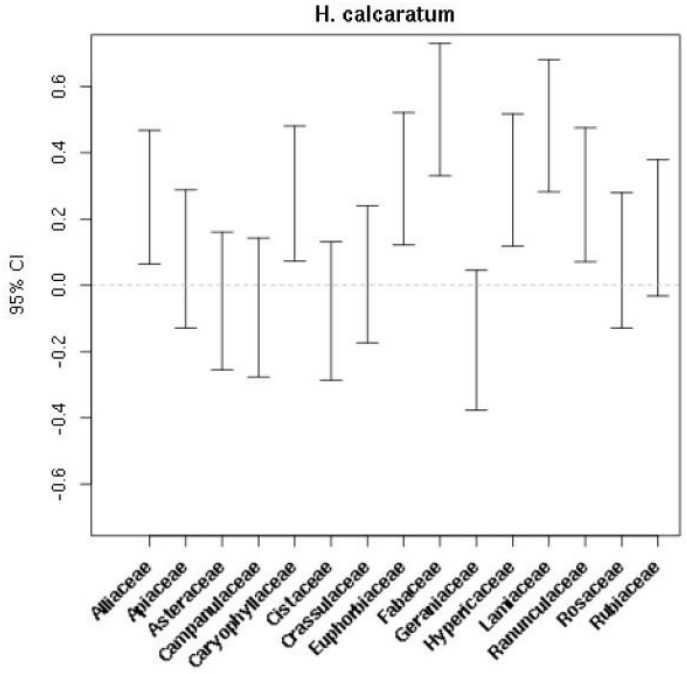
5.4. ábra: A méhek által érzékelt virágszínek, valamint a termésképzési siker közötti kapcsolat fajonkénti bontásban



5.5. ábra: A növénycsaládok és a *H. adriaticum* terméskép zési sikere közötti összefüggések AIC alapú modellszelekció alapján



5.6. ábra: A növénycsaládok és a *H. calcaratum* subsp. *jankae* terméskép zési sikere közötti összefüggések AIC alapú modellszelekció alapján



5.7. ábra: A növénycsaládok és a *H. calcaratum* subsp. *calcaratum* termésképzési sikere közötti összefüggések AIC alapú modellszelekció alapján

5.4. Értékelés

A fejezet célja a *Himantoglossum* taxonok (*H. adriaticum, H. calcaratum* subsp. *jankae, H. calcaratum* subsp. *calcaratum*) termésképzését befolyásoló tényezők felderítése volt. Vizsgálataink megállapították mindhárom taxon, valamint az összesített adatok esetében, hogy a virágzathossz pozitív kapcsolatban áll a szaporodási sikerrel. Számos bizonyíték ismert, hogy a reproduktív siker mértéke összefügg a megtévesztő fajok méretváltozóival, *Himantoglossum adriaticum* példáján is (Slaviero *et al*. 2016, Götsch 2019). *Cypripedium acaule* esetében mind a pollen lerakás, mind a pollen eltávolítás sikeressége pozitív összefüggést mutatott a növény magasságával (O'Connell és Johnston, 1998). Johnson és Nilsson (1999) szerint az *Anacamptis morio* virágszáma és a termeskötődés valószínűsége között pozitívan kapcsolat mutatható ki. Hasonló eredményre jutott Gumbert és Kunze (2001) *O. boryi* populációinak vizsgálata során. Ugyanakkor megfigyelték, hogy a virágszám (floral display) hatása fajonként és élőhelyenként különböző lehet (Kindlmann és Jersakova 2006, Tsiftsis és Djordjevic 2018), míg mások a virágszámot függetlennek találták: (Mattila és Kuitunen 2000, Vallius 2000, Jacquemyn *et al.* 2002, Pellegrino *et al.* 2005). Eredményeink szerint a méretváltozók egymással erősen korrelálnak, mely összhangban van Jacquemyn és Brys (2010) megállapításával, miszerint az *Orchis purpurea* növénymérete és virágzathossza egymással szignifikáns kapcsolatban áll,

szignifikánsan változott év és hely között, vagyis a környezet hatása nem elhanyagolható. Ez lehet az oka, hogy az adriai és a Janka sallangvirágnál az adott év is befolyásolta a termésképzést, míg az összesített eredményeknél ennek már nem volt kimutatható hatása. Feltehetően ezt az okozta, hogy a fajok areáját viszonylag jól lefedő, széleskörű mintavétel történt. Mivel a földrajzi szélesség és a magasság egy terület éghajlati viszonyait, vagyis a csapadékot és a hőmérsékletet jelentősen befolyásolják, ezzel hatással vannak a növények morfológiai tulajdonságaira (Blinova 2012, Hulshof *et al.* 2013, Tsiftsis 2016).

Kiemelt jelentősége volt mind fajonkénti, mind összesített vizsgálat során a cserje- és fásszárú borításnak, mely negatív hatással volt a termésképzés alakulására (sarkantyús sallangvirágnál csak a fásszárú boritás mutatott szignifikáns kapcsolatot), melyet más tanulmányok is megerősítenek (Willems és Boessenkool 1999, Jacquemyn *et al.* 2002, 2008).

Néha nem is a magasság a fontos, hanem a kiemelkedés a környező vegetációból (Waite *et al.* 1991, O'Connell és Johnston 1998, Jacquemyn *et al.* 2002). A növényközösség relatív hajtásmagassága pozitívan hatott az adriai sallangvirág termésképzésére. Azok az egyedek, akik képesek voltak virágozni és a virágzatuk a környező növényzet fölé emelkedett, a képződött termések száma magasabb volt (Slaviero *et al.* 2016). A pollinátor vonzás és így a növények reprodukciós sikere általában növekszik a nagyobb virágmérettel (Grindeland *et al.* 2005), bár a megporzók látogatása magasabb növényzetben magasabb növényekre erősebben hatott egy deceptív orchidea példáján (Sletvold *et al.* 2013), de nem jelentkezett a rövid növényzetben egy nektártermelő faj esetében (Sletvold és Agren 2014). Henneresse *et al.* (2017) kutatásai alapján a szaporodási siker magasabb volt közepesen magas növényzetben, mint rövid növényzetben. Eredményeink nem igazolták sem a gyepközösség borításának, sem a környező vegetációból való kiemelkedés hatását, melynek oka lehet, hogy igazán magas és sűrű növényzet nem jellemezte a sallangvirágok élőhelyeit.

Eredményeink abból a szempontból összhangban vannak más kutatásokkal, hogy a korábban virágzó egyedek általában több termést fejlesztettek, mint a későn virágzók (Vallius 2000, Gumbert és Kunze 2001). Ez következhet a rovarok tanulási folyamatából (Anderson és Johnson 2006), azaz arra a tanulási képességre öszpontosítanak, hogy „megtanulják" a táplálékot adó jutalmazó növényeket, közben rugalmas táplálkozási magatartást tanúsíthatnak a megtévesztő virágok erőteljes elkerülése helyett (Juillet *et al.* 2011) vagy akár egy korábban virágzó jutalmazó faj pozitívan befolyásolhatja a később virágzó fajok megporzását (megporzók helyhűsége) (Ogilowie és Thomson 2016).

Sok növényfajban az együttvirágzó egyedek lokális sűrűsége hatással van a termésképzési sikerre (Moeller 2004, Ghazoul 2006, Wagenius 2007, Ye *et al.* 2014). Eredményeink alapján a sallangvirágok sűrűbb állományaiban több termés képződött, vagyis a „nagyobb" sűrűségű

foltokban nagyobb beporzás várható, ha a pollinátorok reagálnak a nagyobb virágzatokra (Jacquemyn és Brys 2010). Mások is hasonló következtetésre jutottak. Az egyedek sűrűségének növekedése növelte a pollen lerakást a nektártermelő *Spiranthes* fajokban (Duffy és Stout 2011), nőtt a termésképzés, amennyiben a megporzók nagy számban voltak jelen (Ye *et al.* 2014). Ugyanakkor a túl feltűnő növények hátrányba kerülhetnek a nektártermelő fajok mellett (Jacquemyn *et al.* 2009). Más tanulmányok cáfolják a magas egyedszám, illetve az egyedek sűrűségének a termésképzésre gyakorolt jótékony hatását (Sabat és Ackerman 1996, Gumbert és Kunze 2001, Internicola *et al.* 2006), vagy nem találtak összefüggést a kettő között (Jacquemyn *et al.* 2002, Pellegrino *et al.* 2005). Egy vizsgálat szerint a közepes sűrűség eredményezi a legnagyobb reprodukciós sikert (Ferdy *et al.* 1999). Henneresse *et al.* (2017) megállapította a deceptív *Orchis militaris* esetében, hogy rövid virágzatú példányok termésképzésére a sűrűbb foltok pozitív hatással voltak, de a virágzathossz növekedésével ez a hatás negatívvá vált. Bár az előbbi összefüggés vizsgálatára a kutatás nem terjedt ki, feltételezhetnénk hasonló összefüggést, mivel a sallangvirágok „feltűnő" virágzatú, magasra növő orchideák, de példányai többnyire csak szálanként, vagy kis csoportokban fordulnak elő (Bódis 2017), ez eredményezheti a rovarok megtévesztésében mutatkozó sikerét. Feltehetően az orchideák feltűnő példányait a rovarok tapasztalatlanságból vagy véletlenül keresik fel. Más részről a túlzott fragmentáltság hátrányos lehet a fajok túlélése szempontjából (Young *et al.* 1996, Eriksson *et al.* 2002, Fekete *et al.* 2017). A nektártermelő növényzet vizsgálata során azt találtuk, hogy szinte valamennyi szín mindhárom sallangvirág taxon esetében pozitív kapcsolatban állt a szaporodási sikerükkel. Mivel a méhek az embertől eltérően érzékelik a színeket, így előfordulhat, hogy olyan jutalmazó fajok vonzhatják a megporzót, melyek az emberi szem számára különbözőnek tűnnek (Vorobyev *et al.* 1997), azonban ezt a szempontot figyelembe vettük a kategóriák kialakításánál. Közrejátszhat az is, hogy egyes fajok olyan vizuális ingereket mutatnak, mellyel tévesen a pollen ígéretét keltik a megporzó rovarban (Peter és Johnson 2013). Több vizsgálat bizonyította, hogy egyes megtévesztő orchidea fajok hasonló színű (Gumbert and Kunze 2001; Gigord *et al.* 2002; Johnson *et al.*2003; Internicola *et al.* 2007; Peter and Johnson 2008; Newman *et al.* 2012), vagy meghatározott növényeket, mágnesfajokat utánoznak (Paulus 2005, Johnson *et al.* 2003, Juillet *et al.* 2007), vizsgálatunk azonban nem erősítette meg, hogy egy-egy szín, vagy taxon kiemelet jelentőséggel bírt volna a sallangvirágok termésképzése szempontjából. Erre utalt az is, hogy több nektártermelő család jelenléte is pozitívan befolyásolta a szaporodási sikert. A vizsgált sallangvirágok esetében nem találtunk mágnes fajt. Vannak olyan deceptív fajok, amelyek nem meghatározott növényeket utánoznak, hanem az általános virág bélyegeket hangsúlyozzák (Sletvold *et al.* 2010), eredményeink is erre utalnak.

A három sallangvirág taxon körül előforduló nektártermelőket csoportosítva korlátozó és nem korlátozó morfológiájú, azaz specialista és generalista megporzókat fogadó csoportra, azt találtuk hogy az egyes taxonok szaporodási sikerére más hatott. A *Himantoglossum adriaticum*-ra a generalista nektártermelő fajok számának volt pozitív hatása, míg a *H. calcaratum* subsp. *jankae* és a *H. calcaratum* subsp. *calcaratum* esetében a specialista nektártermelő fajok számának. Ez azzal magyarázható, hogy a három taxon sarkantyúhossza különbözik (Bateman *et al.* 2017): legrövidebb sarkantyúja az adriai sallangvirágnak, leghosszabb a sarkantyús sallangvirágnak van, ezért feltételezhetően más-más fajok játszanak kulcsszerepet a megporzásukban (Claessens és Kleynen 2011). Ugyanakkor Batemann *et al.* (2017) szerint a *Himantoglossum* fajok megporzó specifitására kevés esély van. A megporzók spektrumában mutatkozó különbségeket nagyobb valószínűséggel okozhatják a lehetséges megporzók földrajzi eloszlásában lévő eltérések, mint a virágok funkcionális morfológiája. Bizonyított, hogy a *H. adriaticum* a fenotípusos szempontból várt elvárásokkal ellentétben a megporzó közösségek széles spektrumával kapcsolatban áll (Fantinato *et al.* 2017), valamint a háziméh mindhárom taxon esetében fontos megporzónak tekinthető (Teschner 1980, Biró *et al.* 2015). Több megtévesztő megporzású fajt is, mint például *Orchis caspia* (Dafni 1983), *Orchis boryi* (Gumbert és Kunze 2001), *Dactylorhiza incarnata, D. majalis, D. fuchsii* (Kindlmann és Jersáková 2006, Molnár V. 2011), *Orchis militaris* (Molnár V. 2011) széles spektrumú megporzók látogatnak.

Az összesített vizsgálatok alapján mindkét csoport növelte a sallangvirágok termésképzési sikerét. Ebből arra következtethetünk, hogy minél több virágos növény fordult elő a sallangvirágok körül, annál sikeresebb volt a termésképzés. Mások is hasonló következtetésre jutottak, sok növényfajban az együttvirágzó nektártermelők lokális sűrűsége hatással van a termésképzési sikerre (Internicola *et al.*2006, Moeller 2004, Ye *et al.* 2014). Például Johnson *et al.* (2003) megállapította, hogy az együtt virágzó fajok növelhetik a pollencsomag eltávolítását és lerakását a nektár nem termelő *Anacamptis morio* populációiban. A ritka *Spiranthes romanzoffiana* esetében az együtt virágzó növények sűrűségének növekedése növelte a pollen eltávolítását, de csökkentette a pollen lerakását a gyakori *S. spiralis* esetében (Duffy és Stout 2011). A nektártermelő szomszédok a vörös here megporzási sikerére gyakorolt hatásának vizsgálata során találták, hogy finom léptékű emelkedés esetén a kapcsolat pozitív, azonban egyre sűrűsödő foltok inkább elvonják a megporzók figyelmét (Hegland 2014). Erre utal az is, hogy Gumbert és Kunze (2001) szerint a kosborválasztás gyakrabban történt olyan esetben, amikor a megporzó kevés tápláléknövényt látogatott előtte. A megporzó látogatottságot mind a versengés, mind a megkönnyítő interakciók befolyásolják (Ghazoul 2006, Mason *et al.* 2011). A vizsgált sallangvirág állományok sok esetben elaprózott, elszigetelt populációk, helyenként sűrű

fássszárú növényzetben, vagy utak mentén (Bódis 2017), így a megporzók helyhez vonzása kiemelt fontosságú (Tuomi *et al.* 2015).

Eredményeink igazolják, hogy a fajgazdag, gyakran másodlagos élőhelyek kiemelt jelentőségűek a veszélyeztetett fajok megőrzésében mind közvetlen, mind közvetett módon.

