

SZEGEDI TUDOMÁNYEGYETEM  
Természettudományi és Informatikai Kar  
Biológia Doktori Iskola  
Ökológiai Tanszék

**GYEPKÖZÖSSÉGEK KÖZÖTTI ÖKOTONOK DINAMIKÁJA  
EGYIRÁNYÚ ÉS FLUKTUÁLÓ VÍZÁLLAPOT-VÁLTOZÁSOK  
MELLETT**

Doktori (PhD) értekezés

**TÖLGYESI CSABA**

Témavezető: Dr. Körmöczy László

Szeged, 2016

## TARTALOMJEGYZÉK

1. Bevezetés . . . . .	3
2. Anyag és módszerek . . . . .	14
2.1. Mintaterületek . . . . .	14
2.2. Mintavételezés. . . . .	17
2.3. Adatfeldolgozás. . . . .	20
3. Eredmények. . . . .	27
3.1. Duna-Tisza közti homokhátság . . . . .	27
3.1.1. Detektált ökotonok és időbeli változásaik . . . . .	27
3.1.2. Funkcionális csoportok szerinti összehasonlítások . . . . .	31
3.1.3. Mikroklimatikus viszonyok . . . . .	35
3.2. Turjánvidék . . . . .	38
3.2.1. Vízügyviszonyok . . . . .	38
3.2.2. Ökotonok . . . . .	38
3.2.3. Elevációs határok . . . . .	44
3.2.4. Talajhatárok . . . . .	46
4. Megvitatás . . . . .	50
4.1. Éles ökotonok jelenléte . . . . .	50
4.2. Pozicionális stabilitás . . . . .	52
4.3. Az ökotonok szerkezeti változásai . . . . .	56
4.4. Kitekintés, természetvédelmi megfontolások . . . . .	61
5. Köszönetnyilvánítás . . . . .	64
6. Irodalomjegyzék . . . . .	65
7. Összefoglalás . . . . .	75
8. Summary . . . . .	79
9. Mellékletek . . . . .	84
10. A dolgozat témaköréből készült publikációk jegyzéke . . . . .	91
11. Egyéb publikációk jegyzéke . . . . .	92

## 1. Bevezetés

Egy ökológiai értelemben vett táj ritkán homogén, legtöbbször foltok mozaikjából tevődik össze (Peters et al. 2006). Foltoknak olyan növényzeti egységeket, állományokat nevezünk, melyek bármely két pontjának növényzete jobban hasonlít egymáshoz, mint bármely külső, eltérő folthoz tartozó pont növényzetéhez. Ennek megfelelően egy adott folton belül a növényzet változása kisebb annál, mint amit két folt között tapasztalhatunk (Holland 1988, Risser 1995). Erre az ugrásszerű változásra már a 20. század legelejének ökológusai is felfigyeltek, és külön elnevezéssel illették: Ezek az ökotonok, azaz olyan tenziós zónák, ahol két folt, azaz vegetációs egység feszül egymásnak (Clements 1907).

Eleinte különösebb ökológiai jelentőséget nem tulajdonítottak az ökotonoknak, és csak vonalszerűen ábrázolták őket. Daubenmire (1968) még ki is emelte, hogy az ökológiai vizsgálatok során kerülni kell az ilyen típusú tájelemeket, amennyiben megfelelően extrapolálható eredményeket akarunk kapni. Az 1980-as évektől kezdve azonban egyre nagyobb hangsúlyt kaptak az ökotonok, mivel felismerték, hogy az antropogén fragmentáció hatására az ökotonok aránya is ugrásszerűen növekszik a tájban (Fagan et al. 2003, Harper et al. 2005). Továbbá felhívták a figyelmet, hogy számos növény és állat populációja kötődhet bizonyos élettevékenységeivel foltok közötti átmeneti zónákhoz, mely által az ökotonoknak természetvédelmi biológiai jelentőségük is van (Zólyomi 1987, Holland 1988).

Az irodalom bővülésével az ökotonokkal kapcsolatos terminológia is bővült; a publikációk egy részében vegetációs határokként, átmenetekként, szegélyekként stb. utalnak rájuk. Egyes áttekintő közlemények kísérletet tettek az osztályozásukra is, így pl. van der Maarel (1990) a foltok közötti lehetséges átmenetek esetében elkülönítette az ökotonokat és ökoklineket, s az ökoton kifejezést a viszonylag éles, míg az ökoklín kifejezést a fokozatos átmenetekre használta. Ez a nevezéktan elméleti célszerűsége ellenére végül nem terjedt el, mivel a gyakorlati alkalmazhatósága kétséges és igen relatív (Jeník 1992, Munoz-Reinoso 2009).

Jelenleg az ökotonokra úgy tekintünk, mint jelentős hosszanti kiterjedéssel rendelkező, de mégis háromdimenziós tájelemekre, melyek struktúráját alapvetően a vegetáció adja, de funkcionálisan hatnak a teljes táj működésére (Fagan et al. 2003, Cadenasso et al 2003a, Yarrow és Marín 2007). E funkcionális hatásokra példa az anyagok (pl. tápanyagok, víz, szél vagy szennyező anyagok) és információk (pl. illatanyagok vagy hangok) áramlását, illetve az élőlények terjedését (pl. növényi propagulumok) befolyásoló

szerepük (Cadenasso et al. 2003b). Az ökotonok kompozíciós, fiziognómiai és környezeti paramétereiket érintő tulajdonságaikat tekintve lehetnek átmenetiek az elhatárolt foltokhoz képest, önálló jellegek nélkül (pl. Baker et al. 2002), de rendelkezhetnek nem átmeneti, egyedi (emergens) tulajdonságokkal is. Ilyen lehet pl. az ökotonokban feldúsuló vagy csak ott előforduló fajok populációinak jelenléte (Laurance et al. 2001, Chang et al. 2003), a szomszédos foltoknál nagyobb vagy éppen kisebb fajszám (Brothers és Spingarn 1992, Schilthuizen 2000, Watkins et al. 2003), vagy a környezeti tényezők értékeinek egyedi kombinációja (Erdős et al. 2014), melyek vizsgálata a tájökológia egy jelentős tárgykörévé nőtte ki magát.

Az ökoton fogalmát idővel nem csak egy táj növényzeti foltjai között értelmezték, hanem bármilyen ökológiai szempontból értelmes léptéken, így használata léptékfüggetlen lett (Belnap et al. 2003). Így ökotonként értelmezhető a növények gyökerei körüli talaj-mikrobióta és a gyökerektől független, alig pár milliméterrel távolabbi talaj-mikrobióta közötti határzóna, de két növényzeti öv, azaz biom közötti átmenet (pl. a sztyepp és a mérsékelt övi sivatagok közötti átmenet) is. Ennek megfelelően, ami egy adott léptékben ökotonnak tekinthető, az finomabb léptékben foltok mozaikja lehet, mely foltok között újabb ökotonok azonosíthatók. Így például a mérsékeltövi erdő és a sztyepp biom között ökoton jelleggel jelenik meg az erdős sztyepp öv, de az erdős sztyepp övön belül az erdő- és sztyeppfoltok közötti határok a klasszikus ökotonok kiváló példái. A különböző léptékeken definiált ökotonok rendelkezhetnek léptékfüggő tulajdonságokkal, így más vizsgálati megközelítést igényelnek. A lépték pontos megadása, mely a jelen vizsgálatban a klasszikus táji léptékre szorítkozik, tehát alapvető fontosságú a pénisz (Gosz 1993).

Egy tájon belül az eltérő foltok elkülönülése gyakran környezeti gradiensek mentén történik, azaz a különböző foltok élővilága eltérő értékeket preferál bizonyos paraméter(ek) tekintetében. E gradiensek lehetnek a fizikális paraméterekben, mint pl. a talajnedvességben, talajszerkezetben, kitettségben, hőmérsékletben és a vízborítottság időtartamában (pl. Werger et al. 1983, Körner 1998, Courtwright és Findlay 2011, Batori et al. 2014), de lehetnek biotikusak is (pl. eltérő természetes legelési/taposási intenzitások), vagy akár antropogének, mint amilyen a heterogén tájhasználat (Vadász et al. 2016). Így pl. erdőszegély típusú ökoton kialakulásához vezet, ha egy folt erdőművelés alatt áll, míg mellette gyepp- vagy szántóföldi gazdálkodást folytatnak, noha egyéb elsődleges gradiens a különböző növényzeti borítást nem indokolná (Alignier és Deconchat 2011).

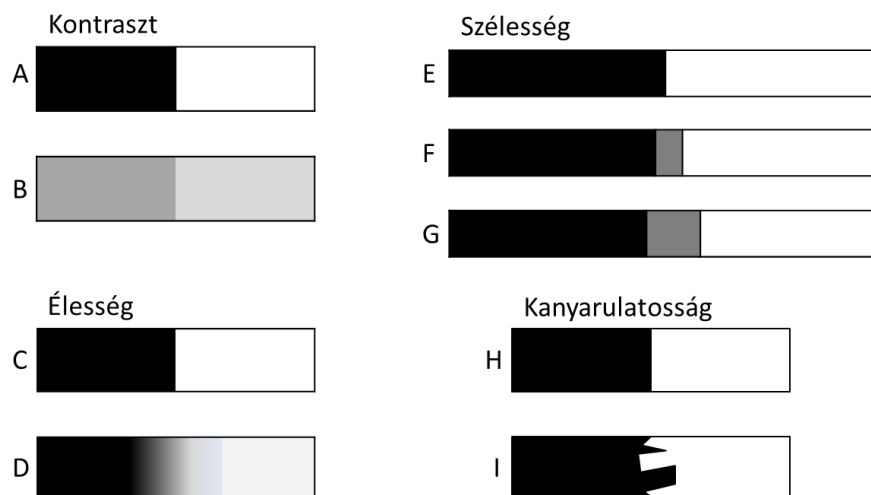
A fajok életkörülményei (legalábbis bizonyos élettevékenységeiket tekintve) a fizikai és biotikus paraméterek változásai miatt a folt széléhez közeledve (azaz az

ökotonhoz érve) már sokszor kevésbé megfelelőek, s így sok faj az ökotonoknál éri el lokális toleranciájának térbeli határát (Fortin et al. 2000). Ennek megfelelően egyes környezeti gradiensek megváltozása esetén a fajok számára korábban szuboptimális környezet kedvezőbbé válhat, és lokális elterjedési területük nőhet. Az ezzel ellentétes folyamatok a fajok lokális elterjedési területének csökkenéséhez vezethetnek. Ez azt is jelenti, hogy az ökotonok az élővilág környezeti változásokra adott válaszainak forró pontjai lehetnek, sőt, a változások indikálására is alkalmas objektumok (Fortin et al. 2000, Loehle 2000). Ennek megfelelően az ökotonokban lezajló folyamatoknak kiemelt jelentősége van a globális klímaváltozással (Chen 2002, Wasson et al. 2013), a mozaikos tájak kezelésének kérdéseivel (Holland 1988, Fortin et al. 2000) és számos egyéb lokális antropogén eredetű környezeti változással kapcsolatban.

Az ökotonokban lezajló folyamatok megismerésére az ökotonok különféle paramétereinek dinamikai jellemzésével is kísérletet lehet tenni (Peters et al. 2006). Ennek ellenére e folyamatok időbeli változásainak vizsgálatával viszonylag kevés publikáció foglalkozik (Cadenasso et al. 2003a). A rendelkezésre álló irodalom kiemelt figyelmet fordít az ökotonok pozíciójának vizsgálatára. Erre jó példaként szolgálnak a fahatárok hegyekben történő felfelé tolódásával kapcsolatos megfigyelések a klímaváltozás vagy az alpesi legeltetés intenzitásváltozása kapcsán (Stanisci et al. 2000, Gehrig-Fasel et al. 2007, Bodin et al. 2013), vagy a félsivatagi növényközösségek terjedése a száraz sztyeppi közösségek rovására a bolygó különböző pontjain (Mueller et al. 2007, Xu et al. 2012). A pozicionális dinamikai vizsgálatok operativizálása érdekében Strayer et al. (2003) és Peters et al. (2006) több különböző ökotontípust különített el. Az első típust a stacioner vagy stabil ökotonok csoportja jelenti, melyek hosszú ideig változatlanok tudnak maradni. Ezek kialakulása valamilyen igen stabil és éles környezeti gradiensre vezethető vissza, mint pl. a stabil talajszerkezeti különbségek vagy éles, erózió által nem befolyásolt geomorfológiai váltások. Ilyen viszonyokat eredményeznek pl. a gyepekből kiugró sziklakibúvások vagy a hegygerinceknél az északi és déli oldalak találkozásai (Körner 1998), de a stabil tájhasználat-mintázat (pl. kaszált gyepek és szomszédos aktív erdőművelés alatt álló faállományok közötti ökotonok) vagy biotikus visszacsatolási mechanizmusok is fokozhatják egy ökoton pozíciójának stabilitását (Peters et al. 2006). A második típusba a direkcionális vagy irányított dinamikát mutató ökotonok tartoznak, melyek a fizikális környezeti paraméterek megváltozása következtében irreverzibilisen egy irányba mozdulnak el. Példaként a talajerózió kapcsán a félsivatagos cserjések terjedését lehet megemlíteni a száraz sztyeppék rovására vagy a fahatárok felfelé tolódását a klímaváltozás

hatására (Chen 2002, Gehrig-Fasel et al 2007, Bodin et al. 2013). Hasonló dinamika figyelhető meg egyes biotikus folyamatok hatására is, pl. szukcessziós folyamatok során az erdei lécek zsugorodása kapcsán (Hardt és Forman 1989, Copenheaver et al. 2004). A harmadik típust a fluktuáló vagy ingadozó dinamikát mutató ökotonok jelentik, melyek esetén szintén abiotikus vagy biotikus hatásokra eltolódhat a határ, de a folyamat nem irreverzibilis, hanem lehetőség van ellentétes irányú változásra is. Ez az irányváltás többször is megismétlődhet, azaz hosszabb távon a nettó elmozdulás minimális lehet. Ilyen ökotonokat feltételeznek időszakosan előtört területen, ahol az ökotonok némileg követhetik a vízállapotot, vagy ahol különböző hatótényezők (pl. tüzesetek vagy epizódikus meglegelések) fluktuációit vagy időnkénti megjelenéseit eltérően tolerálja az ökotonoknál található két folt típus (van der Maarel 1990, Gosz és Gosz 1996, Peters et al. 2006). Valós szituációkban azonban sokszor több különféle, esetenként ellentétes hatású, ható- és korlátozó tényező egyidejű fennállásával kell számolni. Az ilyen összetett rendszerek esetében már koránt sem egyszerű az ökotonok mentén végbemenő reakciókra és így a táj foltszerkezetének változásaira megbízható előrejelzést tenni.

Az ökotonok térbeli pozíciója ráadásul csak egy az őket leíró paraméterek közül; számos belső vagy a környezetükhöz viszonyított relatív szerkezeti paraméterüket is elkülönítették. Ezek dinamikájának szintén lehetnek következményei a táj ökológiai folyamataira, és az ökotonok korábban említett funkcióira, így vizsgálatuk szintén kiemelt fontosságú. E szerkezeti paraméterek közé tartozik például az ökotonok szélessége, kanyarulatossága (lefutása), kontrasztja és élessége (Strayer et al. 2003) (1. ábra).



**1. ábra.** Két folt (sötét és világos színnel jelölve) között kialakult ökotonok négy szerkezeti tulajdonsága. A és B: nagy és kis kontraszt a két folt között; C és D: éles és elmosódottabb ökoton; E–G: mérhető szélességgel nem rendelkező, keskeny és széles ökotonok; H és I: egyenes lefutású és kanyarulatós ökoton (Strayer et al. 2003 alapján).

A szélesség és a kanyarulatosság befolyásolja, hogy a tájban mekkora felszínborítás társítható az ökoton jellegű közösségeknek. Ez akkor kaphat kiemelt szerepet, ha az ökotonokhoz kötődő szegélyközösség bizonyos fajainak védelme a cél. Ha viszont olyan foltbelsőkre jellemző fajok védelme élvez elsőbbséget, melyek kerülnek az ökoton (szegélyi) helyzetet, akkor ellentétes az optimális célállapot (Temple és Cary 1988). Az ökotonok szélessége azonban sok esetben nehezen vagy egyáltalán nem állapítható meg egzakt módon; többnyire valamilyen szubjektív döntés alapján húzzák meg, hogy mi tekinthető még ökotonnak, és mi a folt belső részének (lásd pl. Hennenberg et al. (2005) által alkalmazott osztott mozgóablakos regressziót). Egyes esetekben be is bizonyították, hogy az ökotonokat leíró különböző paraméterek szélessége eltérhet, vagyis nincs egységes szélessége az ökotonoknak (Fortin 1997). Más esetekben pedig előfordulhat, hogy a két szomszédos folt nem ugrásszerű, hanem folyamatos átmenetet mutat, akár csak a van der Maarel (1990) által említett ökoklineknél. Ilyen esetekben megint megkérdőjelezhető egy szélességérték megadásának létjogosultsága.

Az ökotonok szélességének kérdése erősen átfed a szegélyhatás mélységének vizsgálatával, ezért erről érdemes külön említést tenni. Szegélyhatáson azt a fizikális vagy biotikus hatást értjük, melyet az egyik folt közvetlenül vagy közvetve kifejt a szomszédos foltra (Murcia 1995). A szegélyhatás mélysége pedig az a mélység a folton belül, ameddig egy megadott mértékben ezt a hatást egy adott módszerrel még ki lehet mutatni (Honnay et al. 2002). Az e témakört érintő tekintélyes irodalom koncepcionálisan kissé másként használja a foltok, ökotonok és szegélyek nevezéktanát. A foltot sokszor nem tekintik egységesnek, hanem egy homogén, interior részre és egy szegélyhatás által befolyásolt perifériára osztják (Murcia 1995), mely rendszerben – többnyire kimondatlanul – az ökotonok a két szomszédos foltperiféria találkozási vonalára korlátozódnak, ha egyáltalán az ökoton fogalma belefér ebbe a koncepcióba. Valójában a korábbi ökotonkoncepciónak jobban megfelel, ha a szomszédos foltperifériák együttesét tekintjük ökotonnak, azaz két szegély ad egy ökotont (Yarrow és Marín 2007), és a szélességét a két szegélyhatás által befolyásolt zóna együttes kiterjedésével adjuk meg. A szegélyhatás bizonyos komponensei azonban eltérő mélységig hatolnak be a foltokba, s emiatt egységes periféria–interior határvonal sem húzható meg, tehát a korábbi nehézségeket kapjuk vissza. További probléma, hogy a szegélyhatás mélységével kapcsolatos vizsgálatok a potenciálisan vizsgálható számtalan foltátmenettípus közül többnyire csak eggyel foglalkoznak, és annak is csak az egyik felével: az erdőszegélyek esetén a fátlan folt fás foltra kifejtett

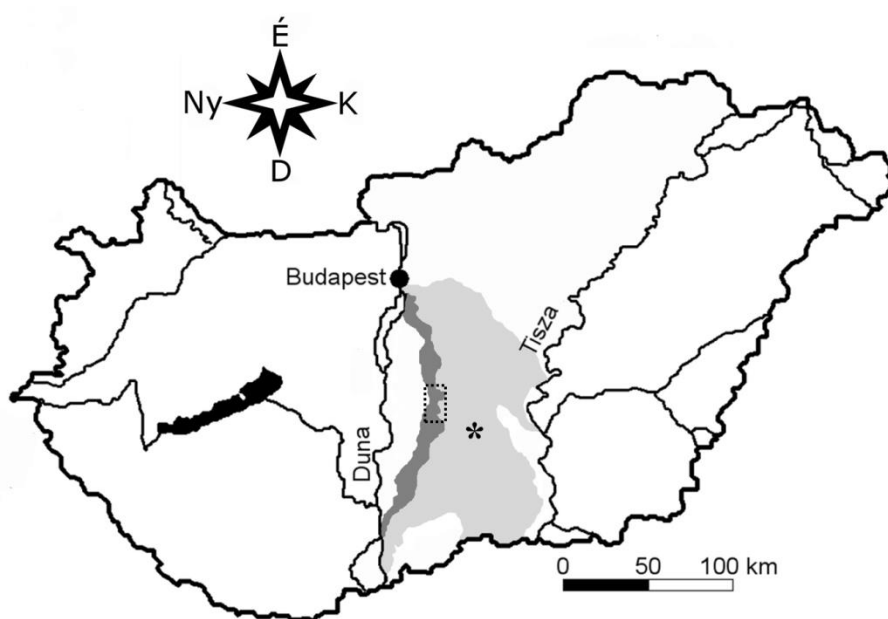
szegélyhatásával (Alignier és Deconchat 2011). Értelemszerűen ezek a tanulmányok nem adnak információt a teljes ökotonra vonatkozóan. Összességében tehát az ökotonok szélessége ugyan fontos tájparaméter, de mint tényleges érték csak elméletben létezik, a gyakorlatban többnyire nem adható meg egzakt módon. A szegélyhatás különböző komponenseinek mélységét is csak külön-külön lehet mérni, s hatását is csak így lehet értelmezni.

Az ökotonok egy más jellegű, kevésbé kutatott szerkezeti paramétere a kontraszt, mely azt a kompozíciós vagy fiziognómiai különbséget jelenti, amit az ökoton áthidal a két szomszédos folt között. Nagy fiziognómiai és nagy kompozíciós kontraszt tapasztalható például az erdőszegélyeknél, míg két eltérő gyeptípus esetén a fiziognómiai kontraszt lényegesen kisebb, noha a kompozíciós kontraszt ugyanakkora is lehet, hiszen nem ritka, hogy a két gyeptípusnak alig van közös faja (pl. Zalatnai et al. 2008). Gyakorlati és mérés technikai szempontból a kontraszt fogalma összefonódik az ökoton élességével (Strayer et al. 2003). A kontraszt megállapítása ugyanis gyakran az ökoton közepétől (azaz a legintenzívebb fajkicserélődést vagy fiziognómiai átalakulást mutató ponttól/vonaltól) ellentétes irányba mutató mintaegységek közötti különbség számításával történik. Amennyiben a határ éles (vagy keskeny, amennyiben ez a dimenziója valóban megállapítható), úgy a mintaegység méretétől függetlenül nagy kontraszt adódik, míg elmosódottabb ökoton esetén kis mintaegység esetén kisebb, nagyobb esetén nagyobb kontraszt adódhat. Mindazonáltal a mintavételi egységek méretének az aktuális szituációhoz és a megválaszolandó kérdésekhez való igazításával, továbbá objektív határdetektlási módszerek használatával e szerkezeti paraméter értékeiről használható és megfelelően interpretálható információkat lehet gyűjteni. A kontraszt értékének időbeli változásáról (dinamikájáról) ugyan kevés korábbi publikáció áll rendelkezésre, de ismert, hogy változhat a szukcesszió során (Boughton et al. 2006), illetve a szegélyhatások értékeitől és azok változásaitól erősen függ, s ezáltal információt nyerhetünk a segítségével a szomszédos foltok közötti interakciókról.

A kontraszt értéke nagy hatással van az ökoton funkciójára is: pl. kis kontraszt kevésbé gátolja bizonyos állatfajok foltokba való belépését és foltokból történő kilépését, azaz könnyebben hatolják át az ilyen ökotonokat, míg a nagyobb kontraszttal rendelkezők nehezebben járhatók át (Collinge és Palmer 2002). Megfigyelték továbbá, hogy a kontraszt akut megváltozása (pl. erdőfolt melletti magasfüvű gyeplékaszálásával) feltehetően a fizikális szegélyhatások módosulása révén átrendezheti egyes ízeltlábú-közösségek termintázatát az ökoton közelében (Császár et al. publikálatlan adatok).



Mindezek alapján tehát az ökotonok pozíciójának és szerkezetének (elsősorban a kontrasztjának) integrált elemzése jelentősen hozzájárulhat a komplex, mozaikos tájak feltérképezéséhez. Tipikusan ilyen, többféle környezeti gradiens és eltérő hatótényezők által befolyásolt, ökotonokban gazdag mozaikos tájak találhatók Magyarország középső részén, a Duna–Tisza közti homokhátságon és a szomszédos Turjánvidéken (2. ábra). E tájak foltszerkezetét alapvetően a mikrodomborzati gradiensek okozta differenciált vízellátottság szabja meg, melynek hatására igen változatos, védett fajokban gazdag közösségek foltjai fordulnak elő területükön, és közülük sok természetvédelmi oltalom alatt is áll.



**2. ábra.** A Duna–Tisza közti homokhátság (világosszürke terület) és a Turjánvidék (sötétszürke sáv) elhelyezkedése Magyarországon. A csillag a homokhátsági, a pontozott téglalap pedig a turjánvidéki mintaterületet jelöli.

A Duna–Tisza közti homokhátság területének természetes vegetációja mozaikos erdős sztyepp (részletes leírása pl. Molnár (2003) és Iványosi-Szabó (2015) tanulmányaiban olvasható), melyben az erdőfoltok többnyire borókás nyárasok (*Junipero-Populetum albae*) vagy ritkábban gyöngyvirágos tölgyesek (*Convallario-Quercetum roboris*), míg a sztyeppi komponens a térszíntől függően igen változatos lehet. A szárazabb buckatetőken és hátakon nyílt homokpusztagyeppek (*Festucetum vaginatae*) tenyésznek, míg a kevésbé kitett helyeken homoki sztyepprép (*Astragalo-Festucetum sulcatae*) jellegű közösségek fordulhatnak elő. A buckaközökben korábban üdebb közösségek foltjai fordultak elő, melyek közé enyhén láposodó vagy rétsztyeppi közösségek tartoztak

(*Molinio-Salicetum rosmarinifoliae*, *Pseudolysimachio spicatae-Salicetum rosmarinifoliae* és *Galio veri-Holoschoenetum vulgaris*), de ezek jelenleg többnyire kiszáradtak. A változatos természetes vegetációfoltok érintkezési zónáiban ökotonok kiterjedt hálózata jött létre, mely potenciálisan kiváló lehetőséget biztosít a tájban bekövetkező változások nyomon követésére. Jelen disszertációban csak a sztyeppi komponens foltjainak interakciójával kapcsolatos vizsgálatok kerülnek tárgyalásra.

A Turjánvidék a Duna–Tisza közti homokhátság nyugati peremsávjában helyezkedik el, valamivel alacsonyabb tengerszint feletti magasságon. Felszíne a homokhátsághoz hasonlóan igen változatos, noha a szintkülönbségek többnyire kisebbek, és a vízellátottság lényegesen jobb. A terület növényzeti és vízrajzi sajátosságait pl. Biró et al. (2007), Molnár et al. (2008), Iványosi-Szabó (2015) és Tölgyesi et al. (2015) tanulmányai is kiemelik. A legmélyebben fekvő részeken állandó vizű láptavak és nádasok alakultak ki, mint pl. az izsáki Kolon-tó. Az időszakosan elöntött területeken változatos lág- és mocsárréti, illetve magassásos közösségek jöttek létre, melyek leginkább a *Succiso-Molinietum hungaricae*, *Agrostio-Deschampsietum caespitosae*, *Junco obtusiflori-Schoenetum nigricantis*, *Caricetum elatae*, *Caricetum distichae*, *Caricetum acutiformis* szüntaxonokkal mutatnak hasonlóságot, azonban igen nagy az egyedi változatosság. A víz által sohasem járt kiemelkedéseken és hátakon üde réti és homoki sztyeppréti (*Astragalo-Festucetum sulcatae*) növényközösségek jellemzők. A sztyepprétek és a nagyobb vízigényű közösségek foltjainak találkozásánál a homokhátsághoz hasonló kiterjedt ökotonhálózat jött létre.

A két tájegység vízellátottsága az elmúlt évtizedekben eltérő trendeket mutatott. A homokhátság területén a klímaváltozás és egyéb lokális antropogén hatások következtében jelentős talajvízszint-csökkenés következett be (Berényi és Erdélyi 1990, Pálfai 1994, Szilágyi és Vorosmarty 1997, Kertész és Mika 1999, Zsákovics et al. 2007). A klímaváltozás kapcsán kiemelhető, hogy a '70-es és '80-as években az éves csapadékmennyiség csökkenése volt jellemző, mely ugyan a 2000-es évektől rendeződni látszik, viszont a csapadék eloszlása meglehetősen kedvezőtlen. Egyre több a rövid idő alatt lehulló nagy mennyiségű csapadék, mely epizódokat hosszú aszályos periódusok választanak el, azaz az időjárási extrémítások gyakoribbá válása figyelhető meg, továbbá az évek közötti különbségek is növekvő tendenciát mutatnak (Bartha et al. 2008a). Így pl. 2000 júniusa és 2001 májusa közötti 12 hónapos periódusban 300 mm alatt maradt a csapadékmennyiség a homokhátsági vizsgálati területen, míg 2009 júniusa és 2010 májusa között meghaladta a 800 mm-t. A csapadék éves eloszlása sem ideális, pl. 2015. első két

hónapjában extrém mennyiségű csapadék hullott a területre. Mivel azonban ez a vegetációs időszakon kívül történt, a nedvesség csak kismértékben tudott hasznosulni a homokhátságon. A vízellátottság kedvezőtlen alakulását a felmelegedés is súlyosbítja, mely a potenciális evapotranszpiráció fokozása révén még változatlan mennyiségű csapadék esetén is növeli az ariditást (Kertész és Mika 1999, Kovács 2004).

A lokális hatások közül a vízelvezető csatornák fenntartása, a rétegvíz-kiemelések, a vízzáró rétegek sérülése (pl. csatornamedrek kotrása, szénhidrogéntelepek utáni próbafúrások végzése) és a tájidegen faültetvények extrém párologtatása emelhető ki, mint jelentős talajvízszint-csökkenést erősítő tényezők (Pálfai 1994, Szilágyi és Vorosmarty 1997). A csökkenés átlagos értéke 2-4 méter, de helyenként a 7 métert is elérte. Mindezek következtében az ENSZ Élelmezésügyi és Mezőgazdasági Szervezete (FAO) félsivatagos zónának minősítette a Duna–Tisza közti homokhátságot (Kovács 2006). Ennek következtében a mélyebb térszínek többletvízhatástól függő növényközösségei egyre kisebb mértékben kapják meg a megfelelő vízutánpótlásukat.

A Turjánvidék üde és lápos élőhelyein a fenti tendencia hatásai nem ennyire drasztikusak, mivel a vízutánpótlásuk jelentős részét a homokhátság felől télen és kora tavasszal a területre szivárgó és lassan áramló talajvíz adja (Mádl-Szőnyi és Tóth 2009). Ennek is köszönhető, hogy a talajvízszint továbbra is a talajfelszín közelében mozog. Azonban e tájegységet is behálózzák a vízelvezető csatornák, így a természetvédelem minden erőfeszítése ellenére is sokkal gyorsabban és nagyobb arányban távozik a víz Duna-völgyi főcsatornán keresztül a Dunába, mint korábban. Ennek megfelelően a talajvízszint kora tavaszi maximumértéke és a későnyári, őszi minimumértéke közötti különbség megnőtt. Ennek számértékben kifejezett tendenciájáról publikált adatokat nem találtam, de feltételezhetően az éven belüli és az évek közötti fluktuációk mértéke is nöhetett az utóbbi évtizedekben.

A vízellátottságot, mint a foltmintázatot meghatározó egyik alapvető környezeti paramétert tekintve a homokhátságon direkcionális, míg a Turjánvidéken fluktuáló ökotondinamika lenne várható, de az évek közötti extrém csapadékkülönbségek miatt fluktuáló komponens a homokhátságon is elképzelhető. Mivel a domborzat mindkét helyen igen stabil (jelentősebb felszínerózióval jelenleg nem kell számolni), így stacioner ökotonok jelenléte sem kizárt. Mindezt tovább bonyolítják a potenciálisan jelenlévő egyéb környezeti gradiensek (pl. a talajszerkezeti különbségek és relatív mikroklimatikus különbségek) is.

A fentiekből következik, hogy a két tájegység ökotonjainak pozicionális dinamikája nem triviális; a szerkezeti jellemzőkről és azok dinamikájáról pedig még kevesebbet mondhatunk. Célirányos vizsgálatok nélkül nincs mód a folyamatban lévő és a jövőbeli foltmintázat-átalakulások előrejelzésére és értelmezésére, illetve a tájszerkezet dinamikus adaptációiról sem tudunk sokat mondani. Mindezek feltárása hozzájárulhat a két táj működésének megértéséhez, s iránymutatásul szolgálhat bizonyos klímaadaptációs természetvédelmi és tájhasználati döntések meghozatalában, valamint a mozaikos tájak dinamikájával kapcsolatos általános ismereteink bővüléséhez is hozzájárulhat. Ezeket szem előtt tartva kutatásaim során az ökotonok pozíciójának és szerkezetének monitorozását végeztem több éven keresztül, állandó vizsgálati területeken. A kijelölt területek a homokhátság esetén a Kiskunsági Nemzeti Park (KNP) bugaci területén, a Turjánvidék esetén pedig a Fülöpszállás-Soltszentimre-Csengődi lápok Natura 2000 területen és a KNP Kolon-tavi törzsterületén helyezkedtek el. A vizsgálatok során a következő főbb kérdésekre kerestem a választ:

#### I) Duna–Tisza közti homokhátság:

1. A vizsgált homokbuckai növényzet éles ökotonok által elválasztott diszkrét foltokra tagolódik-e?
2. Amennyiben a növényzeti egységek éles ökotonokkal különülnek le, azok mutatnak-e hosszútávú direkcionális dinamikát a talajvízszint csökkenésével összefüggésben?
3. A csapadékmennyiség fluktuációja maga után vonja-e az ökotonok pozíciójának fluktuációját?
4. A talajvízszint, mint fontos vízforrás, elvesztése után maradt-e fenn valamilyen mikroklimatikus gradiens a különböző térszínekhez kötődő foltok között?
5. Mutat-e valamilyen időbeli trendet vagy az éves csapadékösszegetől való függést az ökotonok kontrasztértéke?
6. Amennyiben detektálható kontrasztváltozás, milyen szerkezeti átalakulások zajlottak le az ökotonok által elválasztott foltok vegetációs szerkezetében?

