

**Strukturális komplexitás és términtázati rendezettség dinamikai
következményei: *Brachypodium pinnatum* erdőssztyepprét kompozíciós
koordináltsága, degradáltsága és regenerációja**

című téma (OTKA K-62338) zárójelentése

**Készült az MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézetében
Vácrátót, 2011**

témavezető: Virágh Klára

A kutatások célja

Az utóbbi években egyre nagyobb figyelem irányul a diverzitáscsökkenés és a közösségek működése közötti kapcsolatok vizsgálatára. Kutatások sora bizonyítja, hogy a fajszámcsökkenés gyakran a közösségek működési zavaraihoz, sérülékenységéhez vezet (Dangles és Malmquist 2004, Pfisterer és Schmid 2002, Symstad és Tilman 2001). Bár a legutóbbi évtizedek nemzetközi szinten is legintenzívebben kutatott témája a diverzitás-funkció, pontosabban a fajszám-produkció-stabilitás közötti összefüggések feltárása (Cameron 2002, Chase és Leibold 2002, Fridley 2001, Loreau et al. 2002, Schmid 2002), a kutatások sokáig mégis kevés sikerrel jártak. Ennek legfőbb oka a biológiai rendszerek komplexitásának túlzott leegyszerűsítésében és a vegetáció térbeli mintázatának az idődinamikában és a diverzitás fenntartásában betöltött fontos szerepének elhanyagolásában keresendő. Bár az új vegetációdinamikai szemlélet (Chesson és Case 1986, Myster és Pickett 1990, Pickett et al. 1992) a térbeli és időbeli szomszédossági kapcsolatokra, valamint a szerkezet – működés kölcsönös értelmezésére helyezi a hangsúlyt (Kikkawa és Anderson 1986, Thórhallsdóttir 1990, van der Maarel 1996), mégis viszonylag kevés azoknak a vizsgálatoknak a száma, amelyek a mintázati jellemzőket közvetlenül folyamatokkal (pl. fajcseredinamika, produktivitás és degradáció-regeneráció) kötötték volna össze (Geibelbrecht-Tafener et al. 1997, Kertész et al. 2001, Klimes 1999, Otsus és Zobel 2002, Virágh és Bartha 2003), és ezáltal a növényállományok várható változására a cönológiai állapotok, cönológia állapotjellemzők változásaiból próbáltak volna meg előrejelzést tenni (Campetella et al. 2004, Czárán és Bartha 1989).

Munkánkban e lehetőségek tanulmányozását tűztük ki célul: vizsgáltuk a téridő szerkezetek dinamikai aspektusait, funkcionális következményeit a fajgazdag *Brachypodium* gyepek esetében, hogy közelebb kerülhessünk a céltársulásunk (*Euphorbio pannonicae* - *Brachypodietum*) veszélyeztetett állományainak megőrzéséhez. Pályázati programunk megvalósításához az elméleti, módszerelméleti és módszertani alapot Juhász-Nagy Pál modelljei (Juhász-Nagy 1984a,b; Juhász-Nagy és Podani 1993) és annak fejlesztései (Bartha et al. 1995a,b; 1997, 2004; Czárán 1993, Czárán és Bartha 1992, Podani et al. 1993, Tóthmérész 1994) adták.

Fontos továbblépés:

- bizonyítottuk az információstatisztikai módszer hatékonyságát a fajgazdag növényközösségek enyhe degradációjának objektív mérésére,
- nem csak térbeli mintázatokat, hanem regionális skálán, nagy ismétlésszámú mintán, állandósított makro- és mikromintavételi egységekben évente fajcsere-folyamatokat, időbeli állapottranszformációkat, kezeléseket követő degradációs és regenerációs folyamatokat detektáltunk,
- összehasonlító terepvizsgálatokban a természetes időbeli variáció (kontroll dinamika) feltárása után teszteltük a cönológiai állapotterez módszer alkalmasságát a statikus térbeli mintázatból a dinamikai állapotra (dinamikusan stabil vs. degradált) való következtetésre, valamint
- feltártuk az információelméleti modellek alkalmazásának lehetőségét a vegetáció degradációja és a talajjellemzők közötti összefüggések kutatásában, ill. a természetvédelmi kezelések hatásmonitorozásában.

Pályázatunk keretében végzett kutatómunka fő eredményei munkatervi pontonként

I. Kompozíciós diverzitás és términtázati rendezettség a szálkaperjés erdőssztyepprért (*Euphorbio pannonicae* – *Brachypodietum*) természetközeli és zavart állományaiban

Célkitűzésünk a *Brachypodium pinnatum* erdőssztyepprért mikroökológiai szerkezete és vegetációdinamikai státusza közötti összefüggések feltárása. Arra kerestünk választ, hogy 1) különbözik-e az eltérő dinamikai állapotú (természetes vs. zavart/degradált) erdőssztyepprért állományok fajkompozíciója és mikroökológiai szervezettsége, 2) milyen szerkezetbeli különbségek detektálhatók az eltérő természetességi állapotú állományok között, 3) milyen variációs tartományt jelölnek ki a természetes állományokra jellemző finomléptékű términtázati szerveződést leíró függvények értékei és skálaparaméterei a cönológiai állapotterben, és 4) tapasztalható-e szignifikáns elválás a koegzisztenciális szerkezet és a zavarási rezsim különbözőségével összefüggésben, azaz az állományok állapotterbeli pozíciója jelzi-e az aktuális dinamikai állapotokat.

Vizsgálatunkban 4 földrajzi régióból (Gödöllői-dombvidék, Keleti-Gerecse, Mezőföld, Illancs) származó 18 db védett területen (Isaszeg, Máriahalom, Belsőbáránd), propagulumgazdag természetes táji környezetben élő, évtizedeken keresztül háborítatlan 'természetes' állományokat és 17 db ember által erősen tönkretett táji környezetben előforduló, a közelmúltig tartó intenzív használatnak vagy más zavarásnak kitett, de enyhén leromlott állományokat hasonlítottunk össze (Nagytarcsa:Küdői-hegy, Seregélyes: Rác-völgy, Hajósi löszpart és völgy).



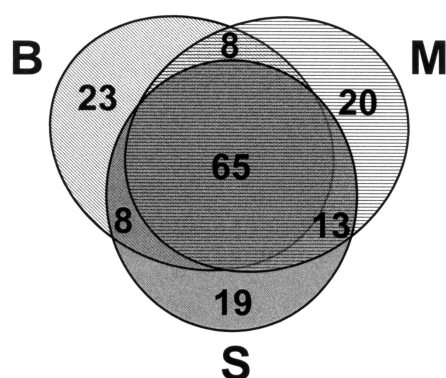
1. ábra. Természetközeli állományok



2. ábra. Zavart, degradált állományok

I. 1. Florisztikai differenciáció versus mikroökológiai rendezettség

Makroökológiai felvételeink sokváltozós elemzése az egyes mintaterületek természetes és zavart-degradált állományainak határozott elkülönülését mutatta. Kimutattuk, hogy az állományok mindegyikében 7 abundáns faj (*Brachypodium pinnatum*, *Festuca rupicola*, *Carex michelii*, *Filipendula vulgaris*, *Poa angustifolia*, *Euphorbia pannonica*, *Teuchrium chamaedrys*) fordul elő, amelyek a társulás alpmátrixát alkotják. A három régió mindegyike rendelkezik olyan fajokkal, amelyek csak az adott régió mintáiban fordulnak elő, és olyanokkal is, amelyek éppen azokból hiányoznak. A leromlott állományokban is vannak differenciális fajok, amelyek éppen a leromlást jelzik: ezek gyakorisága azonban nem túl nagy, ami a florisztikai és ökológiai degradáció enyhe mértékére utal (3. ábra, 1. táblázat).



3. ábra. Florisztikai differenciáció. A három védett mintaterület traszszektjeinek összesített fajkészletei: a 'saját' és a közös fajok számának megoszlása (B: Belsőbáránd, S: Isaszeg, M: Máriaalom)

1. táblázat. Példák a különböző minták differenciális fajaira. A differenciális fajok az alaphalmaz mintáival (a viszonyítási halmazhoz képest) szignifikáns kölcsönös pozitív vagy negatív fidelitást mutatnak. A vastag betűvel kiemelt fajok gyakorisága egyes állományokban eléri a 15%-ot.

Alphalmaz	Viszonyítási halmaz	Differenciális fajok
Mezőföld (B és R)	a többi (M, S, K, H)	+ Peucedanum cervaria , + <i>Hypericum elegans</i> ; – <i>Campanula rotundifolia</i>
Gödöllői-dv. (S és K)	a többi (M, B, R, H)	+ Dianthus collinus , + <i>Helianthemum ovatum</i> , + <i>Thlaspi jankae</i> ; – Inula hirta , – I. ensifolia , – Aster amellus , – <i>Serratula tinctoria</i>
Keleti-Gerecse (M)	a többi (B, R, S, K, H)	+ <i>Serratula radiata</i> ; – Carex tomentosa , – Genista tinctoria ssp. Elatior
degradáltak (R, K, H)	nem degradáltak (B, S, M)	+ <i>Agropyron repens</i> , + <i>Myosotis arvensis</i> , + <i>Lactuca serriola</i> , + <i>Stenactis annua</i> , + <i>Artemisia vulgaris</i> , + <i>Solidago gigantea</i>

Kérdésünk az volt, hogy vajon a növényföldrajzi eltérések hatása, ill. a regionális florisztikai különbségek megjelennek-e a mikroökológiai szervezettségben, vagy pedig – hasonló dinamikai státuszt feltételezve- az állományokra jellemző finomléptékű mintázati kölcsönhatásokat a florisztikai eltérések lényegesen nem befolyásolják. Hipotézisünk az volt, hogy e gyepek mikroökológiai szervezettsége konzisztens, és az állományszintű leromlást a koegzisztenciális szerkezetek belső gazdagságának csökkenésével és finomléptékű heterogenitás növekedésével akkor is tudjuk mérni, amikor a fajkészlet kismértékben változik. E feltételezéseinket a nem-paraméteres statisztikai tesztek, varianciaanalízisek és az információstatisztikai függvények változásai igazolták, miszerint 1) a különböző dinamikai

állapotú gyepek karakterisztikus términtázati jellemzőinek értéke szignifikánsan különbözik egymástól, míg 2) a növényföldrajzi okok miatt eltérő fajkészletű intakt gyepeké nem.