6. Következtetések és javaslatok

A disszertáció eredményei alapján a hazai adriai sallangvirág populációiban a virágzási és termésképzési sikert nagymértékben befolyásolta a területek termőhelyi és élőhelyi körülményei. A *Himantoglossum* fajok reprodukciós sikerére vonatkozó vizsgálatainkat összegezve a legerősebb befolyásoló tényező a disszertáció eredményei alapján a virágzathossz, valamint a cserje- és fatermetű növényzet. Ezek borításnövekedésével a sallangvirágok hátrányba kerültek. Más kutatások szerint az orchideák a lágyszárú növényzet magasságára, szerkezetére is érzékenyen reagálhatnak (Kindlmann és Jersáková 2006, Slaviero *et al.* 2016), mivel a megporzók nehezen találják meg az orchideákat. Azaz a láthatóság növelése együtt jár a megporzólátogatások emelkedésével, mely élőhelyfenntartással: kaszálással, cserjeírtással támogatható. Így például az útszegélyek kaszálása a legkedvezőbb módszer az orchideák megőrzése szempontjából (Fekete *et al.* 2017), ahol aztán magas számban virágoznak (Bódis *et al.* 2019). A kaszálás növeli az újulatképzést (bár csökkenti a termésképzést) (Sletvold *et al.* 2010), ezért hosszútávon a terület természetvédelmi értékeit (termésérést) figyelembevevő, extenzív gazdálkodási módok alkalmazása célravezető (a hazai állományokban ez részben megvalósul).

Az eredmények tükrében a fajgazdag élőhelyeken a nektártermelő fajok mellett a ritka, megtévesztő orchideák is – a fajok között fennálló versengés ellenére – magasabb szaporodási sikert érhetnek el. A termésképzés biztosított megfelelő megporzó közösség jelenlétében, ökológiai szempontból a megporzók széles spektrumú virágválasztása, valamint hogy a *Himantoglossum* fajok sem specializálódtak egy-egy fajhoz, fajcsoporthoz, hozzájárul a megporzás esélyének növeléséhez, különösen akkor, ha a megporzók térben és időben nem egyenletesen oszlanak el (Fantinato *et al.* 2017). A disszertáció részeredménye is erre világított rá, miszerint a háziméh (*Apis mellifera*), mely számos termesztett növény fontos megporzója, veszélyeztetett fajok megporzásában fontos szerepet játszhat (Biró *et al.* 2015). Bár az utóbbi időben Európában a méhészek a méhcsaládok 30%-át veszítik el évente, mely csökkenés legvalószínűbb magyarázata a paraziták, kórokozók, toxinok és más stresszfaktorok kölcsönhatásából eredő együttes hatása (Sánchez-Bayo és Wyckhuys 2019).

A méhközösségek fennmaradásához elengedhetetlenek a jó minőségű, fajgazdag, féltermészetes élőhelyek (Brown és Paxton 2009), vagyis az extenzív művelés fenntartása az élőhelyek megőrzésével nemcsak a ritka és veszélyeztett orchideák fennmaradását segíti, hanem táplálkozóhelyet biztosít a háziméheknek és más méhközösség tagjainak, amikor extrém időjárási körülmények következtében más forrás nem áll rendelkezésre. Továbbá a természetes

élőhelyek területének növekedésével nő a termesztett növények beporzásának stabilitása és kiszámíthatósága (Kremen *et al.* 2004).

Bár más országokkal ellentétben, Magyarországon még nem mutatták ki a pollinációs krízist (Molnár *et al.* 2015), de a féltermészetes élőhelyek csökkenése, degradációja egyre nagyobb probléma (Tikka *et al.* 2000, Tilman *et al.* 2001, Nascimbene *et al.* 2016), mely együtt jár megporzó rovarok csökkenésével (Brittain és Potts 2011, Krauss *et al.* 2010). A diverzitás csökkenésében az intenzifikáció nagy veszélyforrás (Kleijn *et al.* 2009), de a hagyományos gazdálkodási módok visszaszorulása szintén kedvezőtlen folyamatokat eredményez, elsősorban a szukcesszió előretörése révén (Santiago *et al.* 2013, Zhang *et al.* 2014). A féltermészetes élőhelyek megőrzése közös érdekünk, ezek szerkezetét, dinamikáját elsősorban a hagyományos gazdálkodási gyakorlatok tartják fent (Janišová *et al.* 2011). Ehhez olyan gazdálkodási programok kellenek, melyek érdekeltté teszik a gazdálkodókat a kisparcellás, extenzív művelés fenntartására.

7. Összefoglalás

Az Orchidaceae a legfajgazdagabb növénycsaládnak számít. Világméretű diszperziójuk és extrém plaszticitásuk ellenére a fajok jelentős része veszélyeztetett, megőrzésük egyre fokozódó kihívást jelent. Több fajuk is adaptálódott másodlagosan kialakult élőhelyekhez, kaszálókhoz, legelőkhöz, s most ezek fennmaradásához kötött az orchideák léte is. Sok esetben a növényi diverzitás csökkenése együtt jár a megporzó közösség csökkenésével. A természetvédelmi szempontból legveszélyeztetettebb fajok túlélése és a rovarmegporzású termesztett növények terméshozama a megporzó rovarok jelenlétén keresztül kapcsolódik össze.

A szerző három sallangvirág taxon vizsgálatával foglalkozik. A *Himantoglossum adriaticum* és *H. calcaratum* subsp. *jankae* hazánkban előforduló fokozottan védett, valamint közösségi jelentőségű, ritka taxonok, a míg *H. calcaratum* subsp. *calcaratum* egy szűk elterjedésű balkáni endemizmus. Mivel a reproduktív siker a növények fitneszének egyik legfontosabb mérőszáma, amely biztosítja az adott populáció túlélését, a disszertáció a termésképzést befolyásoló tényezők felderítését tűzte ki célul.

Az adriai sallangvirág hazai állományaiban a virágzó egyedek felmérésére koncentráló térbeli és időbeli összehasonlító vizsgálat során a szerző az állományváltozásokat, a faj virágzási jellemzőit, reproduktív sikerét, valamint a tájhasználati vonatkozásokat rögzítette a faj reproduktív stratégiájának megértéséhez és a fennmaradásához szükséges tényezők feltárásához. Majd hazai és külföldi populációk vizsgálatával a befolyásoló tényezők meghatározása zajlott, kitérve a háziméh megporzásban játszott szerepére, a virágzási jellemzők, valamint a környező növényzet hatására. A befolyásoló tényezőket kevert általánosított lineáris modell (binomiális GLMM) alkalmazásával állapitottuk meg R statisztikai környezetben.

A vizsgált időszakban (2013–2017) összesen 1903 virágzó adriai sallangvirág egyedet mértünk fel, az egyes állományokban évenként 34 (Keszthely, 2013) és 179 (Sümeg, 2014) között változott a virágzó tövek száma. Az adriai sallangvirág esetében a magasság és a virágzathossz termőhelyenként és évenként is szignifikánsan eltért, vagyis a környezeti tényezők jelentős befolyásoló hatással bírtak, szemben a virágszámmal, ami a legkevésbé változó jellemzőnek bizonyult.

A CORINE felszinborítási adatokat vizsgálva megállapítást nyert, hogy a keszthelyi és a sümegi állományok erdős, illetve erdős-cserjés területen fordulnak elő, míg a kőszegi és a nagyteveli állományok rét, illetve komplex művelésű területen (zártkert) nőnek, mely - többek között - befolyásolja a faj reprodukcióban megmutatkozó sikerességét.

A hazai populációk termésképzési sikere 9,2 és 61,7% között változott a vizsgálat öt éve során. A Nagytevelen tapasztalt 61,7% -os termésképzési arány a *H. adriaticum* legmagasabb publikált populációs szintű reprodukciós sikere, mely szignifikánsan magasabb volt, mint a többi vizsgált állományé. A nagyteveli populációban az egyedek reproduktív sikere szignifikánsan csökkent a kaptároktól való távolság növekedésével, ami igazolja a telepített méhkaptárok jelentőségét a sallangvirágok megporzásában.

A sallangvirágok termésképzési sikere szignifikáns pozitív kapcsolatban állt a virágzat hosszával, míg negatívan korrelált a fásszárú és a cserjeszint borításával. A legközelebbi *Himantoglossum* egyedek távolságának növekedése és a relatív késői virágzás negatívan befolyásolta a termésképzés sikerét. Összesen 170 nektártermelő növényfajt (138 fajcsoportba rendezve) figyeltünk meg a sallangvirág tövek körül, mely fajonként változott. A vizsgálatok azonban nem erősítették meg, hogy egy-egy taxon, vagy a sallangvirágok színéhez hasonló nektártermelő fajok befolyásolták volna a sallangvirágok termésképzését. A vizsgált sallangvirágok esetében nem találtunk mágnes fajt. Vannak olyan deceptív fajok, amelyek nem meghatározott növényeket utánoznak, hanem az általános virág bélyegeket hangsúlyozzák, eredményeink is erre utalnak.

A termésképzési siker szignifikánsan pozitív összefüggést mutatott mind a korlátozó, mind a nem korlátozó morfológiájú nektártermelő virágok számával, vagyis a nektártermelő fajok sokféleségével. Ebből arra következtethetünk, hogy minél több virágos növény fordult elő a sallangvirágok körül, annál sikeresebb volt a termésképzés. Eredményeink szerint tehát a fajgazdag élőhelyeken a ritka, megtévesztő orchideák – a fajok között fennálló versengés ellenére – magasabb szaporodási sikert érhetnek el, ahol aztán a méhközösségek fennmaradása is biztosított. Ez alátámasztja a jó természetességű, magas diverzitású életközösségek megőrzésének fontosságát.

8. Summary

The family Orchidaceae is one of the largest in the plant kingdom. Despite their world-wide dispersion and extreme plasticity, the majority of these species are of key conservation importance. Several species have adapted to secondary habitats, meadows and pastures, and now the existence of orchids is tied to their survival. In many cases, a decrease in plant diversity is accompanied by a decrease in the pollinating community. From a conservation point of view, the survival of the most endangered species and the yield of insect-pollinated cultivated plants are linked through the presence of pollinating insects.

Himantoglossum adriaticum and *H. calcaratum* subsp. *jankae* are strictly protected in Hungary at national level and have a community importance in the EC, while *H. calcaratum* subsp. *calcaratum* is a Balkan endemic taxon. Reproductive success is one of the most important component of the plants fitness, which can ensure the survival of a given population. The aim of the dissertation was to test the impact of several factors on *Himantoglossum* fruit set.

Each flowering individual was recorded in Hungarian popolation of Adriatic Lizard Orchid. The author examined population changes, flowering characteristics, reproductive success and land use implications between years and sites. Then, the factors influencing reproductive success of *Himantoglossum* orchids were determined, including the role of honeybee in pollination, the effect of flowering characteristics, and the surrounding vegetation. Influencing factors were analyzed using Generalized Linear Mixed Model with binomial errors (binomial GLMM) in R Statistical Environment.

In the study period (2013–2017) it was determined a total of 1903 *Himantoglossum* flowering individual. The number of flowering stems varied between 34 (Keszthely, 2013) and 179 (Sümeg, 2014) per year per sites. The plant height and inflorescence length of Adriatic Lizard Orchid also differed significantly between the locations and year to year, i.e. environmental factors had a significant influencing effect, as opposed to the number of flowers per inflorescence, which proved to be the least variable characteristic.

Analysing the CORINE land cover data too, it was found that the Keszthely and Sümeg sites as well as Köszeg and Nagytevel habitat were different. These are edges of thermophilous forest or abandoned vineyards with semi-dry grassland, which among other things, can affect the reproductive succes.

During the five years of the study the reproductive succes varied between 9.2 and 61.7% in Hungary. The realised 61.7% fructification rate in Nagytevel is the highest ever published

population-level average reproductive success of *H. adriaticum*. The reproductive success of individual flowers in this population was negatively related to their distance from the beehives. Together, these results strongly suggest that honeybees were causally implicated in the high reproductive success of this population in 2013.

In the multivariate binomial GLMM controlling for the effect of other variables, fruit set was significantly positively related to the height of flowering stem and negatively to tree cover and scrub cover; these three predictors had the largest effect sizes. Median distance of 5 nearest *Himantoglossum* individuals and relative flowering were both negatively related to fruit set. A total of 170 rewarding plant species (arranged into 138 species groups) were observed around the flowering stems, which varied by species. Other factors like colour similarity between deceptive plants and neighbouring rewarding species could also play a role in indirect interactions for pollination, which has not been confirmed by study.

Fruit set was significantly positively related to the number of unrestrictive and restrictive flowers, i.e., the diversity of rewarding co-flowering insect-pollinated species. In conclusion, that the more flowering plants occur around the individuals of *Himantoglossum* species, the more successful the fruit set, which suggests the importance of diverse habitats.

9. Új tudományos eredmények

1. Az adriai sallangvirág négy hazai populációjának vizsgálata során megállapításra került a virágzó állományok egyedszáma, mely az évek és a helyek között különbözött. A keszthelyi és nagyteveli állomány generatív töveinek száma ideális időjárási körülmények közt sem emelkedett a vizsgálat évei (2013–2017) alatt 100 tő fölé, míg a kőszegi és sümegi populációk egyedszáma megközelítette a 200 virágzó tövet.
2. A hazai populációk terméskép zési sikere 9,2 és 61,7% között változott a vizsgálat öt éve során. A Nagytevelen tapasztalt 61,7%-os terméskép zési arány, mely elérte a nektárral jutalmazó orchideák átlagos terméskép zési szintjét, a *H. adriaticum* legmagasabb publikált populációs szintű reprodukciós sikere.
3. 2013-ban a háziméhek hozzájárultak a nagyteveli populáció magas reproduktív sikeréhez: az egyes virágok reprodukciós sikere negatív kapcsolatban állt a méhkaptártól való távolságukkal.
4. A vizsgált adriai sallangvirág populációk átlagos reprodukciós sikere független volt a populáció méretétől.
5. A virágzással kapcsolatba hozható morfometriai jellemzők (magasság, virágzathossz, virágszám) szignifikáns kapcsolatban állnak egymással, mely közül a virágzathossz mutatta a legnagyobb változékonyságot, a legkisebbet pedig a virágszám.
6. A sallangvirágok terméskép zési sikerét befolyásoló tényezők:
   a. szignifikáns pozitív kapcsolat mutatható ki a virágzat hosszával mind a fajonkénti, mind az összesített adatok alapján;
   b. a terméskép zési siker szignifikáns negatív kapcsolatban áll a fásszárú és a cserjeszint borításával, mind a fajonkénti, mind az összesített adatok alapján;
   c. A legközelebbi *Himantoglossum* egyedek távolságának növekedése negatívan befolyásolta a szaporodási sikert;
   d. a relatív késői virágzás hátrányosan hatott az egyedek terméskép zésre;
   e. a terméskép zési siker szignifikánsan pozitív összefüggést mutatott mind a korlátozó, mind a nem korlátozó morfológiájú nektártermelő virágok számával, azaz a nektártermelő fajok sokféleségével
7. A szerző a vizsgált sallangvirágok esetében nem talált „mágnes fajt”. Minél több virágos növény fordult elő a sallangvirágok körül, annál sikeresebb volt a terméskép zés.

10. New scientific results

1. During the study period (2013–2017) of the four Hungarian populations of *Himantoglossum adriaticum*, the number of flowering individuals was determined, which differed between years and locations. The number of inflorescences did not increase above 100 stems even under ideal weather conditions, in Keszthely and Nagytevel while the number of flowering individuals in Kőszeg and Sümeg approached to 200 flowering stems.
2. During the five years of the study the reproductive success varied between 9.2 and 61.7% in Hungary. The realised 61.7% fructification rate in Nagytevel is the highest ever published population-level average reproductive success of *H. adriaticum* showing that a *Himantoglossum* population could reach the average fructification level of rewarding orchids.
3. In 2013, honeybees contributed to the high reproductive success of the Nagytevel population: the reproductive success of individual flowers in this population was negatively related to their distance from the beehives.
4. The average reproductive success of the studied Lizard orchid populations was independent from the size of the population.
5. Plant height, inflorescence length, number of flowers are significantly related to each other, of which inflorescence length showed the greatest variability and the number of flowers the smallest.
6. The author of the dissertation identified the factors influencing the reproductive success. Fruit set was significantly related to
   a. the inflorescence length (positively, based on overall records and per species study as well)
   b. tree cover and scrub cover (negatively, based on overall records and per species study as well)
   c. median distance of 5 nearest *Himantoglossum* individuals (negatively, based on overall records)
   d. relative flowering (negatively, based on overall records) and
   e. the number of unrestrictive and restrictive flowers (positively, based on overall records).
7. The author did not find any species acting as a „magnetic species”. Heterospecific density and richness increased reproductive success.

