

# A FITOMASSZA ÉS FAJGAZDAGSÁG KAPCSOLATÁT ALAKÍTÓ TÉNYEZŐK HORTOBÁGYI SZIKES ÉS LÖSZGYEPEK BEN

KELEMEN ANDRÁS<sup>1</sup>, TÖRÖK PÉTER<sup>2</sup>, VALKÓ ORSOLYA<sup>3</sup>,  
MIGLÉCZ TAMÁS<sup>4</sup> és TÓTHMÉRÉSZ BÉLA<sup>5</sup>

Debreceni Egyetem TEK, Ökológiai Tanszék, 4032 Debrecen, Egyetem tér 1.

<sup>1</sup>kelemen.andras12@gmail.com; <sup>2</sup>molinia@gmail.com; <sup>3</sup>valkoorsoli@gmail.com;  
<sup>4</sup>tamas.miglecz@gmail.com; <sup>5</sup>tothmerb@gmail.com

Elfogadva: 2012. november 27.

**Kulcsszavak:** avar, C-S-R stratégiák, humped-back, kompetíció, produktivitás, stressz

**Összefoglalás:** A fitomassza és a fajgazdagság kapcsolatának vizsgálata kulcsfontosságú a gyepek vegetációdinamikai folyamatainak megértése szempontjából. Kutatásunk során ezért az egyes fitomassza-frakciók fajgazdagságra gyakorolt hatását vizsgáltuk természetközeli állapotú gyepekben. Hipotéziseink a következők voltak: (i) A teljes földfelszín feletti fitomassza és a fajszám kapcsolata unimodális (egy csúcú) görbével írható le. (ii) A teljes fitomassza növekedésével párhuzamosan a kompetitor fajok aránya növekszik, a stressz-tűrő és a ruderális fajok aránya csökken. (iii) Az avar felhalmozódása kis mennyiségben pozitívan, nagy mennyiségben negatívan befolyásolja a fajgazdagságot. Kutatásainkat a Hortobágyi Nemzeti Park területén végeztük; összesen nyolc szikes és löszgyep típust vizsgáltunk. Eredményeink azt mutatják, hogy hortobágyi szikes és löszgyepek esetében a teljes földfelszín feletti fitomassza és a fajszám kapcsolata unimodális görbével írható le. A fajgazdagság maximumát 750 g/m<sup>2</sup> teljes földfelszín feletti fitomassza értékeknél találtuk. Minél nagyobb volt teljes földfelszín feletti fitomassza, a kompetitorok aránya annál magasabb, míg a stressztűrők aránya annál alacsonyabb volt. A ruderálisok arányának eloszlása unimodális görbét követett és a fajszámhoz hasonlóan a löszgyepekben volt a legmagasabb. Bizonyos avarmennyiség (kb. 400 g/m<sup>2</sup>) alatt pozitív, ennél nagyobb avarmennyiségek esetén negatív korrelációt találtunk az avar mennyisége és a fajgazdagság között. Az élő fitomassza és a fajgazdagság pozitívan korrelált a teljes gradiens mentén. Vizsgálataink alapján valószínűsíthető, hogy alacsony produktivitású gyepekben az abiotikus stressz, a produktivitás növekedésével pedig biotikus interakciók (pl. kompetíció) játszanak meghatározó szerepet a fajgazdagság kialakításában. Az avar mennyisége a teljes produktivitási gradiens mentén meghatározó volt. A produktívabb közösségekben az avarfelhalmozódás és a kompetíció együttesen lehet felelős a fajgazdagság csökkenéséért, bár vizsgálatunk szerint az avarfelhalmozódás játszik fontosabb szerepet ebben.

## Bevezetés

Az utóbbi évtizedekben a gyepek diverzitása hazánkban és Európa szerte egyaránt csökkent (BAKKER és BERENDSE 1999). Ennek a csökkenésnek az okai a gyepek beépítésén, feltörésén és fragmentálódásán túlmenően a megváltozott területkezelésben keresendők (FISCHER és STÖCKLIN 1997, PENKSZA et al. 2010). A területek kezelésének felhagyása, illetve a hasznosítás intenzívebbé válása (pl. műtrágyázás, peszticidek használata, túllegeltetés) egyaránt vezethet a diverzitás csökkenéséhez (MOLNÁR és BOTTA-DUKÁT 1998, BISCHOFF et al. 2005, PENKSZA et al. 2007, VALKÓ et al. 2011). Ezek a hatások gyakran a gyepek fitomassza viszonyainak megváltoztatásán keresztül fejtik ki hatásukat (GUO 2007, SZENTES et al. 2009). Ezért ökológiai és természetvédelmi szempontból is elengedhetetlen a fitomassza–fajszám kapcsolatok vizsgálata természetes gyepekben.