#### II) Turjánvidék:

1. A vízviszonyok jelentős éven belüli és évek közötti fluktuációja ellenére kialakultak-e éles ökotonok a rendszeresen előöntött és vízborítással nem rendelkező vegetációs foltok között?

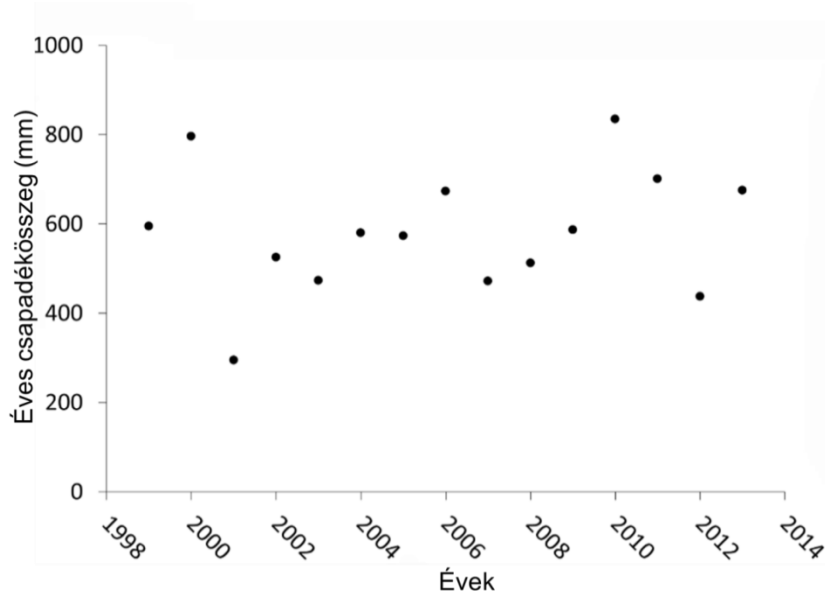
2. Amennyiben éles ökotonok kialakulása lehetséges, azok pozicionális dinamikája követi-e a vízállapotok évek közötti fluktuációját?
3. Milyen összefüggés áll fenn a szelvények mentén található mikrotopográfiai és talajszerkezeti gradiensek lefutása és az ökotonok pozíciója között?
4. Hogyan befolyásolja az ökotonok szerkezetét (elsősorban a kontrasztját) a vízállapot fluktuációja, továbbá, ha az ökotonok szerkezete változik, akkor ezek a változások az érintkező foltok egészében bekövetkező vegetációs szerkezeti átalakulásokra vagy csupán az ökotonokban végbemenő folyamatokra vezethetők-e vissza?

## 2. Anyag és módszerek

### 2.1. Mintaterületek

#### Duna–Tisza közti homokhátság

A mintavételezés a Szegedi Tudományegyetem Ökológiai Tanszékének bugaci vizsgálati területén történt (É46°41'49" K19°36'07"; kb. 110 m tszf.) (2. ábra). A terület klímája kontinentális, némi szubmediterrán hatással, biogeográfiaiban az erdős sztyepp övbe tartozik (Molnár 2003, Magyar et al. 2010). Az elmúlt három évtized átlagos évi csapadékosszege 574 mm, az átlagos középhőmérséklet 11,4 °C volt. Az 1998. és 2014. közé eső csapadéértékeket a 3. ábra mutatja. Az évek közötti extrém fluktuációk ebben a periódusban is megfigyelhetők voltak.



**3. ábra.** A homokhátsági mintaterület éves csapadékosszegei 1998 és 2014 között. A csapadéértékek a mintavételezés júniusi időpontja előtti 12 hónapos periódus osszegeének felelnek meg (forrás: Országos Meteorológiai Szolgálat, bugaci mérőállomás).

A mintaterületet alacsony homokbuckák és közöttük többnyire ÉNy-DK-i irányultságú, szélbarázda jellegű buckaközök jellemzik. A legmagasabb és legalacsonyabb térszíni pontok közötti magasságkülönbség nagyjából 3 méter. A '80-as évekig a tavaszi talajvíz szintje néhány deciméterrel a felszín alatt húzódott (Körmöczi 1991), majd ezt követően a homokhátság többi részéhez hasonlóan több métert zuhant, és 1990 óta nem érte el a területen található talajvízkút 3 m mélyen található legmélyebb pontját. Ez azt is

jelenti, hogy a gyepi fajok számára a talajvíz, mint vízforrás, legalább két évtizede nem elérhető.

A terület talaja a magasabb térszíneken igen alacsony humusztartalmú, gyenge víztartó képességű futóhomok, míg az alacsonyabb zónákban a humusztartalom és a jobb vízgazdálkodás kedvezőbb feltételeket teremt a növényzet számára (Körmöczy 1983). E feltételeknek megfelelően a növényzet is mozaikos jellegű, és jól reprezentálja a Duna–Tisza közti homokhátságra jellemző természetes mozaikosságot. A magasabb térszíneken árvalányhajak (*Stipa borysthena* és *S. capillata*) és homoki csenkesz (*Festuca vaginata*) dominálta nyílt homoki gyepok fordulnak elő. A mélyedésekben korábban üdébb közösségek fordultak elő, de mára csupán néhány faj jelzi a korábbi állapotokat (pl. *Molinia caerulea*, *Salix rosmarinifolia*, *Schoenus nigricans*, *Scirpoides holoschoenus*). E foltok jelentős részben specialistákban szegény, másodlagos homoki sztyepprétekké alakultak. A terület gyepére továbbá jellemző, hogy számottevő arányban jelen vannak a *Secali sylvestris*-*Brometum tectorum* asszociációra jellemző egyéves fajok is (pl. *Secale sylvestris* és *Bromus squarrosus*), illetve igen jelentős a kriptogámok borítása (pl. *Tortula ruralis*, *Cladonia furcata*, *C. magyarica* és *C. foliacea*). A fásszárúakat a *S. rosmarinifolia* letörpült egyedei mellett csupán néhány tő *Crataegus monogyna* képviseli. A mintaterület számos védett és veszélyeztetett növényfajnak is élőhelye (pl. *Colchicum arenarium*, *Dianthus serotinus*, *Onosma arenaria*), továbbá gazdag, alaposan feltárt ízeltlábúfaunája is jelentős értéket képvisel (Torma és Körmöczy 2009, Gallé et al. 2014).

A mintaterületen több mint négy évtizede nem legeltetnek, de a legeltetés korábban sem volt jelentős. A területet más antropogén hatás sem érte, leszámítva az ott folyó kutatások vélhetően minimális hatását.

### Turjánvidék

A mintaterület a Turjánvidék középső zónájában, a Kisizsák, Fülöpszállás és Páhi települések által közrefogott, kb. 20×5 km-es területen volt (2. ábra), melyre homoki sztyeppré-, mocsárrét-, láprét- és magassárrétfoltok mozaikja jellemző. Klímáját tekintve a terület hasonlít a homokhátsági mintaterülethez, viszont csak kb. 100 m-es tengerszint feletti magasságon helyezkedik el, azaz 10-20 méterrel a szomszédos homokhátság pereme alatt. A felszín enyhén hullámzó, a háta és a szomszédos mélyedések közötti magasságkülönbség elérheti az 1-2 métert, de a lejtők jóval lankásabbak, mint a homokhátságon.

A terület talaja a hátakon többnyire humuszos homok, de egyes hátak talaja korábban jobb vízellátottságú réti talajokból származik (Molnár et al. 2008). A rendszeres vízborítással rendelkező foltok talaja tőzegtalaj, kotusodó tőzegtalaj vagy agyagbemosódásos tőzegtalaj. E mélyedések tél közepétől-végétől tavasz végéig vagy nyár elejéig vízborítás alatt állhatnak (akár 50 cm feletti vízállások is előfordulnak), de extrém csapadékos években ezen kívül sem kizárt felszíni víz megjelenése. A legalacsonyabb talajvízszint nyár végén, ősz elején tapasztalható, és az éves ingadozás akár az 1 métert is elérheti (korábbi személyes megfigyelések). A vízellátottság évek közötti fluktuációja meghaladja a homokhátság esetében tapasztaltat, ugyanis itt egyszerre kell számolni a területre hulló csapadékmennyiség és a homokhátság felől érkező szivárgó vízmennyiség ingadozásával (Mádl-Szőnyi és Tóth 2009).

A mintaterületen található növényzet jól reprezentálja az egész Turjánvidék növényzetét. A lápok közé ékelődött sztyeppfoltok dús, fajgazdag, kétszintes gyeppek, melyek domináns fajai közül pl. a *Festuca rupicola*, *Chrysopogon gryllus*, *Brachypodium pinnatum*, *Galium verum*, *Securigera varia*, *Medicago falcata* említhető meg. E gyeppek számos védett növényfaj (pl. *Anacamptis pyramidalis*, *Astragalus exscapus*, *Centaurea scabiosa* ssp. *sadleriana*, *Orchis coriophora*, *Orchis ustulata* és *Ophrys sphegodes*) számára utolsó menedékként szolgálnak a tájban. Az időszakosan elöntött gyepterületek domináns fajai közé tartozik a *Molinia caerulea*, *Deschampsia caespitosa*, *Agrostis stolonifera*, *Carex panicea*, *Succisa pratensis*, *Centaurea jacea*, *Serratula tinctoria* stb. A legtöbb védett növényfaj ezekben a gyeppekben fordul elő. Ilyenek pl. a *Gentiana pneumonanthe*, *Gymnadenia conopsea*, *Iris sibirica*, *I. spuria* és a *Veratrum album*. A magassásosok, melyeket többnyire a *Carex acutiformis*, *C. disticha* és a *C. elata* dominál, valamivel fajszegényebbek; gyakoribb kétszikűi pl. a *Thalictrum flavum*, *Symphytum officinale* és a *Caltha palustris*. Jobb vízellátottságú években néhány védett ritkasággal (pl. *Eriophorum latifolium* és *Senecio paludosus*) is lehet találkozni.

A terület gyepseit a bronzkor óta használja az ember (Knipl és Sümegi 2012). Jelenleg is elterjedt a legeltetés és a kaszálás is (Tölgyesi et al. 2015), mely a gazdasági célon túl a természetvédelmi kezelések egyik eszköze is (Iványosi-Szabó, 2015). Sajnálatos módon szárazabb periódusokban számos gyepfoltot felszántottak (és szántanak fel napjainkban is). Ezek egy részét később felhagyták, rajtuk a szukcessziós folyamatok különféle stádiumait találhatjuk. Feltételezhető, hogy a homoki sztyepprétek döntő többségét a megelőző évszázadokban felszántották, de azon foltokon, melyeket vizsgáltam, az utóbbi 60-70 évben feltehetően nem folytattak szántóföldi művelést.



## 2.2. Mintavételezés

### Duna–Tisza közti homokhátság

A homokhátsági mintaterületen két szelvény mentén végeztem az ökotonok monitorozását. Az első szelvény ÉNy-DK-i irányultságú, 1 m széles és 55 m hosszúságú volt (innenről 'hosszú szelvény'), és egy enyhén hullámzó magaslatról indulva egy mély buckaközbe süllyedt, majd áthaladt a terület legmagasabb buckáján, és egy lankás, közepes magasságú területen ért véget (vö: Torma és Körmöczi 2009). A második szelvény ÉK-DNY-i irányultságú, 1 m széles és 30 m hosszú volt (innenről 'rövid szelvény'), és egy szárazabb, enyhén egyenetlen felszínű hátról indulva egy lapos mélyedésbe süllyedt bele (vö: Zalatnai és Körmöczi 2012). Mindkét szelvény merőlegesen futott a térszínnek kontúrvonalaira, azaz gradiens orientáltak voltak. Ez az elrendezés a legmegfelelőbb a vegetáció mikrotopográfiai gradiensek mentén kialakult kompozíciós és szerkezeti mintázatainak leírására (Gillison és Brewer 1985).

Mindkét 1 m szélességű szelvény 0,25×0,25 m nagyságú, egymással érintkező mikrokvadrátok alkotta rácsra lett felbontva, mely a hosszú szelvény esetén 880 (4×220), a rövid szelvény esetén pedig 480 (4×120) mintavételi egységet jelentett. A felmérések során minden mikrokvadrátban az ott előforduló edényes növényfajok, mohafajok és zuzmófajok jelenlét/hiány adata került feljegyzésre. Az egymással párhuzamos mikrokvadrátsorok egymás melletti négy kvadrátjának adatait összevontam, mely által a szelvények mentén minden 0,25×1 méteres szakaszán a növényfajok 0–4-ig terjedő abundanciértékkel (frekvenciaértékkel) rendelkezhetnek. A hosszú szelvény 1999 és 2013 között (2010 kivételével) minden tavasz végén, nyár elején (május vége vagy június eleje) fel lett mérve. A rövid szelvény felmérésére a hosszú szelvénnel egy időben, a következő években került sor: 2003-2007, 2009 és 2013. A felmérésekben 2009 és 2013 között vettem részt, a korábbi években az SZTE Ökológiai Tanszék munkatársai végezték a mintavételezést. A szelvényekben megtalált fajok listáját a Melléklet M1. táblázata tartalmazza.

A hosszú szelvény mentén 2013. augusztus 23-24. során mikroklímaméréseket is végeztem Crossbow gyártmányú IRIS (XM2110CA) vezeték nélküli szenzorokkal. A szenzorok a léghőmérséklet (0,1 °C-os pontosság) és relatív páratartalom (0,1%-os pontosság) detektálására voltak alkalmasak. A szenzorokat a talajfelszín felett 15 cm-re állítottam be, egymástól 0,5 méteres közönként. A szenzorok korlátozott száma miatt csupán a szelvény 11–24. métere között végeztem méréseket, mivel ez a szakasz az előzetes elemzések alapján két ökotont is érintett, és a domborzata is változatos volt (déli

és északias domboldalt és buckaközt is tartalmazott). A mérések 24 órán keresztül, percenként történtek, így összesen 1440 hőmérsékleti és páratartalom-értéket kaptam szenzoroként. A méréseket egy kb. egy hetes szárazabb periódust követően, többnyire derült időben, mérsékelt légmozgás mellett végeztem.

A mikroklímamérések helyén (azaz a szelvény 11–24. métere között) 0,5 méterenként talajmintákat is vettem a talaj 20 centiméteres felső rétegéből egy hengeres talajfúró segítségével (mintánként kb. 260 cm<sup>3</sup>), a talajnedvesség meghatározása céljából. A mintákat a Szegedi Tudományegyetem Ökológiai Tanszékének talajtani laboratóriumában lemértem, majd két napon keresztül 60-70 °C-on szárítottam őket, hogy elveszítsék nedvességtartalmukat, de szervesanyag-tartalmuk ne oxidálódjon el jelentősen. Ezt követően lemértem a minták száraz tömegét, és a tömegcsökkenést az eredeti nedves tömeg százalékában adtam meg, vagyis a víztartalmat tömegszázalékosan kaptam meg.

Az eddigiek mellett még a szelvények mikrodomborzatának felmérése is megtörtént egy MOM Ni-C4 típusú teodolit segítségével (0,5 cm-es pontosság).

### Turjánvidék

Összesen 13 db, 1 m széles és 40 m hosszú, állandó szelvényt jelöltem ki, melyek vízborításnak soha ki nem tett sztyeppi foltokból indultak, és egy szomszédos, rendszeresen előntött foltban értek véget. A 4. ábra egy tipikus élőhelymátrixban elhelyezett szelvény (1-es szelvény) pozícióját mutatja be. A szelvények úgy voltak elhelyezve, hogy a két folt közötti, vizuálisan megítélt vegetációs átmenet nagyjából a szelvény felénél legyen. Az 1 m széles szelvényeket 0,5×0,5 m nagyságú, egymással érintkező kvadrátok alkotta rácsokra bontottam, mely minden szelvény esetén 160 (2×80) kvadrátot eredményezett. A homokhátságinnál nagyobb kvadrátméretet a gyepalkotó fajok jelentősen nagyobb mérete indokolta. A felmérések során minden kvadrátban az ott előforduló edényes növényfajok jelenlét/hiány adatait vettem fel. Az előforduló fajok listáját a Melléklet M2. táblázata tartalmazza. Kriptogámokkal ebben a vizsgálatban nem foglalkoztam, mivel lényegesen kisebb volt a közösségek alkotásában való részesedésük, és határozási nehézségek is felmerültek. Az egymással párhuzamos két kvadrátsor egymás melletti kvadrátjainak adatait összevontam, így a szelvények minden 0,5×1 m-es szakaszán a növényfajok 0–2-ig terjedő abundanciáértékkel rendelkezhetnek. A felméréseket 2013, 2014 és 2015 májusa vége és júniusa vége között végeztem.

A szelvények mikrotopográfiai viszonyait szintén MOM Ni-C4 típusú teodolit segítségével, 0,5 cm pontossággal térképeztem fel. A szelvények mentén 2 méterenként (a

vizuálisan megítélt folthatár közelében 1 méterenként) talajmintákat is gyűjtöttem egy hengeres talajfúró segítségével. A mintákból a talaj szervesanyag-tartalmát határoztam meg, mely paraméter a vegetáció és a hidrológiai viszonyok hosszú távú kölcsönhatásáról szolgáltat információkat (Bot és Benites 2005). A mintákat a talaj felső 15 cm-es rétegéből vettem (mintánként kb. 200 cm<sup>3</sup>), mivel a rizoszféra láthatóan csak ebben a rétegvastagságban volt jelentős, továbbá a mélyebb rétegekben, a régióra jellemző módon (Pécsi et al. 2014), több helyen jelentős mennyiségű réti mészkő törmelék volt megfigyelhető, mely a mérés során zavaró holtterként jelentkezett volna.



**4. ábra** A Turjánvidék középső részének tipikus tájszerkezete, mely lápok (barnásszürke mátrix) és beléjük ágyazódott sztyeppfoltok (zöldesszürke foltok) mozaikjából épül fel. A piros vonal az 1. szelvény pozícióját jelöli (É46°47'42'' K19°16'07''). A felvételt QGIS segítségével GoogleEarth térképből exportáltam.

A szervesanyag meghatározását izzítási veszteség módszerével végeztem a Szegedi Tudományegyetem Ásványtani, Geokémiai és Kőzettani Tanszékén. Heiri et al. (2001)

protokollját követve a mintákat először légszárazra szárítottam 24 órás, 80 °C-os előkezeléssel, majd azokat a nagyobb törmelékeket, amelyek láthatóan nem a talaj részét képezték (pl. gyökérdarabok, nagyobb csigaházak) eltávolítottam. Ezután a mintákat Retsch PM 200 korundmalommal elhomogenizáltam. Az egyes mintákból kapott por kb. 10 g-os mennyiségeit 30 percre 105 °C-ra hevítettem egy Nabartherm B180 izzítókemencében, hogy a maradék nedvesség is elpárologjon, majd a megmaradt anyag tömegét lemértem. Ezt követően a mintákat 3 órán keresztül 550 °C-on izzítottam, hogy kiégjen belőlük minden szerves szénvegyület. A kapott hamu tömegét lemértem, és az izzítás előtti tömeghez viszonyított különbséget százalékban adtam meg. Ez jelentette a minták szervesanyag-tartalmát.

A mintaterület vízállapotának monitorozása céljából egy talajvízszintmérő állomást alakítottam ki egy mély fekvésű nádas-fűzes foltban, mely nagyjából a mintaterület közepén helyezkedett el (É46°49'06'' K19°16'37''). A mérő egy 1 méter mélységig a talajba fűrt csőből állt, mely kb. 40 cm-rel emelkedett a talaj szintje fölé. A talajvíz szintjét 2013 januárjától 2015 májusáig kéthavonta olvastam le. Emellett a terület 2012 júniusa és 2015 májusa közötti csapadékadait az Időkép ([www.idokep.hu](http://www.idokep.hu)) meteorológiai portál egy közeli (Soltszentimre település, Bikatorok állomás, átlagosan néhány km-re a szelvényektől) mérőállomásának adatai alapján állítottam össze.

### **2.3. Adatfeldolgozás**

Az ökotonok objektív azonosítására mindkét vizsgálat esetén az osztott mozgóablakos módszert (split moving window, SMW) alkalmaztam, így ennek ismertetését összevonva teszem meg.

Az SMW módszerrel a vegetáció szerkezetváltozási ütemének térben explicit profilját lehet előállítani egy dimenzióban (Ludwig és Cornelius 1987), mely ebben az esetben a gradiens orientált szelvények hosszanti dimenziója. Az elemzés során a szelvényre ablakokat kell helyezni, és ezek két fele között egy különbözőségi értéket kell számítani. Ezt követően az ablakot a szelvény mentén végig kell csúsztatni, és ezáltal minden ablak felezőpontjához egy ilyen érték rendelhető. Az ablakméret nagysága változtatható. A legkisebb ablakméret a szelvény felmérésének szemcseméretétől függ, így a homokhátsági szelvények esetén a legkisebb ablak 0,5 m-es volt, azaz a félablak mérete 0,25 m, mely által a szelvény minden 0,25 méteréhez lehetett rendelni egy disszimilitási értéket. A Turjánvidék esetén a legkisebb ablak 1 m-es volt, a legkisebb félablak tehát 0,5

m-es. A nagyobb ablakméretek a legkisebb ablakméret többszörözésével állíthatók elő. Az elemzésekben a változók a fajok abundanciáértékei voltak, távolságfüggvényként pedig a négyzetes euklideszi távolságot (squared Euclidean distance, SED) alkalmaztam, mivel korábbi publikációkban igazolták, hogy ez az index nagy hatékonysággal alkalmazható vegetációs határok kimutatására (Wierenga et al. 1987, Erdős et al. 2014).

Annak eldöntésére, hogy az SMW profilban egy-egy SED csúcsot egy folt belsejének kisebb, véletlenszerű heterogenitása okoz-e, vagy valóban egy éles ökoton van jelen, mely a foltot két kisebb, diszkrét foltra tagolja, illetve hogy két már felismert folt között folytonos átmenet van-e, vagy éles ökoton, Monte-Carlo randomizációs módszert lehet alkalmazni. A randomizációt több módon lehet elvégezni, lehet pl. teljes randomizációt végezni az adattáblázaton, de lehet bizonyos korlátozásokkal is élni. Ilyen a fajok belső abundanciamintázatának megtartása, de azok egymáshoz képest végzett random eltolása (5. ábra). Ennek során csupán a fajok abundanciamintázatának összerendezettsége vesz el, mely nélkül a vegetációs határok nem is jöhetnek létre. Az ilyen, korlátozott randomizációk stabilabb és megbízhatóbb eredményekkel szolgálnak (pl. ablakméret szempontjából), mint az egyéb típusok (Fortin et al. 1996, Körmöczi et al. 2016), így a jelen vizsgálatban is ezt alkalmaztam. Ezer randomizációs ciklust követően az eredeti (nem randomizált) SED értékeket Z-transzformáltam. A Z-transzformáció során az egyes valós SED értékekből ki kell vonni az összes rendelkezésre álló SED átlagát (azaz az 1000 ciklus randomizációval kapottakét és a valós értékek összesített átlagát), majd a különbséget el kell osztani az összes rendelkezésre álló SED szórásával, ahogyan ezt az alábbi képlet is mutatja:

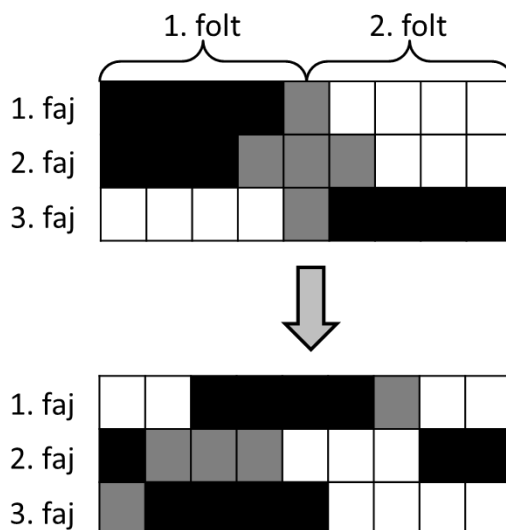
$$Z_i = \frac{SED_i - SED_v}{SD_v}, \text{ ahol}$$

$Z_i$  az  $i$ . ablak felezőpontjához számított Z-érték,  $SED_i$  az  $i$ . ablak felezőpontjához számított négyzetes euklideszi távolság,  $SED_v$  a várható SED érték, mely az 1000 randomizált SED és a valós érték átlaga és  $SD_v$  ugyan ezeknek a SED értékeknek a szórása azaz a várható szórás.

A kapott Z-értékek nem követnek pontosan normál eloszlást, de közelítik azt, így számos publikációban az 1,65-nél nagyobb Z-értékű csúcsokat tekintik szignifikáns ökotonoknak (vö: Henneberg et al. 2005, Boughton et al. 2006). Jelen disszertációban is ezt az értéket veszem alapul a szignifikáns csúcsok elkülönítésénél.

A megfelelő ablakméret kiválasztása az SMW elemzés egy sarkalatos pontja (Choesin és Boerner 2002). Előzetes tájékozódás céljából mindkét adatsor esetén

kiszámítottam az első húsz ablakméretre az SMW profilokat (a szelvények mentén az egyes ablakfelező pontokhoz rendelhető Z-értékeket), azaz a homokhátság esetén a 0,5-től 10 méterig (0,25–5 méteres félablakok), a Turjánvidéken pedig az 1-től 20 méterig (0,5–10 méteres félablakok) terjedőeket. Nagyobb ablakméretekkel nem volt érdemes próbálkozni, mivel akkor a szelvények széléhez közelebb eső ökotonokat már nem lehetett volna kimutatni, illetve a homokhátsági hosszú szelvény mentén tapasztalt foltméretek sem tették ezt lehetővé.



**5. ábra.** A random eltolásos randomizáció sémája egy rövid, 9 mintavételi egységet tartalmazó, 3 fajos szelvényen bemutatva. A színek erőssége a fajok abundanciáját jelzi az adott kvadrátban. Az első faj abundanciámintázata két kvadráttal lett eltolva jobbra, a másodiké héttel (a túllógó szakasz átkerült a szelvény túloldalára), a harmadiké pedig 5-tel, mely által az egész átkerült a szelvény másik végébe. A két foltot elkülönítő vegetációs mintázata ez által eltűnt, de a fajok belső abundanciámintázata nagyrészt megmaradt.

Ahogy az irodalmi adatok alapján várható volt (vö: Brunt és Conley 1990, Boughton et al. 2006), kis ablakméretek esetén értékelhetetlen zajt tapasztaltam. Az ablakméret növelésével a zaj szintje mindkét adatsor esetén nagyjából a negyedik ablakméretnél (2 m a homokhátság esetén és 4 m a turjánvidék esetén) kezdett el jelentősebb mértékben csökkenni, illetve jelentek meg szoliter csúcsok. A homokhátságon az ablakméret további növelésével egyes csúcsok eltűntek, míg mások megmaradtak, vagy akár nőttek is. Erdős et al. (2013) SMW szimulációi alapján az átmeneti csúcsok kis léptékű határokat jeleznek, melyet a jelen vizsgálatban csupán folton belüli heterogenitásnak tekintettem, és nem foglalkoztam velük a továbbiakban. Azokat a szignifikáns csúcsokat fogadtam el ökotonként, melyek az ablakméretek szélesebb tartományában is megmaradtak. E csúcsok pozíciója az ablakméret növelésével kicsit

ingadozott (de eltűnni már egy sem tűnt el, s egy sem jelent meg újonnan), melyet a zaj hatásának további csökkenéseként értékeltem. Így a legnagyobb ablakméretet (10 m, 5 méteres félablakokkal) választottam a további elemzésekhez.

A turjánvidéki szelvények foltjainak belső heterogenitása feltehetően kisebb volt, ezért itt átmeneti csúcsok ritkábban jelentkeztek, viszont több kettős csúcs is megjelent, melyek a 9 méteres ablakmérettől kezdve folyamatosan összeolvadtak. Ez nehezítette volna az SMW profilok kitüntetett értékeinek leolvasását (csúcsok helye és magassága), így a 8 méteres ablakot (azaz 4 méteres félablakot) választottam a további elemzésekhez. Amennyiben valamelyik vizsgálati évben sikerült kimutatni egy szignifikáns ökotont egy szelvény mentén, akkor a neki megfelelő Z-érték-csúcsot felkerestem minden további év SMW profiljában is, függetlenül attól, hogy akkor szignifikáns volt-e vagy sem, és felhasználtam az elemzésekhez, hogy megismerjem az adott ökoton sorsát/történetét.

Az ökotonok pozíciójának jellemzésére az ökotont jelző Z-érték-csúcs helyét használtam (a továbbiakban az 'ökotonok pozíciója'-ként említem), tudván természetesen, hogy maga az ökoton a szelvény mentén egy szakasz, és nem egy pont. Mindazonáltal ez az a pont, ahol a legintenzívebb kompozíciós váltás jellemző az ökotonon belül (legyen az akármilyen széles), így az ökoton centrumaként fogható fel, mely pozíció feltehetően megbízható információként szolgál az ökoton szelvény menti elhelyezkedéséről. A kettős csúcsok esetén azok pozícióját átlagoltam. Az ökotonoknál tapasztalható kompozíciós kontrasztot az ökotont jelző csúcs magasságával (Z-értékével) jellemeztem, kettős csúcsok esetén itt is átlagoltam. A további elemzések a két vizsgálatban jelentősen eltérnek, így külön tárgyalom őket.

### Duna–Tisza közti homokhátság

Miután azonosítottam az ökotonok pozícióját és kontrasztját az egyes években, többszörös lineáris regresszióval (stepwise szelekció mellett) megvizsgáltam ezek tendenciáit. Magyarázó változóként az éves csapadékösszegeket (az adott év felmérését megelőző 12 hónap csapadékösszege, lásd 3. ábra), a felmérés előtti 3 hónap (március, április és május) csapadékösszegét, és az éveket használtam. A két fajta csapadékösszeg hivatott az esetleges fluktuációkra magyarázatul szolgálni. A három hónapos szakasz azért került bele pluszban, mert lehetséges, hogy ennek a szakasznak meghatározóbb szerepe van, mint az előző kalendáriumi év hónapjainak. Az évek múlása a talajvíz elvesztésétől számított idő direkcionális hatásának kimutatására szolgált. A három prediktor között sem a 15 évig vizsgált hosszú, sem pedig a kevesebb megfigyeléssel rendelkező rövid szelvény esetén

nem volt multikollinearitás. A variancia inflációs faktor az évekre, az éves csapadékösszegre és a három hónapos csapadékösszegre ilyen sorrendben 1,03, 1,05 és 1,06 volt a hosszú és 1,44, 2,22 és 1,86 a rövid szelvény esetén.

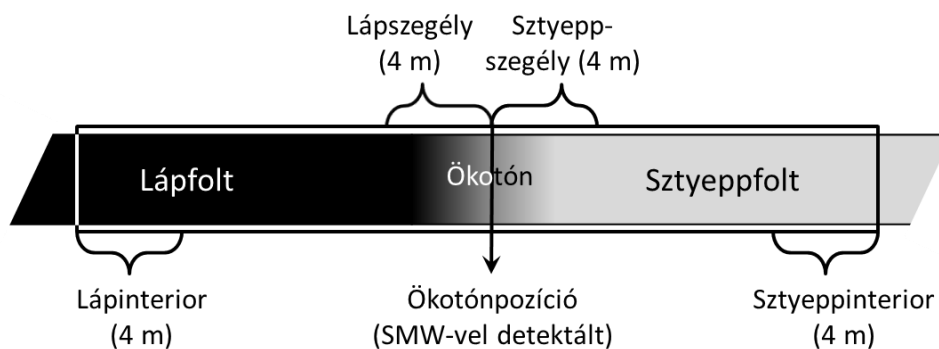
A tapasztalt jelenségek alaposabb háttérének megértéséhez az ökotonpozíciók két oldalán elhelyezkedő félablakok növényzetének részletesebb vizsgálatát is elvégeztem. Ehhez, ahelyett, hogy minden egyes faj változási trendjeit külön megvizsgáltam volna, Kirkman et al. (1998) és Cornelius et al. (1991) irányelvei alapján funkciós csoportokba soroltam azokat (lásd az M1. táblázatot a Mellékletben). Összesen hat csoportot különítettem el: xerofil évelők, mezofil évelők, xerofil nem efemer egyévesek (a továbbiakban csak xerofil egyévesek), mezofil nem efemer egyévesek (a továbbiakban csak mezofil egyévesek), efemerek és kriptogámok (mohák és zuzmók). A xerofil és mezofil fajok közötti elkülönítést a Borhidi-féle relatív nedvességigényre (WB érték) alapoztam (Borhidi 1995). E rendszer az Európa nagy részén elterjedten használt, Ellenberg-típusú relatív ökológiai indikátorrendszer (Ellenberg 1952, Ellenberg et al. 1992) magyarországi adaptációja. Minden egyes növényfajhoz rendeltek egy 1–12-ig terjedő, ordinális skálán értelmezett számértéket, attól függően, hogy milyen nedvességi állapotú élőhelyek növénye, azaz egyben milyen élőhelyet igényel, és jelenlétével milyen nedvességi állapotokat indikál. Minél nagyobb ez az érték, annál nagyobb a faj nedvességigénye, illetve az élőhely annál nedvesebb. A szelvényekben előforduló fajok többsége az 1-estől (extrém száraz élőhelyek növényei) 5-ös (félüde termőhelyek növényei) értékű WB kategóriák közé tartozott. A jelen vizsgálatban az 1-es és 2-es WB értékű fajokat tekintettem xerofilnak, míg az e felettieket mezofilnak. Efemereknek azon egyéveseket tekintettem, melyek jellemzően kistermetűek, kora tavasszal nyílnak, nyárra elpusztulnak és nyár közepére többnyire nem is láthatók már elszáradt állapotban sem. Az efemerek és kriptogámok jelen vizsgálatban releváns tulajdonsága azonos (nyílt homokfelszíneket igényelnek és indikálnak), így végül összevonva kezeltem őket az elemzések során, mely által végül öt csoport maradt. E csoportokhoz tartozó értékeket lineáris regressziókkal vizsgáltam mindegyik ökotonpozíció két oldalán lévő félablakokban külön-külön (50 db lineáris regresszió) és elvégeztem a regressziókat a két félablakban adódott előfordulási számok különbségeinek abszolút értékein is (25 db lineáris regresszió). Itt már csak az éveket használtam prediktorként, mivel a megelőző elemzésekből kiderült, hogy a kétféle csapadékösszeg kevésbé magyarázta az ökotónok paramétereinek variabilitását.