Mellékletek

M1 Irodalomjegyzék

1. Ackerman, J.D. (1986): Mechanisms and evolution of food-deceptive pollination systems in orchids. *Lindleyana,* 1: 108–113.
2. Ackerman, J.D., Sabat, A, Zimmerman, J.K. (1996): Seedling establishment in an epiphytic orchid: an experimental study of seed limitation. *Oecologia,* 106: 192–198
3. Aguilar, R., Ashworth, L., Galetto, L., Aizen, M.A. (2006): Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters,* 9(8): 968-980. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00927.x
4. Allen-Wardell, G., Bernhardt, P., Bitner, R., Burquez, A., Buchmann, S., Cane, J., Cox, P.A., Dalton, V., Feinsinger, P., Ingram, M., Inouye, D., Jones, E., Kennedy, K., Kevan, P., Koopowitz, H., Medellin, R., Medellin-Morales, S., Nabhan, P., Pavlik, B., Tepedino, V., Torchio, P., Walker, S. (1998): The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology,* 12: 8-17. https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1998.97154.x
5. Anderson, B., Johnson, S. D. (2006): The effects of floral mimics and models on each other's fitness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences,* 273: 969–974. https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3401
6. Arnold, S.E.J., Faruq, S., Savolainen, V., McOwan, P.W., Chittka, L (2010): FReD: The Floral Reflectance Database — A Web Portal for Analyses of Flower Colour. *PLoS ONE,* 5(12): e14287. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014287
7. Bagella, S., Satta, A., Floris, I., Caria, M.C., Rossetti, I., Podani, J. (2013): Effects of plant community composition and flowering phenology on honeybee foraging in Mediterranean sylvo-pastoral systems. *Applied Vegetation Science,* 16: 688–697. https://doi.org/10.1111/avsc.12023
8. Batáry, P., Báldi, A., Sárospataki, M., Kohler, F., Verhulst, J., Knop, E., Hercog, F., Kleijn, D. (2010): Effect of conservation management on bees and insect-pollinated grassland plant communities in three European countries. *Agriculture, Ecosystems és Environment,* 136(1): 35–39. https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.11.004
9. Bateman, R.M., Molnar, A.V., Sramkó, G. (2017): In situ morphometric survey elucidates the evolutionary systematics of the Eurasian *Himantoglossum* clade (Orchidaceae: Orchidinae). *PeerJ,* 5:e2893; https://doi.org/10.7717/peerj.2893

10. Bateman, R.M., Rudall, P.J., Hawkins, J.A., Sramkó, G. (2013): Morphometric, molecular, ontogenetic and demographic observations on selected populations of the Lizard Orchid, *Himantoglossum hircinum*. *New Journal of Botany* 3: 122–140 https://doi.org/10.1179/2042349713Y.0000000025.
11. Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. és Walker S. (2015): Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software,* 67(1), 1-48. https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01.
12. Beekman, M., Ratnieks, F.L.W. (2000): Long-range foraging by the honey-bee, *Apis mellifera* L. *Functional Ecology,* 14: 490-496. https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2000.00443.x
13. Bell, J.M., Karron, J.D., Mitchell, R.J. (2005): Interspecific competition for pollination lowers seed production and outcrossing in Mimulus ringens. *Ecology,* 86: 762–771.
14. Berger, L. (2004): Observations sur le comportement da quelques pollinisateurs d'orchidées (3e partie). *L'Orchidophile,* 160: 19-35.
15. Berger, L. (2005): Quelques interrogations sur la pollinisation des *Dactylorhiza*. Bull. SFO – *Rhône-Alpes,* 12: 23-22.
16. Berger, L. (2009): La pollinisation du genre *Nigritella* (L.C.M. Richard). *Journal Europäischer Orchideen,* 41: 411-432.
17. Biesmeijer, J.C., Roberts, S.P.M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A.P., Potts, S.G., Kleukers, R., Thomas, C.D., Settele, J., Kunin, W.E. (2006): Parallel declines in pollinators and insect-pollinated Plants in Britain and the Netherlands. *Science,* 313: 351-354. https://doi.org/10.1126/science.1127863
18. Biró, É., Bódis, J. (2015): Sallangvirág (*Himantoglossum*) fajok virágzás-fenológiája és elterjedési mintázata. *Kitaibelia,* 20 (1): 157–167.
19. Biró, É., Bódis, J., Nagy, T., Tökölyi, J., Molnár, V. A. (2015): Honeybee (*Apis mellifera*) mediated increased reproductive success of a rare deceptive orchid. *Applied Ecology and Environmental Research,* 13: 181-192. http://dx.doi.org/10.15666/aeer/1301_181192
20. Blinova, I.V. (2012): Intra- and Interspecific Morphological Variation of Some European Terrestrial Orchids along a Latitudinal Gradient. *Russian Journal of Ecology,* 43 (2): 111–116. http://dx.doi.org/10.1134/S1067413612020051
21. Bódis, J. (2010): *Himantoglossum adriaticum* populációk dinamikája: demográfiai és életmenet jellemzők [Variaton of demography and life history characteristics in *Himantoglossum adriaticum* populations](in Hungarian). – PhD Theses. Biológiai Doktoriskola, Pécsi Tudományegyetem, Pécs.

22. Bódis, J. (2017): Az adriai sallangvirág *(Himantoglossum adriaticum*) magyarországi állományai és lelőhelyeik tájhasználatának története [Hungarian localities of *Himantoglossum adriaticum* and its landuse history] *Kitaibelia,* 22(1): 84–94. http://dx.doi.org/10.17542/kit.22.84
23. Bódis, J., Biró, É., Nagy, T., Menyhárt, L. (2014): Kell-e aggódnunk a hazai adriai sallangvirág (*Himantoglossum adriaticum*) állományokért? – In: Lengyel Szabolcs (szerk.): *IX. Magyar Természetvédelmi Biológiai Konferencia „Tudományoktól a döntéshozatalig" Absztrakt-kötet.* Szegedi Tudományegyetem, József Attila Tanulmányi és Információs Központ, 2014.11.20-23., Szeged p. 42.
24. Bódis, J., Biró, É., Nagy, T., Takács, A., Sramkó, G., Gilián, L.,Illyés, Z.,Tökölyi, J.,Lukács, B. A., Csábi, M., Molnár V., A. (2019): *Biological flora of Central Europe Himantoglossum adriaticum* H. Baumann. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics,*40: 1-17. ISSN 1433-8319 https://doi.org/10.1016/j.ppees.2019.125461
25. Bódis, J., Molnár, E. (2009): Long-term monitoring of *Himantoglossum adriaticum* H. Baumann population in Keszthely Hills, Hungary. *Natura Somogyiensis,* 15: 27-40.
26. Bournérias, M., Prat, D. (2005): Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg. 2e édition. – Biotope, Mèze. 504 pp.
27. Bölöni, J., Molnár, Zs., Kun, A. (szerk.) (2011): *Magyarország élőhelyei. A hazai vegetációtípusok leírása és határozója.* ÁNÉR 2011. – MTA ÖBKI, pp. 441.
28. Brittain, C., Potts, S. G. (2011): The potential impacts of insecticides on the life-history traits of bees and the consequences for pollination. *Basic and Applied Ecology,* 12: 321-331. https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.12.004
29. Brown, M.J., Paxton, R.J. (2009): The conservation of bees: a global perspective. *Apidologie,* 40(3): 410-416.
30. Brzosko, E. (2003): The dynamics of island populations of *Platanthera bifolia* in the Biebrza National Park (NE Poland). *Annales Botanici Fennici,* 40: 243–253.
31. Calvo, R.N. (1990): Inflorescence size and fruit distribution among individuals in three orchid species. *American Journal of Botany,* 77: 1378–1381. https://doi.org/10.2307/2444598
32. Carey, P. D., Farrell, L. és Stewart, N. F. (2002): The sudden increase in the abundance of *Himantoglossum hircinum* in England in the past decade and what has caused it. – In: Kindlmann, P., Willems, J. és Whigham, D. F. (eds): *Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations.* Backhuys Publishers, Leiden, pp. 187–208.

33. Claessens, J., Kleynen, J. (2011): The flower of the European orchid. Form and function. Claessens és Kleynen, Geuelle. 440 pp.
34. Claessens, J., Kleynen, J. (2013): Honigbienen (*Apis mellifera*) als Bestäuber von Goodyera repens. *Journal Europäischer Orchideen,* 45(1): 133-138.
35. Conti, F, Manzi A., Pedrotti F. (1997): Liste rosse regionali delle piante d'Italia. – WWF/Società Botanica Italiana, Camerino.
36. Cozzolino, S., Widmer, A. (2005): Orchid diversity: an evolutionary consequence of deception? *Trends in Ecology & Evolution,* 20(9):487–494 https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.06.004
37. Cribb, P.J., Kell, S.P., Dixon, K.W., Barrett, R.L. (2003): Orchid conservation: a global perspective. In: Dixon, K.W., Kell, S.P., Barrett, R.L., Cribb, P.J. (eds., 2003): *Orchid Conservation: a global perspective.* – Natural History Publications, Kota Kinabalu.
38. Dafni, A (1984): Mimicry and deception in pollination. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics,* 15: 259–278
39. Dafni, A. (1983): Pollination of *Orchis caspia*--a nectarless plant which deceives the pollinators of nectariferous species from other plant families. *The Journal of Ecology,* 467-474. https://doi.org/10.2307/2259728
40. Dafni, A. (1987): Pollination in Orchis and related genera: evolution from reward to deception. In: Arditti, J. (ed.): *Orchid biology: reviews and perspectives IV*. Cornell University Press, Ithaka (New York). 79-104 pp.
41. Dafni, A., Ivri, Y. (1979): Pollination ecology of, and hybridisation between, *Orchis coriophora* L. and *O. collina* Sol. ex Russ. (*Orchidaceae*) in Israel. *New Phytologist,* 83: 181–187. https://www.jstor.org/stable/2433759
42. Darwin, C. (1877): On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects. – J. Murray, London.
43. Delforge, P. (2006): Orchids of Europe, North Africa and Middle East. – AésC Black, London.
44. Dengler, J., Janišová, M., Török, P., Wellstein, C. (2014): Biodiversity of Palaearctic grasslands: a synthesis. *Agriculture, Ecosystems és Environment*182: 1–14 https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.12.015
45. Djordjević, V., Tsiftsis, S. (2020): Faculty of Biology, Patterns of distribution, abundance and composition of forest terrestrial orchids. – In: J.-M. Mérillon, H. Kodja (eds.): *Orchids Phytochemistry, Biology and Horticulture,* Reference Series in Phytochemistry, Springer Nature Switzerland AG https://doi.org/10.1007/978-3-030-11257-8_4-1

46. Donald, P.F., Green, R.E., Heath, M.F. (2001): Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268, 25–29. https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1325
47. Dorland, E., Willems, J.H. (2002): Light climate and plant performance of O*phrys insectifera*: a 4-year field experiment in The Netherlands 1998–2001. In: Kindlmann, P., Willems, J.H., Whigham, D.F. (eds): *Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations*. Backhuys Publishers, Leiden, pp 225–238
48. Dostalova, A., Montagnani, C., Hodálová, I., Jogan, N., Király, G., Ferakova, V. és Bernhardt, K.G. (2011): *Himantoglossum adriaticum*. – In: IUCN 2013. *IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2.* www.iucnredlist.org. (Downloaded on 16 December 2013.)
49. Dressler, R. L. (1993): Phylogeny and classification of the orchid family. – Cambridge University Press, Cambridge.
50. Duelli, P., Obrist, M.K. (1998): In search of the best correlates for local organismal biodiversity in cultivated areas. *Biodiversity és Conservation,* 7: 297–309. https://doi.org/10.1023/A:1008873510817
51. Duffy, K.J., Stout, J.C. (2011): Effects of conspecific and heterospecific floral density on the pollination of two related rewarding orchids. *Plant Ecology*, 212: 1397-1406.
52. Eliáš, P. jun., Dítě, D., Kliment, J., Hrivnák, R., Feráková, V., (2015): Red list of ferns and 917 flowering plants of Slovakia, 5th edition (October 2014). *Biologia*, 70: 218–228.
53. Eriksson, O., Cousins, S.A., Bruun, H.H. (2002): Land-use history and fragmentation of traditionally managed grasslands in Scandinavia. *Journal of Vegetation Science*, 13, 743–748. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02102.x
54. Fantinato, E., Del Vecchio, S., Baltieri, M., Fabris, B., Buffa, G. (2017) Are food-deceptive orchid species really functionally specialized for pollinators? *Ecological Research*, 32: 951–959. http://dx.doi.org/10.1007/s11284-017-1501-0
55. Farrell L. (1985): *Orchis militaris* L. Biological Flora of the British Isles. *Journal of Ecology*, 73:1041-1053.
56. Fay, M.F., Chase, M.W. (2009): Orchid biology – from Linnaeus via Darwin to the 21st century. *Annals of Botany* 104: 359–364. http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcp190
57. Fekete, R., Nagy, T, Bódis, J., Biró, É., Löki, V., Süveges, K., Takács, A., Tökölyi, J., Molnár, V. A. (2017): Roadside verges as habitats for endangered lizard-orchids (*Himantoglossum* spp.): Ecological traps or refuges? *Science of the Total Environment*, 607–608: 1001–1008. http://dx.doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.07.037

58. Féon, V.L., Burel, F, Chifflet, R., Henry, M., Ricroch, A., Vaissičre, B.E., Baudry, J. (2013): Solitary bee abundance and species richness in dynamic agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems és Environment,* 166: 94-101. https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.06.020
59. Ferdy, J.B., Austerlitz, F., Moret, J., Gouyon, P.H., és Godelle, B. (1999): Pollinator-induced density dependence in deceptive species. *Oikos,* 549-560. http://dx.doi.org/10.2307/3546819
60. Frisch, K. von (1965): Tanzsprache und Orientierung der Bienen. – Springer, Berlin Heidelberg, New York.
61. Gardiner, T., Vaughan, A. (2009): Scrub clearance and soil disturbance increases bee orchid *Ophrys apifera* frequency in calcareous grassland at Norton Heath roadside verge, Essex, England. *Conservation Evidence,* 6: 39.
62. Ghazoul, J. (2006): Floral diversity and the facilitation of pollination. *Journal of Ecology,* 94: 295–304. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01098.x
63. Gigord, L.D.B., Macnair, M.R., Stritesky, M., Smithson, A. (2002): The potential for floral mimicry in a rewardless orchids: an experimental study. *Proceedings of the Royal Society of London series B,* 269: 1389–1395. https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2018
64. Gill, D.E. (1989): Fruiting failure, pollinator inefficiency, and speciation in orchids. – In: Otte, D., Endler, J.A. (eds.) *Speciation and Its Consequences*. Sinauer Associetes, Sunderland, MA, pp. 458–481.
65. Godfrey, M.J. (1933): Monograph & Iconography of Native British Orchidaceae. – Cambridge University Press, Cambridge. 259 pp.
66. Götsch, M. (2019): Reproduktionserfolg und Fortpflanzungssystem der Adriatischen Riemenzunge (*Himantoglossum adriaticum*). Masterarbeit. – Universität für Bodenkultur, Wien
67. Grindeland, J.M., Sletvold, N., Ims, R.A. (2005): Effects of floral display size and plant density on pollinator visitation rate in a natural population of *Digitalis purpurea*. *Functional Ecology*, 19: 383–390. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.00988.x
68. Grulich, V. (2012): Red List of vascular plants of the Czech Republic. Preslia 84: 631–645.
69. Gumbert, A., Kunze, J. (2001): Colour similarity to rewarding model plants affects pollination in a food deceptive orchid, *Orchis boryi*. *Biological Journal of the Linnean Society*, *72*(3), 419-433. https://doi.org/10.1006/bijl.2000.0510
70. Harder, L.D., Johnson, S. D. (2008): Function and evolution of aggregated pollen in angiosperms. *International Journal of Plant Sciences,* 169: 59-78.

