

“Florális diverzitás mintázatok: egy komparatív funkcionális megközelítés”

Záró-beszámoló az OTKA K72561 pályázat (2008-2012) keretében végzett munkáról

Témavezető: Bartha Sándor

Bevezetés

Összehasonlító mikrocönológiai szerkezetvizsgálatokat végeztünk számos hazai gyeptípusban. Munkánk alap gondolata, hogy a növényfajok együttélésének értelmezéséhez a térbeli függőség mellett a fajok találkozási valószínűségeit leíró finom térléptékű diverzitási relációk (plant neighborhood diversity, PnD) ismerete is szükséges. Elméleti eredmények sokasága demonstrálta a finom térléptékű térbeli kényszerek fontos szerepét a növénytársulások diverzitásának a fenntartásában. De a térbeli mintázati kényszerek szerepét terepi körülmények között alig vizsgálták. Terepi körülmények között nincs arról ismeretünk, hogy a fajok találkozási valószínűségei mennyire térnek el az ún. átlagtér becsléstől. A fajkombinációk diverzitásának finom térléptékeknél való becslése és megfelelő nullmodellekkel való összevetése lehetőséget ad a fenti kérdés operatív terepi vizsgálatára. Megközelítésünket két okból tartjuk funkcionálisnak. Egyrészt a talált mintázatokat dinamikai szempontból értelmezzük (térben explicit szimulációkon alapuló) ún. dinamikus nullmodellekkel. Másrészt a társulásdinamikát populáció szintű mechanizmusokkal magyarázzuk, amihez növényi tulajdonságokat használunk fel.

A pályázat célkitűzései, kérdései és a pályázat megvalósítása során született válaszok, eredmények

(A vonatkozó és itt idézett publikációk a zárójelentés végén vannak felsorolva és sorszámmal hivatkozva [x])

Feladat: Cél #1 Új módszerek fejlesztése és tesztelése a finom-térléptékű florális diverzitásmintázatok (Plant neighbourhood diversity, PnD) detektálására: (ld. “Research Plan”):

A módszertani vizsgálatokkal olyan gyors, nem destruktív és lehetőleg egyszerű mintavételi eljárást kerestünk, ami a növénytársulások széles körében alkalmazható, és amire alapozni lehet az összehasonlító célú, nagy ismétlés számú (a makro- és mikrocönológiai megközelítéseket összekapcsoló) vizsgálatainkat. Továbbfejlesztettük adatfeldolgozó szoftvereinket és teszteltük a mintavételi paraméterek hatását a PnD becslésre.

Kérdés 1: Milyen hatással vannak az egyedi és a populáció szintű jellemzők (trait-ek) a közösségi mintázatokra?

Hogyan befolyásolja pl. az egyedek mérete és relatív gyakorisága a fajkombinációk eloszlását?

Válasz 1: A térbeli statisztikai becslések akkor a legpontosabbak, ha folytonos és végtelen nagy térben stationer pontmintázatokat vizsgálunk. A valóságban ezek a feltételek nem teljesülnek és ebből adódóan számos torzulás, becslési hiba léphet fel, műtermékeket kaphatunk. Tóthmérész [49] korábbi eredményeire alapozva vizsgáltuk az ún. végesméret hatást terepi viszonyok között. A problémafelvetés elméleti szempontból nem új. Saját vizsgálataink annyiban újak, hogy sokféle gyeptípusban (fiatal és középidős parlagokon, nyílt és zárt homokpusztagyepekben, nyílt és zárt dolomite sziklagyepekben, lősz sztyepprétegekben, mocsárrétegekben, és szikes gyeptörményekben) vizsgáltuk a torzítás mértékét és megállapítottuk azt a mintaméretet (ami eredményeink szerint minimum 1000 db. finom felbontású 5 x 5 cm-es egység), ahol a mintavételi hiba (végesméret hatás) mértéke elfogadhatóan lecsökken. Tehát ezzel a módszerrel (egységes mintavételi terv felhasználásával) elegendően pontos adatokat kaphatunk és az összehasonlító vizsgálatok a növénytársulások széles körében elvégezhetők [4, 24, 29, 36].

Kérdés 2-3: Mi legyen a terepi adatrögzítés primer referenciája? (point-, grid-, figure-processes?) Hogyan függenek a detektált diverzitásmintázatok a terepen készült térképek kiterjedésétől és felbontásától?

Válasz 2-3: Eredményeink szerint a közösség szintű mintázatok becslésére vonatkozó mintavételi döntések megkönnyíti a komponens populációk egyedi hozzájárulásának explicit vizsgálata. A Juhász-Nagy féle modelles család erre számos lehetőséget ad az ún. autocönológiai modellek (lokális entrópia, komplett asszociáltság, és komplett disszociáltság) segítségével. Megállapítottuk, hogy a felbontást a leggyakoribb fajok karakterisztikus lépték maximumaihoz kell igazítani. A minta kiterjedését pedig a ritka fajok (dúrvább térléptékeknél megjelenő) karakterisztikus lépték maximumai érdemes igazítani. Ha a mintavétel elegendően finom felbontású (eredményeink szerint ez gyepek esetében 5 x 5 cm-es, erdei aljnövényzet esetében 10 x 10 cm-es mikrovadrátok esetén teljesül) a primer referenciák alaptípusai közti különbségek eltűnnek, azaz ha a fajok jelenlétét ilyen mikrovadrátokból álló gridekben vagy transzsektekben rögzítjük, akkor jól

közelíthetőek a pontmintázatok, ill. jól visszaadhatók az egyedek, klónok morfológiai sajátosságai is (alakzatok). A tesztelést a pályázat során gyűjtött adatok felhasználásával sokféle gyep típusban (nyílt és zárt homokpusztagyeppek, nyílt és zárt dolomite sziklagyeppek, lösz sztyepprétek, mocsárrétek, szikes gyepmozaik) elvégeztük. Hasonló vizsgálatokat meddőhányók, parlagok, valamint erdők esetében is végeztünk. Itt korábban gyűjtött adatsorokat használtunk fel [29].

Kérdés 4: Milyen torzítást okoz az “egydimenziós” (transzszekt menti) mintavétel a kétdimenziós mintázatrajzokhoz vagy a gridekben történő felvételekhez képest?

Válasz 4: A válaszhoz egy-egy gyepállományon belül készítettünk mintázatrajzokat, valamint rácsban és transzszekt mentén is készültek felvételek. A tesztelést többféle gyep típusban (nyílt és zárt homokpusztagyepben, parlagon, lösz sztyeppréten, valamint szikes gyepmozaikban) és szimulált mintázati adatokon végeztük el. Megállapítható, hogy a egydimenziós transzszekt menti mintavétel torzít, mivel a florális diverzitást alul-, az asszociáltságot pedig felül-becsüli. A transzszekt hosszának növelésével azonban a torzításból adódó hiba minimalizálható [4]. Megállapítottuk, hogy a torzítások ellenére az asszociáltsági szerkezetek (koalíciók) hibátlanul detektálhatók. Eredményeink szerint az 1000 mintavételi egységből álló transzszekt ehhez már megfelelő és kielégítően becsüli a finom térléptékű (5-25 cm közötti) fajkombinációk gyakoriságát (a szomszédsági diverzitást). A szomszédsági diverzitást eredetileg Podani módszere alapján [48] terveztük mérni. Eredményeink alapján azonban kiderült, hogy a gyakorlatban (az egyedek, klónok lehatárolásának nehézségei miatt) a távolságbecsléseken alapuló megközelítés nehezen alkalmazható. Ezért inkább a fajkombinációk lokális denzitásait becsültük, és a fajokra való “centrálást” a fajkombinációk leválogatásával végeztük. Ezt a módszert tovább finomítottuk mozgó ablakok és lokális randomizálás (“folt model”, [50]) segítségével [4, 11, 13, 17, 28, 29].

Kérdés 5: Alkalmas-e a florális diverzitás terídőmintázatainak detektálására a statikus mintázatok leírására kifejlesztett transzszekt módszer?

Válasz 5: Megállapítottuk, hogy csak korlátokkal alkalmas, mert az “egydimenziós” transzszekt a finom térléptékű szomszédságokat bizonyos irányokból nem detektálja. Ezért az onnan érkező hatások (amik ráadásul időben összeadódnak) nem érzékelhetőek pontosan. Kézenfekvő megoldás a kétdimenziós, nagy (pl. 50 x 50-es) rácsokban való mintavétel. Ez azonban a gyakorlatban (a sokszoros terepi mintavételi időigény és a felvétellel járó taposás, zavarás miatt) nehezen kivitelezhető. Ezért egy kombinált mintavételi tervet készítettünk, ahol a transzszekt körül, ill. annak egyes szakaszain kisebb (5 x 5-ös, 10 x 10-es, 5 x 10-es) rácsokban kiegészítő mintavétel történik [3, 21, 28, 29, 38, 42, 43]. Ezzel a módszerrel a lokális statisztikákkal kapcsolatos randomizációs tesztek (pl. a foltmodel) érzékenysége is növelhető. A potenciális fajforrások további részletes becsülésére egymásba ágyazott kvadrátok növekvő sorozatát alkalmazzuk [21]. Ezt az új (a korábbinál részletesebb és hatékonyabb) mintavételi elrendezést eddig három vegetációtípusban (nyílt homokpusztagyepben Fülöpházán, lösz sztyeppréten Battonyán, és fiatal parlagon Battonyán, Tiszaal páron) kezdtük el alkalmazni ([3, 21, 32, 33, 38, 42]). A pályázati forrásokat felhasználva, az új mintavételi tervekhez kapcsolódóan, speciális mintavételi eszközöket (kvadrátokat, mérőszinórokat, zászlótípusokat) fejlesztettünk és készítettünk. A korábban ellipszis alakú állandó transzszekt helyett, a pontosabb térbeli rögzíthetőség, ill. megismételhetőség érdekében, téglalap alakú vagy kör alakú elrendezésre tértünk át [13, 17, 23, 25, 29].

