

# A *FESTUCA VAGINATA* ÉS A *CYNODON DACTYLON* HOMOKPUSZTAI FŰFAJOK LEVELEINEK FENOLÓGIAI ÉS MORFOLÓGIAI VIZSGÁLATA

MOJZES ANDREA és KALAPOS TIBOR

ELTE TTK, Biológiai Intézet, Növényrendszertani, Ökológiai és Elméleti Biológiai Tanszék,  
1117 Budapest, Pázmány P. stny. 1/C;  
mojzesandrea@gmail.com, kalapos@ludens.elte.hu

Elfogadva: 2011. november 24.

**Kulcsszavak:** fűvek, levél élettartam, levélfejlődés, levélméret, levélprodukción

**Összefoglalás:** A növényi ökofiziológiai, morfológiai és anatómiai vizsgálatoknál gyakran egyetlen levél a mintavételi egység, azonban sokszor kevés az ismeret a levél fenológiájáról, koráról vagy élettartamáról. E sajátságok jelentős variációt mutatnak a növényvilágban, és számottevően befolyásolhatják a vizsgálati eredményeket. A Duna-Tisza közti homoki erdőpuszta két jellemző fűfajának, a csomós növekedésű, C<sub>3</sub>-as fotoszintézisű magyar csenkesz (*Festuca vaginata*) és a tarackoló C<sub>4</sub>-es csillagpázsit (*Cynodon dactylon*) levélfenológiáját és -morfológiáját vizsgáltuk tenyészkertben, 2008 tavaszán és nyarán.

Vizsgálatunk során egyetlen hajtás a *F. vaginata*-nál május közepéig 5 levelet, a *C. dactylon*-nál június közepéig 12 levelet képzett átlagosan, ezután a legtöbb hajtás virágzásnak indult. A *F. vaginata* levelei átlagosan 13 nap alatt fejlődtek ki teljesen, élettartamuk az adott körülmények között mintegy 65 nap volt. Két egymást követő levél megjelenése között átlagosan közel 17 nap telt el. A tavaszi levelek átlagos hosszúsága (6,9 cm) kevesebb, mint a fele volt a vegetatív leveles állapotban maradt hajtások nyári levelei hosszának. A *C. dactylon*-nál egy levél teljes kifejlődéséig átlagosan csaknem 10 nap, egy következő levél megjelenéséig mintegy 5 nap telt el. Egy levél átlagos hosszúsága 4,9 cm, szélessége 3,7 mm, élettartama pedig közel 60 nap volt. A levelek hónaljából nyáron oldalhajtások nőttek, 25%-kal rövidebb és 19%-kal keskenyebb levelekkel. Az oldalhajtások leveleinek hosszúsága feltűnő varianciát mutatott.

Noha a két fűnél hasonló a volt levelek élettartama, a *C. dactylon* levélképzési üteme és hajtásonkénti levélszáma mintegy kétszer meghaladta a *F. vaginata*-ét. Ez a *C. dactylon* hatékonyabb forráshasznosítására utal az adott időjárási és termőhelyi feltételek mellett.

## Bevezetés

A levelek ökofiziológiai és az ahhoz szorosan kapcsolódó morfológiai és növekedési tulajdonságai gyakran összefüggnek fenológiai sajátságaikkal. Mivel az élettani és morfológiai mutatók mérésénél gyakran egyetlen levél a mintavételi egység, a fenológiai jellemzők számottevően befolyásolhatják a vizsgálati eredményeket. Ugyanazon növényegyed különböző korú levelei jelentősen eltérnek vagy eltérhetnek például fotoszintetikus aktivitásukban (CHABOT és HICKS 1982, HARPER 1989, KIKUZAWA és LECHOWICZ 2011, LANGER 1979), anatómiai felépítésükben (MOLNÁR et al. 2000), vagy kémiai összetételükben (CHABOT és HICKS 1982, HARPER 1989). Ökoszisztémák széles skáláján végzett interspecifikus összehasonlításokban általánosnak bizonyult, hogy a levelek száraztömeg-egységre jutó területe (SLA), nitrogéntartalma és fotoszintetikus kapacitása negatív korrelációt mutat a levelek élettartamával (KIKUZAWA és LECHOWICZ 2011, REICH et al. 1999). A levélfenológiai ismeretek fontosságát növeli, hogy a globális klíma melegedése (MEEHL et al. 2007) hatására több fajnál jelenleg is kimutatható, vagy várható a tavaszi lombfakadás korábbra tolódása és/vagy az őszi lombhullás későbbre húzódása (CLELAND et al. 2007, KOVÁCS-LÁNG et al. 2006, SUZUKI és KUDO 1997).

A füvek hajtásfenológiai fejlődésének folyamata jól ismert (LANGER 1979, SKINNER és MOORE 2007). A vegetatív növekedés fázisában a szártagok rövidek maradnak, és a levélhüvelyek védelmében, a talaj felszínéhez közel helyezkednek el. Az aktív hajtás-csúcs innen folyamatosan új leveleket képez, amelyek fokozatosan előregszenek és cserélődnek mindaddig, amíg a hajtás fejlődése magtermő fázisba vált át. Ekkor a szár utolsó internódiumai (a levélhüvelyekkel együtt) megnyúlnak, a hajtás-csúcs kibújik a legfelső levél hüvelyből, és virágzattá differenciálódik. Ezután a hajtás-csúcson újabb levélkezdemény már nem jelenik meg. A fejlődés menet részletei azonban jelentős különbségeket mutathatnak az egyes fűfajok között, például a levélképződés és -pusztulás dinamikája (LANGER 1979, MITCHLEY 1988), vagy a levelek élettartama (RYSER és URBAS 2000). Ezek megismerésére hazánkban eddig elsősorban a szálastakarmányként hasznosított fűfajoknál végeztek részletes levélfenológiai vizsgálatokat (NAGY 2006, 2007).

