

## A borókarágást befolyásoló tényezők és hatásuk a Kiskunsági Nemzeti Park borókásaira

Markó Gábor<sup>1</sup>, Gyuricza Veronika<sup>1</sup>, Bernáth Jenő<sup>2</sup>, Bisztray György Dénes<sup>3</sup> és Altbäcker Vilmos<sup>1</sup>

<sup>1</sup>ELTE TTK, Etológiai Tanszék

1117 Budapest, Pázmány Péter stny. 1/c.

<sup>2</sup>BCE, KK, Gyógy- és Aromanövények Tanszék

1118 Budapest, Villányi út 29-43.

<sup>3</sup>BCE, KK, Genetika és Kertészeti Növénynevelés Tanszék

1118 Budapest, Villányi út 29-43.

Összefoglaló: A Kiskunsági Nemzeti Park (KNP) borókásaiban a növényzet és a növényevők kapcsolatrendszerére több alapvető eltérést tartalmaz, más-más a nagytestű növényevők denzitása, illetve az ott táplálkozó fajok táplálék-összetétele. A szegényes táplálékkinálatban mérgező növények is szerepelnek, amelyek éppen a rágás miatt választhatnak ki emésztésgátló illóolajokat. A borókabokrokat Bugacon az üreginyulak, Orgoványban a birkák rágják, míg Bócsán egyáltalán nem rágottak e cserjék. Mi azt vizsgáltuk, hogy a borókák az illóolaj mennyiségével vagy minőségi összetételével védekeznek-e a rágás ellen. Eredményeink szerint a rágottság fordítottan arányos az illóolaj-tartalommal, a bokrok illóolaj-tartalma évszakosan változik, továbbá az illóolaj-tartalom nyáron a legalacsonyabb és a legmagasabb télen. Korábbi vizsgálataink szerint a magas illóolaj-tartalmú növényeket elkerülik az állatok, míg a kevésbé mérgező egyedek fogyasztását egymástól tanulják, ami szelektív borókapusztuláshoz vezethet. A borókák és a növényevők közötti evolúciós versenyfutás vezethetett oda a KNP több évtizedes történetében, hogy a különböző területek borókaállományai légifotóról is jól látható módon különböznek, annyira eltérő az egyes helyszíneken a méret- illetve korcsoport-eloszlás.

Kulcsszavak: növényevő, üreginyúl, birka, boróka, illóolaj

### Bevezetés

A természetben megfigyelhető populációs interakciók közös vonása, hogy tartós egymásra hatás esetén párhuzamos vagy szekvenciális evolúciós folyamatokhoz vezetnek (Jermy 1976). Az egymás által kikényszerített evolúciót egyesek koevolúciónak, mások evolúciós versenyfutásnak nevezik (Rhoades & Cates 1976). A folyamat lényege a másik populáció hatásához történő adaptáció, ami kialakulhat ragadozó és zsákmánya, parazita és gazdája, valamint egy növény és specializált növényevője között is. Az evolúciós kölcsönhatás létének bizonyítása általában a két populáció tér- és időbeli változatosságának összevetésével indul, a kutatók helyi illetve szezonális illeszkedéseket keresnek az interakcióban. Nehezíti a megértést, hogy a kapcsolatrendszer lehet szimmetrikus és aszimmetrikus is, vagyis például egy ragadozó-zsákmány interakcióban eltérő a szelekciós nyomás, hiszen a préda az életéért, a ragadozó a táplálékáért harcol (Kareiva 1999).

Az evolúciós versenyfutás egyik intenzíven tanulmányozott területe a növény-növényevő interakció. E nézet szerint a másodlagos anyagcseretermékek felhalmozódásának funkciója a mérgező hatás, ami védelmet biztosít a növényevőkkel szemben (Rhoades & Cates 1976). Válaszlépésként egyes növényevőkben kialakulhat a mérgezés ellenszere, ami további védekezést indukál. E szekvenciális evolúciós folyamat (Jermy 1983) egyes lépései konkrét fajkapcsolatokon tanulmányozhatók. Az újonnan kialakult fajokban felhalmozódó speciális anyagok (pl.: alkaloidok, glikozidok stb.) erősen mérgezőek és hatékonyan csökkentik a rágást, míg az általánosan előforduló, ősbibb eredetű anyagoknak (pl.: alfa-pinén) csekély a repellens hatásuk, mert már számos növényevő képes azokat hatástalanítani. Így egy növény hatóanyagainak specifikussága abból mérhető le legjobban, hogy mennyire specializálódott fitofágjai vannak (Futuyma 1976). Tehát a "mérgező növény" kifejezés egy viszonylagos fogalom, mert amíg az egyik fogyasztó emésztését tönkreteszi, addig egy másik fajban csak enyhe tüneteket okoz (Freeland & Janzen 1974). A hatást a fogyasztott mennyiség is befolyásolja, így nemcsak a kémiai összetételtől, hanem a növény toxintartalmától is függ, ami élőhelyenként és szezonálisan is változhat (Vourc'h *et al.* 2001). Egy populáción belül az átlagosnál eleve magasabb méreganyag-tartalmú növényegyedek relatív védettséget élveznek, a növényevők elkerülik őket. Haukioja (1985) szerint a toxintartalom az egyedfejlődés során is változik. A sarki nyulak (*Lepus americanus*, Erxleber, 1777) időszakos felszaporodása fokozott rágást eredményezett, amire a regenerálódó nyírfák magasabb csersav-tartalommal válaszoltak a másodlagos hajtásaikban. A következő években a nyulak egy bizonyos koncentráció felett már nem tudtak alkalmazkodni a csersav-tartalomhoz, ami a termékenységük csökkenését és elhullásukat eredményezte. Ez az interakció lehet a kanadai tundrán megfigyelhető 11 éves ciklikus fluktuáció mechanizmusa (Bryant 1981). A kölcsönös adaptáció eredményeképpen a növények feltételezhetően arra az időszakra növelik meg méreganyag-tartalmukat, amikor az állati fogyasztás esélye a legnagyobb. Egy növény számára akkor kifizetődőbb méreganyagot termelni, amikor a szövetei magas tápértékűek, így a növény felé nagyobb mértékű a predációs kockázat (Coley *et al.* 1985). A tölgyek (*Quercus spp.*) és az amerikai szövőlepké (*Lymantria dispar*, Linnaeus, 1758) esetében is hasonló a helyzet, ugyanis a lárvák táplálékfogyasztását a növényben felhalmozódó csersavtartalom korlátozza. Ha a környezeti tényezők megváltoznak (pl. egy korai tavasz esetén), akkor a méreganyagok nélkül védtelen növényi részeket a korán kikelt lepkelárvák lelegethetik, ami csökkenti a növény túlélési esélyeit (Smith 1990).