A gyepekben jelen lévő fitomassza mennyisége, kismértékű zavarás esetén azok produktivitásától függ, így a fitomassza értékek elemzése segítségével a produktivitást értékelhetjük. A produktivitás–fajgazdagság kapcsolatokat számos jellemző befolyásolhatja, például a vizsgált terület földrajzi elhelyezkedése (CORNWELL és GRUBB 2003), kiterjedése (MITTELBACH et al. 2001, GILLMAN és WRIGHT 2006), fragmentáltsága (DOLT et al. 2005), a vizsgált közösség típusa (CORNWELL és GRUBB 2003) és szukcessziós állapota (BISCHOFF et al. 2005). Általánosan elfogadott, hogy a vizsgálat léptéke az egyik legfontosabb tényező, amely meghatározhatja a produktivitás és a fajgazdagság között fennálló összefüggés típusát (MITTELBACH et al. 2001, GILLMAN és WRIGHT 2006). Tájléptékben (20–200 km-en belül) a leggyakrabban kimutatott összefüggés az unimodális (egy csúcú) görbével leírható, úgynevezett „humped-back” összefüggés (MITTELBACH et al. 2001). Az unimodális görbét először GRIME (1973) írta le a produktivitás és a fajgazdagság között. Unimodális görbe esetén a fitomassza alacsony, illetve magas értékeinél egyaránt alacsony fajgazdagságot tapasztalunk. A legmagasabb fajgazdagság a két véglet között, leggyakrabban közepes fitomassza mellett figyelhető meg. GRIME (1973) magyarázata szerint alacsony produkcióján az erős abiotikus stressz, magas produkcióján pedig az erős kompetíció eredményezi az alacsony fajgazdagságot. Ezen kívül még számos, egymással több ponton is összefüggő magyarázat létezik a görbe alakjával kapcsolatban. A görbe emelkedő része magyarázható a növekvő egyedsűrűséggel (OKSANEN 1996), a talaj tápanyagtartalmának növekvő heterogenitásával (TILMAN és PACALA 1993), illetve a kismértékű avarfelhalmozódással (XIONG és NILSSON 1999). A görbe leszálló ága a növények növekvő átlagos méretének következtében csökkenő egyedsűrűséggel (OKSANEN 1996), a csökkenő mozaikossággal és mikroélelőhely elérhetőséggel (TILMAN és PACALA 1993, BARTHA et al. 2003), illetve a nagymértékű avarfelhalmozódással magyarázható (FACELLI és PICKETT 1991). Az unimodális kapcsolatok olyan területeken tesztelhetők ideálisan, ahol alacsony és magas produktívus élőhelyek egyaránt megtalálhatók (OBA et al. 2001). A fentiek alapján látható, hogy ezt az összefüggést sokféle szempontból vizsgálták, hiányoznak viszont az olyan vizsgálatok, amelyek a különböző növényi stratégiák arányát és az egyes fitomassza-frakciók mennyiségét és fajgazdagságra gyakorolt hatását széles produktívus gradiens mentén vizsgálták volna. Szintén hiányoznak olyan vizsgálatok, amelyek a fitomassza–fajsúly kapcsolatokat szikes és löszgyepek által jellemzett tájban vizsgálták, annak ellenére, hogy több veszélyeztetett, Natura 2000-es, Közép-, illetve Kelet-Európában nagy kiterjedésben jelenlévő növényközösség is megtalálható ezekben az élőhely-rendszerekben (TÖRÖK et al. 2011a). Kutatásunk során széles produktívus gradienst vizsgálva igyekeztünk több lehetséges hatótényező szerepét feltárni a produktívus-fajsúly összefüggés kialakulásában. Eltérő fitomassza frakciók és eltérő stratégiát követő fajok mennyiségi eloszlásának vizsgálatával következtetni tudunk az abiotikus stressz, a kompetíció és az avar hatásának szerepére a produktívus-fajsúly összefüggés kialakításában. Kutatásunk során a következő hipotéziseket teszteltük: (i) „Humped-back” hipotézis: A teljes földfelszín feletti fitomassza és a fajsúly kapcsolata unimodális görbével írható le. (ii) C-S-R hipotézis: A teljes fitomassza növekedésével párhuzamosan a kompetítor fajok aránya növekszik, a stressz-tűrőké illetve a ruderalizók pedig csökken. (iii) Avarhatás hipotézis: A kis mennyiségű avar pozitívan, a nagy mennyiségű avar felhalmozódása negatívan befolyásolja a fajgazdagságot.

## Anyag és módszer

### Vizsgálati terület

Mintavételi helyeink a Hortobágyi Nemzeti Park területén, Tiszafüred, Egyek, Hortobágy és Balmazújváros közigazgatási határában, egymáshoz közel, egy kb. 25 km-es sugarú körön belül helyezkednek el. A térség klímája mérsékelt kontinentális, az átlagos évi középhőmérséklet 9,5°C, az évi átlagos csapadék mennyisége mintegy 550 mm (MOLNÁR 2004). A táj vegetációját nagy kiterjedésű, változatos szikesek és a magasabb térszinteken elhelyezkedő, kis területű löszgyepek jellemzik. Nyolc jellemző növényközösséget vizsgáltunk, melyek produktivitásuk szerint növekvő sorrendben a következők voltak: i. szikfok növényzet (*Puccinellium limosae*); ii. cickórós szikes puszta (*Achillea setaceae-Festucetum pseudovinae*); iii. ürmös szikes puszta (*Artemisia santonici-Festucetum pseudovinae*); iv. sziki sásrét (*Agrostio-Caricetum distantis s.l.*); különböző pázsitfűfajok dominanciájával jellemezhető löszpusztarétek (*Salvia nemorosae-Festucetum rupicola*); v. *Festuca rupicola*-s löszpusztarét; vi. *Bromus inermis*-es löszmezsgye; vii. *Stipa capillata*-s löszgyep; viii. ecsetpázsitos rét (*Agrostio-Alopecuretum pratensis*). Az i.-iii. közösségekre mind szárazság-stressz, mind sóstressz jellemző. A sziki sásrétekre csak só-stressz, a löszgyepekre pedig csupán a szárazság-stressz, az ecsetpázsitos rétre pedig egyik stressz-hatás sem jellemző. A vizsgált területeket évi egyszeri kaszálással, illetve legeléssel kezelik, a legeltetett területeken enyhe legelési nyomás volt jellemző. A közösségek további jellemzését lásd az 1. táblázatban.

I. táblázat  
Table 1

A vizsgált közösségek jellemzése  
Characteristics of the studied grasslands.

(1) Habitat types; (2) Water content of soil; (3) Salinity; (4) Characteristic species; (5) *Puccinellia* open alkali grasslands; (6) *Achillea* short alkali grasslands; (7) *Artemisia* short alkali grasslands; (8) *Juncus* short alkali grasslands; (9) *Festuca* loess grasslands; (10) *Bromus* loess verges; (11) *Stipa* loess grasslands; (12) *Alopecurus* meadows; (13) Dry; (14) Mesophylous; (15) High; (16) Low.

Közösség neve (1)	Vízállapot (2)	Sótartalom (3)	Jellemző fajok (4)
Szikfok növényzet (5)	száraz (13)	magas (15)	<i>Puccinellia limosa</i> , <i>Hordeum hystrix</i> , <i>Spergularia rubra</i> , <i>Lepidium ruderales</i>
Cickórós szikes (6)	száraz	magas	<i>Festuca pseudovina</i> , <i>Cynodon dactylon</i> , <i>Achillea setacea</i> , <i>Podospermum canum</i>
Ürmös szikes (7)	száraz	magas	<i>Festuca pseudovina</i> , <i>Carex stenophylla</i> , <i>Artemisia santonicum</i> , <i>Lotus</i> <i>corniculatus</i>
Sziki sásrét (8)	mezofil (14)	magas	<i>Juncus compressus</i> , <i>Hordeum hystrix</i> , <i>Bupleurum tenuissimum</i> , <i>Lotus</i> <i>corniculatus</i>
<i>Festuca rupicola</i> -s löszpusztarét (9)	száraz	alacsony	<i>Festuca rupicola</i> , <i>Salvia nemorosa</i> , <i>Filipendula vulgaris</i> , <i>Fragaria viridis</i>
<i>Bromus inermis</i> -es löszmezsgye (10)	száraz	alacsony (16)	<i>Bromus inermis</i> , <i>Poa angustifolia</i> , <i>Festuca rupicola</i> , <i>Salvia nemorosa</i>
<i>Stipa capillata</i> -s löszgyep (11)	száraz	alacsony	<i>Festuca rupicola</i> , <i>Stipa capillata</i> , <i>Thymus glabrescens</i> , <i>Galium verum</i>
Ecsetpázsitos rét (12)	mezofil	alacsony	<i>Alopecurus pratensis</i> , <i>Agropyron</i> <i>repens</i> , <i>Juncus compressus</i> , <i>Eleocharis</i> <i>palustris</i>

## Mintavétel

Mind a nyolc közösség esetében 3 állományt vizsgáltunk. Minden állományban az állományszegélyek elkerülésével kijelöltünk egy, az állományt jellemző 25 m<sup>2</sup>-es, négyzet alakú blokkot, amin belül 10 db, random elhelyezett, 20×20 cm-es négyzetben begyűjtöttük a teljes földfelszín feletti fitomasszát (avar + élő fitomassza). A mintákat 2009 júniusában, az éves fitomassza-produkció maximumánál gyűjtöttük. A mintákat szárítást követően (65°C; 24 óra) avar és élő frakcióra válogattuk, az élő frakciót ezután fajokként válogattuk szét. A száraztömegeket 0,01 g-os pontossággal mértük.