71. Hegland, S.J. (2014): Floral neighbourhood effects on pollination success in red clover are scale-dependent. *Functional ecology*, *28*(3), 561-568. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12223

72. Hegland, S.J., Grytnes, J.-A., Totland, Ø. (2009): The relative importance of positive and negative interactions for pollinator attraction in a plant community. *Ecological Research,* 24: 929–936. https://doi.org/10.1007/s11284-008-0572-3

73. Henneresse, T., Wesselingh, R., A.,Tyteca, D. (2017): Effects of floral display, conspecific density and rewarding species on fruit set in the deceptive orchid *Orchis militaris* (Orchidaceae). *Plant Ecology and Evolution,* 150(3): 279-292 https://doi.org/10.5091/plecevo.2017.1313

74. Hulshof, C., Violle, C., Spasojevic, M.J., McGill, B., Damschen, E., Harrison, S., Enquist, B.J. (2013): Intra-specific and inter-specific variation in specific leaf area reveal the importance of abiotic and biotic drivers of species diversity across elevation and latitude. *Journal of Vegetation Science,* 24 (5): 921–931. http://dx.doi.org/10.1111/jvs.12041

75. Internicola, A.I., Juillet, N., Smithson, A., Gigord, L.D. (2006): Experimental investigation of the effect of spatial aggregation on reproductive success in a rewardless orchid. *Oecologia*, 150(3): 435-441.

76. Internicola, A.I., Page, P.A., Bernasconi, G., Gigord, L.D. (2007): Competition for pollinator visitation between deceptive and rewarding artificial inflorescences: an experimental test of the effects of floral colour similarity and spatial mingling. *Functional Ecology*: 21(5), 864-872.

77. Jacquemyn, H., Brys R. (2010): Temporal and spatial variation in flower and fruit production in a food-deceptive orchid: a five year study. *Plant Biology,* 12: 145-153. http://dx.doi.org/10.1111/j.1438-8677.2009.00217.x.

78. Jacquemyn, H., Brys, R., Hermy, M. (2002): Flower and fruit production in small populations of *Orchis purpurea* and implications for management. – In: Kindlmann, P., Willems, J. és Whigham, D. F. (eds): *Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations.* Backhuys Publishers, Leiden, pp. 67–84.

79. Jacquemyn, H., Brys, R., Honnay, O., Hermy, M. (2008): Effects of coppicing on demographic structure, fruit and seed set in *Orchis mascula. Basic and Applied Ecology*, *9*(4), 392-400. https://doi.org/10.1016/j.baae.2007.05.002

80. Jacquemyn, H., Brys, R., Honnay, O., Hutchings, M. J. (2009): Biological Flora of the British Isles: *Orchis mascula* (L.) L. *Journal of ecology*, *97*(2), 360-377. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01473.x

81. Jacquemyn, H., Brys, R., Jongejans, E. (2010): Size-dependent flowering and costs of reproduction affect population dynamics in a tuberous perennial woodland orchid. *Journal of Ecology*, 98:1204–1215. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01697.x
82. Jacquemyn, H., Duffy, K.J., Sellose, M.A. (2017): Biogeography of orchid mycorrhizas. – In: Tedersoo, L. (ed): *Biogeography of Mycorrhizal Symbiosis*, Ecological Studies 230. Springer International Publishing AG, pp. 159-177.
83. Janišová, M., Bartha, S., Kiehl, K., Dengler, J. (2011): Advances in the conservation of dry grasslands: introduction to contributions from the seventh European dry grassland meeting. *Plant Biosystems*, 145:507–513 https://doi.org/10.1080/11263504.2011.603895
84. Jersáková, J., Johnson, S.D., Kindlmann, P. (2006): Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biological Reviews*, 81: 219–235. https://doi.org/10.1017/S1464793105006986
85. Johnson, S. D., Nilsson, L. A. (1999): Pollen carryover, geitonogamy, and the evolution of deceptive pollination systems in orchids. *Ecology*, *80*(8): 2607-2619. https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[2607:PCGATE]2.0.CO;2
86. Johnson, S.D., Peter, C.I., Agren, J. (2004): The effects of nectar addition on pollen removal and geitonogamy in the non-rewarding orchid *Anacamptis morio*. *Proceedings of the Royal Society London B*, 271: 803–809. https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2659
87. Johnson, S.D., Peter, C.I., Nilsson, L.A., Ågren, J. (2003): Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding magnet plants. *Ecology*, *84*(11): 2919-2927. https://doi.org/10.1890/02-0471
88. Juillet, N., Gonzalez, M.A., Page, P.A., Gigord, L.D.B. (2007): Pollination of the European food-deceptive *Traunsteinera globosa* (Orchidaceae): the importance of nectar-producing neighbouring plants. *Plant Systematics and Evolution*, *265*(1-2): 123-129.
89. Juillet, N., Salzmann, C.C., Scopece, G. (2011): Does facilitating pollinator learning impede deceptive orchid attractiveness? A multi-approach test of avoidance learning. *Plant Biology*, 13: 570–575. https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2010.00421.x
90. Kearns, C.A, Inouye, D.W. (1997): Pollinators, flowering plants, and conservation biology. *Bioscience*, 47: 297–306 https://doi.org/10.2307/1313191
91. Kearns, C.A., Inouye, D.W., Waser, N.M. (1998): Endangered mutualisms: the conservation of plant–pollinator interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 29: 83–112. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.83
92. Kindlmann, P., Jersáková, J. (2006). Effect of floral display on reproductive success in terrestrial orchids. *Folia Geobotanica*, 1(1): 47-60. http://dx.doi.org/10.1007/BF02805261

93. Király, G. (szerk.) (2007): *Vörös Lista. A magyarországi edényes flóra veszélyeztetett fajai*. – Saját kiadás, Sopron, 73 pp.

94. Király, G. (szerk.) (2009): *Új magyar füvészkönyv. Magyarország hajtásos növényei. Határozókulcsok*. – Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság, Jósvafő

95. Király, G., Mesterházy, A. (2005): Az adriai sallangvirág (*Himantoglossum adriaticum* H. Baumann) újrafelfededezése a Kőszegi-hegységben. *Kitaibelia,* 10: 197.

96. Kleijn, D., Kohler, F., Báldi, A., Batáry, P., Concepcion, E.D., Clogh, Y., Diaz, M., Gabriel, D. Holzschuh, A., Knop, E., Kovács, A., Marshall, E.J.P., Tscharntke, T., Verhulst, J. (2009): On the relationship between farmland biodiversity and land-use intensity in Europe. *Proceedings of the Royal Society B - Biological Sciences,* 276: 903-909. https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1509

97. Klein, A.M., Vaissiere, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Tscharntke T. (2007): Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B - Biological Sciences,* 274: 303–313. https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721

98. Koh, L.P., Dunn, R.R. Sodhi, N.S., Colwell, R.K., Proctor, H. C., Smith, V. S. (2004): Species Coextinctions and the Biodiversity Crisis. *Science,* 305(5690): 1632-1634. https://doi.org/10.1126/science.1101101

99. Krauss, J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R.K., Helm, A., Kuussaari, M., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Pöyry, J., Raatikainen, K.M., Sang, A., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., Steffan-Dewenter, I. (2010): Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecology Letters,* 13: 597–605. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01457.x

100. Kremen, C., Williams, N.M., Aizen, M.A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S.G., Roulston, T., Steffan-Dewenter, I., Vázquez, D.P., Winfree, R., Adams, L., Crone, E.E., Greenleaf, S.S., Keitt, T.H., Klein, A.M., Regetz, J., Ricketts, T.H. (2007): Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters,* 10: 299–314. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01018.x

101. Kremen, C., Williams, N.M., Bugg, R.L., Fay, J.P., Thorp, R.W. (2004): The area requirements of an ecosystem service: crop pollination by native bee communities in California. *Ecology Letters,* 7(11): 1109-1119. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00662.x

102. Kull, T. (2002): Population dynamics of north temperate orchids. – In: Kull, T. és Arditti, J. (eds): *Orchid biology: reviews and perspectives, VIII.* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 139–165. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.046
103. Kull, T., Hutchings, M.J. (2006): A comparative analysis of decline in the distribution ranges of orchid species in Estonia and the United Kingdom. *Biological Conservation*, 129: 31-39. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.046
104. Lammi, A., Kuitunen, M. (1995): Deceptive pollination of *Dactylorhiza incarnata*: an experimental test of the magnet species hypothesis. *Oecologia*, 101(4): 500-503.
105. Larson, R.J., Larson, K.S. (1987): Observations on the pollination biology of *Spiranthes romanzoffiana*. *Lindleyana* 2: 176–179.
106. MacDonald, D., Crabtree, J. R., Wiesinger, G., Dax, T., Stamou, N., Fleury, P., Lazpita, J.G., Gibon, A. (2000): Agricultural abandonment in mountain areas of Europe: environmental consequences and policy response. *Journal of Environmental Management*, 59: 47–69. https://doi.org/10.1006/jema.1999.0335
107. Machaka-Houri, N., Al-Zein, M.S., Westbury, D.B., Talhouk, S.N. (2012): Reproductive success of the rare endemic *Orchis galilaea* (Orchidaceae) in Lebanon. *Turkish Journal of Botany*, 36: 677-682. https://doi.org/10.3906/bot-1104-4
108. Mason, N.W.H., de Bello, F., Dolezal, J., Leps, J. (2011): Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities. *Journal of Ecology*, 99:788–796. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01801.x
109. Mattila, E., Kuitunen, M. T. (2000): Nutrient versus pollination limitation in Platanthera bifolia and *Dactylorhiza incarnata* (Orchidaceae). *Oikos*, 89(2): 360-366. https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.890217.x
110. Meekers, T., Honnay, O. (2011): Effects of habitat fragmentation on the reproductive success of the nectar-producing orchid *Gymnadenia conopsea* and the nectarless *Orchis mascula*. *Plant Ecology*, 212(11): 1791-1801.
111. Moeller, D.A. (2004): Facilitative interactions among plants via shared pollinators. *Ecology*, 85: 3289–3301. https://doi.org/10.1890/03-0810
112. Molnár V., A. (ed., 2011): *Magyarország orchideáinak atlasza.* – Kossuth Kiadó, Budapest. 504 pp.
113. Molnár V., A., Kreutz, C.A.J., Óvári, M., Sennikov, A.N., Bateman, R.M., Takács, A., Somlyay, L., Sramkó, G. (2012a): *Himantoglossum jankae* (Orchidaceae: Orchideae), a new name for a long-misnamed lizard orchid. *Phytotaxa*, 73: 8-12 https://doi.org/10.11646/phytotaxa.73.1.2

114. Molnár V., A., Tökölyi, J., Végvári, Zs., Sramkó, G., Sulyok, J., Barta, Z. (2012b): Pollination mode predicts phenological response to climate change in terrestrial orchids: a case study from central Europe. *Journal of Ecology,* 100: *1141–1152.* https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.02003.x

115. Molnár, V. A., Löki, V.,Takács, A., Schmidt, J., Tökölyi, J., Bódis, J., Sramkó, G. (2015): No evidence for historical declines in pollination success in Hungarian orchids. *Applied Ecology and Environmental Research,* 13(4):1097-1183 https://doi.org/10.15666/aeer/1304_10971108

116. Molnár, V.A., Sulyok, J., Vidéki, R. (1995): *Vadon élő orchideák.* – Kossuth Könyvkiadó, Budapest.

117. Müller, I. (1988): Vergleichende blütenökologische Untersuchungen an der Orchideengattung *Epipactis*. *Mitteilungsblatt AHO Baden-Württemberg,* 20: 701–803.

118. Neiland, M.R.M., Wilcock, C.C. (1998): Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae. *American Journal of Botany, 85*(12): 1657-1671.

119. Németh, F., Seregélyes, T. (1981): *Ne bántsd a virágot! Néhány ritkaság a hazai flórából.* OKTH-MTI, Budapest. 131 pp.

120. Newman, E., Anderson, B., Johnson, S.D. (2012): Flower colour adaptation in a mimetic orchid. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences,* 279: 2309–2313. https://doi.org/10.1098/rspb.2011.2375

121. Niketić, M., Tomović, G., Perić, R., Zlatković, B., Anačkov, G., Đorđević, V., Jogan, N., Radak, B., Duraki, Š., Stanković, M., Kuzmanović, N., Lakušić, D., Stevanović, V. (2018): Material on the Annotated Checklist of Vascular Flora of Serbia. Nomenclatural, taxonomic and floristic notes I. Bulletin of the Natural History Museum, 11: 101–180. https://doi.org/10.5937/bnhmb1811101N

122. Nilsson, L.A. (1980): The pollination ecology of *Dactylorhiza sambucina* (Orchidaceae). *Botaniska Notiser,* 133: 367–385.

123. Nilsson, L.A. (1981): The pollination ecology of *Listera ovata* (Orchidaceae). *Nordic Journal of Botany,* 1: 461–480.

124. Nilsson, L.A. (1992): Orchid pollination biology. *Trends in Ecology and Evolution,* 7: 255–259.

125. O'Connell, L.M., Johnston, M.O. (1998): Male and female pollination success in a deceptive orchid, a selection study. *Ecology,* 79: 1246–1260.