A másodlagos növényi hatóanyagok hatásai igen változatosak. A terpenoid eredetű illóolajok a növényi fogyasztásra repellensek lehetnek, ugyanakkor nektár-komponensekkel keveredve a megporzást segítő rovarok számára attraktáns hatást fejtenek ki. A probléma összetettségét még tovább növeli, hogy a növény termelte hatóanyagok a legtöbb esetben kémiaiilag nem egységes ve-



gyületek, azonban a kifejtett hatásuk együttesen érvényesül (Kéry & Zámbo 2000). Ismert példa erre a kamillavirágzat gyulladáscsökkentő hatása, amit egy hatóanyag-együttes (flavonoidok, nyálka és illóolaj) közösen fejt ki (Bernáth 2000).

A növényi mérgezést a növényevő elkerülő stratégiái is mérsékelhetik. A legelő háziállatok mérgezés elkerülési mechanizmusait tanulmányozva kimutatták, hogy a kecskegidák és bányók ízérzékelésükkel és tanulásukkal kerülnek el a csersav-tartalmú növényi részeket (Provenza *et al.* 1990). Schwartz és munkatársai (1980a) amerikai füles szarvasoknak (*Odocoileus hemionus*, Rafinesque, 1817) különböző borókafajokat kínáltak fel, és azt tapasztalták, hogy a rágás mértéke az illóolaj-tartalommal fordítottan arányos. A részletes laboratóriumi vizsgálatok szerint az illóolajban levő oxigenált monoterpének és szeszkviterpének gátolják a szarvasok bendőjében zajló mikrobiális tevékenységet, így bizonyos koncentráció fölött mérgezés alakul vagy alakulhat ki (Schwartz *et al.* 1980b).

A hazai, közönséges boróka (*Juniperus communis*, Linnaeus, 1753) alkotó társulásokban jól ismert mind a növényzet (Kertész *et al.* 1993), mind a legelő állat közösség összetétele (Katona *et al.* 2004). A KNP különböző borókás területei között több különbség figyelhető meg a növényzetben, és a vizsgálatok szerint ez részben a növényevők eltérő rágási nyomására vezethető vissza (Altbäcker 1998). A fő növényevők tápláléka a hullatékuk mikrohisztológiai elemzése szerint (Katona & Altbäcker 2002, Mátrai *et al.* 1997) helyi és szezonális különbségeket mutat. A bugaci ősborkásban az üreginyulak (*Oryctolagus cuniculus*, Linnaeus, 1758) fogyasztják a borókákat, orgoványi borkásban a birkák (*Ovis aries*, Linnaeus, 1758) rágják, míg a 10 kilométerre lévő Bócsa falu körzetében nem volt borókafogyasztás. Bugacon a nyulak borókafogyasztása a téli szezonban jelentős. Ezzel szemben nyáron az ugyancsak mérgezőnek tekintett kakukkfű (*Thymus sp.*) a fő táplálékuk (Mátrai *et al.* 1997). A bugaci terület borókarágásának okait részletesen is vizsgálták. A Bugacra áttelepített nem rágott borókákat az üreginyulak napok alatt lerágták, így a rágottságbeli különbség oka az állatokban lehet. Laboratóriumi kísérletekben kimutatták, hogy a fiatal nyulak anyjuktól tanulják, hogy melyek a fogyasztható növényfajok (Altbäcker *et al.* 1995), az anyanyúl táplálék-összetételével kapcsolatos információ az anyatejen keresztül jut a kicsinyekhez és e szociális tanulás révén helyfüggő táplálkozási tradíció alakulhat ki (Bilkó *et al.* 1994).

Jelen vizsgálatban a borókarágást befolyásoló tényezőket és annak következményeit tanulmányoztuk. Lehetséges okokként a helyileg illetve szezononként eltérő rágási nyomás, a borókák illóolajának egyedi, kémiai összetétele és ennek szezonális ingadozása merültek fel. Ennek megfelelően hasonlítottuk össze az egyes boróka-állományokat. A nyúlragás befolyásolta a borókák túlélését, a birkarágás viszont nem, ezért arra is kíváncsiak voltunk, hogy a rágási nyomás hosszú távú következményeként eltérő-e a borkások korösszetétele.

## Anyag és módszer

### *A rágási nyomás hatása a borókák rágottságára*

A rágási nyomás vizsgálatához a KNP-ban az orgoványi borókás területét (É 46° 47' 30"; K 19° 27' 34") választottuk ki. Az állomány szélén található juh-hodály és a borókás középpontja felé eső sávot három egyenlő részre osztottuk, amelyek egyenként kb. 1 hektáros területek. A részterületek középpontjából kiindulva spirális mintavétellel meghatároztuk 100-100 egyed rágottságát. Ezeket 5 kategóriába soroltuk az eredeti alakjukhoz viszonyított berágás mértéke alapján. A skála osztályai: „nem rágott” (bokor maximum 20 %-ig rágott), „enyhén rágott” (21-40 %-ig rágott), „közepesen rágott” (41-60 %-ig rágott), „jól rágott” (61-80 %-ig rágott), és a „nagyon rágott” (81-100%-ig rágott) kategóriák voltak.

### *A birkák borókarágása és az illóolaj-tartalom kapcsolata*

A borókarágás és az illóolaj-tartalom vizsgálatához a KNP-ban az orgoványi borókás területét választottuk ki. A téli borókarágás kémiai különbségeinek kimutatásához a mintákat télen (2004. március elején) szedtük a birkalegetetésnek legjobban kitett területéről, ahonnan egyaránt véletlenszerűen választottunk ki (N=10-10) nagyon rágott és egyáltalán nem rágott borókákat (*Juniperus communis* L.). A mintákat az egész bokorról, keverten vettük metszőolló segítségével. Ezek a leveles hajtásvégek maximum 12-15 cm hosszúak és mintánként 120g tömegűek voltak. A hajtások kiszáradása ellen folpack fóliába csomagoltuk és hűtve szállítottuk őket. A vizsgálatot az ELTE Etológia tanszék illóolaj laboratóriumában végeztük el.