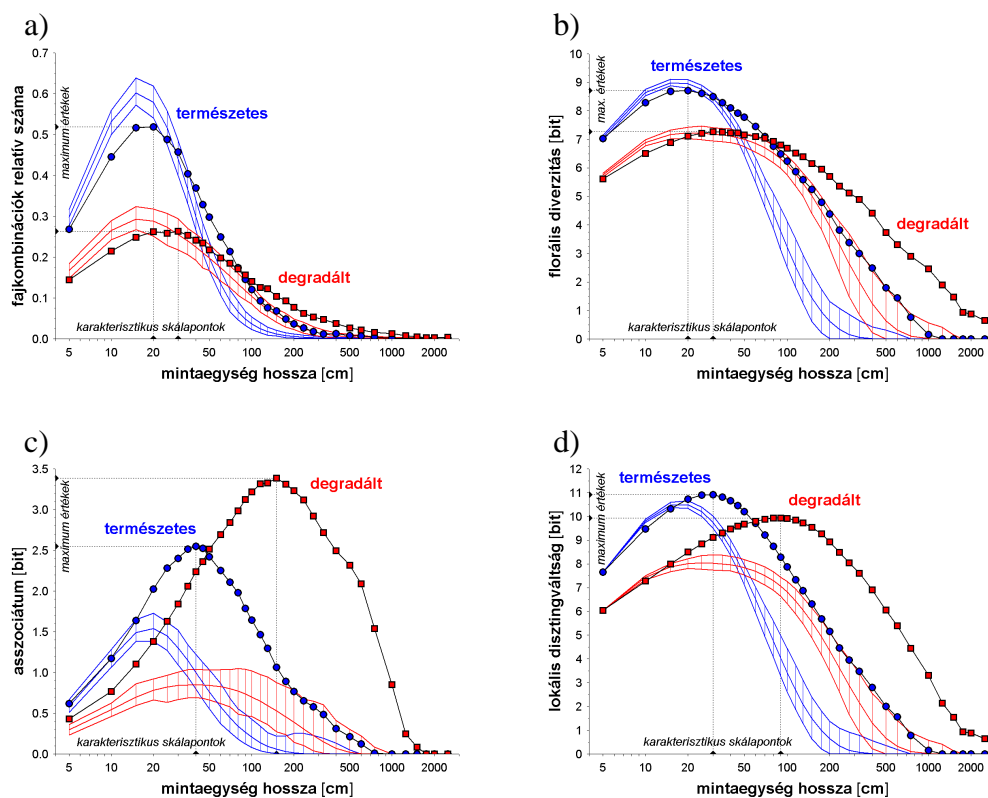
Vonatkozó publikációk: folyóirat közlemény: # 26; könyvfejezet: # 2, 31, 32; konferencia absztrakt: # 1;

I. 2. A *Brachypodium pinnatum* erdősztyepprét enyhe degradációjának términtázati indikációja és az eltérő természetességi állapotú állományainak összehasonlítása a cönológiai állapotterben

Términtázati indikáció

Milyen eltérések tapasztalhatók az információstatistikai függvények értékében és térszkálázottságában a természetes és degradált állományok között?

Eredményeink azt mutatták, hogy a finomléptékű szerkezetváltozások érzékenyen jelzik a *Brachypodium* gyepek leromlását. Az 4. ábra a szerkezetváltozást leíró információstatistikai függvények értékeinek változását mutatja a térskála függvényében egy természetes és egy degradált állomány esetében.



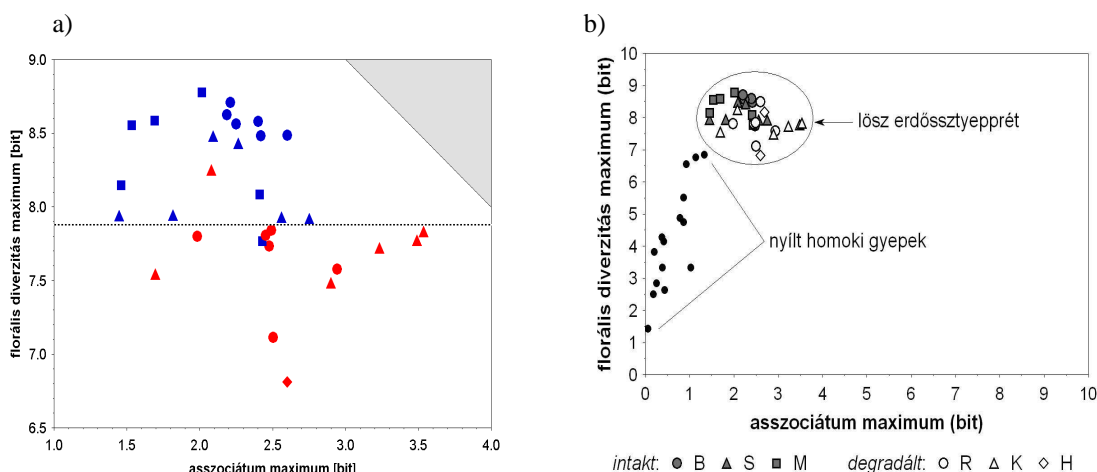
4. ábra. Egy természetes és egy leromlott mezőföldi állomány 12 fajú szubközösségeire számolt fajkombinációk száma (a), florális diverzitás (b), asszociátum (c) és lokális disztíngváltság (d) értékei a térskála függvényében, valamint a terepi értékek (● ●) eltérései a random referenciától (— : minimum, maximum, átlag).

Kimutattuk, hogy a *Brachypodium* gyepek degradációja során a következő alapvető trendek érvényesültek: Kisebb volt a szerkezeti gazdagság és a komplexitás mértéke. Szignifikánsan kisebb volt a fajkombinációk száma (NSC) és az együttélési módok sokfélesége (FD), valamint nagyobb a térbeli függőség mértéke (AS), erősebbek a fajok közötti kölcsönhatások és nagyobb a términtázati heterogenitás (LD) mértéke. Az információstatistikai függvények maximuma és térléptéke, ill. eltérésük mértéke a

természetes gyepekhez és a random referenciához képest jól mutatta a degradációt. Fontos megállapításunk, hogy ezt a mikroszerkezetbeli különbséget jól tudtuk mérni még a legalacsonyabb összes fajszámú természetes állomány (54) és a nagyobb fajgazdagságú (S: 62), de hasonló Shannon-diverzitású (5,74 vs. 5,94 és 5,9) enyhén degradálódott állományok között is (Virágh et al. 2006, 2008). Felbomlott a fajok finomléptékű együttélési mintázata és eltolódott az a térlépték, ahol a legtöbbféle együttélés megvalósulhatott. Kisebb fajkombinációs diverzitás mellett - főként nagyobb térléptéknél – nagyobb volt a térbeli rendezettség mértéke, erősebbek voltak a fajok közötti asszociáltsági viszonyok. Regionális adatokra épülő eredményeink alapján kimondható, hogy ez utóbbi összefüggés általánosan jellemző lehet az enyhe degradálódásra, amikor is egy erős leromlással szemben még nem omlik össze a mikroszerkezet, nem gyengülnek a populációk közötti kölcsönhatások, hanem éppen fordítva, megnő a térbeli függőség, és nagyobb a términtázati heterogenitás. S hogy ezt a trendet valóban a mintázat és nem módszertani műtermék okozta, megerősítette az a tény, hogy a randomtól való eltérések mértéke és trendje megegyezett a terepi adatokra számolt asszociátum értékeknél tapasztaltnal mind a leggyakoribb 12 faj és mind pedig az 1% előfordulási gyakoriság fölötti fajokat tartalmazó fajkészlet esetében is. Ezt az összefüggést eddig még terepvizsgálatokkal nem igazolták.

A természetes és degradált állományok a cönológiai állapotterben

- Mennyire koordináltak és strukturáltak térben a *Brachypodium* erdőssztyepprétek?
- Milyen variációs tartományt jelölnek ki a természetes állományokra jellemző finomléptékű términtázati szerveződést leíró függvények értékei és skálaparaméterei a strukturális komplexitás és a términtázati rendezettség által kijelölt cönológiai állapotterben?
- Tapasztalható-e szignifikáns elválás a természetes és a degradált állományok strukturális jellemzői között, azaz az állományok cönológiai állapotterbeli pozíciója indikálja-e aktuális dinamikai állapotukat?

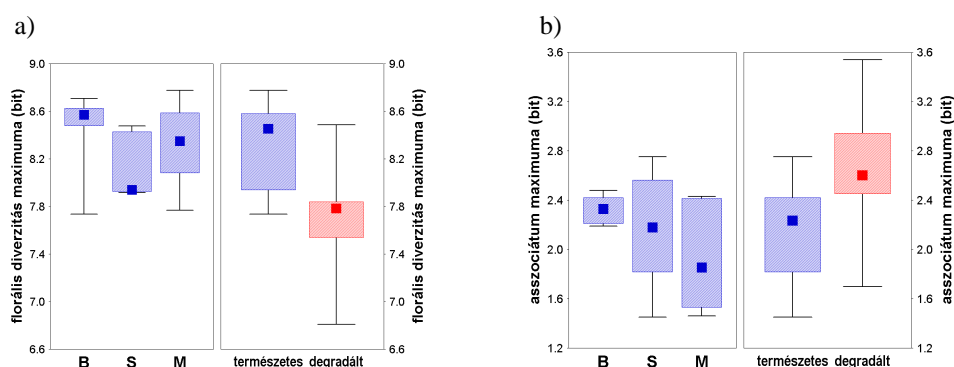


5. ábra. a: A lösz erdőssztyepprétt 18 intakt és 14 degradált állományának elhelyezkedése a florális diverzitás és az asszociátum állapotterében; b: A lösz erdőssztyepprétt 32 állományának és a nyílt homoki gyepek Fülöpháza környéki 15 állományának elhelyezkedése a florális diverzitás és az asszociátum állapotterében.