## Adatfeldolgozás

A mintákban előforduló fajokat GRIME (1979) és BORHIDI (1993) munkáját felhasználva C-S-R stratégiasoportokba osztottuk. A kompetitorok közé főként a nagytermetű, élvelő fajokat soroltuk, melyekre jellemző a sűrű levélzet és a hatékony laterális terjedés. Stressz-tűrőknek az élvelő, fejlett gyökérzetű és lassú növekedésű fajokat, és azokat a rövidéletűeket tekintettük, melyek a magas sótartalmú élőhelyekhez alkalmazkodtak. Ruderálisoknak főleg azokat a rövidéletű növényeket tekintettük, amelyek általában forrás-gazdag környezetben fordulnak elő és apró, jól terjedő magokkal könnyen kolonizálnak új élőhelyeket.

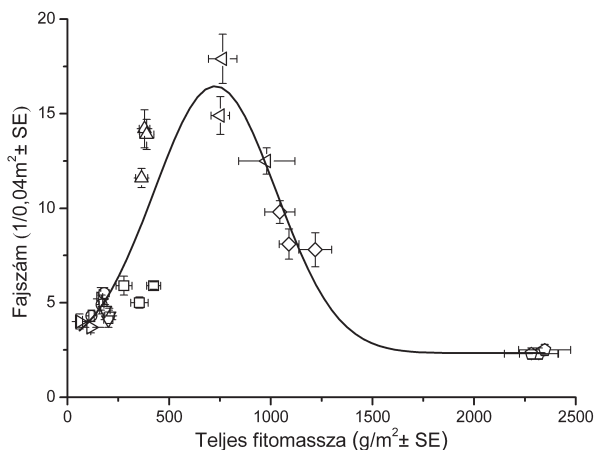
A fitomassza frakciók és fajgazdagság közötti összefüggések vizsgálatára Spearman-féle rangkorrelációt használtunk (ZAR 1999). A teljes földfelszín feletti fitomassza és a fajszám kapcsolatának jellemzésére Gauss-görbét illesztettünk (RIETKERK et al. 2000).

## Eredmények

Mintáinkban összesen 114 fajt mutattunk ki, 22 egyszikűt és 92 kétszikűt. A legfajgazdagabbak a *Bromus inermis*-es löszmezsgyék (átlagosan 15,1 faj/0,04m<sup>2</sup>), míg a legfajszegényebbek az ecsetpázsitos rétek voltak (átlagosan 2,4 faj/0,04m<sup>2</sup>). A legnagyobb teljes földfelszín feletti fitomassza értékeket az ecsetpázsitosokban (átlag: 2316 g/m<sup>2</sup>), a legkisebbeket a szikfok növényzetben találtuk (átlag: 113 g/m<sup>2</sup>; 2. táblázat). A teljes földfelszín feletti fitomassza és a fajszám kapcsolata unimodális összefüggést mutatott (Gauss-illesztés,  $R^2=0,79$ ; 1. ábra). A fajgazdagság 750 g/m<sup>2</sup> teljes földfelszín feletti fitomassza értéknél volt a legnagyobb. A szikes gyepek (i-iv) a görbe kezdeti szakaszán (alacsony fitomassza, alacsony fajszám), a löszgyepek (v-vii) a görbe középső részén (közepes fitomassza, magas fajszám), az ecsetpázsitos rétek (viii) a görbe leszálló ágán (magas fitomassza, alacsony fajszám) helyezkedtek el (1. ábra, 2. táblázat).

A mintáinkban kimutatott fajok közül 26 kompetitor, 34 stressz-tűrő és 54 ruderális faj volt. A kompetitor fajok aránya pozitívan (Spearman;  $R=0,47$ ;  $P<0,05$ ), a stressz-tűrőké negatívan (Spearman;  $R=-0,83$ ;  $P<0,001$ ) korrelált a földfelszín feletti fitomasszával a teljes gradiens mentén (2. ábra). A ruderális fajok aránya a produktivitási gradiens mentén unimodális görbével írható le (Gauss-illesztés,  $R^2=0,85$ ), így nem mutattunk ki monoton korrelációt a ruderális fajok aránya és a teljes földfelszín feletti fitomassza között (Spearman;  $R=0,13$ ;  $P=0,53$ ). Arányuk 750 g/m<sup>2</sup> teljes földfelszín feletti fitomassza mennyiségénél volt a legmagasabb (2. ábra).

Alacsony fitomassza mennyiségek esetében az avar mennyiség és a fajszám, illetve az avar mennyiség és az élő fitomassza kapcsolatát erős pozitív korreláció jellemezte (750 g/m<sup>2</sup> teljes földfelszín feletti fitomassza és mintegy 400 g/m<sup>2</sup> avar; Spearman rangkorreláció értékei rendre:  $R=0,84$ ;  $P<0,001$  és  $R=0,83$ ;  $P<0,001$ ; 3. ábra). Magasabb teljes fitomassza és avar mennyiségek esetén ettől eltérően negatív korrelációt mutattunk ki mind az avar mennyisége és a fajszám, mind az avar mennyisége és az élő fitomassza között (Spearman rangkorreláció értékei rendre:  $R=-0,95$ ;  $P<0,001$  és  $R=-0,77$ ;  $P<0,05$ ; 3. ábra).