A Duna-Tisza közének felszáráz homoki növényzete a Pannon biogeográfiai régió egy értékes vegetációtípusa, az eurázsiai erdőssztyepp zóna földrajzi kiterjedésének nyugati határán. A fajösszetételét és szerkezetét döntően meghatározó klimatikus és edafikus sajátságok mellett, a pusztagyep- és erdőfoltok dinamikus mozaikstruktúráját jelentősen befolyásolják a klímaváltozás és az emberi tájhasználat változásának hatásai (CZÜCZ et al. 2005, FEKETE et al. 2002, KOVÁCS-LANG et al. 2000, 2005). A magyar csenkesz (*Festuca vaginata* W. et K.) e növényzet típus egyik fontos komponensének, az évelő nyílt mészkedvelő homokpusztagyepeknek (*Festucetum vaginatae*) a domináns, névadó, szubendemikus évelő pászitfűve. A csillagpászit (*Cynodon dactylon* (L.) PERS.) Afrika trópusi területeiről származó, ma már kozmopolita évelő pászitfű, amely a kiskunsági homoki erdőpusztán elsősorban a legnagyobb besugárzásnak kitett buckahátak és a délies fekvésű buckaoldalak felsivatagi jellegű, gyér növényzetében vagy bolygatott homokon (pl. felhagyott szántókon, taposott legelőkön) válik uralkodóvá (HARGITAI 1940, MAGYAR 1933). Noha inváziós terjedése az abiotikusan stresszelt nyílt homokpusztagyepjeinkben nem jellemző, a Földön a második legveszélyesebb gyomnövény (ALMÁDI et al. 1988, HOLM et al. 1977).

A *F. vaginata* régóta kiemelt objektuma a hazai morfológiai, ökofiziológiai és produktíobiológiai kutatásoknak, míg a *C. dactylon* mint klonális növény és inváziós faj, nemzetközi viszonylatban is intenzíven kutatott. A sokoldalú vizsgálatok ellenére hiánysak az ismereteink e fontos fajok levélfenológiájáról és -morfológiájáról. Vizsgálatunk célja e hiány pótlása, részletes leírás és számszerű adatok közlésével, amelyek várhatóan hozzájárulnak e fajok vegetatív növekedésének megismeréséhez. Eredményeink ezáltal segíthetik a két pászitfű, és az általuk uralt vegetációtípus produktíobiológiájának és a háttérben álló ökofiziológiai mechanizmusok megértését, valamint az ilyen irányú további kutatások megtervezését.

## Anyag és módszer

### A vizsgált fűfajok

A *F. vaginata* csomós növekedésű, C<sub>3</sub>-as fotoszintézisű xerofiton, amely egy tavaszi (április-május) és egy őszi szénasszimilációs és fitomassza termelési maximummal bír (ALMÁDI et al. 1986, KOVÁCS-LÁNG 1974, 1991b; KOVÁCS-LÁNG et al. 1989). A rendszeres nyárközépi aszályhoz számos morfológiai és fiziológiai sajátág révén alkalmazkodott (ALMÁDI et al. 1986, KALAPOS 1989, KOVÁCS-LÁNG et al. 1989), ám sekély (legfeljebb 60 cm mélyre hatoló, fő tömegében a talaj felső 5–20 cm-es rétegében elhelyezkedő) gyökérzete (MAGYAR 1933, SIMON és BATANOUNY 1971) és kis kiterjedésű klonális kapcsolatrendszere miatt érzékeny a szokatlan időzítésű (pl. tavaszi) és/vagy tartós szárazságra (KOVÁCS-LÁNG et al. 2005, 2006). Levele dereszöld viaszbevonattal borított, összehajtott élű, hengeres, és keresztmetszetében szklerenchima-gyűrű található. Hajtásmorfológiai vizsgálatok során a fücsomók méretének változatosságát (LHOTSKY et al. 2000) és a virágzat egyes részeinek variabilitását (HORÁNSZKY et al. 1980) tapasztalták hazai populációk között. KÁRPÁTI és KÁRPÁTI (1955) részletesen nyomon követte a Vácrátót környéki élő nyílt homokpusztagyepék társulásalkotó fajainak – közöttük a *F. vaginata* és a *C. dactylon* – életeciklusát a társulás aspektusainak jellemzésére. A *F. vaginata* levélképzési fenológijára vonatkozóan azonban egyetlen vizsgálat ismert, amely a természetes homokpusztagyepi élőhelyen nőtt egyedek leveleinek élettartamáról közöl adatot (KOVÁCS-LÁNG 1991a).

A *C. dactylon* C<sub>3</sub>-es fotoszintézis típusú fű, amelynek hajtásfenológija Magyarországon kb. két hónapot késik a C<sub>3</sub>-as füvekéhez képest, és növekedésének csúcsidezőszakát nyáron (június-júliusban) éri el (KALAPOS 1991, KÁRPÁTI és KÁRPÁTI 1955). Elágazó tarackjai mellett elfekvő száraival terjed, amelyek jelentős morfológiai plasztikusságot mutatnak eltérő fénykörnyezetben (DONG és DE KROON 1994). Homoktalajainkon a fűfaj gyökérzetének fő tömege a talaj 20–50 cm mély rétegében helyezkedik el, legnagyobb gyökérmélysége kb. 80 cm (MAGYAR 1933). A csillagpázsit leveles hajtásaira vonatkozó vizsgálatok beszámolnak a levelek magas szén- és ásványi anyag (különösen a sok K) tartalmáról (KOVÁCS et al. 2002), a vízhiánystressz alatt kifejlődött levél anatómiai szerkezetének eltéréseiről (UTRILLAS és ALEGRE 1997), valamint a szár és a levél növekedésének csökkenéséről árnyékolás hatására (JURAIMI et al. 2004). SPERANZA (1995) jelentős variációt mutatott ki a *C. dactylon* vegetatív és reproduktív morfológiai bélyegeiben egyaránt, Olaszország különböző területeiről származó populációk között. A vizsgált jellemzők alapján a fűfaj két morfológiai típusát különbözteti meg, amelyek növekedési formájukban is eltérnek: a több elfekvő szárat fejlesztő típus kisebb, míg az inkább felemelkedő hajtásokat növesztő típus nagyobb méretmutatókkal bír. A két morfológiai típus előfordulása függetlennek bizonyult a populációk földrajzi elterjedésétől és termőhelyi körülményeitől, ám a fűfaj vegetatív növekedése tavasszal korábban indult az ország északi és középső területeiről származó populációknál, mint a déli elterjedésűeknél.