További ide kapcsolódó eredmények:

- 1, Egy Forum cikkben [2] érveltünk a mikroökológiai megközelítés és a florális diverzitásmintázatok explicit vizsgálatának a fontossága mellett. Érveink alátámasztására szimulációs kísérleteken és terepi adatokon alapuló példákat mutattunk be. A cikk legfontosabb konklúziója, hogy a jelenleg széleskörűen használt leíró statisztikai módszerek (pl. GLM) és az egyszerűbb diverzitás mértékek használatakor gyakran rejtve maradnak azok az aspektusok, amelyekből a diverzitást generáló, ill. szabályozó tényezőkre következtetni lehetne.
- 2, Javaslatot tettünk olyan egyszerű mikroökológiai mintavételekre (rövid, 4-5 m-es, 80-100 db. 5x5 cm-es mintavételi egységből álló transzszekt), amelyek extenzív, gyakorlati célú, táji léptékű felmérésekben, nagy ismétlésszámmal is alkalmazhatók [4, 19, 34, 36, 41].
- 3, Egy korábbi állapotteret reprezentációt felhasználva (Bartha et al. 1998) megmutattuk, hogy a mikroökológiai sokféleség (PnD mintázatok) és térbeli függőségi relációk (térbeli asszociáltságok, társulási szabályok) együttes figyelembevételével és dinamikus null modellek használatával nagyon különböző élőhelyekről származó terepi adatok együtt kezelhetők és egységes elméleti keretben a korábbinál hatékonyabban minősíthetők és értelmezhetők [2, 16, 17, 18, 22, 24, 29, 30].

- 4, Új szempontból közelítettünk a cönológiai dominancia kérdéséhez. PnD téridőmintázatok (lokális kihálási és lokális perzisztencia mintázatok) segítségével megmutattuk, hogy sztyeppréti állományokban a *Brachypodium pinnatum* effektív dominanciája csak egy bizonyos küszöbérték (kb. 60%) felett jelentkezik [20].
- 5, A florális diverzitásmintázatok, ezen belül a fajkombinációk számát, mint a béta diverzitás egy új mérőszámát értelmeztük. Más beta diverzitás indexekkel összehasonlítva egy esettanulmány keretében bizonyítottuk, hogy ezzel a módszerrel egyszerre több skálán vizsgálható, ill. kvantifikálható a vegetáció differenciációja (pl. a tájhasználat változással vagy a klímaváltozással összefüggésben [7, 12, 38]).
- 6, Megmutattuk, hogy a nagy felbontású PnD vizsgálat, mozgó ablakos lokális statisztikai elemzéssel összekapcsolva, nagy érzékenységgű, és ezért jól alkalmazható az agrárkörnyezetvédelmi kezelések monitorozására [11, 40].
- 7, Egy összefoglaló tanulmányban [3] kifejtettük, hogy vegetáció szerkezetváltozásainak időbeli követése (monitorozása) többféle módszer párhuzamos használatát kívánja (pl. megismételt térképezést, állandó kvadrátos felvételezést, megismételt mintázati felvételezést állandósított lineákkal). Ha az állapotváltozásokat jelsorozatokként értelmezzük, a vegetáció viselkedését (adaptív válaszait) a szerkezeti változások ismeretében tudjuk megfelelően értékelni, ill. erre alapozottan tervezhetők a természetvédelmi vagy restaurációs célú kezelések. A javasolt viselkedésokológiai szemlélet előnye, hogy a mintázatokról a folyamatokra tevődik át a hangsúly, ezáltal lehetővé válik a környezet - tolerancia viszony dinamikusabb (a vezérlési és szabályozási relációkra is kiterjedő) vizsgálata és értelmezése.

Az eredmények újdonsága, jelentősége és felhasználása: Az itt kidolgozott és sorozatvizsgálatokra is alkalmas mintavételi és adatfeldolgozási módszerek lehetővé teszik, hogy a korábban nagyon munkaigényes mikrocönológiát a jövőben általános makroökológiai összefüggések keresésére táji léptékben is felhasználjuk.

Feladat: Cél #2 Florális diverzitásmintázatok vizsgálata egyensúlyhoz közeli növénytársulásokban

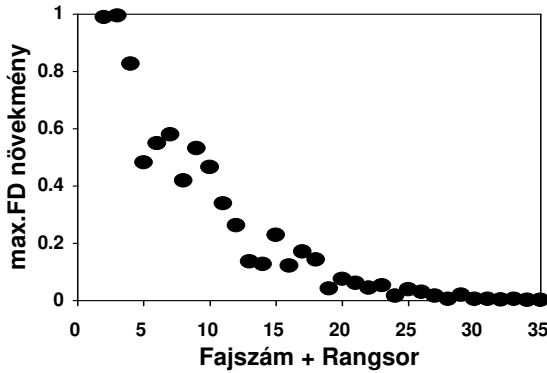
Grime elmélete [45] szerint az egyes fajoknak a társulásokban betöltött szerepe mennyiségük (abundanciájuk) függvényében jellegzetesen különbözik. A társulásokban zajló anyag-energia cserét döntően a domináns fajok végzik. A szubordinált fajok csak bizonyos időszakokban, a társulást érő zavarásokat követően válnak fontossá a működésben, és a zavarásokban elpusztult dominánsok helyére lépve átmenetileg azok funkcióját helyettesítik. A ritka fajok Grime szerint egyfajta evolúciós biztonsági készletként szolgálnak, és csak hosszabb időtávon (pl. egy klímaváltozás során felszaporodva) válhatnak (esetenként) funkcionálisan meghatározó szerepűvé. Ehhez az elmélethez kapcsolódva vizsgáltuk (a komparatív mikrocönológia eszközeivel) a domináns és szubordinált fajok viszonyát és szerepüket az állományok funkcionális termintázati szerveződésében. A pályázat 4 éve alatt igen jelentős előrelépések történtek a növényi tulajdonságok (trait-ek) alkalmazásában a vegetációtanon belül, azaz a szakma túllépett az egyszerűbb, funkció csoportokra alapozott megközelítésen. Emiatt az ide vonatkozó eredeti (a funkció csoportokra alapozott) kutatási terveinken változtatnunk kellett és (külföldi együttműködők segítségével) mi is megkezdtük a növényi tulajdonságok terepi mérését és a trait alapú elemzéseket.

Kérdés 1: Milyen módon járulnak hozzá a domináns ill. a szubordinált fajok a florális diverzitás mintázatokhoz?

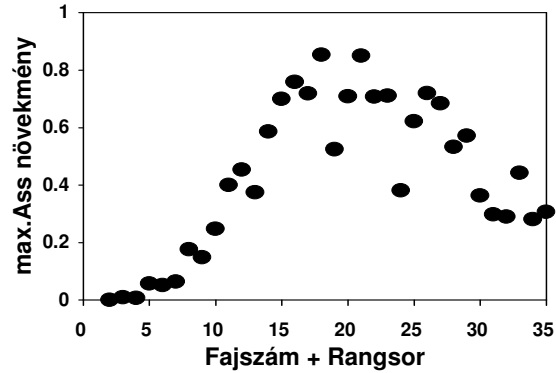
Kérdés 2: Amennyiben különbség van a domináns és az alárendelt fajok között, ez a különbség változik-e a dominancia-, ill. alárendeltségi rang szerint?

Válasz 1-2: A két kérdés együtt válaszolható meg. Mivel Juhász-Nagy Pálnak a társulás szerkezeti állapotát leíró modelljei egyszerű módon komponensekre bonthatók [47], ezért az egyes fajok egyedi hozzájárulásai kiszámolhatóak, azaz megvizsgálható, hogy mi lehet az egyes fajok szerepe a társulás összes szerkezeti gazdagságának (maximális florális diverzitás, max. FD) és összes rendezettségének (maximális asszociátum, max. Ass) a kialakításában (1. ábra). Ezt a módszert követve, megállapítottuk, hogy a gyakori (domináns) fajok elsősorban a szerkezeti modulok (mikro-élőhelyek, max. FD) kialakításában játszanak szerepet, ugyanakkor ezek a fajok a társulás teljes térbeli rendezettségéhez (max. Ass) alig járulnak hozzá. A közepesen gyakori fajok (szubordináltak) a szerkezeti elemek gazdagságát nem vagy csak kevéssé növelik, ellenben meghatározó szerepűek a térbeli rendezettség kialakításában, térbeli függésük erős. Az egészen ritka fajok szerepe mindkét állapotot meghatározó (max. FD és max. Ass) kialakításában elhanyagolható [6].