126. Ogilvie, J.E., Thomson, J.D. (2016): Site fidelity by bees drives pollination facilitation in sequentially blooming plant species. *Ecology,* 97: 1442–1451. https://doi.org/10.1890/15-0903.1

127. Øien, D-I., Moen, A. (2002): Flowering and survival of *Dactylorhiza lapponica* and *Gymnadenia conopsea* on the Solendet Nature Reserve, Central Norway. – In: Kindlmann, P., Willems, J. és Whigham, D. F. (eds): *Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations.* Backhuys Publishers, Leiden, pp. 3–22.
128. Ollason, J.G., Ren, N. (2002): Taking the rough with the smooth: foraging for particulate food in continuous time. *Theoretical Population Biology,* 62: 313–327 https://doi.org/10.1016/s0040-5809(02)00003-5
129. Oprea, A., (2005): Lista critică a plantelor vasculare din România, Edit. Univ. „Al. I. Cuza", Iaşi.
130. Óvári, M. (2017): A *Himantoglossum adriaticum* Baumann a Kelet-Zalai-dombságban. *Kitaibelia,* 22 (2): 297–303. http://dx.doi.org/10.17542/kit.22.297
131. Pálfy, A., Báldi, A., Kovács, A. (2009): Méhek fajszámának és abundanciájának eloszlása három különböző mezőgazdasági kultúra szegélyében. *Természetvédelmi közlemények,* 15: 269-279.
132. Paulus, H.F. (2005): Zur Bestäubungbiologie der Orchideen. – In: AHO (ed.): *Die Orchideen Deutschlands.* Verlag des Arbeitskreise Heimische Orchideen Deutschlands, Uhlstäst-Kirchhasel. pp. 98-140.
133. Pecoraro, L., Girlanda, M., Kull, T., Perini, C., Perotto, S., (2013): Fungi from the roots of the terrestrial photosynthetic orchid Himantoglossum adriaticum. *Plant Ecology and Evolution,* 146: 145–152. https://doi.org/10.5091/plecevo.2013.782
134. Peisl, P., Forster, J. (1975): Zur Bestäubungsbiologie des Knabenkrautes *Orchis coriophora* L. ssp. *fragrans. Die Orchidee,* 26: 172–173.
135. Pellegrino, G., Caimi, D., Noce, M. E., és Musacchio, A. (2005): Effects of local density and flower colour polymorphism on pollination and reproduction in the rewardless orchid Dactylorhiza sambucina (L.) Soó. *Plant Systematics and Evolution, 251*(2-4): 119-129.
136. Petanidou, T., Duffy, K. J., Karatza, A., Kantsa, A. (2013): Reduced fecundity in large populations of a Mediterranean orchid - Evidence for pollinator limitation. *Basic and Applied Ecology,* 14: 36-43. https://doi.org/10.1016/j.baae.2012.11.007
137. Peter, C.I., Johnson, S.D. (2008): Mimics and magnets: the importance of color and ecological facilitation in floral deception. *Ecology,* 89: 1583-1595. https://doi.org/10.1890/07-1098.1
138. Peter, C.I., Johnson, S.D. (2013): Generalized food deception: colour signals and efficient pollen transfer in bee-pollinated species of *Eulophia* (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society,* 171(4): 713-729. https://doi.org/10.1111/boj.12028

139. Petrova, A., Vladimirov, V. (szerk.) (2009.): Red List of Bulgarian vascular plants, *Phytologia Balcanica,* 15 (1): 63–94.
140. Pfeifer, M., Heinrich, W. és Jetschke, G. (2006a): Climate, size and flowering history determine flowering pattern of an orchid. *Botanical Journal of the Linnean Society,* 151: 511–526. http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8339.2006.00539.x
141. Pfeifer, M., Jetschke, G. (2006): Influence of geographical isolation on genetic diversity of *Himantoglossum hircinum* (Orchidaceae) *Folia Geobotanica*, 41: 3-20, 2006
142. Pfeifer, M., Passalacqua, N.G., Bartram, S., Schatz, B., Croce, A., Carey, P.D., Kraudelt, H., Jeltsch, F. (2010): Conservation priorities differ at opposing species borders of a European orchid. *Biological Conservation,* 143: 2207-2220. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.06.005
143. Pfeifer, M., Wiegand, K., Heinrich, W., Jetschke, G. (2006b): Long-term demographic fluctuations in an orchid species driven by weather: implications for conservation planning. *Journal of Applied Ecology,* 43: 313–324. http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01148.x
144. Pierce, S., Belotti, J. (2011): The conservation of terrestrial orchids from the Alps to the Po plain of Lombardy, Albino (BG) and Galbiate (LC), Italy. Parco Orobie Bergamasche, CFA Regione Lombardia
145. Pierce, S., Ceriani, R., Villa, M., Cerabolini, B. (2006): Quantifying relative extinction risks and targeting intervention for the orchid flora of a natural park in the European prealps. *Conservation Biology,* 20(6):1804–1810. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00539.x
146. Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., Kunin, W.E. (2010): Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution,* 25: 345-353. https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007
147. Pridgeon, A. M., Cribb, P. L., – Chase, M.W., Rasmussen, F.N. (szerk.) (2005): Genera Orchidacearum 4. Epidendroideae (Part one). – Oxford University Press, Oxford.
148. R Core Team (2013): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. http://www.R-project.org/
149. R Core Team (2017): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/.
150. Rasmussen, H. (1995): Terrestrial orchids from seed to mycotrophic plant. – Cambridge, UK: Cambridge University Press.
151. Ratchke, B. (1983): Competition and facilitation among plants for pollination. In: Real LA (ed.): *Pollination biology*. Academic Press, Inc., Orlando, FL, pp 305–329

152. Reinhard, H. R., Gölz, P., Peter, R., Wildermuth, H. (1991): Die Orchideen der Schweiz und angrenzender Gebiete. – Fotorotar, Egg 348 pp.
153. Roy, B.A., Widmer, A. (1999): Floral mimicry: a fascinating yet poorly understood phenomenon. *Trends in Plant Science,* 4:325–330 https://doi.org/10.1016/S1360-1385(99)01445-4
154. Rybka, V., Rybková, R., Pohlová, R. (2005): Plants of the Natura 2000 network in the Czech Republic. – Olumouc, Praha.
155. Sabat, A.M., Ackerman, J. D. (1996): Fruit set in a deceptive orchid: the effect of flowering phenology, display size, and local floral abundance. *American Journal of Botany*, 1181-1186. https://doi.org/10.2307/2446202
156. Sánchez-Bayo, F., Wyckhuys, K.A.G. (2019). Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation,* 232: 8–27. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020
157. Sándor, Zs. (2013): A *Himantoglossum adriaticum* szaporodásbiológiai vizsgálata. – Szakdolgozat, Keszthely, 34 pp.
158. Santiago, A., Herranz, J.M., Copete, E., Ferrandis, P. (2013): Speciesspecific environmental requirements to break seed dormancy: implications for selection of regeneration niches in three *Lonicera* (Caprifoliaceae) species. *Botany-Botanique,* 91: 225–233 https://doi.org/10.1139/cjb-2012-0169
159. Schlechter, R. (1927): Die Orchideen. In: *Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis*, Sunderbeih. A. 2nd edition. 1.
160. Sharrock, S., Jones, M. (2009): Conserving Europe's threatened plants. Progress towards target 8 of the global strategy for plant conservation. Botanic Gardens Conservation International, Richmond
161. Siemann, E., Tilman, D., Haarstad, J., Ritchie, M. (1998): Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. *American Society of Naturalists,* 152: 738–750. https://doi.org/10.1086/286204
162. Slaviero, A., Del Vecchio, S., Pierce, S., Fantinato, E., és Buffa, G. (2016): Plant community attributes affect dry grassland orchid establishment. *Plant Ecology,* 217 (12): 1533–1543. http://dx.doi.org/10.1007/s11258-016-0666-x
163. Sletvold, N., Agren, J. (2014): There is more to pollinator-mediated selection than pollen limitation. *Evolution,* 68: 1907–1918. https://doi.org/10.1111/evo.12405
164. Sletvold, N., Grindeland, J.M., Agren, J. (2013): Vegetation context influences the strength and targets of pollinator-mediated selection in a deceptive orchid. *Ecology,* 94:1236–1242. https://doi.org/10.1890/12-1840.1

165. Sletvold, N., Øien, D.I., Moen, A. (2010): Long-term influence of mowing on population dynamics in the rare orchid *Dactylorhiza lapponica*: the importance of recruitment and seed production. *Biological Conservation,* 143: 747–755. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.017
166. Sletvold, N., Trunschke, J., Smit, M., Verbeek, J., Agren, J. (2016): Strong pollinator-mediated selection for increased flower brightness and contrast in a deceptive orchid. *Evolution,* 70: 716-724. https://doi.org/10.1111/evo.12881
167. Smithson, A., Macnair, M.R. (1997): Negative frequencydependent selection by pollinators on artificial flowers without rewards. *Evolution,* 51: 715–723. https://doi.org/10.2307/2411148
168. Sramkó, G., Molnár V, A., Hawkins, J.A., Bateman, R.M. (2014): Molecular phylogenetics and evolution of the Eurasiatic orchid genus *Himantoglossum* s.l. *Annals of Botany* ,114: 1609-1626 https://doi.org/10.1093/aob/mcu179
169. Sramkó, G., Óvári, M., Yena, A.V., Sennikov, A.N., Somlyay, L., Bateman, R.M., Molnár V,A. (2012): Unravelling a century of misuse: typification of the name *Himantoglossum caprinum* (Orchidaceae: Orchideae). *Phytotaxa,* 66: 21-26.
170. Steffan-Dewenter, I. és Tscharntke, T. 2001 Succession of bee communities on fallows. Ecography, 24: 83–93. https://doi.org/10. 1034/j.1600-0587.2001.240110.x
171. Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T. (1999): Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia,* 121: 432-440.
172. Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T. (2000): Resource overlap and possible competition between honey bees and wild bees in central Europe. *Oecologia,* 122: 288-296.
173. Sugiura, N., Goubara, M., Kitamura, K.,Inoue, K. (2002): Bumblebee pollination of *Cypripedium macranthos* var. *rebunense* (Orchidaceae); a possible case of floral mimicry of *Pedicularis schistostegia* (Orobanchaceae). *Plant Systematics and Evolution, 235*(1): 189-195.
174. Sulyok, J. (2011): Mocsári sisakoskosbor és házi méh (*Apis mellifera*). In: Molnár V., A. (ed.): *Magyarország orchideáinak atlasza*. – Kossuth Kiadó, Budapest. p. 60.
175. Sulyok, J., Vidéki, R., Molnár V., A. (1998): Adatok a magyarországi *Himantoglossum* fajok ismeretéhez. *Kitaibelia,* 3(2): 223-229.
176. Swarts, N.D., Dixon, K.W. (2009): Terrestrial orchid conservation in the age of extinction. *Annals of Botany,* 104: 543-556. https://doi.org/10.1093/aob/mcp025
177. Tamm, C. (1991): Behaviour of some orchid populations in a changing environment. Observations on permanent plots, 1943-1990. – In: Wells, T. C. E. és Willems, J. H. (eds):

Population ecology of terrestrial orchids. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands, pp. 1–13.

178. Tastard, E., Ferdy J.B., Burrus, M., Thébaud, C., Andalo, C. (2012): Patterns of floral colour neighbourhood and their effects on female reproductive success in an *Antirrhinum* hybrid zone. *Journal of evolutionary biology,* 25(2), 388-399. https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02433.x
179. Teschner, W. (1980): Sippendifferenzierung und Bestäubung bei *Himantoglossum* Koch. – Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal 33: 104-116.
180. Toräng, P., Ehrlén, J., Ågren, J. (2006): Facilitation in an insect-pollinated herb with a floral display polymorphism. *Ecology,* 87: 2113–2117. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2113:FIAIHW]2.0.CO;2
181. Tóth, P. (2013): Magyar Méhészeti Nemzeti Program Környezetterhelési Monitoring vizsgálat 2012–2013. – Országos Magyar Méhészeti Egyesület.
182. Trčak, B., Erjavec, D., Jakopič, M., Javorič, A., 2006. Popis jadranske smrdljive kukavice (Himantoglossum adriaticum) s predlogom conacije Natura 2000 območja "Haloze – vinorodne" (SI3000117). (Projekt: "Zasnova conacij izbranih Natura 2000 območij" (7174201-01-01-0002) Phare čezmejno sodelovanje Slovenija-Avstrija 2003). (Monitoring program of *Himantoglossum adriaticum*). (in Slovenian)
183. Tremblay, R.L., Ackerman, J.D., Zimmerman, J.K., Calvo, R.N. (2005): Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. *Biological Journal of the Linnean Society,* 84(1): 1-54. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00400.x
184. Tsiftsis, S. (2016): Morphological variability of *Himantoglossum* s.s. (Orchidaceae). *Phytotaxa,* 245:17-30. https://doi.org/10.11646/phytotaxa.245.1.2
185. Tuomi, J., Lämsä, J., Wannas, L., Abeli, T., Jäkäläniemi, A. (2015): Pollinator Behaviour on a Food-Deceptive Orchid *Calypso bulbosa* and Coflowering Species. *The Scientific World Journal,* vol. 2015 https://doi.org/10.1155/2015/482161
186. Vallius, E. (2000): Position-dependent reproductive success of flowers in *Dactylorhiza maculata*. (Orchidaceae). *Functional Ecology,* 14: 573–579. https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2000.t01-1-00450.x
187. Vamosi, J.C., Moray, C.M., Garcha, N.K., Chamberlain, S.A., Mooers, A.Ø. (2014): Pollinators visit related plant species across 29 plant–pollinator networks. Ecology and Evolution, 4: 2303–2315. https://doi.org/10.1002/ece3.1051
188. Visscher, K.P., Seeley, T.D. (1982): Foraging strategy of honeybee colonies in a temperate deciduous forest. *Ecology,* 63: 1790-1801.

189. Vorobyev, M., Gumbert, A., Kunze, J., Giurfa, M., és Menzel, R. (1997). Flowers through insect eyes. *Israel Journal of Plant Sciences,* 45(2-3): 93-101 https://doi.org/10.1080/07929978.1997.10676676
190. Vöth, W. (1989a): Die Bestäuber von *Orchis papilionacea* L. (Orchidaceae). *Linzer Biologische Beitraege,* 21: 391-404.
191. Vöth, W. (1989b): Bestäubungsbiologische Beobachtungen an Orchis tridentata Scop. *Die Orchidee,* 43: 280-283.
192. Vöth, W. (1990): Effective und potentielle Bestäuber von Himantoglossum. *Mittelungblatt AHO Baden-Württemberg* ,22: 337-351.
193. Vöth, W. (1994): Bestäuber und Besucher der Blüten von Traunsteinera globosa (L.) Rchb., Orchidaceae, in Niederösterreich. *Linzer Biologische Beitraege,*26: 133-148.
194. Vöth, W. (1998): Orchis italica und die angetroffenen Insekten. *Die Orchidee,* 49: 219-221.
195. Vöth, W. (1999): Lebensgeschichte und Bestäuber der Orchideen am Beispiel von Niederösterreich. – Stapfia 65, Biologiezentrum, Oberösterreichisches Landesmuseum,Linz.
196. Vöth, W. (2000): Gymnadenia, Nigritella und ihre Bestäuber. *Journal Europäischer Orchideen,* 32: 547-573.
197. Wagenius, S. (2007): Scale dependence of reproductive failure in fragmented *Echinacea* populations. *Ecology*, 87, 931–941.
198. Waite, S., Hopkins, N.,, Hitchings, S. (1991): Levels of pollinia export, import and fruit set among plants of *Anacamptis pyramidalis, Dactylorhiza fuschii* and *Epipactis helleborine*. In: Wells, T.C.E., Willems, J.H. (eds.): *Population ecology of terrestrial orchids.* TheHague: SPB Academic Publishing
199. Waterman, R.J., Bidartondo, M.I. (2008): Deception above, deception below: linking pollination and mycorrhizal biology of orchids. *Journal of Experimental Botany,* 59 (5): 1085–1096. http://dx.doi.org/10.1093/jxb/erm366
200. Wells, T.C.E., Cox, R. (1991): Demographic and biological studies on *Ophrys apifera*: some results from a ten year study. – In: Wells, T. C. E. és Willems, J. H. (eds): *Population ecology of terrestrial orchids.* SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands, pp. 47–63.
201. Whigham, D.F., O'Neil, J. (1991): The dynamics of flowering and fruit production in two eastern North American terrestrial orchids, *Tipularia discolor* and *Liparis lilifoli*. – In: Wells, T. C. E. és Willems, J. H. (eds): *Population ecology of terrestrial orchids.* SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands, pp. 89–101.

202. Wiefelspütz, W. (1970): Über die Blütenbiologie der Gattung Epipactis. *Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal*,23: 53-69.

203. Willems, J.H., Boessenkool, K.P. (1999): Coppiced woodlands and their significance for herbaceous plant species conservation. *A spectrum of ecological studies*, 188-196.

204. Ye, Z.-M., Dai, W.-K., Jin, X.-F., Gituru, R.W., Wang, Q.-F., Yang, C.-F. (2014): Competition and facilitation among plants for pollination: can pollinator abundance shift the plant-plant interaction? *Plant Ecology*, 215: 3– 13. http://dx.doi.org/10.1007/s11258-013-0274-y

205. Young, A., Boyle, T., Brown, T. (1996): The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology és Evolution,* 11: 413–418.

206. Zadravec, V., Zadravec, M., Zadravec, M. (2014): Orchids of Vejalnica and Krc (Medvednica). Short communication. *Glasnik Hrvatskog botanickog društva,* 2: 4–12.