Az illóolaj lepárlása és a növény szárazanyag-tartalmának meghatározása a VII. Magyar Gyógyszerkönyv (1997) leírása szerint történt. A mintákat légszáraz állapotig szárítottuk 37±3 °C-on. A hajtásokat a tobozbogyók eltávolítása után 2-3 cm-es nagyságúra aprítottuk és 30-50 g anyagból Clevenger vízgőz-desztillálóval kinyertük az illóolajat, amit század milliliter pontossággal határoztunk meg. A lepárlás a forrástól számított 90 percig tartott. A kapott illóolajokat parafa dugóval lezárt üvegekécsövekben 5 °C-on tároltuk. A borókahajtás illóolaj-tartalmát a 105 °C-on, 3 órán keresztül szárított növényi rész 100 grammjára vonatkoztatjuk ml-ben, két tizedes pontossággal. A tömegkülönbséget analitikai mérleggel (Kern 410) ezred gramm pontossággal határoztuk meg.

A kapott illóolajminták gázkromatográfias vizsgálatát a BCE Kertészettudományi Kar Gyógy- és Aromanövények Tanszék gázkromatográfia-laboratóriumában végeztük el, Shimadzu GC-14B kapillár-kolonnás, lángionizációs (FID) gázkromatográf készüléken. Vivőgázként nagy tisztaságú nitrogént alkalmaztunk 1ml/min. 75:1 splitter aránnyal. Kolonna méret: 30 m×0,25 mm ID×0,25 µm SE-30 megosztó-folyadékfilm. Programozott kolonnatér hőmérséklet:



110 °C (3 min.) 8 °C/min fűtési sebességgel 220 °C (5 min), 21,75 perces analízis idővel, IB 220 °C, Det 250 °C. Lánghoz a hidrogént generátorral, vízbontással, a levegőt kompresszorral állítjuk elő. A számítógéppel vezérelt GC-készüléket a Shimadzu Class VP Chromatography Data System-rendszer működteti. A komponensek azonosítását C. Roth-féle GC-standardek segítségével, számos esetben csúcsaddíciós módszerrel végeztük el. A mennyiségi meghatározást belső normalizációs módszerrel kaptuk meg, a csúcs alatti területek intenzitása alapján.

#### *A borókák szezonális illóolaj-tartalma*

Azt feltételeztük, hogy a borókák illóolaj-tartalma szezonálisan ingadozik. Mivel ezt a rágás is befolyásolhatja, ezért egy biztosan legeltetett területről, az orgoványi borókás hodályhoz közeli területéről választottunk ki bokrokat (rágási kategóriánként 2-2 egyedet). Hasonló korú és magasságú (2-2,5 m) nőiváru bokrokat választottunk erre a célra. A mintavétel és az illóolaj-tartalom meghatározása megegyezett a fent már említettekével, azzal a különbséggel, hogy a bokrokról a mintákat a birkarágás magasságából (0,5-1,2 m) szedtük. A mintavételt minden évszakban megismételtük (nyári: 2003 július 9., őszi: 2003 október 29., téli: 2004 február 1., tavaszi: 2004 május 2.).

#### *A rágási szokások hosszú távú következményei*

A borókarágás hosszútávú hatásait a KNP bugaci (É 46° 38' 58"; K 19° 36' 38"), bócsai (É 46° 38' 56"; K 19° 27' 31") és orgoványi (É 46° 47' 30"; K 19° 27' 34") boróka-állományának korösszetételében vizsgáltuk meg. Az adatfelvételt 2003. május végén végeztük el. Az egyes területek 1:1000 léptékű légifotóján véletlenszerűen választottunk ki 5-5 pontot, amelyek körül spirális mintavétellel megmértük az első 100-100 borókaegyed törzsmérőjét. A törzsmérőt a talajtól 10 cm-es magasságban mértük MEBA típusú tolómérővel, tized milliméter pontossággal. A bokrok korának meghatározásához a korábbi erdőtüz során elpusztult, és a KNP által régebben kivágatott bokrok tönkjeit használtuk fel, Gyuricza Veronika vizsgálatára támaszkodva. Különböző vastagságú törzsekből (1-150 mm) a talajtól 10 cm-re aprófogú illesztőfűrészsel friss keresztmetszeti korongokat (N=5) készítettünk, és ezek felületén megszámláltuk az évgyűrűket. Az évgyűrűk száma és a törzsmérő viszonyát tartalmazó függvény ( $y=3,8245X + 1,7753$ ) segítségével számítottuk ki a bokor korát. A kalibráló egyenes felhasználásával "X" helyére a milliméterben mért törzsmérőt behelyettesítve megkapjuk a bokor becsült korát évben.

## Eredmények:

### *A rágási nyomás és a borókák rágottsága*

A vizsgálat eredményét a 2. ábra mutatja. A három mintaterület rágottsági kategóriáit  $\chi^2$  teszttel hasonlítottuk össze:  $\chi^2(8)=46,143$ ;  $p<0,0001$ . Tehát az eredmények szerint a rágási nyomás a birkahodályhoz közelebb eső területeken a legnagyobb, amíg a rágott bokrok gyakorisága a juhhodálytól távolodva csökken.

### *A birkák borókarágása és az illóolaj-tartalom kapcsolata*

A rágott és nem rágott borókák összes illóolaj mennyisége nem különbözött ( $1,5\% \pm 0,3$  ill.  $1,5\% \pm 0,3$ ). A komponenseket összehasonlítva azt találtuk, hogy szignifikánsan különbözik az alfa-pinén  $t(10)=2,187$ ,  $p=0,05$ ; a delta-3-carén  $t(9)=3,061$ ,  $p=0,01$ ; a béta-myrcén  $t(17)=2,111$ ,  $p=0,04$ ; és további két, eddig még nem azonosított vegyület, amiknek a retenciós idejük  $11,14$   $t(12)=2,488$ ,  $p=0,02$ ; és  $12,22$   $t(12)=2,405$ ,  $p=0,03$ .