## Turjánvidék

A szelvények menti ökotonok pozíciójának és kontrasztjának meghatározása után, azok 2013-as és 2014-es, illetve 2014-es és 2015-ös évek között bekövetkező változásait egymintás tesztekkel vizsgáltam, melyek során a zérus változás volt a hipotetikus érték. Annak ellenőrzésére, hogy az ökotonparaméterek időbeli változásmintázatát valóban a vízállapot fluktuációi okozzák-e (vagy az esetleges szimmetria csak a véletlen műve), további elemzéseket végeztem a szelvények négy kitüntetett szakaszán. E szakaszokra a továbbiakban lápinterior, lápszegély, sztyeppszegély és sztyeppinterior nevekkel utalok.

Mivel nincs univerzális módszer a szegélyhatás mérésére, ezért az elemzésekhez egy gyakorlati szempontból praktikus megoldást választottam: Láp- és sztyeppszegélynek tekintettem az ökotonpozíció mellett elhelyezkedő két 4 méteres félablakot, láp- és sztyeppinteriornak pedig a szelvény két végpontjában (vagyis a láp és sztyepp belsejében) lévő egy-egy 4 méteres félablakot (6. ábra). Az így vizsgált szegélyszakaszokról nem állítható, hogy egybevágtak a valós szegéllyel, de egy igen jelentős részét vagy az egészét magukba foglalták. Hasonlóképpen, a foltinteriorok tekintett szakaszokról sem állítható, hogy semmi szegélyhatás nem ért el hozzájuk, de ha létezett is ilyen, az sokkal kisebb mértékű volt, mint a szegélyként kezelt szakaszokban.



**6. ábra** A turjánvidéki szelvények alaprajza és az elemzések során felhasznált szelvényszakaszok. A két szomszédos foltot, a lápfoltot és a sztyeppfoltot egy ökoton választja el, illetve köti össze. Az ökoton szélességének mérésére nem tettem kísérletet, pozícióját a legintenzívebb fajkicserélődéssel jellemezhető ponttal adtam meg (ez igaz a homokhátsági ökotonokra is). Az ökotonpozíció melletti 4 méteres szakaszokat kezeltem láp- és sztyeppszegélyként, míg a szelvények terminális 4 méteres szakaszaival jellemeztem a láp- és sztyeppfoltok belső, interior részét.

A négy kitüntetett szelvényszakaszban kiszámítottam a frekvenciával súlyozott átlagos WB értéket. Az egyes szakaszok WB átlagainak változását kevert lineáris modellek segítségével egymáshoz és egy hipotetikus nulla változáshoz hasonlítottam. Egy modellt

számítottam a 2013 és 2014 közötti változásra, és egy másikat a 2014 és 2015 közöttire. A modellek fix faktora a szelvényt szakasz (négy szint) volt, míg a helyszín (szelvény) random faktorként szerepelt.

Mivel a kapott modellek szerint a változások a lápszegély esetén kiemelkedően nagyok voltak, ezért megvizsgáltam, hogy a „láp-specialisták” visszahúzódása/felszaporodása vagy a „sztyepp-specialisták” felszaporodása/visszahúzódása áll-e a jelenség háttérben, vagy esetleg mind a két csoport egyaránt részt vesz a fluktuációkban. Láp-specialistának azokat a fajokat tekintettem, melyek WB értékei a szelvények mentén előforduló fajok WB értékeinek felső harmadába estek, míg a sztyepp-specialisták az alsó harmadból kerültek ki. Ezt a felosztást minden szelvényre külön-külön elvégeztem, így előfordult, hogy egy adott faj egy szárazabb szelvény mentén láp-specialistának adódott, de egy nedvesebb szelvény esetén nem feltétlenül került bele a felső harmadba (lásd az M2. táblázatot a Mellékletben). Az összehasonlítást a láp- és sztyepp-specialisták 2013 és 2014 közötti, illetve 2014 és 2015 közötti változásaira külön-külön, egymintás tesztekkel végeztem el, melyek során a hipotetikus érték nulla volt.

A mikrotopográfiai gradiens és a szervesanyag-tartalom gradiens mentén a legmeredekebb pontok meghatározásához először smooth spline-okat (interpoláción alapuló simított görbék) illesztettem az adatpontokra a felbontás növelése érdekében, majd kiszámítottam ezek első deriváltját 0,5 méterenként. Az abszolút értékben legnagyobb értékek jelezték a spline-ok szélső értékeit, azaz azon pontokat, ahol az adott környezeti paraméter szelvény menti változásának az üteme a legnagyobb volt. A továbbiakban ezekre a pozíciókra elevációs és talajhatárokként fogok utalni. Ez a számítási mód elvében azonos az SMW-vel, mivel a legnagyobb változási ütemmel jellemezhető pontot azonosítja a szelvények mentén. A különbség abban áll, hogy csak egy-egy változót vesz figyelembe (és így az eltolásos randomizációra sincs lehetőség), továbbá nem kap szerepet az ablakméret sem.

Az ökotonok pozíciója és a talaj-, illetve elevációs határok viszonyának értékelésére az átlagos ökotonpozíciók (a három év átlaga) és a határok közötti távolságok eloszlását teszteltem egyváltozós tesztekkel, hogy eltérnek-e 0 métertől.

Az adatok elemzése R környezetben történt (R Development Core Team 2008). Az egymintás összehasonlításokhoz vagy egymintás *t*-tesztet vagy pedig Wilcoxon-féle előjeles rangpróbát alkalmaztam, attól függően, hogy az adatok eltértek-e a normalitási feltételtől (QQ-plot segítségével vizuálisan ellenőrizve). A kevert modellekhez az *nlme* programcsomag *lme* függvényét használtam (Pinheiro et al. 2013). A páronkénti *post hoc*

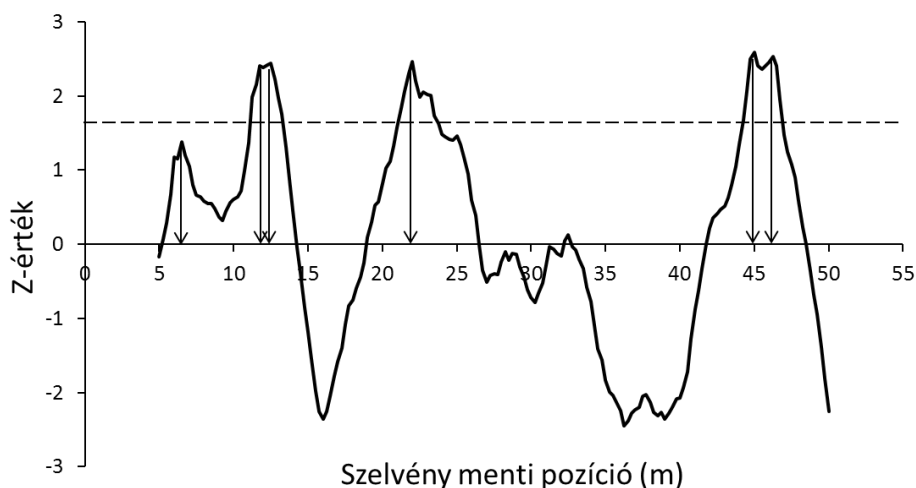
összehasonlításokhoz a 'relevel' függvényt alkalmaztam, a kapott  $p$ -értékeken pedig Holm-Bonferroni módszerrel korrekciót hajtottam végre. A spline-okat a 'smooth.spline' függvény segítségével állítottam elő. Az SMW elemzéseket a szabadon hozzáférhető BORD-ER szoftverrel hajtottam végre. Ez a program a szelvények mentén értelmezett, többváltozós adatállományok diszkontinuitásainak azonosítására lett kifejlesztve (Körmöczi és Varró 2015). A disszertációban említett növényfajok nevei Király (2009) nomenklatúráját követik, a szüntaxonokat pedig Borhidi és Sánta (1999) szerint használtam.

### 3. Eredmények

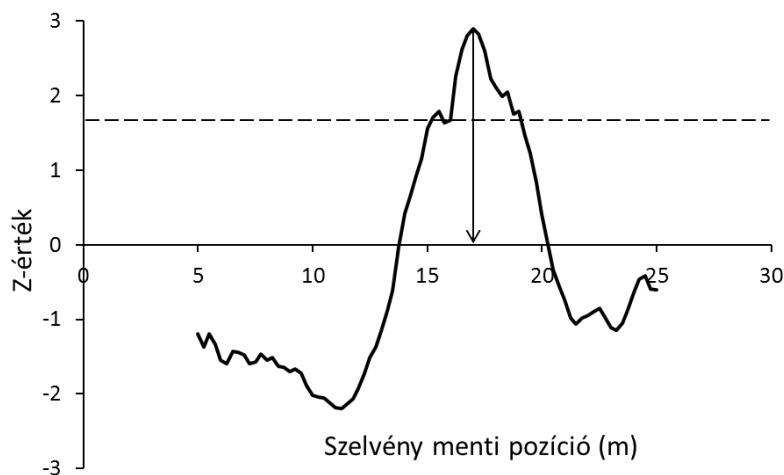
#### 3.1. Duna–Tisza közti homokhátság

##### 3.1.1. Detektált ökotonok és időbeli változásaik

Az SMW elemzések mindkét szelvény esetén detektáltak szignifikáns ökotonpozíciókat. Illusztráció céljából a hosszú szelvény 2005-ös SMW profilját (7. ábra) és a rövid szelvény 2009-es SMW profilját mutatom be (8. ábra).

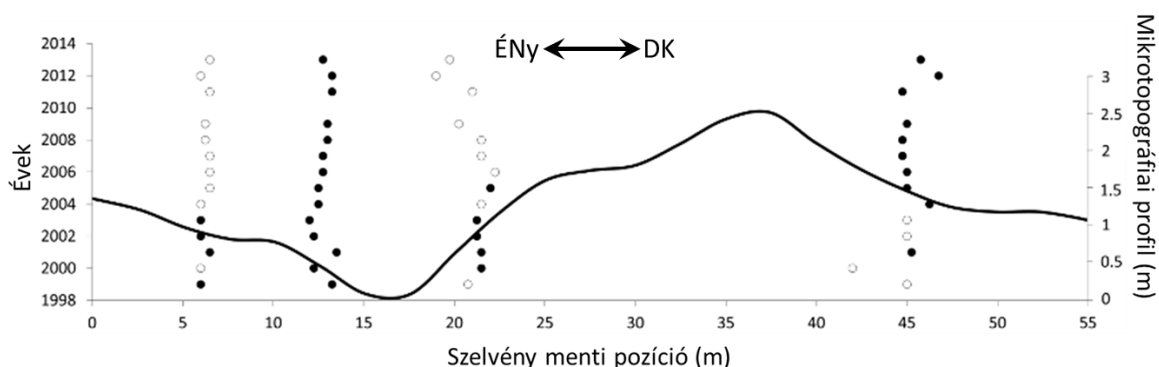


**7. ábra** A hosszú szelvény 2005-ös SMW profilja 5 méteres félablak mellett. A folytonos görbe a  $Z$ -értékeket mutatja a szelvény mentén, a szaggatott vonal az 1,65-ös ( $p=0,05$ ) szignifikanciaszintnek felel meg, a nyilak pedig a szignifikáns  $Z$ -érték-csúcsok helyét jelölik. Ebben az évben az első ökoton már eltűnő félben van, a neki megfelelő csúcs 1,65 alatti. A második, harmadik és negyedik ökotonok viszont magas csúcsokat adtak. A második és a negyedik enyhén hasadt, így a további számításokban e két-két csúcs átlaga szerepel, míg a harmadik ökotonnál unimodális a csúcs.



**8. ábra** A rövid szelvény 2009-es SMW profilja. A folytonos görbe a Z-értékeket mutatja a szelvény mentén, a szaggatott vonal az 1,65-ös szignifikanciaszintnek felel meg, a nyíl pedig a szignifikáns Z-érték-csúcs helyét jelöli. Ebben az évben, mint ahogyan a többi vizsgálati évben is, egy szignifikáns csúcs adódott.

A hosszú szelvény mentén összesen négy olyan pozíció volt, ahol legalább az egyik vizsgálati évben szignifikáns ökoton pozíciót sikerült kimutatni (9. ábra).



**9. ábra** A hosszú szelvény ökotonjainak pozíciói. A teli körök szignifikáns ökotonpozíciókat jelölnek, míg az üres karikák a nekik megfelelő, de nem szignifikáns Z-érték csúcsokat. A fekete vonal a szelvény mikrotográfiai profilját mutatja (nem méretarányos a szelvény hossz tengelyéhez képest).

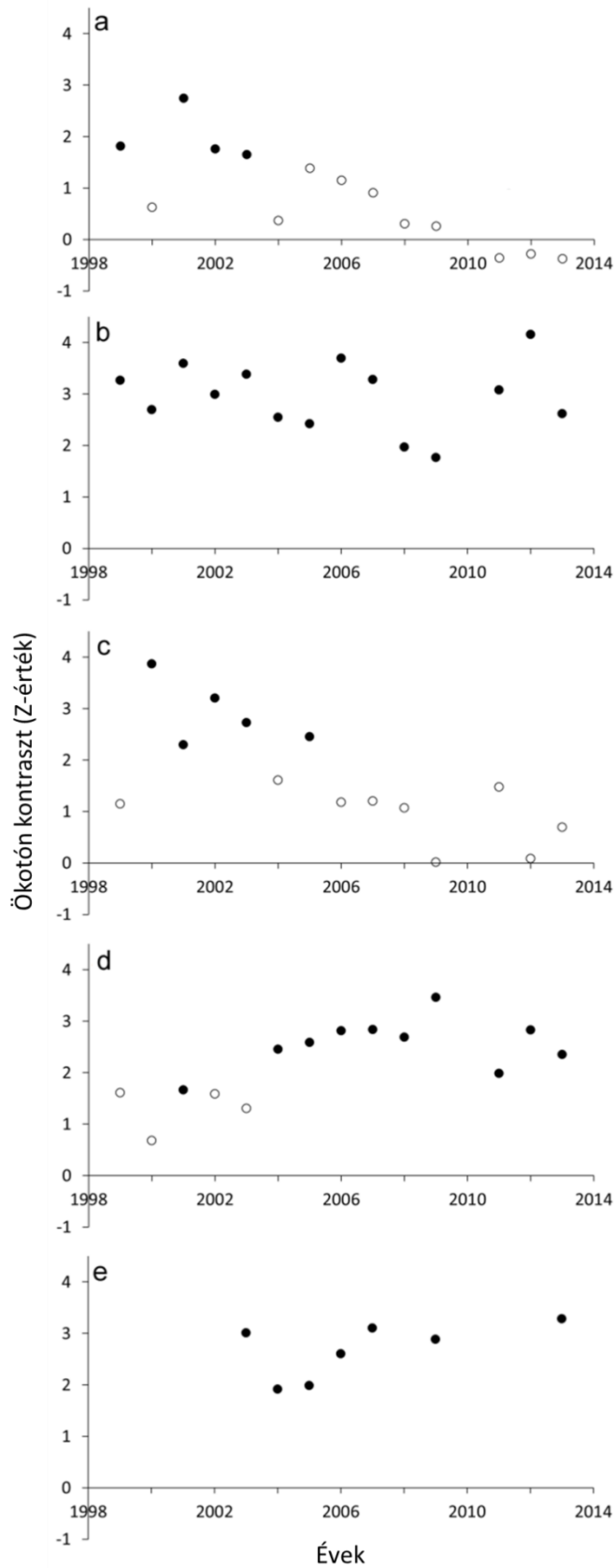
Az első ökoton egy lankás, déli kitérű lejtőn helyezkedett el a 6,0–6,5 méteres tartományban. Az itteni Z-érték-csúcsok csupán a vizsgálati periódus négy korai évében voltak szignifikánsak (1999, 2001, 2002 és 2003), azonban az ökotonnak megfelelő későbbi disszimilitási csúcsok továbbra is megtartották a pozíciójukat, a pozíciók szórása (SD) csupán 0,24 m volt. E pozíciók regressziós modelljének szelekciója során minden prediktor kiesett és üres modellt kaptam, azaz sem az évek múlásának, sem pedig a csapadékösszegeknek nem volt szignifikáns magyarázóereje a pozícióra. A Z-értékek

esetén azonban a legjobb modell szerint az éveknek és a 12 hónapos csapadékösszegnek is szignifikáns hatása volt ( $R^2=0,799$ ,  $F=26,76$ ,  $p<0,001$ ). Az összefüggés az évekkel negatív volt ( $B=-0,1611$  m/év,  $t=-6,179$ ,  $p<0,001$ ), jelezvén, hogy az ökotonpozíció két oldalán elhelyezkedő vegetáció különbsége a vizsgálat során fokozatosan eltűnt (10a. ábra). A 12 hónapos csapadékösszeg hatása pozitív volt ( $B=0,0030$ /mm,  $t=3,314$ ,  $p=0,007$ ), azaz az aktuálisan jobb vízellátás visszafogta a kontraszt csökkenését.

A második ökoton egy déli kitettséű, meredekebb lejtőn helyezkedett el a 12,0–13,5 méteres tartományban ( $SD=0,45$  m), és minden évben szignifikáns volt (10b. ábra). A többszörös lineáris regressziók szerint egyik vizsgált prediktornak sem volt szignifikáns hatása, azaz a pozícióra és a Z-értékre is üres modellt adott a program a szelekciót követően.

A harmadik ökoton egy északias lejtőn helyezkedett el a 19,0–22,25 méteres tartományban ( $SD=0,88$  m), és csak a vizsgálat első felében volt szignifikáns (2000–2003 és 2005). Az ezt követő időszakban a neki megfelelő Z-érték-csúcsok már alacsonyabbak voltak (azaz ez elsőhöz hasonlóan ez az ökoton is eltűnt), a pozíció szóródása nőtt, és némi lefelé tolódási tendenciát mutatott a buckaközi mélyedésbe (10c. ábra). A pozíciók és a Z-értékek regressziós modellében csak az évek múlása maradt bent ( $R^2=0,255$ ,  $F=5,442$ ,  $B=-0,109$  m/év,  $t=-2,33$ ,  $p=0,038$  a pozícióra és  $R^2=0,456$ ,  $F=11,88$ ,  $B=-0,177$ /év,  $t=-3,447$ ,  $p=0,005$  a Z-értékekre), melyek mindkét esetben negatív összefüggést mutattak a függő változójukkal, azaz a pozíció a szelvény kezdőpontja felé mozdult el (térszínt tekintve ez lefelé tolódást jelentett), a kontraszt pedig csökkent.

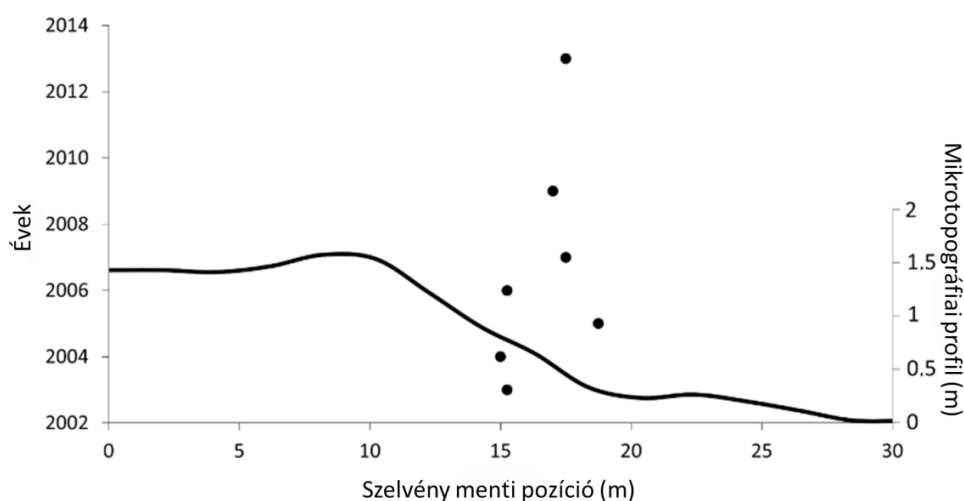
A negyedik ökoton, melynek pozíciója a 42,0–46,75 méteres tartományban szóródott ( $SD=1,05$  m), egy délies lejtő lábánál foglalt helyet, és az előző ökotonnal ellentétes trendet mutatott. Az első években (1999, 2000, 2002 és 2003) ezen a helyen az SMW csak szignifikanciaszint alatti Z-érték-csúcsokat mutatott, azonban a későbbi években stabilan megmaradó éles ökoton adódott (10d. ábra). A pozícióra vonatkozó regressziók nem adtak szignifikáns összefüggést egyik prediktorral sem, azonban a Z-értékek esetén az évek múlásának a hatása már szignifikánsnak bizonyult ( $R^2=0,396$ ,  $F=9,527$ ,  $B=0,112$ /év,  $t=3,087$ ,  $p=0,009$ ). Ez az összefüggés pozitívnak adódott, igazolván a kontraszt növekedését az évek során. A csapadékösszegeknek itt sem volt szignifikáns hatása.



**10. ábra** Az öt monitorozott ökoton kontrasztértéke (Z-értékek) az évek szerint. A teli körök a szignifikáns disszimilitási csúcsok Z-értékeit jelölik, az üres karikák a nekik megfelelő, de a szignifikancia szint alatti csúcsokhoz tartozókat. Az a–d diagramok a hosszú szelvény négy ökotonját ábrázolják, az e diagram a rövid szelvényét.

A rövid szelvény mentén csak egy szignifikáns ökotonpozíció adódott, mely a szelvény egyetlen komolyabb, délies kitétségű lejtőjének alsó térszínében, a 15,0–18,75 méteres tartományban ingadozott (SD=1,41 m) (11. ábra). Az egymásnak megfelelő disszimilitási csúcsok minden felmért év esetén szignifikánsnak bizonyultak (10e. ábra). A többszörös lineáris regressziós modellek szerint a pozícióra egyik prediktornak sem volt szignifikáns hatása, viszont a Z-értékekre kapott legjobb teljes modell annak ellenére, hogy nem volt szignifikáns ( $R^2=0,380$ ,  $F=2,838$ ,  $p=0,171$ ), két prediktort, az évek múlását ( $B=0,1453$  m/év,  $t=2,367$ ,  $p=0,077$ ) és a 12-hónapos csapadékösszeget megtartotta ( $B=-0,0039$  m/mm,  $t=-1,529$ ,  $p=0,201$ ), és ezek közül az előbbi marginálisan szignifikáns volt, azaz a kontraszt esetén növekvő trend volt valószínűsíthető az évek múlásával.

Az egyes regressziószámítások kiindulási modelljeinek összefoglalását (azaz a három prediktor és a teljes modellek szelekció előtti adatait) a Melléklet M3. táblázata tartalmazza.



**11. ábra** A rövid szelvény ökotonjának pozíciói. Az egymásnak megfelelő disszimilitási csúcsok minden vizsgálati évben a szignifikanciaszint felett voltak. A fekete vonal a szelvény mikrotográfiai profilját mutatja (nem méretarányos a szelvény hossz tengelyéhez képest).

### 3.1.2. Funkcionális csoportok szerinti összehasonlítások

A funkcionális csoportok ökotonok melletti félablakokban tapasztalt mennyiségeire számolt regressziók adatai és teszteredményei az 1. táblázatban vannak összefoglalva, míg egyes kitüntetett évek abszolút előfordulási számai, melyek többnyire jól mutatják a tényleges mennyiségi viszonyokat, a Melléklet M4. táblázatában található.

Az első ökoton esetén az efemerek és kriptogámok mennyisége magasabb volt az első félablakban mint a másodikban. A másodikban a mennyiségük szignifikánsan nőtt, mely által a különbségük szignifikánsan csökkent. A mezofil egyévesek alkották a legritkább csoportot, kezdetben valamivel több előfordulással a második ablakfélben. Mennyiségük az első félben csökkent, a másodikban nem mutatott szignifikáns változást, mely következtében a különbség nőtt. A mezofil évelők egy gyakori csoport volt a második ablakfélben, míg az elsőben ritka volt. Mindkét félablakban csökkent a mennyiségük, de a másodikban jóval intenzívebben, így a különbségük is csökkent. A xerofil egyévesek mennyisége magas volt már kezdetben is az első félablakban, de az évek során marginálisan szignifikáns további növekedést mutatottak, míg a második félablakban, ahol kezdetben egy ritkább csoport volt, a vizsgálat végére szignifikánsan felszaporodtak. A különbségük nem mutatott változást. A xerofil évelők egy gyakori csoport volt mindkét ablakfélben az egész vizsgálat alatt, mennyiségükben és arányukban nem tudtam szignifikáns változást detektálni.

A második ökoton esetén az efemerek gyakoribbak voltak az első félablakban, és mennyiségük tovább nőtt, azonban a különbség változása nem volt szignifikáns, csak marginálisan. A mezofil egyévesek az első félablakban voltak a jellemzőbbek, a második félablakban marginális csökkenést mutattak, míg az elsőben nem volt változás. A különbségük nem mutatott detektálható változást. A mezofil évelők voltak magasan a leggyakoribb csoport mindkét ablakfélben; mennyiségük drasztikusan visszaesett az évek során, miközben a különbségük nem változott. A xerofil egyévesek elenyésző mennyiségben vettek részt a félablakok növényzetének alkotásában (az első félablakban valamivel elterjedtebbek voltak) és nem mutattak semmilyen szignifikáns változást. A xerofil évelők mennyisége az első ablakban nőtt, melynek következtében a különbség szignifikánsan nőtt.

A harmadik ökoton esetén az első félablakban minimális mennyiségben voltak jelen efemerek és kriptogámok, míg a másodikban valamivel több volt, és marginálisan szignifikáns növekvő volt a mennyiségük, azonban a különbségben nem tükröződött ez a változás. A mezofil egyévesek mindkét félablakban csökkentek, s eközben a különbségük nem változott. A mezofil évelők az első félablakban messze a legjellemzőbb csoportot alkották, de mennyiségük drasztikusan csökkent, mely által szignifikánsan csökkent a különbség a két félablak között. A xerofil egyévesek egyik félablakban sem voltak jellemzőek, mennyiségükben változást nem tapasztaltam. A xerofil pionírok mindkét



félablakban gyakoribbá váltak a vizsgálat során, viszont a különbségük eközben nem változott.

A negyedik ökoton esetén az efemerek és kriptogámok az első ablakfélben felszaporodtak, miközben a másodikban nem történt változás, s így a különbségük nőtt. A mezofil évelők esetén semmilyen változás nem volt tapasztalható. A mezofil évelők ezzel szemben marginálisan szignifikáns csökkenést mutattak az első félablakban, míg a másodikban nem sikerült változást kimutatni. A különbségük ennek megfelelően marginális szignifikáns növekedést mutatott. A xerofil egyévesek mennyiségi adataiban nem sikerült változást kimutatni. A xerofil évelők viszont jelentős mértékű növekedést mutattak mindkét félablakban, melynek során a különbségük állandó maradt.

Az ötödik ökotonnak, azaz a rövid szelvény ökotonjának az első félablakában az efemerek és kriptogámok szignifikáns növekedése volt tapasztalható, melyet a másodikban nem kísért hasonló változás, így a különbségük növekedett. Mezofil egyévesek kevésbé voltak jellemzőek a két félablakra; értékeik nem változtak az évek során. A mezofil évelők viszont egy igen gyakori csoport volt, melyek mennyisége a második félablakban marginálisan csökkent, a különbségben pedig szignifikáns csökkenés adódott. Xerofil egyévesek gyakorlatilag nem fordultak elő ezekben a félablakokban. A xerofil évelők jóval elterjedtebbek voltak; az első félablakban nőtt a mennyiségük, a másodikban viszont nem sikerült változást kimutatni, mely igaz volt a különbségre is.

**1. Táblázat** Az 5 ökotonpozícióval szomszédos 4 méteres szakaszokban előforduló funkciók csoportokhoz tartozó növényfajok összesített frekvenciaértékein és ezek különbségein számított regressziós modellek eredményei. EF: efemer, MA: mezofil egyéves, MP: mezofil évelő, XA: xerofil egyéves, XP: xerofil évelő. Az 1-es és 2-es szám az ökoton előtti és utáni szakaszokra utal, míg a „d” ezek különbségeire (a legkisebb különbségértékre történt standardizálás mellett), \* $p < 0,05$ ;  $0,10 > (*)p > 0,05$ .