Megállapítottuk, hogy a négy régióból származó *Brachypodium* gyeppállományokat (32 db) reprezentáló pontok a florális diverzitás (FD) és az asszociátum (As) maximum értékeivel kijelölt cönológiai állapotter viszonylag szűk tartományában helyezkednek el (5a. ábra). A florális diverzitás értékek az elméleti maximum közelében, az asszociátum értékek pedig a

mintázatai kényszerekből (fajsám, abundancia) fakadó lehetséges szélső értékek (tiltott tartomány) közelében vannak. Ez jelzi az állományok nagy strukturális komplexitását és erős térbeli szervezettségét. Az erdőssztyepprétek magas térbeli koordináltsága különösen szembetűnő, ha összehasonlítottuk őket a nyílt homoki évelő gyepekkel (5b. ábra). Ez utóbbi növényzeti típusnál jóval kisebbek a florális diverzitás és asszociátum értékek, és azok jóval nagyobb szórást mutatnak az állapotterben. A térbeli struktúrák időbeli dinamikájának és a generáló mechanizmusoknak kölcsönös feltárására kidolgozott cönológiai állapotteres megközelítés (Bartha et al. 1998) alapján kimondható, hogy a löszgyepek mikroszerkezetét alapvetően a kompetíció és a zavarások alakítják, amelyet kutatási eredményeink is alátámasztottak.

Kimutattuk, hogy az eltérő földrajzi régióból származó és teljes fajkészletük alapján egymástól különböző természetes gypállományok (18 db) mikroökológiai rendezettségük erősségében és a populációk együttélési sokféleségében nagyon hasonlóak egymáshoz (statisztikusan nem különböznek szignifikánsan). Koordináltak abban az értelemben, hogy térben nagy hűséggel ismétlik meg önmagukat, tekintettel az együttélési módok sokféleségére és a térbeli rendezettségre. A cönológiai állapotukat reprezentáló pontok szűk tartományrészbe estek, amelyet referenciának (referencia állapotok halmazának) tekinthettük a vizsgált kontextusban. Ugyanakkor az állományok dinamikai állapotuk szerint jól elváltak a cönológiai állapotterben, két részre osztva az állapotteret a florális diverzitás tengely mentén. Az eltérő természetességi állapotú (természetes vs. degradált) gypállományok koegzisztenciális szerkezete szignifikánsan különbözött egymástól (6. ábra).



6. ábra. a) A különböző minták florális diverzitás (a) és asszociátum (b) maximum értékeinek eloszlásai (min.-max. kvartilis tartomány és medián). A grafikonon 3 régióból származó természetes állományok, ill. az összes régió természetes és degradált állományai szerepelnek. Statisztikai tesztek: a) Kruskál-Wallis $H=3,801$, $p=0,1495$, ns; Mann-Whitney $Z=3,381$, $p<0,001$; b) Kruskál-Wallis $H=2,012$, $p=0,3657$, ns; Mann-Whitney $Z=-2,925$, $p<0,001$. (B: Belsőbáránd, S: Isaszeg, M: Máriahalom)

A degradált állományokat reprezentáló pontok szórása a természetes gyepekéhez képest jóval nagyobb volt, ami a kisebb térbeli koordináltra és a szabályozási képesség gyengülésére utalt. Az enyhén degradált állományok többsége abba a tartományba esett, amelyet a természetes állományokhoz képest jóval alacsonyabb florális diverzitással és a hasonló vagy magasabb asszociátum maximummal jellemezhetünk. A leromlott állományok kompozíciós diverzitásának és términtázati rendezettségének léptéke viszont szinte mindig nagyobb volt a természetes gyepekéhez képest. Ez a törvényszerűség robusztusnak bizonyult, amely a közösség teljes fajkészletére és a különböző fajsámú szubközösségekre egyaránt jellemző volt.

Vonatkozó publikációk: folyóirat közlemény: # 9, 21, 14, 35; könyvfejezet: # 2, 5; konferencia absztrakt: 17, 18;

I. 3. Fajok és funkciók csoportok közötti térbeli rendezettség: asszociáltsági gráfstruktúra a természetes és degradált állományokban

Vizsgálataink feltárták, hogy a *Brachypodium* erdőssztyepprért idős, fajgazdag, térben erősen strukturált természetes állományaiban a fajok közötti nagyszámú szignifikáns páros asszociáltságok jellegzetes hálózatos koalíciós gráfot alkotnak: az egyszikűek egymással és a kétszikű fajokkal mind pozitív, mind pedig negatív kapcsolatokat létesítenek, emellett az alacsony frekvenciájú fajok is jelentős szerepet játszanak az asszociáltsági struktúrában. A funkciók csoportokon belül mindig több pozitív, mint negatív asszociáció, míg a csoportok között több negatív és kevesebb pozitív asszociáció jelent meg. Megállapítottuk, hogy a különböző régiókból származó természetes állományokban a plexus gráf 'általános' szerkezete (topológiája) hasonló az alkotó fajok különbözősége ellenére is. A degradált állományokban viszont megváltozott a gráf szerkezete, és megnőtt a negatív asszociáltságok száma, nőtt a térbeli szegregáció mértéke.

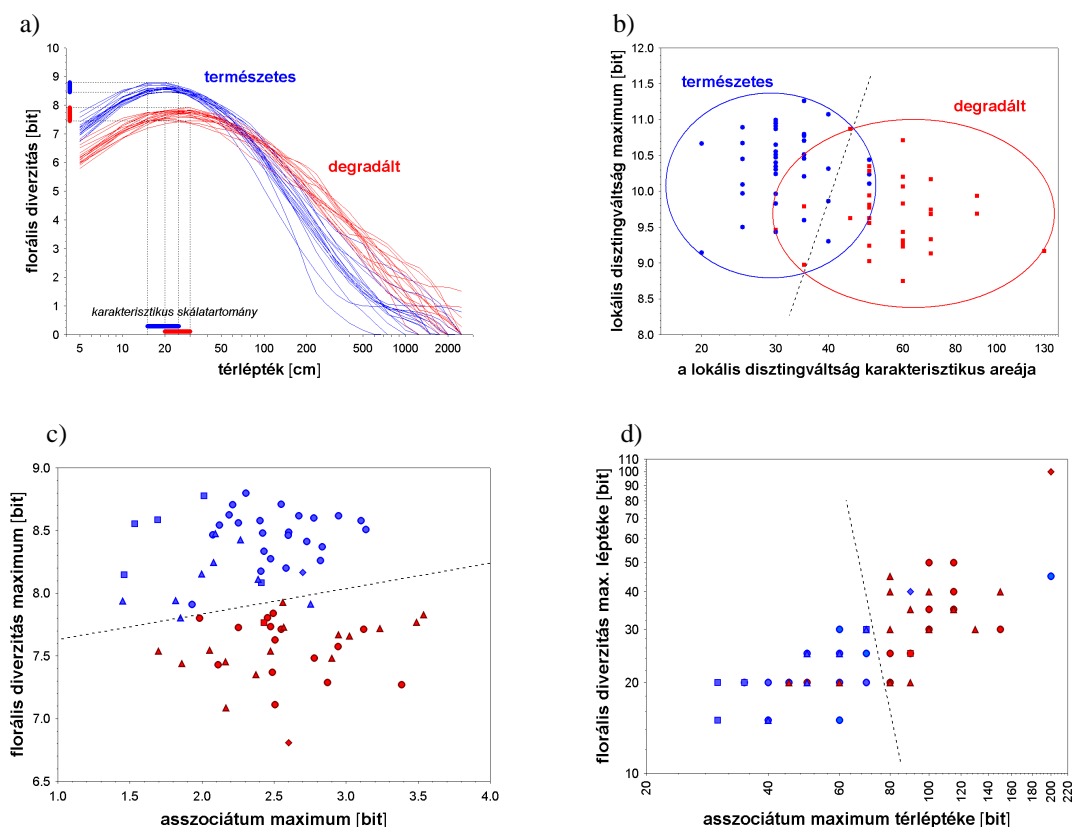
Ennek a problémának részletes vizsgálata jelenleg is tart, ebben a részütemkörben még nem publikáltunk. Ennek oka, hogy az adatstruktúráink direkt elemzésére, a zavarások hatására bekövetkező dezintegráció hálózatos leírására Csermely Péter biokémikus és munkatársaival együttműködve az általuk kifejlesztett hipergráf elemzést is tesztelni kívánjuk. E munka igen időigényes, ezért a pályázatban a nemzetközi szakirodalomban is újdonságnak számító, eredetileg nem tervezett kutatásokat végeztünk: 1) vizsgáltuk az információelméleti términtázati módszerek hatékonyságát a növényi közösségek degradációja és a talajjellemzők közötti kapcsolatok feltárásában (VI. résztema), valamint 2) kidolgoztuk a cönológiai állapotterés megközelítés természetvédelmi alkalmazhatóságának módszertanát a hatásmonitorozásban (III. résztema).