207. Zahariev, D. (2014): Favorable impact of roadinfrastructure on the distribution and abundance of populations of *Himantoglossum caprinum* (M. Bieb.) Spreng. in Shumensko plato Protected area (BG0000382) and Rishki prohod Protected area (BG0000149) from the European ecological network Natura 2000, ActaScientifica Naturalis, vol. 1, pp. 166–174

208. Zhang, C.H., Willis, C.G., Burghardt, L.T., Qi, W., Liu, K., Souza, P.R.M., Ma, Z., Du, G.Z. (2014): The community-level effect of light on germination timing in relation to seed mass: a source of regeneration niche differentiation. *New Phytologist* 204: 496–506 https://doi.org/10.1111/nph.12955

[1]: Országos Meteorológiai Szolgálat https://met.hu/eghajlat/magyarorszag_eghajlata/eghajlati_visszatekinto/elmult_evek_idojarasa/main.php?no=0ésful=csapadek

[2]: The Plant List (2013): Version 1.1. Published on the Internet; http://www.theplantlist.org/ (accessed 1st January). http://www.theplantlist.org/

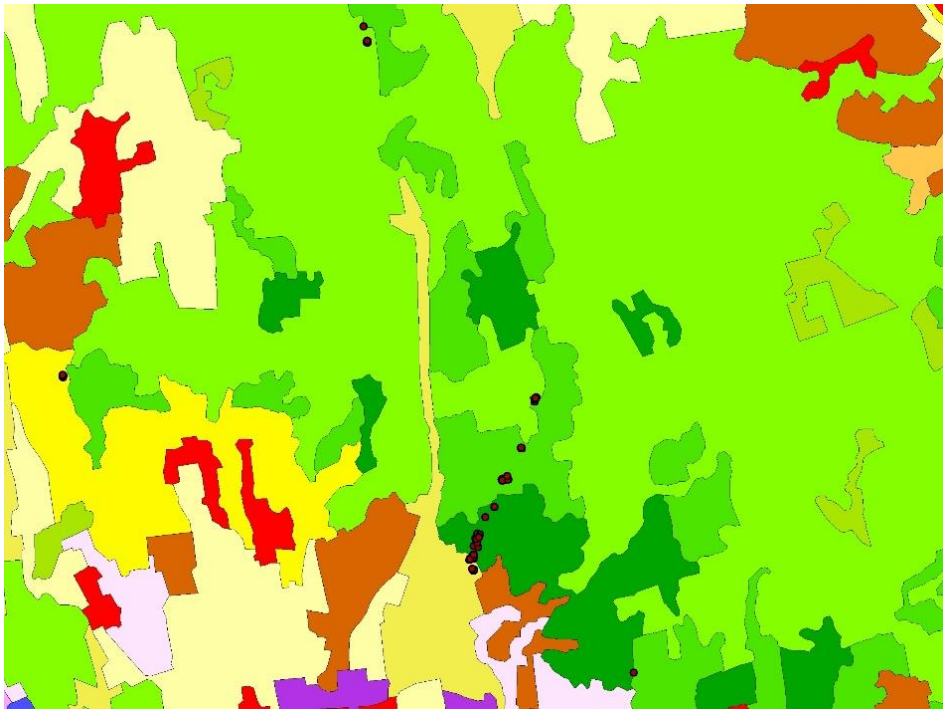
M2 Ábrák, táblázatok

1. **melléklet:** Az adriai sallangvirág állományok termésképzési sikerének évenkénti megoszlása

	Egyedszám	Átlag	Medián	Szórás	Min	Max
∑	**1903**	**31,400**	**25,000**	**27,9**	**0,000**	**100,000**
Keszthely	**329**	**18,500**	**11,765**	**20,2**	**0,000**	**84,483**
2013	34	9,300	5,887	10,4	0,000	39,394
2014	53	18,100	13,725	19,2	0,000	68,333
2015	76	27,400	18,184	25	0,000	84,483
2016	90	19,100	10,000	20,7	0,000	77,778
2017	76	13,400	10,714	14,4	0,000	51,807
Sümeg	**627**	**21,000**	**15,385**	**20,6**	**0,000**	**100,000**
2013	55	25,200	19,355	25,3	0,000	87,500
2014	179	24,300	22,581	19,7	0,000	84,444
2015	170	17,200	10,526	20,1	0,000	86,486
2016	135	20,200	12,000	21,8	0,000	100,000
2017	88	19,900	15,673	17,1	0,000	76,190
Kőszeg	**638**	**38,900**	**40,192**	**29,3**	**0,000**	**100,000**
2013	50	40,700	41,801	32,7	0,000	95,349
2014	171	36,300	38,462	29,1	0,000	93,333
2015	128	41,400	44,156	30,1	0,000	100,000
2016	142	25,300	19,097	23,5	0,000	72,500
2017	147	52,100	56,667	26,6	0,000	97,619
Nagytevel	**309**	**51,000**	**54,167**	**28,7**	**0,000**	**100,000**
2013	41	60,100	65,385	29,2	0,000	100,000
2014	81	57,800	65,625	27,2	0,000	100,000
2015	77	52,200	56,364	31,5	0,000	100,000
2016	68	42,200	42,262	27	0,000	95,000
2017	42	41,100	41,588	21,9	4,878	92,308

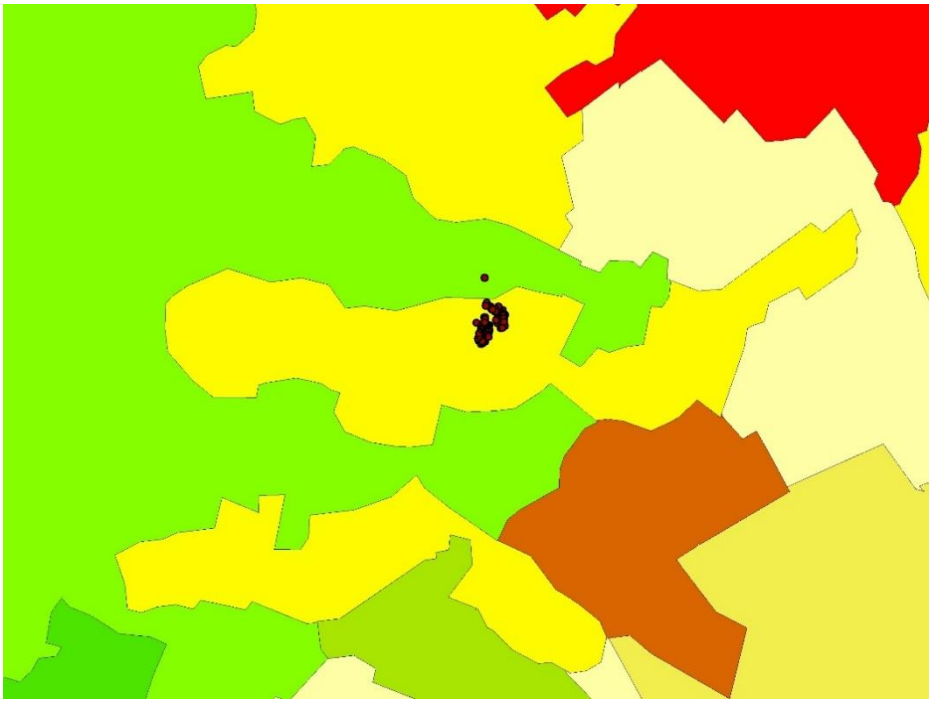
2-5. melléklet: Az adriai sallangvirág állományok CORINE felszínborítási adatai szerint.
A Corine felszínborítási térképek forrása: Copernicus Land Monitoring Service (https://land.copernicus.eu/)

Keszthely (M=1:60 000)

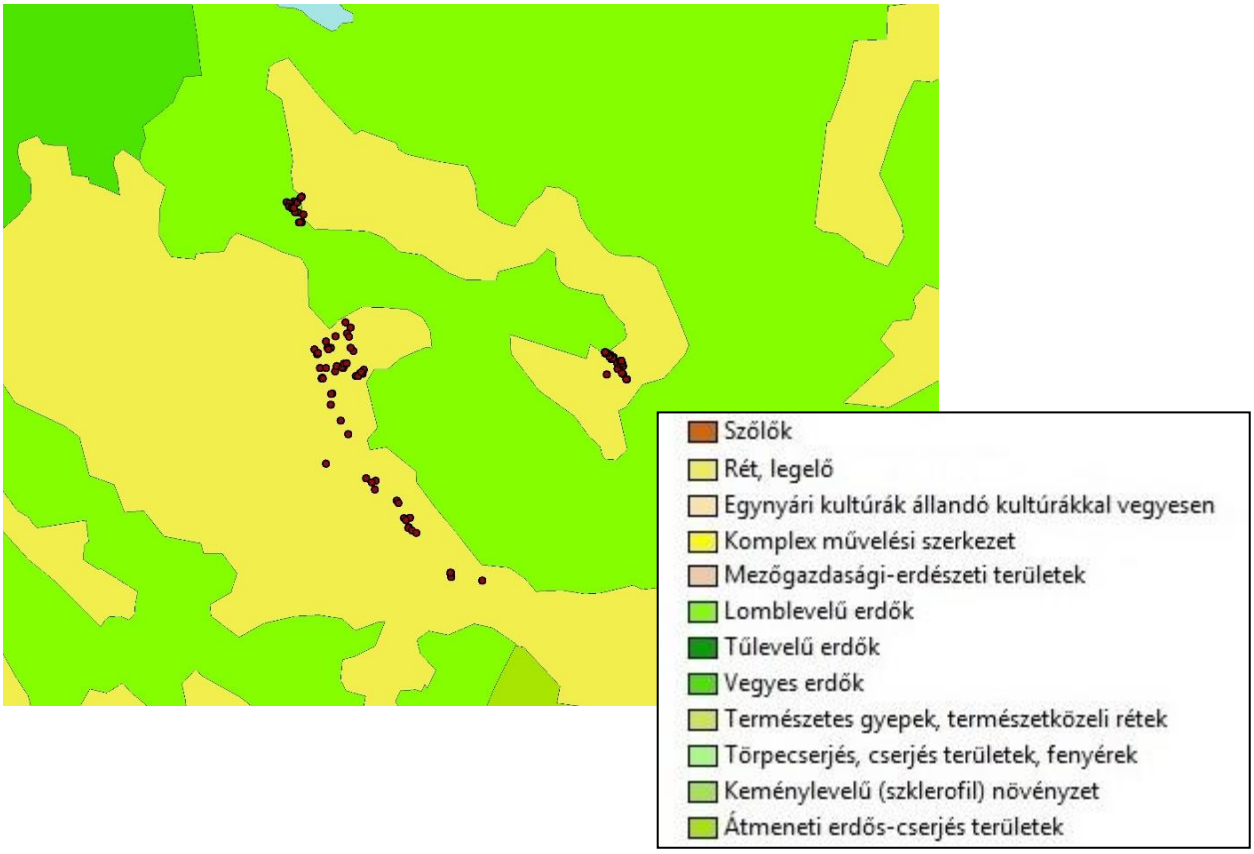


Sümeg (M=1:30 000)

Kőszeg (M=1:15 000)



Nagytevel (M=1:15 000)



6. melléklet: A sallangvirág taxonok körül előforduló nektártermeló növényfajok család és szín szerinti csoportosítása Arnold *et al.* (2010) alapján, valamint a megjelenő hajtások száma és relatív gyakorisága az egyes taxonok tekintetében

	Faj	Család	Méhek	Emberi szem	adr.	a_%	jan.	j_%	calc.	c_%	össz	össz_%
1	*Acanthus cf spinosus*	Acanthaceae	kék-zöld	fehér-sárga	0	0	0	0	6	2,9	6	0,4
2	*Achillea millefolium* agg.	Asteraceae	kék-zöld	fehér	29	3	70	21,1	16	7,7	115	7,66
3	*Acinos arvensis*	Lamiaceae	kék	világos lila	46	4,8	74	22,4	25	12	145	9,65
4	*Agrimonia eupatoria*	Rosaceae	UV-zöld	sárga	37	3,8	4	1,2	18	8,6	59	3,93
5	*Ajuga reptans*	Lamiaceae	kék-zöld	fehér	0	0	0	0	2	1	2	0,13
6	*Ajuga genevensis*	Lamiaceae	UV-kék	világos lila	5	0,5	0	0	0	0	5	0,33
7	*Allium* sp. (*A. scorodoprasum, A. sphaerocephalon*)	Alliaceae	kék	világos lila	21	2,2	141	42,6	38	18,2	200	13,32
8	*Alyssum* sp. (*A. saxatile, A. monsanum)*	Brassicaceae	zöld	sárga	3	0,3	0	0	1	0,5	4	0,27
9	*Anagallis arvensis*	Primulaceae	kék	kék	3	0,3	0	0	2	1	5	0,33
10	*Anchusa officinalis*	Boraginaceae	UV-kék	kék	1	0,1	0	0	0	0	1	0,07
11	*Anthemis tinctoria*	Asteraceae	zöld	sárga	49	5,1	0	0	1	0,5	50	3,33
12	*Anthericum ramosum*	Anthericaceae	kék-zöld	fehér	0	0	23	6,9	0	0	23	1,53
13	*Anthyllis vulneraria*	Fabaceae	zöld	sárga	54	5,6	23	6,9	3	1,4	80	5,33
14	*Asperula cynanchica*	Rubiaceae	kék-zöld	fehér	14	1,5	120	36,3	6	2,9	140	9,32

15	*Astragalus onobrychis*	Fabaceae	kék	világos lila	10	1	0	0	2	1	12	0,8
16	*Bellis perennis*	Asteraceae	kék-zöld	fehér	3	0,3	0	0	3	1,4	6	0,4
17	*Berteroa incana*	Brassicaceae	kék-zöld	fehér	5	0,5	2	0,6	0	0	7	0,47
18	*Betonica officinalis*	Lamiaceae	kék	világos lila	0	0	1	0,3	0	0	1	0,07
19	*Blackstonia perfoliata*	Gentianaceae	zöld	sárga	18	1,9	0	0	0	0	18	1,2
20	*Buphthalmum salicifolium*	Asteraceae	UV-zöld	sárga	11	1,1	0	0	0	0	11	0,73
21	*Bupleorum* sp. (*B. affine, B. falcatum*)	Apiaceae	zöld	sárga	1	0,1	2	0,6	6	2,9	9	0,6
22	*Calaminta*	Lamiaceae	kék	világos lila	6	0,6	26	7,9	8	3,8	40	2,66
23	*Calystegia sepium*	Convolvulaceae	kék-zöld	fehér	2	0,2	0	0	4	1,9	6	0,4
24	*Camelina* sp.	Brassicaceae	kék-zöld	fehér	6	0,6	0	0	10	4,8	16	1,07
25	*Campanula* sp. (*C. rapunculus, C. patula, C. trachelium*)	Campanulaceae	UV-kék	kék	136	14,1	16	4,8	71	34	223	14,85
26	*Carduus acanthoides*	Asteraceae	UV-kék	világos lila	69	7,2	0	0	5	2,4	74	4,93
27	*Centaurea* sp. (*C. scabiosa, C. stoebe* s.lat.)	Asteraceae	kék	világos lila	32	3,3	35	10,6	9	4,3	76	5,06
28	*Cerinthe minor*	Boraginaceae	UV-zöld	sárga	30	3,1	0	0	0	0	30	2
29	*Chamecytisus* sp. (*C.* cf. *supinus, C. austriacus*)/ *Lembotropis nigricans*	Lamiaceae	zöld	sárga	21	2,2	81	24,5	41	19,6	143	9,52
30	*Chenopodium* sp.	Chenopodiaceae	zöld	zöld	0	0	0	0	4	1,9	4	0,27