	$B$ (év <sup>-1</sup> )	$R^2$	$t$	$p$
<b>1. ÖKOTON</b>				
EF1	3,903	0,073	0,974	0,350
EF2	10,34	0,387	2,749	*0,018
dEF	-5,572	0,582	-4,091	*0,002
MA1	-3,767	0,489	-3,388	*0,005
MA2	0,377	0,069	0,398	0,698
dMA	4,144	0,833	7,735	*<0,001
MP1	-4,195	0,299	-2,264	*0,043
MP2	-9,296	0,630	-4,517	*<0,001
dMP	-5,101	0,485	-3,364	*0,006
XA1	4,464	0,279	2,155	(*)0,052
XA2	6,035	0,460	3,200	*0,008
dXA	-1,571	0,058	-0,858	0,408
XP1	-1,698	0,115	-1,248	0,436
XP2	-2,278	0,090	-1,088	0,298
dXP	-0,090	0,001	-0,045	0,965
<b>2. ÖKOTON</b>				
EF1	8,495	0,350	2,542	*0,025
EF2	3,747	0,158	1,503	0,159
dEF	4,748	0,237	1,931	(*)0,078
MA1	0,738	0,046	0,763	0,460
MA2	-2,559	0,267	-2,088	(*)0,059
dMA	-0,221	0,005	-0,242	0,913
MP1	-7,490	0,468	-3,248	*0,007
MP2	-5,336	0,441	-3,079	*0,010
dMP	2,154	0,068	0,935	0,368
XA1	1,355	0,060	0,875	0,399
XA2	-0,450	0,047	-0,769	0,457
dXA	1,805	0,092	1,102	0,292
XP1	-2,029	0,145	-1,425	0,180
XP2	10,79	0,727	5,648	*<0,001
dXP	4,870	0,296	2,246	*0,044
<b>3. ÖKOTON</b>				
EF1	1,907	0,078	0,699	0,498
EF2	6,486	0,229	1,886	(*)0,084
dEF	4,579	0,185	1,651	0,125
MA1	-3,364	0,364	-2,623	*0,022
MA2	-2,149	0,468	-3,248	*0,007
dMA	0,714	0,082	1,032	0,322
MP1	-6,678	0,428	-2,994	*0,011
MP2	2,832	0,068	0,936	0,368
dMP	-9,515	0,626	-4,480	*<0,001
XA1	-0,835	0,157	-1,496	0,161
XA2	1,279	0,024	0,543	0,597
dXA	2,114	0,067	0,927	0,372
XP1	9,621	0,560	3,912	*0,002
XP2	4,838	0,317	2,359	*0,036
dXP	2,053	0,149	1,450	0,173

### 1. Táblázat (folyt.)

	<i>B</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>	<i>t</i>	<i>p</i>
<b>4. ÖKOTON</b>				
EF1	8,958	0,330	2,433	*0,032
EF2	0,475	-0,082	0,124	0,903
dEF	7,789	0,747	5,954	*<0,001
MA1	-0,537	0,0256	-0,562	0,584
MA2	0,420	0,057	0,847	0,413
dMA	0,957	0,097	1,134	0,279
MP1	-2,697	0,272	-2,116	(*)0,057
MP2	2,478	0,053	0,818	0,429
dMP	5,175	0,267	2,092	(*)0,058
XA1	-1,646	0,026	-0,569	0,580
XA2	-0,245	0,001	-0,127	0,901
dXA	-1,401	0,056	-0,845	0,451
XP1	6,302	0,595	4,196	*0,001
XP2	3,724	0,367	2,638	*0,022
dXP	-1,349	0,175	-1,597	0,136
<b>5. ÖKOTON</b>				
EF1	15,53	0,857	5,463	*0,003
EF2	5,457	0,231	1,225	0,275
dEF	10,07	0,833	4,991	*0,004
MA1	-1,298	0,310	-1,498	0,194
MA2	-0,144	0,001	-0,076	0,942
dMA	-1,097	0,072	-0,625	0,560
MP1	-8,673	0,138	-0,894	0,412
MP2	-24,93	0,552	-2,480	(*)0,056
dMP	-16,26	0,792	-4,369	*0,007
XA1	1,829	0,065	0,589	0,581
XA2	-0,607	0,443	-1,995	0,103
dXA	2,436	0,125	0,845	0,437
XP1	8,835	0,675	3,225	*0,023
XP2	-3,416	0,2533	-1,302	0,250
dXP	-7,000	0,329	1,566	0,178

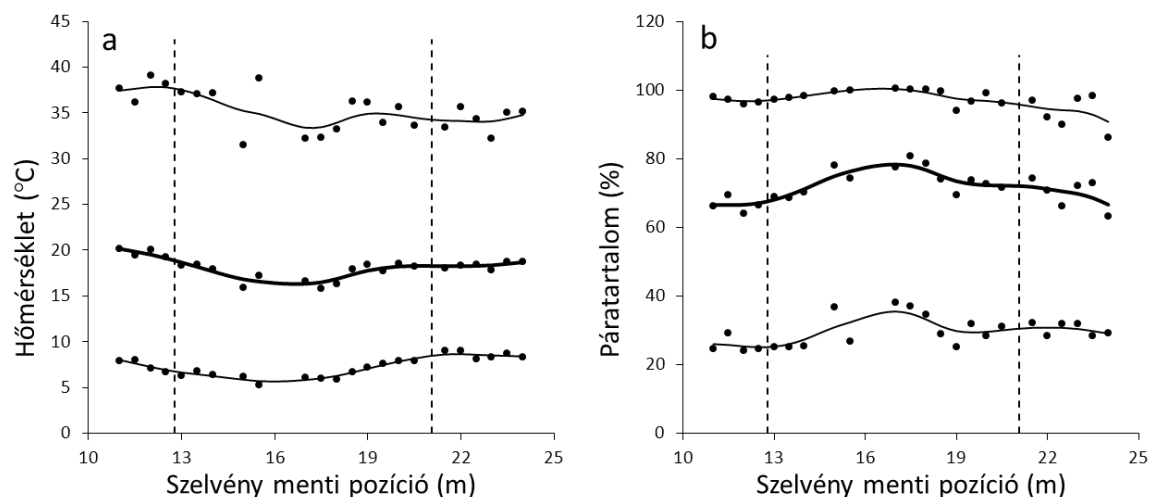
### 3.1.3. Mikroklimatikus viszonyok

A hosszú szelvény mikroklimatikus szempontból vizsgált szakasza átfedett a második és a harmadik ökotonnal, és viszonylag jól körülírható trendeket mutatott (12a. ábra). A szakasz átlaghőmérséklete 16 és 20 °C között mozgott. A minimum, mely az éjszakai órákban jelentkezett, ennél kb. 12 °C-kal alacsonyabb volt. A koradélutáni órákban jelentkező maximum hőmérsékletek 30 és 39 °C közé estek. Az átlaghőmérséklet értékei a délies kitétségű lejtőn a buckaköz irányába haladva folyamatos csökkenést mutattak, és a buckaközben érték el a legalacsonyabb értéket. A buckaközből az északias kitétségű oldalon felfelé haladva az átlaghőmérsékletek kissé emelkedtek, majd egy közel konstans, de a délies oldalnál alacsonyabb értékre álltak be. A nagyobb szóródás ellenére hasonló trendek figyelhetők meg a maximumértékek esetében is, míg a minimumértékek esetén a

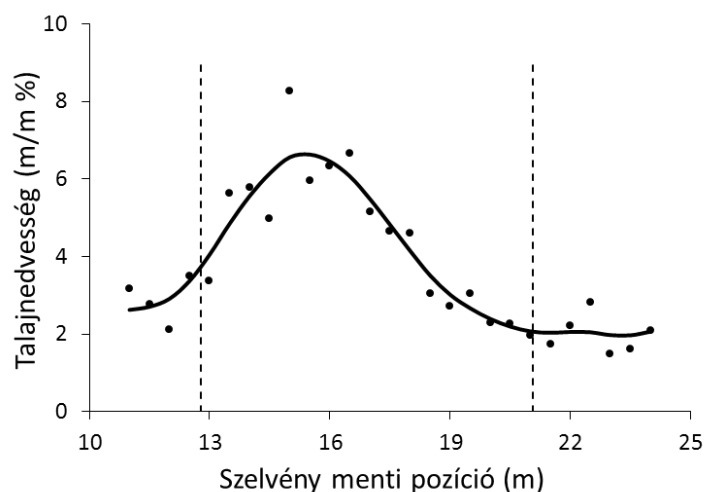
két lejtő között nem jelentkezett különbség. Azon a ponton, ahol a második ökoton átlagos pozíciója található (12,79 m), a hőmérsékleti adatoknak egy csökkenő trendet mutató része található. A harmadik ökotonnál nem lehetett hőmérsékleti grádiens kimutatni. Az emelkedő hőmérsékletű szakasz a lejtő egy alsóbb részén volt jellemző, hasonló helyen, mint a vizsgálati periódus utolsó éveiben már szignifikancia szint alá csökkent, de ennek az ökotonnak megfelelő Z-érték-csúcs.

A páratartalom a hőmérséklethez képest fordított irányú gradienseket mutatott a vizsgált szelvényszakasz mentén (12b. ábra). Ahol magasabb volt a hőmérséklet, a relatív páratartalom alacsonyabb volt és fordítva. Az átlagos páratartalom 60 és 80% között mozgott, míg a maximum értékek a buckaközben éjjel elérték a 100%-ot, azaz a mélyedésben egy vízgőzzel telített „légpocsolya” alakult ki, de a magasabb térszíneken is viszonylag magas páratartalom-értékek adódtak éjszaka. A minimum értékek koradélután jelentkeztek, és tipikusan 20 és 40% közé estek. A hőmérsékleti értékeknél tapasztaltakkal szemben a páratartalom átlagértékeinek növekvő gradiense a második ökoton pozíciójánál kezdődött, míg a minimumé a lejtő kissé lentebbi részén. A 3. ökoton pozíciójánál a páratartalom értékek már nem mutattak gradienset, a csökkenő tendenciájú szakasz a buckaköz mélyebb részénél ért véget, a már említett aktuális Z-érték-csúcs közelében. Megjegyzendő, hogy e kiegyenlített szakasz főleg a minimumértékekben kissé a délies lejtő értékei felett maradt.

A szelvény vizsgált szakaszának talaja igen száraz volt, a talajnedvesség értékei 2 és 6% között változtak, egyetlen kiugró értékkel a buckaközben (8,3%) (13. ábra). Az alacsony értékek ellenére jelentős gradiensek adódtak. A délies lejtőről a buckaközbe haladva egy intenzív emelkedés volt kimutatható, mely csökkenésbe váltott át a buckaköz túloldalán, az északi kitétség ellenére. A második ökoton nagyjából az emelkedő gradiens közepén helyezkedett el, míg a harmadik ökoton a gradiens lábánál.



**12. ábra** A hosszú szelvény 11. és 24. métere közötti, 24 órás hőmérsékleti (A) és páratartalom (B) adatok. A középső pontsorok és görbék az átlagos értéket mutatják, az alsók a minimumértéket, a felsők pedig a maximumértéket. Fekete pontok: mért adatok; folytonos vonalak: a mért értékekre fektetett smooth spline-ok a tendenciák jobb láthatósága érdekében; szaggatott vonalak: a szelvény mentén detektált 2. és 3. ökoton átlagos pozíciója, ebben a sorrendben.



**13. ábra** A hosszú szelvény 11. és 24. métere között mért talajnedvesség-értékek. Fekete pontok: mért adatok; folytonos vonal: a mért értékekre fektetett smooth spline a tendenciák jobb láthatósága érdekében; szaggatott vonalak: a szelvény mentén detektált 2. és 3. ökotonok, ebben a sorrendben.

## **3.2. Turjánvidék**

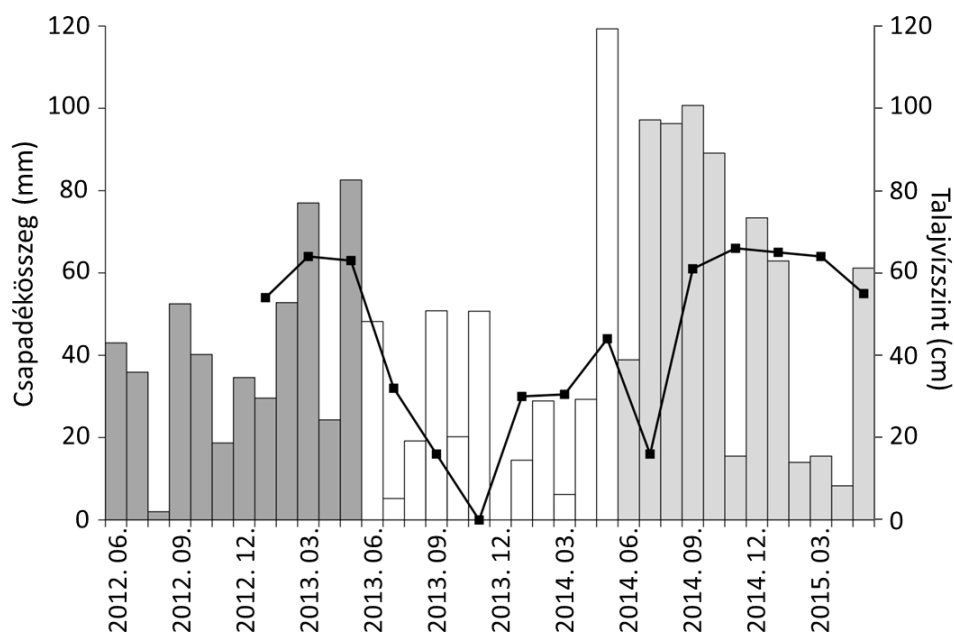
### **3.2.1. Vízügyviszonyok**

A felmérések előtti 12 hónapos periódusok (adott év előtti júniustól az év májusáig) csapadékösszegei szerint a 2013-as évhez tartozó 12-hónapos periódus átlagosnak tűnt (493 mm), a 2014-es viszont száraz volt (392 mm), a 2015-ös pedig nedvesebb (673 mm). 2013 februárjában és márciusában azonban igen nagy mennyiségű hó esett, mely olvadást követően tavasszal különösen nagy belvizeket okozott a Turjánvidéken, mely 2014-ben nem volt jellemző, így a 2013-as évet inkább nedves évnak tekintettem.

A mért talajvízszintek követték ezeket az évek közötti különbségeket. A talajvízszint igen magas volt a 2013-as év vegetációs időszakának kezdetén, majd a nyári hónapok során erősen lecsökkent és 2013 novemberére 65 centiméterrel a tavaszi szint alá süllyedt. Ennek következtében 2014 márciusában 35 centiméterrel a 2013. márciusi érték alatt maradt a vízszint. Júniusban és júliusban egy átmeneti csökkenést tapasztaltam, de a 2014-es év második felének intenzív esőzései nyomán a 2013-as év kora tavaszi, igen magas szintjére állt vissza a talajvízszint, mely szintet 2015 tavaszáig meg is tartotta (14. ábra). Az adatokkal alátámasztott általános vízállapotoknak megfelelően 2013-ban és 2015-ben kiterjedt vízborítással találkoztam a felmérések során a szelvények alsó szakaszain, míg 2014-ben egyedül a 3. szelvény legmélyebb részén volt némi sekély vízállás.

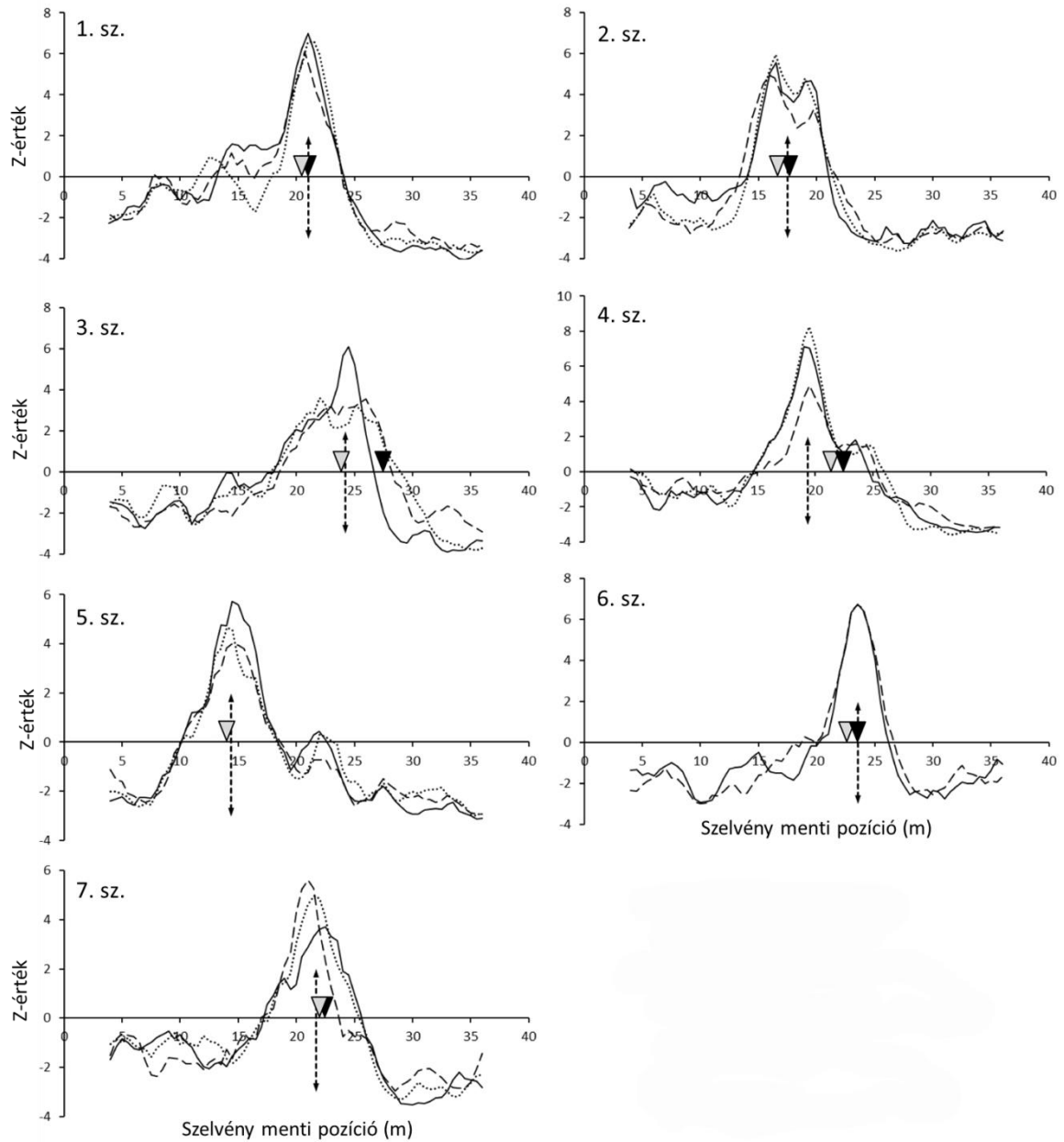
### **3.2.2. Ökotonok**

Mind a 13 szelvény mentén sikerült szignifikáns ökotonokat azonosítani. Ezek keskeny, unimodális csúcsokként jelentek meg az 1., 4–9. és 11. szelvényen, illetve unimodális, de felhasadozó csúcsokként a 2., 3. és 12. szelvényenél. A 10. és 13. szelvény esetén az ökotonokat két szignifikáns csúcs közé zárt sáv jelölte ki, azaz bimodális profilokat kaptam (15. és 16. ábrák).



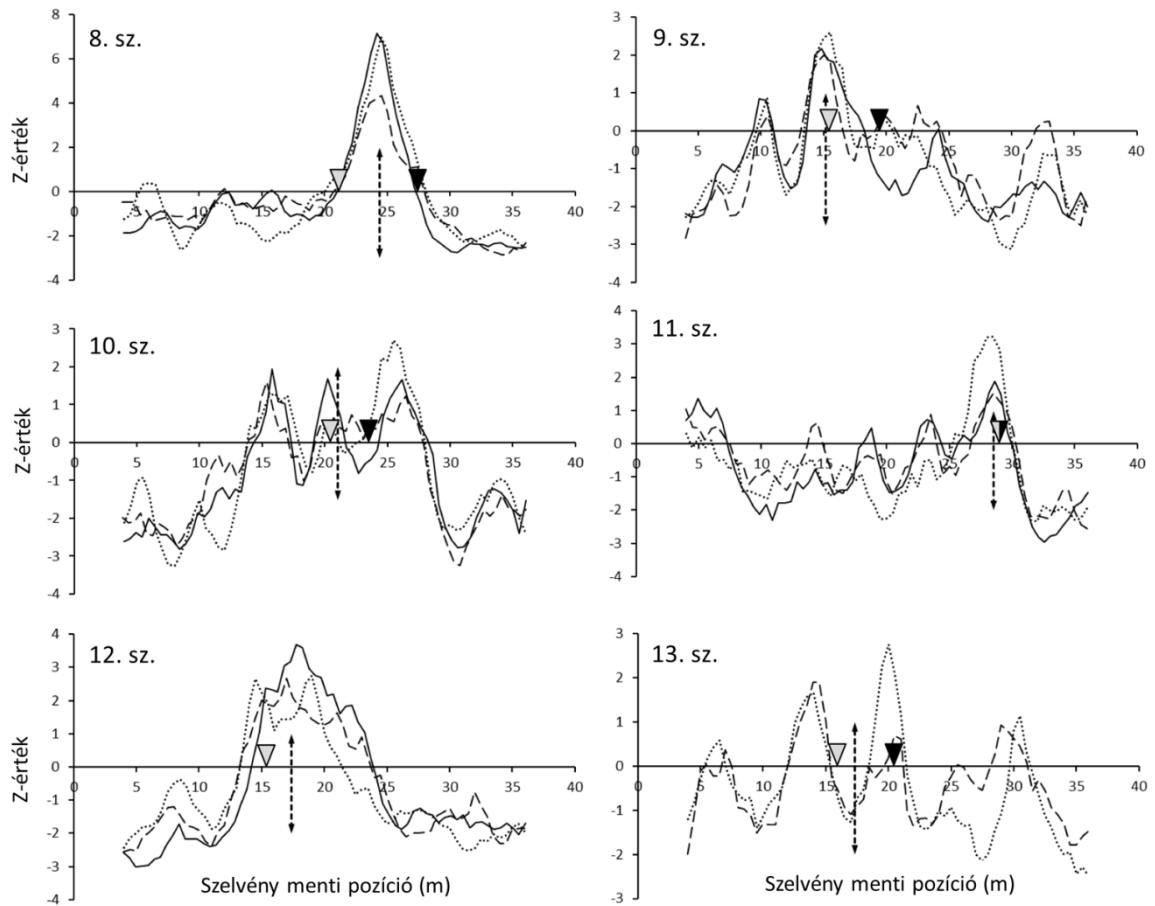
**14. ábra** A vizsgálati terület vízállapota 2012. június és 2015. május között. Az oszlopok havi csapadékösszegeket jelölnek, a különböző árnyalatok az egyes felmérések megelőző 12 hónapos periódusokat azonosítják (sötétszürke: 2013-as felmérés előtti; fehér: 2014-es előtti; világosszürke: 2015-ös előtti). A fekete vonal a talajvízszint alakulását jelöli a mérőállomáson, a fekete négyzetek a konkrét mérési adatok. A talajvízszintadatokat a minimumértékkel (2014. november) standardizáltam, mely így 0 cm-re van állítva.

Az ökonpozíciók közötti átlagos változás 2012 és 2014 között 0,08 m volt, míg 2014 és 2015 között -0,13 m. Ezek egyike sem különbözött szignifikáns mértékben 0 métertől az alkalmazott egymintás *t*-tesztek alapján: 2013 és 2014 között  $t=0,43$ ,  $p=0,67$ , illetve 2014 és 2015 között  $t=-0,71$ ,  $p=0,49$  (17a. ábra). Az ökonok kontrasztértékeinek átlagos változása 2013 és 2014 között -0,915 volt, 2014 és 2015 között pedig 0,913, azaz először nagyjából annyit csökkent, mint amennyit utóbb nőtt, így az ökonpozíciónál található két félablak vegetációja közötti különbség először csökkent, majd visszaállt. Mindkét változás szignifikánsan eltért nullától az egymintás *t*-tesztek alapján: 2013 és 2014 között  $t=-2,39$ ,  $p=0,036$ , illetve 2014 és 2015 között  $t=2,75$ ,  $p=0,019$  (17b. ábra).

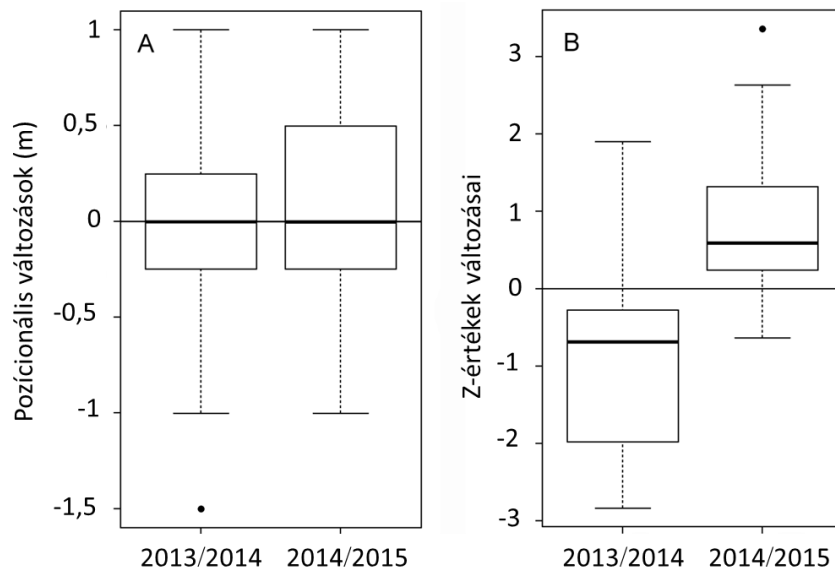


**15. ábra** Az 1–7. szelvény SMW profilja. Folytonos vonal: 2013, szaggatott vonal: 2014, pontozott vonal: 2015, szaggatott nyíl: a disszimilitási csúcsok (ökononpozíciók) 3 évre átlagolt pozíciója, fekete háromszögek: talajhatárok, szürke háromszögek: elevációs határok. Az 5. szelvény esetén kapott talajhatárt nem ábrázoltam, mivel az feltehetően nem valós viszonyokat jelez (részleteket lásd a szövegben).





**16. ábra** A 8–13. szelvény SMW profilja. Folytonos vonal: 2013, szaggatott vonal: 2014, pontozott vonal: 2015, szaggatott nyíl: a disszimilitási csúcsok (ökonpozíciók) 3 évre átlagolt pozíciója, fekete háromszögek: talajhatárok, szürke háromszögek: elevációs határok. A 12. szelvény esetén nem lehetett talajhatárt kimutatni.

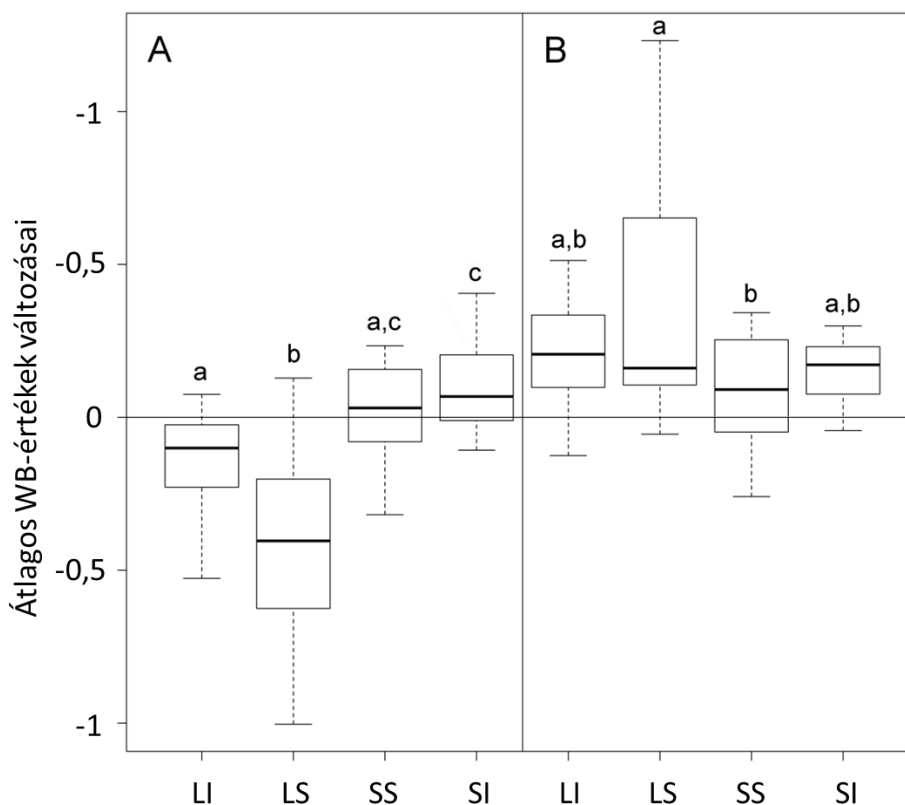


**17. ábra** Az ökonokok szelvénymenti pozíciójának (A) és kontrasztjának (Z-értékének) (B) 2013 és 2014 közötti és 2014 és 2015 közötti változásai. A fekete pontok a kiugró adatokat mutatják.

Az átlagos WB-értékek változásaira készített kevert lineáris modellek szerint a lépinteriorok és lápszegélyek szignifikánsan magasabb értékekkel bírtak 2013-ban (nedvességkedvelőbb növényzetük volt), mint 2014-ben. A sztyeppszegélyek és sztyeppinteriorok nem mutattak különbséget e két év között (2. táblázat). A páronkénti összehasonlítások rámutattak, hogy a változás a lápszegélyekben nagyobb volt, mint a három másik szakaszban, azaz 2014-re a WB érték jóval nagyobb mértékben csökkent, mint bárhol máshol. A változás mértéke a lép- és sztyeppinteriorok között is szignifikánsan különbözött (18a. ábra, 3. táblázat).

**2. táblázat** Az átlagos WB-értékek változásának nullához történő hasonlításának eredményei 2013 és 2014, illetve 2014 és 2015 között a négy szelvényszakasz esetén. A tesztértékeket kevert lineáris modellekkel számítottam ki,  $*p < 0,05$ .

	2013/2014		2014/2015	
	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
Lépinterior	-2,21	*0,034	2,70	*0,011
Lápszegély	-6,37	*<0,001	4,93	*<0,001
Sztyeppszegély	0,380	0,71	1,10	0,28
Sztyeppinterior	1,46	0,15	1,92	0,064



**18. ábra** A négy szelvényszakasz átlagos WB-értékeinek változásai 2013 és 2014 (A), illetve 2014 és 2015 között (B). LI: lépinterior, LS: lápszegély, SS: sztyeppszegély, SI: sztyeppinterior. Azok a boxok, melyeknek nincsen egymással közös kisbetűs jelzése, szignifikánsan különböznek (az „A” és „B” ábrafélen külön értelmezve).

A négy szelvényszakasz WB-értékeinek 2014 és 2015 közötti változásaira számított kevert lineáris modellek szerint ismét a lépinteriorok és lápszegélyek voltak azok, melyek esetén a változás szignifikánsan eltért a nullától. Ezúttal a változás viszont pozitív volt (2. táblázat). A páronkénti összehasonlítások csak egy szignifikáns különbséget igazoltak: A lápszegélyek és a sztyeppszegélyek átlagos változásai különböztek, és ismét a lápszegélyekhez tartozott a nagyobb abszolút érték (18b. ábra, 3. táblázat). Megjegyzendő, hogy a sztyeppinteriorok átlagos WB-értékeinek változása is mutatott pozitív tendenciát, de csak marginális szignifikanciát sikerült kimutatni. A sztyeppinteriorok változása az elsődleges  $p$ -értékek szerint szintén különbözött a lápszegélyektől, de a korrekciót követően ez a szignifikancia nem maradt meg.

A lápszegélyek WB-spektrumainak szélső értékeihez tartozó előfordulások abszolút számértékein végzett tesztek alapján a sztyeppspecialisták mennyisége 2013 és 2014 között emelkedett ( $t=4,23$ ,  $p=0,001$ ), és 2014 és 2015 között pedig csökkent (egymintás  $t$ -teszt:  $t=3,62$ ,  $p=0,004$ ). A lépsspecialisták fordított változást mutattak, noha a  $p$ -értékek valamivel

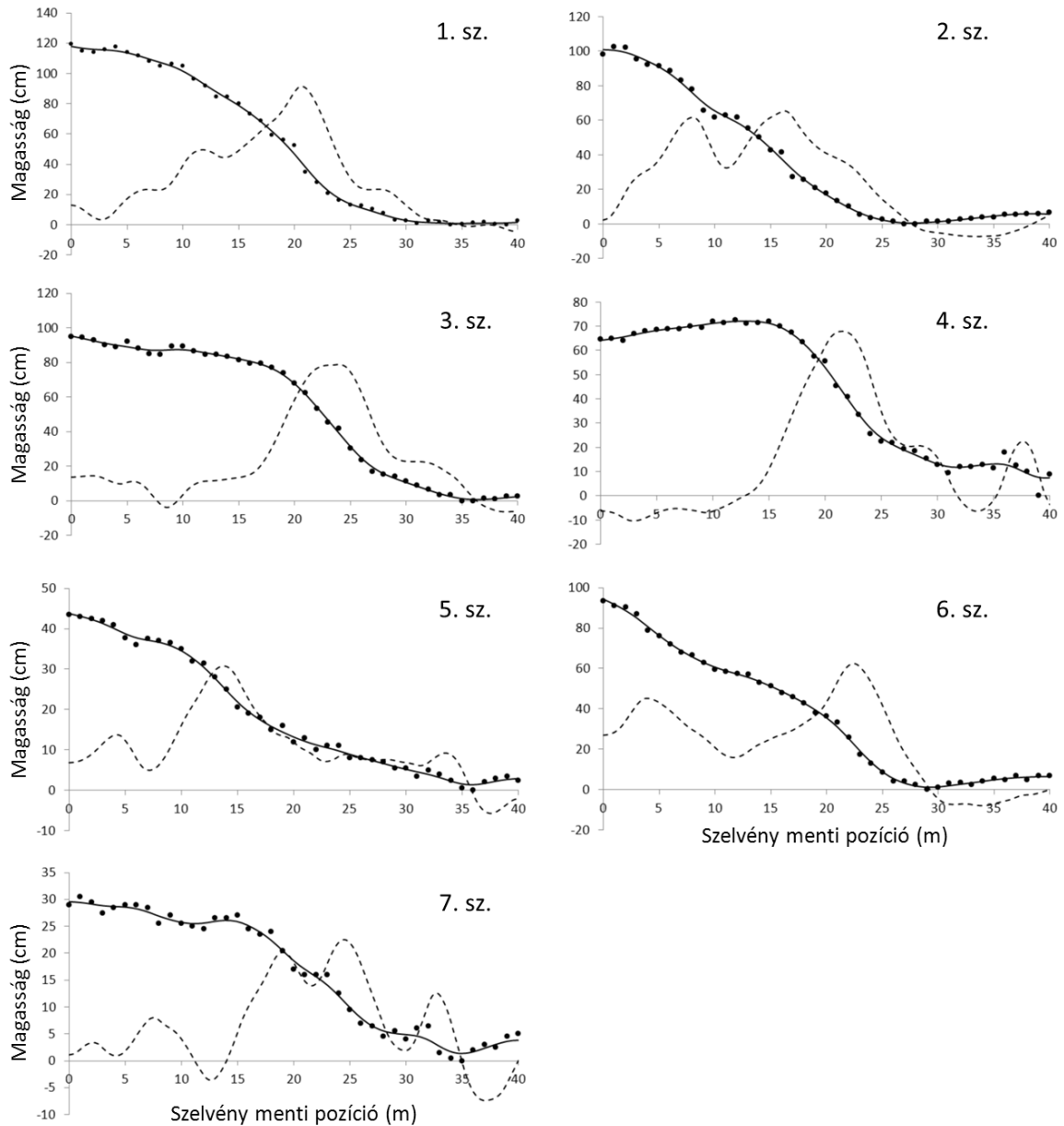
magasabbak voltak (egymintás  $t$ -tesztek:  $t=-3,00$ ,  $p=0,012$  a 2013 és 2014 közötti változásra és  $t=2,31$ ,  $p=0,041$  a 2014 és 2015 közöttire).

**3. táblázat** A négy szelvényszakasz átlagos WB-értékeinek egymást követő években történt változásain végzett páronkénti összehasonlítások eredményei. A tesztértékeket kevert lineáris modellekkel számítottam ki, és Holm-Bonferroni módszerrel korrekciót végeztem rajtuk,  $*p<0,05$ .