II. A térbeli mintázat és az idődinamika közötti összefüggés

Időbeli állapottranszformációk a cönológiai állapotterben

Állandósított transzszektekben (10-15 db, 2006-2009) végzett időbeli összehasonlító vizsgálatainkban a szerkezeti különbségek dinamikai (viselkedésökológiai) jelentőségét tanulmányoztuk. Teszteltük azt a hipotézisünket, hogy eltérő szerkezethez eltérő idődinamika, viselkedés társul.

Egyik fontos eredményünk annak kimutatása, hogy az eltérő természetességi állapotú állományok vonatkozásában a términtázati jellemzők maximuma és térléptéke közötti szignifikáns különbség akkor is fennáll, ha tekintetbe vesszük az állományok évek közötti természetes dinamikáját (7. ábra).

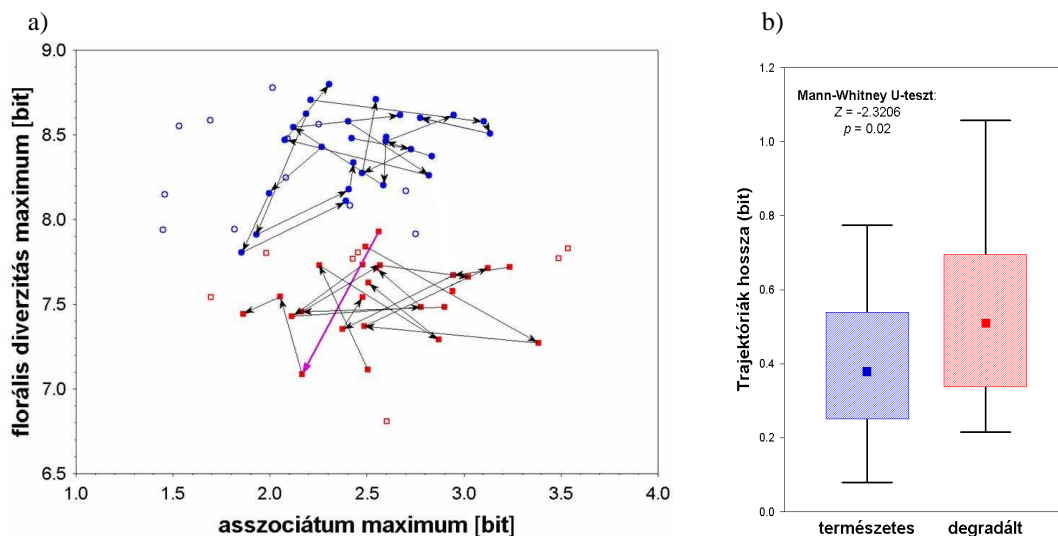


7. ábra. a: A természetes és degradált állományok florális diverzitás görbéinek változása 5 éven keresztül. **b:** A természetes és degradált állományok elválása a lokális disztíngválság maximum értékei és karakterisztikus áreai függvényében, 2004, 2005-2006 időtartam alatt. **c:** Cönológiai állapotter. A pontok a 4 régióból származó természetes (kék szimbólumok) és degradált (piros szimbólumok) állományok strukturáját reprezentálják 2004, 2005-2009 között. **d:** A lösz erdőssztyeppre 18 természetes és 14 degradált állományainak elhelyezkedése a karakterisztikus skálái (florális diverzitás maximum és az asszociátum maximum térléptéke) állapotterében. A természetes és degradált állományok elválása az asszociátum maximum térléptéke alapján szignifikáns: Mann-Whitney $Z = -2,754$ $p < 0,01$.

Az állapotterben minden egyes állomány cönológiai állapotának évről évre történő változását (trajektóriumok) követtük nyomon, hogy feltárjuk a referencia állományok dinamikus viselkedését és megerősítsük a természetes és zavart állományok között detektált különbözőségeket (8. ábra). Bár az állományok trajektóriumai individualisztikus viselkedést mutatnak, azonban a vizsgálat 4-6 éves időtartama alatt a hasonló dinamikai állapotú állományok többsége a térbeli komplexitást mérő jellemzők által kijelölt cönológiai állapotter részen belül *maradnak* (7c. és 8. ábra). Ezért a természetes állományok términtázati jellemzőinek térbeli variációja által meghatározott referencia tartományt *dinamikusan stabil referencia tartomány* (kontroll dinamika) tekinthetjük.

Kimutattuk, hogy a védett területek nagy strukturális komplexitású és térbeli rendezettségű természetes állományainak cönológiai állapota a környezeti változások ingadozásával szemben, ill. a 2006 és 2007-es aszályos évek hatására alig változott. A mintázati jellemzők szűk variációs tartományban mozogtak, a változások mértékének szórása viszonylag alacsony volt, ezért az állományokat időben is koordinálnak tekinthetjük (8a ábra). Ezzel szemben e dinamikusan stabil állapotól távoli degradált (kicsi fajkombinációs diverzitású és nagyobb térbeli heterogenitású) állományok sokkal érzékenyebbek voltak az időjárási fluktuációval szemben, azaz rezisztencia képességük gyenge volt. Ezt jelezték az évről évre történő jelentősebb szerkezeti változások a természetes állapotok normál

dinamikájához képest. Fontos, hogy az éves trajektóriumok hossza szignifikánsan eltért a természetes és a degradált állományoknál (8b. ábra). Így bizonyítottuk, hogy a közösségek különböző cönológiai szerkezetéhez különböző viselkedések (variáció, időbeli koordináltság, rezisztencia képesség) társulnak.



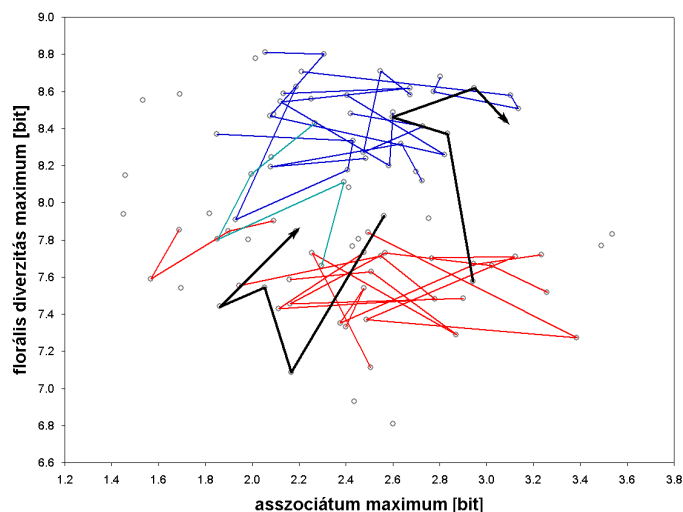
8. ábra. A természetes és degradált állományok struktúra-változásának időbeli mintázata (cönológiai állapotteres megközelítés) (a), és azok eltérések mértéke (b)

A regeneráció és degradáció mértékének meghatározása, a kezelések hatása

Összehasonlító vizsgálataink (2004-2005, 2006-2009) azt mutatták, hogy a fajgazdag, szervezett erdőssztyeppret gyepállományokban 4-6 év kevés a trendszerű változások lejátszódásához. A pályázati munka 4 éves és azt megelőző 2 ill. 10 éves időszakára vonatkozó eredményeink felfedték, hogy legalább 5-10 évig tartó vizsgálatra van szükség ahhoz, hogy az állományok természetes időbeli fluktuációjára jellemző variációs tartományt fel tudjuk tárni, és ezáltal a változó környezeti körülményekkel együtt járó esetleges leromlást vagy a degradált állományok regenerációját megbízhatóan detektálni tudjuk. Ezért vizsgálatainkat kibővítettük, és kontrollált körülmények között végzett égetéses (3 állomány) és legelés kizárásos (1-1 állomány) kísérleteket végeztünk. Mértük a kezelések okozta szerkezeti változásokat, hogy teszteljük a célobjektumunk (*Euphorbio pannonicae* – *Brachypodium*) dinamikai állapotának és állapotváltozásaira kidolgozott cönológiai állapotteres módszerünk hatékonyságát a regenerálódás és degradálódás mértékének kvantifikálására. Az égetést 2007. március első felében végeztük újabb 3 eltérő természetességű *Brachypodium pinnatum* gyepállományban.

Megállapítottuk, hogy friss zavarások (intenzív legeltetés) vagy kísérleti beavatkozások (égetés, legelés kizárása) hatása már 1-2 év alatt jól mérhető a finomléptékű szerkezetváltozások alapján. A cönológiai állapotteres reprezentáció (9. ábra) jelezte a felmérést megelőző évben intenzíven legeltetett gyepállomány degradált állapotát a jól szervezett, dinamikus stabil referencia gyep állapotához képest, majd regenerálódását a legeltetés megszűnését követően. Az égetés hatására vonatkozó eredményeink viszont azt mutatták, hogy a szerkezet alapján természetesnek, ill. degradáltnak minősített állományok (3 db) egyszeri, kora tavaszi gyors leégetése nem idézett elő a normál fluktuációtól eltérő szignifikáns változást a gyep mikroszerkezetében. Ennek oka lehet, hogy a gyepállományokat főként klonális módon, rügyekről terjedő fajok alkotják. Erre pedig kisebb az avar hatása, mint a magról való betelepülésre és csirázásra. Ha elég korán (március 12-én) történik az

égetés, akkor csak a száraz avar ég el, és mind az évelő, mind a kétszikűek ki tudnak hajtani. Május közepén már alig látszik a különbség a növényzetben. Az égetés hatására nem változott meg lényegileg sem a térbeli mintázat, sem az időbeli dinamika. Ugyanakkor jól tudtuk mérni egy természetes állomány leromlását, ahol a *Crataegus monogyna* fokozatos meglepedése és a gyepten felnövekvő *Quercus pubescens* egyedek hatására jelentősen csökkent a kompozíciós diverzitás (9. ábra).