a,

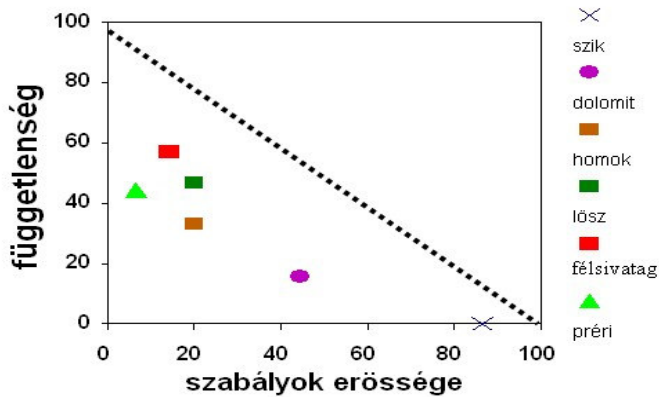


b,

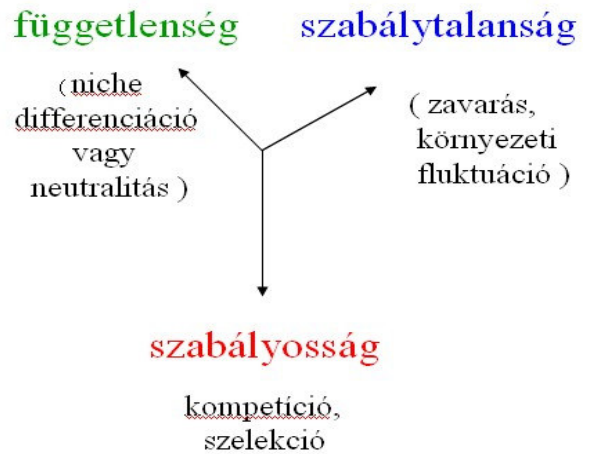


1. ábra

Az abundancia hierarchiában betöltött hely és a társulás szerkezetének kialakításában játszott szerep összefüggése egy nyílt évelő homokpusztagyep példáján (Csévharaszt). A fajokat csökkenő gyakoriságuk szerint rangsoroltuk. a, Az egyes fajok additív hozzájárulása a szerkezeti elemek (fajkombinációk) sokféleségéhez (a max. FD-hez, bit). b, Az egyes fajok additív hozzájárulása a társulás összes térbeli rendezettségéhez (a max. Ass-hoz, bit) [6].



társulásszerveződési irányok:



2. ábra Az interspecifikus asszociáltságok ismétlődésének mintázata jellemző gyeptípusokban (szikes gyeptípusokban, dolomit sziklagyepben, évelő nyílt homokpusztagyepben, lősz sztyepprében, félsivatagban és hosszűfűvű préri állományokban). A szabályok erősségével azt mértük, hogy az állományok hány %-ában volt azonos reláció, a függetlenség az asszociáltság hiányát jelzi. A szabálytalan esetben volt detektálható térbeli függőség a fajok között, de ez állományonként egyedi módon változott [17].

Kérdés 3: Az abundancia ill. dominancia mellett milyen más jellemzők (növényi tulajdonságok, ill. adott funkciók csoportba tartozás) lehetnek fontosak egy faj társuláson belüli helyének a kialakításában? Eltérő-e, esetleg jellegzetes-e a különböző funkciók csoportba tartozó fajok biotikus szomszédsága (szomszédsági diverzitása)?

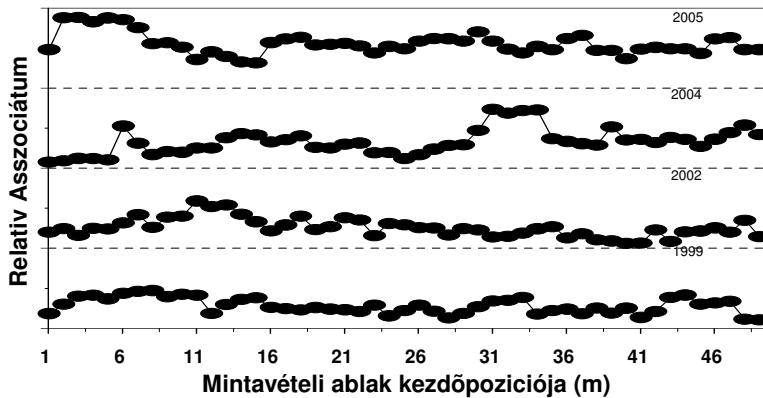
Kérdés 4: Hogyan változnak ezek az összefüggések az időben?

Válasz 3-4: Nagy számú állomány megvizsgálásával megállapítottuk, hogy az egyes fajok, ill. fajcsoportok (koalíciók, funkciók csoportok) finom térléptékű térbeli asszociáltságai térben és időben meglehetősen jól ismétlődő invariáns sajátosságok [17]. Az invariancia mértékét jellegzetesen különbözőnek találtuk az általunk korábban szimulációs módszerekkel beazonosított társulásszerveződési típusokban [2, 16] (2. ábra). Az invariáns asszociáltsági szerkezetek jól interpretálhatók a szerkezetképző mechanizmusokkal. Ugyanakkor hosszú távú adatsoraink vizsgálata alapján kijelenthető, hogy az asszociáltsági szerkezetek önmagukban nem képesek

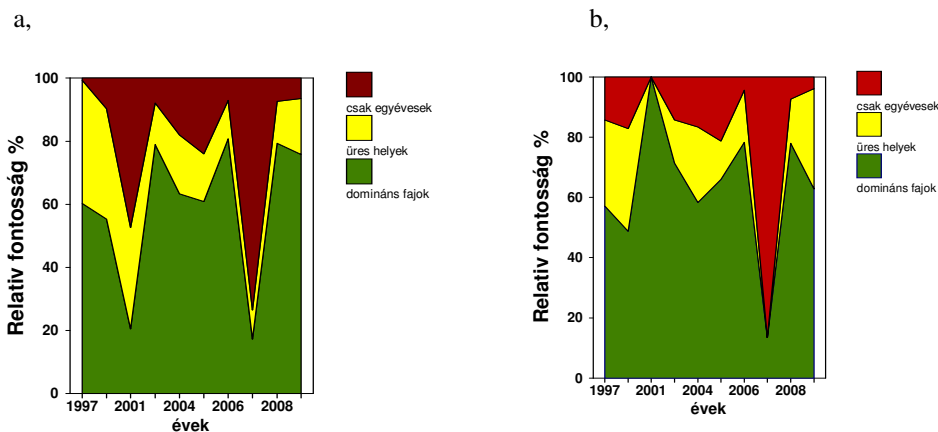
leírni a cönológiai szerkezeteket, mert a szomszédsági diverzitási relációk (és ezzel a fajok egyedeinek konkrét találkozási valószínűségei) jelentősen variálnak (az asszociációs szerkezet viszonylagos invarianciája mellett is) [19] (4. ábra). Hasonló összefüggések a társulásállományok térbeli ismétléseinek elemzésével is felismerhetők (koordinációs vizsgálatok) [5, 7].

A fontosabb kutatási eredmények részletesebben:

- 1, Egy hosszú távú adatsor vizsgálatával bizonyítottuk, hogy a nyílt évelő homokpusztagyep egyensúlyhoz közeli állapotban van: a 16 éves vizsgálati periódusban nem találtunk trendet csak fluktuációt [5, 12]. A fluktuáció mértéke azonban függött az állomány mikroléptékű kompozíciós-, ill. szomszédsági diverzitásától [3, 5, 12]. Az egyes populációk abundanciájának időbeli fluktuációja átlagos abundanciájuk negatív logaritmusával arányos [1].
- 2, Miközben az állomány egészének léptékében viszonylagos állandóságot tapasztalunk, mikroléptékben igen erőteljes a dinamika: folyamatos a bomlás, az újjászerveződés, átrendeződés (3. ábra) [30]. Ezen belül a fajok, fajcsoportok által érzékelhető szomszédságok összetétele (és ezzel az egyes fajok találkozási valószínűsége) is erősen változik (4. ábra) [19]. Megmutattuk, hogy a florális diverzitásmintázat és a térbeli szerveződés igen dinamikusan változik mocsárrétek esetében is [34].

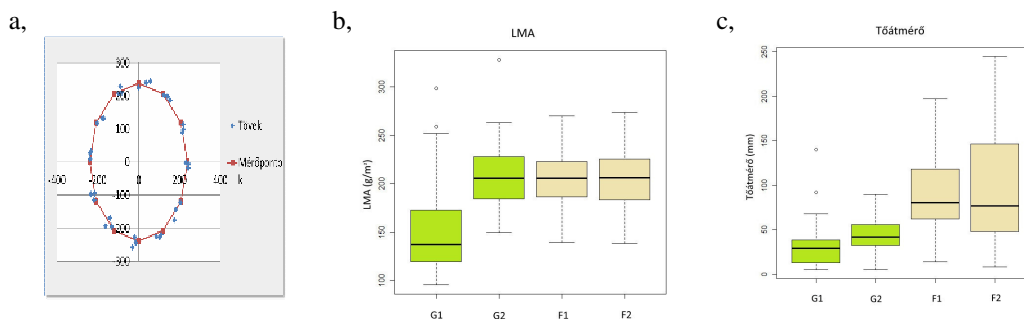


3. ábra Az állományon belüli mikroléptékű rendezettség térbeli és időbeli változatossága egy évelő homokpusztagyepben. A térbeli változatosságot egy 5 m-es mintavételi ablak 20 cm-enkénti továbbcsúsztatásával számoltuk. A térbeli rendezettség standardizált skálán van ábrázolva (relatív Asszociátum, minimum=0, maximum=1).