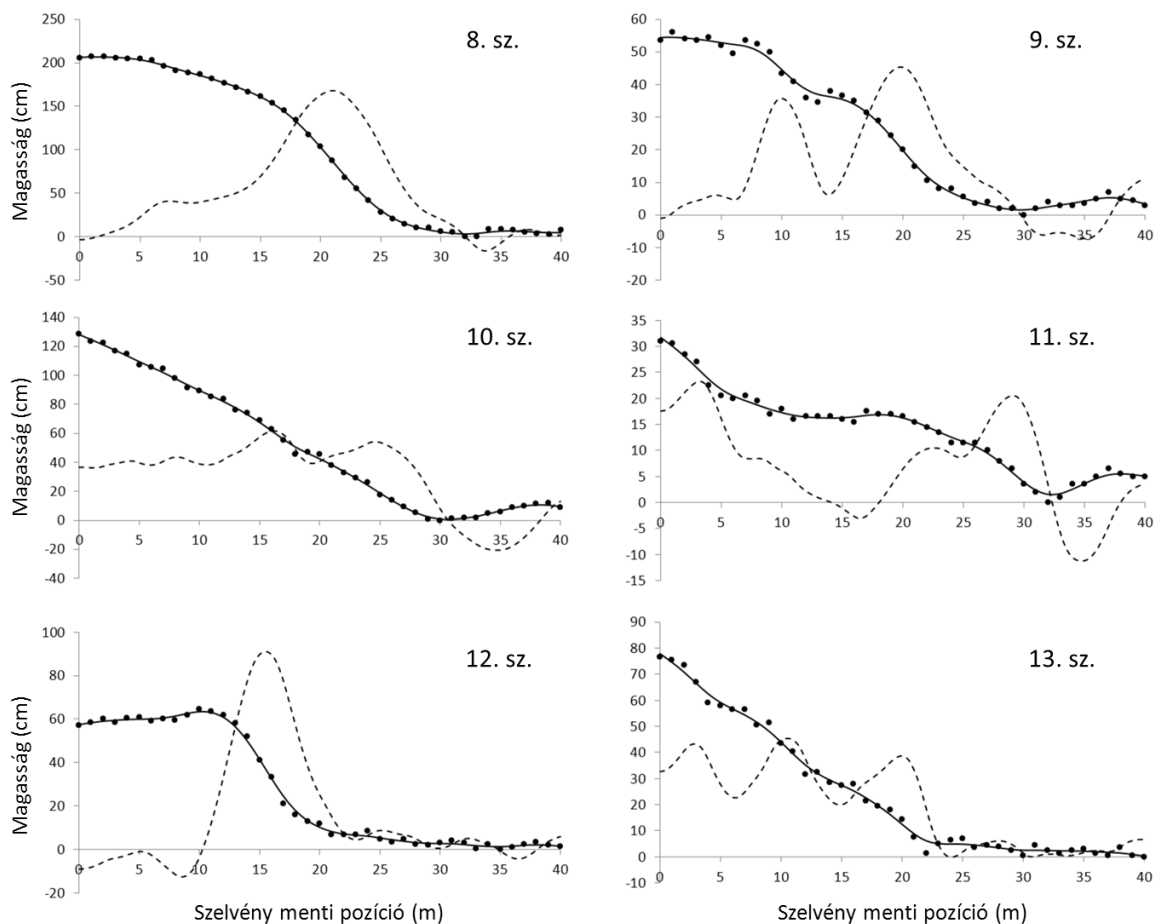
	2013/2014		2014/2015	
	$t$	$p$	$t$	$p$
Lápinterior/lápszegély	-3,02	*0,020	1,88	0,29
Lápinterior/sztyeppszegély	1,88	0,14	-1,35	0,56
Lápinterior/sztyeppinterior	2,67	*0,036	-0,66	0,99
Lápszegély/sztyeppszegély	4,91	*<0,001	-3,23	*0,018
Lápszegély/sztyeppinterior	5,69	*<0,001	-2,54	0,080
Sztyeppszegély/sztyeppinterior	0,79	0,44	0,69	0,99

### 3.2.3. Elevációs határok

A legtöbb szelvény esetén a mért magasságértékekre fektetett spline-ok első deriváltjai unimodális csúcsot adtak az ökotonpozíciók közelében (1–6., 8., 11 és 12. szelvény), míg a többinél kettős csúcsok adódtak (7., 9., 10. és 13. szelvény), teraszszerű szakaszokat közrefogva az ökotonpozíciók körül (19. és 20. ábrák). Mindazonáltal a 7. és 9. szelvény SMW profiljai nem mutattak ilyen kettős csúcsokat, azok unimodálisak voltak. Az összes szelvényt figyelembe véve, az elevációs határok átlagosan 0,49 méterrel feljebb helyezkedtek el az elevációs gradiens mentén, mint a három évre átlagolt ökotonpozíciók. Ez az átlagérték nem különbözött szignifikánsan 0 métertől (egymintás  $t$ -teszt:  $t=1,34$ ,  $p=0,21$ ), azaz statisztikailag igazolt különbség nincs e két, szelvénymenti pozíció között (23. ábra).



**19. ábra** Az 1–7. szelvény topográfiai profilja. Fekete pontok: mért magasságadatok a legalacsonyabb értékre standardizálva, melyet 0 cm értékre állítottam; folytonos vonal: a magasságadatokra fektetett smooth spline-ok; szaggatott vonal: a spline-ok első deriváltfüggvénye (-10)-zel szorozva a spline-okkal való könnyebb vizuális összevetés érdekében.

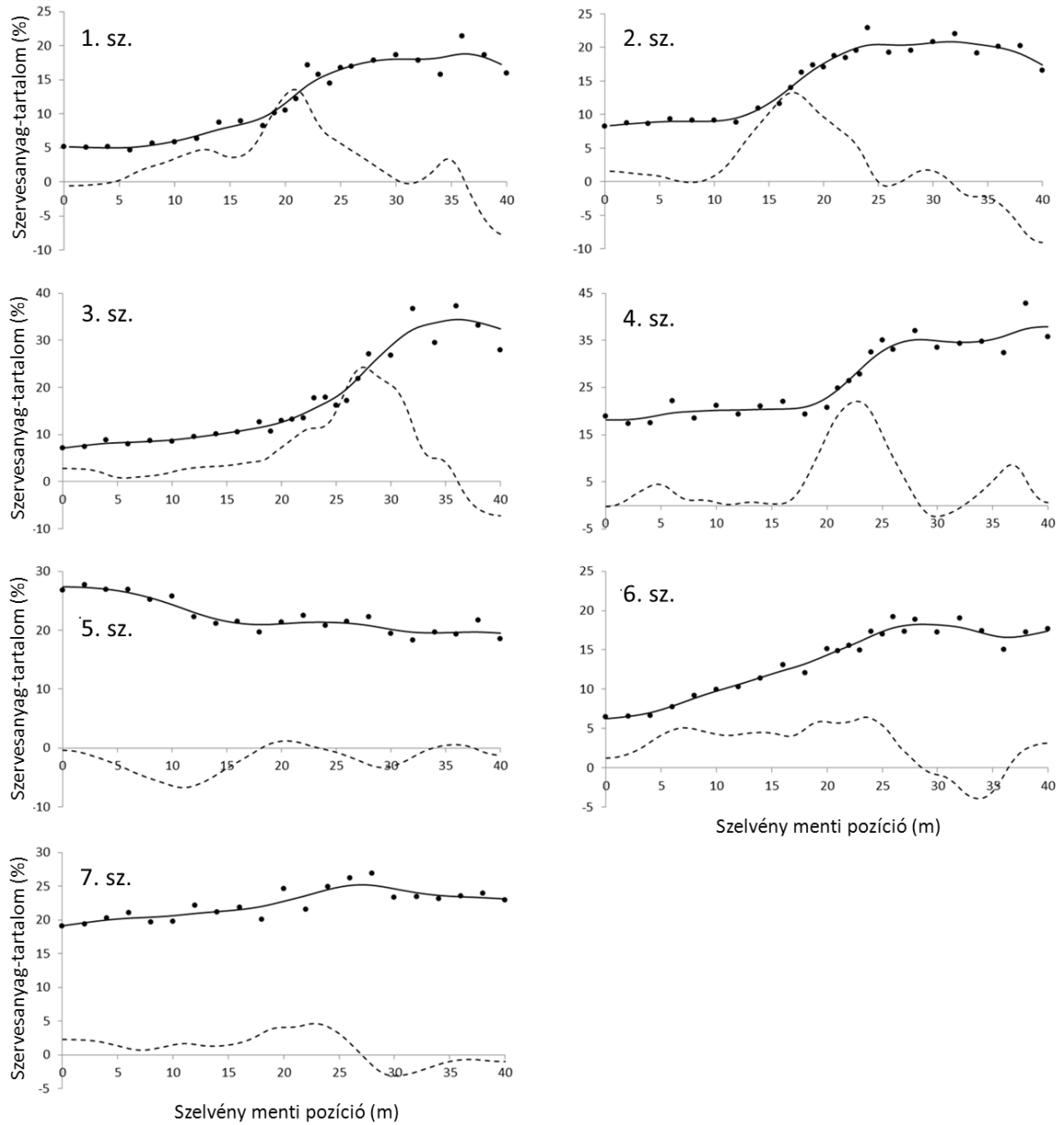


**20. ábra** A 8–13. szelvény topográfiai profilja. Fekete pontok: mért magasságadatok a legalacsonyabb értékre standardizálva, melyet 0 cm értékre állítottam; folytonos vonal: a magasságadatokra fektetett smooth spline-ok; szaggatott vonal: a spline-ok első deriváltfüggvénye (-10)-zel szorozva a spline-okkal való könnyebb vizuális összevetés érdekében.

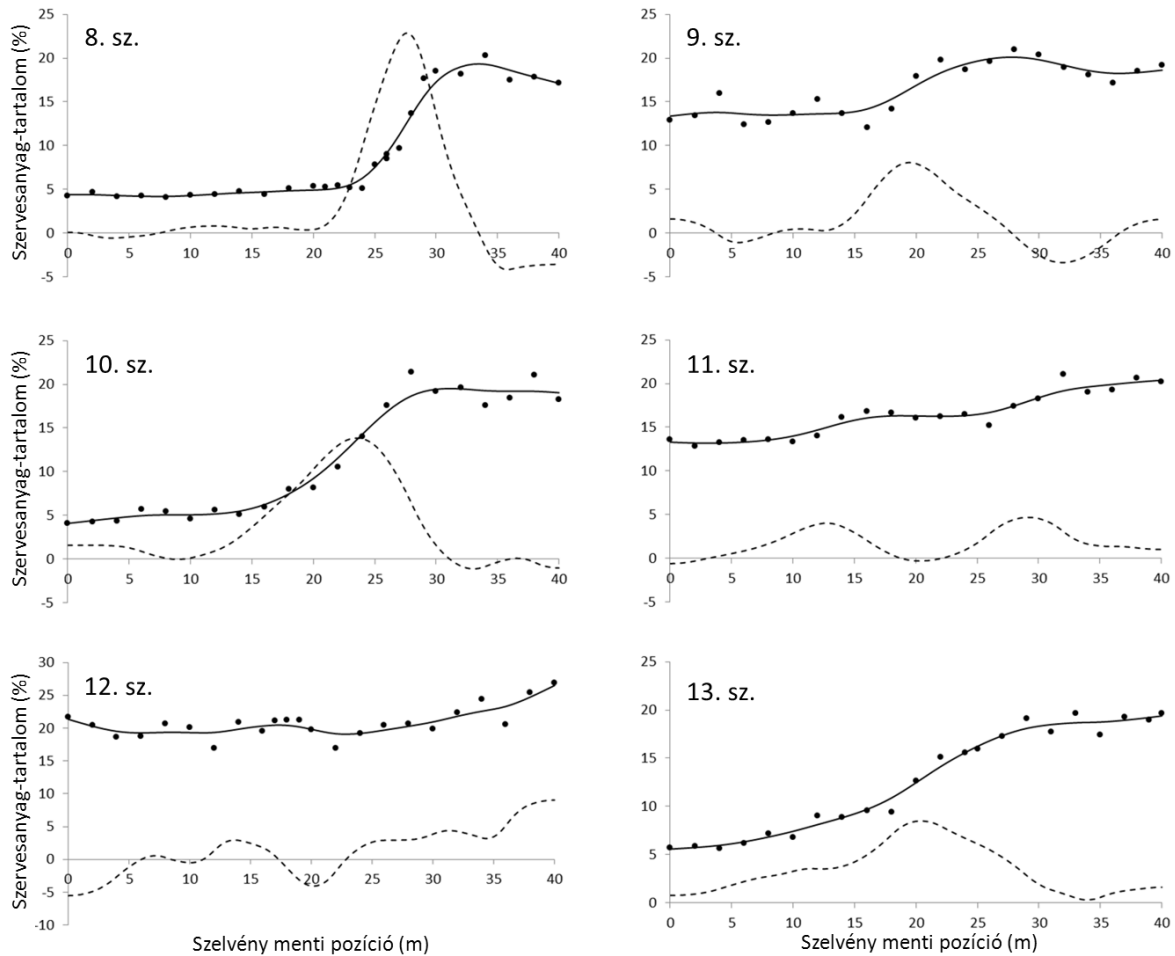
### 3.2.4. Talajhatárok

A talajok szervesanyag-tartalma tipikus esetben magasabbnak adódott a szelvények lápi felén, mint a sztyeppieken (21. és 22. ábrák). A gradiens fordított volt az 5. szelvény esetén, de ez műtermékek tekinthető, mivel e szelvény lápi felében igen nagy mennyiségű édesvízicsiga-ház (törmelék és ép héjak egyaránt) volt jelen a talajmintákban, mely megemelte a talaj szervesanyag-tartalmát. A 12. szelvény szintén eltért az általános mintázattól, ugyanis e szelvény mentén nem sikerült semmilyen gradienst kimutatni. A legvalószínűbb magyarázat az lehet, hogy korábban intenzíven szánthatták és trágyázhatták a területet, és ez eltüntette a talajösszetételben jelentkező különbségeket. E szelvény mentén viszonylag alacsony fajszámokat is kaptam és egyes ruderális fajok is elég

gyakoriak voltak (pl. *Elymus repens*), mely szintén a zavart múltra enged következtetni. Ezért csak a fennmaradó 11 szelvény talajeredményeit vettem figyelembe a vizsgálat további elemzése során.



**21. ábra** Az 1–7. szelvény talajának szervesanyag-tartalma. Fekete pontok: a szervesanyag-tartalom mért értékei; folytonos vonal: a szervesanyag-tartalom értékeire fektetett smooth spline-ok; szaggatott vonal: a spline-ok első deriváltfüggvénye 10-zel szorozva a spline-okkal való könnyebb vizuális összevetés érdekében.



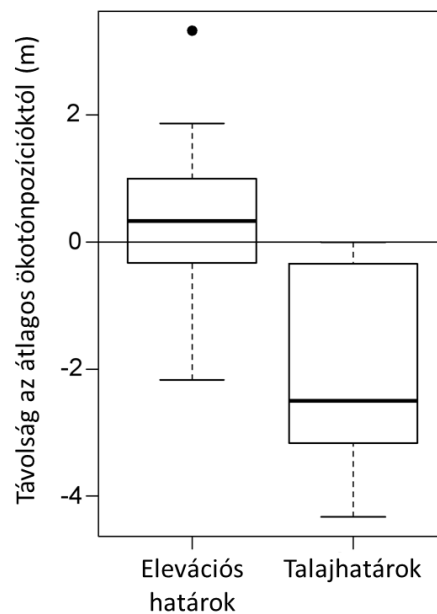
**22. ábra** A 8–13. szelvény talajának szervesanyag-tartalma. Fekete pontok: a szervesanyag-tartalom mért értékei; folytonos vonal: a szervesanyag-tartalom értékeire fektetett smooth spline-ok; szaggatott vonal: a spline-ok első deriváltfüggvénye 10-zel szorozva a spline-okkal való könnyebb vizuális összevetés érdekében.

Az 1–4., 8–10. és 13 szelvény esetén a spline-ok első deriváltjai unimodális csúcsot adtak. A 6. és 7. szelvény esetén a szervesanyag arányának változási üteme meglehetősen egyenletes volt, és a kapott csúcsok nagyon alacsonyak voltak az előbbiekhöz képest. A 11. szelvény mentén két csúcs volt jelen, az egyik az ökoton mellett, a másik pedig 12,5 méternél. Ez utóbbihoz nem tartozott semmilyen *Z*-érték csúcs (se szignifikáns, se szignifikancia szint alatti) az SMW profilokon, így ez leginkább egy korábbi reliktum határ lehet (vö. Pärn et al. 2010) egy korábbi időszakból, amikor e terület vízállapota és emiatt vegetációs foltmintázata eltérő lehetett.

A talajhatárok átlagosan 1,89 méterrel a három évre leátlagolt ökotonpozíciók alatt helyezkedtek el (23. ábra). A különbségek bimodális eloszlást követtek, melynek oka valamilyen általam nem vizsgált különbség lehetett a szelvények között (pl. a korábbi vízállapotbeli vagy tájhasználati különbségek miatt). Az 1., 2., 6. és 7. szelvény esetén a



talajhatár viszonylag közel volt az ökotonhoz (0–0,87 m), míg a 3., 4., 8–10. és 13. szelvény esetén lejjebb helyezkedett el (2,5–4,33 m). E különbségeket így Wilcoxon-féle előjeles rangpróbával hasonlítottam zérushoz. A teszt szerint a különbség szignifikáns volt ( $w=45$ ,  $p=0,008$ ), tehát a talajhatárok és az ökotonok nem esnek egybe, hanem a talajhatárok a szelvények mentén valamivel lejjebb, a lápszegélynek kinevezett szakaszon belül helyezkednek el. Összefoglalva, a három vizsgált gradiens viszonyáról elmondható, hogy a talajhatárok soha sem voltak az ökotonok felett, és mindig az elevációs határok alatt helyezkedtek el (lásd még 15. és 16. ábrákon is).



**23. ábra** Az elevációs és talajhatárok távolsága a három vizsgálati évre leátlagolt ökotonpozícióktól. A pozitív értékek magasabb térszint (sztyeppi szelvényfél iránya), a negatív értékek alacsonyabb térszint (lápi szelvényfél iránya) jelentenek. A fekete pont kiugró adatot jelez.

## 4. Megvitatás

Vizsgálataim során kiskunsági gyepes növényközösségek közötti átmenetek, azaz ökotonok monitorozását végeztem, és leíró jellegű jellemzésükön túl a vízállapottól és egyéb környezeti paraméterektől függő dinamikájukat elemeztem, illetve kerestem ezek magyarázatát. A dolgozat két vizsgálatot foglal össze: Az egyik, melyet a Duna-Tisza közti homokhátságon végeztem, egy 15 évet felölő adatsor értékelésén alapult, és alapvetően a vegetáció hosszabb távú folyamataira összpontosított egy olyan környezetben, ahol a vízállapot több évtizedes szárazodást mutatott. A másik a nedvességi állapot rövid távú, évek közötti fluktuációinak hatására fókuszált a közeli Turjánvidék sztyeppi és lápi növényközösségei közötti ökotonok esetén.

### 4.1. Éles ökotonok jelenléte

Mindkét vizsgálat esetén kérdés volt, hogy a területek növényzetében található-e egymástól olyan éles ökotonok által lehatárolható foltok, melyeket objektív statisztikai módszerekkel ki lehet mutatni. Más szóval, a talajvíz szintjének drasztikus csökkenése ellenére vannak-e ilyen tájelemek a bugacpusztai homoki gyepeken, vagy folyamatos fajkicserélődés figyelhető meg diszkrét foltok és azokat elválasztó éles ökotonok nélkül. Illetve, a Turjánvidéken a talajvíz intenzív fluktuációi ellenére éles ökotonokkal elválasztott sztyepp- és lápoltok vannak-e jelen, vagy mindezt az ingadozó vízállapot elmossa és a nedvességi gradiens mentén fokozatos a fajcsere. E kérdéskört tekintve az eredmények egyértelműek: a homokhátsági és turjánvidéki táj vegetációja is diszkrét foltokra különül, melyek között éles ökotonok húzódnak. A homokhátsági hosszú és rövid szelvény mentén négy, illetve egy ilyen ökotont sikerült detektálni, a Turjánvidéki 13 szelvény esetén pedig mindnél egyet, a sztyepp- és lápolt között.

Éles ökotonok természetes körülmények között két egymást nem kizáró mechanizmussal jöhetnek létre (Lloyd et al. 2000). Számos szerző hangsúlyozza a főbb környezeti változóknak (kiettség, talajösszetétel, mikroklíma stb.) tapasztalható éles váltásokat, lokálisan meredekebb gradienseket (Wierenga et al. 1987, Courtwright és Findlay 2011 stb.). Emellett számos példa van arra is, hogy éles ökotonok egyenletes gradiensek bizonyos pontjain is megjelenhetnek (Lennon et al. 1997, Danz et al. 2013). A vegetáció ezekben az esetekben egy nemlineáris választ ad a környezeti változókra, melyet többnyire önszerveződő folyamatokkal, pl. pozitív visszacsatolásos mechanizmusokkal

magyaráznak az egyes közösségeken belül (Milne et al. 1996, Oborny et al. 2005), vagy küszöbérték-hatásnak tekintik (Pärn et al. 2010).

A jelen vizsgálatok eredményei az első elképzelést támasztják alá. A Turjánvidéken mindkét vizsgált gradiens esetén a maximális változási ütemű helyek az ökotonok közelében voltak, és az elevációs határok helye nem is különbözött szignifikánsan az ökotonpozícióktól, tehát a mikrotopográfia élesebb váltásai állhatnak az éles ökotonok kialakulásának hátterében. Mindez természetesen indirekt hatás, a meredekebb lejtőrészek azok a részek a szelvények mentén, ahol a mélyebb térszínek mindenkori nedvesebb zónája felé a leggyorsabb a süllyedés, mely által értelemszerűen mindig itt a legmeredekebb a nedvességi gradiens, akármilyen magasan is álljon a talajvízszint. Bár a mikrotopográfia vízhez való hozzáférhetőséget befolyásoló szerepe és ennek a vegetáció foltmintázatára kifejtett hatása vízáteresztő talajú élőhelyeken természetesen közismert jelenség (pl. van Leeuwen és van der Maarel 1971, Munoz-Reinoso és Novo 2005), sikerült kimutatnom, hogy a foltok közötti éles ökotonokat is e paraméterek éles váltásai okozhatják, melyekkel így közel megegyező pozícióban helyezkednek el.

Egy további elképzelés az ökotonok élességével kapcsolatban néhány korai, ökotonokkal foglalkozó publikációkban tűnik fel: van Leeuwen (1966) és van der Maarel (1976) szerint a környezeti instabilitás is fokozza az élességet, míg a stabil környezeti viszonyok folytonos átmeneteket eredményeznek. Ez az elmélet a későbbiekben kevésbé vert gyökeret, igazolását nem találtam az irodalomban, és a háttérmechanizmusra sem adtak még kielégítő magyarázatot. Jelen vizsgálataim nem cáfolják az elképzelést, de nem is igazolják, hiszen egyik vizsgálatban sem voltak stabilabb vízállapotú szelvények összehasonlítás céljából.

A homokhátsági ökotonok esetén statisztikai módszerekkel nem lehetett értékelni az ökotonok és a vizsgált környezeti gradiensek mintázatának viszonyát. A trend azonban viszonylag jól látszott, hogy a második ökoton esetén, mely a teljes vizsgálat alatt éles volt, a hőmérséklet, a páratartalom és a talajnedvesség gradienseinek viszonylag meredekebb szakaszainál volt az átlagos pozíció. A harmadik ökoton esetén, mely egy eltűnő félben lévő ökoton volt, a 2013-ban mért mikroklimatikus értékek nem mutattak gradienst az átlagos pozíciónál, hanem attól kissé lentebbi térszínen kezdődött a változás, ahol a már szignifikancia szint alatti Z-érték-csúcsot kaptam a vizsgálati periódus utolsó éveiben. Megjegyzendő azonban, hogy pl. a hőmérsékleti adatok esetén e gradiens lényegesen kisebb terjedelmű volt, mint a második ökotonnál. Összességében tehát, az élesebb

ökotonnál látványos gradienseket találtam, míg az eltűnő ökotonnál ezek nem adódtak olyan egyértelműen.

Irodalmi adatok szerint az ökotonok élességét emberi hatások is befolyásolhatják. Hobbs (1986) igazolta, hogy két egymással érintkező fátlan közösség határa élesebb, ha legeltetik, és az állatok az egyik közösségre preferenciát mutatnak. A turjánvidéki vizsgálati területen legeltetés és kaszálás is volt, azaz valamilyen mértékű antropogén hatás érte a területet (mely akár hatással is lehetett az élességre). A homokhátsági vizsgálati területen viszont semmilyen emberi hatás nem volt, mégis élesek voltak az ökotonok, tehát antropogén hatásnak a vizsgált éles ökotonok jelenlétét nem lehet betudni.

Összességében tehát továbbra is a vizsgált környezeti paraméterek intenzív változása tűnik dominánsnak az éles ökotonok kialakítása szempontjából. Bestelmeyer et al. (2006) hasonló következtetésre jutott félsivatagi mozaikos élőhelyeken, ahol a mikrotopográfiai és talajtani mintázatokat vetette össze a növényzeti foltok mintázatával. Bizonyos dinamikai tulajdonságok kapcsán azonban felhívta a figyelmet, hogy önszerveződő folyamatoknak még ilyenkor is szerepe lehet, elsősorban a dinamikus válaszok kapcsán, azaz a foltmintázat és az ökotonok mégsem teljesen statikus leképezései a környezeti változók értékeinek. Erre a jelen vizsgálatok kapcsán a későbbiekben tárgyalt aszimmetrikus szegélyhatások fognak például szolgálni.

#### **4.2. Pozicionális stabilitás**

A környezeti meghatározottság mellett a két vizsgálatban jellemzett ökotonok időbeli dinamikája is hasonlóságokat mutat, ugyanis pozicionális válasz egyik esetben sem volt jellemző.

A homokhátsági öt vizsgált ökoton esetén egyről sem sikerült igazolni, hogy a 12 vagy 3 hónapos csapadékmennyiség hatással lenne a pozíciójukra. A másik homokhátsági prediktor, az évek múlása (azaz a talajvízszint elvesztésétől eltelt idő) esetén is hasonló eredmények születtek. Az öt ökotonból négy esetén nem volt hatás, míg a harmadik ökotonnál a buckaköz alja irányába történő elmozdulást sikerült kimutatni. Észre kell azonban venni, hogy a lefelé mozgó tendencia már csak akkor indult el, amikor az ökoton helyén lévő disszimilitási csúcs jóval a szignifikancia szint alá esökkent, azaz amíg éles ökoton volt, addig a pozíció nem változott. A turjánvidéki ökotonok esetén a pozíció és a vízállapot fluktuációja közötti kapcsolat teljes mértékben hiányzott. Összességében tehát a

vizsgált ökotonok a vízállapot változásaira rezisztensek voltak, azaz Peters et al. (2006) ökotondinamikai felosztása szerint mindkét esetben stabilnak (stacionernek) tekinthetők.

A homokhátsági adatok esetén ez az inertség egy alapvető fontosságú környezeti változó direkcionális változása esetén eléggé meglepő, és felmerül a kérdés, hogy mi ennek az oka, hiszen számos helyen lehet olvasni az ökotonok környezeti változásokra bekövetkező eltolódásairól (pl. Weaver és Albertson 1956, Grover és Musick 1990, Bodin et al. 2013). Több lehetséges magyarázat is létezhet, melyek egy részét adataim legalább részben igazolnak, míg mások megmaradnak elvi lehetőségként.

Elsőként emelném ki, hogy a hosszú ideig fennálló jelentős hidrológiai gradiensekről (melyek korábban jellemzőbbek voltak a területen) ismert, hogy a mélyebb és magasabb térszíneken eltérő produktivitást eredményeznek, mely által a talaj szervesanyag-tartalma és fizikokémiai tulajdonságai is eltérővé válnak (Munoz-Reinoso 2009). E különbségek a kiváltó tényező megszűnése (talajvíz elvesztése) után még reliktumként sokáig fennmaradhatnak (Carter et al. 1994, Pärn et al. 2010), melyekre Zalatnai és Körmöczi (2012) is utal a rövid szelvény esetén. Ismert, hogy a Duna–Tisza közti homokhátság buckaközi mélyedéseiben korábban sekély tőzegrétegű lápos réti talajok is kialakultak (Várallyay et al. 1985), mely a vizsgált szelvények mélyebb pontjain is valószínűsíthető egyes fajok jelenléte miatt (pl. *Molinia coerulea*, *Schoenus nigricans*, vagy a vizsgálat kezdetére eltűnt *Gentiana pneumonanthe*), míg a magasabb térszíneken mindig is futóhomok volt. Semmiképpen sem várható, hogy a mélyebb részeken felhalmozódott többlet szervesanyag 1-2 évtized alatt nyomtalanul eltűnjön.

Egy ettől független második magyarázat lehet, hogy a mikrotopográfia nem változott a talajvíz lesüllyedése következtében, így a pusztán domborzati okokból meglévő relatív mikroklímatis különbségek megmaradhattak. Ezt sikerült is kimutatni mind a páratartalom, a hőmérséklet és a talajnedvesség esetén is. Ezek háttérében leginkább a napnak való kitettség, illetve a relatív magasság állnak, hiszen a délies oldalon a nagyobb besugárzás miatt nagyobb a szárazság és magasabb a hőmérséklet, mint az északias oldalon, a lapályos részeken pedig köztes értékek jellemzők. Az alacsonyabb térszínnek a magasabb térszínnek irányából lefolyó vizek (mely szerves- és tápanyagokat is lesodorhat) miatt nagyobb víz- és tápanyag-utánpótlásban részesülnek. A szél szárító hatása is kisebb a mélyedésekben, így az éjszakai órákban 100%-os páratartalmú „levegőpocsolyák” jöhetnek létre. E paraméterek gradienseit sikerült a vizsgálatok során igazolnom.

A Turjánvidék esetén egyértelműen beigazolódott, hogy az ökotonok pozíciója a mikrotopográfiával áll összefüggésben. Itt nem a talajvíz elvesztése, hanem annak intenzív

fluktuációja a jellemző. Az ökotonok pozíciós dinamikájával foglalkozó áttekintő tanulmányok alapján (pl. van der Maarel 1990, Peters et al. 2006) azt lehetne várni, hogy az ökotonpozíciók a vízállapotnak megfelelően fluktuáljanak az elevációs határ körül. Ezt azonban nem sikerült igazolnom, így ebben az esetben is felmerül a kérdés, hogy mi stabilizálja a pozíciókat. A kitettség ebben az esetben nem jöhet szóba, de egyéb, már említett tényezőknek lehet szerepe. Hosszú idő távlatában a vízállapotbeli ingadozások kiátlagolódnak, és a talaj összetételében lévő állandósult különbségek stabilizálhatják az ökotonokat. Méréseim alapján igazolható is ilyen különbség (a mélyebben és magasabban fekvő szelvényszakaszok szervesanyag-tartalmában), mely közismerten kihat a talaj egyéb tulajdonságaira is, de érdekes módon ezek nem esnek pontosan egybe az ökotonpozíciókkal. Ennek okát nehéz egyértelműen megadni az ökotonok szerkezeti tulajdonságainak vizsgálata nélkül, azonban feltételezhetően kapcsolatban áll az ökotonpozíciókkal, csupán az ok-okozati viszony nem ilyen egyértelmű. Mivel én csak egy talajparamétert vizsgáltam, így nem zárható ki, hogy egyéb paraméterek (pl. redox határok vagy szemcseméretbeli határok), melyeket szintén a huzamosabb ideig tartó vízborítottságok, eróziós folyamatok stb. hoznak létre, pontosan egybeesnének az ökotonpozíciókkal. Ami viszont bizonyos, hogy a mindenkori nedvességi gradiens legmeredekebb pontja mindig az elevációs határnál van, tehát vélhetően ennek van legnagyobb szerepe az ökotonpozíciók lehorgonyzásában. Vagyis nem a talajnedvesség abszolút értéke, hanem annak relatív értékei felelnek a foltmintázatért. Az abszolút értékek e helyett csak az elkülönített foltok flóráját határozzák meg.

Mindkét vizsgálat kapcsán egy harmadik alternatív magyarázataként említeném meg a vegetációs válaszok időkésését. Számos esetben igazolták, hogy az ökológiai rendszerek bizonyos hatásokra sokszor időkéséssel reagálnak, mely pár évtől akár évtizedekig is tarthat (Tilman et al. 1994, Hanski és Ovaskainen 2002, Metzger et al. 2009). Ennek értelmében egy adott évhez tartozó 12 hónapos időablak csapadékára még nem tudott válaszolni abban az évben a növényzet, azonban a következő évben már más csapadékösszeg adódik, mely megzavarhatja a korábbira esetleg meginduló választ, s így tovább. Végeredményben így egy sztochasztikus pozicionális ingadozás jöhet létre, melyet lehetetlen elkülöníteni az éves csapadék és a pozíció közötti kapcsolat hiányától. A homokhátsági ökotonok esetén mindhárom vizsgált prediktortípus (12 és 3 hónapos csapadékösszegek és az eltelt évek) esetén lehet időkésés. A csapadék esetén ennek a sémája azonos lenne a turjánvidékivel, az évek kapcsán pedig lehetséges, hogy a talajvízszint eltűnése után túl hamar véget ért a vizsgálati periódus, és csak a jövőben

kezdenének lefelé vándorolni az ökotonok a mélyebb térszínnek irányába (például éppen a reliktum talajtani viszonyok fokozatos eltűnésével). Az ökotonszerkezet következő pontban tárgyalt dinamikus válaszai azonban cáfolják az ökotonok növényzetének és az egész tájszerkezetnek az időkésés miatti látszólagos reakcióképtelenségét/tehetetlenségét.