9. ábra. A regeneráció és a degradáció monitorozása. A kezelések hatása: feketével kiemelt trajektória a jobb oldalon: a korábban intenzíven legelt gyepten degradáltsága, majd regenerálódása a legelési nyomás megszűnése után; egy természetes állomány degradálódása a *Crataegus monogyna* meglepedése és a felnövekvő *Quercus pubescens* egyedek hatására (feketével kiemelt trajektória az ábra bal oldalán).

A vizsgálataink eredményei alapján általában elmondható, hogy a términtázati indikációs módszer érzékenyen jelzi a beavatkozásokat követő szerkezetváltozásokat, de a szervezett társulás (célobjektumunk) természetes regenerációs vagy degradációs dinamikája csak évtizedes léptékben mérhető. A fajok abundanciái évenként jelentősen változtak, az állományok folyamatosan változó belső szerkezeti változatosságot és heterogenitást mutattak. A vizsgált időszakban fellépő időjárási szélsőségek (aszályos és csapadékos évek) és a fajok abundancia-dominancia viszonyainak változásai ellenére azonban a közösség szintű cönológiai állapotjellemzők alig változtak. A kisebb ingadozások nem követték az időjárási fluktuációt.

További fontos megállapításunk, hogy a változások értékelésekor csak a természetes időbeli variációtól eltérő szignifikáns trendek értékelhetők, és az állományok tapasztalt individualisztikus viselkedése, ill. a természetes ökológiai rendszerek komplexitása, nemlinearitása, nemegyensúlyi sajátosságai miatt kellő pontossággal csak rövidtávú előrejelzések tehetők. Ugyanezt tapasztaltuk az általunk vizsgált homoki gyepek esetében is Bartha et al. (2008, 2009).

Vonatkozó publikációk: folyóirat közlemény: # 21, készülő közlemény, amelynek benyújtása 2011 májusában várható az Ecological Modelling folyóirathoz, e témának az ECEM2011 Konferencián (Olaszország) való poszter-bemutatása után; könyvfejezet: # 4, 10; konferencia absztrakt: # 24, 25; egyéb: # 15;

III. A cönológiai állapotteres megközelítés a természetvédelmi kezelések sikerességének monitorozásában

A mintázatok és folyamatok összekapcsolása elméleti szempontból a dinamikai és funkcionális aspektusok kezelhetővé tételét jelenti. A gyakorlatban ezáltal válik lehetségessé, hogy a táj átalakításait vagy a természetvédelmi kezeléseket követően képet kapjunk a beavatkozások következményeiről és szükség szerint azokat korrigáljuk (adaptív kezelés). Ehhez a természetvédelmi tevékenységek eredményességének pontos mérésére, rendszeres hatás-monitorozásra van szükség. Mivel a vegetációt érintő kezelések hatása először a növényállományon belül az együttélési mintázatok átalakulásában jelentkeznek, ezért a kezelések következményeit leggyorsabban és legérzékenyebben finom térléptékben lehet kimutatni.

A pályázat időtartama alatt kidolgoztuk a hatás-monitorozás elméleti és módszertani alapjait (in: Horváth és Szitár (szerk.), 2007), és rámutattunk a mikroökológiai módszerek alkalmazásának hasznosságára a természetvédelmi gyakorlatban. Ezt a témát az eredeti munkatervben nem terveztük.

Eredményeink igazolták, hogy a términtázati elemzések és a cönológiai állapotteres reprezentáció alkalmas a szálkaperjés erdőssztyepprért állományok enyhe degradációjának detektálására és objektív mérésére, valamint aktuális dinamikai állapotuk időbeli változásának nyomon követésére. A természetes gyeppályák megfelelő referenciának bizonyultak. Ezért a cönológiai állapotteres megközelítés segítette annak felismerésében, hogy a vizsgált régiókban egy új állomány hol helyezhető el a természetes, egészséges és jól-szervezett (dinamikusan stabil) állapotokhoz képest, valamint időbeli változása során milyen degradációs, regenerációs utat jár be. Lokális léptékben pedig közvetlenül mérhető a konkrét kezelések hatása 1-1 állomány belső szerkezetének megváltozásával, már rövid időn belül is. E módszer alkalmazását –munka- és időigényessége miatt- a természetvédelmi gyakorlatban elsősorban akkor javasoljuk, ha 1) a leromlás kezdeti szakaszának gyors és érzékeny kimutatására törekszünk annak érdekében, hogy pl. védendő társulásainkat meg tudjuk őrizni vagy megfelelő kezeléssel fennmaradásukat szeretnénk biztosítani, és 2) ha a kezelések hatékonyságát precíz módszerrel kívánjuk értékelni az elérni kívánt kedvezőbb állapot szempontjából (hatás-monitorozás).

A gyakorlati igényeket figyelembe véve vizsgálatainkban továbbfejlesztettük és teszteltük az 5x5 cm-es transzszekteken alapuló mintavételi módszerünket, amelyekkel a mikroökológiai monitorozás munkaigényét több nagyságrenddel sikerült lecsökkenteni. Ezáltal lehetővé vált számos mintavételi pont igen részletes (az egyszerűbb biodiverzitási paraméterek mellett a szerkezeti sokféleség és a térbeli rendezettség vizsgálatára is kiterjedő) párhuzamos monitorozása. Megállapítottuk, hogy bár a rövid 4 m-es transzszektek (mikrolineák) a mintázati állapot becsülésére csak igen korlátozottan alkalmazhatók, azonban igen hasznosak a domináns mátrix fajok évek közötti vagy kezelések hatására történő finom változásainak kimutatására. Jól monitorozhatók ezentúl a biodiverzitással összefüggő egyszerűbb szerkezeti aspektusok, pl. a mikroélőhelyek, az alom, és az állományon belüli zavarások mintázatai is.

Vonatkozó publikációk: folyóirat közlemény: # 27; könyvfejezet: # 3, 6, 7, 8, 11, 12, 13, 23; konferencia absztrakt: # 17; egyéb: # 20;

IV. A természetes dinamika, degradációs változások és a fajcseremintázat közötti összefüggések feltárása

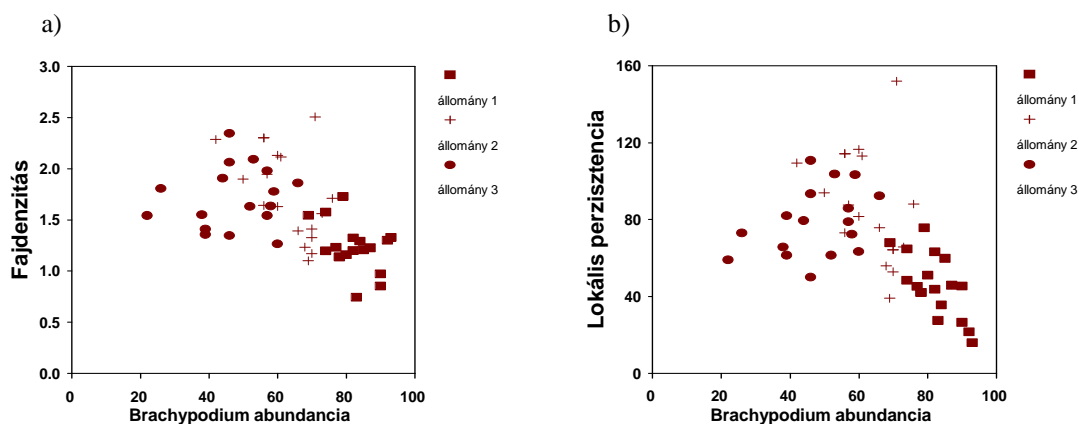
Makro- és mikrocönológiai vizsgálataink azt mutatták, hogy a látszólag változatlan, dinamikusan stabil állapotú természetes állományok fajszáma évről évre alig változik, de a fajok abundanciája és a términtázati jellemzők időbeli fluktuációja itt is számottevő lehet. A gyepek enyhe degradálódása során nem történt föltétlen állományszintű fajszámváltozás (csökkenés vagy éppen növekedés), hanem a finomléptékű együttélési viszonyok változtak meg jelentősen, ami a közösségek sérülékenységéhez vezetett.

További vizsgálatainkban arra kerestünk választ, hogy e folyamatok hátterében milyen lokális dinamikai folyamatok állhatnak, és kerestük az állományleptékű degradáció fajcsere-folyamatokban rejlő okait.

*A *Brachypodium pinnatum* szerepe a lokális fajcsere-dinamikában*

Feltevésünk az volt, hogy a domináns fajnak szignifikáns hatása van a fajgazdagságra a szubordinált fajok lokális dinamikája által. Hipotézisünk tesztelésére 3 fajgazdag erdőssztyepprért állományt választottunk a *Brachypodium pinnatum* növekvő borítása mentén. Állományonként 17 db 50 cm x 50 cm-es állandósított négyzetben felvételeztük a fajokat 5 cm x 5 cm-es érintkező négyzetekben 3 éven keresztül. A finomléptékű fajszámot és a fajok lokális perzisztenciáját tanulmányoztuk a domináns faj növekvő abundanciájának függvényében.

Megállapítottuk, hogy a domináns faj abundanciájának változása és a lokális fajszám, valamint a szubordinált fajok lokális perzisztenciája között nem volt lineáris az összefüggés, a faj csak 75%-os abundancia küszöbérték fölött okozott jelentős fajszámcsökkenést és fokozott fajcsere-dinamikát (lényegesen csökkent a lokális perzisztencia) (10. ábra).



10. ábra. A domináns *Brachypodium pinnatum* tömegességének hatása a lokális fajszámra (a) és a szubordinált fajok lokális perzisztenciájára (b) három eltérő fajkompozíciójú és struktúrájú erdőssztyepprért állományban, egy szárazodási gárdiensek mentén.