### A levélmorfológiai és -fenológiai adatok gyűjtése és feldolgozása

A vizsgálatokat lombárnyéktól mentes, meszes homoktalajú tenyészertben végeztük Fóton a *F. vaginata* 3 db kiültetett hajtáscsomóján és a *C. dactylon* helyben nőtt, két különálló foltjában (a továbbiakban tövek). A tenyészerti helyszín választását az indokolta, hogy a részletes adatgyűjtéshez egyedileg azonosítható növényeken, gyakori megfigyelésekre volt szükség. Műtrágyázás vagy más talajjavítás nem történt a vizsgálatot megelőző legalább öt évben. A *F. vaginata* fücsomókat talajmonolitokkal együtt a kiskunsági (Fülöpháza melletti) nyílt homoki növényzetből 2007 őszi iltettük át. Az adatok rögzítését a *F. vaginata*-nál 2008. március 7-től szeptember 5-ig, a *C. dactylon*-nál április 28. és augusztus 25. között végeztük, tövenként 4 hajtáson, a levélfejlődés ütemétől függően 3–7 naponta. Olyan hajtásokat választottunk, amelyeken az adatgyűjtés első időpontjában éppen egy új levél jelent meg (azaz a levélcsúcs láthatóvá vált: LANGER 1979). Minden megfigyelt hajtást egyedi azonosító jellel láttunk el. Feljegyeztük a hajtásokon az új levél alatti levelek számát.

A vizsgálat során a következő adatokat rögzítettük hajtásonként:

- a kifejlődött levelek megjelenésének, kifejlődésének és teljes elszáradásának időpontja;
- a kifejlett levelek hosszúsága (cm) és legnagyobb szélessége (csak a *C. dactylon*-nál, mm);
- a virágzás kezdetének (a buga, ill. a füzéres ernyő kezdeményének megjelenése) időpontja (amennyiben a hajtás virágzásnak indult).

A levelek megjelenésekor a csúcukat levelenként eltérő színű öntapadó szalaggal megjelöltük a levelek könnyebb azonosítására. Egy levelet akkor tekintettünk teljesen kifejlettnek, amikor a levéllemez és a levélhüvely határa élesen elkülönült, és ott egy megkeményedett régió (collar) kialakult (MOSER és JENNINGS 2007). A *C. dactylon*-nál a lomblevelektől megkülönböztettük a szár legalsó, 2 cm-nél rövidebb levéllemezű (de a lomblevelekhez hasonló szélességű) levélét „alapi” levél néven, valamint a legfelső, közvetlenül a virágzat

alatt elhelyezkedő zászlós levelet, amelynek lemeze általában nem érte el a 2 cm-es hosszúságot és a 2 mm-es szélességet. Ennél fajnál a rögzített adatok a lomblevelekre vonatkoznak, kivéve a hajtásonkénti levélszámot, amelynél az „alapi” leveleket is figyelembe vettük. A *F. vaginata*-nál ez a három levéltípus morfológiailag nem különült el.

A felvett adatokból az alábbi változókat számítottuk ki hajtásonként a virágzás megindulásáig, illetve a vegetatív leveles fenológiai fázisban maradt *F. vaginata* hajtásoknál május közepéig:

1. a hajtáson kifejlődött (élő és elszáradt) levelek száma összesen (db);
2. az adatgyűjtés kezdete óta teljesen kifejlődött levelek lemezének átlagos hosszúsága (cm) és szélessége (*C. dactylon*-nál, mm);
3. a levelek egymást követő generációinak megjelenése között eltelt idő átlagosan (nap);
4. egy levél teljes kifejlődéséhez szükséges idő átlagosan (nap);
5. a levelek átlagos élettartama (a levéllemez teljesen kifejlett állapotának elérésétől a teljes elszáradásáig; nap).

A *C. dactylon*-nál a 2–4. változót a megjelölt levelek hónaljából nőtt oldalhajtásokra (1. az „Eredmények” tárgyalásánál) is megadtuk az augusztus elejéig megjelent, illetve kifejlődött levelekre vonatkozóan. A fenti mutatók hajtásonként kiszámított értékeinek egy töre vonatkozó átlagát tekintettük az egyedre reprezentáló mintának (a *F. vaginata*-nál  $n = 3$ , a *C. dactylon*-nál  $n = 2$ ). A töveken belül a hajtások közötti variancia számszerűsítésére a variációs együtthatót (CV%) használtuk, amelynek a 3, illetve a 2 töre vonatkozó átlagértékét adjuk meg. A kis mintaméret miatt statisztikai összehasonlítást (egy fajon belül egyes változók, illetve a két faj között) nem végeztünk; munkánk elsődleges célja a hiánypótló adatközlés volt.

#### A vizsgálati év (2008) időjárásának rövid jellemzése

A hőmérséklet jellemzéséhez a Budapest-Újpest, a csapadékmennyiség számításához pedig a Piliscsaba-Klotildliget meteorológiai mérőállomás (Országos Meteorológiai Szolgálat) adatait használtuk. 2008 évi középhőmérséklete 11,8 °C, csapadékösszege pedig 693,4 mm volt. A levélfenológiai megfigyelések időszakának (március–augusztus) középhőmérséklete 16,6 °C, csapadékösszege 435,3 mm volt. Országos átlagban, ezalatt minden hónap középhőmérséklete (0,4–1,9 °C-kal) meghaladta a sokéves (1971–2000) átlagot (OMSZ 2011). A március, a június és a július 42–79%-kal csapadékosabb, míg az április, a május és az augusztus 15–34%-kal csapadékszegényebb volt az átlagosnál.

### Eredmények

A *F. vaginata* töveken kijelölt hajtások az adatgyűjtés kezdetén 2–3 teljesen kifejlett levelet viseltek, amelyekkel együtt hajtásonként átlagosan 5 levél fejlődött ki teljesen május közepéig (1. táblázat). Ezalatt az új levelek az előző levélgeneráció teljes kifejlődésével egy időben, vagy néhány (3–9) nappal azt követően jelentek meg, és teljesen kifejlett állapotukat átlagosan 13 nap alatt érték el. A vizsgált hajtások május 5. és 14. között virágzásnak indultak, az egyik tő két hajtásának kivételével, amelyek a megfigyelések végéig (szeptember 5.) vegetatív állapotban maradtak. A reproduktív hajtásokon a legfelső levél április második felére vagy május elejére fejlődött ki, és augusztus elejére az összes levél teljesen elszáradt. A vegetatív hajtások levélképzése ugyanakkor a nyár folyamán tovább folytatódott, és a nyári levelek többsége a megfigyelések végéig nem száradt el teljesen. Egy tavasszal kifejlődött levél lemezének hosszúsága átlagosan 6,9 cm, élettartama pedig mintegy 65 nap volt (1. táblázat). A vegetatív hajtásokon nyáron (május közepétől) nőtt, teljesen kifejlett levelek átlagos hosszúsága (15,9 cm) több mint kétszer meghaladta a tavasziakét. Június végétől vagy július elejétől, a megjelölt hajtások 75%-ának tövéből új levelek indultak fejlődésnek.