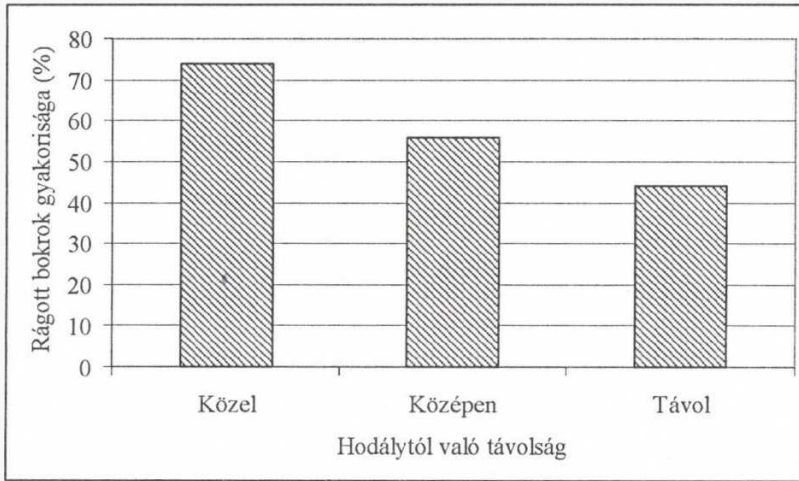
### *A borókák szezonális illóolaj-tartalma*

A vizsgálat eredményét a 4. ábra mutatja, az adatokat kéttényezős ismétléses ANOVA-val értékeltük ki: Rágottság:  $F(4,20)=10,43$   $p=0,001$ ; Évszak:  $F(3,20)=14,35$   $p=0,001$ ; Interakció:  $F(12,39)=0,44$   $p=0,92$ .

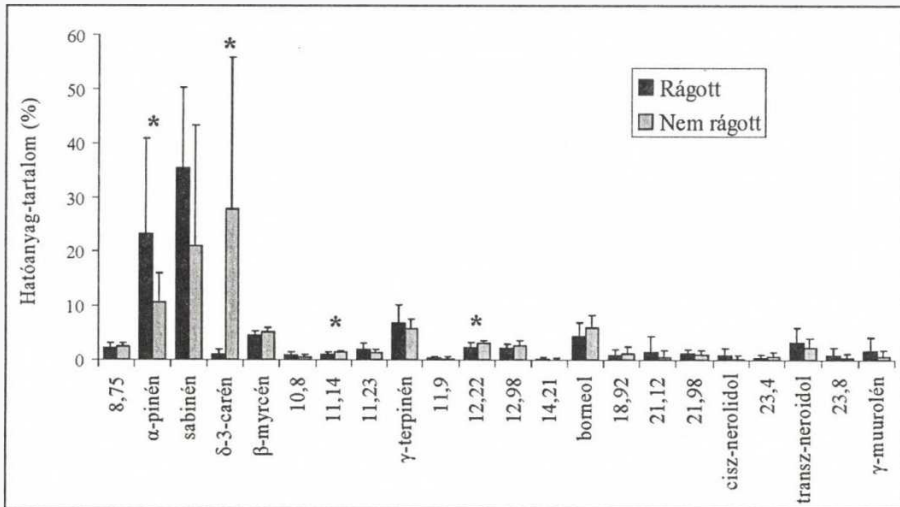
A rágottság fordítottan arányos az illóolaj-tartalommal, és a bokrok összes illóolaj-tartalma évszakosan változik, továbbá az illóolaj-tartalom nyáron a legalacsonyabb és a legmagasabb télen.

### *A rágási szokások hosszútávú következményei*

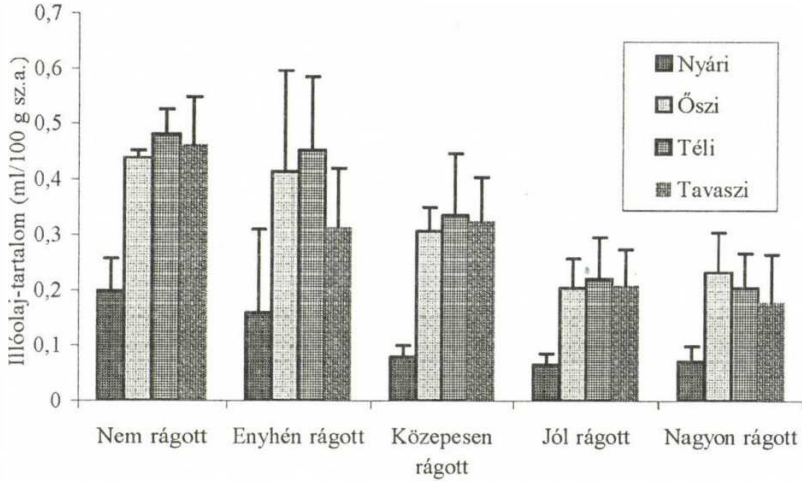
A borókások koreloszlása a helyi rágás hosszú távú, halmozott hatására torzulhat, mivel egyes időszakokban az erős rágás hatására sok, máskor kevesebb kisboróka pusztul el. A KNP három borókás állományának koreloszlását az 5. ábra mutatja, amit függetlenség vizsgálattal értékeltük ki:  $\chi^2(28)=112,31$   $p<0,0001$ . E szerint a különböző termőterületeken lévő boróka populációk életkor eloszlása eltérő. A nyúlragott borókásban (Bugac) kevés a kisboróka, így a borókák populációja öregedő a többi állományhoz képest (Bócsa, Orgovány).