31	*Cichorium intybus*	Asteraceae	kék	kék	0	0	0	0	21	10	21	1,4
32	*Clematis vitalba*	Ranunculaceae	kék-zöld	fehér	7	0,7	17	5,1	33	15,8	57	3,79
33	*Clinopodium vulgare*	Lamiaceae	kék	világos lila	2	0,2	8	2,4	62	29,7	72	4,79
34	*Colutea arborescens*	Fabaceae	UV-zöld	sárga	18	1,9	3	0,9	7	3,3	28	1,86
35	*Convolvulus arvensis*	Convolvulaceae	kék-zöld	rózsaszín	32	3,3	0	0	13	6,2	45	3
36	*Coronilla varia*	Fabaceae	kék-zöld	rózsaszín	105	10,9	22	6,6	31	14,8	158	10,52
37	*Crepis biennis*	Asteraceae	UV-zöld	sárga	34	3,5	27	8,2	12	5,7	73	4,86
38	*Cruciata* sp. (*C. laevipes, C. glabra*)	Rubiaceae	zöld	sárga	3	0,3	0	0	0	0	3	0,2
39	*Daucus carota*	Apiaceae	kék-zöld	fehér	3	0,3	0	0	1	0,5	4	0,27
40	*Dianthus* sp. (*D. pontederae, D. carthusianorum*)	Caryophyllaceae	kék	rózsaszín	122	12,7	98	29,6	37	17,7	257	17,11
41	*Dorycnium* cf. *herbaceum*	Fabaceae	kék-zöld	fehér	88	9,1	27	8,2	142	67,9	257	17,11
42	*Echium italicum*	Boraginaceae	UV-kék	fehér	0	0	0	0	6	2,9	6	0,4
43	*Echium vulgare*	Boraginaceae	UV-kék	kék	14	1,5	78	23,6	3	1,4	95	6,32
44	*Erigeron annus*	Asteraceae	kék-zöld	fehér	113	11,7	46	13,9	7	3,3	166	11,05
45	*Erysimum* sp. (*E. diffusum* agg., *E. odoratum*)	Brassicaceae	UV-zöld	sárga	70	7,3	0	0	5	2,4	75	4,99
46	*Euonymus europaeus*	Celastraceae	UV	fehér	2	0,2	0	0	0	0	2	0,13
47	*Euphorbia* sp. (*E. cyparissias, E.*	Euphorbiaceae	zöld	sárga	6	0,6	7	2,1	27	12,9	40	2,66

	helioscopia, E. epithymoides)											
48	*Falcaria vulgaris*	Apiaceae	kék-zöld	fehér	0	0	22	6,6	0	0	22	1,46
49	*Filipendula vulgaris*	Rosaceae	kék-zöld	fehér	60	6,2	0	0	0	0	60	3,99
50	*Fragaria* sp. (*F. vesca, F. viridis*)	Rosaceae	kék-zöld	fehér	5	0,5	0	0	0	0	5	0,33
51	*Fumana procumbens*	Cistaceae	UV-zöld	sárga	35	3,6	0	0	8	3,8	43	2,86
52	*Galium* sp.	Rubiaceae	kék	lila	0	0	0	0	23	11	23	1,53
53	*Galium mollugo*	Rubiaceae	kék-zöld	fehér	360	37,4	5	1,5	16	7,7	381	25,37
54	*Galium verum*	Rubiaceae	zöld	sárga	14	1,5	46	13,9	2	1	62	4,13
55	*Genista tinctoria/Genistella sagittalis*	Fabaceae	zöld	sárga	12	1,2	26	7,9	14	6,7	52	3,46
56	*Geranium columbinum*	Geraniaceae	UV-kék	rózsaszín	244	25,4	94	28,4	23	11	361	24,03
57	*Geum urbanum*	Rosaceae	UV-zöld	sárga	12	1,2	0	0	0	0	12	0,8
58	*Helianthemum ovatum*	Cistaceae	UV-zöld	sárga	123	12,8	88	26,6	28	13,4	239	15,91
59	*Hieracium* sp.	Asteraceae	zöld	sárga	50	5,2	0	0	10	4,8	60	3,99
60	*Hippocrepis comosa*	Fabaceae	zöld	sárga	95	9,9	1	0,3	14	6,7	110	7,32
61	*Hypericum perforatum*	Hypericaceae	UV-zöld	sárga	81	8,4	125	37,8	81	38,8	287	19,11
62	*Inula* sp. (*I. ensifolia, I. hirta*)	Asteraceae	UV-zöld	sárga	5	0,5	24	7,3	2	1	31	2,06

63	*Knautia* sp. (*K. arvesis, K. integrifolia*)	Dipsacaceae	kék-zöld	világos lila	63	6,5	0	0	9	4,3	72	4,79
64	*Lamium purpureum*	Lamiaceae	kék	rózsaszín	2	0,2	0	0	0	0	2	0,13
65	*Lapsana communis*	Asteraceae	zöld	sárga	6	0,6	0	0	4	1,9	10	0,67
66	*Lathyrus pratensis*	Fabaceae	zöld	sárga	6	0,6	0	0	0	0	6	0,4
67	*Lathyrus tuberosus*	Fabaceae	UV-kék	rózsaszín	40	4,2	3	0,9	19	9,1	62	4,13
68	*Leontodon hispidus*	Asteraceae	zöld	sárga	112	11,6	1	0,3	6	2,9	119	7,92
69	*Leucanthemum vulgare*	Asteraceae	kék-zöld	fehér	45	4,7	3	0,9	7	3,3	55	3,66
70	*Ligustrum vulgare*	Olaeaceae	kék-zöld	fehér	133	13,8	0	0	0	0	133	8,85
71	*Lilium martagon*	Liliaceae	kék	rózsaszín	1	0,1	0	0	0	0	1	0,07
72	*Linaria genistifolia*	Scrophulariaceae	kék-zöld	sárga	0	0	59	17,8	0	0	59	3,93
73	*Linum flavum*	Linaceae	UV-zöld	sárga	13	1,4	12	3,6	1	0,5	26	1,73
74	*Linum tenuifolium*	Linaceae	kék-zöld	fehér	41	4,3	0	0	0	0	41	2,73
75	*Lithospermum arvense*	Boraginaceae	kék-zöld	sárga	8	0,8	0	0	1	0,5	9	0,6
76	*Lotus corniculatus*	Fabaceae	zöld	sárga	291	30,2	5	1,5	49	23,4	345	22,97
77	*Lychnis coronaria*	Caryophyllaceae	kék	rózsaszín	0	0	0	0	12	5,7	12	0,8
78	*Lysimachia nummularia*	Primulaceae	zöld	sárga	2	0,2	0	0	6	2,9	8	0,53
79	*Malva sylvestris*	Malvaceae	kék	rózsaszín	2	0,2	0	0	0	0	2	0,13
80	*Matricaria recutita*	Asteraceae	kék-zöld	fehér	0	0	0	0	2	1	2	0,13

81	*Medicago* sp. (*M. minima, M. lupulina*)	Fabaceae	zöld	sárga	256	26,6	110	33,2	45	21,5	411	27,36
82	*Medicago falcata*	Fabaceae	zöld	sárga	37	3,8	0	0	2	1	39	2,6
83	*Medicago sativa*	Fabaceae	kék	rózsaszín	40	4,2	0	0	0	0	40	2,66
84	*Melamphyrum* sp. (*M. arvense, M. nemorosum*)	Scrophulariaceae	zöld	sárga	108	11,2	0	0	0	0	108	7,19
85	*Melandrium album*	Caryophyllaceae	kék-zöld	fehér	25	2,6	0	0	4	1,9	29	1,93
86	*Melilotus albus*	Fabaceae	kék-zöld	fehér	0	0	0	0	1	0,5	1	0,07
87	*Melilotus officinalis*	Fabaceae	zöld	sárga	12	1,2	1	0,3	9	4,3	22	1,46
88	*Muscari comosum*	Hyacinthaceae	kék	kék	32	3,3	0	0	3	1,4	35	2,33
89	*Mycelis muralis*	Asteraceae	zöld	sárga	12	1,2	0	0	25	12	37	2,46
90	*Myosotis ramosissima*	Boraginaceae	kék	kék	2	0,2	0	0	3	1,4	5	0,33
91	*Onobrychis arenaria*	Fabaceae	kék	rózsaszín	4	0,4	0	0	0	0	4	0,27
92	*Origanum vulgare*	Lamiaceae	kék	világos lila	0	0	51	15,4	33	15,8	84	5,59
93	*Orlaya grandiflora*	Apiaceae	kék-zöld	fehér	0	0	59	17,8	17	8,1	76	5,06
94	*Ornithogalum umbellatum*	Hyacinthaceae	UV-kék	fehér	49	5,1	0	0	1	0,5	50	3,33
95	*Orobanche* sp.	Orobanchaceae	kék-zöld	fehér	1	0,1	0	0	0	0	1	0,07
96	*Papaver rhoeas*	Papaveraceae	UV	piros	3	0,3	0	0	0	0	3	0,2
97	*Petrorhagia saxifraga*	Caryophyllaceae	kék-zöld	rózsaszín	22	2,3	0	0	40	19,1	62	4,13
98	*Peucedanum* sp. (*P.*	Apiaceae	kék-zöld	fehér	1	0,1	14	4,2	15	7,2	30	2

	oreoselinum, P. cervaria)											
99	*Picris hieracioides*	Asteraceae	zöld	sárga	10	1	3	0,9	56	26,8	69	4,59
100	*Polygala* sp. (*P. comosa, P. nicaeensis, P. vulgaris*)	Polygalaceae	kék	kék	210	21,8	9	2,7	14	6,7	233	15,51
101	*Potentilla* sp. (*P. reptans, P. arenaria*)	Rosaceae	UV-zöld	sárga	64	6,7	105	31,7	1	0,5	170	11,32
102	*Prunella laciniata*	Lamiaceae	kék-zöld	fehér	4	0,4	0	0	4	1,9	8	0,53
103	*Prunella vulgaris*	Lamiaceae	kék	kék	3	0,3	0	0	5	2,4	8	0,53
104	*Ranunculus* sp. (*R. acris, R. bulbosus*)	Ranunculaceae	UV-zöld	sárga	24	2,5	0	0	0	0	24	1,6
105	*Reseda lutea*	Resedaceae	kék-zöld	sárga	1	0,1	0	0	1	0,5	2	0,13
106	*Rhinanthus minor*	Scrophulariaceae	zöld	sárga	8	0,8	0	0	0	0	8	0,53
107	*Rosa canina*	Rosaceae	kék	rózsaszín	18	1,9	0	0	1	0,5	19	1,26
108	*Rubus caesius/ R. fruticosus* agg.	Rosaceae	kék-zöld	fehér	43	4,5	0	0	10	4,8	53	3,53
109	*Salvia* sp. (*S. pratensis, S. nemorosa, S. verticillata*)	Lamiaceae	kék	kék	252	26,2	29	8,8	3	1,4	284	18,91
110	*Sambucus ebulus*	Caprifoliaceae	kék-zöld	fehér	0	0	0	0	3	1,4	3	0,2
111	*Scabiosa ochroleuca*	Dipsacaceae	kék-zöld	sárga	32	3,3	20	6	2	1	54	3,6
112	*Scorzonera purpurea*	Asteraceae	UV-kék	világos lila	58	6	3	0,9	6	2,9	67	4,46
113	*Sedum* sp.	Crassulaceae	kék-zöld	fehér	0	0	0	0	12	5,7	12	0,8

114	*Sedum sexangulare*	Crassulaceae	zöld	sárga	50	5,2	88	26,6	22	10,5	160	10,65
115	*Seseli* sp.	Apiaceae	kék-zöld	fehér	0	0	1	0,3	0	0	1	0,07
116	*Silene* sp. (*S. vulgaris, S. nemoralis*)	Caryophyllaceae	kék-zöld	fehér	105	10,9	0	0	12	5,7	117	7,79
117	*Sonchus oleraceus*	Asteraceae	UV-zöld	sárga	69	7,2	3	0,9	0	0	72	4,79
118	*Stachys recta*	Lamiaceae	kék-zöld	fehér	32	3,3	155	46,8	19	9,1	206	13,72
119	*Stellaria holostea*	Caryophyllaceae	kék-zöld	fehér	2	0,2	0	0	10	4,8	12	0,8
120	*Teucrium chamaedrys*	Lamiaceae	kék	rózsaszín	77	8	236	71,3	76	36,4	389	25,9
121	*Thesium linophyllon*	Santalaceae	kék-zöld	fehér	34	3,5	4	1,2	17	8,1	55	3,66
122	*Thlaspi perfoliatum*	Brassicaceae	kék-zöld	fehér	6	0,6	0	0	0	0	6	0,4
123	*Thymus* sp. (*T. glabrescens, T. pulegoides*)	Lamiaceae	kék	világos lila	210	21,8	3	0,9	115	55	328	21,84
124	*Torilis arvensis*	Apiaceae	kék-zöld	fehér	1	0,1	97	29,3	19	9,1	117	7,79
125	*Tragopogon dubius*	Asteraceae	zöld	sárga	92	9,6	0	0	24	11,5	116	7,72
126	*Trifolium campestre*	Fabaceae	zöld	sárga	169	17,6	3	0,9	93	44,5	265	17,64
127	*Trifolium pratense*	Fabaceae	kék	rózsaszín	94	9,8	3	0,9	16	7,7	113	7,52
128	*Trifolium repens*	Fabaceae	kék-zöld	fehér	9	0,9	0	0	11	5,3	20	1,33
129	*Turritis glabra*	Brassicaceae	kék-zöld	fehér	6	0,6	0	0	1	0,5	7	0,47
130	*Verbascum* sp. (*V. chaixii subsp. austriacum, V.*	Scrophulariaceae	UV-zöld	sárga	11	1,1	9	2,7	12	5,7	32	2,13

	nigrum)											
131	*Verbena* sp.	Verbenaceae	kék-zöld	fehér	1	0,1	0	0	1	0,5	2	0,13
132	*Pseudolysimachion spicatum* s.l./ *Veronica* sp.	Scrophulariaceae	kék	kék	6	0,6	162	48,9	0	0	168	11,19
133	*Vicia* sp. (*V. sativa, V. tenuifolia*)	Fabaceae	kék	rózsaszín	123	12,8	0	0	4	1,9	127	8,46
134	*Vicia grandiflora*	Fabaceae	kék-zöld	sárga	0	0	0	0	14	6,7	14	0,93
135	*Vincetoxicum hirundinaria*	Asclepiadaceae	kék-zöld	fehér	46	4,8	0	0	0	0	46	3,06
136	*Viola hirta*	Violaceae	kék	világos lila	14	1,5	0	0	8	3,8	22	1,46
137	*Viola arvensis*	Violaceae	zöld	sárga	3	0,3	1	0,3	0	0	4	0,27

Köszönetnyilvánítás

Hálás köszönettel tartozom témavezetőmnek, Dr. Bódis Juditnak, akinek folyamatos támogatása nélkülözhetetlen volt a doktori dolgozat elkészítéséhez. A terepi munkában való aktív közreműködése, szakmai tanácsai nagyban segítették a dolgozat megalapozását jelentő adatgyűjtést, valamint szakmai publikációs tevékenységemet elejétől a végéig gondos odafigyeléssel egyengette, szakmai fejlődésemben döntő szerepet játszott. Nemcsak szakmai támogatását, hanem az élet bármely területén mutatott figyelmességét, tanácsait külön köszönöm.

Továbbá köszönöm korábbi társtémavezetőmnek, Dr. Molnár V. Attilának (DE, Növénytani Tanszék) iránymutatásait, tanácsait és pártfogását.

Köszönettel tartozom Tökölyi Jácintnak és Vince Orsolyának (DE, Állattani Tanszék), akik a statisztikai elemzésekben segítették munkámat kivételes szakmai hozzáértéssel és szivélyes segítséggel.