A *C. dactylon* megjelölt hajtásain, amelyek az adatgyűjtés kezdetén 3–5 levelesek voltak, átlagosan 12 levél fejlődött ki összesen (az „alapi” levelekkel együtt; 2. táblázat).

A *Festuca vaginata* tavaszi levélfejlődését jellemző kvantitatív mutatók átlaga és variációja (az egy töre vonatkozó variációs együtthatók átlagértéke, CV%) 2008-ban (n = 3)  
 Mean values and variation (the average coefficient of variation calculated for one individual, CV%) of quantitative characteristics of leaf development for *Festuca vaginata* in spring 2008 (n = 3).  
 (1) Quantitative characteristics; (2) Mean values; (3) Variation; (4) Total leaf number per shoot; (5) Length of a leaf blade (cm); (6) Interval between consecutive leaf appearances (day); (7) Duration of leaf expansion (day); (8) Leaf longevity (day)

Változó (1)	Átlag (2)	Variáció (CV%) (3)
Összes levélszám (db/hajtás) (4)	5,0	10,9
Levéllemez hosszúsága (cm) (5)	6,9	16,2
Egymást követő levelek megjelenése között eltelt idő (nap) (6)	17,4	10,4
Levél kifejlődésének időtartama (nap) (7)	12,9	11,9
Levél élettartama (nap) (8)	64,6	20,0

A *Cynodon dactylon* levélfejlődését jellemző kvantitatív mutatók átlaga és variációja (az egy töre vonatkozó variációs együtthatók átlagértéke, CV%) 2008 tavaszán (a főhajtásokon) és nyarán (az oldalhajtásokon) (n = 2). A levelek száma az „alapi” és a lombleveleket is magában foglalja, míg a többi változó a lomblevelekre vonatkozik (bővebb magyarázat a szövegben)  
 Mean values and variation (the average coefficient of variation calculated for one individual, CV%) of quantitative characteristics of leaf development for *Cynodon dactylon* in spring (main shoots) and in summer (subsidiary shoots) 2008 (n = 2). Total leaf number per shoot consists of foliage leaves and the first (shorter) leaf at the base of each tagged shoot, while the other variables are applied to foliage leaves only.  
 (1) Quantitative characteristics; (2) Mean values; (3) Variation; (4) Main shoots; (5) Total leaf number per shoot; (6) Length of a leaf blade (cm); (7) Width of a leaf blade (mm); (8) Interval between consecutive leaf appearances (day); (9) Duration of leaf expansion (day); (10) Leaf longevity (day); (11) Subsidiary shoots

Változó (1)	Átlag (2)	Variáció (CV%) (3)
F ő h a j t á s o k (4)		
Összes levélszám (db/hajtás) (5)	12,0	17,9
Levéllemez hosszúsága (cm) (6)	4,9	21,2
Levéllemez szélessége (mm) (7)	3,7	13,0
Egymást követő levelek megjelenése között eltelt idő (nap) (8)	4,6	24,0
Levél kifejlődésének időtartama (nap) (9)	9,7	13,1
Levél élettartama (nap) (10)	59,5	11,9
O l d a l h a j t á s o k (11)		
Levéllemez hosszúsága (cm) (6)	3,7	39,3
Levéllemez szélessége (mm) (7)	3,0	16,1
Egymást követő levelek megjelenése között eltelt idő (nap) (8)	7,1	20,3
Levél kifejlődésének időtartama (nap) (9)	12,4	16,2

Egy lomblevél teljes kifejlődése átlagosan csaknem 10 nap alatt következett be. A *F. vaginata*-val ellentétben, egy következő levél megjelenéséig ennél kevesebb (átlagosan kb. fele ennyi) idő telt el. A legfelső lomblevél május vége és június közepe között érte el a teljesen kifejlett állapotát. Ezzel közel egy időben, 7 vizsgált hajtáson zászlós levél jelent meg, és június folyamán virágzat indult fejlődésnek, míg egy hajtás a megfigyelések végéig (augusztus 25.) vegetatív állapotban maradt. A lomblevelek átlagos élettartama mintegy 60 napnak adódott (2. táblázat), és augusztus végén már egyik levél lemezének sem volt élő (zöld) felülete. A megjelölt hajtások (a továbbiakban főhajtások) – egy kivétellel – június második felétől oldalhajtásokat növesztettek a levelek hónaljából. Új levél ezután már csak az oldalhajtásokon fejlődött ki, átlagosan 28%-kal hosszabb idő alatt, mint tavasszal a főhajtásokon (2. táblázat). Egy oldalhajtáson két egymást követő levél megjelenése között közel 1,5-szer több idő telt el, mint a főhajtások tavaszi leveleinél. A főhajtásokon teljesen kifejlődött lomblevelek lemezének átlagos hosszúsága 4,9 cm, szélessége 3,7 mm volt. Ehhez képest az oldalhajtásokon, augusztus elejéig 25%-kal rövidebb és 19%-kal keskenyebb levelek fejlődtek ki. A levélméret két mutatója közül a hosszúság tövön belüli variációja nagyobb volt, mint a levél szélességéé, különösen az oldalhajtásokon (csaknem két és félszeres).

A tavaszi levelek számának, hosszúságának és egymást követő megjelenésük között eltelt időszak hosszának variációja 31–131%-kal nagyobb volt a *C. dactylon*-nál, mint a *F. vaginata*-nál (1. és 2. táblázat). A *F. vaginata* egyedül a levél élettartamában mutatott (68%-kal) nagyobb változatosságot a *C. dactylon*-hoz képest, míg a levelek kifejlődéséhez szükséges idő variabilitása hasonló volt a két fajnál.