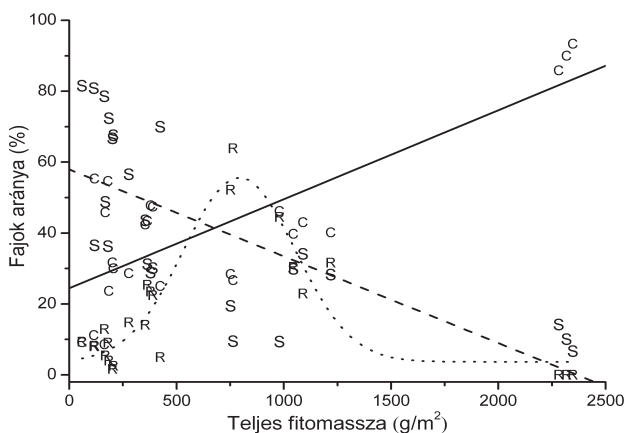
1. ábra. A teljes földfelszín feletti fitomassza ( $\text{g/m}^2 \pm \text{standard error}$ ) és a fajszám ( $1/0,04\text{m}^2 \pm \text{standard error}$ ) kapcsolata

Jelmagyarázat: szikfok növényzet –  $\nabla$ ; cickóros szikes puszta –  $\circ$ ; ürmös szikes puszta –  $\nabla$ ; Sziki sásrét –  $\square$ ; *Festuca rupicola*-s löszpusztarét –  $\triangle$ ; *Bromus inermis*-es löszmezsgye –  $\triangleleft$ ; *Stipa capillata*-s löszgyep –  $\diamond$ ; ecsetpázsitos rét –  $\square$ . Az adatpontokra Gauss-görbét illesztettünk.

Figure 1. Relationship between total biomass ( $\text{g/m}^2 \pm \text{standard error}$ ) and species richness (species number/ $0.04\text{m}^2 \pm \text{standard error}$ ).

Notations: *Puccinellia* open alkali grasslands –  $\nabla$ ; *Achillea* short alkali grasslands –  $\circ$ ; *Artemisia* short alkali grasslands –  $\nabla$ ; *Juncus* short alkali grasslands –  $\square$ ; *Festuca* loess grasslands –  $\triangle$ ; *Bromus* loess grasslands –  $\triangleleft$ ; *Stipa* loess grasslands –  $\diamond$ ; *Alopecurus* meadows –  $\square$ .

The Gaussian curve was fitted to the species richness scores.



2. ábra. A teljes földfelszín feletti fitomassza ( $\text{g/m}^2$ ) és a különböző C-S-R stratégiájú fajok aránya (%) közötti kapcsolat

Jelmagyarázat: C – kompetítorok, folytonos vonal; S – stressz-tűrők, szaggatott vonal; R – ruderálisok, pontozott vonal.

Figure 2. Relationship between total biomass ( $\text{g/m}^2$ ) and the proportion of species with different C-S-R strategy types (%).

Notation: C – competitors, solid line; S – stress-tolerators, dashed line; R – ruderals, dotted line.

2. táblázat  
Table 2

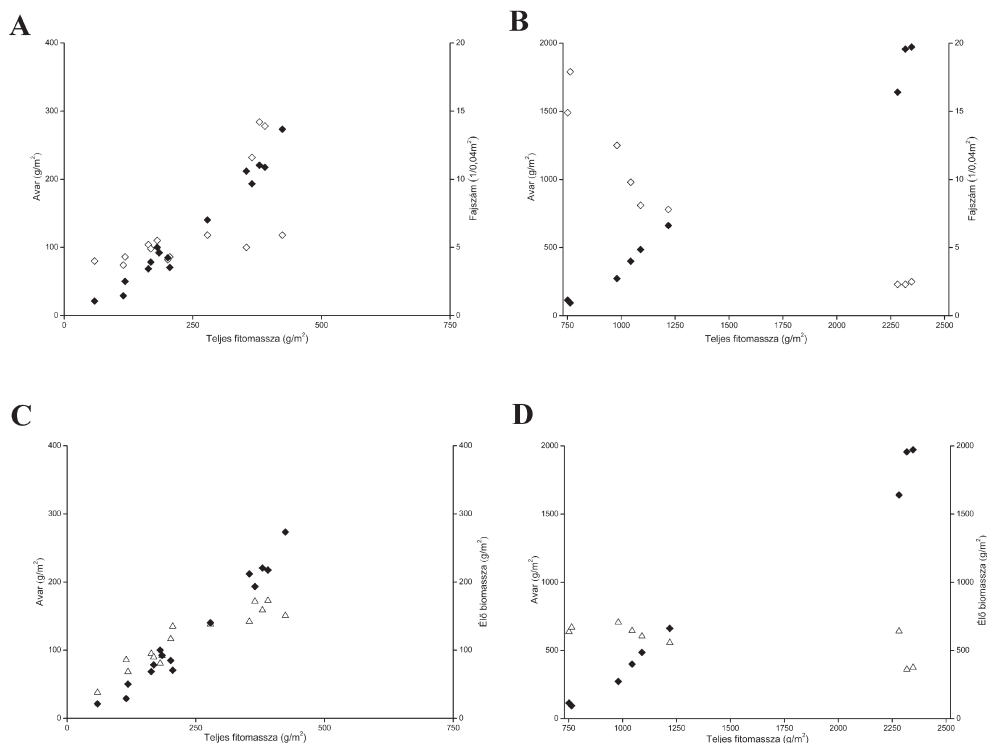
A vizsgált gyepek fitomassza tömegei és a különböző C-S-R kategóriákba sorolt fajainak fajszaímai (átlag és standard error). A fajszaíkokat a 20×20 cm-es mintavételi egységekre a fitomassza tömegek pedig 1 m<sup>2</sup>-re átszámítva jelenítettük meg

Gyep típusok: (1) Szikfok növényzet; (2) Cickóros szikes pusztá; (3) Ürmös szikes pusztá; (4) Sziki sásrét; (5) *Festuca rupicola*-s löszpusztarét; (6) *Bromus inermis*-es löszmezsgye; (7) *Stipa capillata*-s löszgyep; (8) Ecsetpázsitos rét

Biomass scores and species numbers of the studied grasslands (mean ± standard error). Species number scores are calculated for the biomass sample size (0,04 m<sup>2</sup>) and biomass scores for 1 m<sup>2</sup>.

(1) Habitat types; (2) Phytomass; (3) Number of species; (4) *Puccinellia* open alkali grasslands; (5) *Achillea* short alkali grasslands; (6) *Artemisia* short alkali grasslands; (7) *Juncus* short alkali grasslands; (8) *Festuca* loess grasslands; (9) *Bromus* loess verges; (10) *Stipa* loess grasslands; (11) *Alopecurus* meadows; (12) Total; (13) Litter; (14) Living phytomass; (15) Competitors; (16) Stress tolerators; (17) Ruderals.