Ez másként azt is jelenti, hogy a fajgazdag *Brachypodium* erdőssztyepprért állományok leromlása főként a domináns faj egyeduralmódóvá válásával következik be (abundancia: >75%), de ha a faj abundanciája már 35-40% alá csökken, akkor is degradációs folyamatok indulhatnak be. Következtetéseinket ezekben az állományokban végzett makrocönológiai és términtázati analíziseink eredményei is alátámasztották. Ha a *Brachypodium pinnatum* tömegessége fokozatosan csökkent, akkor a gyepek felnyílt, mozaikossá vált, és egyre több sztyepp és szárazgyepi faj jelent meg. E folyamatok egyben a fajgazdag xeromezofil gyepek

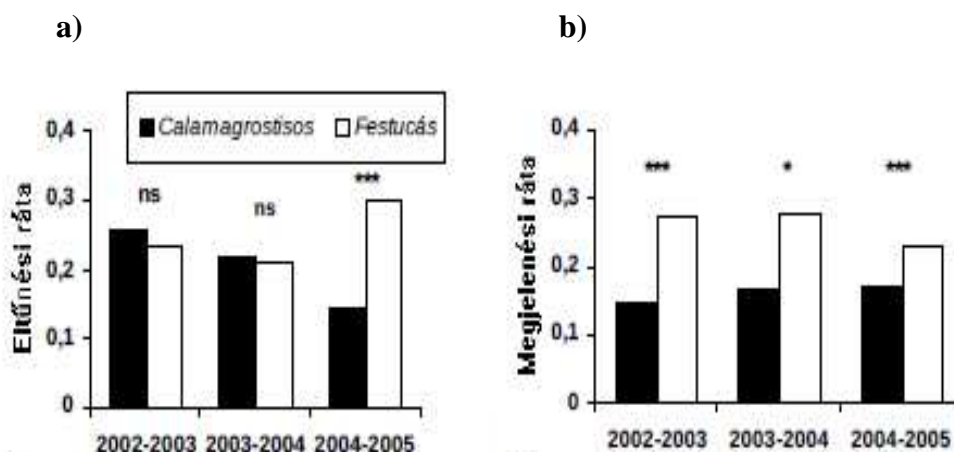
kezdődő leromlására utaltak. A kétféle irányba történő degradációt jól jelezte a fajkombinációk diverzitásának csökkenése (FD) és a fajok közötti kölcsönhatások enyhe megváltozása is (As).

A Calamagrostis epigeios betelepedésének hatása a finomléptékű fajcserére

A *Brachypodium* gyepek leromlása során gyakran előfordul, hogy zavarásokat követően gyomfajok vagy társulásidegen fűfajok (pl. *C. epigeios*) jelennek meg és válnak tömegessé. Esetünkben a múltbeli zavarásoknak kitett és az erősen degradált táji környezetben előforduló enyhén leromlott gyeppálmányok némelyikében az *Agropyron repens*, *Myosotis arvensis*, *Lactuca serriola*, *Stenactis annua*, *Artemisia vulgaris*, *Solidago gigantea* és *Calamagrostis epigeios* jelent meg, ezek gyakorisága azonban alacsony volt. Egy állományunk volt csupán, ahol a vizsgálati periódus vége felé a *C. epigeios* jelentős előretörését figyelhettük meg. Minthogy hazánkban és egész Közép-Európában meghatározó jelenség a *Calamagrostis* emberi kezeléseket felhagyását követő terjedése, és jelentős szerepet játszik a *Brachypodium* gyepek erős degradációjában, ezért fontosnak véltük, hogy megvizsgáljuk e faj betelepedésének hatását a természetes vegetáció finomléptékű átalakulásában.

A pályázati munka keretében végzett kutatásainkhoz erre a 1979-ben létrehozott és jelenleg is működő löszgyep kutatási projekt 25 éves, részletes, állandó négyzetekben végzett finomléptékű elemzése és az utóbbi 3 egymás követő évben részletesen újra felvételezett négyzetek adatai adtak lehetőséget. Arra kerestünk választ, hogy milyen dinamikai eltérések vezetnek a fajszegény *Calamagrostis* dominálta gyeptípus kialakulásához a természetes vegetációhoz képest, és hogy a faj jelenlétének mely aspektusa (idő, a hajtások borítása, hajtásszám, avarborítás) felelős mindezért. Az 'idő' a faj első megjelenése óta eltelt évek számát jelenti. További kérdéseink voltak, hogy a *C. epigeios* jelenlétének milyen mértékénél tapasztalható a fajcserékre gyakorolt hatás, ill. milyen térléptékben vett jelenléte hat leginkább a fajcserékre.

Bár az állományléptékű fajvesztés lokális fajcsere-folyamatokban rejlő okait feltáró nemzetközi kutatási eredmények alapján joggal feltételezhettük, hogy fajvesztést okozó változás (jelen esetünkben a *C. epigeios* betelepődése majd dominássá válása) az eltűnési rátát fogja növelni. Kutatásaink fő konklúziója viszont ezzel éppen ellentétes (11. ábra).



11. ábra. A *Festucás* és a *Calamagrostis* vegetációtípusban megfigyelt fajcsere-jellemzőkben tapasztalt különbségek. a) Eltűnési ráta, b) Megjelenési ráta. A csillagok a szignifikancia-szinteket jelölik: * - $p < 0,05$, *** - $p < 0,001$, „ns” – nem szignifikáns.

Eredményeink szerint az eltűnési ráta nem különbözik a természetes löszgyep és a *Calamagrostis* dominanciájú degradálódott gyeptípus között. Az eltérést, a fajszegényedést egyértelműen a megjelenési ráta csökkenése okozta, nem pedig a gyakori kihalások (eltűnési ráta). A megjelenési ráta ugyanakkor nem egyenletesen változott a *C. epigeios* jelenlétét leíró változók grádiense mentén. Mérsékelt jelenléténél nőtt, majd a növekvő borítással, hajtásszámmal, avarborítással és korral egyaránt meredeken zuhant (Somodi et al. 2008)).

Nem ritka, hogy a növényi közösségek válasza egy grádiens mentén nem lineáris, a fajcserék kapcsán azonban ilyen mintázatról eddig még nem számoltak be. A mért jellemzők közül a *C. epigeios* százalékos borítása magyarázta a leginkább a megjelenési ráta változását. A faj természetes dinamikára gyakorolt negatív hatása kb. 40%-os borítás felett volt már elég erős ahhoz, hogy a megjelenési ráta csökkenését előidézzék. Kiemelendő továbbá, hogy az 1 m x 1 m-ben becsült borítás erősebb összefüggést mutatott a megjelenési ráta változásával, mint a 20 cm x 20 cm-ben mért. Eszerint e fajnál sokkal inkább a tágabb környezeti viszonyok, pl. a tágabb szomszédságban tapasztalható dominancia-viszonyok hatnak a fajcserére, mint a mikrokörnyezet.

Vonatkozó publikációk: folyóirat közlemény: # 19, 28, 34; konferencia absztrakt: # 22;

V. A szümfiziológiai működés és a cönológiai szerkezet közötti kapcsolatok vizsgálata (összehasonlító terepkísérlet)

Ebben a vizsgálatban különböző fajkompozíciójú és cönológiai szerkezetű *Brachypodium pinnatum* dominanciájú fajszegény vs. fajgazdag erdőssztyeppréti állományok szümfiziológiai működését hasonlítottuk össze. Majd a társulásszerveződésben kulcsszerepet betöltő domináns fűfaj, a tollas szálkaperje mellől az összes faj föld feletti részét eltávolítottuk a *Brachypodium pinnatum* CO₂-gázcseréjének és az állományfiziológiában betöltött szerepének elemzése céljából. Megállapítottuk, hogy az eltérő vegetációtípusok állományfotoszintetikus működése eltérő, miszerint a fajgazdag, természetes *Brachypodium* állományok fotoszintetikus működésének hatékonysága sokkal jobb, mint a fajszegény, a *Brachypodium pinnatum* egyeduralmával jellemezhető állományokban. Kimutattuk, hogy a faj különbözőképpen válaszol az eltérő cönológiai állapotokkal együtt járó ökostátuszbeli különbségekre, és eltérő fiziológiai viselkedése eltérő adaptációs mechanizmusokon (gázcsereenyíltások működése, vízgazdálkodás, asszimiláció, transzspiráció) keresztül valósul meg. A faj jelentős működésbeli adaptációra képes, de fotoszintetikus hatékonyságát az állomány cönológiai struktúrája nagymértékben befolyásolja. Az állományszintű fotoszintetikus tevékenység sokkal nagyobb koordináltságot (szignifikánsan kisebb CV%) mutatott a sokfajú, intakt állományokban, mint az irtott, egyfajú *Brachypodium* közösségekben. Az irtást követően megnövekedett CV% jelezte, hogy a társulásszint jobban szabályozott az egyedi működésekhez képest, ill. a zavarás is növelte a variációt.