### Megvitatás

RYSER és URBAS (2000) 32 közép-európai fűfajjal végzett vizsgálatában az élő füvek leveleinek átlagos élettartamát 30–113 nap között állapítja meg, ahol a hosszabb élettartam az ásványi tápanyagok hosszabb távú megőrzését szolgálhatja csekély bolygatásnak kitett élőhelyeken. Az általunk tanulmányozott két fűfaj leveleinek élettartama – vizsgálatunk évében – e tartomány középső részébe esett, és rövidebb volt, mint a tápanyag-szegény mészkedvelő sziklagyepekben domináns, egyes széleslevelű fűfajoké (84–152 nap: MITCHLEY 1988; 41–113 nap: RYSER és URBAS 2000) vagy a *Festuca pallens*-é (>120 nap: JANIŠOVÁ 2007). Ez összhangban van azzal, hogy a két fű természetes élőhelyére, a kiskunsági félszáraz homoki gyepekre jellemző a talaj alacsony felvehető ásványi tápanyagtartalma (különösen a N: KOVÁCS-LÁNG 1975), ám gyakoriak a természetes vagy mesterséges bolygatási események (pl. aszályok, tűz, legelés: KOVÁCS-LÁNG et al. 2005, 2006; MARKÓ et al. 2008, ÓNODI et al. 2008). Meglepő ugyanakkor, hogy a szárazságtűrő, xeromorf levelű *F. vaginata* leveleinek élettartama hasonló a *C. dactylon*-éhoz, noha a levélstruktúrába történő befektetés költségének növekedésével általában a levél élettartam hosszabbodása várható (CHABOT és HICKS 1982). KOVÁCS-LÁNG (1991a) a *F. vaginata* leveleinek élettartamát legfeljebb 6–8 hétnek találta a kiskunsági homokpusztagyepben április és június közötti időszakban, bár nem jelölte meg, hogy az adat mely évből származik. A szerző vizsgálataira is rámutatnak, hogy ebben a vegetációtípusban az aszályos időszakok markánsan lecsökkentik a hajtásos növények – közöttük a domináns gyepalkotó *F. vaginata* – föld feletti élő fitomassza-mennyiségét (KOVÁCS-LÁNG 1974,

1991a). Ezzel összhangban vizsgálatunk évében, az átlagosnál több júniusi és júliusi csapadék mellett nem tapasztaltuk a levélpusztulás jelentős fokozódását tavaszról nyárra a fűfaj vegetatív állapotban maradt hajtásain.

A *C. dactylon*-nál tavasszal, az egymást követő levelek megjelenése között közel fele annyi idő telt el, mint egy levél teljes kifejlődésének időtartama, ami gyakori jelenség legelők fűfajainál (LANGER 1979). A *C. dactylon* levélképzéséhez, vagyis az új levelek megjelenéséhez és kifejlődéséhez szükséges idő összesen, mintegy fele volt a *F. vaginata*-énak, ami a hajtásain több mint kétszer akkora összes levélszámot eredményezett. Összehasonlítva NAGY (2006, 2007) vizsgálataiban szereplő takarmányfűvek levelezettségével (4,4–8,8 levél/hajtás), a magyar csenkesz hajtásonkénti levélszáma e tartomány alsó részébe esett, míg a csillagpázsíté felülmúlta azt. Ez arra utal, hogy a *C. dactylon* – amennyiben a növekedése számára a környezeti feltételek megfelelőek – már tavasszal hatékony forráshasznosításra és a *F. vaginata*-énál nagyobb föld feletti fitomassza-növekményre tehet szert. Ez részben összefügghet klonális növekedésével (DONG és DE KROON 1994, HOLM et al. 1977) és mélyebb gyökérzetével (MAGYAR 1933). A *F. vaginata* ebben az időszakban mutatott kisebb mértékű levélbiomassza-termelését részben kompenzálhatja, hogy jelentős fotoszintetikus aktivitással bír a késő őszi és a téli hónapokban is (ALMÁDI et al. 1986, TUBA et al. 2008), amikor a *C. dactylon* többnyire csak tarackjaival van jelen a nyílt homokpusztagyepben (KÁRPÁTI és KÁRPÁTI 1955). A levelek kifejlődésének átlagos időtartama a *C. dactylon*-nál közelítőleg megegyezett a fülöpházi fehér nyár gyökérsarjas évelő nyílt homokpusztagyepben egy levél kifejlődéséhez leggyakrabban szükséges időszak hosszával (10 nap), míg a *F. vaginata* esetén rövidebb volt annál (28 nap, 2007-ben és 2008-ban végzett megfigyelések nem publikált adatai: MOJZES 2010). Jelen vizsgálatban a *F. vaginata* egy levelének kifejlődéséhez szükséges idő kevesebbnek bizonyult az ugyancsak szklerofill, hengeres levelű rokon *Festuca pallens*-éhez viszonyítva is (4–8 hét: JANIŠOVÁ 2007).

A tavasszal és nyáron kifejlődött levelek hosszúságában tapasztalt több mint kétszeres különbség a *F. vaginata*-nál, valamint a *C. dactylon* oldalhajtásain nőtt levelek hosszúságának feltűnően nagy változatossága egy tövön belül, összhangban van azzal az általános megállapítással, hogy a levélméret viszonylag variábilis mutató (CORNELISSEN et al. 2003). Egy növényegyeden belül befolyásolhatják többek között az időjárás tényezők (pl. nedvességellátottság, hőmérséklet) változásai a tenyészidőszak alatt és egyedfejlődési sajátosságok (pl. a hajtások mérete, életkora, a levél pozíciója a hajtáson). A *F. vaginata*-nál a levelek méretének hasonló irányú évszakos változását tapasztaltuk a fülöpházi homoki erdőssztyepp mozaikban ugyanebben az évben nagyobb mintán végzett méréseink során (nem publikált adatok): a legfelső teljesen kifejlett levél átlagos hosszúsága április második felében 9,8 cm, míg nyáron (június-augusztus) 15,0 cm volt. A fűfaj levélhosszúságának általunk mért értékei összemérhetőnek bizonyultak ugyancsak alacsony termetű, keskeny, hengeres levelű *Festuca*-fajokéval (*F. pallens*: 4,2–6,3 cm JANIŠOVÁ 2007; *F. ovina*: 15,0 cm RYSER és URBAS 2000). A *C. dactylon* levélméret-mutatóinak vizsgálatunkban kapott értékei a szakirodalomban leírt, viszonylag tág mérethatárok (2–16 cm hosszú és 2–5 mm széles levéllemez: ALMÁDI et al. 1988, HOLM et al. 1977) alsó vagy középső tartományába esnek. Ugyanez mondható el a fülöpházi homoki erdőpusztán ugyanebben az időszakban (2008. május eleje és augusztus eleje között) a fűfaj hajtásainak legfelső teljesen kifejlett leveléről: átlagosan 6,5 cm hosszú és 3,5 mm széles (saját nem publikált adatok). Ezek a levélszélesség és -hosszúság értékek a SPERANZA (1995) által elkülönített

két morfológiai típus közül a kisebb, elfekvő típus levélméreteihez állnak közelebb (hosszúság 5,7 cm, szélesség 3,5 mm), és elmaradnak a nagyobb, felemelkedő növekedési formájú típusétól (hosszúság 8,4 cm, szélesség 4,1 mm).