Közösség (1)	(4)	(5)	(6)	(7)
<b>Fitomassza (g) (2)</b>				
Teljes (12)	112,5±30,2	155,9±19,1	197,0±6,4	352,1±42,0
Avar (13)	39,7±14,6	76,2±14,4	82,6±6,5	208,6±38,5
Élő fitomassza (14)	72,9±17,7	79,6±6,3	114,4±12,4	143,5±3,7
Kompetítorok (15)	11,3±5,1	60,0±5,9	87,9±6,7	84,7±5,9
Stressz-tűrők (16)	59,6±9,9	18,8±1,8	26,4±4,2	58,2±6,2
Ruderálisok (17)	1,9±0,7	0,8±0,4	0,1±0,1	0,7±0,2
<b>Fajszaí (3)</b>				
Teljes (12)	4,3±0,5	4,9±0,4	4,3±0,1	5,6±0,3
Kompetítorok (15)	0,4±0,1	2,5±0,2	1,1±0,1	1,8±0,2
Stressz-tűrők (16)	3,3±0,3	1,9±0,2	3,1±0,2	3,2±0,2
Ruderálisok (17)	0,5±0,1	0,5±0,1	0,1±0,1	0,6±0,2
Közösség (1)	(8)	(9)	(10)	(11)
<b>Fitomassza (g) (2)</b>				
Teljes (12)	378,2±7,3	832,0±74,2	1117,8±52,3	2315,7±18,8
Avar (13)	210,5±8,6	160,8±56,4	516,0±77,1	1856,4±108,1
Élő fitomassza (14)	167,7±4,5	671,2±20,4	601,8±25,2	459,3±91,4
Kompetítorok (15)	115,9±11,3	549,3±40,6	492,3±34,3	458,7±49,6
Stressz-tűrők (16)	39,6±4,6	31,9±6,4	88,1±19,1	0,6±0,3
Ruderálisok (17)	12,2±2,4	90,8±9,0	23,1±6,9	0,0±0,0
<b>Fajszaí (3)</b>				
Teljes (12)	13,2±0,8	15,1±1,6	8,6±0,6	2,4±0,1
Kompetítorok (15)	6,0±0,5	4,8±0,4	3,4±0,2	2,1±0,1
Stressz-tűrők (16)	4,0±0,2	1,9±0,5	2,7±0,1	0,3±0,1
Ruderálisok (17)	3,2±0,1	8,4±1,7	2,5±0,3	0,0±0,0



3. ábra. A-B. Az avar mennyisége és a fajszám közötti összefüggés alacsony (A), illetve magas (B) produktivitásnál. C-D. Az avar mennyisége és az élő fitomassza közötti összefüggés alacsony (C), illetve magas (D) produktivitásnál

Jelmagyarázat: avar mennyisége – ◆; fajszám – ◇; élő fitomassza – △

Figure 3. A. Correlation between litter and species richness on the initial part of the productivity gradient,

B. Correlation between litter and species richness on the terminal part of the productivity gradient,

C. Correlation of litter and green biomass on the initial part of the productivity gradient,

D. Correlation of litter and green biomass on the terminal part of the productivity gradient.

Notations: amount of litter – ◆; species richness – ◇; and amount of green biomass – △

## Megvitatás

### Fitomassza és fajgazdagság

Eredményeink azt mutatják, hogy a teljes földfelszín feletti fitomassza és a fajgazdagság közötti kapcsolat löszgyepekkel tarkított, szikes tájban unimodális görbével írható le. Ez igazolja első hipotézisünket és összhangban van mások egy tájon belül, széles produktívási gradiensek vizsgálata során kapott eredményeivel (lásd MITTELBACH et al. 2001, OBA et al 2001). Több vizsgálatban, ahol a jelen cikkben tárgyalthoz (60 g/m<sup>2</sup> – 2350 g/m<sup>2</sup>) hasonló fitomassza gradienst vizsgáltak (pl. 40–1330 g/m<sup>2</sup>, SCHAFFERS 2002; 130–1850 g/m<sup>2</sup>, LAMB 2008) hasonló összefüggést találtak. A legtöbb publikáció, amelyben monoton pozitív vagy negatív kapcsolatot detektáltak a teljes földfelszín feletti fitomassza és a fajszám között, viszonylag rövid produktívási gradienst vizsgált (vö. ABRAMS 1995, MITTELBACH

et al. 2001). Azaz, ezek a vizsgálatok az unimodális görbe emelkedő (pl. NI et al. 2007) vagy leszálló ágát (pl. WHEELER és SHAW 1991) jellemezték. Gyepközösségekben végzett, tájleptékű vizsgálatok esetében a fajgazdagság maximumát tipikusan a 300–600 g/m<sup>2</sup> teljes fitomassza értékeknél találták (GARCIA et al. 1993, SCHAFFERS 2002). Vizsgálatunkban a legmagasabb fajgazdagságot ennél némileg magasabb, mintegy 750 g/m<sup>2</sup> teljes földfelszín feletti fitomasszával találtuk. Ez az érték az általunk detektált teljes fitomassza intervallum 31%-ánál helyezkedik el, ami jól illeszkedik a nemzetközi szakirodalomban közölt tartományba, ahol a fajszám maximuma a teljes vizsgált fitomassza gradiens 25,7–60,7%-ánál helyezkedik el (CORNWELL és GRUBB 2003). A fajgazdagság maximumának elhelyezkedésére eddig nem találtak egyértelmű magyarázatot, de az biztos, hogy erősen függ a táji környezettől (pl. heterogenitás, fragmentáltság; DOLT et al. 2005, EMANUEL et al. 2011) és a vizsgált közösségek típusától (CORNWELL és GRUBB 2003).

A vizsgálatunkban kimutatott unimodális görbe csúcán elhelyezkedő löszgyepek fragmentált, sérülékeny közösségek (SOMODI et al. 2008, BÖLÖNI et al. 2011). Ezek aktuális veszélyeztetettségéhez hozzájárulhat az is, hogy fitomassza viszonyaiknak már kismértékű megváltozása is – akár növekedésről, akár csökkenésről beszélünk – a fajgazdagság csökkenését vonhatja maga után. Gyepterületek természetvédelmi kezelésének megtervezésekor érdemes tehát figyelembe venni, hogy az adott gyeptípus a fitomassza – fajszám görbe melyik részén helyezkedik el.

### C-S-R stratégiák

Vizsgálatunkban kimutattuk, hogy azokban a közösségekben, ahol a teljes földfelszín feletti fitomassza tömege nagyobb volt, ott a kompetitor fajok aránya magasabb, míg a stressz-tűrőké alacsonyabb volt (2. ábra). Az alacsony produktivitással és szárazság-, illetve só-stresszel jellemezhető szikfok vegetációban volt a legnagyobb a stressz-tűrők aránya. A lassú növekedésű stressz-tűrők által dominált élőhelyeken a kismértékű szervesanyag-produkció miatt detektálhatóak alacsony fitomassza mennyiségek. Az erősen stresszelt élőhelyi környezet nem kedvező a kompetitorok számára (GRIME 1979), ezért arányuk ezeken a területeken alacsony, a stressz mértékének csökkenésével párhuzamosan növekszik. A magas produktivitású területek abiotikus élőhelyi körülményei nagy valószínűséggel a stressztűrők számára is megfelelőek, azonban a kompetitív környezet miatt kiszorulhatnak ezekről az élőhelyekről. Ezt az is alátámasztja, hogy még a legmagasabb produktívójú esetpázsitos gyepekben is előfordulnak stressztűrők, igaz meglehetősen alacsony faj- és egyedszámban (vö. BHATTARAI et al. 2004, CHIARUCCI et al. 2004). Ezek alapján elmondható, hogy alacsony produktívus élőhelyeken az abiotikus stressz, míg magasabb produktívus élőhelyeken inkább a biotikus interakciók (például a kompetíció) határozzák meg leginkább a fajgazdagságot.