Vonatkozó publikációk: könyvfejezet: # 29, 30;

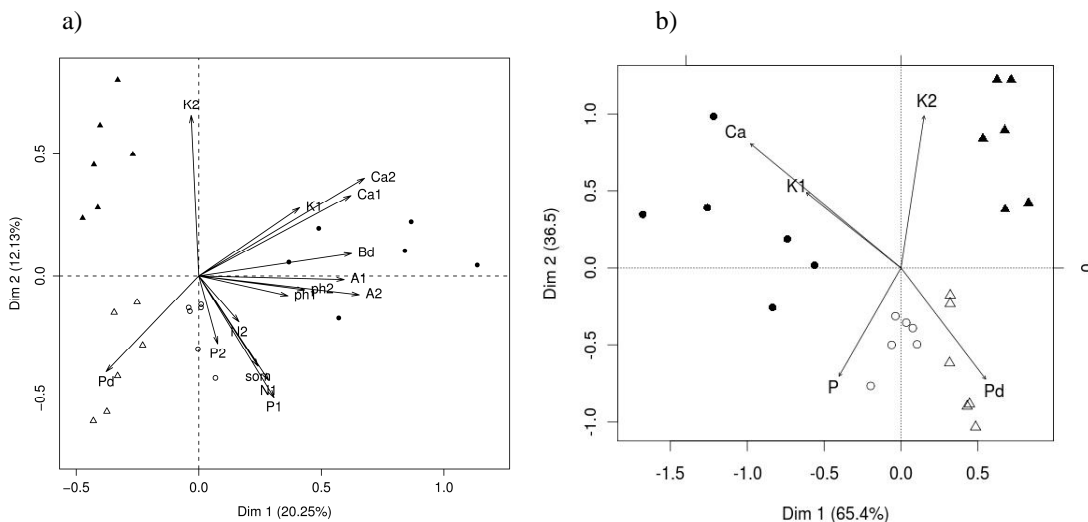
VI. A gyepek enyhe degradációjának talajtani indikációja

Az eredeti munkatervben ennek a kérdésnek a vizsgálata nem szerepelt, ám munkánk során merült fel fontossága.

Az utóbbi évtizedekben a művelt területek tömeges felhagyása, a hagyományos tájhasználat megváltozása, az ember természetromboló tevékenysége és más zavarások (pl. klimatikus szélsőségek) talajra és a növényzetre kifejtett hatásának tanulmányozása újra kitüntetett figyelmet kapott. (Critchley et al 2002, Müller et al. 2004, Mykkestad 2004, Li et al 2009, Lindell et al. 2010). Bár mindeddig bőséges ismeret halmozódott fel e témakörben, a talaj és a vegetáció degradációjának kölcsönhatásaira vonatkozó eredmények azonban igen változatosak, és gyakran ellentmondásosak. Az eltérő eredményeknek számos oka lehet: pl. a zavarási rezsim különbözősége, a kölcsönhatások feltárásának skálafüggése, degradáció detektálására alkalmas kevésbé érzékeny változók használata, valamint a vegetáció természetességi állapota (regenerálódó vs. degradálódó, stabil – átalakuló) mérésének hiánya. Az eddigi vizsgálatok többsége szinte kizárólag a vegetáció súlyos leromlásának következményeit tanulmányozta, a fajszámot, diverzitást és a fajkompozíciót használva a növényzet leromlásának jellemzésére.. A növényzet és a talajjellemzők kapcsolatát a leromlás korai szakaszában eddig még nem vizsgálták.

Kutatásainkban két földrajzi régióból (Mezőföld, Gödöllői-dombvidék) származó száalkaperjés erdőssztyepprért természetes és enyhén leromlott állományainak (12-12) talaját hasonlítottuk össze, hogy meghatározzuk azokat a legfontosabb edafikus faktorokat, amelyek elkülönítik a természetes gyepeket a degradáltaktól. A vegetáció leromlásának jellemzésére mind a fajkompozíciót, a fajok abundancia értékeit, mind pedig a cönológiai szerkezet términváziati jellemzőit (FD, As) használtuk, hogy feltárjuk a leromlás és a talajjellemzők változása közötti összefüggés erősségét és jellegét az egyes vegetációs deskriptorok vonatkozásában. A növényzet dinamikai állapota (természetes vs. degradált) és a talaj kémiai és strukturális jellemzőinek kapcsolatát főkomponens és redundancia analízissel vizsgáltuk.

Kimutattuk, hogy a vegetáció enyhe degradációja konzisztensen tükröződik a talajtulajdonságokban, az abundancia adatok és a strukturális változók esetében egyaránt. A természetes és a degradált állományok egyértelműen elváltak egymástól, elkülönülésüket számos talajtani jellemző szignifikáns hatása befolyásolja. Ez jelzi, hogy a múltbeli zavarások olyan mértékben változtatták meg a talaj minőségét, hogy a zavart és a háborítatlan területeken előforduló gypállományok természetességi állapota közötti különbségek konzisztensek 30 évvel később a zavarások felhagyása után is. Ha a vegetáció állapotát az abundancia-viszonyokkal írtuk le, akkor a talaj megkülönböztető hatását felülírta a földrajzi elhelyezkedés (12. ábra), amely hatás csak akkor tűnt el, ha a vegetációt a términváziati karakterisztikumokkal jellemeztük.

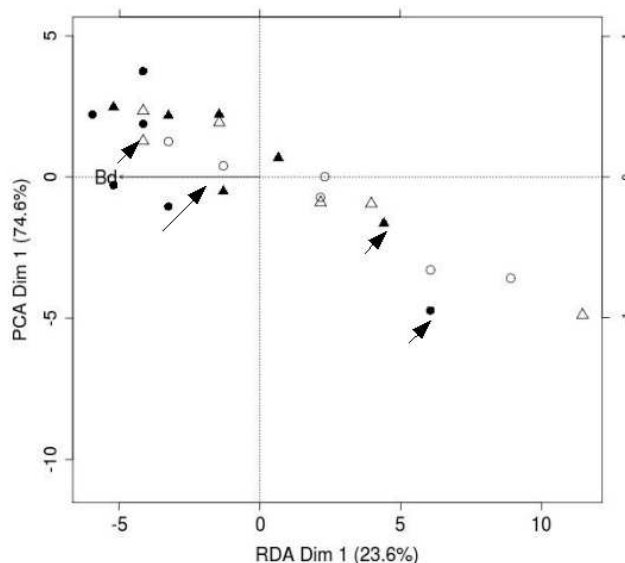


12. ábra. A természetes és degradált állományok elválása a talajjellemzők szerint. Az állományok fajkompozícióját a fajok abundanciáival jellemeztük. **a:** A talajjellemzők és a fajabundanciák közötti viszony: a főkomponens ordináció eredménye a talajváltozók utólagos illesztésével az ordinációra. **b:** A redukcia analízis (RDA) eredménye változószelekció után.

Természetes állományok: ● Belsőbáránd, ▲ Isaszeg; Degradált állományok: ○ Rác-völgy, △ Küdői-hegy (Nagytarcsai-völgy)

Az egyik jellemző mintázat, amelyet eredményeink mutattak, hogy a természetes állományokhoz mindig nagyobb kalciumkarbonát és felvehető kálium mennyiség, magasabb pH, a leromlott gyepekhez pedig nagyobb humusz és megnövekedett tápanyagtartalom (felvehető foszfor, nitrát-nitrogén) társult. A mért talajfizikai sajátságok közül a penetrometriás behatolási mélység (Pd) mindig magasabb és a 'bulk density' (BD) alacsonyabb volt a degradált állományokban, jelezve ezáltal mindig kisebb tömörödöttséget az enyhe leromlásnál. Ez az eredmény ellentétes számos irodalomból ismert megfigyeléssel (van Haveren 1983, Pei et al. 2008, Stavi et al. 2008). Az idézett irodalmak mind az igen erős túllegettetés hatásával foglalkoztak, ahol az intenzív használt gyepek talaját az erőteljes taposás tette tömörödötté. Vizsgálatainkban viszont az enyhén leromlott állományok csak az egyik régióban voltak kitéve a múltban enyhe legeltetésnek, a másik területen viszont egyáltalán nem történt legeltetés. Mivel a zavart/degradált helyeket esetünkben csak a múltbeli gyenge használat és az erősen degradált növényzeti szomszédosság jellemzi, ezért más tényezőkkel magyarázható a jelenség. Valószínűsíthető, hogy megtelepedő cserjék egyedei és alkalmi emberi zavarások lazítják a talajt, amelyek következtében kisebb lett a behatolási ellenállás, kisebb a talaj tömörödöttsége. Ugyanakkor a talaj e szerkezeti tulajdonsága később, a degradáció előrehaladtával megváltozik, és a növekvő tömörödöttség a széles toleranciájú és társulásidegen gyomfajoknak kedvez.

Fontos és új eredményünk, hogy amikor a vegetáció struktúráját használtuk a vegetáció és a talaj közötti viszony tanulmányozására, a vegetáció leromlását ugyanazon talajtani változók jelezték, mint a faj abundanciák esetében, de a földrajzi különbségek okozta hatások teljesen eltűntek. A vegetáció térbeli szerkezete, strukturális komplexitása sokkal inkább a talaj szerkezeti tulajdonságait (Bd, Pd) tükrözte, mint a kémiai, szemben a faj abundanciákkal. Egyetlen szignifikáns edafikus változó, a 'bulk density' is képes volt megfelelően magyarázni a természetes és degradált állományok elkülönülését (13. ábra). Az állományok eloszlásának mintázata a domináns háttérváltozó grádiense mentén jó megegyezésben volt a cönológiai állapotterez megközelítésünk eredményével.



13. ábra. A talajjellemzők és a vegetáció degradációja közötti viszony értékelése redundancia analízissel. A természetes és a degradált állományok elválása a talajtömörödöttségi grádiens mentén. A vegetáció degradációját a finomléptékű términtázati jellemzőkkel (FD, As) írtuk le.

A nyílak 2-2 olyan védett ill. zavart élőhelyen előforduló állományt jelölnek, amelyek mikroállapotuk szerint eltértek az a priori természetesnek ill. degradáltnak minősítettől. A struktúravizsgálatok eredményei alapján a talaj fizikai jellemzői (bulk density és penetrációs behatolási mélység) szignifikánsan befolyásolták a természetes és degradált állományok elkülönülését (az elválás jósága 91% és 83%).