A *C. dactylon*-nál tapasztalt relatíve jelentős belső variáció egy növényegyed hajtásai között (különösen az oldalhajtásokon nőtt levelek hosszúságában) előnyös lehet térben vagy időben heterogén élőhelyen. Több fűnemű és évelő kétszikű növényfaj klonális struktúrájának vagy hajtásainak morfológiájában kimutattak nagyfokú, külső környezettől független, endogén variációt, amelynek ökológiai vagy demográfiai jelentősége felülmúlhatja a morfológiai plasztikusságát a növény számára kedvezőbb élőhelyfoltok, illetve időszakok kihasználásában (DE KROON et al. 1994).

A *F. vaginata* és a *C. dactylon* itt leírt levélmorfológiai és -fenológiai jellemzői – noha azok egy adott évben, tenyészkeri körülmények között mutatott növekedési és fejlődési sajátságokon alapulnak – hiánypótló adatokkal járulnak hozzá a két fűfaj vegetatív növekedésének megismeréséhez. Ezen keresztül segítik tömegességi viszonyaik alakulásának megértését is a kiskunsági homoki erdőpusztán. Fűfajok levélfenológiai fejlődése jelentősen függhet az egyedek korától, az adott év tenyészidőszakának időjárási viszonyaitól (NAGY 2007) és termőhelyi adottságoktól (JANIŠOVÁ 2007). Ezért általánosabb megállapítások a két vizsgált fű levélfenológiájára és -morfológiájára vonatkozóan, csak a kutatómunka kiterjesztésével tehető, amelynek során lehetőség nyílik az évszám, élőhelyi környezet stb. okozta variáció figyelembe vételére is. Eredményeink arra is rámutatnak, hogy a vizsgált fűfajok egy egyedén (hajtáscsomón, tövön) különböző korú, fejlettségi állapotú és méretű levelek lehetnek jelen egyszerre. Ezért egy időpontban több levél fiziológiai működésének (pl. a nettó fotoszintézis üteme) vagy struktúrájának (pl. SLA) párhuzamos mérésekor az ilyen tulajdonságok változatosságával is számolni kell.

#### IRODALOM – REFERENCES

- ALMÁDI L., BÉRES I., BIRÓ K., HUNYADI K., RADICS L. 1988: Fontosabb gyomnövényeink. In: *Szántóföldi gyomnövények és biológiájuk* (szerk.: HUNYADI K.). Mezőgazdasági Kiadó, Budapest, pp. 39–259.
- ALMÁDI L., KOVÁCS-LÁNG, E., MÉSZÁROS-DRASKOVITS, R., KALAPOS, T. 1986: The relationship between the transpiration and photosynthesis of xerophytic grasses. *Abstracta Botanica* 10: 1–16.
- CHABOT, B. F., HICKS, D. J. 1982: The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 229–259.
- CLELAND, E. E., CHUINE, I., MENZEL, A., MOONEY, H. A., SCHWARTZ, M. D. 2007: Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology & Evolution* 22: 357–365.
- CORNELISSEN, J. H. C., LAVOREL, S., GARNIER, E., DÍAZ, S., BUCHMANN, N., GURVICH, D. E., REICH, P. B., TER STEEGE, H., MORGAN, H. D., VAN DER HELDEN, M. G. A., PAUSAS, J. G., POORTER, H. 2003: A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335–380.
- CZÚCZ, B., RÉVÉSZ, A., HORVÁTH, F., BIRÓ, M. 2005: Loss of semi-natural grasslands in the Hungarian forest-steppe zone in the last fifteen years: causes and fragmentation patterns. In: *Planning, People and Practice: The landscape ecology of sustainable landscapes*. Proceedings of the 13<sup>th</sup> Annual IALE (UK) Conference (Eds.: MCCOLLIN, D., JACKSON, J. I.). 13–15 September 2005, The University of Northampton, pp. 73–80.
- DE KROON, H., STUEFFER, J. F., DONG, M., DURING, H. J. 1994: On plastic and non-plastic variation in clonal plant morphology and its ecological significance. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica Praha* 29: 123–138.
- DONG, M., DE KROON, H. 1994: Plasticity in morphology and biomass allocation in *Cynodon dactylon*, a grass species forming stolons and rhizomes. *Oikos* 70: 99–106.