4. ábra A szomszédsági diverzitás (a másokkal való találkozási valószínűség) időbeli változatossága egy nyílt évelő homokpusztagyepben [19].
a, Az egész társulásban átlagosan. b, Egy kiszemelt faj (*Arenaria serpyllifolia*) esetén (5x5 cm-es felbontásnál).

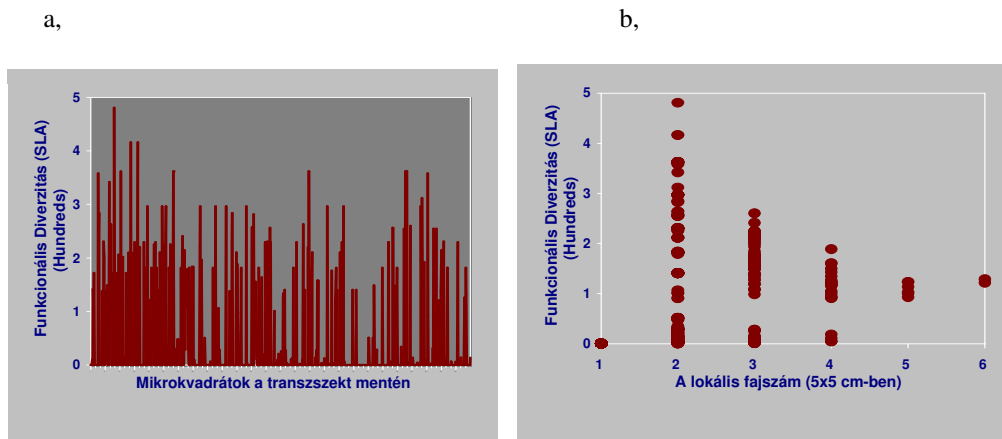
- 3, Megmutattuk, hogy a florális diverzitásmintázatok igen jelentősen változnak (mintegy 50%-kal csökkennek) a gyepek degradációjának korai (szabad szemmel még nem felismerhető) szakaszában. A PnD mintázatok segítségével a degradáció a legkorábbi stádiumaiban is felismerhető, és idejekorán “orvosolható” [22, 29, 30].
- 4, Löszgyepek és homoki gyepek összehasonlító elemzésével kimutattuk, hogy az gypállományok florális diverzitásának időbeli fluktuációja fordítottan arányos az átlagos florális diverzitással [35]. Feltételezzük, hogy a szerkezeti elemekben gazdagabb állományokban nagyobb a szomszédsági diverzitás, az ilyen állományok a külső környezeti hatásokra többféle állapotátmenettel képesek válaszolni, ezért reziliensebbek. Hosszú távú (14 éve tartó) ismételt térképezésünkkel megmutattuk, hogy a viszonylag egyszerű szerkezetű homokpusztagyepekben is sokkal többféle állapotátmenet valósul meg, mint azt a korábban gondoltuk. [3, 37, 38].
- 5, A korlátozott hasonlóság (limiting similarity) társulás-szerkezeti következményeinek a tesztelése a jelenleg folyó társulástani kutatások egyik központi témája. Terepi és szimulációs vizsgálatok összekapcsolásával megmutattuk, hogy egy harmadik faj jelenléte meghatározó lehet két vagy több hasonló faj együttélése tekintetében. Egy sokfajú perkolációs rendszert szimuláltunk, ahol a faj alkotta mátrixban éltek, mozogtak, “perkoláltak” az alárendelt fajok (jelen esetben minden tulajdonságukban azonos egyévesek). Kimutattuk, hogy a legnagyobb diverzitású egyéves közösség a domináns faj közepes mennyisége esetén alakul ki. A domináns faj nem csak “elnyomja” az alárendelt fajokat, hanem a hasonló fajok térbeli izolálása révén a fennmaradásukat is segíti, ezzel “szabályozza” az egyéves közösség diverzitását. Bizonyítottuk, hogy a szimulációs rendszer részletes leírásához, interpretálásához, valamint a terepi adatokkal való megfeleltetéshez elengedhetetlen volt a PnD explicit vizsgálata, azaz a finom térléptékű szomszédsági diverzitás és a térbeli függőség mérése [2].
- 6, Egy jelenleg domináns faj (*Festuca vaginata*) és egy terjedő (a közeljövőben potenciálisan uralkodóvá váló) másik faj (*Bothriochloa ischaemum*) néhány kulcs-fontosságú tulajdonságát mértük terepen, nagy ismétlésszámmal, több hazai homokpusztagyep állományban. A méréshez egy új mintavételi tervet alakítottunk ki, ahol az általunk korábban is használt mikroökológiai mintavételt összekapcsoltuk a növényi tulajdonságok terepi mérésével. Szemben a jelenleg használatos protokollal [44], mi nem csak az optimális állapotú egyedeket mértünk, hanem változatos szomszédságú és változatos cönológiai kontextusú egyedeket (ehhez a szakirodalomban elfogadottnál egy nagyságrenddel nagyobb ismétlésszámra volt szükségünk, esetünkben N=36) (5. ábra) [25].



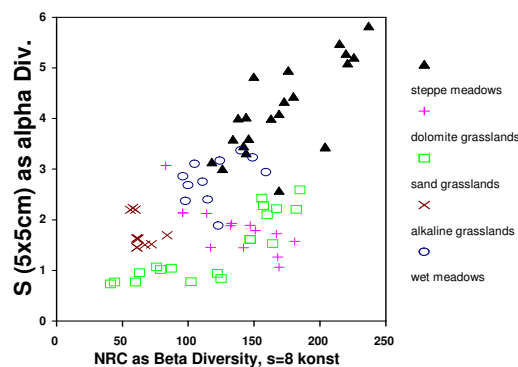
5. ábra PnD-függő növényi tulajdonságok ‘in situ’ mérése terepen, a *Festuca vaginata* tulajdonságai két helyszínen (G=Gönyű, F=Fülökháza), helyszínenként 2-2 állományban, állományonként 36-36 ismétlésben egy nyílt évelő homokpusztagyepben [25]. a, mintavételi elrendezés; b, levél szárazanyag tartalom; c, tőátmérő.

- 7, Egy magashegyi sziklagyepben a domináns faj (*Sesleria nitida*) mellett három tipikus (és stratégiájában jellemzően különböző) alárendelt faj (*Thymus longicaulis*, *Lotus corniculatus*, *Astragalus sempervirens*) kulcs-fontosságú növényi tulajdonságait (specifikus levélfelület, SLA; levél szárazanyag tartalom, LDMC; az egyedek magassága; horizontális kiterjedése; a klonális architektúra bizonyos jellemzői (noduszonkénti elágazások száma, ill. távolsága); valamint a magok súlya és csírázó képessége) mértük terepen kétféle kiterjedésben (északi és déli) nagy ismétlésszámmal (N=60). Minden a terepen megmért egyed alól talajmintát is vettünk, mértük a talajhőmérsékletet, talajnedvességet, a fényviszonyokat, és az egyedek körül növekvő sugarú körökben cönológiai felvételeket is készítettünk (PnD mérés). Igen jelentős intraspecifikus változatosságot találtunk, amelynek mértéke tulajdonságonként különbözött (legnagyobb variáció a klonális tulajdonságok esetén volt, legkisebb a levél tulajdonságok esetén). A környezeti tényezők közül a fény, a talaj nitrát tartalma, hőmérséklete és nedvessége korrelált legjobban a mért növényi tulajdonságokkal. A méréseket olasz és német kutatókkal kollaborációban egy olaszországi sziklagyepben végeztük 2010-ben. A jelen pályázat a terepi mintavétel költségeihez és az adatfeldolgozáshoz járult hozzá [26].

8, Ugyanebben a vizsgálatban mikroökológiai felvételeket is készítettünk, így lehetőség nyílt a funkcionális diverzitás términtázatának finom felbontású vizsgálatára és a florális diverzitásmintázatokkal való összevetésre. 23 fajjal és 17 növényi tulajdonsággal dolgoztunk. Eredményeink (egy most készülő a kézirat [28]) a funkcionális növényi tulajdonságok divergenciájának a korlátozott hasonlóságon, ill. konvergenciájának az közös abiotikus szűrők feltételezésén alapuló elmélete helyett inkább Grime [46] hipotézisét támasztják alá, aki a konvergencia esetét a domináns faj hatásával (biotikus szűrő) magyarázta. Esetünkben a domináns fűfaj (a *Sesleria nitida*) términtázata és a mikro-zavarások, mikro-szukcessziók términtázata határozza meg a gyepek funkcionális szerveződését. További érdekes, a pályázat szempontjából releváns eredményünk, hogy a finom térléptékű lokális funkcionális diverzitás nem függ a jelenlévő fajok számától (azaz úgy tűnik, hogy a lokális mintázatszelekciós nyomás nem nő a kölcsönható fajok számával) (6. ábra) [28].



6. ábra Az együtt élő fajok funkcionális sokfélesége (a specifikus levélfelület példáján). a, Nagy felbontású (5x5 cm-es) funkcionális términtázat egy sziklagyepben [28]. b, Annak demonstrálása, hogy a lokális funkcionális diverzitás nem függ közvetlenül a lokális fajszámától (független a PnD-től).