A vegetáció – talaj kutatásaink rámutattak a términtázati szerkezeti elemzések alkalmazásának számos előnyére, köztük a nagyobb általánosítás lehetőségére, ha pl. biogeográfiailag mérsékelten eltérő területeket hasonlítunk össze. Bizonyítottuk, hogy az alkalmazott információelméleti függvények alkalmasak az enyhe degradáció érzékeny detektálására, és mivel a koegzisztenciális szerkezet, a strukturális komplexitás független a fajok identitásától, ezért a vegetáció szerkezete mérésének módszere javasolható a talaj-vegetáció degradációs mintázati összefüggések feltárásában, még biogeográfiai régiókon keresztül is.

Vonatkozó publikáció: folyóirat közlemény: # 33;

Idézett irodalom

- Bartha, S., Campetella, G., Ruprecht, E., Kun, A., Házi, J., Horváth, A., Virágh, K., Molnár, Zs. 2008. Will inter-annual variability in sand grassland communities increase with climate change? *Community Ecology* 9 (Suppl.) 13-21.
- Bartha, S., Campetella, G., Ruprecht, E., Házi, J., Horváth, A., Virágh, K., Molnár, Zs. 2009. How do open stand steppes respond to the abandonment of grazing and to the increasing frequency of droughts? In: Abstracts of the 2nd European Congress of Conservation Biology, ECCB 2009, Sept. 1-5, Prague. pp. 155.
- Bartha, S., Campetella, G., Canullo, R., Bódis, J. and Mucina L. 2004. On the importance of fine-scale spatial complexity in vegetation restoration. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 30: 101-116.
- Bartha, S., Collins, S. L., Glenn, S. M., Kertész, M. 1995a: Fine-scale spatial organization of tallgrass prairie vegetation along a topographic gradient. *Folia Geobotanica and Phytotaxonomica* 30: 169-184.
- Bartha, S., Czárán, T. and Podani, J. 1998. Exploring plant community dynamics in abstract coenostate spaces. *Abstracta Botanica* 22: 49-66.
- Bartha, S., Czárán, T., Oborny, B. 1995b: Spatial constraints masking community assembly rules: a simulation study. *Folia Geobotanica and Phytotaxonomica* 30: 471-482.
- Bartha, S., Czárán, T., Scheuring, I. 1997. Spatio-temporal scales of non-equilibrium community dynamics: a methodological challenge. *New Zealand Journal of Ecology* 21(2): 199-206.
- Cameron, T. 2002. 2002: The year of the diversity-ecosystem function debate. *TREE* 17: 495-496.
- Campetella, G., Canullo, R. and Bartha, S. 2004. Coenostate descriptors and spatial dependence in vegetation – derived variables in monitoring forest dynamics and assembly rules. *Community Ecology* 5: 105-114.
- Chase, J. M. and Leibold, M. A. 2002. Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. *Nature* 416: 427-430.
- Chesson, P. L. and Case, T. J. 1986. Overview: Non-equilibrium community theories: chance, variability, history and coexistence. In: Diamond, J. and Case, T. J. (eds.): *Community Ecology*. Harper and Row, NY. pp. 229-239.
- Critchley, C. N. R., Chambers, B. J., Fowlert, J. A., Sanderson, R. A., Bhogal, A., Rose, S. C. 2002. Association between lowland grassland plant communities and soil properties. *Biol. Conserv.* 105: 199-215.

- Czárán, T. 1993. PATPRO - A Monte Carlo simulation program for multispecies neighborhood competition. *Abstracta Botanica* 17: 275-281.
- Czárán, T. and Bartha, S. 1989. The effect of spatial pattern on community dynamics: a comparison of simulated and field data. *Vegetatio* 83: 229-239.
- Czárán, T. and Bartha, S. 1992. Spatiotemporal dynamic models of plant populations and communities. *TREE* 7: 38-42.
- Dangles, O. and Malmquist, B. 2004. Species richness – decomposition relationships depend on species dominance. *Ecological Letters*. 7: 395-402.
- Fridley, J. D. 2001. The influence of species diversity on ecosystem productivity. How, where and why? *Oikos* 93: 514-526.
- Geibelbrecht-Tafener, L., Geibelbrecht, J. and Mucina, L. 1997. Fine-scale spatial population patterns and mobility of winter-annuals herbs in a dry grassland. *J. Veg. Sci.* 8: 209-216.
- Horváth, A. és Szitár, K. (szerk.) 2007. A hatás-monitorozás elméleti alapjai és gyakorlati jelentőségei. MTA. ÖBKI. Vácrátót. 240 pp.
- Juhász-Nagy, P. 1972. A növényzet szerkezetvizsgálata: Új modellek. 1. rész. Bevezetés. *Botanikai Közlemények* 59: 1-5.
- Juhász-Nagy, P. 1984a. Spatial dependence of plant populations. Part 2. A family of new models. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 30: 363-402.
- Juhász-Nagy, P. 1984b. Notes on diversity. Part I. Introduction. *Abstracta Botanica* 8: 43-55.
- Juhász-Nagy, P. and Podani, J. 1993. Information theory methods for the study of spatial processes in succession. *Vegetatio* 51: 129-140.
- Kertész, M., Lhotsky, B. and Hahn, I. 2001. Detection of fine-scale relations between species composition and biomass in grassland. *Community Ecology* 2: 221-230.
- Kikkawa, J. and Anderson, D. J. 1986. *Community Ecology. Pattern and Processes*. Blackwell, Melbourne.
- Klimes, L. 1999. Small-scale plant mobility in a species-rich grassland. *J. Veg. Sci.* 10: 209-218.
- Li, F. R., Zhao, W. Z., Liu, J. L., Huang, Z. G. 2009. Degraded vegetation and wind erosion influence soil carbon nitrogen and phosphorus accumulation in sandy grasslands. *Plant Soil* 317: 79-92.
- Lindell, L., Astrom, M., Oberg, T. 2010. Land-use versus natural controls on soil fertility in the Subandean Amazon, Peru. *Sci Total Environ* 408: 965-975.
- Loreau, M., Naeem, S. and Inchausti, P. (eds.) 2002. *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives*. Oxford Univ. Press, Oxford. 294 pp.
- Müller, M. M., Guimaraes, M. F., Desjardins, T. C., Mitja, D. 2004. The relationship between pasture degradation and soil properties in the Brazilian amazon: a case study. *Agric. Ecosyst. Environ.* 103: 279-288.
- Myklestad, A. 2004. Soil, site, management components of variation in species composition of agricultural grasslands in western Norway. *Grass and Forage Sci.* 59: 136-143.
- Myster és Pickett 1990. Initial conditions, history and successional pathways in ten contrasting old fields. *Am. Midl. Nat.* 124: 231-238.
- Otsus, M. and Zobel, M. 2002. Small-scale turnover in a calcereous grassland, its pattern and components. *J. Veg. Sci.* 13: 199-206.
- Partel, M. and Zobel, M. 1995. Small-scale dynamics and species-richness in successional alvar plant communities. *Ecography* 18: 83-90.
- Pei, S., Fu, H., Wan, C. 2008. Changes in soil properties and vegetation enclosure and grazing in degraded Alxa desert steppe of Inner Mongolia, China. *Agric. Ecosyst. Environ.* 124: 33-39.
- Pfisterer, A. B. and Schmid, B. 2002. Diversity-dependent production can decrease the stability of ecosystem functioning. *Nature* 416: 84-86.
- Pickett, S. T. A., Parker, V. T. and Fiedler, P. 1992. The new paradigm in ecology: Implications for conservation biology above the species level. In: Fiedler, P. and Jain, S. (eds.): *Conservation biology: the theory and practice of nature conservation, preservation, and management*. Chapman and Hall, London. pp. 65-88.
- Podani, J., Czárán, T. and Bartha, S. 1993. Pattern, area and diversity: the importance of spatial scale in species assemblages. *Abstracta Botanica* 17: 289-302.
- Schmid, B. 2002. The species richness – productivity controversy. *TREE* 17: 113-114.

- Somodi, I., Virágh, K., Podani, J. 2008. The effect of the expansion of a clonal grass, *Calamagrostis epigejos* on the species turnover of a semiarid grassland. *Applied Vegetation Science* 11: 187-194.
- Stavi, I., Ungar, E.D., Lavee, H., Sarah, P. 2008. Surface microtopography and soil penetration resistance associated with shrub patches in a semiarid rangeland. *Geomorphology* 94: 69-78.
- Symstad, A. J. and Tilman, D. 2001. Diversity loss, recruitment, limitation, and ecosystem functioning: lessons learned from a removal experiment. *Oikos* 82: 424-435.
- Thórhallsdóttir, T. E. 1990. The dynamics of a grassland community: A simultaneous investigation of spatial and temporal heterogeneity at various scales. *J. Ecol.* 78: 884- 908.
- Tóthmérész, B. 1994. Statistical analysis of spatial pattern in plant communities. *Coenoses* 9: 33-41.
- van der Maarel, E. 1996. Pattern and process in the plant community: Fifty years after A. S. Watt. *J. Veg. Sci.* 7: 19-28.
- van Haveren, B. P. 1983. Soil bulk density as influenced by grazing intensity and soil types on a shortgrass prairie. *J. Range Manage.* 36: 586-588.
- Virágh, K. and Bartha. 2003. Species turnover as a function of vegetation pattern. *Tiscia* 34: 47-56.
- Virágh, K., Horváth, A., Bartha, S., Somodi, I. 2006. Strukturális komplexitás és térmentázati rendezettség a szálkaperjés erdőssztyepprép természetközeli és zavart állományában. In: Molnár, E. (szerk.): *Kutatás, oktatás, értékteremtés. MTA. ÖBKI, Vácrátót.* pp. 89-111.
- Virágh, K., Horváth, A., Bartha, S., Somodi, I. 2008. A multiscale methodological approach for monitoring the effectiveness of grassland management. *Community Ecology* 9(2): 237-246.