Köszönöm a terepi adatgyűjtésben résztvevő hallgató társaim segítségét, akik a sokszor embertpróbáló terepi viszonyok és időjárási körülmények között is helytálltak:

Búzás Előd, Fekete Réka, Gazdag Angéla, Gerner Gerda, Gilián Lilla, Henézi Katalin, Horváth Melitta, Löki Viktor, Merse Dóra, Nagy Timea, Pinczési Dóra, Samu Zoltán Tamás, Simon Zsófia, Skrut Ilona, Szász Benedek, Szindekovics Ágnes, Takács Attila, Váczi Violetta

Köszönettel tartozom a Pannon Egyetem Georgikon Kar, Növénytudományi és Biotechnológiai Tanszék munkatársainak: Lukács Szilviának, Hársvölgyiné Szőnyi Évának és Kiss Máriának, akik valamilyen formában segítették munkámat.

És nem utolsó sorban köszönöm családomnak, elsősorban férjemnek, Magyari Máténak végtelen türelmét és támogatását.

A kutatás a TÁMOP-4.2.4.A/2-11/1-2012-0001 Nemzeti Kiválóság Program című kiemelt projekt keretében zajlott. A projekt az Európai Unió támogatásával, az Európai Szociális Alap társfinanszírozásával valósul meg.

Tudományos tevékenység adatai

A disszertáció témájában született szakcikk idegen nyelvű, impakt faktoros folyóiratban

	Folyóirat szakterülete/ helyzete	**IF**
Bódis, J., **Biró, É.,** Nagy, T., Takács, A., Sramkó, G., Bateman, R. M., Gilián, L., Illyés, Z., Tökölyi, J., Lukács, B. A., Csábi, M. Molnár, V. A. (2019): Biological flora of Central Europe *Himantoglossum adriaticum* H. Baumann. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 40: 1-17 https://doi.org/10.1016/j.ppees.2019.125461	Ecology 63/168 **Q2** Plant Science 68/234 **Q2**	**2,54**
Fekete, R., Nagy, T., Bódis, J., **Biró, É.,** Löki, V., Süveges, K., Takács, A., Tökölyi, J., Molnár, V. A. (2017): Roadside verges as habitats for endangered lizard-orchids (*Himantoglossum* spp.): Ecological traps or refuges? Science of the Total Environment, 607–608: 1001–1008. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.07.037	Environmental Science 27/241 **Q1**	**4,61**
Biró É., Bódis J., Nagy T., Tökölyi J., Molnár V. A. (2015): Honeybee (*Apis mellifera*) mediated increased reproductive success of a rare deceptive orchid. Applied Ecology and Environmental Research 13: 181-192. https://doi.org/10.15666/aeer/1301_181192	Ecology, Evolution, Behavior and Systematics **Q4**	**0,5**

Egyéb a disszertáció témájához szorosan nem kapcsolódó szakcikk idegen nyelvű, impakt faktoros folyóiratban

Bódis, J., **Biró, É.,** Nagy, T., Takács, A., Molnár, V. A., Lukács, B. A. (2018): Habitat preferences of the rare lizard-orchid. Tuxenia, 38: 329–345. https://doi.org/10.14471/2018.38.020	Plant Science, Ecology és Nature and Landscape Conservation **Q3**	**1,267**
Gilián, L. D., Bódis, J., Eszéki, E., Illyés, Z., **Biró, É.,** Nagy, J. Gy. (2018): Germination traits of Adriatic lizard orchid (*Himantoglossum adriaticum*) in Hungary. Applied Ecology and Environmental Research, 16(2): 1155–1171.	Ecology, Evolution, Behavior and Systematics **Q4**	**0,689**

A disszertáció témájában született szakcikk anyanyelven, lektorált folyóiratban

Biró, É., Bódis, J. (2018): Adatok a hazai adriai sallangvirág állományok természetvédelmi kezeléséhez. Természetvédelmi Közlemények, 24: 25-33. ISSN 1216-4585

Biró É., Bódis J. (2015): Sallangvirág (*Himantoglossum*) fajok virágzás-fenológiája és elterjedési mintázata. Kitaibelia 20 (1): 157–167. ISSN 2064-4507 (Online), ISSN 1219-9672 (Print)

Konferencia kiadvány összefoglaló kötetében megjelent előadás/poszter

Biró É., Bódis J. (2017): Adatok a hazai adriai sallangvirág állományok természetvédelmi kezeléséhez. – In: Mizsei E., Szepesváry Cs. (szerk.): XI. Magyar Természetvédelmi Biológiai Konferencia „Sikerek és tanulságok a természetvédelemben". Absztrakt-kötet. Eszterházy Károly Egyetem Eger; Magyar Biológiai Társaság, MTA Ökológiai Kutatóközpont, p. 47. (poszter)

Fekete R., Nagy T., **Biró É.,** Bódis J., Takács A., Tökölyi J., Molnár V. A. (2016): Útszegélyek, mint orchidea élőhelyek. – A XI. Aktuális Flóra- és Vegetációkutatások a Kárpát-medencében nemzetközi konferencia, 2016. 02. 12-14. Budapest. Előadások és poszterek összefoglalói pp. 41-42.

Biró É., Bódis J., Tökölyi J., Molnár V.A. (2015): A virággazdagság szerepe a deceptív sallangvirágok megőrzésében. LVII. Georgikon Napok Nemzetközi Tudományos Konferencia. Agrárgazdaság a növekedéskor után. Keszthely 2015. október 1-2 p. 45.

Biró, É., Bódis, J., Nagy, T., Takács, A., Tökölyi, J., Molnár, V. A. (2015): Reproductive success of *Himantoglossum* species. In: Sven Wagner (ed.): *International Conference on temperate Orchids. Research and Conservation. TORC'15 programme and abstracts.* Samos Island, Greece, 13-19. April 2015, Sails-for-Science Foundation, Greece p. 75. (<u>előadás</u>)

Biró, É., Bódis, J., Molnár V., A. (2015): Why is the hybridization so rare between the species of the genus *Himantoglossum*? . In: Sven Wagner (ed.): *International Conference on temperate Orchids. Research and Conservation. TORC'15 programme and abstracts.* Samos Island, Greece, 13-19. April 2015, Sails-for-Science Foundation, Greece p. 105. (poszter)

Bódis, J., **Biró É.,** Nagy T., Menyhárt L. (2015): The size and characteristics of *Himantoglossum adriaticum* populations in Hungary. In: Sven Wagner (ed.): *International Conference on temperate Orchids. Research and Conservation. TORC'15 programme and abstracts.* Samos Island, Greece, 13-19. April 2015, Sails-for-Science Foundation, Greece p. 124. (poszter)

Biró É., Bódis J., Nagy T., Takács A., Tökölyi J., Molnár V. A. (2014): Sallangvirág fajok szaporodási sikere. In: Schmidt D., Kovács M., Bartha D. (eds.): X. Aktuális Flóra- és Vegetációkutatás a Kárpát-medencében nemzetközi konferencia absztraktkötete. – Nyugat-magyarországi Egyetem Kiadó, Sopron, ISBN 978-963-334-153-7 pp. 96-97. (előadás)

További előadások

Fekete R., Nagy T., Takács A., **Biró É.,** Bódis J., Óvári M., Tökölyi J., Molnár V.A. (2015): Orchideák úton-útfélen: kutatási jelentés és balkáni útibeszámoló. Diószegi Szeminárium. Debreceni Egyetem. 2015. 12.03. (előadás)

Biró É., Bódis J., Molnár V. A., Sramkó G. (2014): Mikroszatellit régiók fejlesztése a sallangvirág (*Himantoglossum* s.str.) nemzetségben--taxonómiai és populáció genetikai implikációk. Botanikai Szakosztály 1460. szakülés, Magyar Természettudományi Múzeum, Semsey-terem, 1083 Budapest, Ludovika tér 2-6. 2014.03.17. (előadás)

Biró É., Bódis J., Nagy T., Takács A., Tökölyi J., Molnár V. A. (2014): Mely növényi jellegek és környezeti tényezők befolyásolják a sallangvirágok szaporodási sikerét? Diószegi Szeminárium, Debreceni Egyetem TTK Növénytani Tanszék 2014.02.20. (előadás)

Biró É., Bódis J., Nagy T., Takács A., Tökölyi J., Molnár V. A. (2013): Milyen tényezők befolyásolják a *Himantoglossum* fajok szaporodási sikerét? Botanikai Szakosztály 1458. szakülés, ELTE – Füvészkert, 1083 Budapest, Illés u. 25. 2013.11.25. (előadás)

Biró É., Bódis J., Nagy T., Takács A., Tökölyi J., Molnár V. A. (2013): A méret a lényeg? Sallangvirágok reproduktív sikerét befolyásoló tényezők. II. Növénybiológiai Workshop Soó Rezső (1903-1980) születésének 110. évfordulóján. Debreceni Egyetem 2013.11.07. (előadás)

Biró É., Bódis J., Molnár V. A. (2013): *Himantoglossum* fajok elterjedési mintázata herbáriumi és digitális adatbázisok alapján. Botanikai Szakosztály 1456. szakülés, ELTE – Füvészkert, 1083 Budapest, Illés u. 25. 2013.04.22. (előadás

Könyvrészlet

Bódis J., **Biró É.,** Molnár V. A. (2014): Adriai sallangvirág *Himantoglossum adriaticum* Baumann. In: Haraszthy L. (szerk.): Natura 2000 jelölő fajok és élőhelyek Magyarországon. Pro Vértes Közalapítvány, Csákvár, ISBN 978-963-08-8853-0 pp. 124-126.

Ismeretterjesztő közlemény

Biró É., Bódis J., Tökölyi J., Molnár V. A. (2014): Megtévesztő stratégia. Mitől függ a sallangvirágok szaporodási sikere? Élet és Tudomány. 69(29): 912–914.

Biró É. (2013): „Mi virít" a Keszthelyi-hegységben?! Georgikon, a Pannon Egyetem Georgikon Karának hivatalos lapja. 2013/2 56: 20-21.

A disszertáció témájához nem kapcsolódó publikációk anyanyelven, lektorált folyóiratban

Bódis, J., Takács, A., Óvári, M., Virók, V., Kulcsár, L., Magos, G., Sulyok, J., Nótári, K., Molnár, A., Barna, Cs., Kuczkó, A., **Biró, É**., Gerencsér, B., Freytag, Cs., Tüdősné Budai, J., Molnár V., A. (2020): Az év vadvirága 2016-ban: a mocsári kockásliliom (*Fritillaria meleagris*). The Wildflower of the Year 2016 in Hungary: snake's head fritillary (*Fritillaria meleagris*). Kitaibelia 25(1):79-100

Nagy, T., Bódis, J., **Biró, É.,** Gerner, G., Simon, Zs., Szabó, I., Takács, A. (2018): Magyar herbáriumok 16. A keszthelyi Georgikon Kar herbáriuma (GK). Botanikai Közlemények 105(2): 223–230.

Biró, É., Simon, Zs., Bódis, J. (2018): A kockásliliom (*Fritillaria meleagris* L.) tüskeszentpéteri (Zalaszentgrót) élőhelyének tájhasználat története. Kitaibelia 23: 25-30.

Molnár Cs., Bódis J., Óvári M., Raksányi Zs., **Biró É**., Gerner G., Nagy T., Molnár K., Molnár Zs. (2014): Sztána és Zsobok (Kalotaszeg) flórája. Kitaibelia 19 (1): 114–132. ISSN 2064-4507 (Online), ISSN 1219-9672 (Print)

A disszertáció témájához nem kapcsolódó publikációk idegen nyelven konferenciakiadványban/ lektorált folyóiratban

Biró, É., Simon, Zs., Szabó, É., Bódis, J. (2019): Land use history of a *Fritillaria meleagris* habitat in Hungary. In: V. P., Viktorov (szerk.) Proceedings of X International Conference on Ecological Morphology of Plants, in Memory of I.G. and T.I. Serebryakovs Moscow Pedagogical State University, pp. 207-212.

Pacsai, B., Szabó, É., **Biró, É.,** Gerencsér, B., Kuczkó, A., Bódis, J. (2019): Some demographic characteristics of *Fritillaria meleagris* (Liliaceae) in Hungary. Studia Botanica Hungarica 50: 365-378.

A disszertáció témájához nem kapcsolódó szakcikk idegen nyelvű, impakt faktoros folyóiratban

	Folyóirat szakterülete/ helyzete	**IF**
Biró É., Babai D., Bódis J., Molnár Zs. (2014): Lack of knowledge or loss of knowledge? Traditional ecological knowledge of population dynamics of threatened plant species in East-Central Europe. Journal for Nature Conservation. 22: 318–325.	Ecology és Nature and Landscape Conservation **Q2**	**1,53**

A disszertáció témájához nem kapcsolódó konferenciaelőadások/ poszterek

Biró, É., Simon, Zs., Bódis J. 2017: 300 years history of management of Hungarian floodplain meadow - habitat for the rare species Fritillaria meleagris. Floodplain meadows for the future. 09-10 May 2017. National Railway Museum, York, UK. (poszter)

Nagy T., Tökölyi J., **Biró É.,** Molnár V. A., Tóth P., Bódis J. 2016: Tudjuk-e növelni a vadon élő kosborfajok termésképzési sikerét? Esettanulmány az Anacamptis morio, Dactylorhiza incarnata és a Neotinea tridentata példáján. – A XI. Aktuális Flóra- és Vegetációkutatások a Kárpát-medencében nemzetközi konferencia, 2016. 02. 12-14. Budapest. Előadások és poszterek összefoglalói pp. 77-78.

Löki V., Lovas-Kiss Á., Süveges K., Fekete R., Takács A., **Biró É**., Nagy T., Hürkan, K., Ljubka T., Tökölyi J., Molnár V. A. (2014): Törökországi temetők, mint veszélyeztetett orchideák élőhelyei III. Növénybiológiai Workshop, A Debreceni Egyetem TTK Növénytani Tanszéke, a MTA Diverzitásbiológiai Tudományos Bizottsága és a MTA DAB Botanikai Munkabizottsága a Magyar Tudomány Ünnepe programsorozat keretében, Debreceni Egyetem 2014.11.06. (előadás)

Löki V., Lovas-Kiss Á., Ljubka T., **Biró É**., Fekete R., Süveges K., Takács A., Nagy T., Hürkan, K., Tökölyi J., Molnár V. A. (2014): Törökországi temetők orchideái. Diószegi Szeminárium, Debreceni Egyetem TTK Növénytani Tanszék 2014.09.25. (előadás)

Gerner G., **Biró É.,** Kun R., Nagy T., Bódis J., Molnár Zs., Biró M. (2014): Tájhasználati és élőhelyváltozások feltárása kisléptékű vizsgálati módszerrel egy kalotaszegi tájban. In: Schmidt D., Kovács M., Bartha D. (eds.): X. Aktuális Flóra- és Vegetációkutatás a Kárpát-medencében nemzetközi konferencia absztraktkötete. – Nyugat-magyarországi Egyetem Kiadó, Sopron, ISBN 978-963-334-153-7 pp. 154-155.

Fontosabb tudománymetriai mutatók

Nemzetközi, referált folyóiratokban megjelent cikkek száma: 6
Kumulatív IF: 11,136
Angol nyelvű, lektorált folyóiratban megjelent cikkek száma: 1
Magyar nyelvű, lektorált folyóiratban megjelent cikkek száma: 6
ResearchGate Score: 9,29 (is higher than 45% of all ResearchGate members' scores)
Idézetek száma:

- ResearchGate: 71
- Google Scholar: 93
- MTMT: 84

H-index:

- ResearchGate: 4
- Google Scholar: 5
- MTMT: 4