7. ábra Az alfa- és béta diverzitás összefüggése finom térléptékben egyensúlyhoz közeli növénytársulásokban [27].

9, A pályázatban gyűjtött adatok, valamint korábbi kollaborációk során gyűjtött adatok segítségével vizsgáltuk az alfa- és béta diverzitás összefüggését finom térléptékben egyensúlyhoz közeli növénytársulásokban. Az általánosíthatóság érdekében sokféle gyeptípust (nyílt és zárt homokpusztagyepet, nyílt és zárt dolomite sziklagyepet, sztyeppréteket, mocsárréteket, és szikes gyeptársulásokat) vizsgáltunk. Összesen 73 db. azonos módon mintavételezett mikroökológiai transzsekt felvételt vontunk be az analízisbe. A diverzitás komponensek állományon belüli nem-triviális összefüggését kerestük. Arra voltunk kíváncsiak, hogy a gyakori/domináns fajok alkotta növényzeti mátrix szerkezeti komplexitása (mint a béta diverzitás egy speciális esete) hozzájárul-e az állományban előforduló fajok finom térléptékű együttéléséhez, azaz növeli-e a fajdenzitást (az alfa diverzitást). A jobb értelmezhetőség kedvéért minden állományból azonos számú gyakori fajt választottunk ki (s=8 volt). Az eredmények összességükben pozitív összefüggést mutatnak, társulástípusonként azonban jelentősek az eltérések (a homokpusztagyepetek és a sztyepprétekek esetében pozitív, a

sziklagyeppek esetében negatív az összefüggés, míg az alfa- és béta diverzitás számos gyep típusban nem mutat összefüggést) (7. ábra) [27].

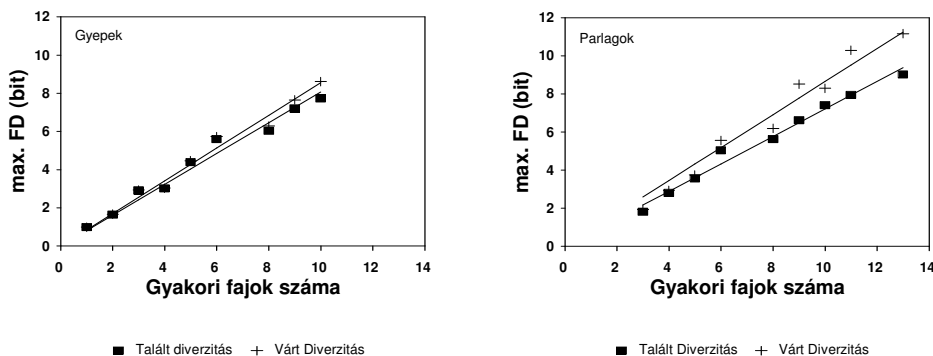
Az eredmények újdonsága és jelentősége: Számos esettanulmánnyal bizonyítottuk, hogy a térbeli függőségen (intra- és interspecifikus aggregáción és szegregáción) alapuló társulási szabályok hatékonyabban vizsgálhatók a finom térleptékű (szomszédsági) diverzitás explicit figyelembe vételével. Demonstráltuk, hogy a finom felbontású térbeli szerkezetvizsgálatoknak a térben explicit szimulációs módszerekkel való összekapcsolása hatékonyabbá teszi a növényi tulajdonságokon alapuló új értelmezéseket is. Az általunk talált összefüggés a fajok dominancia rangja és a társulásszerkezetben betöltött szerepe között teljesen új, és véleményünk szerint alapvető eredmény. A térben explicit egyedalapú modellekkel dolgozó szemléletmódunk megkívánta a növényi tulajdonságok populáción belüli változatosságának a terepi becslését. Ehhez úttörő módon igen nagy mintákat (a jelenleg elfogadottnál egy nagyságrenddel nagyobb ismétlésszámokat) használtunk.

Feladat: Cél #3 Florális diverzitásmintázatok vizsgálata egyensúlytól távoli (átmeneti, szukcessziós) esetekben

A szubordinált fajok egy része időlegesen dominánssá válhat a degradáció vagy a szukcesszió bizonyos szakaszaiban. Feltételezhető, hogy a zavart, sérült, ill. regenerálódó állományok szervezettsége és szabályozottsága a beállt állományokénál gyöngébb. Ennek következtében a degradált, ill. a regenerálódó növényzeti állományok domináns fajai alkotta matrix (és az ezzel kapcsolatos mikroélethelyek sokfélesége) jelentősen eltérhet a már beállt (stabilabb) társulások vázfajainak mátrixától. Mivel az ember átalakította tájban felszaporodnak az egyensúlytól távoli (zavart, átmeneti, vagy szukcessziós) állományok, ezért ezek összehasonlító mikroökológiai vizsgálata különösen fontos. A pályázatnak ebben a részében degradált állományokat, parlagokat, és regenerálódó erdőállományokat vizsgáltunk.

Kérdés 1: Vannak-e tipikus különbségek az egyensúlyi és nem-egyensúlyi növénytársulások florális diverzitásmintázatai között?

Válasz 1: Az általánosíthatóság érdekében különböző alapkőzeten és klímában (homok-, dolomit-, mészkő-, lösz-, agyag alapkőzet, nedves és száraz klíma) kialakult természetközeli gyeppályák és regenerálódó középvidős parlagok mintázatait hasonlítottuk össze. Megállapítottuk, hogy a florális diverzitásmintázatok szórásának tartományai jelentősen átfednek, de a parlagok esetében szélesebb ez a tartomány. Null-modellekkel kimutattuk, hogy az átlagtér közelítéssel becsült értéktől a parlagok esetében (tehát a nem-egyensúlyi esetben) nagyobb az eltérés (8. ábra) [4]).



8. ábra A egyensúlyhoz közeli (gyep) és egyensúlytól távoli (parlag) növénytársulások florális diverzitásmintázatai közti különbség [4]. A talált diverzitás: a fajkombinációk diverzitásának részletes vizsgálatokkal a terepen becsült értéke (max. Florális diverzitás, itt max. FD-nek jelölve). A várt diverzitás: (max. Lokális disztingváltság) a fajkombinációk diverzitása a fajok egyéni mintázataiból számolva, azzal a feltétellel, hogy a fajok térben függetlenek (Asszociátum=0).

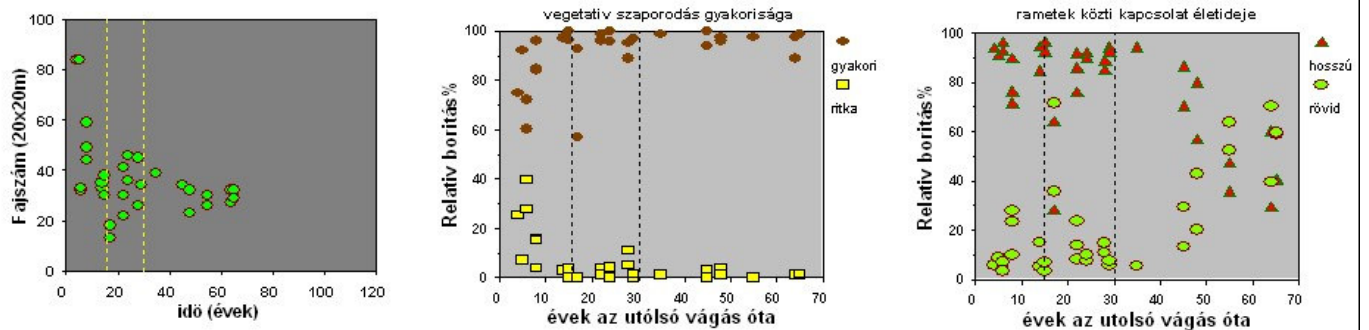
Kérdés 2: Különböznek-e a domináns és a szubordinált fajok szomszédsági relációi egyensúlytól távoli társulásokban?

Válasz 2: A fenti (az első kérdésre kapott) eredmény (8. ábra) azzal is magyarázható, hogy nem-egyensúlyi esetben gyakori a domináns faj lokális "túlszaporodása", aminek következtében az állomány egyes foltjai csaknem monodominánssá válnak, a domináns faj erősen elkülönül a többi fajtól, akik a domináns faj által üresen hagyott térrészbe zsúfolódnak [10, 13, 14, 15]). Előfordulhat, hogy egyszerre több faj képez hasonló, lokálisan monodomináns foltokat. Ennek a rendszernek a tulajdonságai és dinamikája jelentősen eltér az egyensúly közeli rendszerektől. Tipikus probléma, hogy a regenerációs folyamat a domináns faj túlszaporodása miatt

lelassul, akár blokkolódhat [10]). Eredményeink azt jelzik, hogy ez a jelenség a tájhasználat és a klíma megváltozásával egyre gyakoribbá válhat és a táji léptékű diverzitás csökkenését is okozhatja [13]).

Kérdés 3: Hogyan változik egyes növényi tulajdonságok relatív fontossága a szukcesszióban? Mi magyarázza a változásokat?