A teljes földfelszín feletti fitomassza és a ruderális fajok aránya között unimodális összefüggést tapasztaltunk (2. ábra). A ruderálisok előfordulásának három fontos feltétele van: (i) kedvező abiotikus körülmények (GRIME 1979), (ii) megtelepedéshez szükséges szabad felszín (TILMAN és PACALA 1993) és (iii) propagulumok jelenléte (THOMPSON et al. 1997). A vizsgált közösségek közül legnagyobb arányban a löszgyepekben fordulnak elő ruderális fajok, mivel itt megfelelőek az abiotikus környezeti körülmények, ezen kívül a vegetációban jelen vannak a megtelepedéshez szükséges szabad foltok is. Alacsony produktívusnál feltehetően a magas abiotikus stressz, magas produktívusnál a zárt



vegetáció akadályozza megtelepedésüket. Vizsgálati területeinken az eltérő stratégiával jellemezhető növények közül a ruderálisok fajsza ma volt a legmagasabb, így leginkább ez a csoport felelős a teljes földfelszín feletti fitomassza és a fajgazdagság között detektált unimodális kapcsolat kialakításáért (vö. KULL és AAN 1997).

### Avarhatás

Eredményeink szerint a nagyobb avarmennyiség kb. 400g/m<sup>2</sup> avertömegig magasabb, e felett pedig alacsonyabb fajszámmal jár együtt. Az alacsony avarmennyiségeknél detektált pozitív összefüggés lehetséges magyarázata, hogy a kismértékben magasabb avarmennyiség erősen stresszelt élőhelyeken csökkenti a talajfelszínre érkező direkt napsugárzást, így mérsékli a hőmérséklet szélsőségeit és a párolgást, kedvezőbb mikroklímát biztosítva a fajok többségének túléléséhez (XIONG és NILSSON 1999). Ez a folyamat a szikesedés mértékét is csökkentheti, aminek nagy jelentősége lehet a vizsgált gyepek esetében (BAKKER 1985).

Vizsgálatunkban nagy avarmennyiségek esetén negatív kapcsolatot találtunk az avar mennyisége és a fajszám között. Számos szerző szerint ennek legfőbb oka az avar árnyékoló hatása (GOLDBERG és MILLER 1990, GRACE és PUGESK 1997). Az avar ezen kívül mechanikai gátként akadályozza a magok talajfelszínre jutását (magcsapda hatás), csírázását és a csíranövények növekedését (RUPRECHT és SZABÓ 2011), így csökkentve a megtelepedéshez szükséges nyílt foltok elérhetőségét és mennyiségét. Emellett az avar allelopatikus hatást is kifejti (RUPRECHT et al. 2010), továbbá elősegítheti patogén gombák magokon és csíranövényeken való megtelepedését (GARCÍA-GUZMÁN és BENÍTEZ-MALDIVO 2003). A magas avarborítás csökkenti a virágzó hajtásszámot, így hosszabb távon propagulum limitáltságot eredményezhet (FACELLI és PICKETT 1991, BISCHOFF et al. 2005). Több funkcionális fajcsoport különösen érzékeny a felhalmozódó avarra: a legtöbb kétszikű (FACELLI és PICKETT 1991), a ruderális fajok (FACELLI et al. 1988), a rövidéletű (CARSON és PETERSON 1990), apró magvú (RUPRECHT és SZABÓ 2011) és kistermetű fajok (LEPŠ 1999, DOLT et al. 2005). Több vizsgálat szerint az évelő fűvek csírázását és korai növekedését pozitívan befolyásolja a nagyobb mennyiségű avar, így közvetetten ez is okozhatja egyes kísérőfajok kizáródását a vegetációból (CARSON és PETERSON 1990, XIONG és NILSSON 1999, BARTHA 2001).

Számos publikációban tettek kísérletet arra, hogy megadják azt az avarmennyiséget, amely még pozitívan hat a fajgazdagságra. Általánosságban azt találták, hogy 300 g/m<sup>2</sup>-es avarmennyiségig még pozitívan (WILLMS 1986), míg a 900 g/m<sup>2</sup> feletti avarmennyiség már negatívan hat a fajgazdagságra (KNAPP és SEASTEDT 1986, CARSON és PETERSON 1990, DEÁK et al. 2011). A 300 g/m<sup>2</sup> és 900 g/m<sup>2</sup> közötti avarmennyiség esetén kapott eredmények ellentmondásosak, nem tapasztalható bennük egyértelmű trend (WILLMS 1986, FACELLI és CARSON 1991). Az eddigi vizsgálatoktól eltérően a mi vizsgálatunkban azt találtuk, hogy alacsonyabb avarmennyiség értékek (400 g/m<sup>2</sup> avarmennyiség felett) esetében is lehet negatív összefüggés az avar mennyisége és a fajszám között.

Az avar fajszámra gyakorolt negatív hatása valószínűleg a kompetícióval együtt okozza az alacsonyabb fajgazdagságot a magasabb teljes fitomasszával jellemezhető élőhelyek esetében (BILLETER et al. 2007). A fajgazdagságban tapasztalható csúcsot követően a fajgazdagság és az élő fitomassza egyaránt csökkent, de az élő fitomassza csökkenése csak kismértékű volt, mennyisége végig magas maradt (3. ábra). Ezért az élő fitomassza

a magas avarmentenyiséggel együtt akadályozhatja egyes fajok betelepülését és túlélését (TILMAN és PACALA 1993). Számos szerző szerint az avarfelhalmozódás és a kompetíció hasonló fontosságú a fajgazdagság csökkentésében (BILLETER et al. 2007, TÖRÖK et al. 2011b). Mások szerint a kompetíció szerepe kevésbé meghatározó, mint az avaré (BISCHOFF et al. 2005, LAMB 2008). A jelen vizsgálat eredményei azt mutatják, hogy az avarfelhalmozódás a teljes gradiens mentén meghatározó jelentőségű a fajgazdagság alakításában, míg a kompetíció csupán magasabb produktivitású területek esetében játszhat meghatározó szerepet.

### Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozunk DEÁK BALÁZSNAK, LUKÁCS BALÁZS ANDRÁSNAK, RADÓCZ SZILVIÁNAK, ÖLVEDI TAMÁS BOTONDNAK, TASNÁDY SZABOLCSNAK, TÓTH KATALINNAK a terepi és labormunkában nyújtott segítségével. Köszönjük BARTHA SÁNDOR ÉS PENKSZA KÁROLY a kézirat korábbi verziójához adott hasznos tanácsait és kritikai észrevételeit. Köszönjük a Bolyai János Kutatási Ösztöndíj (TP), az OTKA (PD 100192, TP) posztdoktori kutatási ösztöndíj és a TÁMOP 4.2.1./B-09/1/KONV-2010-0007, illetve a TÁMOP-4.2.2/B-10/1-2010-0024 program anyagi támogatását.