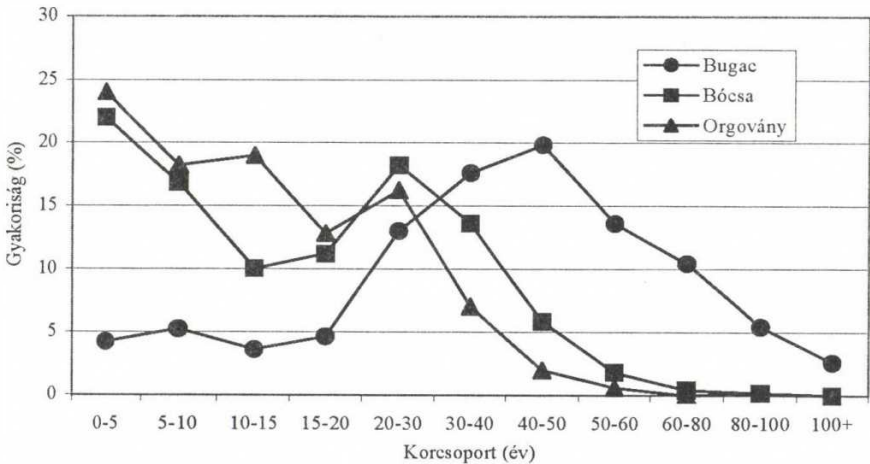
2. ábra. A rágott bokrok gyakorisága a hodálytól való távolság függvényében. A rágott bokrok gyakorisága csökken a hodálytól való távolsággal. (Mantel–Haenszel trend teszt a rágott-nem rágott arányra:  $\chi^2(1)=14,248$ ;  $p = 0,0002$ .)



3. ábra. A rágott és nem rágott borókák illóolaj-hatóanyagai. Az illóolajok hatóanyag-tartalmában a csillaggal jelölt anyagoknál találtunk szignifikáns különbséget. Az ismeretlen hatóanyagoknál a retenciós idejük láthatóak.



**4 ábra.** A különbözően rágott borókák összes illóolaj-tartalom szezonális változása. A rágottság fordítottan arányos az illóolaj-tartalommal, a borkok illóolaj-tartalma évszakosan változik, továbbá az illóolaj-tartalom nyáron a legalacsonyabb és télen a legmagasabb. Rágottság:  $F(4,20)=10,43$   $p=0,001$ ; Évszak:  $F(3,20)=14,35$   $p=0,001$ ; Interakció:  $F(12,39)=0,44$   $p=0,92$ .



**5. ábra.** A bugaci, a bócsai és az orgoványi borókaállomány koreloszlása. A különböző termőterületeken lévő boróka populációk életkor eloszlása eltérő. A nyúlragott borókásban (Bugac) kevés a kisboróka, így a borókák populációja öregedő a többi állományhoz képest (Bócsa, Orgovány).  $(\chi^2(28)=112,31$   $p<0,0001)$



## Értékelés

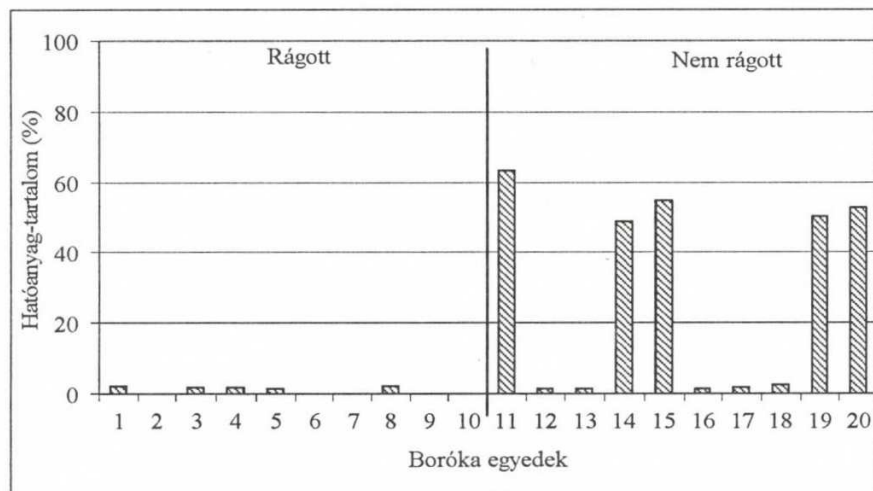
Érdeklődésünk középpontjában a borókarágás állt, aminek okait és következményeit terepi megfigyelésekkel vizsgáltuk. A bugaci borókás állomány öregedő korcsoport eloszlásában nagy szerepet játszhatott a korábban igen gyakori üreginyúl rágása. Ezt a jelen vizsgálatunk szerint a borókák kémiai összetétele is befolyásolhatta. Az illóolaj-tartalom ott és abban az időszakban volt a legmagasabb, ahol és amikor a borókák a legerősebb rágásnak voltak kitéve. A ciprusféléknél (*Cupressaceae*), mint a boróka rokonságába tartozó több növény esetében is, szezonális változást mutattak ki az illóolaj-tartalomban, továbbá a növények rágási magasságában, ahol hatóanyag-tartalomnövekedést észleltek (Zavarin *et al.* 1971). Más irodalmi adatok (Hassanali *et al.* 2004) szerint a hatóanyag-tartalom abban a szezonban a legmagasabb, amikor növényevők fogyasztják az adott növényt. A kakukkfű a bugaci fajszegény gyp egyik gyakori faja, amiben az is szerepet játszhat, hogy magas illóolaj-tartalma miatt az állatok csak keveset ehetnek belőle mérgezés nélkül. Ezt laboratóriumi etetési kísérletekkel is igazoltuk (Altbäcker *et al.* 1995). Legelő háziállatoknál más szerzők is azt tapasztalták, hogy az állat preferenciája fordítottan arányos lehet a növényfajok illóolaj-koncentrációjával, illetve ezen belül egyes illóolaj-komponensek részarányával (Provenza *et al.* 1990). Ezeket a megfigyeléseket borókán megismételve hasonló eredményre jutottunk. Ugyanis a borókák illóolaj-tartalma fordítottan arányos a rágottságukkal, mert a birkák az alacsony illóolaj-tartalmú bokrokat legelik jobban. A borókák a rágási esély növekedésével egyre több illóolajat termelnek. Ugyanakkor a rágás általános gyakorisága szintén hatással lehet a növényekre, mert a borókás belseje felé haladva egyre ritkábbak a birkarágás következtében kialakult torzult alakú bokrok. A torz alak mellett a borókák illóolajának kémiai összetétele is eltolódni látszik a legtöbb legelést elviselő szélső területeken, ami a rágás egyik középtávú következménye. Az illóolaj-tartalom az evolúciós versenyfutás koncepció predikcióinak megfelelően mind mennyiségében, mind összetételében változónak bizonyult. E fenotípusosan plasztikus tulajdonság helyi és szezonális ingadozásában elsődleges szerepe lehetett a közelmúltbeli növény-növényevő interakcióknak. A védekező képesség mind térben, mind időben arányosnak látszik a táplálék összetételből kikövetkeztethető rágási nyomással. Orgoványban a borókák rágottsága csökkent a hodálytól való távolsággal, és ezzel párhuzamosan illóolaj-tartalmuk is alacsonyabb lett (vö., 2. és 4. ábra), de minden szezonban sokkal magasabb volt, mint nyáron, amikor a birkák máshol és/vagy mást legeltek. A borókarágás most csökkent mértékű, de a korábbi sok évtizedes egymásra hatás eredménye jól látható a bokrok torz alakjáról, és tetten érhető a kémiai összetételben is. Vourc'h és munkatársai (2001) szerint a szarvasok által különböző intenzitással legelt területeken az óriás tuja (*Thuja plicata*, Donn ex D. Don in Lambert, 1824) illóolaj-tartalma és -összetétele tükrözi a rágási nyomást. Szeretnénk a