Válasz 3: Modellrendszerként bükkös erdők aljnövényzetének vágás utáni regenerációját választottuk. Különböző korú (a legfiatalabb 4 éves, a legidősebb 65 éves) állományok aljnövényzetének a diverzitását hasonlítottuk össze és a változásokat, környezeti változókkal és a fajok tulajdonságaival hoztuk összefüggésbe. A vágás után a felnövekvő erdő záródásával a fajszám és a florális diverzitás jelentősen (kb. a felére) csökken. A fajok kiválogatódása során eltűnnek a nyílt területek és erdőszegélyek fajai, a bükkös specialista fajok száma nő, míg a generalista erdei fajok részesezése nagyjából változatlan marad. A különböző szukcessziós stádiumok jellemző növényi tulajdonságai szignifikánsan eltértek (a záródással az árnyék adaptált nagy specifikus levélfelületű, vegetatív szaporodással terjedő mobilis fajok kerültek előtérbe) ugyanakkor számos a regenerációval kapcsolatos tulajdonság nem változott (9. ábra) [9, 39]). A vizsgálat kollaborációban történt. A terepi mintavételt közösen végeztük, az erdei fajok növényi tulajdonságaira vonatkozó laborméréseket olasz kutatók végezték. A cönológiai adatok (hagyományos kvadrát adatok valamint mikrocönológiai transzszektek) feldolgozását, valamint a cönológiai és a növényi tulajdonság adatok együttes sokváltozós elemzését (a jelen OTKA pályázat támogatását ebben a fázisban vettük igénybe) magyar kutatók végezték.



9. ábra Regenerálódó bükkös erdőállományok aljnövényzetének fajgazdagsága a szukcesszióban (a regenerálódó állományok korának a függvényében) és egyes, a fajok túlélésének és regenerálódásának a szempontjából kulcsfontosságú klonális növényi tulajdonság relatív fontossága a társulásban (az azt hordozó fajok pillanatnyi abundanciájával súlyozva) [9].

Kérdés 4: Erősebbek-e a korrelációk a növényi tulajdonságok és a florális diverzitásmintázatok között nem-egyensúlyi növénytársulásokban?

Válasz 4: Kutatási eredményeink alapján nem adható általános érvényű válasz erre a kérdésre. Az általunk vizsgált (és csak korlátozott időtartamú, kb. 70 éves korig terjedő) erdei szukcessziós folyamatban a legfontosabb magyarázó tulajdonság a specifikus levélfelület volt, ezután a terjedési sajátságok (ezen belül a rövid távú terjedéssel kapcsolatos tulajdonságok) következtek. Általánosságban elmondható, hogy a fiatal vágásterülethez képest az erdő záródásakor az állomány belső heterogenitása eleinte csökken. Ez történt az általunk vizsgált közel 70 éves időszakban. Ennek során a nyílt területekhez, erdőszélekhez adaptálódott, extrém környezeti ingadozást is tűrő növények eltűnnek (ezáltal a magyarázó növényi tulajdonságok diverzitása is csökkent). Ez a látszólag egyszerű folyamat sem egységes azonban, hanem jelentősen változhat a kitétséggel, a tengerszint feletti magassággal és az alapkőzet függvényében (a szukcesszió sokféle nyomvonalon, változó sebességekkel halad) [8].

Az eredmények újdonsága és jelentősége: A tankönyvekben szereplő és valamennyiünk szemléletét kialakító társulásdinamikai modellek és elméletek jórészt az átlagtér közelítésen alapulnak. A pályázat megvalósítása során az elsők között szolgáltatunk széleskörű terepi evidencia anyagot a realizált együttélési módoknak (a fajkombinációs diverzitásnak) az átlagtér becsléstől való konkrét eltéréseiről. Lényeges új eredmény annak kimutatása, hogy ez az eltérés az egyensúlytól távoli (pl. szukcessziós állapotú) társulások esetében nagyobb, mint a beállt társulásokban. Az elsők között mutattuk ki a társulásdinamikát értelmező növényi tulajdonságok relatív fontosságának szukcessziós eltolódásait, ill. módosulásait más környezeti tényezők (pl. a kitétséggel) függvényében.

III. A kutatási eredmények további perspektívái

III.1. További összehasonlító funkcionális mikrocönológiai vizsgálatokra alkalmas mintaterület hálózat

A pályázat célkitűzései közé tartozott MSc és PhD hallgatók bekapcsolása a vizsgálatokba. Ennek érdekében elméleti kurzusokat és terepgyakorlatokat is tartottunk. A munka során jelentős előrelépést tettünk egy összehasonlító mikrocönológiai vizsgálatokra alkalmas (azonos módon mintavételezett) mintaterület hálózat kiépítésének irányába. Meglévő mintaterületeink és együttműködéseink (szikes gyeptözegek a Hortobágyon, élő nyílt homokpusztagyeppek Fülöpházán, Csévharaszton és Gönyűn, lösz sztyepprétek Isaszegen és Belsőbárándon) új mintaterületekkel (és új együttműködő partnerekkel) bővültek (egy különleges lösz sztyeppréttel és fiatal parlagokkal Battonya határában (Csathó András István), száraz másodlagos gyepekkel és fiatal parlagokkal Tiszaalápáron (Komoly Cecília), élő nyílt homokpusztagyeppekkel a Tecén (Szabó Gábor és Zimmermann Zita), zárt homokpusztagyeppekkel Bugacon (Nagy Zoltán és munkatársai), középidős parlagokkal Kisfüzesen (Szentés Szilárd), parlagokkal és nedves rétekkel Köveskál, Balatoncsicsó és Badacsonytördemic határában (Penksza Károly és tanítványai), dolomit sziklagyeppekkel Budaörs határában (Kun András)). Ehhez további kollaborációk révén szlovéniai, Szeged környéki, őrségbeli és zalai mintaterületek is kapcsolódnak. Az új mintaterületeken gyűjtött adatok beépültek a pályázati eredményekbe, ill. publikációkba. Módszereink és a mikro-élőhelyek vizsgálata során nyert tapasztalataink a természetvédelemben és a restaurációs ökológiában alkalmazhatók majd.

III.2. Emergens közösségi szintű (állományszintű) funkciók összehasonlító vizsgálata

Egy kritikai szemle formájában értékeltük a florális diverzitás mintázatok és az állományszerkezet funkcionális sajátosságainak összefüggéseit. Tuba Zoltán korábbi kutatásaiból kiindulva egy a mikrocönológia és a szünfiziológia összekapcsolásán alapuló methodológiai programot fogalmaztunk meg [6]. Kísérletet tettünk arra, hogy a talajlégzés térbeli variabilitásának finom térleptékű mérését összekapcsoljuk a mikrocönológiai szerkezetvizsgálatokkal [23]. Munkánk során a szerkezet és a működés finom térleptékű mintázatainak karakterisztikus léptékeit vetettük össze nyílt és zárt, természetes állapotú és enyhén degradált homokpusztagyeppekben. Mivel a funkcionális jellemző feltételek és a mikrocönológiai maximum léptékek között nem találtunk összefüggést, ezért a társulások minimum léptékeivel megismételtük a vizsgálatot. Mivel feltételezhető, hogy a működéshez döntően a domináns fajok járulnak hozzá, azt vizsgáltuk, hány domináns faj fordul elő a működés jellemző feltételeinek a léptékben. Zárt gyepekben ez az érték 3-4 domináns faj volt, míg a nyílt gyepek esetében nem találtunk értékelhető összefüggést. Eredményeink szerint gyanítható, hogy zárt sztyepprétekben a domináns fajok emergens szerkezeteket alakítva, emergens funkciókat mutatnak, tehát a működés szempontjából is közösségként viselkednek. A nyílt homokpusztagyeppek esetében emergens funkciókat nem tapasztaltunk, ott a működés inkább egyedekhez volt rendelhető, kevésbé volt szervezett [23].

A K 72561 OTKA pályázatban vizsgált egyszerűbb (főként morfológiai, ún. "soft") trait-ek összekapcsolása különböző ökofiziológiai jellemzőkkel (levél-, egyed-, ill. állomány szintű "hard" trait-ekkel) már egy következő pályázat feladata lesz.

IV. Munkánk publikálása, visszhangja és oktatási hasznosulása

A projekt során (az OTKA nyilvántartási szám feltüntetésével) **10 folyóiratcikk (ebből 9 peer reviewed; összesített impakt faktoruk: 8.784), két könyvfejezet, két konferencia kiadvány és 18 előadás** vagy poszterbemutató készült. A témavezető **2 hazai plenáris** előadásra kapott felkérést és elnyerte a **Juhász Nagy Díjat**. Jelenleg egy további cikk van elbírálás alatt [26] és két cikk előkészületben, beadás előtti állapotban [27, 28].