- FEKETE, G., MOLNÁR, Zs., KUN, A., BOTTA-DUKÁT, Z. 2002: On the structure of the Pannonian forest steppe: grasslands on sand. *Acta Zoologica Hungarica* 48 Suppl., 1: 137–150.
- HARGITAI Z. 1940: Nagykörös növényvilága. II. A homoki növényzövetkezetek. *Botanikai Közlemények* 37: 205–240.
- HARPER, J. L. 1989: The value of a leaf. *Oecologia* 80: 53–58.
- HOLM, L. G., PLUCKNETT, D. L., PANCHO, J. V., HERBERGER, J. P. 1977: *The World's Worst Weeds. Distribution and Biology*. The University Press of Hawaii, Honolulu, pp. 25–31.
- HORÁNSZKY, A., FEKETE, G., PRÉCSÉNYI, I., TÖLGYESI, Gy. 1980: Comparative experimental morphological investigations on populations of *Festuca vaginata* W. et K., I. *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae* 26: 61–69.
- JANIŠOVÁ, M. 2007: Leaf demography of *Festuca pallens* in dry grassland communities. *Biologia*, Bratislava 62: 32–40.
- JURAIMI, A. S., DRENNAN, D. S. H., ANUAR, N. 2004: The effects of shading on the growth, development and partitioning of biomass in Bermudagrass (*Cynodon dactylon* (L.) PERS.). *Journal of Biological Sciences* 4: 756–762.
- KALAPOS, T. 1989: Drought adaptive plant strategies in a semiarid sandy grassland. *Abstracta Botanica* 13: 1–15.
- KALAPOS, T. 1991: C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grasses of Hungary: environmental requirements, phenology and role in the vegetation. *Abstracta Botanica* 15: 83–88.
- KÁRPÁTI, I., KÁRPÁTI, V. 1955: The aspects of the calciphilous turf (*Festucetum vaginatae danubiale*) in the environs of Vác-rátót in 1952. *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae* 1: 129–157.
- KIKUZAWA, K., LECHOWICZ, M. J. 2011: *Ecology of Leaf Longevity*. Springer, Tokió, pp. 19–20., pp. 72–76.
- KOVÁCS, M., ENGLONER, A., NÉMETH, N., SZIRMAI, O., TURCSÁNYI, G. 2002: Chemical composition of Bermuda grass (*Cynodon dactylon*) in Hungary. *Acta Agronomica Hungarica* 50: 151–156.
- KOVÁCS-LÁNG, E. 1974: Examination of dynamics of organic matter in a perennial open sandy steppe-meadow (*Festucetum vaginatae danubiale*) at the Csévharaszt IBP sample area (Hungary). *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae* 20: 309–326.
- KOVÁCS-LÁNG, E. 1975: Distribution and dynamics of phosphorus, nitrogen and potassium in perennial open sandy steppe-meadow (*Festucetum vaginatae danubiale*). *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae* 21: 77–90.
- KOVÁCS-LÁNG, E. 1991a: Ассоциация *Festucetum vaginatae*. (Association *Festucetum vaginatae*.) In: *Динамика растительного вещества и современные почвенные процессы в травянистых экосистемах (Dynamics of primary production and soil processes in grassland ecosystems)* (Eds.: SIMON, T., KEFELI, V. I.). Pushchino Research Centre, Pushchino, pp. 42–49.
- KOVÁCS-LÁNG, E. 1991b: Фотосинтез доминантных видов ассоциации *Festucetum vaginatae*. (Seasonal and diurnal dynamics of photosynthesis. Association *Festucetum vaginatae*.) In: *Динамика растительного вещества и современные почвенные процессы в травянистых экосистемах (Dynamics of primary production and soil processes in grassland ecosystems)* (Eds. SIMON, T., KEFELI, V. I.). Pushchino Research Centre, Pushchino, pp. 102–108.
- KOVÁCS-LÁNG, E., KALAPOS, T., MÉSZÁROS-DRASKOVITS, R. 1989: Comparison of photosynthesis and transpiration in four species of a semiarid grassland community. In: *Ekológia Travného Porastu III. (Grassland Ecology III.) Proceedings*. Banská Bystrica, pp. 67–76.
- KOVÁCS-LÁNG, E., KRÖEL-DULAY, Gy., KERTÉSZ, M., FEKETE, G., BARTHA, S., MIKA, J., DOBI-WANTUCH, I., RÉDEI, T., RAJKAI, K., HAHN, I. 2000: Changes in the composition of sand grasslands along a climatic gradient in Hungary and implications for climate change. *Phytocoenologia* 30: 385–407.
- KOVÁCS-LÁNG E., KRÖEL-DULAY Gy., RÉDEI T. 2005: A klímaváltozás hatása a természetközeli erdőössztyepp ökoszisztémákra. *Magyar Tudomány* 2005/7: 812–817.
- KOVÁCS-LÁNG, E., KRÖEL-DULAY, Gy., RÉDEI, T., LHOTSKY, B., GARADNAI, J. 2006: The effect of climate change on forest-steppe ecosystems in the Carpathian Basin. In: *International Conference on Climate Change: Impacts and Responses in Central and Eastern European Countries* (Eds.: LÁNG, I., FARAGÓ, T., IVÁNYI, Zs.). 5–8 November 2005, Pécs, Hungary, pp. 294–300.
- LANGER, R. H. M. 1979: *How Grasses Grow*. 2<sup>nd</sup> ed. Edward Arnold (Publishers) Limited, London, pp. 6–15., pp. 18–37.
- LHOTSKY, B., RÉDEI, T., KOVÁCS-LÁNG, E. 2000: Growth characteristics of the dominant grasses of the Hungarian sand-steppe. In: *Grassland Ecology V. Proceedings of the 5<sup>th</sup> Ecological Conference* (Eds.: FERENCIKOVÁ, D., GÁBORCIK, N., ONDRÁSEK, L., UHLIAROVÁ, E., ZIMKOVÁ, M.). 23–25 November 1999, Grassland and Mountain Agriculture Research Institute, Banská Bystrica, pp. 434–443.