Függetlenül attól, hogy a három lehetséges magyarázat közül melyik milyen mértékben játszik szerepet az ökotonpozíciók stabilitásában, megállapítható, hogy e stabilitás általánosan jellemző a vizsgált ökotonokra a direkcionális és fluktuáló hatótényezők ellenére is. Hasonló kinetikájú hatótényezők esetén az irodalom többnyire direkcionális vagy fluktuáló ökotonokról számol be, és nagyon ritkán találkozni olyanokkal, melyek ekkor is stabilak maradnak (kivétel pl. Bestelmeyer et al. (2006)). Véleményem szerint azonban ez nem a vizsgált kiskunsági ökotonok egyedisége miatt van, hanem azért, mert az ökotonokkal foglalkozó vizsgálatok döntő többségénél a két szomszédos közösség nagyon különböző fiziognómiájú és az egyikben egy vagy néhány faj az életformájának köszönhetően tipikus ökoszisztéma mérnök. E fajok terjedésükkel vagy visszahúzódnásukkal megváltoztatják élőhelyük környezethatását, mellyel egy egész sor egyéb faj populációjának elterjedését is módosítják (Jones et al. 1994, 1997). Más szóval az ökotonok ilyen esetekben hiába közösségek közötti tájelemek, mégis a sorsukat kisszámú faj populációdinamikája határozza meg, ahogyan arra Gastner et al. (2009) is felhívja a figyelmet. Ilyen ökotonokra tipikus példa a fás és gyepes közösségek közötti ökoton, azaz az erdőszegély, ahol a gyepi, illetve erdei növényközösségek fajainak elterjedését alapvetően csak a fák jelenléte szabja meg, ráadásul sokszor a fák jelenléte alapján is definiálják az ökotonokat (Stanisci et al. 2000, Gehrig-Fasel et al. 2007). Hasonló a szituáció egyes arid élőhelyek közösségei között is, mint amilyen a cserjés félsivatagok és száraz füves prér/sztyeppék közötti ökotonok esete, melyeknél szintén a cserjés életforma megjelenése ellehetetlenítheti a gyepi fajok megmaradását (Grover és Musick 1990, Gosz 1993, Mueller et al. 2007). Ezekkel szemben az általam vizsgált növényközösségek hasonló fiziognómiájúak voltak és nem tartalmaztak speciális ökoszisztémamérnök fajokat, melyek pl. facilitálhatták volna az előnybe kerülő közösség terjedését az aktuális vízállapottól független környezeti gradiensek hatását felülírva (vö: Bruno et al. 2003). Ilyen fajok híján, és bizonyos fennmaradó környezeti gradiensek esetén az ökotonok pozíciója tehát stabil marad.

A vizsgált ökotonok pozicionális stabilitásának tárgyalását a teljesség kedvéért érdemes annyival kiegészíteni, hogy a stabilitás nem azt jelentette, hogy a vizsgálati évek során az ökotonok teljesen mozdulatlanok maradtak volna. Az évek között voltak kis

különbségek is, ahogy ezeket a pozíciókat illusztráló ábrák is mutatják. Ezek azonban tartalmaztak a Turjánvidéken felfelé mozgásokat is a szárazabb évben éppúgy, mint lefelé elmozdulásokat a nedvesebb évben, és a homokhátságok esetén is voltak szép számmal lejtőn felfelé ingások is. Ilyen apró, random fluktuációkat szimulált ökotonoknál is prediktáltak, és sztochasztikus folyamatokkal magyarázták őket (Lennon et al. 1997, Gastner et al. 2009). Dolgozatomban empirikus adatokkal is megerősítem ezek jelenlétét valós ökotonok esetén.

### **4.3. Az ökotonok szerkezeti változásai**

A pozicionális változásokhoz hasonlóan a szerkezetet illetően is vannak hasonlóságok a két vizsgálat eredményei között. A kiemelten vizsgált ökotonszerkezeti paraméter, a kontraszt mindkét esetben mutatott vízállapottal összefüggő szignifikáns változásokat, azaz itt már nem a stabilitás, hanem a vízviszonyok alakulására adott intenzív válasz volt a jellemző.

A homokhátság esetén a kontrasztváltozások az évekkel mutattak összefüggést, az aktuális csapadékviszonyokkal kevésbé. A változások iránya és mértéke ökotonról ökotonra változott. Két ökoton, a hosszú szelvény első és harmadik ökotonja fokozatosan eltűnt (azaz a két oldalán a növényzet hasonlóná vált), miközben egy másik ökoton (a hosszú szelvény második ökotonja) állandó maradt, egy ökotonnál (a hosszú szelvény negyedik ökotonja) egy korábban homogén szakasz vált két, élesen elkülönülő folttá, az utolsó ökoton pedig (a rövid szelvény ökotonja) marginálisan szignifikáns kontrasztnövekedést mutatott.

Csupán az ökotonokra fókuszálva nehéz magyarázatot adni erre a változatos viselkedésre. Emiatt végeztem el az elhatárolt foltok belső szerkezetében végbement változások funkcionális csoportok szerinti áttekintését. Ennek eredményei rámutatnak, hogy az elhatárolt növényegyüttesek összetétele alapvető változásokon ment keresztül, melynek során két általános tendencia körvonalazódott: A növényzet szárazságtűrőbbé és nyíltabbá vált. Az aridifikáció ezen vegetációs komponenseit már korábban leírták a homokhátság egyéb hosszú távú ökológiai kutatásai során (pl. Bartha et al. 2008b, Kovács-Láng et al. 2000). Jelen esetben a szárazodás a mezofil évelők mennyiségének csökkenésével, a xerofil évelők felszaporodásával és ritkábban a mezofil egyévesek csökkenésével volt nyomon követhető a vizsgált ablakfelekben. A felnyílásra az efemerek és kriptogámok sok helyen tapasztalt térnyerése utalt, hiszen e csoportok alacsony



kompetitív képességűek és csupasz felületeket igényelnek a növekedéshez (Grime 2006). Az egyéves fajok ugyan profitálhatnak a csupasz foltokból is, de a mezofilok esetén többnyire csökkenés volt jellemző (tehát a xerofilizációs trendnek megfelelően reagáltak), míg a xerofil egyévesek meglehetősen ritkák voltak és/vagy nem mutattak változást, tehát nem voltak különösebben informatívak a változások szempontjából.

A két trend nem jelentkezett minden vizsgált ablakfélben egyforma mértékben a kiindulási állapotok, a potenciális végállapotok és egyéb körülmények miatt. Ezek figyelembe vételével a különböző kontrasztváltozások is értelmezhetővé válnak.

A hosszú szelvény első ökotonja egy eredendően száraz és egy közepesen száraz folt között helyezkedett el. Mindkettő jól mutatott szárazodási tendenciákat, melyek a két félablak különbségére nézve kioltották egymást, azonban a másodikban további felnyílás is jellemző volt (az első már eleinte is sok efemert és kriptogámot tartalmazott), melynek hatására a két félablak közötti különbség le is csökkent. Tehát a második félablak nagyobb változási potenciállal rendelkezett, melynek következtében fel tudott zárkózni az első félablak foltjához, és összeolvadtak. Hasonló volt a helyzet a harmadik ökoton esetén is, ahol a legnedvesebb folt találkozott egy közepesen szárazal. Itt viszont a közepesen száraz folt kis változást mutatott csak a végső állapot eléréséig feltételezhetően az északi kitettség miatt. E félablakban a mezofil évelők nem csökkentek detektálható mértékben, melynek következtében a növényzet is zártabb kellett, hogy maradjon, s így természetesen az efemerek és kriptogámok sem szaporodhattak fel olyan mértékben, mint pl. a negyedik ökoton első félablakában. Ezzel szemben a nedvesebb, első félablak nagyobb változási potenciállal indult, és a nagyszámú mezofil kétszikűjének jelentős részét el is veszítette, mely által a második félablakhoz vált hasonlóvá.

A negyedik ökoton esetén mindkét oldalon közepesen száraz kiindulási vegetáció volt jellemző, azonban az első folt esetén mindkét változási trend intenzíven jelentkezett feltehetően a délies kitettség miatt, míg a sík felszínű második folt nem kezdett el jelentősebben felnyílani (csak xerofilabbá vált), mely által a két rész elkülönülése magyarázatot nyer.

A második ökoton hasonlított a negyedikre abban, hogy az első ablakfél egy délies kitettségű oldal volt, s ezért mindkét trend jellemző volt a területén. Fontos azonban, hogy alacsonyabb térszínen helyezkedett el, mint a negyedik ökoton első félablaka, és a második félablak pedig a legmélyebb folthoz tartozott. Ennek megfelelően a szárazodás, azon belül is a mezofil évelők drasztikus visszaesése dominálta mindkét folt változását, melynek hatására a kontrasztban végül nem adódott egyértelmű változás.

Az ötödik ökoton esetén a szituáció részben hasonló volt: Az első, szárazabb félablakban az efemerek és kriptogámok mennyisége nőtt, míg ez a második félablak nedvesebb és zártabb növényzetében még nem indult meg. A kontraszt mégsem tudott jelentősen növekedni, mivel a mezofil évelők szárazodást jelző csökkenése csupán a második félablakban volt kimutatható, ami az efemerek és kriptogámok különbségnövelő hatását kioltotta. Nem állítható azonban, hogy az első félablak nem mutatta az elvárható szárazodást, mivel a xerofil évelők mennyisége egyértelműen növekedett, viszont ez nem volt elég a második félablakhoz viszonyított különbség szignifikáns megnöveléséhez.

Említést kell még tenni arról is, hogy az éves csapadékviszonyok és a kontraszt között csupán egyetlen esetben sikerült szignifikáns összefüggést találni. A vegetációs szerkezet e viszonylagos függetlensége a megelőző egy éves és három hónapos csapadékmennyiségektől nem jelenti feltétlenül, hogy semmilyen hatásuk nincs, inkább csak azt, hogy a kapcsolat ennél bonyolultabb. Feltehetően a korábbi évek csapadékösszegének, illetve a csapadék éven belüli finomabb léptékű eloszlásának is lehet szerepe, illetve a különböző életmenetjellegű fajok eltérő időszakokra lehetnek érzékenyek (Gosz 1993). Ilyen mélységekben azonban már nem vizsgáltam az összefüggéseket.

A Turjánvidék esetén viszont a kontrasztok jól követték a vízállapot éves fluktuációit, jelezvén, hogy ennek nagyobb szerepe van a növényzet tagolásában, mint a homokhátsági szelvényeknél, vagy legalábbis az itteni növényközösségek gyorsabban és intenzívebben reagálnak erre a hatásra. A két nedves évben a kontraszt nagy volt, míg a száraz évben kisebb érték adódott.

A Turjánvidék esetén az ökotonpozíciók két oldalán elhelyezkedő foltok esetén a foltinteriorok és a foltszegélyek szerkezeti változásait külön-külön is meg tudtam vizsgálni, ez esetben átlagos WB-értékek változásai segítségével. Az elemzés a vizsgálat rövidege ellenére megerősítette, hogy a nagy–kicsi–nagy időbeli kontrasztmintázat valóban a magas–alacsony–magas éves vízutánpótlási sorral áll összefüggésben, továbbá felfedte a kontrasztváltozások mechanizmusát: A sztyepp- és lápszegélyek nem egyformán voltak reaktívak. A sztyeppszegevények rezisztensek voltak a vízállapot változásaira, míg a lápszegevények intenzíven követték azokat, melynek következtében a száraz évben hasonlóbbá váltak a sztyeppszegevényhez, de a nedves években nagyon különböztek tőlük, mely értelemszerűen a kontraszt megfelelő változásait eredményezte.

A lápinteriorok kisebb mértékű változásokat mutattak, mint a lápszegevények, és a sztyeppinteriorok sem mutattak jelentős különbségeket az évek között. Ez alapján levonható a következtetés, hogy a vízállapot fluktuációira adott vegetációs válasz az

ökotonokra korlátozódik, és nem a teljes foltok változásai állnak a háttérben. A lápszegélyek sztyepp- és lápspecialistáira vonatkozó elemzések rámutattak továbbá, hogy teljes kompozíciós átalakulás történt az évek között, ugyanis nem csak a lápspecialisták visszahúzódása/felszaporodása vagy a sztyeppspecialisták felszaporodása/visszahúzódása állt a folyamat háttérében, hanem mindkettő szimultán módon.

A turjánvidéki eredmények tehát megerősítik az ökotonok vegetációs válaszokra adott „forró pont” jellegű szerepét. A homokhátsági adatok esetén ez nem állítható, hiszen ott, különösen a hosszú szelvény esetén, az ökotonpozíciók által kijelölt foltok kis mérete miatt nem lehetett külön a foltszegélyt és foltinteriort vizsgálni. Az ilyen kis kiterjedésű foltok egyébként gyakran teljesen szegélyként viselkednek („all edge” állapot) (pl. Wilcove et al. 1986, Harrison és Bruna 1999, Gallé 2008), mely által elvi lehetőség sem lett volna a külön-külön történő kielemezésükre. Ennek értelmében a „forró pont” jelleg a homokhátsági esetben nem értelmezhető, viszont megállapítható, hogy minél nagyobb az ökotonok/szegély jellegű élőhelyek felszínborítása egy tájban, annál kiterjedtebb a várhatóan reaktív növényzettel borított terület aránya környezeti változások esetén.

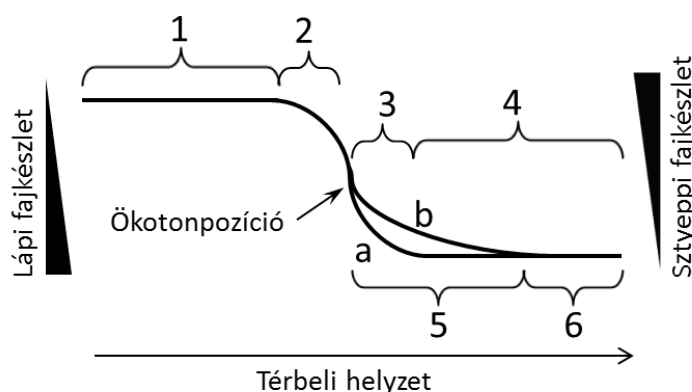
Érdekes azonban, hogy a „forró pont” jelleg a Turjánvidék esetén nem terjedt ki a teljes ökotonra, hanem csak annak egyik felére, a lápszegélyre, míg a sztyeppszegély a táj legstabilabb részének adódott. Ismert, hogy az ökotonok szerkezeti és kompozíciós összetétele heterogénebb a környező foltokénál (Fagan et al. 2003, Hufkens et al. 2009), de ilyen, dinamikai heterogenitást ismereteim szerint nem mutattak még ki ökotonok esetén. Jelen esetben ez a különbség megfogalmazható a két folttípus szegélyhatásokkal szembeni eltérő érzékenységeként. A lápszegély nagy érzékenysége a sztyeppi jellegű, száraz vízviszonyokra és a sztyeppszegély rezisztenciája a nedvesebb, lápi jellegű állapotokra a sztyeppfolt domináns jellegét jelzi a két folttípus interakciójában. Az a tény továbbá, hogy a lápszegélyek száraz évben „sztyeppibb” vegetációt hordoznak, de nedves évben a sztyeppszegélyek nem válnak „lápibbá”, magyarázatul szolgálhat arra, hogy a lápszegélyek talajának bizonyos szakasza miért inkább sztyeppi jellegű. Be kell látni azonban, hogy e sztyeppi talajviszonyok, melyek akár eróziós folyamatok következtében is kialakulhattak, felelősek lehetnek a lápszegély szegélyhatással szembeni érzékenységeért is. Így tehát az ok-okozati viszony nem állapítható meg egyértelműen a két tényező között; feltehetően kölcsönösen erősítik egymást. A talajhatárt tehát az erős sztyeppi szegélyhatás és/vagy eróziós folyamatok is lejjebb tolhatták az ökotonpozíciókhoz képest, de a kapott talajviszonyok visszacsatolásként fokozhatták a szegélyhatásnak való fogékonyságot, mely végül tovább növeli az asszimmetriát a foltok közötti interakcióban.

Érdekes módon az ökotonok területén lezajló, közösségek közötti interakciós folyamatokat ritkán szokták dominancia hierarchiával jellemezni, noha jelen esetben ez kézenfekvő. A legtöbb vizsgálatban azonban az egyik közösséget kimondatlanul is dominánsnak tekintik, melyekre továbbra is a fás és fátlan közösségek interakcióját lehet példaként említeni. Itt az erdei közösséget tekintik mindig dominánsnak, melynek háttérében természetesen az azokat meghatározó fák populációinak dinamikája áll. A magashegyi fahatárok felfelé tolódását (Gehrig-Fasel et al. 2007, Beckage et al. 2008, Bodin et al. 2013) vagy az erdei tisztások szegélyénél az erdő befelé nyomulását (Copenheaver et al. 2004) gyakran tanulmányozzák anélkül, hogy bármi említést tennének a gyepi fajok beáramlásának elvi lehetőségéről, mely a fás közösség visszaszorulását eredményezhetné, ha a fák populációinak dinamikája primer módon ezt nem indukálná. Ez a megközelítés a fás szárú közösségek dominanciáját feltételezi. Jelen vizsgálat ezt egészíti ki annyival, hogy az aszimmetrikus interakció nem korlátozódik eltérő fiziognómiájú, tipikus ökoszisztéma mérnök fajok populációi által meghatározott közösségpárokra, hanem hasonló fiziognómiájú, gyepek közösségei között is fennállhat, noha a hierarchia itt nem az ökotonpozíciókat, hanem a szegélyhatások révén az ökotonok szerkezetét, szerkezeti dinamikáját befolyásolja.

Ilyen kevésbé nyilvánvaló hierarchiaviszonyokra utalhatnak azon vizsgálatok eredményei is, melyekben egyes főbb környezeti gradiensekben kimutattak ugyan határokat, de ezekkel a növényzet ökotonjai nem estek pontosan egybe. Ilyenekről számolt be Zalatnai et al. (2007) a szoloncsák szikes zonáció egyes közösségpárjai esetén, Kirkman et al. (1998) fenyőerdők és vizes élőhelyek közötti ökotonoknál és Xu et al. (2012) félsivatagi közösségek ökotonjainál. Az ilyen hierarchiaviszonyok pontos mechanizmusára a jelenlegi vizsgálat nem tud megfelelő magyarázatot adni, de könnyen elképzelhető, hogy háttérében a két közösség egy-egy vagy néhány-néhány fajának populációi közötti kompetíciós erőviszonyok, és az adott közösségeken belüli ezt követő facilitáció áll. Ilyen interakciók a vizsgált gyepekhez hasonló szerkezetű gyeptípusokon bizonyítottan jelen vannak, és komoly szerepük van egy-egy közösség szerveződésében (vö. Kelemen et al. 2015). Tehát könnyen lehet, hogy két közösség interakcióinak háttérében is ezek állnak, megtámogatva különféle környezeti változásokkal (jelen esetben pl. a fluktuáló vízállapottal).

Noha két közösség ökotonoknál megvalósuló interakciója kapcsán az ökotonszerkezeti paraméterek közül csak a kontraszt került számszerűsítésre, a bevezetésben tárgyalt megfontolások alapján következtetéseket lehet levonni az élességgel

és szélességgel kapcsolatban is. Érdekes abból kiindulni, hogy a lápszegély száraz évben hasonlatosabbá vált a sztyeppszegélyhez, de a lápinterior kevésbé változott. Ez csak úgy történhetett, hogy a kompozíciós gradiens lankásabbá vált a lápszegélynél, azaz a teljes ökoton élessége csökkent, a szélessége pedig nőtt, igaz mindkettő aszimmetrikusan (24. ábra). A szélesség pontos meghatározása a bevezetésben ismertetett okokból kifolyólag ingoványos terület, azonban a relatív változást igazolják az eredmények. Látható tehát, hogy a turjánvidéki ökotonok szerkezeti átalakulása igen sokrétű volt, és a legtöbb leíró paramétert érintette, még ha nem is lehetett mindet közvetlenül számszerűsíteni.



**24. ábra** A turjánvidéki vegetációkomplexum aktuális vízállapotra adott reakciójának leegyszerűsített, általános sémája. A vastag folytonos görbe a fajösszetétel jellegét illusztrálja egy, a turjánvidéki vizsgálatnak megfelelő, sztyepp- és lápfolt találkozásánál nedves (a) és száraz években (b). 1: sztyeppinterior bármely évben, 2: sztyeppszegély bármely évben, 3: lápszegély nedves évben, 4: lápinterior nedves évben, 5: lápszegély száraz évben, 6: lápinterior száraz évben. A foltinteriorok és foltszegélyek határai nem azonosak az elemzésekben szereplőkkel, ezek a „valós” relatív értékeket illusztrálják.

#### 4.4. Kitekintés, természetvédelmi megfontolások

Összefoglalva elmondható, hogy a homokhátsági és turjánvidéki vizsgálati területek vegetációja is éles ökotonok által elválasztott diszkrét foltokra tagolódik. A direkcionális és fluktuáló vízállapotbeli változások nem okozzák a foltok terjedését/zsugorodását, azaz az ökotonok nem mozdulnak el, hanem pozicionálisan stabilnak adódtak. Ennek ellenére nem voltak statikusak, szerkezetük érzékenyen követte a vízállapotot, melyet első sorban a kontrasztváltozásokkal lehetett számszerűsíteni. Tehát, ha ökotonok segítségével akarjuk monitorozni környezeti változások vagy akár természetvédelmi célú beavatkozások mozaikos élőhelyek vegetációmintázatára gyakorolt hatását, érdemes először megállapítani az ökotonok típusát, azaz, hogy milyen jellegű választ várunk. A jelen esetekhez hasonló

mozaikos élőhelyeken, ahol a mikrotopográfiai meghatározottság miatti stabil pozicionális dinamika a jellemző, a folthatárok monitorozása rossz választás, noha ismételt légifelvételek térinformatikai elemzésével könnyen kivitelezhető lenne.

Abban az esetben, ha az ökoton által elhatárolt két folt egyikében erős ökoszisztéma mérnök fajok populációi dominálnak, és/vagy nem maradnak az aktuális környezeti változás ellenére meghatározó jelentőségű éles, reliktum jellegű (pl. bizonyos talajparaméterekben) vagy egyéb inert (pl. geomorfológiai) gradiensek, melyek gátolnák az ökotonok elmozdulását, akkor jó választás az ökotonok pozíciójának monitorozása. Ilyen esetben nem feltétlenül kell ragaszkodni a szofisztikáltabb ökotonszerkezeti mutatók számszerűsítéséhez, ha ezt egyéb cél nem teszi szükségessé.

Fontos megemlíteni, hogy a kontrasztváltozások sem feltétlenül gyorsan következnek be, azaz, ha szerkezeti paraméterek monitorozása mellett kell dönteni, a válasz ütemét akkor is nehéz előre megjósolni például valamilyen rekonstrukciós beavatkozást követően. A Turjánvidéken az ökotonok évről évre reagáltak a nedvességi állapotra, viszont a homokhátságon a vizsgálat befejezésekor, azaz több mint 20 évvel a talajvíz teljes elvesztése után sem stabilizálódtak még az ökotonok. Erre jó példa még Boughton et al. (2006) tanulmánya, ahol mozaikos élőhelyek tűz utáni szukcessziója során csak 30 év után vált kimutathatóvá az ökotonok kontrasztváltozása.

A homokhátságihoz hasonló mozaikos élőhelyeken tehát a rekonstrukciós beavatkozások intenzitásának, időbeli ütemezésének és a várható eredményeknek a megállapításakor érdemes figyelemmel lenni az esetlegesen hosszú válaszidőre. Továbbá, mivel nem a foltok kiterjedése/zsugorodása, hanem a foltok átalakulása (mely a fajkészlet változásával is jár) a fő dinamikai válasz ilyen élőhelyeken, elkerülhetetlen bizonyos fajok eltűnése a leginkább érintett folttípusokból. Néhány ilyen faj, mint pl. a *Gentiana pneumonanthe*, a homokhátsági vizsgálati terület mélyebb foltjaiból már el is tűntek, és spontán visszatelepülésük a vízállapot helyreállítása esetén is valószínűtlen a jelenlegi forráspopulációk nagy távolsága miatt. Tehát az ilyen dinamikát mutató, károsodott élőhelyek esetén az aktuális környezeti változó értékeinek visszaállítását fajvisszatelepítésekkel is szükséges kiegészíteni.

Amennyiben azonban a környezeti változás régebben következett be, vagy már hosszú ideje tart a változás, az ökotonokat stabilizáló reliktum gradiensek is károsodhatnak, és így egy esetleges természetvédelmi helyreállítás során, amíg ezek nem állnak helyre, nem várható megfelelő vegetációszerkezeti helyreállítás sem. Ebből következik, ha a talajvíz visszaállítása még sokat várat magára a homokhátságon, s a

mélyebb térszínek talajszerkezete a szerves anyagok lassú oxidációja miatt elvész, akkor hosszú évtizedekig a talajvízszint emelése és a fajvisszatelepítések sem hozzák meg a várt sikert. A talajvízszint helyreállítása tehát sürgető feladat.

A turjánvidéki ökoton-, illetve foltdinamika rámutat, hogy a szárazodásra a lápszegélyek különösen érzékenyek, így a nagy szegély/interior aránnyal jellemezhető kisebb lápoltok különösen veszélyeztetettek. Fordított esetben a sztyeppi foltok ilyen jellegű veszélynek nincsenek kitéve, akármilyen nagy is legyen a szegély/interior arányuk méretükből kifolyólag. Ennek értelmében egy esetlegesen túllőtt vízvisszatartás/vízpótlás esetén sem károsodnak ezen értékes közösségek kisebb foltjai, ha ez az állapot csak egy-egy évben áll fenn.

Pozitív folyamatként értékelhető, hogy már megindultak az egyeztetések a Duna–Tisza köze egyes részein a vízállapotok rendezésére aktív vízbeemeléssel a Duna-völgyi főcsatorna északi szakaszából, illetve a távozó vizek visszatartásával. Egyelőre azonban még jelentős logisztikai, érdekellentébeli és hosszú távú finanszírozási nehézségeket kell legyőzni. Ha megindulna a beavatkozás, a Turjánvidék érintett részei azonnal válaszolnának, s ez a változás elsősorban a lápszegélyek növényzetében lenne látványos, míg a homokhátaság esetén lassabb válasz prognosztizálható. Mindenesetre a nedvesebb foltok méretének változása, s ezáltal a már említetteknek megfelelően a beavatkozás légifelvételek alapján történő hatásmonitorozása nem célravezető. Jelen vizsgálat eredményei alapján a rövidtávú hatás monitorozására páros mintavételi egységek kijelölését lehet javasolni. A pár egyik tagjának egy lápszegélyi, a másiknak pedig egy sztyeppszegélyi rögzített kvadrátnak kellene lennie. A kvadrátok növényzeti különbsége lehetne a vízpótlás hatásának az indikátora. Ilyen módon a beavatkozás hatásradiusza is meghatározható lenne a közvetlen vízbejuttatástól növekvő távolságokban lehelyezett kvadrátpárok létesítésével. A homokhátaság esetén szintén megfelelő módon elhelyezett kvadrátpárookra (pl. buckaköz és északias buckaoldal) lenne szükség, melyek növényzeti változásainak monitorozásával nyomon lehetne követni a beavatkozások hatásait.

## 5. Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozom első sorban témavezetőm, Körmöczi László iránymutatásának és az SZTE Ökológiai Tanszékének számos dolgozójának, elsősorban Zalatnai Mártának, Bátori Zoltánnak, Gallé-Szpisjak Nikolettnek, Méri Ágnesnek, Csorba Tündének és Fehér Máriának, akik segítettek a homokhátsági szelvények felvételezésében, illetve 2009. előtt elvégezték azokat. A talajminták vételezésében és a teodolitos mérésekben nyújtott segítségükért Erdős Lászlót, Bátori Zoltánt és Geltsch Nikolettát kell kiemelnem. Egyes statisztikai kérdésekben Gallé Róbert, Torma Attila és Maák István javaslatai segítettek munkámat. Köszönet illeti még M. Tóth Tivadart, Bencsik Attilát és Szigeti Mátét is, hogy biztosították számomra az eszközöket és feltételeket a talajtani vizsgálatok elvégzéséhez az SZTE Ásványtani, Geokémiai és Kőzettani Tanszékén. A klimatikus adatokért a köszönet Mándl Évának (OMSZ) és Berceli Balázsnak (Időkép) jár. És végül hálával tartozom feleségemnek, Fehér Viktóriának és lányomnak, Tölgyesi Hangának is türelmükért és támogatásukért.



## 6. Irodalomjegyzék

- Alignier, A., Deconchat, M. 2011. Variability of forest edge effect on vegetation implies reconsideration of its assumed hypothetical pattern. *Applied Vegetation Science* 14: 67–74.
- Baker, J., French, K., Whelan, R.J. 2002. The edge effect and ecotonal species: bird communities across a natural edge in southeastern Australia. *Ecology* 83: 3048–3059.
- Bartha, S., Molnár, Z., Horváth, A., Virágh, K. 2008a. Időjárási szélsőségek, társulásszintű adaptív válaszok. Évelő nyílt homokpusztagyepek 12 éves monitorozásának tapasztalatai. – In: Korsós, Z., Gyenis, Gy., Penksza, K. (szerk.): *Előadások összefoglalói, MBT XXVII. Vándorgyűlés, 2008. szeptember 25–26.*, pp. 1–6.
- Bartha, S., Campetella, G., Ruprecht, E., Kun, A., Házi, J., Horváth, A., Virágh, K., Molnár, Z. 2008b. Will interannual variability in sand grassland communities increase with climate change? *Community Ecology* 9: 13–21.
- Bátori, Z., Lengyel, A., Maróti, M., Körmöczi, L., Tölgyesi, C., Bíró, A., Tóth, M., Kincses, Z., Cseh, V., Erdős, L. 2014. Microclimate-vegetation relationships in natural habitat islands: species preservation and conservation perspectives. *Időjárás* 118: 257–281.
- Beckage, B., Osborne, B., Gavin, D.G., Pucko, C., Siccama, T., Perkins, T. 2008. A rapid upward shift of a forest ecotone during 40 years of warming in the Green Mountains of Vermont. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105: 4197–4202.
- Belnap, J., Hawkes, C.V., Firestone, M.K. 2003. Boundaries in miniature: Two examples from soil. *BioScience* 53: 739–749.
- Berényi, P., Erdélyi, M. 1990. A rétegvíz szintjének süllyedése a Duna-Tisza közén. *Vízügyi Közlemények* 72: 15–22.
- Bestelmeyer, B.T., Ward, J.P., Havstad, K.M. 2006. Soil-geomorphic heterogeneity governs patchy vegetation dynamics at an arid ecotone. *Ecology* 87: 963–973.
- Bíró, M., Révész, A., Molnár, Z., Horváth, F. 2007. Regional habitat pattern of the Danube-Tisza Interfluvium in Hungary I. The landscape structure and habitat pattern; the fen and alkali vegetation. *Acta Botanica Hungarica* 49: 267–303.
- Bodin, J., Badeau, V., Bruno, E., Cluzeau, C., Moisselin, J.-M., Walther, G.-R., Dupouey, J.-L. 2013. Shifts of forest species along an elevational gradient in Southeast

- France: climate change or stand maturation? *Journal of Vegetation Science* 24: 269–283.
- Borhidi, A. 1995. Social behaviour types, the naturalness and relative ecological indicator values of the higher plants in the Hungarian flora. *Acta Botanica Hungarica* 39: 97–181.
- Borhidi, A., Sánta, A. (szerk.) 1999. *Vörös könyv Magyarország növénytársulásairól 1–2*. TermészetBÚVÁR Alapítvány Kiadó, Budapest, pp. 766.
- Bot, A., Benites, J. 2005. *The importance of soil organic matter*. FAO Soils Bulletin 80. FAO, Rome, pp. 94.
- Boughton, E.A., Quintana-Ascencio, A.F., Menges, E.S., Boughton, R.K. 2006. Association of ecotones with relative elevation and fire in an upland Florida landscape. *Journal of Vegetation Science* 17: 361–368.
- Brothers, T.S., Spingarn, A. 1992. Forest fragmentation and alien plant invasion of central Indiana old-growth forests. *Conservation Biology* 6: 91–100.
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J., Bertness, M.D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 119–125.
- Brunt, J.W., Conley, W. 1990. Behaviour of a multivariate algorithm for ecological edge detection. *Ecological modelling* 49: 179–203.
- Cadenasso, M.L., Pickett, S.T.A., Weathers, K.C., Jones, C.G. 2003a. A framework for a theory of Ecological boundaries. *BioScience* 53: 750–758.
- Cadenasso, M.L., Pickett, S.T.A., Weathers, K.C., Bell, S.S., Benning, T.L., Carreiro, M.M., Dawson, T.E. 2003b. An interdisciplinary and synthetic approach to ecological boundaries. *BioScience* 53: 717–722.
- Carter, V., Gammon, P., Garrett, M. 1994. Ecotone Dynamics and Boundary Determination in the Great Dismal Swamp. *Ecological Applications*, 4(1), 189–203.
- Chang, Y., Bu, R.C., Hu, Y.M., Xu, C.G., Wang, Q.L. 2003. Detecting forest landscape boundary between mountain birch and evergreen coniferous forest in the northern slope of Changbai Mountain. *Journal of Environmental Sciences* 15: 182–186.
- Chen, X. 2002. Modeling the effects of global climatic change at the ecotone of boreal larch forest and temperate forest in northeast China. *Climatic Change* 55: 77–97
- Choesin, D., Boerner, R.E.J. 2002. Vegetation boundary detection: A comparison of two approaches applied to field data. *Plant Ecology* 158: 85–96.