### IRODALOM–REFERENCES

- ABRAMS, P. A. 1995: Monotonic or unimodal diversity-productivity gradients: What does competition theory predict? *Ecology* 76: 2019–2027.
- BAKKER, J. P. 1985: The impact of grazing on plant communities, plant populations and soil conditions in salt marshes. *Vegetatio* 62: 391–398.
- BAKKER, J. P., BERENDSE, F. 1999: Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 63–68.
- BARTHA, S. 2001: Spatial relationships between plant litter, gopher disturbance and vegetation at different stages of old-field succession. *Applied Vegetation Science* 4: 53–62.
- BARTHA, S., MEINERS, S. J., PICKETT, S. T. A., CADENASSO, M. L. 2003: Plant colonization windows in a mesic old field succession. *Applied Vegetation Science* 6: 205–212.
- BHATTARAI, K. R., VETAAS, O. R., GRYNES, J. A. 2004: Relationship between plant species richness and biomass in an arid sub-alpine grassland of the Central Himalayas, Nepal. *Folia Geobotanica* 39: 57–71.
- BILLETER, R., PEINTINGER, M., DIEMER, M. 2007: Restoration of montane fen meadows by mowing remains possible after 4–35 years of abandonment. *Botanica Helvetica* 117: 1–13.
- BISCHOFF, A., AUGÉ, H., MAHN, E.-G. 2005: Seasonal changes in the relationship between plant species richness and community biomass in early succession. *Basic and Applied Ecology* 6: 385–394.
- BORHIDI A. 1993: A magyar flóra szociális magatartás típusai, természetességi és relatív ökológiai értéksszámai. JPTE, Növénytani Tanszék, Pécs, 93 pp.
- BÖLÖNI J., MOLNÁR, ZS., KUN, A. (szerk.) 2011. Magyarország élőhelyei. Vegetációtípusok leírása és határozója. ÁNÉR 2011. MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete, Vácrátót, 441 pp.
- CARSON, W. P., PETERSON, C. J. 1990: The role of litter in an old-field community: impact of litter quantity in different seasons on plant species richness and abundance. *Oecologia* 85: 8–13.
- CHIARUCCI, A., ALONGI, C., WILSON, J. B. 2004: Competitive exclusion and the no-interaction model operate simultaneously in microcosm plant communities. *Journal of Vegetation Science* 15: 789–796.
- CORNWELL, W. K., GRUBB, P. J. 2003: Regional and local patterns in plant species richness with respect to resource availability. *Oikos* 100: 417–428.
- DEÁK, B., VALKÓ, O., KELEMEN, A., TÖRÖK, P., MIGLÉCZ, T., ÖLVEDI, T., LENGYEL, SZ., TÓTHMÉRÉSZ, B. 2011: Litter and graminoid biomass accumulation suppresses weedy forbs in grassland restoration. *Plant Biosystems* 145: 730–737.
- DOLT, C., GOVERDE, M., BAUR, B. 2005: Effects of experimental small-scale habitat fragmentation on above and below-ground plant biomass in calcareous grasslands. *Acta Oecologica* 27: 49–56.

- EMANUEL, R. E., RIVEROS-IREGUI, D. A., MCGLYNN, B. L., EPSTEIN, H. E. 2011: On the spatial heterogeneity of net ecosystem productivity in complex landscapes. *Ecosphere* 2(7): art86.
- FACELLI, J. M., MONTERO, C. M., LEON, R. J. C. 1988: Effect of different disturbance regimen on seminatural grasslands from the subhumid pampa. *Flora* 180: 241–249.
- FACELLI, J. M., CARSON, W. P. 1991: Heterogeneity of plant litter accumulation in successional communities. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 118: 62–66.
- FACELLI, J. M., PICKETT, S. T. A. 1991: Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review* 57: 1–32.
- FISCHER, M., STÖCKLIN, J. 1997: Local extinction of plants in remnants of extensively used calcareous grasslands 1950 – 1985. *Conservation Biology* 11: 727–737.
- GARCIA, L. V., CLEMENTE, L., MARAÑÓN, T., MORENO, A. 1993: Above-ground biomass and species richness in a Mediterranean salt marsh. *Journal of Vegetation Science* 4: 417–424.
- GARCÍA-GUZMÁN, G., BENÍTEZ-MALVIDO, J. 2003: Effect of litter on the incidence of leaf-fungal pathogens and herbivory in seedlings of the tropical tree *Nectandra ambigens*. *Journal of Tropical Ecology* 19: 171–177.
- GILLMAN, L. N., WRIGHT, S. D. 2006: The influence of productivity on the species richness of plants: a critical assessment. *Ecology* 87: 234–243.
- GRACE, J. B., PUGESEK, B. H. 1997: A structural equation model of plant species richness and its application to a coastal wetland. *American Naturalist* 149: 436–460.
- GRIME, J. P. 1973: Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242: 344–347.
- GRIME, J. P. 1979: *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley and Son, New York. 222 pp.
- GOLDBERG, D. E., THOMAS, E. M. 1990: Effects of different resource additions of species diversity in an annual plant community. *Ecology* 71: 213–225.
- GUO, Q. 2007: The diversity–biomass–productivity relationships in grassland management and restoration. *Basic and Applied Ecology* 8: 199–208.
- KNAPP, A. K., SEASTEDT, T. R. 1986: Detritus accumulation limits productivity of tallgrass prairie. *BioScience* 36: 622–668.
- KULL, O., AAN, A. 1997: The relative share of graminoid and forb life forms in a natural gradient of herb layer productivity. *Ecography* 20: 146–154.
- LAMB, E. G. 2008: Direct and indirect control of grassland community structure by litter, resources, and biomass. *Ecology* 89: 216–225.
- LEPŠ, J. 1999: Nutrient status, disturbance and competition: an experimental test of relationships in a wet meadow copy. *Journal of Vegetation Science* 10: 219–230.
- MITTELBACH, G. G., STEINER, C. F., SCHEINER, S. M., GROSS, K. L., REYNOLDS, H. L., WAIDE, R. B., WILLIG, M. R., DODSON, S. I., GOUGH, L. 2001: What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology* 82: 2381–2396.
- MOLNÁR A. 2004: A Hortobágy éghajlati jellemzői. In: *A Hortobágy madrávilága* (szerk.: ECSEDI Z.). Balmazújváros-Szolnok, pp. 39–43.
- MOLNÁR, ZS., BOTTA-DUKÁT, Z. 1998: Improved space-for-time substitution for hypothesis generation: secondary grasslands with documented site history in SE-Hungary. *Phytocoenologia* 28: 1–29.
- NI, J., WANG, G. H., BAI, Y. F., LI, X. Z. 2007: Scale-dependent relationships between plant diversity and above-ground biomass in temperate grasslands, south-eastern Mongolia. *Journal of Arid Environments* 68: 132–142.
- OPA, G., VETAAS, O. R., STENSETH, N. C. 2001: Relationships between biomass and plant species richness in arid-zone grazing lands. *Journal of Applied Ecology* 38: 836–845.
- OKSANEN, J. 1996: Is the humped relationship between species richness and biomass an artefact due to plot size? *Journal of Ecology* 84: 293–295.
- PENKSZA K., TASI J., SZENTES SZ. 2007: Elterő hasznosítású dunántúli-középhegységi gyepek takarmányértékeinek változása. *Gyepgazdálkodási Közlemények* 5: 26–33.
- PENKSZA K., SZENTES SZ., LOKSA G., DANNHAUSER C., HÁZI J. 2010: A legeltetés hatása a gyepekre és természetvédelmi vonatkozásai a Tapolcai- és a Káli-medencében. *Természetvédelmi Közlemények* 16: 25–49.
- RIETKERK, M., KETNER, P., BURGER, J., HOORENS, B., OLFF, H. 2000: Multiscale soil and vegetation patchiness along a gradient of herbivore impact in a semi-arid grazing system in West Africa. *Plant Ecology* 148: 207–224.
- RUPRECHT, E., JÓZSA, J., ÖLVEDI, T. B., SIMON, J. 2010: Differential effects of several “litter” types on the germination of dry grassland species. *Journal of Vegetation Science* 21: 1069–1081.