Négy MSc (Cieleszky Nóra, Komoly Cecília, Sutyinszky Zsuzsanna, Zimmermann Zita) és 3 PhD hallgató (Csathó András, Házi Judit (2012-ben sikeresen védett), Szentés Szilárd) szerzett gyakorlatot a projektben. A témában 3 elméleti kurzust tartottunk: 2010 januárjában olasz PhD hallgatóknak (Sabrina Cesaretti, Gianluigi Ottaviani, Alessandra Vitanzi, Camerino University), 2011 őszén hazai résztvevőknek (Csathó András István, Cserhalmi Dóra, Fogarasi Gábor, Házi Judit, Komoly Cecília, Koncz Péter, Kun Róbert, Németh Zoltán, Papp Marianna, Sutyinszki Zsuzsanna, Szabó Gábor, Szakály Ágnes, Szentés Szilárd, Szépligeti Mátyás, Tóth Zsuzsa, Zimmermann Zita), 2012 szeptemberében pedig szlovén kutatóknak (Andraž Čarni, Andrej Pausič, Nina Juvan, Scientific Research Center of the Slovenian Academy of Sciences and Arts). Terepgyakorlatra 3 alkalommal került sor. A közelmúltban két további PhD hallgató (Besnyői Vera és Szépligeti Mátyás) kezdte meg a témában a munkát. A kutatási eredmények beépültek egy kurzus és egy (készülő) szünmorfológiai atlasz anyagába. Ez utóbbit teljesen kész angol nyelvű publikációként terveztük be a pályázatba. Az

atlaszhoz szükséges, a térbeli együttélési mintázatokra vonatkozó evidencia anyag összegyűlt, az összehasonlító vizsgálatok elkészültek [30], de mivel a pályázat ideje alatt végbement szakmai fejlődés megkívánja a növényi tulajdonságok közvetlen terepi mérését, ezért munkánkat ebben az irányban még bővítenünk kell. Szakmai megfontolásból az atlasz csak a trait-alapú vizsgálatok eredményeivel kibővítve közölhető. Ugyanakkor elmondható, hogy az atlaszban szereplő referencia adatbázis és az általunk kidolgozott mintavételi módszerek már közvetlenül felhasználásra kerültek a hazai természetvédelmi monitorozási gyakorlatban [42].

At OTKA támogatás feltüntetésével egy OTDK dolgozat [32] (országos 2. helyezés) és két MSc dolgozat [31, 33] is készült.

A zárójelentésben hivatkozott az OTKA támogatásával készült publikációk:

(Valamennyi itt szereplő publikáció szabadon hozzáférhető és letölthető a <http://www.botanika.hu/otkaK72561/> webhelyről)

- [1] Bartha, S., Molnár, Zs., Horváth, A., Virágh, K. 2008. **Időjárási szélsőségek – társulásszintű adaptív válaszok.** In: Korsós, Z., Gyenis, Gy., Penksza, K. (szerk.), Előadások Összefoglalói MBT XXVII. Vándorgyűlés 2008. szeptember 25-26., pp. 1-6. (egyben **plenáris előadás**)
- [2] Bartha, S. 2008. **Beyond trivial relationships: on the hidden aspects of biodiversity.** Folia Geobotanica 43(3): 371-382.
- [3] Bartha, S. 2008. **A vegetáció viselkedéskölcsonhatásokról.** In: Kröel-Dulay, Gy., Kalapos, T., & Mojzes, A. (szerk.): Talaj-Vegetáció-Klíma kölcsönhatások. Köszöntjük a 70 éves Láng Editet. MTA ÖBKI, Vácrátót, pp. 73-86.
- [4] Bartha, S. 2008. **Mikrocönológiai módszerek a táji vegetáció állapotának vizsgálatára.** Tájökológiai Lapok 6: 229-245.
- [5] 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: 13-21.
- [6] Bartha, S., Fekete, G., Nagy, Z., Csintalan, Zs., Fóti, Sz., Czóbel, Sz., Balogh, J., Németh, Z., Penksza, K., Szerdahelyi, T., Nagy, J., Virágh, K. 2010. **Sokféleség és szabályozottság - a szünfiziológia szerepe a modern társulások ökológiájában.** In: Bartha, S., Nagy, Z. (szerk.), Botanikai, növényélettani és ökológiai kutatások. SZIE, MKK, Növénytan és Ökofiziológiai Intézet, Gödöllő, pp. 27-39.
- [7] Bartha, S., Campetella, G., Kertész, M., Hahn, I., Kröel-Dulay, Gy., Rédei, T., Kun, A., Virágh, K., Fekete, G., Kovács-Láng, E. 2011. **Beta diversity and community differentiation in dry perennial sand grasslands.** Ann. Bot. (Roma) 1: 9-18.
- [8] Campetella, G., Botta-Dukát, Z., Wellstein, C., Canullo, R., Gatto, S., Chelli, S., Mucina, L., Bartha, S. 2011. **Patterns of trait-environment relationships along a forest succession chronosequence.** Agriculture, Ecosystems and Environment 145: 38-48.
- [9] Canullo, R., Campetella, G., Mucina, L., Chelli, S., Wellstein, C., Bartha, S. 2011. **Patterns of clonal growth modes along a chronosequence of post-coppice forest regeneration in beech forest of Central Italy.** Folia Geobotanica 46: 271-288.
- [10] Házi, J., Bartha, S., Szentes, S., Wichmann, B., Penksza, K. 2011. **Seminarural grassland management by mowing of Calamagrostis epigejos in Hungary.** Plant Biosyst. 145: 699-707.
- [11] Bartha, S., Zimmermann, Z., Horváth, A., Szentes, Sz., Sutyinszki, Zs., Szabó, G., Házi, J., Komoly, C., Penksza, K. 2011. **High resolution vegetation assessment with beta-diversity – a moving window approach.** Agricultural Informatics 2(1):1-9.
- [12] Bartha, S., Horváth, A., Csete, S., Zimmermann, S., Szentes, Sz., Házi, J., Molnár, Zs. 2012. **Monitoring patterns of fine-scale alpha and beta diversity in open sand steppe in Hungary between 1996 and 2011.** In:

Chibiljev, A.A. (ed.), Sixth International Symposium on Steppes. pp. 654-657. Russian Academy of Sciences, Institute of Steppe, Orenburg.

- [13] Szentés, Sz., Sutyinszki, Zs., Szabó, G., Zimmermann, Z., Házi, J., Wichmann, B., Hufnágel, L., Károly Penksza, K., Bartha, S. 2012. **Grazed Pannonian grassland beta-diversity changes due to invasive C4 yellow bluestem.** Central European Journal of Biology 7: 1055-1065.
- [14] Komoly, C., Türei, D., Csathó A.I., Pifkó, D., Juhász, M., Somodi, I., Bartha, S. 2012. **Fűvetés hatása a parlagrafű (*Ambrosia artemisiifolia* L.) tömegességére egy tiszalipári fiatal parlagon.** Természetvédelmi Közlemények 18: xx-xx. (in press)
- A zárójelentésben hivatkozott az OTKA támogatás feltüntetésével készült előadások és poszterek:
- [15] Bartha, S., Horváth, A. 2008. **Parlagrafűszukcesszió a Mezőföld löszterületein.** MBT Botanikai Szakosztály előadás. 2008. november 24. (1432. szakülés), Budapest, (előadás)
- [16] Bartha, S., Virágh, K., Horváth, A., Campetella, G., Mucina, L., Canullo, R., Kun, A., Molnár, Zs. 2008. **Assessing plant community assembly rules by dynamic neutral models: a comparative study.** In: Mucina, L., Kalwij, J., Smith, V.R., Chytrý, M., White, P.S., Cillier, S.S., Pillar, V.D., Zobel, M., Sun, I-Fang, (eds.), Frontiers of Vegetation Science – An Evolutionary Angle. Abstracts of Presentations of the 51th Annual Symposium of the IAVS, Stellenbosch, South Africa, September 7-12, 2008., Published by IAVS, Stellenbosch University & Keith Phillips Images, Sommerset West, pp. 17-18. (poszter)
- [17] Bartha, S. 2009. **Együttélési szabályok és szerveződési típusok növénytársulásokban.** In: Körmöczi, L. (szerk.), Előadások és poszterek összefoglalói, 8. Magyar Ökológus Kongresszus, Szeged, 2009. augusztus 26-28., pp. 20. (plenáris előadás)
- [18] Bartha, S. 2009. **Kompozíciók florulákra és kvadrátokra. Társulásszerveződési jelenségek a JNP-modellek tükrében.** Magyar Tudományos Akadémia, Kisterem, 2009. október 21. (JNP-díj előadás) Budapest
- [19] Bartha, S. 2009. **Szomszédsági diverzitás: egy érzékeny módszer a vegetáció monitorozására.** MBT Botanikai Szakosztály előadás. 2009. november 23. (1436. szakülés), Budapest, (előadás)
- [20] Bartha, S., Virágh, K. 2009. **Assessing plant dominance through its effects.** In: Coles, S., Dimopoulos, P. (eds.), Vegetation processes and human impact in a changing world. Abstracts of Presentations of the 52th Annual Symposium of the IAVS, Chania, Crete (Greece) May 30th – 4th June 2009., Published by IAVS, pp. 139. (poszter)
- [21] Bartha, S., Molnár, E., Schmidt, D. 2010. **Faj-area összefüggések és propagulum limitáltság homoki gyepekben.** MBT Botanikai Szakosztály előadás. 2010. március 29. (1438. szakülés), Budapest, (előadás)
- [22] Bartha, S., Ruprecht, E., Kun, A., Szabó, A., Virágh, K. 2010. **Information statistical methods for detecting degradation and regeneration in species rich grasslands.** In: Janišová, M., Budzáková, M., Petrášová, M. (eds.), Abstracts & Excursion Guides, 7th European Dry Grassland Meeting, Succession, management and restoration of dry grasslands, 27-31 May 2010, Smolenice Congress Centre, Slovak Republic, pp. 9-10. (előadás)
- [23] Bartha, S., Fóti, Sz., Balogh, J., Csete, S., Péli, E., Molnár, K., Kari, A., Margóczy, K. 2011. **Szűnffiziológiai és mikrocönológiai karakterisztikus léptékek összefüggései homoki sztyepprép állományokban.** 4. Kvantitatív Ökológiai Szimpózium 2011. április 7-8., Szeged (előadás)
- [24] Virágh, K., Bartha, S., Horváth, A., Somodi, I. 2011. **Application of information theory models in the early detection of plant community degradation and prediction of vegetation changes.** In: Jordán F, Scotti M, Lencioni V (szerk.) 7th European Conference on Ecological Modelling. Book of Abstracts. Riva del Garda, Olaszország, 2011.05.29-2011.06.02. Riva del Garda: p. 133.
- [25] Komoly, C., Mojzes, A., Kalapos, T., Bartha, S. 2012. **Festuca vaginata funkciós ökológiai vizsgálata egy klímagradiens két pontján.** In: Bartha, S., Mázsza, K. (szerk.), Előadások és poszterek összefoglalói, 9. Magyar Ökológus Kongresszus, Keszthely, 2012. szeptember 5-7., pp. 116. (poszter) 2012