- Clements, F.E. 1907. *Plant Physiology and Ecology*. Henry Holt and Company, New York, pp. 350.
- Copenheaver, C.A., Fuhrman, N.E., Gellerstedt, L.S., Gellerstedt, P.A. 2004. Tree encroachment in forest openings: a case study from Buffalo Mountain, Virginia. *Castanea* 69: 297–308.
- Collinge, S.K., Palmer, T.M. 2002. The influences of patch shape and boundary contrast on insect response to fragmentation in California grasslands. *Landscape Ecology* 17: 647–656.
- Cornelius, J.M., Kemp, P.R., Ludwig, J.A., Cunningham, G.L. 1991. The distribution of vascular plant species and guilds in space and time along a desert gradient. *Journal of Vegetation Science* 2: 59–72.
- Courtwright, J., Findlay, S.E.G. 2011. Effects of microtopography on hydrology, physicochemistry, and vegetation in a tidal swamp of the Hudson River. *Wetlands* 31: 239–249.
- Danz, N.P., Frelich, L.E., Reich, P.B., Niemi, G.J. 2013. Do vegetation boundaries display smooth or abrupt spatial transitions along environmental gradients? Evidence from the prairie–forest biome boundary of historic Minnesota, USA. *Journal of Vegetation Science* 24: 1129–1140.
- Daubenmire, R. 1968. *Plant communities: a textbook of plant synecology*. New York: Harper and Row Publishers Inc, pp. 300.
- Ellenberg, H. 1952. *Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie II. Wiesen und Weiden und ihre standortliche Bewertung*. Ulmer, Stuttgart, pp. 143.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulissen, D. 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18: 1–258.
- Erdős, L., Bátori, Z., Morschhauser, T., Körmöczi, L. 2013. Ecological boundaries at different scales: vegetation pattern of the field layer in a south Hungarian mountain area. *Polish Journal of Ecology* 61: 319–328.
- Erdős, L., Bátori, Z., Tölgyesi, C., Körmöczi, L. 2014. The moving split window (MSW) analysis in vegetation science – an overview. *Applied Ecology and Environmental Research* 12: 787–805.
- Fagan, W.F., Fortin, M.-J., Soykan, C. 2003. Integrating edge detection and dynamic modelling in quantitative analysis of ecological boundaries. *Bioscience* 53: 730–738.

- Fortin, M.-J., Drapeau, P., Jacquez, G.M. 1996. Statistics to assess spatial relationships between ecological boundaries. *Oikos* 77: 51–60.
- Fortin, M.-J. 1997. Effects of data types on vegetation boundary delineation. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 1851–1858.
- Fortin, M.-J., Olson, R.J., Ferson, S., Iverson, L., Hunsaker, C, Edwards, G., Levine, D., Butera, K., Klemas, V. 2000. Issues related to the detection of boundaries. *Landscape Ecology* 15: 453–466.
- Gallé, L., Kanizsai, O., Maák, I., Lőrinczi, G. 2014. Close nesting association of two ant species in artificial shelters: Results from a long-term experiment. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 60: 359–370.
- Gallé, R. 2008. The effect of a naturally fragmented landscape on the spider assemblages. *North-Western Journal of Zoology* 4: 61–71.
- Gastner, M.T., Oborny, B., Zimmermann, D.K, Pruessner, G. 2009. Transition from connected to fragmented vegetation across an environmental gradient: scaling laws in ecotone geometry. *American Naturalist* 174: 23–39.
- Gehrig-Fasel, J., Guisan, A., Zimmermann, N.E. 2007. Tree line shifts in the Swiss Alps: climate change or land abandonment. *Journal of Vegetation Science* 18: 571–582.
- Gillison, A.N., Brewer, K.R.W. 1985. The use of gradient directed transects or gradsects in natural resource surveys. *Journal of Environmental Management* 20: 103–127.
- Gosz, J.R. 1993. Ecotone hierarchies. *Ecological Applications* 3: 369–376.
- Gosz, R.J., Gosz, J.R. 1996. Species interactions on the biome transition zone in New Mexico: response of blue grama (*Bouteloua gracilis*) and black grama (*Bouteloua eriopoda*) to fire and herbivory. *Journal of Arid Environments* 34: 101–114.
- Grime, J.P. 2006. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties, 2nd edition*, Wiley, New York, pp. 456.
- Grover, H.D., Musick, H.B. 1990. Shrubland encroachment in southern New Mexico, USA: an analysis of desertification processes in the American Southwest. *Climatic Change* 16: 165–190.
- Hanski, I., Ovaskainen, O. 2002. Extinction debt at extinction threshold. *Conservation Biology*, 16: 666–673.
- Hardt, R.A., Forman, R.T.T. 1989. Boundary form effects on woody colonization of reclaimed surface mines. *Ecology* 70: 1252–1260.
- Harper, K.A., MacDonald, S.E, Burton, P.J, Chen, J., Brosofske, K.D., Saunders, S.C., Euskirchen, E.S., Roberts, D., Jaiteh, M.S., Esseen, P.-A. 2005. Edge influence on

- forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 19: 768–782.
- Harrison, S, Bruna, E. 1999. Habitat fragmentation and large-scale conservation: what do we know for sure? *Ecography* 22: 225–232.
- Heiri, O., Lotter, A.F., Lemcke, G. 2001. Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: reproducibility and comparability results. *Journal of Paleolimnology* 25: 101–110.
- Hennenberg, K.J., Goetze, D., Kouamè, L., Orthmann, B., Porembski, S. 2005. Border and ecotone detection by vegetation composition along forest-savanna transects in Ivory Coast. *Journal of Vegetation Science* 16: 301–310.
- Hobbs, E. 1986. Characterizing the boundary between California annual grassland and coastal sage scrub with differential profiles. *Vegetatio* 65: 115–126.
- Holland, M.M. 1988. Technical consultations on landscape boundaries. – In: di Castri, F., Hansen, A.J., Holland, M.M. (szerk.): A new look at ecotones: emerging international projects on landscape boundaries. *Biology International* 17: 47–106
- Honnay, O., Verheyen, K., Hermy, M. 2002. Permeability of ancient forest edges for weedy plant species invasion. *Forest Ecology and Management* 161: 109–122.
- Hufkens, K., Scheunders, P., Ceulemans, R. 2009. Ecotones in vegetation ecology: methodologies and definitions revisited. *Ecological Research* 24: 977–986.
- Iványosi-Szabó, A. (szerk.) 2015. *A Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatóság negyven éve*. Kiskunság Nemzeti Park Igazgatóság, Kecskemét, pp. 423.
- Jeník, J. 1992. Ecotone and Ecocline: Two questionable concepts in ecology. *Ekologia* 11: 243–250.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373–386.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78: 1946–1957.
- Kelemen, A., Török, P., Valkó, O., Deák, B., Tóth, K., Tóthmérész, B. (2015): Both facilitation and limiting similarity shape the species coexistence in dry alkali grasslands. *Ecological Complexity* 21: 34–38.
- Kertész, A., Mika, J. 1999. Aridification, climate change in South-Eastern Europe. *Physics and Chemistry of the Earth* 24: 913–920.
- Király, G. (szerk.) 2009. *Új magyar füvészkönyv*. Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság, Jósvalfő, pp. 616.

- Kirkman, L.K., Drew, M.B., West, L.T., Blood, E.R., Jones, J.W. 1998. Ecotone characterization between upland longleaf pine/wiregrass stands and seasonally-ponded isolated wetlands. *Wetlands* 18: 346–364.
- Knipl, I. és Sümegi, P. 2012. Life at the interface of two distinct landscapes – relationship of humans and environment in the periphery of the Danube-Tisza Interfluve between Hajós and Császártöltés. *Central European Journal of Geosciences* 4: 439–447.
- Kovács, F. 2004. Környezeti változások értékelése a Duna–Tisza közén, különös tekintettel a szárazodás problémájára. – In: Barton, G., Dormány, G. és Rakonczai, J. (szerk): *A magyar földrajz kurrens eredményei. II. Magyar Földrajzi Konferencia*, pp. 1046–1072.
- Kovács, F. 2006. A biomassa-mennyiség regionális változásainak vizsgálata a Duna–Tisza közén műholdfelvételek alapján. – In: Kiss, A., Mezősi, G. és Sümeghy, Z. (szerk.): *Táj, környezet és társadalom*. SZTE, Szeged, pp. 413–425.
- Kovács-Láng, E., Kröel-Dulay, G., Kertész, M., Fekete, G., Mika, J., Rédei, T., Rajkai, K., Hahn, I., Bartha, S. 2000. Changes in the composition of sand grasslands along a climatic gradient in Hungary and implications for climate change. *Phytocoenologia* 30: 385–407.
- Körmöczi, L. 1983. Correlations between the zonation of sandy grasslands and the physico-chemical condition of their soil in Bugac. *Acta Biologica Szegediensis* 29: 117–127.
- Körmöczi, L. 1991. Drought-induced changes in a sandy grassland complex in the Great Hungarian Plain. *Acta Biologica Szegediensis* 37: 63–74.
- Körmöczi, L., Bátori, Z., Erdős, L., Tölgyesi, C., Zalatnai, M., Varró, C. 2016. The role of randomization tests in vegetation boundary detection with moving split-window analysis. *Journal of Vegetation Science* doi: 10.1111/jvs.12439.
- Körmöczi, L., Varró, C. 2015. Bord-ER – computer program for performing moving split-window analysis. *Tiscia* 40: 25–30.
- Körner, C. 1998. A reassessment of high-elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia* 115: 445–459.
- Laurance, W.F., Didham, R.K., Power, M.E. 2001. Ecological boundaries: a search for synthesis. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 70–71.
- Lennon, J.J., Turner, J.R.G., Connell, D. 1997. A metapopulation model of species boundaries. *Oikos* 78: 486–502.

- Loehle, C. 2000. Forest ecotone response to climate change: sensitivity to temperature response functional forms. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 1632–1645.
- Lloyd, K.M., McQueen, A.A.M, Lee, B.J., Wilson, R.C.B., Walker, S., Wilson, S.B. 2000. Evidence on ecotone concepts from switch, environmental and anthropogenic ecotones. *Journal of Vegetation Science* 11: 903–910.
- Ludwig, J.A., Cornelius, J.M. 1987. Locating discontinuities along ecological gradients. *Ecology* 68: 448–450.
- Mádl-Szőnyi, J., Tóth J. 2009. A hydrogeological type section for the Danube-Tisza Interfluve, Hungary. *Hydrogeology Journal* 17: 961–980.
- Magyari, E.K., Chapman, J.C., Passnore, D.G., Allen, J.R.M., Huntley, J.P., Huntley, B. 2010. Holocene persistence of wooded steppe in the Great Hungarian Plain. *Journal of Biogeography* 37: 915–935.
- Metzger, J.P., Martensen, A.C., Dixo, M., Bernacci, L.C., Ribeiro, M.C., Teixeira, A.M.G, Pardini, R. 2009. Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. *Biological Conservation*: 142: 1166–1177.
- Milne, B.T., Keitt, T.H., Hatfield, C.A., David, J., Hraber, P.T. 1996. Detection of critical densities associated with pinon-juniper woodland ecotones. *Ecology* 77: 805–821.
- Molnár, Z. 2003. *Dry sand vegetation of the Kiskunság*. TermészetBÚVÁR Alapítvány Kiadó, Budapest, pp. 159.
- Molnár, Z., Fekete, G., Biró, M., Kun, A. 2008. A Duna-Tisza közti homoki sztyepprétek történeti tájökölógiai jellemzése – In: Kröel-Dulay, G., Kalapos, T., Mojzes, A. (szerk.): *Talaj–vegetáció–klíma kölcsönhatások. Köszöntjük a 70 éves Láng Editet*. MTA-ÖBKI, Vácrátót, 39–56.
- Mueller, E.N., Wainwright, J., Parsons, A.J. 2007. The stability of vegetation boundaries and the propagation of desertification in the American Southwest: A modeling approach *Ecological Modelling* 208: 91–101.
- Munoz-Reinoso, J.C., Novo, F.G. 2005. Multiscale control of vegetation patterns: the case of Doñana (SW Spain). *Landscape Ecology* 20: 51–61.
- Munoz-Reinoso, J.C. 2009. Bondaries and scales in shrublands of the Donana Biological Reserve, southwest Spain. *Landscape Ecology* 24: 509–518.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58–62.
- Oborny, B., Meszéna, G., Szabó, G. 2005. Dynamics of populations on the verge of extinction. *Oikos* 109: 291–296.

- Pálfai, I. (szerk.) 1994. A Duna–Tisza köze vízgazdálkodási problémái. *A Nagyalföld Alapítvány Kötetei 3.*, Békéscsaba, pp. 126.
- Pärn, J., Remm, K., Mander, Ü. 2010. Correspondence of vegetation boundaries to redox barriers in a Northern European moraine plain. *Basic and Applied Ecology* 11: 54–64.
- Pécsi, E., Katona, O., Barta, K., Sipos, G., Biró, C. 2014. Mapping freshwater carbonate deposits by using ground-penetrating radar at Lake Kolon, Hungary. *Journal of Environmental Geography* 7: 13–19.
- Peters, D.P.C., Gosz, J.R., Pockman, W.T., Small, E.E., Parmenter, R.R., Collins, S.L., Muldavin, E. 2006. Integrating patch and boundary dynamics to understand and predict biotic transitions at multiple scales. *Landscape Ecology* 21: 19–33.
- Pinheiro, J., Bates, D., Debroy, S., Sarkar, D., R Development Core Team. 2013. nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1–122, <http://CRAN.Rproject.org/package=nlme>
- R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for statistical computing. – R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Risser, P.G. 1995. The status of the science examining ecotones. *Bioscience* 45: 318–325.
- Schilthuizen, M. 2000. Ecotone: speciation-prone. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 130–131.
- Stanisci, A., Lavieri, D., Acosta, A., Blasi, C. 2000. Structure and diversity trends at Fagus timberline in central Italy. *Community Ecology* 1: 133–138.
- Strayer, D.L., Power, M.E., Fagan, W.F., Pickett, S.T.A., Belnap, J. 2003. A classification of ecological boundaries. *Bioscience* 53: 723–729.
- Szilágyi, J., Vorosmarty, C. 1997. Modelling unconfined aquifer level reductions in the area between the Danube and Tisza rivers in Hungary. *Journal of Hydrology and Hydromechanics* 45: 328–347.
- Temple, S.A., Cary, J.R. 1988. Modeling Dynamics of Habitat-Interior Bird Populations in Fragmented Landscapes. *Conservation Biology* 2: 340–347.
- Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L., Nowak, M.A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65–66.
- Torma, A., Körmöczi L. 2009. The influence of habitat heterogeneity on the fine-scale pattern of an Heteroptera assemblage in a sand grassland. *Community Ecology* 10: 75–80.



- Tölgyesi, C., Bátori, Z., Erdős, L., Gallé, R., Körmöczi, L. 2015. Plant diversity patterns of a Hungarian steppe-wetland mosaic in relation to grazing regime and land use history. *Tuexenia* 35: 399–416.
- Vadász, C., Máté, A., Kun, R., Vadász-Besnyői, V. 2016. Quantifying the diversifying potential of conservation management systems: An evidence-based conceptual model for managing species-rich grasslands. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. DOI: 10.1016/j.agee.2016.03.44.
- Várallyay, G., Molnár, E., Rajkai, K. 1985. Talajtani kutatások. – In: Bankovics, A., Molnár, B., Tölgyesi, I., Tóth, K., Szabó, T. (szerk.): *Tudományos kutatások a Kiskunsági Nemzeti Parkban 1975–1984*, Országos Környezet- és Természetvédelmi Hivatal, Budapest, 59–95.
- van der Maarel, E. 1976. On the establishment of plant community boundaries. *Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 89*: 415–443
- van der Maarel, E. 1990. Ecotones and Ecoclines Are Different. *Journal of Vegetation Science* 1: 135–138.
- van Leeuwen, C.G., 1966. A relation theoretical approach to pattern and process in vegetation. *Wentia* 15: 25–46.
- van Leeuwen, C.G., van der Maarel, E. 1971. Pattern and process in coastal dune vegetations. *Acta Botanica Neerlandica* 20: 191–198.
- Wasson, K., Woolfolk, A., Fresquez, C. 2013. Ecotones as indicators of changing environmental conditions: Rapid migration of salt marsh–upland boundaries. *Estuaries and Coasts* 36: 654–664.
- Werger, M., Louppen, J., Eppink, J. 1983. Species performances and vegetation boundaries along an environmental gradient. *Vegetatio* 52: 141–150.
- Wierenga, P.J., Hendrickx, J.M.H., Nash, M.H., Ludwig, J., Daugherty, L.A. 1987. Variation of soil and vegetation with distance along a transect in the Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments* 13: 53–63.
- Wilcove, D.S., McLellan, C.H., Dobson, A.P. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. – In: Soulé, M.E. (szerk.): *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*, Sinauer, Sunderland, pp. 237–256.
- Xu, D., Xu, X., Xie, Y., Wang, K. 2012. Dynamics of sandy desertification and detection of sandy land/steppe boundary: vegetation and soil properties. *Polish Journal of Ecology* 60: 251–263.

- Yarrow, M.M., Marín, V.H. 2007. Toward conceptual cohesiveness: a historical analysis of the theory and utility of ecological boundaries and transition zones. *Ecosystems* 10: 462–476.
- Zalatnai, M., Körmöczi, L., Tóth, T. 2007. Community boundaries and edaphic factors in saline-sodic grassland communities along an elevation gradient. *Tiscia* 36: 7–15.
- Zalatnai, M., Körmöczi, L., Tóth, T. 2008. Soil-plant interrelations and vegetation boundaries along an elevation gradient in a hungarian sodic grassland. *Cereal Research Communications* 36: 231–234.
- Zólyomi, B. 1987. Coenotone, ecotone and their role in preserving relic species. *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae* 33: 3–18.
- Zalatnai, M., Körmöczi, L. 2012. Vegetation boundary zone in sandy grasslands and the affecting edaphic factors. – In: Rakonczai, J., Ladányi, Z. (szerk.): Review of climate change research program at the University of Szeged (2010-2012), Szeged, Földrajzi és Földtani Tanszékcsoport, 59–69.
- Zsákovics, G., Kovács, F., Kiss, A., Pócsik, E. 2007. Risk analysis of the aridification-endangered sand-ridge area in the Danube–Tisza Interfluve. *Acta Climatologica et Chorologica* 40–41: 169–178.

## 7. Összefoglalás

Az egymással érintkező növényközösségek átmeneti zónáit adó ökotonok jelentős figyelmet kaptak az utóbbi időben a fragmentáció, a klímaváltozás, a heterogén élőhelyek kezelése stb. kapcsán. Mivel számos növényfaj az ökotonok területén éri lokális toleranciájának, s így lokális elterjedésének határát, a különféle környezeti változások kapcsán az ökotonok lehetnek a leginkább reakcióképes zónák. Ennek ellenére az ökotonok dinamikájának előrejelezhetősége bizonytalan, és az ökotonok területén lezajló folyamatokról még keveset tudunk. A jelen vizsgálatokban két eltérő jellegű vízállapot-változásnak kitett mozaikos táj ökotonjainak jellemzését és viselkedésük értelmezését tűztem ki célul. Pontosabban arra kerestem a választ, hogy a változó vízállapotok ellenére (1) jelen vannak-e éles ökotonok, melyek diszkrét foltokra tagolják a tájat, (2) ezen ökotonok pozíciói követik-e a vízállapot változásait, (3) milyen egyéb gradienseknek lehet még hatása az ökotonok helyzetére, és (4) milyen szerkezeti átalakulásokat/reakciókat mutatnak a monitorozott ökotonok.

Az egyik vizsgált táj a Duna–Tisza közti homokhátság egy homokbuckás területe volt. A tájra jellemző, hogy az elevációs gradiensek szerint különböző növényközösségek foltjai, így nyílt homoki gyepektől buckaközi mezofil gyepekig terjedő típusok alakultak ki, melyek között ökotonok kiterjedt hálózata húzódik. Az egész homokhátságot érintő talajvízszint-csökkenés itt is jellemző volt, és egy egyirányú, szárazodó vízállapot-változásként jelentkezett, melyhez az éves csapadékösszeg fluktuációi társultak.

A másik vizsgált táj a Turjánvidék sztyepprétfoltokkal tarkított lápvidéke, mely esetén a növényközösségek jellege szintén az elevációs különbségek okán kialakuló hidrológiai gradiensekre vezethető vissza. A vízutánpótlás jelenleg még kielégítő, de az évek közötti fluktuációk különösen nagyok, mivel a homokhátságról átszivárgó talajvíz fluktuációi hozzáadódnak a helyi csapadék ingadozásaihoz.

A homokhátsági mintaterületen a növénytani felmérések két, elevációs gradiens szerint orientált szelvény mentén történtek 1999 és 2013 között, évente egyszer. A turjánvidéken 13 db, sztyeppfoltból induló, lápfoltban végződő állandó szelvény került felvételezésre 2013-ban, 2014-ben és 2015-ben, mely évek egy nedves–száraz–nedves sort alkottak. A homokhátságon 2013-ban az egyik szelvény mentén mikroklimatikus paramétereket és talajnedvességet is mértem, továbbá a teljes vizsgálati időtartamra megszereztem a csapadékadatokat havi bontásban. A Turjánvidék esetén a lekért csapadékadatok mellett talajvízszintet is mértem a vízállapot jellemzéséhez, továbbá

letérképeztem a szelvények domborzatát és a talajuk szervesanyag-tartalmát, majd e gradiensek mentén azonosítottam az elevációs és szervesanyag-gradiensek legmeredekebb pontjait és ezeket elevációs és talajhatároknak tekintettem.

A vegetációs adatokat az osztott mozgóablakos módszerrel elemeztem, melynek segítségével az ökotonok pozícióját és kontrasztját, azaz a pozíciók két oldalán lévő vegetáció kompozíciójának különbségét lehet számszerűsíteni. Regressziós elemzéssel vizsgáltam, hogy a homokhátság esetén e két paraméterre van-e hatása az évek múlásának, mint a talajvíz elvesztésétől számított időnek, illetve az éves csapadékösszegnek. A Turjánvidék esetén az ökotonok pozíciójának és kontrasztjának évek közötti változásait, továbbá az elevációs és talajtani határokhoz viszonyított átlagos pozícióját egymintás próbákkal vettem össze.

A homokhátsági ökotonok által elválasztott foltok belső szerkezeti átalakulásait az őket alkotó növényzet funkciós csoportok szerinti abundanciaváltozásaival értelmeztem. A Turjánvidéki foltok nagyobb mérete miatt lehetőség volt a foltok egy szegély (láp- és sztyeppszegély) és interior (láp- és sztyeppinterior) jellegű részének külön történő elemzésére, melyet a növényzetük átlagos relatív nedvességigény-indikátora segítségével végeztem. Az elemzésekhez kevert lineáris modelleket használtam, ahol a függő változó az átlagos indikátorértékek évek közötti változása volt, a fix faktor a négy szelvényszakasz, a random faktor pedig a szelvény volt. A lápszegélyek átalakulási mechanizmusának megértéséhez egymintás próbákkal megvizsgáltam külön, hogy a láp- vagy a sztyeppspecialisták mennyiségi változásai állnak-e a háttérben, vagy pedig mindkettő.

A homokhátsági vizsgálat esetén az egyik szelvény mentén négy, a másikon pedig egy olyan foltátmenetet sikerült azonosítani, amelyet legalább egy vizsgálati évben szignifikáns, éles ökotonnak lehetett tekinteni. Ezen ökotonok pozíciója stabil volt, egyik esetben sem volt szignifikáns összefüggés a felmérés előtti 12 hónap vagy 3 hónap csapadékösszegével, és csak egy esetben függött a változás az évek múlásától. Ez utóbbi direkcionális trend azonban csak az ökoton kontrasztjának szignifikanciaszint alá esése után indult meg. A csapadékösszegektől az ökotonkontrasztok sem függöttek jellemzően, de az évek múlása szerint jól meghatározható változásokat mutattak. Az összesen öt ökotonból kettő esetén csökkent a kontraszt, és e két ökoton a vizsgálat végére el is tűnt, egy ökotoné pedig növekvő volt, melynek során ez az ökoton újonnan jelent meg. A fennmaradó két ökoton kontrasztértéke közül az egyik nem mutatott semmilyen változást, míg az ötödiknél marginális növekvő összefüggés adódott csak.

A funkciós csoportok szerinti áttekintések két fő trendre mutattak rá a homokhátságon. A mezofil évelők csökkenése és a xerofil évelők terjedése és néhol a mezofil egyévesek csökkenése a növényzet szárazabbá válását jelezte, míg az efemerek és kriptogámok mennyiségének növekedése a vegetáció felnyílását indikálta. E két trend azonban az egyes foltok kiindulási és potenciális végső állapota miatt nem tudott egyformán jelentkezni mindenütt, mely a kontrasztváltozások változatos jellegét jól magyarázta.

A turjánvidéki szelvények mindegyike mentén egy éles ökotont sikerült azonosítani, mely egy szárazabb sztyeppi és egy nedvesebb lápi folt között húzódott. Ezen ökotonok pozíciói kis ingadozásokat mutattak ugyan a vizsgálati évek között, de ez nem állt összefüggésben a vízállapot fluktuációival. Az átlagos ökotonpozíciók nem különböztek szignifikánsan a mikrotopográfiai gradiens mentén kapott elevációs határok pozíciójától, de valamivel feljebb helyezkedtek el, mint a talajtani határok. A kontrasztértékek érzékenyen változtak a vízállapottal: Nedves években nagy volt a kontraszt, a száraz évben viszont kicsi. A szelvénytársaságok elemzése szerint mindezt a lápszegély intenzív reakciója okozta, mivel a nedves években az átlagos nedvességi indikátor nagy volt, míg a száraz évben erősen lecsökkent, miközben a sztyeppszegély nem változott. A foltinteriorokban a változások, amennyiben voltak egyáltalán, kisebbek voltak a lápszegélyinél. A lápszegély esetén a sztyeppspecialisták előrenyomulása és a lápspecialisták visszahúzódása egyaránt kimutatható volt.

Az eredmények alapján elmondható, hogy a vizsgált területek növényzete éles ökotonok által határolt diszkrét foltokra tagolódik, azaz a változó vízállapot nem mossa el az ökotonokat. Éles ökotonok kialakulására az irodalom a környezeti paraméterek értékeinek éles váltásait és a vegetáció önszerveződő, nem lineáris válaszait említi. E kettő közül a vizsgált esetek inkább az előbbit igazolják, mivel a homokhátság esetén meredek mikroklimatikus és talajnedvességbeli gradienst sikerült igazolni egy éles ökotonnál, míg egy kevésbé éles átmenetnél ez nem adódott. A turjánvidéken a mindenkori hidrológiai gradiens legmeredekebb pontját jelentő elevációs határnál adódtak az ökotonpozíciók, és többnyire a talajtani gradiensben is volt az ökoton közelében egy éles váltás, noha nem átfedő helyzetben.

Az ökotonok pozíciós változásai függetlennek adódtak a vízállapottól, azaz a tájak foltmintázata meglehetősen merev. Ennek magyarázatául több, egymástól nem független lehetőség merülhet fel. A pozíciók stabilitását okozhatja, hogy a homokhátságon a korábbi jobb vízellátottság, illetve a Turjánvidéken a hosszabb idő távlatában kiátlagolódo

vízállapot olyan stabil talajtani viszonyokat (szervesanyag-tartalomban, szervesetlen kémiai összetételben stb.) hozott létre, melyek gátolják a határok válaszát a változásokra. Emellett azonban létezhetnek olyan gradiensek is, melyek nem függenek az aktuális vízállapottól. Ilyeneket sikerült is kimutatni a már említett mikroklimatikus különbségek formájában a homokhátságon, illetve az elevációs határok tulajdonságai kapcsán a Turjánvidéken. Összességében tehát e tényezők felelhetnek a határok lehorgonyzásáért, ráadásul a vizsgált közösségekben nincsenek olyan erős ökoszisztéma mérnök fajok, melyek populációinak terjedése elősegítené az ökotonok mozgását.

A pozíciókkal szemben az ökotonszerkezet jellemzésére szolgáló kontrasztértékek érzékenyen követték a vízállapotbeli változásokat mindkét alvizsgálatban. A homokhátság esetén így nem az ökotonok eltolódása miatti foltexpanszió és foltzsugorodás volt a jellemző dinamika, hanem a foltok fúziója és hasadása, miközben a foltok kompozíciója alapvető változásokon ment keresztül. Az ilyen típusú változások során értelemszerűen fajok táji szintű elvesztése is jellemző folyamat, viszont visszatelepülésük lehetősége kérdéses. Ennek megfelelően a homokhátságon és minden hasonló dinamikájú mozaikos tájban a környezeti tényezők rekonstrukció útján történő rendezése esetén érdemes lehet visszatelepítésekkel a fajkészlet alakulásába aktívan beavatkozni.

A Turjánvidéken külön tudtam vizsgálni a szegélyi és interior jellegű foltrészeket, melynek eredményei rávilágítottak, hogy a kontrasztváltozást okozó folyamatok a szegélyi részre korlátozódtak, igazolván az ökotonok „forró pont” jellegét a vegetációs válaszokban. Azonban az ökoton két fele, a láp- és sztyeppszegély aszimmetrikusan viselkedett, mely a sztyeppi közösség domináns jellegével magyarázható a két közösségtípus interakciója során. Ez részben magyarázhatja a talajtani határ lápszegélyen belüli elhelyezkedését is, noha az ok-okozati viszony nem ennyire egyértelmű, mert egyéb tényezők, mint pl. a talajerózió is befolyásolhatja ezeket, és ekkor az aszimmetria már következmény lenne. Viszont az, hogy nedves évben a sztyeppszegély nem válik egyáltalán lápibbá, az interakciós hierarchiát valószínűsíti.

A lápszegélyek érzékenysége felhívja a figyelmet a kisebb lápfoltok sérülékenységére, hiszen azok szegély/interior aránya nagyobb. A sztyeppfoltok esetén ilyen probléma nem áll fenn, akármilyen kicsik is legyenek. Így pl. egy túllőtt vízállapot-javító rekonstrukciós beavatkozás, amennyiben hatása csak rövid ideig áll fenn, nem károsítja ezeket az értékes közösségfoltokat.

Az eredményekből végül az is következik, hogy a vizsgáltakhoz hasonló mozaikos élőhelyeken a környezeti változások vegetációs hatásainak nyomon követésére a

folthatárok monitorozása nem igazán alkalmas, noha pl. térinformatikai módszerekkel ezt kis ráfordítással el lehetne végezni. Ehelyett állandó kvadrátpárok létesítése javasolt az ökotonok két felén (a két folt szegélyében), és ezek vegetációja közötti különbség már érzékenyebb indikátora lehet a hatásoknak.

## **8. Summary**

Ecotones, the transitional zones between adjacent vegetation patches, have received considerable attention in relation to fragmentation, climate change and the management of heterogeneous landscapes. Since several plant species reach their local limit of tolerance in the ecotones, ecotones can be the most reactive zones of the landscapes during environmental changes. Despite these, the predictability of ecotone dynamics is low and the processes taking place within ecotones are still poorly understood. The aim of the present study was to characterize the ecotones of two landscapes with different trends in their water supply, and to find an explanation for the detected behaviour of the ecotones. Specifically, I asked the following main questions: (1) Are there sharp ecotones in the landscapes, which divide up the vegetation into distinct patches, despite the unstable water regimes? (2) Do ecotone positions follow the changes of the water regimes? (3) What other gradients influence the positions of the ecotones? (4) What structural reactions can be detected in the ecotones as a function of the water regime?

The first landscape I studied was a sand dune range area of the Danube–Tisza sandy ridge. The vegetation pattern is driven by the differences in elevation, leading to a mosaic of xeric and mesic communities interconnected by an extensive network of ecotones. The entire region is affected by long-term aridification due to water table decline. This tendency has been typical for the study area as well and can be considered a directional drying process. The high differences in the annual precipitation add a fluctuating component to the water regime change.

The other studied landscape is the steppe–wetland mosaic of the Turjánvidék. The character of the plant communities is also determined by the elevation gradients. The water supply is high compared with the other study area because falling precipitation is supplemented by seeping groundwater from the direction of the sandy ridge; however, the inter-annual fluctuations are extremely large.

In the sand dune landscape, vegetation was surveyed in two, gradient oriented permanent transects annually between 1999 and 2013. In the Turjánvidék, I surveyed the

vegetation of 13 permanent transects starting in steppe patches and ending in wetland patches in 2013, 2014 and 2015, which corresponded to a sequence of wet, dry and wet years. In 2013, I measured microclimatic and soil moisture data in one of the sand dune transects and also obtained the precipitation data of the area for the full study period. In the Turjánvidék, I measured the ground water levels during the study and obtained the precipitation data to characterize the water regime. Besides these, I mapped the microtopography and soil organic content of the Turjánvidék transects in order to identify boundaries in the gradients of these parameters.

Vegetation data were analyzed with the split moving window technique to delineate the position and contrast (the compositional difference between the two sides of the ecotone positions) of the ecotones. Using multiple linear regressions, I tested if annual precipitation and year (as a measure of time since the loss of water table) influence any of the two ecotone descriptors. As for the ecotones of the Turjánvidék, I used one-sample tests to check if the interannual changes of ecotone positions and contrasts differ from zero and to compare the elevation and soil boundaries to the ecotone positions averaged across the three study years.

In the sand dunes, the internal changes of the patches bounded by the ecotone positions were evaluated using plant functional types. In the Turjánvidék, it was possible to separately analyze the structural dynamics of patch edges (wetland edges and steppe edges) and patch interiors (wetland interiors and steppe interiors) using average relative indicator values for moisture. I used mixed-effects linear models for the purpose, with the interannual changes of the average indicators as the dependent variable, the four transect sections as the fixed factors and transect as the random factor. To understand the mechanisms driving the changes of the wetland edges, I checked whether the abundance changes of steppe specialists, wetland specialists or both have a role.