három borókás állomány hatóanyagtartalom-eloszlását összehasonlítani, ami feltárhatja a helyi rágási nyomás által kikényszerített evolúciós válaszokat.

“Méregző növények” fogyasztása számos növényevő-populáció esetében megfigyelhető. Rákényszerülhetnek erre az állatok a téli táplálékhiány idején, sőt egyes kutatók szerint a beteg állatok kifejezetten keresik a gyógy-növényeket (Lozano 1998). A kiegyenlített, több fajra szétosztott táplálékbevitel megelőzi, hogy egy-egy méregből túl nagy mennyiség kerüljön az állat szervezetébe. Ez az úgynevezett kvantitatív védekezés vezethetett egyes gerincesek generalista táplálkozásmódjához, amivel optimalizálják az energia- és a táplálékbevitelt, de közben elkerülik a hasonló hatású toxinok felhalmozódását (Bryant *et al.* 1983). A növényevő emlősök élettana is tükrözi az ökológiai kényszerekhez történő adaptációt. A specialisták vizelete jobb pufferként viselkedik, így több méreganyagot tud semlegesíteni, mint a generalistáké (Dearing & Mangione 2000). A mérgezés elleni védekezés tanulás útján is javulhat, a növényevők néhány nap alatt áttérhetnek egy újonnan megjelenő növényre, vagy elkerülhetnek egy fontos tápnövényt, ha összetétele megváltozik, illetve jobb is akad nála. A Kiskunságban korábban igen gyakori üreginyulak mind egyedi, mind szociális tanulás révén módosíthatják táplálékukat (Bilkó *et al.* 1994), és ez nem csak a borókára, hanem más növényre, az ugyancsak magas illóolaj-tartalmú kakukkfűre is vonatkozhat (Altbäcker *et al.* 1995). A kakukkfű a bugaci nyulak fő nyári táplálékalkotója (Mátrai *et al.* 1997), ami abortív hatású timolt és karvakrolt tartalmaz nagy mennyiségben.

A legelő állatok táplálékválasztását több olyan terpénszármazék is befolyásolhatja, mely viszonylag ritkán fordul elő az örökzöldekben, de erősen legelt területeken viszonylag nagy mennyiségben megtalálható. Az általunk vizsgált orgoványi borókákban ilyen vegyület lehet a delta-3-karén is, amely ismert humán allergén (Cometto-Muniz *et al.* 1998) és amely egyes, a birkák által elkerült bokrokban bizonyos esetekben az illóolaj 50 százalékát is elérte (ld. 6. ábra). Az evolúciós versenyfutás elmélete szerint az erős rágási nyomás kényszere alatt olyan védekezési módszerek elterjedése várható, amelyekre a helyi növényevők még nincsenek felkészülve. A három borókásban a fiatal és öreg bokrok illóolaj-tartalmának összehasonlítása a delta-3-karén jelenlétének szempontjából fontos bizonyíték lehet a hatóanyag relatíve recens elterjedésére. Izgalmasnak ítéljük a birkák és a nyulak összehasonlítását is a régóta elterjedt, illetve recens hatóanyagok emészthetősége szempontjából. Várható, hogy a két fajban az utóbbiak fogyasztásában jelentősebb különbségek lesznek. Erre utaló jeleket figyelhettünk meg az ezzel kapcsolatos borókafogyasztásos előkísérleteinkben, hiszen az pozitív korrelációban volt az igen elterjedt alfa-pinén tartalommal, míg ellentétes összefüggést mutatott a delta-3-karén tartalommal. Ez megegyezik az evolúciós versenyfutás alapján jósolható összefüggésekkel (Hawkins & Cornell 2001).





6. ábra. A rágott és nem rágott borókák illóolajának delta-3-carén hatóanyagának százalékos összetétele. Jelentős egyedi különbséget figyelhetünk meg a rágott és a nem rágott bokrok illóolajának delta-3-carén tartalmában.

A szezonális változások ismerete alapvető a növény-növényevő kapcsolatokban. A lombhullatók anyagcseréjének szezonális ingadozását tükrözik az általunk is a kor meghatározásához használt évgűrűk. Emellett a téli lassúbb anyagcsere következtében sajátos mérgeanyagok és tartalék tápanyagok halmozódtak fel a téli nyugalomban lévő növények fás szöveteiben, amik a legelő állatok számára jellegzetes ízűek és egyúttal tápanyagforrást is jelentenek a sarkkörü erdőkben. A tundrai növények alacsony növekedési rátája a fizikai környezeti tényezőkkel szembeni alkalmazkodás eredménye, míg a másodlagos anyagcseretermékek a növényevőkkel szembeni kémiai védekezés lehetőségét biztosítják (Bryant *et al.* 1983).