- RUPRECHT, E., SZABÓ, A. 2011: Grass litter is a natural seed trap in long-term undisturbed grassland. *Journal of Vegetation Science* 23: 495–504.
- SCHAFFERS, A. P. 2002: Soil, biomass, and management of semi-natural vegetation. Part II. Factors controlling species diversity. *Plant Ecology* 158: 247–268.
- SOMODI, I., VIRÁGH, K., PODANI, J. 2008: The effect of the expansion of the clonal grass *Calamagrostis epigejos* on the species turnover of a semi-arid grassland. *Applied Vegetation Science* 11: 187–192.
- SZENTES SZ., WICHMANN B., HÁZI J., TASI J., PENKSZA K. 2009: Vegetáció és gyepek havi változása badacsonytördeméi szürkemárha legelőkön és kaszálón. *Tájökológiai Lapok* 7: 11–20.
- THOMPSON, K., BAKKER, J. P., BEKKER, R. M. 1997: *Soil seed banks of North West Europe: Methodology, density and longevity*. Cambridge University Press, UK, 276 pp.
- TILMAN, D., PACALA, S. 1993: The maintenance of species richness in plant communities. In: *Species diversity* (Eds.: RICKLEFS R., SCHLUTER D.). University of Chicago Press, Chicago, pp. 13–25.
- TÖRÖK, P., KAPOCSI, I., DEÁK, B. 2011a: Conservation and management of alkali grassland biodiversity in Central-Europe. In: *Grasslands: Types, Biodiversity and Impacts* (Eds.: ZHANG, W. J.). Nova Science Publishers Inc., New York, pp. 1–10.
- TÖRÖK, P., KELEMEN, A., VALKÓ, O., DEÁK, B., LUKÁCS, B., TÓTHMÉRÉSZ, B. 2011b: Lucerne-dominated fields recover native grass diversity without intensive management actions. *Journal of Applied Ecology* 48: 257–264.
- VALKÓ, O., TÖRÖK, P., MATUS, G., TÓTHMÉRÉSZ, B. 2012: Is regular mowing the most appropriate and cost-effective management maintaining diversity and biomass of target forbs in mountain hay meadows? *Flora* 207: 303–309.
- WHEELER, B. D., SHAW, S. C. 1991: Above-ground crop mass and species richness of the principal types of herbaceous rich fen vegetation of lowland England and Wales. *Journal of Ecology* 79: 285–301.
- WILLMS, W. D., SMOLIAK, S., BAILEY, A. W. 1986: Herbage production following litter removal on Alberta native grasslands. *Journal of Range Management* 39:536–539.
- XIONG, S., NILSSON, C. 1999: The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology* 87: 984–994.
- ZAR, J. H. 1999: *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ, 662 pp.

THE ROLE OF BIOMASS PRODUCTION FORMING THE SPECIES RICHNESS  
IN ALKALI AND LOESS GRASSLANDS

A. Kelemen<sup>1</sup>, P. Török<sup>2</sup>, O. Valkó<sup>3</sup>, T. Miglécz<sup>4</sup>, B. Tóthmérész<sup>5</sup>

Department of Ecology, University of Debrecen, Debrecen, PO Box 71., H-4010, Hungary

<sup>1</sup>kelemen.andras12@gmail.com; <sup>2</sup>molinia@gmail.com; <sup>3</sup>valkoors@gmail.com;  
<sup>4</sup>tamas.miglec@gmail.com; <sup>5</sup>tothmerb@gmail.com

Accepted: 27 November 2012

**Keywords:** competition, C-S-R strategies, humped-back, litter, productivity, stress

Several possible mechanisms were suggested to explain the relationship between biomass production and species richness, but complex analysis of plant strategies, main biomass and species richness components along a long productivity gradient is still necessary. Explaining production–species richness relationship is a key aspect in understanding mechanisms of vegetation dynamics. The authors provided a detailed analysis of the relationship between major biomass components (total aboveground biomass, green biomass and litter), plant strategies and species richness in eight types of alkali and loess grasslands in an alkali landscape in Hortobágy, Hungary. Aboveground biomass of characteristic alkali and loess grassland stands was sampled along a long gradient of increasing productivity. In each grassland stand, a 25 m<sup>2</sup> sample site was randomly selected. Within each site, ten aboveground biomass samples (20×20 cm) were collected randomly in June 2009, at the peak of biomass production. All species were classified into three strategy groups using Grime's (1979) C-S-R strategy types. The frequently detected humped-back relationship was valid for the relation of total biomass and species richness, but our results revealed other types of relationships for different plant strategies and biomass components. There was positive relationship between total biomass and proportion of competitors was detected, and negative relationship between total biomass and proportion of stress-tolerators. Low proportion of ruderals was detected at both low and high biomass levels. Species richness was affected positively by litter at low litter scores, but we found a negative litter effect from much lower scores than detected formerly (from 400 g/m<sup>2</sup>). Our study revealed that at the initial part of productivity gradient stress might be responsible for low species richness. Conversely, competition is crucial only at high levels of biomass. Litter shapes biomass–species richness relationship along the whole productivity gradient.