In the sand dunes, a total of five (four in one of the transects and one in the other) transitions were detected that could be considered significant, sharp ecotones in at least one of the study years. The position of these ecotones was stable; no significant relationship could be found with the precipitations of the 12-months and 3-months periods preceding the surveys and only one ecotone had a directional trend over the years. However, this trend became apparent only after the contrast of this ecotone had fallen below significance level. Only one significant relationship could be detected between precipitation and contrast values, but the years had clearer significant effects. Two ecotone contrasts decreased and had disappeared by the end of the study; one ecotone appeared during the



study and its contrast showed a constant increase; the two remaining ecotones showed no trend. According to the evaluations of the functional groups, two main trends prevailed: drying, indicated by the increase of xeric perennials and the decrease of mesic perennials, and the opening up of the vegetation, indicated by the increasing abundance of ephemerals and cryptogams. These two trends, however, did not occur simultaneously with the same magnitude everywhere owing to the initial conditions and the potential end-states of the patches; these differences clearly explained why each ecotone contrast changed in the way they did.

In the Turjánvidék transects, one sharp ecotone could be detected in all transects, located between the wetland and the steppe communities. These positions showed some minor interannual shifts but these were unrelated to the fluctuations of the water regime. The ecotone positions averaged across the years did not differ from the position of the detected elevation boundaries but were a bit uphill from soil boundaries. Contrast values sensitively followed the water regime; the contrast was high in the wet years but was low in the dry one. The analysis of the four transect sections revealed that the contrast changes were caused by the intensive reactions of the wetland edges. The average indicator values were high in the wet years and low in the dry year, while the steppe edges remained unchanged. Changes in the patch interiors, if there were at all, were lower than in the wetland edges. Both the encroachment/retractions of steppe specialists and the retraction/encroachment of wetland specialists could be detected in the wetland edges.

Based on the results, it can be concluded that the vegetation of the studied landscapes is made up from distinct patches bounded by sharp ecotones, so the changes of the water regime do not blur the transitions between the patches. According to the literature, sharp ecotones can develop due to sharp environmental boundaries and to non-linear responses of the vegetation to gradual environmental changes. The present study corroborates the first theory as I could detect steep gradients of microclimatic parameters and soil moisture at a sharp ecotone of the sand dunes, while a disappearing ecotone corresponded to no such environmental pattern. Ecotone positions in the Turjánvidék coincided with elevation boundaries, which are obviously the steepest points of the hydrologic gradients, regardless of the actual absolute moisture conditions. Soil boundaries were also mostly present, although not really in an overlapping position.

The positional movements of the ecotones were independent of the water regime, meaning that the patch pattern of the landscape appeared rather rigid. There can be several non-exclusive explanations for this. The formerly higher water supply in the sand dunes

and the long-term average water supply in the Turjánvidék could cause stable, long-lasting differences (like in organic matter content or physicochemical properties) on different elevations, which could hinder positional responses of the ecotones. Besides, there can be gradients that are unrelated to the water regime, including the already mentioned microclimatic gradients in the sand dunes and the pattern of the elevation gradient in the Turjánvidék. In sum, these factors can anchor the ecotone positions, and, in addition, there are no strong ecosystem engineering species in either communities, which could facilitate the spreading of each community.

Unlike positions, ecotone contrasts sensitively followed the changes of the water regime in both studies. Thus, the typical patch dynamics of the sand dunes was not patch expansion and shrinking but patch fusion and fission, which went along with the internal changes of the patches. A landscape level loss of species is a natural consequence of such a dynamics, but their re-colonization is doubtful due to the remoteness of source populations. Thus, the restoration of the water table in the Danube–Tisza sandy ridge, or other altered environmental conditions in other mosaic landscapes, should be supplemented by species reintroductions to successfully restore the vegetation.

In the Turjánvidék, the processes leading to the changes in ecotone contrasts did not involve the interiors, corroborating the „hotspot” theory of ecotones during environmental changes. However, the two halves of the ecotones, the wetland edges and the steppe edges, behaved in an asymmetric way, implying the dominant nature of steppe communities over wetland communities in their interaction. This can explain why the soil boundary was located downhill to the ecotone positions, even though the cause and effect relationship is not likely to be this simple. Other factors, like erosion might have also pushed down soil boundaries, and in such a case the asymmetric behaviour of the two edges would be consequential. However, the fact that the vegetation of steppe edges did not become the least bit wetter in the wet years supports the hierarchy between the two community types.

The sensitivity of the wetland edges calls attention to the vulnerability of small patches to prolonged dry periods owing to their large edge/interior ratio. This issue does not apply to steppe patches, whatever small they are. Thus, an overshoot in the restoration of the water supply of the region is not likely to threaten these valuable communities if the water level is not high for too long.

Finally, the results also suggest that monitoring patch limits, either on the spot or by GIS, is not a good choice for keeping track on the responses of the vegetation pattern to environmental changes in mosaic habitats like the ones scrutinized in the present study.

Instead, permanent monitoring quadrat pairs should be established within the ecotones (one quadrat of the pair in one patch edge and the other one in the adjacent edge) and their difference should be used as a measure of the response of the vegetation to environmental changes or restoration effectiveness.

## 9. Mellékletek

**M1. táblázat** A homokhátsági vizsgálati területen előkerült fajok listája és a funkcionális csoportok szerint besorolásuk. EF: efemer, MA: mezofil egyéves, MP: mezofil évelő, XA: xerofil egyéves, XP: xerofil évelő. A be nem sorolt fajok nem fordultak elő a funkcionális csoportok szerinti elemzésben, ezért besorolásukra nem volt szükség a vizsgálat során. A *Verbascum lychnitis* tipikusan kétéves faj, mely miatt nem került be az 5 fő csoportba.

Faj	Funkc. csop.	Faj	Funkc. csop.	Faj	Funkc. csop.
<i>Achillea pannonica</i>	MP	<i>Erigeron canadensis</i>	MA	<i>Potentilla arenaria</i>	XP
<i>Agropyron repens</i>	MP	<i>Erodium cicutarium</i>	MA	<i>Prunus spinosa</i>	MP
<i>Alissum tortuosum</i>	XP	<i>Eryngium campestre</i>	XA	<i>Ranunculus acris</i>	MP
<i>Allium vineale</i>	MP	<i>Erysimum diffusum</i>	XP	<i>Salix rosmarinifolia</i>	MP
<i>Anthemis ruthenica</i>	XA	<i>Euphorbia cyparissias</i>	MP	<i>Salsola kali</i>	XA
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	EF	<i>Euphorbia seguieriana</i>	XP	<i>Saxifraga tridactylites</i>	EF
<i>Asparagus officinalis</i>	MP	<i>Falcaria vulgaris</i>	MA	<i>Scabiosa ochroleuca</i>	XP
<i>Berteroa incana</i>	MA	<i>Festuca pseudovina</i>	MP	<i>Schoenus nigricans</i>	MP
<i>Botriochloa ischaemum</i>	-	<i>Festuca vaginata</i>	XP	<i>Secale silvestris</i>	XA
<i>Bromus mollis</i>	MP	<i>Galium verum</i>	MP	<i>Silene conica</i>	XA
<i>Bromus squarosus</i>	XA	<i>Hieracium umbellatum</i>	MP	<i>Silene otites</i>	XP
<i>Bromus tectorum</i>	XA	<i>Holoschoenus vulgaris</i>	MP	<i>Silene vulgaris</i>	MP
<i>Calamagrostis epigeios</i>	MP	<i>Holosteum umbellatum</i>	EF	<i>Stipa borysthena</i>	XP
<i>Camelina microcarpa</i>	MA	<i>Kochia laniflora</i>	XA	<i>Stipa capillata</i>	XP
<i>Carex flacca</i>	MP	<i>Koeleria glauca</i>	XP	<i>Syrenia cana</i>	XP
<i>Carex liparocarpos</i>	XP	<i>Linaria genistifolia</i>	MP	<i>Taraxacum laevigatum</i>	MP
<i>Carex stenophylla</i>	XP	<i>Lithospermum arvense</i>	MA	<i>Teucrium chamaedriss</i>	MP
<i>Centaurea arenaria</i>	XP	<i>Medicago minima</i>	XA	<i>Thymus pannonicus</i>	MP
<i>Centaurea pannonica</i>	MP	<i>Melandrium album</i>	MA	<i>Tortula ruralis</i>	EF
<i>Cerastium semidecandrum</i>	EF	<i>Minuartia glomerata</i>	XA	<i>Tragopogon dubius</i>	MA
<i>Chenopodium album</i>	MA	<i>Myosotis stricat</i>	EF	<i>Trifolium arvense</i>	XA
<i>Chondrilla juncea</i>	MP	<i>Odontites lutea</i>	XP	<i>Trifolium montanum</i>	MP
<i>Cirsium sp.</i>	MP	<i>Odontites rubra</i>	MP	<i>Seseli varium</i>	XP
<i>Cladonia foliacea</i>	EF	<i>Ononis spinosa</i>	MP	<i>Verbascum lychnitis</i>	-
<i>Cladonia furcata</i>	EF	<i>Onosma arenaria</i>	XP	<i>Veronica arvensis</i>	EF
<i>Cladonia magyarica</i>	EF	<i>Ornithogallum umbellatum</i>	-	<i>Veronica praecox</i>	EF
<i>Colchicum arenaria</i>	XP	<i>Papaver rhoeas</i>	MA	<i>Veronica prostrata</i>	MP
<i>Corispermum nitidum</i>	XA	<i>Phleum phlomoides</i>	MP	<i>Veronica spicata</i>	MP
<i>Crepis rhoeadifolia</i>	MA	<i>Plantago indica</i>	XA	<i>Vicia angustifolia</i>	MP
<i>Cynodon dactylon</i>	MP	<i>Poa angustifolia</i>	MP	<i>Viola kitaibeliana</i>	EF
<i>Dianthus pontederiae</i>	MP	<i>Poa bulbosa</i>	EF	<i>Viola rupestris</i>	MP
<i>Equisetum ramosissimum</i>	XP	<i>Polygonum arenarium</i>	XA		

**M2. táblázat** A turjánvidéki vizsgálat során előkerült fajok listája. A lápszegélyként vizsgált 4 méteres szakaszokban előforduló, lép- vagy sztyeppspecialistaként besorolt fajoknál számokkal jelöltem, hogy hány szelvényben kaptak ilyen szerepet. Egyedül a *Serratula tinctoria* esetében fordult elő, hogy egyes szelvényekben sztyepp-, míg máshol lép-specialistaként szerepelt. A besorolás részleteit lásd a 2.3. Adatfeldolgozás fejezetben.

Faj \ specialista szerep	Lép	Sztyepp
<i>Achillea asplenifolia</i>	1	
<i>Achillea collina</i>		
<i>Achillea pannonica</i>		1
<i>Agrimonia eupatoria</i>		
<i>Agropyron hispidus</i>		5
<i>Agropyron repens</i>	1	
<i>Agrostis stolonifera</i>	5	
<i>Ajuga chamaepitys</i>		
<i>Ajuga genevensis</i>		
<i>Allium angulosum</i>		
<i>Allium scorodoprasum</i>		
<i>Allium vineale</i>		
<i>Alopecurus pratensis</i>		
<i>Alyssum alyssoides</i>		
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>		
<i>Anacamptis coriophora</i>		
<i>Anacamptis palustris</i>	5	
<i>Anagallis arvensis</i>		
<i>Angelica sylvestris</i>		
<i>Apera spica-venti</i>		
<i>Arabis auriculata</i>		
<i>Arabis glabra</i>		
<i>Arabis hirsuta</i>		
<i>Arenaria serpyllifolia</i>		5
<i>Asclepias syriaca</i>		
<i>Asperula cynanchica</i>		
<i>Aster tripolium</i>		1
<i>Astragalus cicer</i>		
<i>Betonica officinalis</i>		
<i>Bolboschoenus maritimus</i>	1	
<i>Brachypodium pinnatum</i>		
<i>Briza media</i>	1	
<i>Bromus commutatus</i>		2
<i>Bromus inermis</i>		
<i>Bromus mollis</i>		
<i>Bromus squarrosus</i>		
<i>Calamagrostis epigeios</i>		1
<i>Caltha palustris</i>	1	
<i>Calystegia sepium</i>	7	
<i>Campanula glomerata</i>		
<i>Carduus nutans</i>		
<i>Carex acutiformis</i>	4	

Faj \ specialista szerep	Lép	Sztyepp
<i>Carduus nutans</i>		
<i>Carex acutiformis</i>	4	
<i>Carex caryophylla</i>		
<i>Carex distans</i>	5	
<i>Carex disticha</i>	5	
<i>Carex divisa</i>	2	
<i>Carex elata</i>	1	
<i>Carex flacca</i>	5	
<i>Carex hirta</i>	1	
<i>Carex melanostachya</i>		
<i>Carex otrubae</i>	1	
<i>Carex panicea</i>	1	
<i>Carex praecox</i>		1
<i>Carex riparia</i>	6	
<i>Carex tomentosa</i>		1
<i>Celtis occidentalis</i>		
<i>Centaurea pannonica</i>		4
<i>Centaurea scabiosa</i>		1
<i>Cerastium fontanum</i>		1
<i>Cerastium semidecandrum</i>		4
<i>Chondrilla juncea</i>		
<i>Chrysopogon gryllus</i>		1
<i>Cichorium intybus</i>		
<i>Cirsium arvense</i>		1
<i>Cirsium brachycephalum</i>	1	
<i>Cirsium canum</i>	4	
<i>Cirsium vulgare</i>		
<i>Cnidium dubium</i>	2	
<i>Colchicum autumnale</i>		
<i>Convolvulus arvensis</i>		
<i>Conyza canadensis</i>		
<i>Coronilla varia</i>		
<i>Crataegus monogyna</i>		
<i>Crepis rhoeadifolia</i>		
<i>Cruciata pedemontana</i>		
<i>Cynodon dactylon</i>		6
<i>Dactylis glomerata</i>	1	
<i>Dactylorhiza incarnata</i>	1	
<i>Daucus carota</i>		2
<i>Deschampsia caespitosa</i>	4	
<i>Dianthus pontederiae</i>		1
<i>Dianthus superbus</i>		

**M2. táblázat (folyt.)**

Faj \ specialista szerep	Láp	Sztyepp
<i>Echium vulgare</i>		
<i>Eleocharis palustris</i>	1	
<i>Eleocharis uniglumis</i>	6	
<i>Equisetum arvense</i>		1
<i>Equisetum moorei</i>		
<i>Equisetum palustre</i>		
<i>Equisetum ramosissimum</i>		3
<i>Erigeron acris</i>		
<i>Erigeron annuus</i>		
<i>Erodium cicutarium</i>		
<i>Eryngium campestre</i>		
<i>Erysimum diffusum</i>		
<i>Euphorbia cyparissias</i>		
<i>Euphorbia esula</i>		
<i>Euphorbia glareosa</i>		
<i>Euphorbia palustris</i>	3	
<i>Euphorbia villosa</i>		
<i>Falcaria vulgaris</i>		
<i>Festuca arundinacea</i>	1	
<i>Festuca pratensis</i>		
<i>Festuca rubra</i>		
<i>Festuca rupicola/pseudovina</i>		7
<i>Festuca valesiaca</i>		
<i>Frangula alnus</i>		
<i>Galium mollugo</i>		
<i>Galium palustre</i>	6	
<i>Galium verum</i>		10
<i>Genista tinctoria</i>		1
<i>Gentiana pneumonanthe</i>		
<i>Gleditsia triacanthos</i>		
<i>Glyceria maxima</i>		
<i>Gymnadenia conopsea</i>		
<i>Helictotrichon pubescens</i>		
<i>Hiercium piloselloides</i>		1
<i>Hypericum perforatum</i>		
<i>Inula britannica</i>	1	
<i>Inula salicina</i>		
<i>Iris pseudacorus</i>	2	
<i>Iris sibirica</i>	1	
<i>Iris spuria</i>		
<i>Juglans regia</i>		
<i>Juncus articulatus</i>	2	
<i>Juncus bufonius</i>	1	
<i>Juncus compressus</i>	5	
<i>Juncus effusus</i>		
<i>Juncus gerardi</i>		

Faj \ specialista szerep	Láp	Sztyepp
<i>Juncus inflexus</i>		
<i>Juncus subnodulosus</i>		
<i>Knautia arvensis</i>		4
<i>Koeleria cristata</i>		6
<i>Koeleria javorkae</i>		
<i>Lactuca serriola</i>		
<i>Lathyrus palustris</i>	4	
<i>Lathyrus pratensis</i>		
<i>Leontodon autumnalis</i>	1	
<i>Leontodon hispidus</i>		3
<i>Linum catharticum</i>		
<i>Linum perenne</i>		
<i>Lotus corniculatus</i>		4
<i>Lotus tenuis</i>	4	
<i>Lychnis flos-cuculi</i>		
<i>Lycopus europaeus</i>	1	
<i>Lysimachia nummularia</i>		
<i>Lysimachia vulgaris</i>	7	
<i>Lythrum salicaria</i>	4	
<i>Medicago falcata</i>		1
<i>Medicago lupulina</i>		
<i>Medicago minima</i>		3
<i>Mentha aquatica</i>	8	
<i>Mentha arvensis</i>		
<i>Molinia coerulea</i>		
<i>Muscari comosum</i>		
<i>Muscari racemosum</i>		
<i>Myosotis arvensis</i>		
<i>Myosotis ramosissima</i>		1
<i>Myosotis stricta</i>		1
<i>Odontites rubra</i>		
<i>Oenanthe aquatica</i>		
<i>Oenanthe silaifolia</i>		
<i>Ononis spinosa</i>		7
<i>Ornithogallum umbellatum</i>		1
<i>Orobanche purpurea</i>		
<i>Papaver rhoeas</i>		
<i>Pastinaca sativa</i>		
<i>Petrorhagia prolifera</i>		
<i>Peucedanum cervaria</i>		1
<i>Phalaris arundinacea</i>	1	
<i>Phleum phleoides</i>		
<i>Phragmites communis</i>	5	
<i>Picris hieracioides</i>		1
<i>Pimpinella saxifraga</i>		1
<i>Plantago altissima</i>	3	

**M2. táblázat (folyt.)**

Faj \ specialista szerep	Láp	Sztyepp
<i>Plantago lanceolata</i>		5
<i>Plantago major</i>		
<i>Plantago maritima</i>		
<i>Plantago media</i>		
<i>Poa angustifolia</i>		1
<i>Poa palustris</i>	2	
<i>Poa pratensis</i>	1	
<i>Poa trivialis</i>		
<i>Podospermum canum</i>		1
<i>Polygala comosa</i>		2
<i>Polygonum amphibia</i>	4	
<i>Potentilla anserina</i>		
<i>Potentilla arenaria</i>		
<i>Potentilla erecta</i>		
<i>Potentilla heptaphylla</i>		1
<i>Potentilla reptans</i>		
<i>Prunella vulgaris</i>		1
<i>Prunus sp.</i>		
<i>Pulicaria dysenterica</i>		
<i>Pyrus pyraeaster</i>		
<i>Quercus robur</i>		
<i>Ranunculus acris</i>	5	
<i>Ranunculus bulbosus</i>		
<i>Ranunculus polyanthemus</i>		
<i>Ranunculus repens</i>	7	
<i>Ranunculus trichophyllus</i>		
<i>Rhamnus cathartica</i>		
<i>Rhinanthus angustifolius</i>		5
<i>Rorippa amphibia</i>		
<i>Rumex acetosa</i>		1
<i>Rumex acetosella</i>		
<i>Rumex crispus</i>		
<i>Salvia pratensis</i>		1
<i>Sanguisorba officinalis</i>		1
<i>Scabiosa ochroleuca</i>		
<i>Schoenoplectus tabernaemontani</i>		
<i>Schoenus nigricans</i>	1	
<i>Scirpoides holoschoenus</i>	3	
<i>Scorzonera humilis</i>	1	
<i>Scorzonera parviflora</i>	2	
<i>Senecio erucifolius</i>		
<i>Senecio jacobea</i>		
<i>Senecio palludosa</i>		
<i>Serratula tinctoria</i>	2	4
<i>Seseli annuum</i>		
<i>Silene alba</i>		

Faj \ specialista szerep	Láp	Sztyepp
<i>Silene alba</i>		
<i>Silene conica</i>		1
<i>Silene nutans</i>	1	
<i>Silene vulgaris</i>		
<i>Sium latifolium</i>		
<i>Sonchus arvensis</i>		
<i>Sonchus oleraceus</i>		
<i>Sparganium erectum</i>		
<i>Stachys palustris</i>	1	
<i>Stipa capillata</i>		
<i>Succisa pratensis</i>	3	
<i>Symphytum officinale</i>	4	
<i>Taraxacum laevigatum</i>		
<i>Taraxacum officinale</i>		7
<i>Taraxacum palustre</i>		
<i>Tetragonolobus maritimus</i>	4	
<i>Teucrium scordium</i>	2	
<i>Thalictrum flavum</i>	3	
<i>Thesium ramosum</i>		
<i>Thlaspi perfoliatum</i>		
<i>Thymelaea passerina</i>		
<i>Thymus pannonicus</i>		
<i>Torilis arvensis</i>		
<i>Tragopogon dubius</i>		
<i>Tragopogon orientalis</i>		
<i>Trifolium arvense</i>		
<i>Trifolium campestre</i>		2
<i>Trifolium dubium</i>		
<i>Trifolium fragiferum</i>	1	
<i>Trifolium montanum</i>		
<i>Trifolium pratense</i>		
<i>Trifolium repens</i>		
<i>Trigonella procumbens</i>		
<i>Valeriana officinalis</i>		
<i>Valerianella locusta</i>		1
<i>Veratrum album</i>		
<i>Verbascum nigrum</i>		
<i>Verbascum phoeniceum</i>		1
<i>Verbena officinalis</i>		
<i>Veronica anagallioides</i>		
<i>Veronica anagallis-aquatica</i>	1	
<i>Veronica arvensis</i>		
<i>Veronica catenata</i>		
<i>Veronica longifolia</i>		
<i>Veronica praecox</i>		1
<i>Veronica prostrata</i>		

**M2. táblázat (folyt.)**

<b>Faj \ specialista szerep</b>	<b>Láp</b>	<b>Sztyepp</b>
<i>Veronica scutellata</i>		
<i>Vicia angustifolia</i>		6
<i>Vicia cracca</i>		4
<i>Vicia hirsuta</i>		
<i>Vicia sepium</i>		1
<i>Vicia villosa</i>		
<i>Viola arvensis</i>		
<i>Viola kitaibeliana</i>		



**M3. táblázat** A homokhátsági ökotonok pozícióján és Z-értékein végzett többszörös lineáris regressziók kiindulási modelljeinek értékei. \* $p < 0,05$ ; (\*') $0,05 < p < 0,10$ .

<b>1. ÖKOTON</b>						
Teljes modell	Pozíció			Z-érték		
	$R^2$	$F$	$p$	$R^2$	$F$	$p$
	-0,013	0,943	0,456	0,779	16,28	<0,001*
Egyedi prediktorok						
	$B$	$t$	$p$	$B$	$t$	$p$
Évek	0,0216	1,361	0,203	-0,1616	-5,874	<0,001*
Éves csapadék	-0,0002	-0,332	0,747	0,0031	3,139	0,011*
3 hónapos csapadék	0,0010	0,802	0,441	0,0003	0,174	0,865

<b>2. ÖKOTON</b>						
Teljes modell	Pozíció			Z-érték		
	$R^2$	$F$	$p$	$R^2$	$F$	$p$
	-0,018	0,295	0,465	-0,145	0,452	0,722
Egyedi prediktorok						
	$B$	$t$	$p$	$B$	$t$	$p$
Évek	0,0303	1,074	0,308	-0,0090	-0,201	0,844
Éves csapadék	-0,0013	-1,268	0,234	-0,0018	-1,088	0,302
3 hónapos csapadék	0,0012	0,521	0,614	-0,0002	-0,050	0,961

<b>3. ÖKOTON</b>						
Teljes modell	Pozíció			Z-érték		
	$R^2$	$F$	$p$	$R^2$	$F$	$p$
	0,136	1,681	0,234	0,431	4,279	0,035
Egyedi prediktorok						
	$B$	$t$	$p$	$B$	$t$	$p$
Évek	-0,1130	-2,222	0,051 <sup>(*')</sup>	-0,1763	-3,306	0,008*
Éves csapadék	0,0018	0,470	0,470	0,0020	1,041	0,323
3 hónapos csapadék	0,0010	0,259	0,259	-0,0034	-0,816	0,433

<b>4. ÖKOTON</b>						
Teljes modell	Pozíció			Z-érték		
	$R^2$	$F$	$p$	$R^2$	$F$	$p$
	0,173	1,839	0,210	0,360	3,442	0,059 <sup>(*')</sup>
Egyedi prediktorok						
	$B$	$t$	$p$	$B$	$t$	$p$
Évek	0,0581	1,447	0,182	0,1126	2,979	0,014*
Éves csapadék	-0,0026	-1,551	0,155	-0,0015	-1,090	0,302
3 hónapos csapadék	0,0051	1,780	0,109	0,0017	0,581	0,574

<b>5. ÖKOTON</b>						
Teljes modell	Pozíció			Z-érték		
	$R^2$	$F$	$p$	$R^2$	$F$	$p$
	-0,383	0,446	0,738	0,2905	1,819	0,318
Egyedi prediktorok						
	$B$	$t$	$p$	$B$	$t$	$p$
Évek	0,2828	1,153	0,332	0,1481	2,252	0,110
Éves csapadék	-0,0053	-0,421	0,702	-0,0025	-0,729	0,519
3 hónapos csapadék	-0,0019	-0,160	0,883	-0,0023	-0,704	0,532

**M4. táblázat** A vizsgált homokhátsági funkciós csoportokhoz tartozó előfordulási számok az ökotonpozíciók melletti két félablakban azon években, melyek az adott ökotonok dinamikája szempontjából jól mutathatják a változásokat. A csökkenő Z-értékű ökotonok esetén tehát a legnagyobb és legkisebb Z-értékű évek adatait tüntettem fel, míg növekvő Z-értékű évek esetén a legkisebbét és a legnagyobbát (melynek a sorrend értelmezésében van jelentősége). Ahol nem volt szignifikáns kontrasztváltozás, ott a vizsgálat kiindulási és utolsó évének adatai szerepelnek.

1. ÖKOTON				
ÉV	2001		2013	
FÉLABLAKOK (m)	1,0–6,0	6,0–11,0	1,5–6,5	6,5–11,5
Mezofil évelők	27	136	16	30
Xerofil évelők	148	198	153	165
Mezofil egyévesek	47	85	28	137
Xerofil egyévesek	136	43	182	82
Efemer + kriptogám	221	89	382	376

2. ÖKOTON				
ÉV	1999		2013	
FÉLABLAKOK (m)	8,25–13,25	13,25–18,25	7,75–12,75	12,75–17,75
Mezofil évelők	362	483	150	451
Xerofil évelők	93	86	96	176
Mezofil egyévesek	141	91	136	92
Xerofil egyévesek	39	3	44	5
Efemer + kriptogám	165	42	318	158

3. ÖKOTON				
ÉV	2000		2009	
FÉLABLAKOK (m)	16,5–21,5	21,5–26,5	15,25–20,25	20,25–25,25
Mezofil évelők	522	148	324	160
Xerofil évelők	84	209	153	173
Mezofil egyévesek	125	109	47	57
Xerofil egyévesek	0	0	1	8
Efemer + kriptogám	10	89	86	166

4. ÖKOTON				
ÉV	2000		2009	
FÉLABLAKOK (m)	37,0–42,0	42,0–47,0	40,0–45,0	45,0–50,0
Mezofil évelők	106	253	31	185
Xerofil évelők	133	61	104	76
Mezofil egyévesek	86	123	54	96
Xerofil egyévesek	54	9	99	18
Efemer + kriptogám	98	85	151	74

5. ÖKOTON				
ÉV	2003		2013	
FÉLABLAKOK (m)	10,25–15,25	15,25–20,25	12,5–17,5	17,5–22,5
Mezofil évelők	233	415	110	357
Xerofil évelők	135	232	215	247
Mezofil egyévesek	57	21	37	17
Xerofil egyévesek	2	0	59	2
Efemer + kriptogám	159	73	274	151

## 10. A dolgozat témaköréből készült publikációk jegyzéke

Tölgyesi Cs., Erdős L., Körmöczi L., Bátori Z. (2016): Hydrologic fluctuations trigger structural changes in wetland-dry grassland ecotones but have no effect on ecotone position. *Community Ecology*, 17(2): 188-197. **IF: 1,019**

Tölgyesi C., Zalatnai M., Erdős L., Bátori Z., Hupp N., Körmöczi L. (2016): Unexpected ecotone dynamics of a sand dune vegetation complex following water table decline. *Journal of Plant Ecology* 9(1): 40-50. **IF: 1,769**

Bátori Z., Lengyel A., Maróti M., Körmöczi L., Tölgyesi Cs., Bíró A., Tóth M., Kincses Z., Cseh V., Erdős L. (2014): Microclimate-vegetation relationships in natural habitat islands: species preservation and conservation perspectives. *Időjárás* 118: 257-281. **IF: 0,500**

## 11. Egyéb publikációk jegyzéke

Tölgyesi Cs., Erdős L., Körmöczi L., Bátori Z. (2016): Hydrologic fluctuations trigger structural changes in wetland-dry grassland ecotones but have no effect on ecotone position. *Community Ecology*, 17(2): 188-197. **IF: 1,019**

Bátori Z., Vojtkó A., Farkas T., Szabó A., Havadtói K., Vojtkó E.A., Tölgyesi Cs., Cseh V., Erdős L., Maák I.E., Keppel, G. (2016): Large- and small-scale environmental factors drive distributions of cool-adapted plants in karstic microrefugia. *Annals of Botany*, DOI: 10.1093/aob/mcw233. **IF: 3,982**

Körmöczi L., Bátori Z., Erdős L., Tölgyesi C., Zalatnai M., Varró C. (2016): The role of randomization tests in vegetation boundary detection with moving split-window analysis. *Journal of Vegetation Science*, DOI: 10.1111/jvs.12439. **IF: 3,151**

Bátori Z., Körmöczi L., Zalatnai M., Erdős L., Ódor P., Tölgyesi Cs., Margóczy K., Torma A., Gallé R., Cseh V., Török P. (2016): River dikes in agricultural landscapes: The importance of secondary habitats in maintaining landscape-scale diversity. *Wetlands* 36: 251-264. **IF: 1,504**

Tölgyesi C., Bátori Z., Erdős L., Gallé R., Körmöczi L. (2015): Plant diversity patterns of a Hungarian steppe-wetland mosaic in relation to grazing regime and land use history. *Tuexenia* 35: 399-416. **IF: 0,795**

Erdős L., Tölgyesi C., Körmöczi L., Bátori Z. (2015): The importance of forest patches in supporting steppe-species: a case study from the Carpathian Basin. *Polish Journal of Ecology* 63(2): 213-222. **IF: 0,500**

Erdős L., Dénes A., Tolnay D., Magnes M., Bátori Z., Tölgyesi C., Kevey B. (2015): Phytosociology and nature conservation value of thermophilous oak forests in a South Hungarian karst area. *Austrian Journal of Forest Science* 132: 145-168. **IF: 0,250**

Erdős L., Tölgyesi C., Cseh V., Tolnay D., Cserhalmi D., Körmöczi L., Gellény K., Bátori Z. (2015): Vegetation history, recent dynamics and future prospects of a Hungarian sandy

forest-steppe reserve: forest-grassland relations, tree species composition and size-class distribution. *Community Ecology* 16: 95-105. **IF: 1,019**

Gallé R., Erdélyi N., Szpisjak N., Tölgyesi C., Maák I. (2015): The effect of the invasive *Asclepias syriaca* on the ground-dwelling arthropod fauna. *Biologia* 70: 104-112. **IF: 0,719**

Bátori Z., Farkas T., Erdős L., Tölgyesi Cs., Körmöczi L., Vojtkó A. (2014): A comparison of the vegetation of forested and non-forested solution dolines in Hungary: a preliminary study. *Biologia* 69(10): 1339-1348. **IF: 0,827**

Bátori Z., Erdős L., Cseh V., Tölgyesi Cs., Aradi E. (2014): Adatok Magyarország flórájához és vegetációjához I. *Kitaibelia* 19: 89-104.

Erdős L., Vida A., Körmöczi L., Bátori Z., Tölgyesi Cs, Ortmann-Ajkai A. (2014): Vegetation pattern along a topographical gradient in a beech forest reserve in the Mecsek Mts (Hungary). *Austrian Journal of Forest Science* 131: 85-106. **IF: 0,739**

Erdős L., Bátori Z., Tölgyesi Cs., Körmöczi L. (2014): The moving split window (MSW) analysis in vegetation science – an overview. *Applied Ecology and Environmental Research* 12: 787-805. **IF: 0,557**

Erdős L., Tölgyesi Cs., Dénes A., Darányi N., Fodor A., Bátori Z., Tolnay D. (2014): Comparative analysis of the natural and semi-natural plant communities of Mt Nagy and other parts of the Villány Mts (south Hungary). *Thaiszia Journal of Botany* 24: 1-21.

Erdős L., Tölgyesi Cs., Horzse M., Tolnay D., Hurton Á., Schulcz N., Körmöczi L., Lengyel A., Bátori Z., (2014): Habitat complexity of the Pannonian forest-steppe zone and its nature conservation implications. *Ecological Complexity* 17: 107-118. **IF: 1,931**

Tölgyesi, Cs, Bátori, Z., Erdős, L. (2014): Using statistical tests on relative ecological values to compare vegetation units - different approaches and weighting methods. *Ecological indicators* 36: 441-446. **IF: 3,444**

Tölgyesi Cs., Körmöczi L. (2012): Structural changes of a Pannonian grassland plant community in relation to the decrease of water availability. *Acta Botanica Hungarica* 54(3-4): 413-431.