Több olyan vegetációtípus létezik, ahol a helyi emlősöket a természetes rendszer részének tekintik, és kimutatták, hogy hatásuk nélkül degradációs folyamatok indulhatnak be (Clark 1981, Delibes & Hiraldo 1981). A kiskunsági borókásokban a munkacsoportunk eredményei szerint a legelő állatok és a növényzet kapcsolatrendszerének ismerete alapvető fontosságú a rendszer szempontjából. Összehasonlítva a koreosztást egy nyúlragott (Bugac), egy birkarágott (Orgovány) és egy nem rágott borókásban (Bócsa), következtethetünk a múltbeli kölcsönhatásokra. A társulás megújulása és fennmaradása szempontjából igen fontos, hogy a csemeték a növényevők legelését fiatal korukban túlélhessék. Ennek hiánya mutatkozik a bugaci állományban, ahol a fiatal bokrok gyakorisága lecsökken, amit a korábbi vizsgálatok szerint (Mátrai *et al.* 1997) a nyulak táplálkozási viselkedése okoz. A hozzávetőlegesen harminc évnél fiatalabb korcsoportokban a kis borókák jelenlétének erős csökkenése feltehetően az üregi-



nyulak rágásának következménye. A borókásokban alapvető változást hozott az üreginyúl állomány 1994-es összeomlása és a legeltető állattartás párhuzamos visszaszorulása. Az üreginyulak a táplálékhiány következtében szorultak rá a boróka fogyasztására, ami aztán a szociális tanulás révén fennmaradhatott. Az orgoványi borókás koreloszlása a korábbi birkalegeltetés és erőteljes borókarágás ellenére is hasonló maradt a rágásmentes bócsai területhez. Ennek oka a birka legelési viselkedésében keresendő, a birkák ugyanis elsősorban a tisztások gyepfelületén táplálkoznak, és nem bántják a nyárfák alatt sarjadzó kis borókákat. A gyepek kiritkulása után a birkák a felnőtt borókabokrok oldalán növényeket rágják, ami a bokor alakjának torzulásán túl nem okoz pusztulást. A bugaci nyulak viszont, éppen a bokrok és fák alatt, a talajszinten táplálkoznak, és ott a helyi táplálkozási tradíciónak megfelelően a téli hónapokban borókát is fogyasztanak. Ez vezet a kis borókák pusztulásához, illetve egyes öreg bokrok felkopaszításához (Mátrai *et al.* 1997). Ez utóbbi szintén nem okozza a borókapusztulást, azonban az orgoványi birkarágás 1,5 méteres magasságával szemben kb. 50 cm-ig kopaszítja fel a bokrokat. Nagyobb tér- és hosszabb időbeli viszonylatból kiindulva a rágási nyomás fluktuációja ökológiai értelemben igen fontos. Egy Alaszkában végzett vizsgálatban a sarki nyúlfajt (*Lepus americanus*) tanulmányozva (Bryant 1981) megállapították, hogy a nyulak egyedszáma hozzávetőlegesen 11 éves ciklikus változást mutat, aminek meghatározott szerepe van az ottani vegetáció dinamikájában. A vegetációt egyéb ritka hatások is érik, a Bugacon 1976-ban, Bócsán 1993-ban, Orgoványban 2000-ben pusztító erdőtüz nagy területen megsemmisítette a borókákat, és az égett területeken a regeneráció csak lassan halad. A még megmaradt érintetlen területek fennmaradásának illetve az égett területek borókás irányába történő regenerációjának elősegítése érdekében alapvető fontosságú a növény-növényevő kapcsolatrendszer ismerete, ehhez járulhat hozzá a kutatásunk is.

\*

*Köszönetnyilvánítás* – Szeretnénk köszönetet mondani Kalapos Tibornak, hogy a laboratóriumi munkánkhoz a Növényrendszertan Tanszék eszközeit használhattuk. Köszönjük Gyuricza Veronika, Németh István és Katona Krisztián a borókák koreloszlásának meghatározásában nyújtott segítségét. A terepi kutatás a KNP engedélyével történt. Vizsgálataimat a Pro Renovanda Cultura Hungariae „Diákok a tudományért” Szakalapítvány támogatta. A kutatómunkához szükséges forrásokat az NKFP 3-B/0008 2002 pályázat biztosította.

### Irodalomjegyzék

- Altbäcker, V. (1998): Növény-növényevő kapcsolatok vizsgálata homoki társulásokban. – In: Fekete G. (szerk.) *A közösségi ökológia frontvonalai*. – Scientia, Budapest, pp. 123–145.
- Altbäcker, V., Hudson, R. & Bilkó Á. (1995): Rabbit-mothers' Diet Influences Pups' Later Food Choice. – *Ethology*, **99**: 107–116.