- MAGYAR P. 1933: A homokfásítás és növényzozológiai alapjai. *Erdészeti Kísérletek* 35: 139–198.
- MARKÓ, G., ÓNODI, G., CSATÁDI, K., NÉMETH, I., VÁCZI, O., BERNÁTH, J., BOTTA-DUKÁT, Z., KERTÉSZ, M., ALTBÄCKER, V. 2008: The effects of herbivory and grazing on vegetation. In: *The KISKUN LTER: Long-term ecological research in the Kiskunság, Hungary* (Eds.: KOVÁCS-LÁNG, E., MOLNÁR, E., KRÖEL-DULAY, Gy., BARABÁS, S.). Institute of Ecology and Botany, H.A.S., Vácraót, pp. 61–63.
- MEEHL, G. A., STOCKER, T. F., COLLINS, W. D., FRIEDLINGSTEIN, P., GAYE, A. T., GREGORY, J. M., KITOH, A., KNUTTI, R., MURPHY, J. M., NODA, A., RAPER, S. C. B., WATTERSON, I. G., WEAVER, A. J., ZHAO, Z.-C. 2007: Global Climate Projections. In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (Eds.: SOLOMON, S., QIN, D., MANNING, M., CHEN, Z., MARQUIS, M., AVERYT, K. B., TIGNOR, M., MILLER, H. L.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 747–845.
- MITCHLEY, J. 1988: Control of relative abundance of perennials in chalk grassland in Southern England. III. Shoot phenology. *Journal of Ecology* 76: 607–616.
- MOJZES A. 2010: Ökofiziológiai sajátágok a növényi invázió és a klímaváltozásra adott növényi válaszok hátterében. Doktori (PhD) értekezés, ELTE Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék, Budapest – MTA ÖBKI, Vácraót, 139 pp.
- MOLNÁR, E., BAGI, I., CSINTALAN, Zs., NYAKAS, A. 2000: The invasion success of a native grassland species in the Great Hungarian Plain. In: *Grassland Ecology V. Proceedings of the 5<sup>th</sup> Ecological Conference* (Eds.: FERENCIKOVÁ, D., GÁBORCIK, N., ONDRÁSEK, L., UHLAROVÁ, E., ZIMKOVÁ, M.). 23–25 November 1999, Grassland and Mountain Agriculture Research Institute, Banská Bystrica, pp. 423–433.
- MOSER, L. E., JENNINGS, J. A. 2007: Grass and legume structure and morphology. In: *Forages. Vol. II: The science of grassland agriculture* (Eds.: BARNES, R. F., NELSON, C. J., MOORE, K. J., COLLINS M.). 6<sup>th</sup> ed. Iowa State University Press, Ames, IA, pp. 15–36.
- NAGY G. 2006: A fűfélék tavaszi fejlődésének jellemzői. *Gyepgazdálkodási Közlemények* 2006/4: 89–93.
- NAGY, G. 2007: Spring phenological development and nutritive value of tall fescue. In: XI. Symposium on Forage Crops of Republic of Serbia with international participation, „Systems of Sustainable Production and Utilization of Forage Crops”. May 30-June 1 2007, Novi Sad. Zbornik Radova, a periodical of scientific research on field and vegetable crops, 44: 147–154.
- ÓNODI, G., KERTÉSZ, M., BOTTA-DUKÁT, Z., ALTBÄCKER, V. 2008: Grazing effects on vegetation composition and on the spread of fire on open sand grasslands. *Arid Land Research and Management* 22: 273–285.
- REICH, P. B., ELLSWORTH, D. S., WALTERS, M. B., VOSE, J. M., GRESHAM, C., VOLIN, J. C., BOWMAN, W. 1999: Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80: 1955–1969.
- RYSER, P., ÚRBAS, P. 2000: Ecological significance of leaf life span among Central European grass species. *Oikos* 91: 41–50.
- SIMON, T., BATANOUNY, K. H. 1971: Qualitative and quantitative studies on the root system of *Festucetum vaginatae*. *Annales Universitatis Scientiarum Budapestinensis de Rolando Eötvös Nominatae, Sectio Biologica* 13: 155–171.
- SKINNER, R. H., MOORE, K. J. 2007: Growth and development of forage plants. In: *Forages. Vol. II: The science of grassland agriculture* (Eds.: BARNES, R. F., NELSON, C. J., MOORE, K. J., COLLINS, M.). 6<sup>th</sup> ed. Iowa State University Press, Ames, IA, pp. 53–66.
- SPERANZA, M. 1995: Morphology and phenology of *Cynodon dactylon* (L.) PERS. (Gramineae) in Italy. *Webbia* 49: 225–237.
- SUZUKI, S., KUDO, G. 1997: Short-term effects of simulated environmental change on phenology, leaf traits, and shoot growth of alpine plants on a temperate mountain, northern Japan. *Global Change Biology* 3: 108–115.
- TUBA, Z., CSINTALAN, Zs., SZENTE, K., NAGY, Z., FEKETE, G., LARCHER, W., LICHTENTHALER, H. K. 2008: Winter photosynthetic activity of twenty temperate semi-desert sand grassland species. *Journal of Plant Physiology* 165: 1438–1454.
- UTRILLAS, M. J., ALEGRE, L. 1997: Impact of water stress on leaf anatomy and ultrastructure in *Cynodon dactylon* (L.) PERS. under natural conditions. *International Journal of Plant Sciences* 158: 313–324.

STUDIES ON THE PHENOLOGY AND MORPHOLOGY OF LEAVES FOR THE SEMIARID  
SAND GRASSLAND GRASSES *FESTUCA VAGINATA* AND *CYNODON DACTYLON*

A. Mojzes and T. Kalapos

Department of Plant Systematics, Ecology and Theoretical Biology, Institute of Biology,  
Eötvös Loránd University, Pázmány P. s. 1/C., Budapest, H-1117, Hungary  
e-mail: mojzesandrea@gmail.com, kalapos@ludens.elte.hu

Accepted: 24 November 2011

**Keywords:** grasses, leaf development, leaf longevity, leaf production, leaf size

Studies in plant ecophysiology, morphology and anatomy often use individual leaves as sample units. However, for grasses little is known about the phenology, age and longevity of leaves. We studied these traits for the C<sub>3</sub> bunchgrass *Festuca vaginata* and the stoloniferous C<sub>4</sub> grass *Cynodon dactylon*, two characteristic species of semiarid temperate sand grasslands in the forest-steppe of the Great Hungarian Plain. Leaf properties were followed in a common garden in spring and summer 2008.

Under the given conditions, on average, one shoot developed 5 leaves in *F. vaginata*, and 12 leaves in *C. dactylon* until mid-May and mid-June, respectively. Thereafter inflorescence started to emerge on most tagged shoots. For *F. vaginata*, full expansion of the leaf blade required 13 days on average, and leaf longevity was about 65 days. Mean time interval between consecutive leaf appearances was around 17 days. The mean length of a leaf blade developed in spring (6.9 cm) was less than half of the length of leaves emerged on vegetative shoots in summer. For *C. dactylon*, an average leaf reached its full development after almost 10 days and lived for about 60 days. Successive leaf appearances occurred at about 5-day intervals. The average length and width of a leaf blade was 4.9 cm and 3.7 mm, respectively. In summer, tagged (main) shoots of this grass produced subsidiary shoots (primary tillers) from leaf axils. Fully expanded leaves of primary tillers were 25% shorter and 19% narrower than those of main shoots, and showed high variation in length.

Although the two grasses had similar leaf lifespan, the rate of leaf production (appearance and expansion together) and the total leaf number per shoot were about twice as high for *C. dactylon* than for *F. vaginata*. These suggest more efficient resource utilization of *C. dactylon* under the studied environmental conditions.