A zárójelentésben hivatkozott az OTKA támogatásával készült, még elbírálás alatt vagy előkészületben lévő publikációk:
(letölthető a <http://www.botanika.hu/otkaK72561/> webhelyről)

- [26] Wellstein, C., Chelli, S., Campetella, G., Bartha, S., Galie, M., Spada, F., Canullo, R., **Intraspecific phenotypic variability of plant functional traits in contrasting mountain grasslands habitats.** Submitted to Biodiversity and Conservation.
- [27] Bartha, S. Ruprecht, E., Mucina, L., Virágh, K., Horváth, A., Csete, S., Szabó, A., Házi, J., Szentes, Sz., Sutyinszki, Zs., András Kun, A., Bódis, J., Komoly, C., Penksza, K., Molnár, Zs. **Assessing fine-scale diversity patterns in dry grasslands –relationship between diversity components.** Invited contribution to the planned special issue “Diversity patterns in European grasslands under the joint influence of nature and agriculture” edited by J. Dengler et al. for Agriculture, Ecosystems and Environment (előkészületben)
- [28] Wellstein, C., Campetella, G., Spada, F., Chelli, S., Mucina, L., Canullo, R., Bartha, S. **Variability of species co-occurrence in calcareous grasslands: new insights on mechanisms for species diversity maintenance.** Invited contribution to the planned special issue “Diversity patterns in European grasslands under the joint influence of nature and agriculture” edited by J. Dengler et al. for Agriculture, Ecosystems and Environment (előkészületben)

A zárójelentésben hivatkozott az OTKA támogatásával készült egyéb munkák:
(Valamennyi itt szereplő publikáció letölthető a [http://www.botanika.hu/otkaK72561/OTKA related materials/](http://www.botanika.hu/otkaK72561/OTKA_related_materials/) webhelyről)

- [29] Bartha, S. 2010. **Microcoenological methods for Conservation Management and Vegetation Monitoring I-III.** (elméleti tanfolyam anyaga)
- [30] Bartha, S. et al. **Fine-scale Synmorphology of Hungarian Grasslands** (színes mikrocönológiai atlasz) (előkészületben)
- [31] Cieleuszky, N. 2010. **Szántó és löszgyep közötti átmenet botanikai vizsgálata a Mezőföldön.** Szakdolgozat, ELTE, Budapest, (Témavezető: Bartha Sándor)
- [32] Komoly, C. 2011. **Gyeprekonstrukciós kísérletek hatékonyságának vizsgálata hagyományos és mikrocönológiai módszerekkel.** XXX. Jubileumi OTDK Biológia Szekció 2011. április 19-21. ELTE, Budapest, (Témavezető: Bartha Sándor)
- [33] Komoly, C. 2011. **Sovány csenkesz dominálta gyep regenerációjának elősegítése fűvetéssel egy tiszalparti fiatal parlagon.** Szakdolgozat, ELTE, Budapest, (Témavezető: Bartha Sándor)

Korábbi, a jelen OTKA támogatásával készült (de azóta cikkekben már publikált) előadások és poszterek:
(letölthető a <http://www.botanika.hu/otkaK72561/otkafelre/> webhelyről)

- [34] Bartha, S., Szabó G., Zimmermann, Z., Szentes, Sz., Sutyinszki, Zs., Házi, J., Penksza, K. 2010. **Szomszédsági diverzitás és társulási szabályok mezofil legelőkön.** MBT Botanikai Szakosztály előadás. 2010. november 22. (1441. szakülés), Budapest, (előadás)
- [35] Bartha, S. 2010. **Fine-scale diversity enhances adaptation to climate change – monitoring evidences from Hungarian sand steppes and loess steppe meadows.** Proceedings of the International Conference Eurasian steppes: status threats and adaptation to climate change. 9-12 September, 2010. Hustai National Park, Mongolia, pp. 14. (előadás)
- [36] Bartha, S., Horváth, A., Molnár, E., Virágh, K. 2008. **Individual-based approach for monitoring biodiversity from plants to landscape scale.** In: „European contribution to GEO BON”, Workshop organized by Biostrat, 25-27 September 2008, Cegléd, Hungary (poszter)
- [37] Bartha, S., Campetella, G., Ruprecht, E., Házi, J., Horváth, A., Virágh, K., Molnár Zs. 2009. **How do open sand steppes respond to the abandonment of grazing and to the increasing frequency of droughts?** Book of

Abstracts, 2nd European Congress of Conservation Biology, ECCB 2009, 1-5. September, Prague, pp. 155.
(poszter)

- [38] Bartha, S., Horváth, A., Kertész, M., Molnár, Zs., Campetella, G., Kröel-Dulay, Gy., Rédei, T., Ruprecht, E., Házi, J., Szentes, Sz., Molnár, E., Schmidt, D., Virágh, K., Kovács-Láng, E. 2010. **Assessing the spatio-temporal variability in the community structure of sand grasslands.** In: Botta-Dukát, Z., Salamon-Albert, É. (eds.), Book of Abstract, 19th International Workshop of European vegetation survey, Pécs, Hungary April 2 - May 2. 2010. pp. 11. (előadás)
- [39] Bartha, S., Campetella, G., Canullo, R., Chelli, S., Mucina, L. 2009. **Clonal growth modes in a beech coppice context: social behaviour type and clonal strategy changes along a chronosequence.** In: Abstracts of the 52th IAVS Symp., Chania, Crete, May 30th – 4th June 2009., pp. 138. (poszter)
- [40] Bartha, S., Zimmermann, Z., Szabó, G., Szentes, Sz., Sutyinszki, Zs., Házi, J., Penksza, K. 2011. **Béta diverzitás mértékek alkalmazása és összehasonlító vizsgálata gyepek finom térléptékű állományon belüli heterogenitásának a jellemzésére.** IX. Magyar Biometriai, Biomatematikai és Bioinformatikai Konferencia. 2011. július 1. , Budapest, (poszter)

A zárójelentésben hivatkozott más vagy saját (de nem a jelen OTKA támogatásával készült) munkák:

- [41] Bartha, S., Besnyői, V., M. Biró, M., P. Bíró, M., Csathó, A.I., Cserhalmi, D., Koncz, P., Németh, Z., Sutyinszki, Zs., Szentes, Sz., Tóth, Zs., Szerdahelyi, T. 2011. Mikroökológiai vizsgálatok megalapozása bugaci legeltetett és kizárásos területeken. A Tudomány Napja, SZIE, Gödöllő, 2011. november 30., (előadás)
- [42] Bartha, S., Csathó, A.I., Csathó, A.J., Házi, J., Juhász, M., Selmecei, M., Sutyinszki, Zs., Szentes Sz., Virágh, K., Balázs, T. 2011. A Battonya-tompapusztai Kis-Gulya löszpusztarét bővítési területének hosszú távú ökológiai vizsgálata I. pp. 1-121. Kutatási jelentés a Körös-Maros Nemzeti Park Igazgatóság számára.
- [43] Chelli, S., Campetella, G., Cervellini M., Quintero, G., Canullo, R., Bartha, S. Wellstein, C. 2012. Effetti dei cambiamenti climatici sulle praterie montane dell' Appennino. Primi risultati. Società Botanica Italiana – Gruppo di Ecologia Giornata di Studi Cambiamento Climatico: analisi ed impatti su specie. Mercoledì, 18 Aprile 2012, Varese, Italy
- [44] Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E., Diaz S., Buchmann N., Gurvich D.E., Reich P.B., ter Steege H., Morgan H.D., van der Heijden 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.
- [45] Grime, J.P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. Journal of Ecology 86: 902-910.
- [46] Grime, J.P. 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. Journal of Vegetation Science, 17: 255-260.
- [47] Juhász-Nagy, P. 1980. A ökológia koegzisztenciális szerkezeteinek modellezése. Akadémiai Doktori Értekezés, Budapest
- [48] Podani, J., Czárán, T. 1997. Individual-centered analysis of mapped point patterns representing multi-species assemblages. Journal of Vegetation Sciences 8: 259-270.
- [49] Tóthmérész, B. 1994. Diverzitási rendezések és térsorozatok. Doktori Értekezés, Debrecen.
- [50] Watkins, A.J., Wilson, J.B. 1992. Fine-scale community structure of lawns. Journal of Ecology 80: 15-24.

Vácrátót, 2012-11-04.

Bartha Sándor
témavezető