- Bernáth, J. (2000): Speciális növényi anyagok (hatóanyagok) funkciói a növényvilágban. – In: Bernáth J. (szerk.): *Gyógy- és aromanövények*. – Mezőgazda Kiadó, Budapest, pp. 31–34.
- Bilkó, Á., Altbäcker, V. & Hudson, R. (1994): Food preference transmission in the rabbit: the means of information transfer. – *Physiology and Behavior* **56**: 907–912.
- Bryant, J. P. (1981): Hare Trigger. – *Natural History* **11**: 46–52.
- Bryant, J. P., Chapin, F. S. & Klein, D. R. (1983): Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. – *Oikos* **40**: 79–100.
- Clark, W. R. (1981): *Role of black-tailed jackrabbits in a North American shrub-steppe ecosystem*. – In: Myers, K. & McInnes, C. D. (eds.): *Proceedings of World Lagomorph Conference*, Guelph, Ontario, 1979, pp. 706–719.
- Coley, P. D., Bryant, J. P. & Chapin, F. S. (1985): Resource availability and plant antiherbivore defense. – *Science* **230**: 895–899.
- Cometto-Muniz, J. E., Cain, W. S., Abraham, M. H. & Kumarsingh, R. (1998): Trigeminal and Olfactory Chemosensory Impact of Selected Terpenes. – *Pharmacology Biochemistry and Behavior* **60**: 765–770.
- Dearing, M. D. & Mangione, A. M. (2000): Diet breadth of mammalian herbivores: nutrient versus detoxification constraints. – *Oecologia* **123**: 397–405.
- Delibes, M. & Hiraldo, F. (1981): *The rabbit as prey in the Iberian mediterranean ecosystem*. – In: Myers, K. & McInnes, C. D. (eds.): *Proceedings of World Lagomorph Conference*, Guelph, Ontario, 1979, pp. 614–622.
- Futuyma, D. J. (1976): Food plant specialization and environmental predictability in Lepidoptera. – *American Naturalist* **110**: 285–292.
- Freeland, W. J. & Janzen, D. H. (1974): Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds. – *American Naturalist* **108**: 269–289.
- Haukioja, E. (1985): Induced long-term resistance of birch foliage against defoliators: Defensive or incidental? – *Ecology* **66**: 1304–1308.
- Hassanali, N. B., Darab, Y., Sajed, M. A. & Fatemeh, N. (2004): Effects of spacing and harvesting time on herbage yield and quality/quantity of oil in thyme, *Thymus vulgaris* L. – *Industrial Crops and Products* **19**: 231–236.
- Hawkins, B. A. & Cornell, H. V. (2001): A compass for biological control. – *Trends in Ecology and Evolution* **15**: 37.
- Jermy, T. (1976): Insect–host plant relationship: coevolution or sequential evolution? – *Symposia Biologica Hungarica* **16**: 109–113.
- Jermy, T. (1983): Evolution of insect/host relationship. – *American Naturalist* **124**: 609–630.
- Kareiva, P. (1999): Coevolutionary arms races: Is victory possible? – *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **96**: 8–10.
- Katona, K. & Altbäcker, V. (2002): Diet estimation by faeces analysis: sampling optimisation for the European hare. – *Folia Zoologica* **51**: 11–15.
- Katona, K., Biró, Zs., Hahn, I., Kertész, M. & Altbäcker, V. (2004): Abundance of European hares in a lowland area, Hungary: a long term ecological study in the period of the rabbit extinction. – *Folia Zoologica* **53**: 255–268.
- Kertész, M., Szabó, J. & Altbäcker, V. (1993): The Bugac Rabbit Project. Part I: Description of the study site and vegetation map. – *Abstracta Botanica* **17**: 187–196.
- Kéry, Á. & Zámbo, I. (2000): A hatóanyag fogalma. – In: Bernáth J. (szerk.): *Gyógy- és aromanövények*. – Mezőgazda Kiadó, Budapest, pp. 29–31.
- Lozano, G. A. (1998): Parasitic stress and self-medication in wild animals. – *Advances in the Study of Behaviour* **27**: 291–317.
- Mátrai, K., Altbäcker, V. & Hahn, I. (1997): Seasonal diet of rabbits and their effect on juniper in Bugac Juniper Forest (Hungary). – *Acta Theriologica* **43**: 107–112.
- Provenza, F. D., Burritt, E. A., Clausen, T. P., Bryant, J. P., Reichardt, P. B. & Distel, R. A. (1990): Conditioned flavor aversion: A mechanism for goats to avoid condensed tannins in blackbrush. – *The American Naturalist* **136**: 810–828.

- Rhoades, D. F. & Cates, R. G. (1976): Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. – *Recent Advances in Phytochemistry* **19**: 168–213.
- Schwartz, C. C., Nagy, J. G. & Regelin, W. L. (1980a): Juniper Oil Yield, Terpenoid Concentration and Antimicrobial Effects on Deer. – *Journal of Wildlife Management* **44**: 107–113.
- Schwartz, C. C., Regelin, W. L. & Nagy, J. N. (1980b): Deer preference for Juniper forage and volatile oil treated foods. – *Journal of Wildlife Management* **44**: 114–120.
- Smith, R. L. (1990): *Ecology and Field Biology*, Fourth Edition – HarperCollins, New York, pp. 509–512.
- Vourc'h, G., Martin, J. L., Duncan, P., Escarré, J., & Clausen, T. P. (2001): Defensive adaptations of *Thuja plicata* to ungulate browsing: a comparative study between mainland and island populations. – *Oecologia* **126**: 84–93.
- Zavarin, E., Lawrence, L. & Thomas, M. (1971): Compositional variations of leaf monoterpenes in *Cupressus monocarpa*, *C. pygmaea*, *C. goveniana*, *C. abramisiana* and *C. sargentii*. – *Phytochemistry* **10**: 379–393.
- VII. Magyar Gyógyszerkönyv (1992): (Ph. Hg. VII.) Medicina Kiadó, Budapest, pp. 395–398.

## Causes and consequences of juniper browsing in Kiskunsági National Park, Hungary

Markó, G.<sup>1</sup>, Gyuricza, V.<sup>1</sup>, Bernáth, J.<sup>2</sup>, Bisztray, Gy.<sup>3</sup> & Altbäcker, V.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Department of Ethology, Eötvös University

H-1117 Budapest, Pázmány Péter stny. 1/c, Hungary

<sup>2</sup>Department of Herbs and Aromatic Plants, Corvinus University

H-1118 Budapest, Villányi út 29-43, Hungary

<sup>3</sup>Department of Genetics and Plant Breeding, Corvinus University

H-1118 Budapest, Villányi út 29-43, Hungary

We have observed local differences in the vegetation-herbivore interaction pattern in the Juniper shrublands of Kiskunsági National Park, Hungary. The density of herbivorous mammals differs in the Bugac, Bócsa and Orgovány forests, and their diet composition varies seasonally and spatially. We have found juniper browsing by the rabbits at Bugac, by the sheep at Orgovány, but no one fed on juniper at Bócsa. We studied whether juniper shrubs deter browsing via enhanced aromatic oil production or via specific chemicals reducing digestibility, and how chemical interaction is reflected in the age distribution of local stands.

By analyzing the chemical composition of shrubs in the three forests we found some significant differences both in the yield and the composition of essential oils related to the damage level. The shrubs produced the highest yield at Bugac and during the winter season when their consumption was most probable.

As we have shown that rabbits avoid junipers with high oil content and there are local traditions in diet composition due to social learning, these mechanisms might have contributed to the selective survival of juniper seedlings during the past decades. Such local interactions could be reflected by the skewed age distribution of junipers at Bugac where density of young age classes is much lower than expected.

Thus we found that selective feeding by herbivores contributes to the vegetation pattern even at the landscape level.

Keywords: herbivore, rabbit, sheep, Common juniper, essential oil